

UNIVERSIDADE DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO

FACULDADE DE FORMAÇÃO DE PROFESSORES

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS

Limitações metabólicas ao aumento do número de
neurônios encefálicos em primatas

Karina Fonseca Azevedo

Monografia apresentada ao departamento de Ciências da Faculdade de Formação de Professores da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, como parte das exigências para a obtenção do título de Licenciando em Ciências Biológicas.

SÃO GONÇALO, RJ

2010

UNIVERSIDADE DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO

FACULDADE DE FORMAÇÃO DE PROFESSORES

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS

Limitações metabólicas ao aumento do número de
neurônios encefálicos em primatas

Karina Fonseca Azevedo

Monografia apresentada ao departamento de Ciências da Faculdade de Formação de Professores da Universidade do Estado do Rio de Janeiro, como parte das exigências para a obtenção do título de Licenciando em Ciências Biológicas.

Orientadora: Suzana Herculano-Houzel

Co-orientador: Luís Fernando Marques Dorvillé

SÃO GONÇALO, RJ

2010

Ficha Catalográfica

AZEVEDO, KARINA FONSECA

Limitações Metabólicas ao Aumento
do Número de Neurônios Encefálicos em
Primatas [Rio de Janeiro] 2010

32 p. 29,7cm (FFP, Licenciado,
Ciências Biológicas, 2010)

Monografia – Universidade do Estado
do Rio de Janeiro – UERJ

1.Evolução-Sistema Nervoso

A meus pais Claudete e Neli
e minha irmã Cynthia

AGRADECIMENTOS

À minha orientadora Suzana Hercula-Houzel, pela orientação, carinho, apoio nos mais diversos momentos e valiosos ensinamentos;

Ao meu co-orientador Luís Fernando Dorvillé, pela paciência, atenção, carinho e puxões de orelha necessários;

Ao Bruno Mota, pela ajuda com os modelos matemáticos e carinho;

Ao Richard Wrangham, pelas sugestões e o próprio livro que trouxe inspiração;

Aos meus amigos de turma, pelo apoio durante toda graduação;

Aos meus amigos do laboratório, pela constante atenção e carinho;

Aos meus professores, pelos aprendizados que adquiri ao longo do curso de graduação;

À minha amiga de infância Paula, por estar presente nos momentos de grande decisão;

Ao amigo Igor Leão, pelas longas e produtivas conversas sobre evolução;

À Amanda Borges, pelas indicações de trabalhos e atenção;

A toda a minha família e antepassados, sem eles eu não chegaria até aqui!

RESUMO

Animais maiores necessitam de mais energia para sustentar sua fisiologia e quanto maior a necessidade calórica, maior será o tempo dispendido em alimentação. No entanto o aporte calórico real, que se traduz em energia de fato disponível para o funcionamento do corpo, é sempre menor que o aporte bruto. O custo metabólico associado ao tamanho do corpo e ao número de neurônios encefálicos foi estimado em função do aporte calórico real por hora para 17 espécies de primatas. Foram analisados desde o Saguí-de-tufos-brancos (*Callithrix jacchus*) de apenas 372g de massa corporal e encéfalo de 7,78g, até o Gorila (*Gorilla gorilla*) que apresenta 124,7kg de massa corporal e um encéfalo com 486g, além do *Homo sapiens* e hominíneos extintos. As possíveis limitações metabólicas desses primatas ao aumento do número de neurônios encefálicos foram analisadas. Os grandes primatas sofreram as maiores limitações, não tendo tempo diário suficiente para aumentar seu o aporte calórico somente com a alimentação crua. Já o gênero *Homo* pode ter resolvido o problema de limitação no aporte calórico assim que aprenderam a utilizar o fogo para cozinhar seus alimentos.

Palavras - chave: Neurônios, metabolismo, evolução, primatas, hominíneos

ABSTRACT

Larger animals require more energy to sustain their physiology, and the greater the caloric needs, the greater the time spent eating. However, the real calorie intake, which is the actual energy available for the body functions, is always smaller than the gross intake. The metabolic cost associated to body size and number of brain neurons was estimated according to the real calorie intake *per* hour in 17 species of primates. We studied the Common Marmoset (*Callithrix jacchus*) of just 372g of body weight and brain of 7.78 g, up to the Gorilla (*Gorilla gorilla*), which presents 124.7kg of body mass and a brain of 486g, and also the *Homo sapiens* and extinct hominins. The probable metabolic limitations of these primates to increase the number of brain neurons were analyzed. The great apes have suffered the biggest limitations, they don't have enough time *per* day to increase their caloric intake with only raw food. The genus *Homo*, on the other hand, may have solved the problem of the limiting caloric intake as they learned to use fire to cook their food.

Key - words: Neurons, metabolism, evolution, primates, hominins.

SUMÁRIO

1. Introdução	1
2. Contextualização social	3
3. Objetivos gerais.....	5
4. Objetivos específicos.....	6
5. Metodologia.....	7
5.1 - Abordagem experimental.....	7
5.2 – Espécies investigadas.....	8
5.3 – Análise.....	10
6. Resultados.....	11
6.1 -Neurônios sustentados em função do tempo de alimentação.....	11
6.2 -Intervalo de massa corporal em função do número de neurônios.....	13
6.3 -Massa corporal sustentada quando o encéfalo segue a proporção de 2%....	14
6.4 -Massa encefálica em função do tempo de alimentação.....	16
6.5 -Tempo de alimentação necessário para sustentar um determinado número de neurônios e massa corporal.....	17
6.6 –Estudo