

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta
tese será disponibilizado
somente a partir de 27/02/2027.

**CARACTERIZAÇÃO DA CITOARQUITETURA DO
DIENCÉFALO E MAPEAMENTO DE NEURÔNIOS
OCITOCINÉRGICOS E VASOPRESSINÉRGICOS NO
PAPAGAIO-VERDADEIRO (*Amazona aestiva*)**

ISABELA INFORZATO GUERMANDI

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Campus de Botucatu, UNESP, para a obtenção do título de Doutora no Programa de Pós-Graduação em Biologia Geral e Aplicada, Área de concentração *Biologia Celular Estrutural e Funcional*.

Orientador: *José de Anchieta de Castro e Horta Júnior*
Co-orientadora: *Silvia Mitiko Nishida*

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“Júlio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS DE BOTUCATU

CARACTERIZAÇÃO DA CITOARQUITETURA DO
DIENCÉFALO E MAPEAMENTO DE NEURÔNIOS
OCITOCINÉRGICOS E VASOPRESSINÉRGICOS NO
PAPAGAIO-VERDADEIRO (*Amazona aestiva*)

ISABELA INFORZATO GUERMANDI

JOSÉ DE ANCHIETA DE CASTRO E HORTA-JÚNIOR

SILVIA MITIKO NISHIDA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Campus de Botucatu, UNESP, para a obtenção do título de Doutora no Programa de Pós-Graduação em Biologia Geral e Aplicada, Área de concentração *Biologia Celular Estrutural e Funcional*.

BOTUCATU – SP
2025

G932c Guermandi, Isabela Inforzato
Caracterização da citoarquitetura do diencéfalo e mapeamento de
neurônios ocitocinérgicos e vasopressinérgicos no
papagaio-verdadeiro (*Amazona aestiva*) / Isabela Inforzato
Guermandi. -- Botucatu, 2025
126 p. : il., tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP),
Instituto de Biotecnologia, Botucatu
Orientador: José de Anchieta de Castro e Horta-Júnior
Coorientadora: Sílvia Mitiko Nishida

1. Valência social. 2. Formação de pares. 3. Psitacídeos. 4.
~~Comportamento social. 5. Neuroendocrinologia do papagaio. I. Título.~~

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Dados fornecidos pelo autor(a).

Impacto potencial desta pesquisa:

As aves da família Psittacidae tornaram-se alvo do tráfico ilegal devido ao interesse comercial. No Brasil, o papagaio da espécie *Amazona aestiva* representa 80% das apreensões ilegais e sua população diminuiu de 20% a 29% nos últimos 10 anos. Além disso, a falta de conhecimento sobre papagaios contribui para que os donos desses pets não convencionais negligenciem a saúde de seus animais, culminando no abandono. Consequentemente, os centros veterinários estão superlotados com diferentes populações de papagaios provenientes de apreensões ilegais ou abandono. Os papagaios têm características sociais específicas, como a formação de pares e a monogamia, a ausência de dimorfismo sexual do corpo externo, o cuidado parental e o comportamento de allogrooming. O enfrentamento da ansiedade de separação leva a um comportamento estereotipado, comportamento semelhante à depressão e até mesmo à morte. Alguns tratamentos incluem a administração de inibidores de dopamina, como o haloperidol.

Portanto, o impacto científico da tese está relacionado com a primeira descrição do diencéfalo do papagaio-verdadeiro. O diencéfalo possui muitos núcleos importantes para a científicas que podem ter implicações para a semiologia veterinária voltada para neurologia, pois identificamos os núcleos relacionados à formação de pares e reprodução, além de circuitos de recompensa, de vigília e sono, vocalização e do relógio biológico. Assim, um possível impacto econômico está relacionado com a farmacologia veterinária e futuro desenvolvimento de tratamentos específicos, ligados aos núcleos e circuitos descritos no projeto, pois tais animais demandam atendimento clínico específico. Por último, os resultados desta pesquisa também se refletem em ações de educação ambiental e estão alinhados com o ODS-15 "Vida terrestre", relacionado à proteção da biodiversidade (geral: "proteger, restaurar e promover o uso sustentável dos ecossistemas terrestres, gerir de forma sustentável as florestas, combater a desertificação, travar e reverter a degradação dos solos e travar a perda da biodiversidade"; e específico: "15.7 Tomar medidas urgentes para acabar com a caça ilegal e o tráfico de espécies da flora e fauna protegidas e abordar tanto a demanda quanto a oferta de produtos ilegais da vida selvagem"). O presente trabalho recebeu premiações de divulgação científica, pois mostra o impacto do cativeiro nos comportamentos social e reprodutivo do papagaio-verdadeiro, que é altamente social em vida livre mas encontra-se isolado em muitos recintos sob cuidados humanos.

Potential impact of this research:

Birds from the Psittacidae family became the target of illegal trafficking because of the commercial interest. In Brazil, *Amazona aestiva* represents 80% of illegal seizures and its population has declined 20-29% in the past 10 years. In addition, the lack of knowledge about parrots contributes to pet owners neglecting their animals' health, culminating in abandonment. Consequently, veterinary centers are overcrowded with different populations of parrots from illegal seizures or pet abandonment. Parrots have specific social characteristics such as pair bonding and monogamy, the absence of external body sexual dimorphism, parental care and allogrooming behavior. Facing separation anxiety leads to stereotyped behavior, depression-like behavior and even death. Some treatments include the administration of dopamine inhibitors such as haloperidol. Therefore, the scientific impact is related to the first description of the diencephalon of the blue-fronted Amazon parrot. The diencephalon has many important nuclei for the animal's homeostasis and its description is the first stage of other scientific investigations that may have implications for veterinary semiology focused on neurology, as we have identified nuclei related to pair formation and reproduction, as well as reward circuits, wakefulness and sleep, vocalization and the biological clock.

Thus, a possible economic impact is related to veterinary pharmacology and the future development of specific treatments linked to the nuclei and circuits described in the project, as these animals require specific clinical care.

Finally, the results of this research are also reflected in environmental education actions and are aligned with SDG-15 "Life on Land", related to the protection of biodiversity (general goal: "protect, restore and promote sustainable use of terrestrial ecosystems, sustainably manage forests, combat desertification, and halt and reverse land degradation and halt biodiversity loss"; and specific goals: "15.7 Take urgent action to end poaching and trafficking of protected species of flora and fauna and address both the demand for and supply of illegal wildlife products"). Our work has won awards for scientific dissemination, as it shows the impact of captivity on the social and reproductive behavior of the blue-fronted Amazon parrot, which is highly social in the wild but finds itself isolated in many enclosures under human care.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Caracterização da citoarquitetura do diencéfalo e mapeamento de neurônios ocitocinérgicos e vasopressinérgicos do papagaio-verdadeiro (*Amazona aestiva*)

AUTORA: ISABELA INFORZATO GUERMANDI

ORIENTADOR: JOSE DE ANCHIETA DE CASTRO E HORTA JUNIOR

COORIENTADORA: SILVIA MITIKO NISHIDA

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em Biologia Geral e Aplicada, área: Biologia Celular Estrutural e Funcional pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. JOSE DE ANCHIETA DE CASTRO E HORTA JUNIOR (Participação Virtual)
Departamento de Biologia Estrutural e Funcional / Instituto de Biociências de Botucatu - Unesp

Prof. Dr. RAFAEL COVEÑAS (Participação Virtual)
Institute of Neurosciences of Castilla y León (INCYL) / Universidade de Salamanca

Prof. Dr. JACKSON CIONI BITTENCOURT (Participação Virtual)
Departamento de Anatomia / Instituto de Ciências Biomédicas - USP

Prof. Dr. ANDRÉ FRAZÃO HELENE (Participação Virtual)
Departamento de Fisiologia do Instituto de Biociências / Universidade de São Paulo - USP

Prof. Dr. ROGÉRIO MARTINS AMORIM (Participação Virtual)
Departamento de Clínica Veterinária / Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia - FMVZ - Unesp Botucatu

Botucatu, 27 de fevereiro de 2025

Documento assinado digitalmente
 MARIA VICTORIA RAMALHO DA CUNHA
Data: 07/03/2025 17:27:44-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Maria Victória Ramalho da Cunha
Assistente Administrativo II da Seção Técnica de Pós-Graduação
Instituto de Biotecnologia de Botucatu

*"How little we know! How much to discover
What chemical forces flow from lover to lover!
How little we understand what touches off that tingle,
That sudden explosion when two tingles intermingle."*

(How Little It Matters) How Little We Know – Frank Sinatra

DEDICATÓRIA

Aos meus pais, Miro e Deily.

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais Deily e Miro e irmãos Júlia e Vitor, que são o alicerce de cada conquista que tive até aqui. Tê-los sempre comigo, ao meu lado, é a maior força que tenho para qualquer caminhada, inclusive a acadêmica. Vocês, junto com a Dora, os Inforzatos e os Guermandis são a melhor família do mundo, até nos nossos defeitos. São os meus grandes amores, é o vínculo mais antigo, ancestral. Amo como cada um me ensina sobre a vida nos seus mais diversos aspectos.

Aos meus mentores acadêmicos, professor José de Anchieta e professora Sílvia Mitiko. Creio que a relação de orientador-orientando é também um vínculo de longa duração, tal qual o nosso querido papagaio com seus coespecíficos. Cresci muito com vocês, que me ensinaram tanta coisa, inclusive a alçar voos que nunca imaginei que seria capaz. Professor Anchieta, obrigada por ser um orientador tão comprometido com a nossa formação profissional, me ensinando tudo do zero, ao meu lado na bancada. Das soluções tampão ao princípio bioquímico das técnicas, até dicas de onde comprar o melhor jamón de Salamanca, muito obrigada. Professora Sílvia, eu me inspiro na sua coragem em defender nossa fauna com tanta dedicação e fascínio. A senhora é um grande exemplo de bióloga para mim e, bem, a fruta nunca cai longe do pé: ainda me lembro das primeiras aulas de fisiologia comparada na graduação, quando me apaixonei instantaneamente por sinapses ao te ouvir contar sobre elas.

Por falar em orientador-orientando, agradeço à minha companheira de trabalho Isadora Volpi. Pode apostar que aprendi muito mais com você do que você comigo. Fico extremamente orgulhosa da sua caminhada e sou mais feliz por tê-la nessa história, já que não só trabalhamos juntas como fizemos com que qualquer hierarquia se tornasse meramente burocrática, minha amiga.

Aos meus colegas do Laboratório de Neuromorfologia, dos atuais aos antigos, que compartilham a rotina, cafezinhos, pizzas fritas, coleta de encéfalo, limpeza de laboratório, bolinhos à tarde, treinos e mais treinos de apresentação, brainstorms e outras situações que vivemos. Obrigada, queridos Gabi, Youss, Kevin, Isa, Ste, Bia, Mari, Higor, Ygor, Verônica, Pâmela e Maria Luísa. Agradeço também a todos os servidores, discentes e docentes do setor de Anatomia do Departamento de Biologia Estrutural e Funcional do Instituto de Biotecnologia.

Aos meus amigos, os meus vínculos mais diversos e “tão fortes quanto o vento quando sopra, tronco forte que não quebra, não entorta”. Aqueles que me conhecem literalmente desde

o nascimento, os que me conheceram logo que cheguei na universidade, os que me acompanharam durante a caminhada do mestrado e doutorado, os que me acolheram durante a minha curta vida ibérica e a tornaram inesquecível e aquelas que convivem hoje em dia comigo. Obrigada, meus queridos e amados Athos, Carol, Doria, Dvis, Fê, Fer, Barbarinha, Gicos, Gui, Helga, Kelly, Léo, Lígia, Maísa, Marcelo, Pedro, Pilpo, Uni, Maricota, Rapidinha, Xóris, Push, Bixoneta, Tonel, Muamba, Lelek, Tata, Flambs, Atrevida, Abusada, Gabi, Kalinga, 20, Maura, Jopa, Guenta, Cogu, Angelita, Pitaia, Falcão, Serasa, Rê, Vitu, Raony, Laura, Elena, Carmen, Laurita, Laura del 1, Mário, Jasmín, Alice, Alba, Gisel, Sempre Alerta, Reciclável, Pensão, Fiona, Golias, Glock e Quebra. Realmente, a felicidade só é real quando é compartilhada!

À professora Lita pela hospitalidade, cuidado, respeito e carinho comigo. Foi uma honra poder trabalhar no laboratório de Transtornos audiomotores y epilepsias reflejas e aprender com meus colegas, meu orientador e todos os excelentes profissionais do Instituto de Neurociências de Castilla y León. Também agradeço em especial à Laura (mi hermana!), ao Richard, Orlando e Javier. Espero que ainda possamos compartilhar um tinto de verano enquanto comemos hornazo.

Ao Prof. Paulo Marcusso do Laboratório Clínico (FMVZ) pelo auxílio e parceria na coleta de amostras de sangue e análises bioquímicas do papagaio.

Ao professor Cláudio Aparecido Cassatti (FOA – UNESP) pela doação de anticorpos anti-vasopressina e anti-ocitocina.

Ao Programa de Pós-graduação em Biologia Geral e Aplicada, aos servidores do SISPG, aos servidores da biblioteca e de cada laboratório.

Ao CEMPAS da Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia da UNESP-Botucatu e à toda equipe médica veterinária. Sem a existência desse espaço, nada disso seria possível.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo financiamento da minha pesquisa e do meu intercâmbio (#88887.695696/2022-00 e #88887.839044/2023-00).

SUMÁRIO

LISTA DE ABREVIATURAS	14
LISTA DE FIGURAS	17
LISTA DE TABELAS	19
LISTA DE QUADROS	20
RESUMO	21
ABSTRACT	22
REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	23
A evolução do comportamento social	23
A inteligência oriunda dos comportamentos sociais	24
A qualidade da formação de vínculos modula a cognição das aves	27
O <i>grooming</i> social é um dos preditores para a formação de vínculos	29
INTRODUÇÃO	32
JUSTIFICATIVA	38
OBJETIVOS	39
DELINEAMENTO EXPERIMENTAL	40
METODOLOGIA	45
Animais	45
Fixação e remoção do encéfalo	46
Descrição morfológica do diencéfalo	50
Mapeamento da distribuição dos neurônios OT e neurônios VP no diencéfalo	54
Reconstrução tridimensional dos neurônios OT e neurônios VP	58
Classificação das regiões e nomenclatura dos núcleos	59
Análises estatísticas	60
RESULTADOS	62
Descrição geral da citoarquitetura do diencéfalo do papagaio-verdadeiro	62
Órgãos circunventriculares do papagaio-verdadeiro	68
Subdivisões do hipotálamo do papagaio-verdadeiro	69
Reconstrução tridimensional da citoarquitetura do diencéfalo do papagaio-verdadeiro	71
Mapeamento de vasopressina no papagaio-verdadeiro	74
Mapeamento de ocitocina no papagaio-verdadeiro	77
Comparação entre hormônios sociais e formação de pares	81
DISCUSSÃO	85

Citoarquitetura do diencefalo	85
Mapeamento e distribuição da vasopressina no papagaio-verdadeiro.....	88
Mapeamento e distribuição da ocitocina no papagaio-verdadeiro	89
Hormônios de valência social e formação de pares no papagaio-verdadeiro.....	90
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	94
APÊNDICES	102

LISTA DE ABREVIATURAS

3V: Terceiro Ventrículo;	CbL: Núcleo cerebelar lateral;
4V: Quarto ventrículo;	CbM: Núcleo cerebelar medial;
A: Arcopálio;	CEMAVE: Centro Nacional de Pesquisa e Conservação de Aves Silvestres;
AChE: acetilcolinesterase;	CEMPAS: Centro de Medicina e Pesquisa em Animais Selvagens;
AL: Ansa lenticularis;	CETAS: Centros de Triagem de Animais Silvestres;
ALB: albumina;	CEUA: Comitê de Ética no Uso de Animais;
ALT: alanina aminotransferase;	CK: creatinoquinase;
AM: Hipotálamo anterior;	COL: colesterol total;
APH: Área parahipocampal;	CP: Comissura posterior;
Aq: Aqueduto do mesencéfalo;	CPa: comissura pallial;
AST: aspartato aminotransferase;	CR: creatinina;
Bas: Núcleo Basorostral;	CRH: hormônio liberador de corticotrofina;
BD: bilirrubina direta;	DAB: 3,3' diaminobenzidina tetrahydrocloro;
BPC: bed nucleus pallial commissure;	
BSTm: Bed nucleus stria terminalis;	
BT: bilirrubina total;	
Ca: cálcio;	
CA: Comissura anterior;	
Cb: Cerebelo;	
DIP: Núcleo dorsointermedius posterior do tálamo;	EPP: extra-pair paternity
DLL: Núcleo dorsolateral anterior, par lateral;	FA: fosfatase alcalina;
DLM: Núcleo Dorso Lateral do Tálamo;	FLM: Fascículo longitudinal medial;
DLP: Núcleo dorsolateral posterior;	FPL: Fascículo prosencefálico lateral
DMP: Núcleo Dorsomedial posterior do Tálamo;	GABA: ácido gama-aminobutírico;
DNA: ácido desoxirribonucleico;	GCt: Griseo central;
EM: núcleos ectomamílares;	GGT: gama GT;
EPC: extra-pair copulation	GLIC: glicose;
	GP: Globo pálido;
	HA: Hiperpálio apical;
	HD: Hiperpálio densocelular;

HI: Hiperpálpio intermédio;	NI: Nidopálpio intermédio;
Hp: Hipocampo;	nII: Núcleo do nervo hipoglosso;
Hy: Hipotálamo;	nIII: Núcleo do nervo Oculomotor;
HyHT: Trato hipotálamo-hipofisário;	NIL: Nidopálpio Intermédio lateral;
ICc: Núcleo central do colículo inferior;	NIV: Núcleo do nervo troclear;
ICo: Núcleo intercolicular;	NIVL: Nidopálpio Intermédio, par ventrolateral;
IFs: Infundíbulo;	nV: Núcleo do nervo trigêmio;
Imc: Núcleo istmo, par magnocelular;	nX: Núcleo do nervo vago;
IN: Núcleo infundibular;	nXII: Núcleo do nervo hipoglosso;
IO: Núcleo istmo óptico;	OC: Quiasma óptico;
Ipc: Núcleo istmo, par parvocelular;	OM: Trato occipitomesencefálico;
K: potássio;	OT: ocitocina;
KB: método de Klüver-Barrera;	OV: Núcleo Ovoidal;
La: Núcleos laminares;	PB: tampão fosfato;
LDH: desidrogenase láctica;	PBS: tampão fosfato salina;
LL: Núcleo do lemnisco lateral;	PM: Núcleo pré-mamilar;
LMmc: Núcleo lentiforme mesencefálico pars magnocelular;	POA: Área pré-óptica;
LSO: órgão septal lateral;	PrV: Núcleo sensor principal do nervo trigêmio;
Lst: Estriado lateral;	PT: Núcleo pré-tectal;
LV: Ventrículo lateral;	PT: proteínas totais;
M: Mesopálpio;	PTM: Núcleo pré-tectal Medial;
ME: eminência mediana;	PVN: Núcleo paraventricular;
Mg: magnésio;	PVO: órgão paraventricular;
MMst: Núcleo Magnocelular do estriado medial	RFn: Núcleos da rafe;
Mst: Estriado medial;	Rt: Núcleo rotundus;
MT: mesotocina	S: Núcleos septais;
N: Nidopálpio;	SAC: Estrato album central;
Na: sódio;	SAP: síndrome do arrancamento de penas;
NAcc: Núcleo Accumbens;	SBH: Social Brain Hypothesis;
NC: Nidopálpio Caudal;	SCN: Núcleo supraquiasmático;
NF: Nidopálpio frontal;	SCO: órgão subcomissural;

SGC: Estrato griseo central;
SGF: Estrato griseo e fibroso superficial;
SGP: Substância grisea e fibrosa
periventricular;
SIH: Social Intelligence Hypothesis
SN: Substantia nigra;
SOe: Núcleo supraóptico external;
Sop: Estrato subpretectais;
SOv: Núcleo supraóptico ventral;
SPC: Núcleo Superficial Parvocelular;
SpL: Núcleo piriforme lateral;
SpM: núcleo piriforme medial;
STO: órgão subtrocLEAR;
TBS-TX: tampão Trisma Base 0,05M,
NaCl 0,85% e Triton-x 0,25%, pH 7,6;
TeO: Teto óptico;
TH: tirosina-hidroxilase;

Tn: Núcleo Tênia da Amígdala;
TRIG: triglicerídeos;
TRIS-HCL: tampão Trisma Base 0,05M ;
TrO: Trato óptico;
TSM: Trato septo mesencefálico;
TTD: Núcleo e trato descendente do nervo
trigêmio;
UR: ureia;
V: Recesso Ventricular;
VB: Ventral Bundle;
VMH: Hipotálamo Ventro Medial;
VN: Nervo Óptico;
VP: vasopressina;
VSt: Estriado ventral;
VT: vasotocina;
VTA: Área Tegmental Ventral.

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Imagem extraída de Alcock, 2010, p.458, apresentando exemplos de custos e benefícios da vida social entre os animais.	24
FIGURA 2. Gráfico extraído de Emery et al, 2006, e criado a partir de dados oriundos do volume encefálico e peso corporal (IWANIUK; NELSON, 2003).	26
FIGURA 3. Representação criada por CARTER, 2017, traduzida e adaptada. A via integrada da ocitocina e vasopressina se relaciona constantemente com receptores que influenciam na dinâmica social de comportamentos afiliativos e comportamentos de defesa.	33
FIGURA 4. Representação criada por CARTER, 2017, traduzida e adaptada. O esquema ilustra a percepção das emoções de acordo com a interatividade entre os componentes da via ocitocina-vasopressina.	34
FIGURA 5. Características morfológicas do papagaio <i>Amazona aestiva</i>	36
FIGURA 6. Ordem cronológica das coletas realizadas pelo Laboratório de Neuromorfologia..	41
FIGURA 7. Características do papagaio <i>Amazona aestiva</i> . A) Comportamento de <i>allogrooming</i> entre um par social; B) Comportamento de <i>autogrooming</i> ; C) Síndrome do arrancamento de penas (SAP), um dos comportamentos estereotipados vistos em cativeiro; D) Paisagem de novos indivíduos após coletar as penas para sexagem; E) Contenção e marcação do novo indivíduo com tinta atóxica; F) Papagaio-verdadeiro identificado com marca "5".	42
FIGURA 8. Imagens e descrição das principais medidas morfométricas para aves.	45
FIGURA 9. Coleta de papagaios <i>Amazona aestiva</i> feita em 6 de dezembro de 2022..	47
FIGURA 10. Eixo do corte perpendicular ao quiasma óptico..	48
FIGURA 11. Processamento do material biológico do papagaio-verdadeiro após a remoção do encéfalo.	49
FIGURA 12. Padronização de algumas das técnicas selecionadas para estudo citoarquitetônico.	51
FIGURA 13. Densidade de fibras (A a E) e de soma (F a J) em ordem ascendente de intensidade após o protocolo de imuno-histoquímica para TH no papagaio-verdadeiro.	52
FIGURA 14. Exemplo da variação de marcação para o método de Klüver-Barrera após a padronização feita no tecido nervoso de papagaio-verdadeiro. A partir da variação, estabeleceu-se o critério qualitativo de intensidade.	53
FIGURA 15. Exemplo da variação de marcação da histoquímica para NADPH-diaforase após a realização da padronização da técnica. A partir da variação, estabeleceu-se o critério qualitativo de intensidade.	54
FIGURA 16. Exemplo da variação de marcação da histoquímica para AChE após a realização da padronização da técnica. A partir da variação, estabeleceu-se o critério qualitativo de intensidade.	54
FIGURA 17. Padronização dos protocolos de imuno-histoquímica para ocitocina (A, B e C, na concentração de 1:1000) e vasopressina (D e E, na concentração de 1:5000).	55
FIGURA 18. Especificidade dos anticorpos comerciais utilizados no protocolo de imuno-histoquímica de ocitocina e vasopressina.	56
FIGURA 19. Densidade de fibras (A a E) e de soma (F a J) em ordem ascendente de intensidade estabelecida como critério para divisão (+, ++, +++, +++++, ++++++) para o protocolo de imuno-histoquímica para vasopressina no papagaio-verdadeiro.	58
FIGURA 20. Densidade de fibras (A a D) e de soma (E a H) em ordem ascendente de intensidade estabelecida como critério para divisão (+, ++, +++, +++++) para o protocolo de imuno-histoquímica para ocitocina no papagaio-verdadeiro. Comparativamente, a ocitocina tem intensidade menor de marcação do que a vasopressina.	58
FIGURA 21. Cortes histológicos seriados do encéfalo do papagaio verdadeiro para descrição da sua citoarquitetura geral, extraído de SCHICK et al, 2024 (submetido).	62
FIGURA 21. Continuação da Figura 21.	63
FIGURA 22. Citoarquitetura do diencéfalo e mapeamento da identidade neuroquímica de núcleos diencefálicos..	64

FIGURA 23. Área pré-óptica (POA) no final do hipotálamo anterior (A): POA-dorsal, POA-medial e POA-ventral circundadas em linhas pretas. Em B, destaca-se os núcleos próximos ao trato occipito mesencefálico (OM) circundados por linhas marrons, na altura do hipotálamo tuberal. O início do A9 foi circundado pelas linhas azuis pontilhadas, lateralmente ao A10 e iniciam-se logo após o final do hipotálamo mamilar. A direção em D é a mesma entre todas as imagens.	66
FIGURA 24. Órgãos circunventriculares no encéfalo do papagaio-verdadeiro possuem relação direta com o conteúdo do líquido, pois fazem fronteira com o sistema ventricular.	68
FIGURA 25. Divisão do hipotálamo de acordo com referências citoarquitônicas dos núcleos..	70
FIGURA 26. Reconstrução 3D do diencefalo feita a partir dos cortes histológicos de ocitocina ou vasopressina contracordados com a técnica de Nissl para estudo da citoarquitetura.	71
FIGURA 27. Sequência dos cortes histológicos no sentido coronal desenhados para a reconstrução 3D.	72
FIGURA 27, continuação. Sequência dos cortes histológicos no sentido coronal desenhados para a reconstrução 3D.	73
FIGURA 28. Hemisfério do papagaio-verdadeiro com os principais núcleos vasopressinérgicos com níveis rostrocaudais (A a D).	75
FIGURA 29. Boxplot dos núcleos imunorreativos à vasopressina diencefálicos.	77
FIGURA 30. Distribuição e mapeamento de células imunorreativas à ocitocina, ordenadas rostrocaudalmente.	79
FIGURA 31. O PVM é um núcleo sexualmente dimórfico quanto à ocitocina no papagaio-verdadeiro..	80
FIGURA 32. Boxplot dos núcleos imunorreativos à ocitocina diencefálicos.	81
FIGURA 33. Relação entre os hormônios sociais estabelece uma regressão linear cujo coeficiente de Pearson é consideravelmente baixo, mostrando que a alteração de um dos hormônios não necessariamente se traduzirá numa relação de resposta diretamente proporcional ao outro.	81
FIGURA 34. Contagem celular de ocitocina e vasopressina entre os núcleos do diencefalo de acordo com a socialidade dos papagaios-verdadeiros.	82
FIGURA 35. Densidade celular da ocitocina e vasopressina entre os núcleos do diencefalo de acordo com a socialidade dos papagaios-verdadeiros no SCN (A), SON ventral (B), SON externo (C), PVN (D) e LHv (E). A densidade celular do PVN mostra que as células imunorreativas à VP e OT se compactam de maneira diferente entre os neuropeptídeos.	83
FIGURA 36. Comparação entre a anatomia macroscópica de aves com diferentes hábitos.	86

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Quantificação de células vasopressinérgicas no papagaio-verdadeiro. Ao lado do número da identificação do animal, a sigla "P" ou "I" indica se o papagaio estava pareado ou isolado, respectivamente. NA indica o número ausente. No animal 218, indica a perda do tecido. No animal 2133, a ausência é justificada pelo número limitado em que o SCN aparece nas séries com espessura de 40 μ m (geram cerca de 1 a 2 cortes histológicos/papagaio).	76
Tabela 2. Quantificação de células ocitocinérgicas no papagaio-verdadeiro. Ao lado do número da identificação do animal, a sigla "P" ou "I" indica se o papagaio estava pareado ou isolado, respectivamente. NA: dado ausente. Os animais 218 e 1469 tiveram parte do diencéfalo perdido, o que justifica o NA de ambos.....	80
Tabela 4. Medidas relacionadas ao corpo e bico do papagaio-verdadeiro.....	104
Tabela 5. Medidas de comprimento e diâmetro dos membros superiores e inferiores do papagaio-verdadeiro..	104
Tabela 6. Valores médios e individuais dos parâmetros bioquímicos. NA: dado indisponível.	105

LISTA DE QUADROS

Quadro 1. Descrição da socialidade, identificação e destino do material biológico de <i>A. aestiva</i> . Esses animais compõem o banco de encéfalos e de órgãos do Laboratório de Neuromorfologia.	43
Quadro 2. Alinhamento de cada técnica utilizada para atingir os objetivos gerais da pesquisa.	44
Quadro 3. Planejamento estatístico dos testes executados.....	60
Quadro 4. Estruturas diencefálicas e estruturas usadas de referências citoarquitetônicas de outras grandes regiões mapeadas com todas as técnicas utilizadas. Todas as estruturas estão delimitadas no modelo 3D.	67
Quadro 5. Distribuição e intensidade de fibras e SOMA imuno-reativas à vasopressina no papagaio-verdadeiro.	74
Quadro 6. Distribuição e intensidade de fibras e SOMA imuno-reativas à ocitocina no papagaio-verdadeiro.....	77

RESUMO

As aves da família Psittacidae tornaram-se alvo do tráfico ilegal devido ao interesse comercial. No Brasil, a espécie *Amazona aestiva* representa 80% das capturas ilegais e sua população diminuiu cerca de 20% a 29% nos últimos 10 anos. Além disso, a falta de conhecimento sobre papagaios contribui para a negligência da saúde desses animais pelos seus donos, culminando no abandono. O papagaio-verdadeiro (*A. aestiva*) tem necessidades sociais, como a formação de pares, pois é uma espécie monogâmica genética. A ansiedade de separação leva a um comportamento estereotipado, comportamento semelhante à depressão e até mesmo à morte. Alguns tratamentos incluem a administração de inibidores de dopamina, como o haloperidol. Entretanto, as descrições do cérebro, inclusive a distribuição de neuropeptídeos associados à rede neural social, são escassas. Descrevemos a região do diencéfalo e mapeamos a expressão da vasopressina (VP) e da ocitocina (OT), relacionadas à valência social, em 9 papagaios-verdadeiros. Os cortes histológicos foram analisados usando uma série de técnicas para estudo citoarquitetônico (método de Nissl, método de Klüver-Barrera, histoquímica para AChE e NADPH-diaforase, imunohistoquímica para TH). Outras secções histológicas do encéfalo do papagaio-verdadeiro foram processadas por imunohistoquímica para OT (1:1000) e VP (1:5000) seguindo um protocolo *free floating*. O diencéfalo foi descrito de acordo com os núcleos na direção rostrocaudal, além de ser subdividido em hipotálamo anterior, hipotálamo tuberal e hipotálamo mamilar. Quatro órgãos circunventriculares foram descritos como referências citoarquitetônicas. A imunorreatividade para VP e OT foi localizada em áreas hipotalâmicas, áreas talâmicas e abaixo da comissura anterior. Curiosamente, não houve imunorreatividade para OT e VP no BSTm, o que pode se relacionar com a regressão gonadal da espécie quando está em cativeiro. Há mais células vasopressinérgicas do que ocitocinérgicas no sistema nervoso de *A. aestiva* e a quantidade de células dos hormônios de valência social é maior em papagaios que formam pares sociais do que em papagaios que permanecem isolados nos ambientes sob cuidados humanos. Essas informações melhoram a compreensão da cognição dos papagaios-verdadeiros e auxiliam em exames anatômicos e diagnósticos neurológicos.

Palavras-chave: formação de pares; inteligência social; papagaios; neuroanatomia; neuropeptídeos.

ABSTRACT

Birds from the Psittacidae family became the target of illegal trafficking because of commercial interest. In Brazil, *Amazona aestiva* represents 80% of illegal captures and its population has declined 20-29% in the past 10 years. In addition, the lack of knowledge about parrots contributes to pet owners neglecting their animals' health, culminating in abandonment. The blue-fronted Amazon parrot (*A. aestiva*) has social needs such as pair bonding. Facing separation anxiety leads to stereotyped behavior, depression-like behavior and even death. Some treatments include the administration of dopamine inhibitors such as haloperidol. However, descriptions of the brain, including the distribution of neuropeptides associated with the social neural network, are scarce. We described the region of diencephalon and mapped the expression of vasopressin (VP) and oxytocin (OT), related to pair bonding in 9 blue-fronted Amazon parrots. We stained brain slices using a series of techniques for cytoarchitectural study (Nissl method, Klüver-Barrera method, histochemistry for AChE and NADPH-diaphorase, immunohistochemistry for TH). Other histological sections of brains were processed by immunohistochemistry for OT (1:1000) and VP (1:5000) following a free-floating protocol. The diencephalon was described according to its different nuclei in the rostro caudal direction, as well as being subdivided into the anterior hypothalamus, tuberal hypothalamus and mammillary hypothalamus. Four circumventricular organs were described as cytoarchitectural references. Immunoreactivity for VP and OT were localized in hypothalamic areas, thalamic areas and below the anterior commissure. Curiously, there was no immunoreactivity for OT and VP in the BSTm, which may be related to the species' gonadal regression when in captivity. There are more vasopressinergic than oxytocinergic cells in the nervous system of *A. aestiva* and the numbers of cells for both social hormones are more abundant in parrots that form bonds than in parrots that remain isolated in environments under human care. This information improves the understanding of the blue-fronted Amazon parrot cognition and is useful in anatomical examinations and neurological diagnoses.

Keywords: pair bonding; social intelligence; parrots; neuroanatomy; neuropeptides.

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

A evolução do comportamento social

O comportamento social pode ser definido como toda interação entre dois ou mais indivíduos da mesma espécie (ALCOCK, 2009). Geralmente, a interação pode ser uma competição por algum recurso, como as interações agonísticas (LADICH, 1990), hierarquia de dominância social (FAN; WALTHER; LIN, 2015) ou territorialidade (HENSCHER; SKINNER, 1991), e também pela forma de cooperação, como comportamentos de limpeza (MORALES PICARD et al., 2020), a divisão do trabalho, assistência aos indivíduos doentes, comportamento de ajuda (WONG; BALSHINE, 2011) e formação de pares por mais de um período reprodutivo (SEIBERT, 2008).

As características e particularidades de seres sociáveis (i.e., socialidade) entre os animais pode variar altamente no reino animal de acordo com o número de indivíduos, o tempo e a energia gastos nas interações sociais (ALCOCK, 2009). As origens do comportamento social podem ser explicadas por 4 ângulos: 1) abordagem da alimentação, com participação de indivíduos que encontram alimentos e forrageiam juntos (BEAUCHAMP, 2022); 2) abordagem de predador, com efeitos de diluição ou de proteção frente a ameaças predatórias (HAMMER et al., 2023); 3) abordagem de grupo, utilizando-se de alertas precoces de outros indivíduos frente a desafios (DUTOIR; LÉNA; LENGAGNE, 2017) e 4) abordagem do cuidado parental, que aumenta as chances de sobrevivência da prole pelo esforço e alta energia investida pelos pais (ex: cuidado biparental em papagaios, SPOON, 2006). Tais perspectivas não são excludentes ou necessariamente complementares, mas podem nos auxiliar no prisma da evolução da socialidade.

A evolução das abordagens só foi possível porque os coespecíficos envolvidos nesses comportamentos sociais, de alguma maneira, ganharam benefícios geneticamente adaptativos. O tempo e a energia para atingir posições sociais dentro de um grupo pode ser um fator determinante para a socialidade das espécies. De acordo com John Alcock, "viver sozinho é melhor do que viver junto quando a razão custo-benefício é melhor para indivíduos solitários do que para os indivíduos sociais" (ALCOCK, 2009, ver FIGURA 1).

Uma vez que a genética foi integrada a esse conceito de evolução, tornou-se evidente que tais indivíduos potencialmente sociais seriam selecionados pela capacidade de transmitir o maior número de cópias de seus genes para as gerações futuras (DAS, 2020). Portanto, o comportamento social torna-se adaptativo quando aumenta a capacidade de um indivíduo de

angariar recursos e formar as alianças que o ajudam a sobreviver e a se reproduzir (HAMILTON, 1963).

Custos	Benefícios
Maior visibilidade de indivíduos agrupados para os predadores	Defesa contra predadores via efeito de diluição ou via defesa mútua (ver Capítulo 6)
Maior transmissão de doenças e parasitas entre os membros do grupo	Oportunidades de receber assistência dos outros ao tratar dos patógenos
Maior competição por alimento entre os membros do grupo	Aumentar o forrageamento via efeito central de informação (ver Capítulo 7)
Tempo e energia gastos pelos subordinados ao se relacionarem com companheiros mais dominantes	Subordinados têm permissão concedida para permanecer a salvo dentro do grupo
Maior vulnerabilidade do macho ao adultério	Oportunidade para alguns machos tentarem adultério
Maior vulnerabilidade das fêmeas de terem ovos atirados dos ninhos ou terem seus ninhos parasitados e outras formas de interferência reprodutiva realizadas por outros indivíduos	Oportunidade para ejetar ovos alheios, parasitar ninhos e interferir na reprodução de rivais

FIGURA 1. Imagem extraída de Alcock, 2010, p.458, apresentando exemplos de custos e benefícios da vida social entre os animais. De maneira geral, a socialidade traz benefícios reprodutivos e defensivos enquanto desafia seu estabelecimento pela competição por alimentos ou pela proliferação de parasitas e outras doenças.

A inteligência oriunda dos comportamentos sociais

Na década de 70, Nicholas Humphrey interessou-se pelo comportamento social de primatas, principalmente pelo destaque relacionado à sua aparente “inteligência superior” em relação a outros animais, refletido tanto em testes comportamentais como parâmetros neuroanatômicos. O neuropsicólogo britânico manteve um grupo de macacos-rhesus (*Macaca mulatta*) em seu departamento e observava a performance cognitiva dos primatas, que o impressionaram pela capacidade de resolução de problemas, mesmo vivendo em um ambiente controlado, sem a necessidade de buscar por alimentos ou fugir de predadores. A ausência desses estímulos intrigava Humphrey, já que tais desafios podem melhorar as habilidades cognitivas dos animais. No entanto, os macacos-rhesus estavam vivendo em grupos sociais.

A partir dessas observações, em 1976, Nicholas Humphrey estabeleceu a Hipótese da Inteligência Social (SIH, do inglês Social Intelligence Hypothesis, ver Humphrey, 1976). De acordo com ela, o ambiente físico não forneceria os tipos de desafios que poderiam levar à evolução de uma mente inteligente e um cérebro desenvolvido, no entanto, o ambiente social poderia ser o real propulsor dessa inteligência (HUMPHREY; 1976). A premissa para tal hipótese é a de que o ambiente social é altamente imprevisível e desafiador, principalmente em grupos que possuem um histórico de interações com os mesmos indivíduos por um maior tempo, como era o caso do macaco-rhesus (HUMPHREY; 1976).

Mais de 20 anos depois, uma nova proposta corroborou e complementou a hipótese de Humphrey. A Hipótese do Cérebro Social (SBH, do inglês *Social Brain Hypothesis*, ver Dunbar, 1998) focava em aspectos relacionados à manipulação do ambiente social (por exemplo, ajudar um indivíduo e não receber a mesma ajuda e outros dilemas relacionados à teoria dos jogos) e na relação estabelecida entre a socialidade e o tamanho do cérebro. Porém, tais afirmações ficaram restritas a maiores generalizações no reino animal, já que a maior parte da investigação e dos experimentos se focaram em primatas.

No início dos anos 2000, Emery e colaboradores (2007) testaram se a Social Intelligence Hypothesis está presente em aves, já que, até aquele momento, algumas evidências (MARLER; 1996) baseadas em experimentos com cooperação, aprendizagem social e defesa em grupo, indicavam que os primatas não aparentavam ter uma inteligência “mais sofisticada” que as aves naqueles aspectos comportamentais estudados. Porém, a socialidade das aves se constitui de maneira diferente do que a socialidade em primatas (MORALES PICARD et al., 2020). Enquanto estes possuem grupos grandes e estáveis de indivíduos que se relacionam entre si sem necessariamente manter um vínculo exclusivo com um coespecífico, a maior parte das aves é monogâmica (genética e/ou socialmente) (WEST, 2014). Nelas, as interações com grupos maiores de coespecíficos ocorre apenas fora do período reprodutivo ou em situações específicas, como competições por territórios para nidificar e voo em grupo, por exemplo.

Os psitacídeos, como papagaios, cacatuas e araras, são especialmente conhecidos por formarem vínculos que ultrapassam mais de um período reprodutivo (SPOON, 2006). Alguns deles podem permanecer por mais de uma década com o mesmo par. Tais espécies tendem a ter cérebros maiores em relação ao tamanho corporal e são amplamente conhecidas por sua inteligência, que se destaca de outras espécies de aves, como gansos ou galinhas. No entanto, nem todas as aves possuem essa mesma relação de tamanho corporal e volume encefálico como os psitacídeos (IWANIUK; NELSON, 2003).

Diante desse dilema, o que surge como explicação para tais diferenças na inteligência entre as famílias de aves (como galináceos comparados com psitacídeos) e semelhanças entre algumas aves (como corvídeos e psitacídeos) e primatas é o tipo de interação social estabelecida entre os seus coespecíficos (EMERY et al., 2007). Isto é, a qualidade da relação social estabelecida implica algumas das diferenças encontradas no tamanho do cérebro e na inteligência de primatas, psitacídeos e corvídeos quando comparados com outras famílias de aves ou outros grupos de vertebrados.

Existe outra diferença curiosa entre o encéfalo altamente desenvolvido e aspectos de inteligência entre esses animais. A capacidade de memorização e armazenamento de informações para lembrar-se de indivíduos específicos, seus respectivos atos passados e o status atual da posição hierárquica de um membro dentro de um grupo é processada de maneira diferente entre aves e primatas (NOTTEBOHM, 1981; EMERY et al., 2007; DUNBAR, 1998). Nestes, a Hipótese do Cérebro Social (SBH) argumenta que o cérebro dos primatas aumentou como resposta para processar e armazenar as informações sociais, justificando o desenvolvimento de áreas como o telencéfalo (DUNBAR; 1998), por exemplo.

Em aves, uma das hipóteses é de que a plasticidade neuronal atua neste aspecto modulando o desenvolvimento encefálico de acordo com a demanda das relações sociais. Afinal, boa parte do volume e área do encéfalo das aves estão relacionados com capacidades de voo e do canto. Assim, manter quaisquer outras áreas de tecidos neurais que não se relacionam com estes dois aspectos em constante desenvolvimento pode ter uma alta demanda energética para o animal (NOTTEBOHM, 1981). Por exemplo, o hipocampo e os sistemas de vocalização mostram mudanças de tamanho conforme a aprendizagem vocal durante o período reprodutivo ou durante a busca de sítios para nidificar e evitar parasitas de ovos e ninhos (NOTTEBOHM, 1981; REBOREDA; CLAYTON; KACELNIK, 1996). A modulação auxilia na manutenção do custo energético para manter o aumento no volume dos núcleos de vocalização (HVC e RA) apenas durante a estação reprodutiva. Aplicando a SBH para explicar tal fenômeno, poderíamos justificar este aumento como uma resposta das regiões encefálicas aos estímulos sociais.

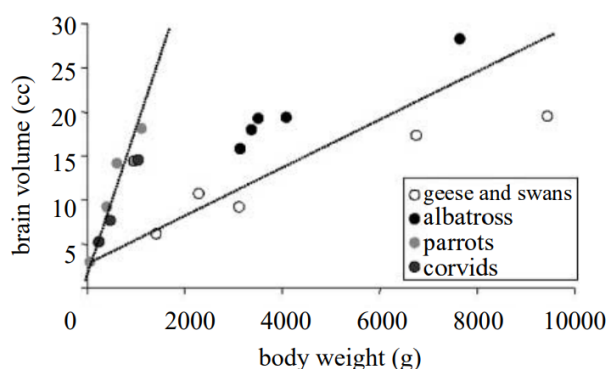


FIGURA 2. Gráfico extraído de Emery et al, 2006, e criado a partir de dados oriundos do volume encefálico e peso corporal (IWANIUK; NELSON, 2003). O volume encefálico de papagaios é parecido com os corvídeos e o volume encefálico de patos; gansos e albatrozes são similares entre si; no entanto, gansos, cisnes e albatrozes possuem corpos maiores do que papagaios e corvídeos. Portanto, as linhas representam a comparação da regressão linear entre corvídeos e papagaios (espécies de menor peso corporal, linha com o maior coeficiente angular) com a regressão linear entre gansos, cisnes e

albatrozes (espécies de maior peso corporal, linha com o menor coeficiente angular). A partir disso, vemos que corvídeos e papagaios possuem, proporcionalmente, maiores encéfalos em relação ao peso corporal do que cisnes, gansos e albatrozes.

É verdade que os fatores ecológicos também contribuem para a diferença encontrada no tamanho do cérebro e em habilidades relacionadas à inteligência. Porém, o tipo de interação

social estabelecida por um longo período parece ser mais importante quando comparamos as habilidades cognitivas entre diferentes espécies de aves (FIGURA 2). A isto, atribui-se o nome de “inteligência de relacionamento” (EMERY et al., 2007), em que a qualidade da relação entre os vínculos estabelecidos em espécies altamente monogâmicas exerce um papel fundamental no desenvolvimento encefálico. Portanto, o sistema de reprodução das aves poderia ser um dos fatores que alteram tanto a estrutura da socialidade como a biologia estrutural e funcional do cérebro.

A qualidade da formação de vínculos modula a cognição das aves

Podemos classificar as aves de acordo com o sistema reprodutivo (monogamia, poligamia, poliginia ou poliandria) e em relação ao cuidado parental (cuidado biparental, cuidado maternal, cuidado parental ou cuidadores cooperativos) (SPOON, 2006). O estabelecimento de vínculos é uma característica conhecida entre este grupo de vertebrados, já que cerca de 90% das aves são monogâmicas (LACK, 1968; WAN; CHANG; YIN, 2013).

A monogamia pode assumir um amplo espectro nesses animais (WEST, 2014): desde espécies que formam pares sociais novos a cada ciclo reprodutivo (ex: passeriformes) a espécies que formam pares sociais por anos, incluindo nos períodos que não são reprodutivos (ex: psitacídeos). As aves que formam pares sociais por mais de 1 ano e fora do período reprodutivo são classificadas como tendo um tipo de monogamia de longo termo, enquanto que os pares sociais que duram apenas uma temporada reprodutiva são classificados como uma monogamia de 1 ano (IWANIUK; NELSON, 2003).

Podemos observar algumas espécies de aves monogâmicas que vivem em colônias formando pares sociais durante o período reprodutivo e, quando escolhem sítios para nidificar, dividem a colônia em grupos menores, preferindo permanecer próximos do seu respectivo grupo (EMERY, 2004). Assim, observamos o aparecimento de famílias com vários pares sociais e, uma vez que a prole se desenvolve e alça vôos, as aves retornam a uma colônia com mais indivíduos novamente e podem se reagrupar na próxima estação reprodutiva (PERRINS, 2003). Por isso, a ideia de que os vínculos entre os pares sociais são imutáveis ou de que todos os pares são “totalmente fiéis” tem se mostrado uma visão antropomorfizada do comportamento social e reprodutivo das aves.

O par social pode aproveitar cópulas extra-pares, portanto não mantendo um vínculo exclusivo (determinado de acordo com testes de paternidade com DNA), ou beneficiar-se do cuidado parental de um outro par que pertence à família criada, deixando o seu ovo em outro

ninho, por exemplo (WEST, 2014). É o que chamamos de monogamia social com cópulas e parentalidade extra-par (do inglês, *extra-pair copulation*, EPC e *extra-pair paternity*, EPP). No entanto, é verdade que algumas espécies de pares sociais podem manter sua predileção pelo indivíduo escolhido como par, mantendo-se com o mesmo macho ou fêmea por vários ciclos reprodutivos. Isto caracteriza a monogamia genética, em que as cópulas extra par (EPCs) e parentalidade extra par (EPPs) possuem taxas muito baixas ou nulas (WEST, 2014).

A monogamia de longo termo e genética é uma das mais raras de serem encontradas na natureza (GRIFFITH; OWENS; THUMAN, 2002), já que também é algo difícil de se comprovar. Afinal, os delineamentos experimentais para este tipo de experimento dependem de um traqueamento constante do animal e demanda testes de paternidade. Além dessas características metodológicas, sistemas geneticamente monogâmicos exigem um elevado esforço reprodutivo de ambos os pais, com proles que demandam cuidado parental e que possuem o desenvolvimento altricial.

Filhotes altriciais são totalmente dependentes por eclodir em estágios anteriores do desenvolvimento ontogenético, portanto, demandam um esforço dos cuidadores em encontrar alimento e protegê-los contra predadores por mais tempo, enquanto são vulneráveis e não podem viver sozinhos (LINDEN; LUESCHER, 2006, p. 93-111). De maneira quase oposta, as espécies precociais são conhecidas por atingirem a independência de seus progenitores em menor tempo, e, assim, demandam menos energia com comportamentos relacionados ao cuidado parental (WEST, 2014). Elas são conhecidas pela estratégia de apostar na quantidade de ovos e filhotes ao invés da qualidade do cuidado parental, sendo definidas como r-estrategistas (RICKLEFS, 1996).

É comum que espécies altriciais apresentem poucos filhotes, que as proles geralmente demandem o cuidado biparental e que a espécie tenha um ciclo de vida longo, caracterizando-se como k-estrategistas quanto à sua estratégia de sobrevivência (RICKLEFS, 1996). Daí surge a necessidade de um vínculo de longa duração e com qualidade para manter a sobrevivência tanto dos pares sociais durante competições por recursos alimentares como da prole durante os períodos reprodutivos. Tal fato poderia explicar as baixas taxas de ECP e EPP e o fortalecimento do vínculo entre pares sociais além do contexto reprodutivo.

Por isso, a maior parte dos estudos sobre a neurobiologia do comportamento social focam-se em aves monogâmicas sociais, já que até mesmo a classificação das espécies monogâmicas genéticas é um desafio e exige estudos de longo prazo. Podemos ver um exemplo em Eastwood e colaboradores (2018), que investigaram se as taxas de ECP e EPP são baixas

em um psitacídeo australiano, *Platyceus elegans*, através da genotipagem de microssatélites. Os resultados mostraram que este psitacídeo não teve nenhum caso de EPP em mais de 40 pares sociais acompanhados por cerca de 8 anos e apenas um caso de EPC, justificado pelos autores como uma possível troca acidental de ovos. Porém, ao analisarem indivíduos de *Platyceus elegans* reintroduzidos à natureza, os pesquisadores encontraram uma taxa de 32% de pareamento com mais de um coespecífico (EASTWOOD et al., 2018). Embora as taxas de EPP e EPC fossem esperadas, este último dado desafia a noção de um vínculo duradouro na caracterização da monogamia genética no contexto de cativeiro e da reintrodução de espécies.

Além de técnicas de biologia molecular para detecção dos pares sociais, outra metodologia possível é a utilização de etogramas em espécies que possuem comportamentos já bem caracterizados. Isto porque alguns comportamentos afiliativos são específicos durante o estabelecimento de vínculos e podem nos fornecer pistas de vínculos estáveis entre grupos sociais. O grooming é um dos comportamentos mais comuns de serem observados entre pares sociais. Podemos defini-lo como o ato de usar dentes ou bico, a língua ou as extremidades distais de membros para remoção de ectoparasitas do próprio corpo (*autogrooming*) ou de coespecíficos (*allogrooming*) (HILL; BOON, 2010).

O grooming social é um dos preditores para a formação de vínculos

O *allogrooming* ultrapassa sua função higiênica de remoção de ectoparasitas e proporciona oportunidades de interação e formação de vínculos sociais, influenciando na organização social das relações afiliativas (LAZARO-PEREA; ARRUDA; SNOWDON, 2004). Embora seja uma relação mútua, ela não se distribui igualmente em termos de tempo de dedicação. Dentro do par social, geralmente há o indivíduo doador (que executa por maior tempo o comportamento e recebe menos) e o indivíduo receptor (que recebe por maior tempo o comportamento e executa menos) de *allogrooming* (FERREIRA; FERREIRA; NISHIDA, 2016). O comportamento pode ser estabelecido entre vários membros de um grupo, entre pares monogâmicos e entre pais e prole (MORALES PICARD et al., 2020; TERRY, 1970). Por isso, o valor adaptativo do *allogrooming* traz tanto benefícios higiênicos como a facilitação e manutenção de vínculos sociais.

Em primatas, o *allogrooming* acontece em mais de um indivíduo; i.e., o comportamento não é exclusivo de um par social monogâmico. A dinâmica de “catação” pode ser alterada de acordo com posições hierárquicas no grupo social e compreende até 20% da atividade diária do animal (DUNBAR, 2010). A razão deste tempo ser tão significativo na vida dos primatas é

melhor explicada pelo tamanho do grupo do que pelo tamanho do corpo do animal (DUNBAR, R.I.M., 1991). Portanto, é um dos comportamentos mais altruístas¹ entre primatas, já que muitas vezes a remoção do ectoparasita feita pelo doador do *allogrooming* não traz nenhum benefício imediato, como a alimentação do parasita ou uma nova posição social (SCHINO; AURELI, 2010).

Nas aves, o comportamento de *allogrooming* é comumente chamado de *allopreening*², já que trata-se da limpeza das penas (RADFORD; DU PLESSIS, 2006; MORALES PICARD et al., 2020). A maior parte delas não realiza tal comportamento, embora ele tenha sido descrito em mais de 100 espécies de aves e seja mais frequente em determinados grupos de aves, como os psitacídeos (KENNY; BIRKHEAD; GREEN, 2017). A probabilidade de ocorrer o *allopreening* é maior em espécies que possuem uma proximidade entre os indivíduos, como aquelas que vivem em colônias, ou em agrupamentos denominados famílias ou que possuem um vínculo de longa duração (BROOKE, 1985; SEIBERT, 2006; KENNY; BIRKHEAD; GREEN, 2017).

Em uma colônia de pinguins-de-testa-amarela (*Eudyptes chrysolophus*), Brooke (1985) encontrou taxas maiores de infestações parasitárias entre aqueles que não possuíam nenhum pareamento social. Ou seja, mesmo sendo uma espécie gregária, o *allopreening* depende do vínculo social com outro coespecífico. Geralmente, o comportamento de *allopreening* é direcionado nas regiões corporais que a ave não conseguiria realizar a limpeza sozinha, como o pescoço e a cabeça (COX, 2012), portanto sendo um comportamento valioso de se receber em áreas vulneráveis do corpo. Isto reforça a função higiênica do comportamento afiliativo; no entanto, a função social do *allopreening* tem particularidades diferentes quando comparada à função social em primatas.

Bonobos e chimpanzés interagem com mais membros de um grupo do que corvídeos e psitacídeos em cativeiro (MORALES PICARD et al., 2020). Mesmo gastando tempos similares no comportamento de *allogrooming* e *allopreening*, as aves preferiram exclusivamente seus respectivos pares sociais para a realização do comportamento afiliativo enquanto os primatas faziam *allogrooming* com uma maior número de parceiros. Isto mostra a importância de

¹: a tradução para comportamento altruísta se baseia na literatura atual e traduzida para o português (ALCOCK, 2009p. 457-506). No entanto, existe um debate sobre o uso do termo também ser substituído por “comportamento de ajuda”, dependendo do contexto. Trata-se do mesmo fenômeno;

²: *preen* também pode significar, de acordo com a tradução para o português feita com *Cambridge Dictionary*, limpar, limpar-se, enfeitar-se, arrumar-se, alisar as penas, embonecar-se.

determinados coespecíficos para as aves em relação a outros membros do grupo, já que o *allopreening* auxilia na manutenção de vínculos com os parceiros “preferidos” (MORALES PICARD et al., 2020), o que está de acordo com as características que classificam a monogamia.

Porém os mecanismos que explicam a formação e estabelecimento de vínculos ainda não são completamente elucidados, pois mesclam-se com outros aspectos comportamentais e ecológicos durante períodos críticos, como o acasalamento e o cuidado parental (GOODSON, 2005). Mesmo depois de quase três décadas de estudos com os passeriformes tentilhões-zebra (*Taeniopygia guttata*), aves territorialistas e gregárias, ainda não se sabe se mecanismos neurais envolvidos nos fenótipos sociais evoluíram necessariamente de forma convergente ou divergente entre as espécies monogâmicas e alopARENTAIS (GOODSON; KELLY; KINGSBURY, 2012). Isto também permanece como uma incógnita para outras espécies de aves que possuem sistemas monogâmicos genéticos, como os psittaciformes. Neles, o comportamento de *allopreening* pode exercer a sua função social no fortalecimento de vínculo durante o comportamento sexual e no cuidado biparental da prole altricial.

Justamente por tal desafio, a formação de vínculos é explicada em mais detalhes apenas em poucas espécies, como é o caso do arganaz da pradaria (*Microtus ochrogaster*), único mamífero monogâmico e um dos raros modelos para estudo de formação de vínculos (TURNER et al., 2010; FINK; EXCOFFIER; HECKEL, 2006). Além de estudos comportamentais e ecológicos sobre esta espécie, vemos uma série de investigações que tentam compreender a neurobiologia por trás dos vínculos de longa duração.

O estabelecimento da predileção por um coespecífico durante o estabelecimento de um vínculo social envolve a ativação concomitante de receptores vasopressinérgicos e ocitocinérgicos com os centros de recompensa durante a interação social (GOODSON, 2005). Por isso, percebemos que as aves apresentam uma rede neural de comportamentos sociais que pode ser comparada à rede neural social de mamíferos (GOODSON, 2005; GOODSON; KELLY; KINGSBURY, 2012). No entanto, ainda existem lacunas na descrição do sistema nervoso de espécies monogâmicas genéticas, pois além da sua difícil detecção, elas não constituem modelos experimentais, como galináceos ou roedores.

INTRODUÇÃO

Os neuropeptídeos de vasotocina (VT) e mesotocina (MT) (i.e., arginina-vasopressina e mesotocina, hormônio homólogo à ocitocina (OT) de tetrápodes não mamíferos) são responsáveis pela valência dos estímulos sociais (SONG; ALBERS, 2018; KELLY; GOODSON, 2014; HYODO, 2016) e fundamentais para o processamento das informações sociais durante o reconhecimento individual feito pelos animais que vivem em pares sociais (GOODSON, 2005). Diante de um dilema entre beber água ou escolher uma fêmea para acasalar, machos de tentilhões-zebra focam sua atenção no estímulo social e o priorizam em relação à necessidade fisiológica (ROESER et al., 2023). Ou seja, a sede passa a ser secundária e os hormônios e circuitos neurais relacionados ao comportamento social são ativados. A mudança no foco da atenção também se reflete na ativação concomitante do sistema mesolímbico dopaminérgico, que auxilia no reforço da aprendizagem e reconhecimento social, durante a interação com a fêmea (ROESER et al., 2023)

Há ao menos 14 termos para as estruturas homólogas às formas canônicas de VP e OT entre mamíferos e demais vertebrados (HOYLE, 1999; LIU; CURTIS; WANG, 2001; OCAMPO DAZA; LEWICKA; LARHAMMAR, 2012; SCHORSCHER-PETCU et al., 2010; TAKAHASHI; KAWASHIMA, 2008). Ambos os nonapeptídeos são sintetizados no hipotálamo por dois tipos celulares: 1) neurônios magnocelulares, localizados no núcleo supraóptico (SOv e SOe) e no núcleo paraventricular (PVN) e 2) neurônios parvocelulares no PVN nos amniotas (MOORE; LOWRY, 1998). O PVN se destaca pois é um núcleo relativamente maior e possui projeções para locais relacionados com uma gama de comportamentos sociais que envolvem OT e VT: amígdala, corpo estriado, diencéfalo, mesencéfalo, rombencéfalo e até mesmo a medula espinal (CARTER et al., 2008; GOODSON; THOMPSON, 2010).

Tanto os hormônios homólogos à OT e VP compartilham estruturas bioquímicas similares (GOODSON; KELLY; KINGSBURY, 2012), bem como seus receptores se projetam para regiões extra-hipotalâmicas, como o núcleo accumbens e o bed nucleus da stria terminalis (BSTm) (GOODSON, 2009). Administrações exógenas dos dois neuropeptídeos atuam de forma cruzada, indicando que esse cross-talk entre receptores e neurotransmissores também tem um papel na mediação do controle de interações sociais em espécies monogâmicas (SONG; ALBERS, 2018). Evidências mostram que os receptores dos nonapeptídeos atuam de forma ora complementar e ora antagônica na formação de pares sociais, tanto em subespécies de tentilhões-zebra altamente gregárias como em subespécies territorialistas, com diferenças

espécie-específica e de sexo. De maneira geral, a vasopressina parece atuar na formação de pares em machos enquanto a ocitocina parece mediar o mesmo fenômeno nas fêmeas de maneira análoga (GOODSON; KINGSBURY, 2011; KELLY; GOODSON, 2014a; KLATT; GOODSON, 2013).

Nos mamíferos, tanto a produção como as conexões de receptores do sistema arginina-vasopressina localizados na região PVN podem regular o cuidado parental e a agressividade em fêmeas de *Microtus ochrogaster* (CARTER et al., 2008). Em indivíduos de *Taeniopygia guttata*, o antagonista do receptor de OT reduz a preferência por grupos maiores, prejudica a formação de pares e diminui a preferência por indivíduos familiares nas fêmeas, enquanto que o antagonista do receptor de VP diminui a preferência por grupos maiores e altera a agressividade em contextos diferentes nos machos (KELLY; GOODSON, 2014a).

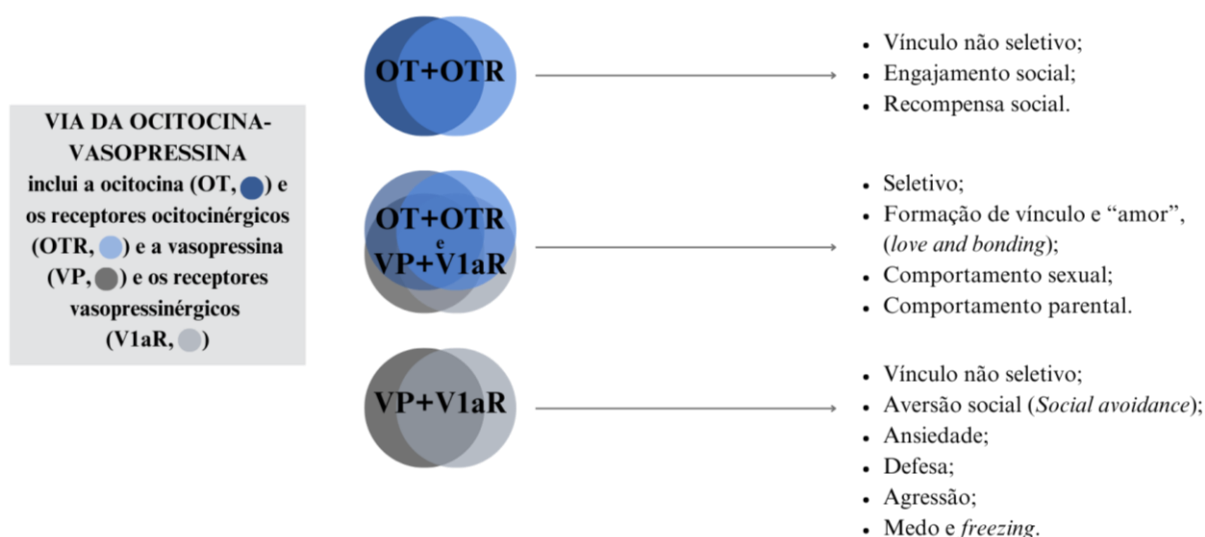


FIGURA 3. Representação criada por CARTER, 2017, traduzida e adaptada. A via integrada da ocitocina e vasopressina se relaciona constantemente com receptores que influenciam na dinâmica social de comportamentos afiliativos e comportamentos de defesa. É importante notar que a ocitocina, hormônio amplamente conhecido como o "hormônio do amor", atua isoladamente em poucos contextos (como condições seguras) e com baixa frequência. Ainda, a seletividade da formação de vínculos depende da ação concomitante e dialética entre OT, OTR, VP e V1aR, embora estudos que incluam a vasopressina em suas investigações sobre vínculos sejam comparativamente menos frequentes (CARTER, 2017)

A interação de coespecíficos durante os comportamentos de formação de vínculo promove e reforça a coesão social. Um comportamento característico é o allogrooming, pois envolve seletividade e preferência de pares, indicando possíveis proximidades entre coespecíficos. Portanto, é plausível pensar que a estimulação cutânea realizada durante o allogrooming poderia estimular a produção de hormônios como ocitocina (OT), vasopressina (VP) e neuropeptídeos similares no diencéfalo de aves.

A ativação do sistema arginina-vasopressina e mesotocina, com seus neurônios e receptores, pode aumentar a liberação de dopamina, relacionando-se à sensação de prazer e bem-estar (FIGURA 4). Por isso, o valor adaptativo da função social do allogrooming se relaciona com a qualidade de vida dos animais altamente sociais, especialmente nas aves monogâmicas.

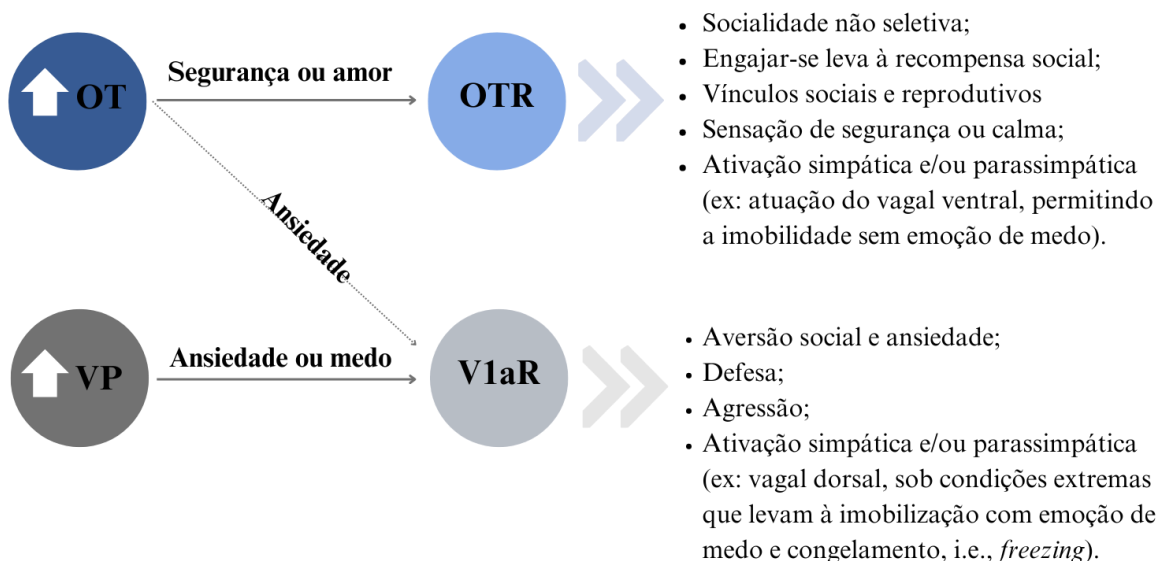


FIGURA 4. Representação criada por CARTER, 2017, traduzida e adaptada. O esquema ilustra a percepção das emoções de acordo com a interatividade entre os componentes da via ocitocina-vasopressina. O VP e o V1aR evoluíram primeiro, fato hipoteticamente explicado pelo valor adaptativo de VP e V1aR frente a condições de medo ou de ansiedade, relacionadas ao contexto de sobrevivência. Por isso, a depender do contexto da interação comportamental, podemos ver desfechos quase antagônicos (ex: *freezing* e imobilidade sem a emoção de medo, complexo vagal ventral e complexo vagal dorsal). O sistema ocitocina-vasopressina também interage com moléculas como a dopamina, GABA, serotonina, CRH e opióides, além de ser influenciado pelas experiências dos estágios iniciais do desenvolvimento e pela epigenética.

De maneira antagônica, a ausência de vínculo altera o sistema mesolímbico dopaminérgico negativamente. Em papagaios, o enfrentamento da ansiedade de separação pode levar a comportamentos estereotipados como a síndrome do arrancamento de penas (SAP), ver (SEIBERT, 2006), comportamento semelhante à depressão e até mesmo à morte (BAUKHAGEN; ENGELL, 2022). Alguns tratamentos incluem a administração de inibidores de dopamina, como o haloperidol (MARTIN, 2006).

Os papagaios são alvos frequentes do tráfico de animais, pois são animais extremamente exuberantes com plumagem colorida (SEIBERT, 2006a), são inteligentes (apresentam maior número de neurônios no telencéfalo do que primatas (OLKOWICZ et al., 2016) e têm cérebros maiores em relação à sua massa corporal quando comparado a primatas (IWANIUK; DEAN; NELSON, 2005), reconhecem sua imagem em espelhos, (BREED; MOORE, 2016), imitam

uma série de sons pela capacidade de aprendizagem vocal (CHAKRABORTY; JARVIS, 2015) e também são sociáveis (SAYOL; LEFEBVRE; SOL, 2016)

O Brasil é conhecido pela sua rica avifauna e, justamente por isso, recebeu o apelido de “*Terra papagalli*” pelos portugueses durante as primeiras navegações após o início da colonização. O papagaio-verdadeiro (*Amazona aestiva*) é a espécie de psitacídeo mais abundante no Brasil (ICMBio, 2020) e suas características (FIGURA 5) incluem ter o bico curvo (com a maxila projetada para além da mandíbula), pés zigodáctilos (o segundo e terceiro dedos são voltados cranialmente, enquanto que o hálux e o quarto dedo são projetados caudalmente), plumagem muito colorida (penas de voo são verde azuladas, as bases da retrizes extremas possui a coloração vermelha, pés cinzas escuros, encontro com plumas vermelhas, amarelas ou mistas, cabeça com penas amarelas, fronte azul e bico preto, ver PAN, 2021), encéfalo altamente desenvolvido e grande, curiosidade e manuseio de ferramentas, capacidade de aprendizagem ao longo de toda a vida, vocalizações distintas em relação a outros grupos de aves (como passeriformes), mecanismos de alimentação extremamente versáteis (comumente chamados de predadores de sementes), comportamento social complexo, formação de vínculos de longa duração, nidificação em cavidades (como em troncos de palmeiras), casca dos ovos brancas (mostrando a relação com o lugar escuro em que nidificam) e filhotes altriciais (SEIBERT, 2008a).

Por conta disso, os papagaios *A. aestiva* representam 80% das capturas ilegais e a sua população diminuiu cerca de 30% na última década (BERKUNSKY et al., 2017; SEIXAS; MOURÃO, 2018). Ainda, a falta de conhecimento sobre a biologia dos papagaios é um fator de risco para aumentar a negligência da saúde desses pets não convencionais por seus donos, frequentemente culminando em abandono de animais de estimação (BAUKHAGEN; ENGELL, 2022). Uma das consequências do tráfico ilegal de aves é a superlotação de centros veterinários com papagaios como o *Amazona aestiva*.

O estresse da captura ilegal e a ansiedade de separação podem fazer com que o papagaio-verdadeiro não consiga estabelecer um novo par social, mantendo-se totalmente isolado. Porém, também vemos um outro desfecho no cativeiro. Curiosamente, há a reconfiguração dos vínculos sociais no papagaio *A. aestiva* em alguns indivíduos. Nos novos pares sociais podemos ver duas configurações: pares heterossexuais e pares isossexuais que permanecem juntos mesmo fora do período reprodutivo (COPPOLA; NISHIDA; FERREIRA, 2015; SEIBERT, 2008).

No entanto, percebemos que ainda existem diversas lacunas tanto no significado social do *allopreening* em relações afiliativas de pares heterossexuais e pares isossexuais como sobre

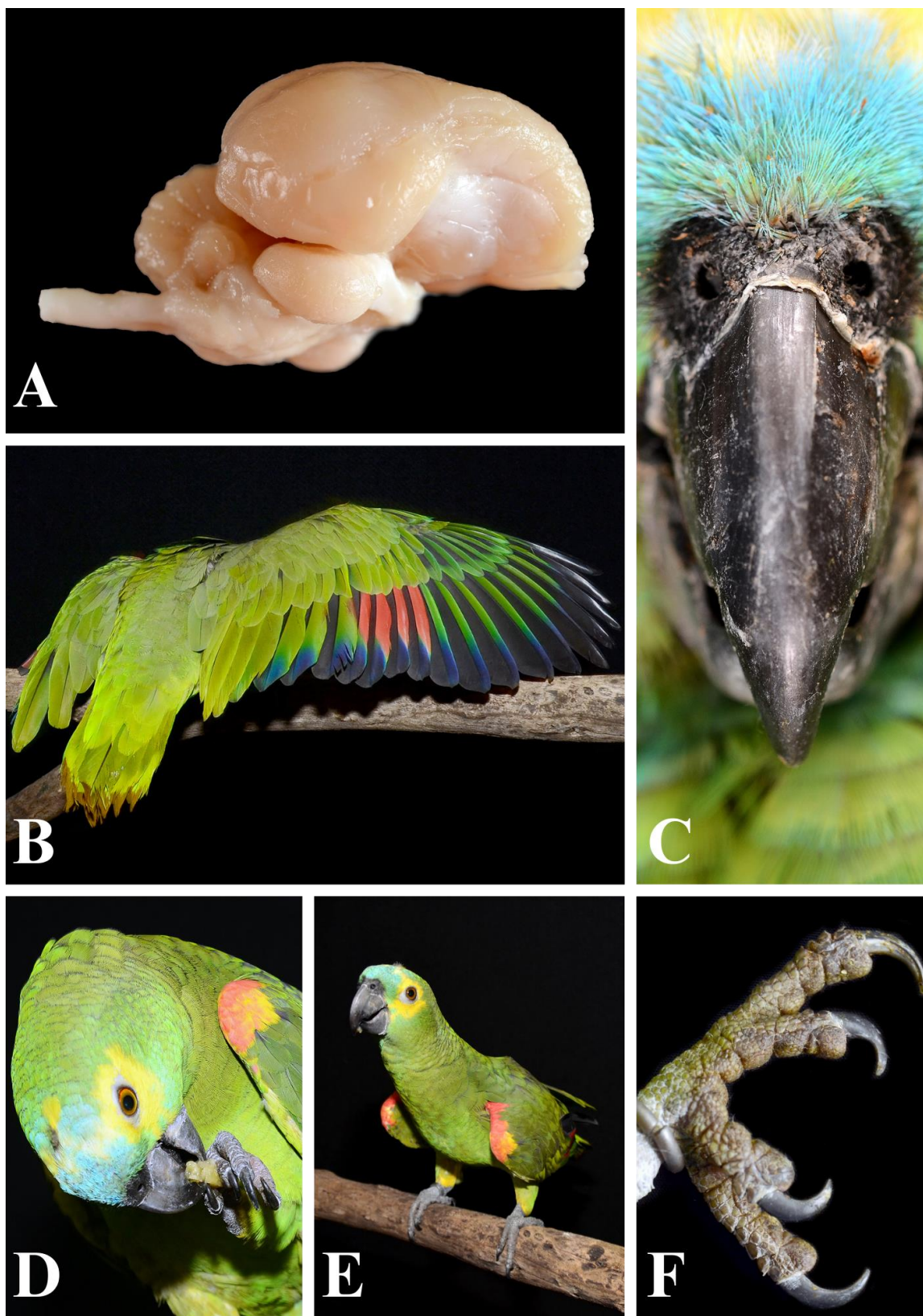


FIGURA 5. Características morfológicas do papagaio *Amazona aestiva*. A) Encéfalo altamente desenvolvido, com aproximadamente 4 cm de comprimento (medida rostrocaudal); B) Detalhe da coloração das plumas que constituem as asas; C) Bico curvo negro e fronte azul dorsalmente às narinas; D) Manuseio de ferramentas com o bico curvo e os pés zigodáctilos; E) A organização dos dedos dos pés zigodáctilos permite que o papagaio-verdadeiro fique empoleirado; F) Detalhe dos pés zigodáctilos e a organização dos dedos. Fotos: acervo da professora Sílvia Mitiko Nishida e do professor José de Anchieta de Castro e Horta-Júnior.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCOCK, John. **Anim. Behav. An Evol. approach**, 9th ed. Sunderland, MA, US: Sinauer Associates, 2009.
- ASTE, N et al. Anatomical and neurochemical definition of the nucleus of the stria terminalis in Japanese quail (*Coturnix japonica*). **The Journal of comparative neurology**, v. 396, n. 2, p. 141–57, 29 jun. 1998.
- BAUKHAGEN, HS Starenchak; ENGELL, MD. Avian cognition and the implications for captive parrot welfare. **Animal Welfare**, v. 31, n. 2, p. 257–267, 1 maio 2022.
- BEAUCHAMP, Guy. Flocking in birds is associated with diet, foraging substrate, timing of activity, and life history. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 76, n. 6, p. 74, 25 jun. 2022.
- BERK, Mitchell L. et al. The localization of vasotocin and neurophysin neurons in the diencephalon of the pigeon, *Columba livia*. **Journal of Comparative Neurology**, v. 204, n. 4, p. 392–406, 9 fev. 1982.
- BERKUNSKY, I. et al. Current threats faced by Neotropical parrot populations. **Biological Conservation**, v. 214, p. 278–287, out. 2017.
- BISCHOF, Hans-Joachim. A stereotaxic headholder for small birds. **Brain Research Bulletin**, v. 7, n. 4, p. 435–436, out. 1981.
- BONS, Noëlle. The topography of mesotocin and vasotocin systems in the brain of the domestic mallard and Japanese quail: Immunocytochemical identification. **Cell And Tissue Research**, v. 213, n. 1, dez. 1980.
- BRAUTH, Steven E. et al. Functional Anatomy of Forebrain Auditory Pathways in the Budgerigar <i>(Melopsittacus undulatus)</i> (Part 1 of 2). **Brain, Behavior and Evolution**, v. 44, n. 4–5, p. 210–221, 1994.
- _____. Sexual dimorphism of vocal control nuclei in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*) revealed with Nissl and NADPH-d staining. **Journal of Comparative Neurology**, v. 484, n. 1, p. 15–27, 28 mar. 2005.
- BRAUTH, S. E. et al. Sexual dimorphism of vocal control nuclei in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*) revealed with Nissl and NADPH-d staining. **The Journal of Comparative Neurology**, v. 484, n. 1, p. 15–27, 2005.
- Budgerigar Brain Atlas. Disponível em: <<http://www.brauthlab.umd.edu/atlas.htm>>
- BREED, Michael D.; MOORE, Janice. Cognition. **Anim. Behav.** [S.l.]: Elsevier, 2016. p. 175–209. Disponível em: <<https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780128015322000064>>. Acesso em: 28 out. 2020.
- BROOKE, M. de L. The effect of allopreening on tick burdens of molting eudyptid penguins. **The Auk**, p. 893–895, 1985.
- CARTER, C. Sue. The Oxytocin–Vasopressin Pathway in the Context of Love and Fear. **Frontiers in Endocrinology**, v. 8, 22 dez. 2017.

- CARTER, C et al. Oxytocin, vasopressin and sociality. **Adv. Vasopressin Oxytocin — From Genes to Behav. to Dis.** [S.l.]: Elsevier, 2008. p. 331–336.
- CEMAVE, LEAL, Renato Petry; ANTAS, Paulo de Tarso Zuquim; RESENDE, Susana de Moura Lara. Manual de anilhamento de aves. 1981.
- CHAKRABORTY, Mukta; JARVIS, Erich D. Brain evolution by brain pathway duplication. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 370, n. 1684, p. 20150056, 19 dez. 2015.
- COPPOLA, M. P.; NISHIDA, S. M; FERREIRA, J. C. P. **Efeito do enriquecimento ambiental na organização social do papagaio-verdadeiro (*Amazona aestiva*) mantido em cativeiro.** Tese (Mestrado), Universidade Estadual Paulista - Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Botucatu, 2015.
- COX, James A. Social Grooming in the Brown-headed Nuthatch may have Expanded Functions. **Southeastern Naturalist**, v. 11, n. 4, p. 771–774, 2012. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/41819794>>.
- COZZI, Bruno; MASSA, Renato; PANZICA, Gian Carlo. The NADPH-diaphorase-containing system in the brain of the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). **Cell and Tissue Research**, v. 287, n. 1, p. 101–112, 16 dez. 1996.
- DAS, Nikunja. Hamilton’s Rule and Genetic Relatedness. **Encycl. Evol. Psychol. Sci.** Cham: Springer International Publishing, 2020. p. 1–5.
- DUNBAR, R.I.M. Functional Significance of Social Grooming in Primates. **Folia Primatologica**, v. 57, n. 3, p. 121–131, 14 fev. 1991.
- DUNBAR, Robin I. M. The social brain hypothesis. **Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews**, v. 6, n. 5, p. 178–190, 1998.
- DUTOIR, Mylène; LÉNA, Jean-Paul; LENGAGNE, Thierry. Mobbing calls: a signal transcending species boundaries. **Animal Behaviour**, v. 131, p. 3–11, set. 2017.
- EASTWOOD, Justin R. et al. Pair fidelity in long-lived parrots: genetic and behavioural evidence from the Crimson Rosella (*Platycercus elegans*). **Emu - Austral Ornithology**, v. 118, n. 4, p. 369–374, 2 out. 2018.
- EMERY, Nathan J. Are corvids ‘feathered apes’. **Comparative analysis of minds**, v. 181, p. e213, 2004.
- EMERY, Nathan J et al. Cognitive adaptations of social bonding in birds. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 362, n. 1480, p. 489–505, 29 abr. 2007.
- FABRIS, C et al. The vasotocinergic system in the hypothalamus and limbic region of the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). **European journal of histochemistry : EJH**, v. 48, n. 4, p. 367–72, 2004.
- FAN, Meng-Wen; WALTHER, Bruno A.; LIN, Ruey-Shing. Social Dominance Hierarchies and Phenotypic Correlates of Dominance in Captive Groups of the Grey-cheeked Fulvetta *Alcippe*

morrisonia in Taiwan. **Ethology**, v. 121, n. 5, p. 442–450, maio 2015.

FERREIRA, I.F.; FERREIRA, J.P.; NISHIDA, S.M. **Caracterização da formação e manutenção de pares de *Amazona aestiva* mantidos em cativeiro**. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências de Botucatu, UNESP. Botucatu, p.21, 2016.

FINK, Sabine; EXCOFFIER, Laurent; HECKEL, Gerald. Mammalian monogamy is not controlled by a single gene. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, n. 29, p. 10956–10960, 18 jul. 2006.

GOODSON, James L. The vertebrate social behavior network: Evolutionary themes and variations. **Hormones and Behavior**, v. 48, n. 1, p. 11–22, jun. 2005.

GOODSON, James L.; KELLY, Aubrey M.; KINGSBURY, Marcy A. Evolving nonapeptide mechanisms of gregariousness and social diversity in birds. **Hormones and Behavior**, v. 61, n. 3, p. 239–250, 2012. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.yhbeh.2012.01.005>>.

GOODSON, James L.; KINGSBURY, Marcy A. Nonapeptides and the Evolution of Social Group Sizes in Birds. **Frontiers in Neuroanatomy**, v. 5, 2011.

GOODSON, James L.; THOMPSON, Richmond R. Nonapeptide mechanisms of social cognition, behavior and species-specific social systems. **Current Opinion in Neurobiology**, v. 20, n. 6, p. 784–794, dez. 2010.

GRIFFITH, Simon C.; OWENS, Ian P. F.; THUMAN, Katherine A. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. **Molecular Ecology**, v. 11, n. 11, p. 2195–2212, 9 nov. 2002.

HAAKENSON, Chelsea M. et al. The neural distribution of the avian homologue of oxytocin, mesotocin, in two songbird species, the zebra finch and the canary: A potential role in song perception and production. **Journal of Comparative Neurology**, v. 530, n. 13, p. 2402–2414, 22 set. 2022.

HAMILTON, W. D. The Evolution of Altruistic Behavior. **The American Naturalist**, v. 97, n. 896, p. 354–356, set. 1963.

HAMMER, Tracey L. et al. Disentangling the “many-eyes”, “dilution effect”, “selfish herd”, and “distracted prey” hypotheses in shaping alert and flight initiation distance in a colonial seabird. **Behavioural Processes**, v. 210, p. 104919, ago. 2023.

HENSCHER, Johannes R.; SKINNER, John D. Territorial Behaviour by a Clan of Spotted Hyenas *Crocuta crocuta*. **Ethology**, v. 88, n. 3, p. 223–235, 12 jan. 1991.

HILL, Rachel A.; BOON, Wah Chin. Modulatory effects of estrogens on grooming and related behaviors. **Neurobiol. Grooming Behav.** [S.l.]: Cambridge University Press, 2010. p. 108–130.

HOYLE, Charles H.V. Neuropeptide families and their receptors: evolutionary perspectives. **Brain Research**, v. 848, n. 1–2, p. 1–25, nov. 1999.

HUMPHREY, Nicholas K. The social function of intellect. 1976.

HYODO, Susumu. Non-Mammalian Oxytocin Family Peptides. **Handbook of Hormones**, p. 50- e6D-

3, 2016.

ICMBIO. **Plano de Ação Nacional para Conservação das Espécies Ameaçadas - Papagaios**. Brasília: ICMBIO, 2020. Disponível em: <<https://www.icmbio.gov.br/portal/faunabrasileira/plano-de-acao-nacional-lista/837-plano-de-acao-nacional-para-conservacao-dos-papagaios-da-mata-atlantica>>

IWANIUK, Andrew N.; DEAN, Karen M.; NELSON, John E. Interspecific Allometry of the Brain and Brain Regions in Parrots (Psittaciformes): Comparisons with Other Birds and Primates. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 65, n. 1, p. 40–59, 2005.

IWANIUK, Andrew N.; NELSON, John E. Developmental differences are correlated with relative brain size in birds: a comparative analysis. **Canadian Journal of Zoology**, v. 81, n. 12, p. 1913–1928, 1 dez. 2003.

IZAWA, E. I.; WATANABE, S. A stereotaxic atlas of the brain of the jungle crow (*Corvus macrorhynchos*). **Integration of Comparative Neuroanatomy and Cognition**, p. 215–273, eds M. A. Hoffman and S. Watanabe (Tokyo: Keio University Press), 2007.

KÁDÁR, Andrea et al. Improved method for combination of immunocytochemistry and Nissl staining. **Journal of Neuroscience Methods**, v. 184, n. 1, p. 115–118, 30 out. 2009.

KAMKRATHOK, Boonyarit et al. Distribution of mesotocin-immunoreactive neurons in the brain of the male native Thai chicken. **Acta Histochemica**, v. 119, n. 8, p. 804–811, out. 2017.

KARNOVSKY, M. J.; ROOTS, L. A "DIRECT-COLORING" THIOCHOLINE METHOD FOR CHOLINESTERASES. **Journal of Histochemistry & Cytochemistry**, v. 12, n. 3, p. 219–221, 26 mar. 1964.

KARTEN, Harvey J.; HODOS, William; NAUTA, Walle JH. **A stereotaxic atlas of the brain of the pigeon: (Columba Livia)**. Baltimore: Johns Hopkins Press, 1967.

KELLY, Aubrey M.; GOODSON, James L. Hypothalamic oxytocin and vasopressin neurons exert sex-specific effects on pair bonding, gregariousness, and aggression in finches. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 16, p. 6069–6074, 22 abr. 2014a.

KELLY, Aubrey M.; GOODSON, James L. Hypothalamic oxytocin and vasopressin neurons exert sex-specific effects on pair bonding, gregariousness, and aggression in finches. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 111, n. 16, p. 6069–6074, 22 abr. 2014b. Disponível em: <<http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1322554111>>.

KENNY, Elspeth; BIRKHEAD, Tim R; GREEN, Jonathan P. Allopreening in birds is associated with parental cooperation over offspring care and stable pair bonds across years. **Behavioral Ecology**, v. 28, n. 4, p. 1142–1148, 1 ago. 2017.

KERSTEN, Ylva; FRIEDRICH-MÜLLER, Bettina; NIEDER, Andreas. A histological study of the song system of the carrion crow (*Corvus corone*). **Journal of Comparative Neurology**, p. cne.25112, 29 jan. 2021.

KLATT, James D.; GOODSON, James L. Oxytocin-like receptors mediate pair bonding in a socially

- monogamous songbird. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1750, p. 20122396, 7 jan. 2013.
- KLÜVER, H.; BARRERA, E. A method for the combined staining of cells and fibers in the nervous system. **Journal of neuropathology and experimental neurology**, v. 12, n. 4, p. 400–403, 1953.
- KUENZEL, Wayne J.; KANG, Seong W.; JURKEVICH, Alexander. Neuroendocrine regulation of stress in birds with an emphasis on vasotocin receptors (VTRs). **General and Comparative Endocrinology**, v. 190, p. 18–23, 1 set. 2013.
- KUENZEL, Wayne J.; VAN TIENHOVEN, Ari. Nomenclature and location of avian hypothalamic nuclei and associated circumventricular organs. **Journal of Comparative Neurology**, v. 206, n. 3, p. 293–313, 10 abr. 1982.
- LACK, David. Ecological Adaptations for Breeding in Birds. **London, Methuen and Co., Ltd.**, v. 86, n. 4, p. 774–777, out. 1968.
- LADICH, Friedrich. Vocalization during Agonistic Behaviour in *Cottus gobio* L. (Cottidae): An Acoustic Threat Display. **Ethology**, v. 84, n. 3, p. 193–201, 12 jan. 1990.
- LAZARO-PEREA, Cristina; ARRUDA, Maria de Fátima; SNOWDON, Charles T. Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. **Animal Behaviour**, v. 67, n. 4, p. 627–636, abr. 2004.
- LINDEN, Phoebe Greene; LUESCHER, Andrew U. Behavioral Development of Psittacine Companions: Neonates, Neophytes, and Fledglings. **Man. Parrot Behav.** [S.l.]: Wiley, 2006. p. 93–111.
- LIU, Yan; CURTIS, J. Thomas; WANG, Zuoxin. Vasopressin in the lateral septum regulates pair bond formation in male prairie voles (*Microtus ochrogaster*). **Behavioral Neuroscience**, v. 115, n. 4, p. 910–919, ago. 2001.
- MARLER, Peter. Social cognition: Are primates smarter than birds?. In: **Current ornithology**. Boston, MA: Springer US, 1996. p. 1–32.
- MARTIN, Graham R. et al. Kiwi Forego Vision in the Guidance of Their Nocturnal Activities. **PLoS ONE**, v. 2, n. 2, p. e198, 7 fev. 2007.
- MARTIN, Kenneth M. Psittacine Behavioral Pharmacotherapy. **Man. Parrot Behav.** [S.l.]: Wiley, 2006. p. 267–279.
- MAZENGENYA, Pedzisai et al. Putative Adult Neurogenesis in Old World Parrots: The Congo African Grey Parrot (*Psittacus erithacus*) and Timneh Grey Parrot (*Psittacus timneh*). **Frontiers in Neuroanatomy**, v. 12, 13 fev. 2018.
- MONTAGNESE, Catherine M. et al. Distribution of vasotocin- and vasoactive intestinal peptide-like immunoreactivity in the brain of blue tit (*Cyanistes coeruleus*). **Frontiers in Neuroanatomy**, v. 9, 14 jul. 2015.

- MOORE, Frank L.; LOWRY, Christopher A. Comparative neuroanatomy of vasotocin and vasopressin in amphibians and other vertebrates. **Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology**, v. 119, n. 3, p. 251–260, jun. 1998.
- MORALES PICARD, Alejandra et al. Why preen others?: Predictors of allopreening in parrots and corvids and comparisons to grooming in great apes. **Ethology**, v. 126, n. 2, p. 207–228, 1 fev. 2020. Disponível em: <<https://researchers.mq.edu.au/en/publications/why-preen-others-predictors-of-allopreening-in-parrots-and-corvid>>. Acesso em: 5 abr. 2022.
- NOTTEBOHM, Fernando. A Brain for All Seasons: Cyclical Anatomical Changes in Song Control Nuclei of the Canary Brain. **Science**, v. 214, n. 4527, p. 1368–1370, 18 dez. 1981.
- OCAMPO DAZA, Daniel; LEWICKA, Michalina; LARHAMMAR, Dan. The oxytocin/vasopressin receptor family has at least five members in the gnathostome lineage, including two distinct V2 subtypes. **General and Comparative Endocrinology**, v. 175, n. 1, p. 135–143, jan. 2012.
- OLKOWICZ, Seweryn et al. Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 113, n. 26, p. 7255–7260, 2016.
- PANZICA, Gian Carlo et al. The parvocellular vasotocin system of Japanese quail: a developmental and adult model for the study of influences of gonadal hormones on sexually differentiated and behaviorally relevant neural circuits. **Environmental Health Perspectives**, v. 110, n. suppl 3, p. 423–428, jun. 2002.
- PAXINOS, George; WATSON, Charles. **The rat brain in stereotaxic coordinates**. 5th Edition ed. [S.l.: s.n.], 2004.
- PERRINS, Christopher M. The new encyclopedia of birds. **(No Title)**, 2003.
- POIRIER, Colline et al. A three-dimensional MRI atlas of the zebra finch brain in stereotaxic coordinates. **NeuroImage**, v. 41, n. 1, p. 1–6, maio 2008.
- RADFORD, Andrew N.; DU PLESSIS, Morné A. Dual function of allopreening in the cooperatively breeding green woodhoopoe, *Phoeniculus purpureus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 61, n. 2, p. 221–230, 5 dez. 2006.
- REBOREDA, Juan C.; CLAYTON, Nicky S.; KACELNIK, Alex. Species and sex differences in hippocampus size in parasitic and non-parasitic cowbirds. **NeuroReport**, v. 7, n. 2, p. 505–508, jan. 1996.
- REINER, A. A new avian brain nomenclature: Why, how and what. **Brain Research Bulletin**, v. 66, n. 4–6, p. 317–331, set. 2005.
- REINER, Anton et al. Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei. **Journal of Comparative Neurology**, v. 473, n. 3, p. 377–414, 31 maio 2004.
- REINER, ANTON et al. Songbirds and the Revised Avian Brain Nomenclature. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 1016, n. 1, p. 77–108, 16 jun. 2004.
- REINER, Anton; MEDINA, Loreta. **Catecholaminergic perikarya and fibers in the avian nervous**

- system. . [S.l.: s.n.], 1994. Disponível em: <<https://www.researchgate.net/publication/312974891>>.
- RICKLEFS, Robert E. A economia da natureza. In: **A economia da natureza**. 1996. p. 470-470.
- ROBERTS, Todd F. et al. Distribution of tyrosine hydroxylase-containing neurons and fibers in the brain of the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*): General patterns and labeling in vocal control nuclei. **Journal of Comparative Neurology**, v. 429, n. 3, p. 436-454, 15 jan. 2001.
- ROESER, Andrea et al. Dopaminergic error signals retune to social feedback during courtship. **Nature**, v. 623, n. 7986, p. 375-380, 9 nov. 2023.
- SAITO, N; GROSSMANN, R. Effects of short-term dehydration on plasma osmolality, levels of arginine vasotocin and its hypothalamic gene expression in the laying hen. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology**, v. 121, n. 3, p. 235-239, nov. 1998.
- SASAKI, Takeshi; SHIMADA, Kiyoshi; SAITO, Noboru. Changes of AVT levels in plasma, neurohypophysis and hypothalamus in relation to oviposition in the laying hen. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology**, v. 121, n. 2, p. 149-153, out. 1998.
- SAYOL, Ferran; LEFEBVRE, Louis; SOL, Daniel. Relative Brain Size and Its Relation with the Associative Pallium in Birds. **Brain, Behavior and Evolution**, v. 87, n. 2, p. 69-77, 2016.
- SCHINO, Gabriele; AURELI, Filippo. The relative roles of kinship and reciprocity in explaining primate altruism. **Ecology Letters**, v. 13, n. 1, p. 45-50, 21 jan. 2010.
- SCHNEIDER, Caroline A; RASBAND, Wayne S; ELICEIRI, Kevin W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. **Nature Methods**, v. 9, n. 7, p. 671-675, 28 jul. 2012.
- SCHORSCHER-PETCU, A. et al. Oxytocin-Induced Analgesia and Scratching Are Mediated by the Vasopressin-1A Receptor in the Mouse. **Journal of Neuroscience**, v. 30, n. 24, p. 8274-8284, 16 jun. 2010.
- SEIBERT, Lynne M. Feather-Picking Disorder in Pet Birds. **Man. Parrot Behav.** [S.l.]: Wiley, 2006a. p. 255-265.
- _____. Social Behavior of Psittacine Birds. **Manual of Parrot Behavior**, p. 43-48, 2008a.
- _____. Social Behavior of Psittacine Birds. **Manual of Parrot Behavior**, p. 43-48, 28 jan. 2008b. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/9780470344651.ch5>>. Acesso em: 3 abr. 2022.
- _____. Social Behavior of Psittacine Birds. **Man. Parrot Behav.** [S.l.]: Wiley, 2006b. p. 43-48.
- SEIXAS, Gláucia Helena Fernandes; MOURÃO, Guilherme. Communal roosts of the Blue-fronted Amazons (*Amazona aestiva*) in a large tropical wetland: Are they of different types? **PLOS ONE**, v. 13, n. 10, p. e0204824, 17 out. 2018.
- SINGH, Utkarsha A.; IYENGAR, Soumya. The expression of DARPP-32 in adult male zebra finches (*Taenopygia guttata*). **Brain Structure and Function**, v. 224, n. 8, p. 2939-2972, nov. 2019.
- SONG, Zhimin; ALBERS, H. Elliott. Cross-talk among oxytocin and arginine-vasopressin receptors:

Relevance for basic and clinical studies of the brain and periphery. **Frontiers in Neuroendocrinology**, v. 51, p. 14–24, out. 2018.

SPOON, Tracey R. Parrot Reproductive Behavior, or Who Associates, Who Mates, and Who Cares. **Man. Parrot Behav.** [S.l.]: Wiley, 2006. p. 63–77.

STOKES, Tegner M.; LEONARD, Christiana M.; NOTTEBOHM, Fernando. The telencephalon, diencephalon, and mesencephalon of the canary, *Serinus canaria*, in stereotaxic coordinates. **Journal of Comparative Neurology**, v. 156, n. 3, p. 337–374, 9 ago. 1974.

TAKAHASHI, T.; KAWASHIMA, M. Mesotocin Receptor Binding in Oviduct Uterus of the Hen Before and After Oviposition. **Poultry Science**, v. 87, n. 3, p. 546–550, mar. 2008.

TERRY, Roger L. Primate Grooming as a Tension Reduction Mechanism. **The Journal of Psychology**, v. 76, n. 1, p. 129–136, 2 set. 1970.

THEOFANOPOULOU, Constantina; BOECKX, Cedric; JARVIS, Erich D. A hypothesis on a role of oxytocin in the social mechanisms of speech and vocal learning. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 284, n. 1861, p. 20170988, 30 ago. 2017.

TURNER, Leslie M. et al. Monogamy evolves through multiple mechanisms: Evidence from V1aR in deer mice. **Molecular Biology and Evolution**, v. 27, n. 6, p. 1269–1278, 2010.

VOORHUIS, T.A.M. et al. Testosterone-sensitive vasotocin-immunoreactive cells and fibers in the canary brain. **Brain Research**, v. 442, n. 1, p. 139–146, fev. 1988.

WAN, Dongmei; CHANG, Peng; YIN, Jiangxia. Causes of extra-pair paternity and its inter-specific variation in socially monogamous birds. **Acta Ecologica Sinica**, v. 33, n. 3, p. 158–166, jun. 2013.

WEST, Rhiannon J. D. The evolution of large brain size in birds is related to social, not genetic, monogamy. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 111, n. 3, p. 668–678, mar. 2014.

WONG, Marian; BALSHINE, Sigal. The evolution of cooperative breeding in the African cichlid fish, *Neolamprologus pulcher*. **Biological Reviews**, v. 86, n. 2, p. 511–530, maio 2011.

ZHAO, Zhilei et al. Anterior forebrain pathway in parrots is necessary for producing learned vocalizations with individual signatures. **Current Biology**, v. 33, n. 24, p. 5415–5426.e4, dez. 2023.

APÊNDICES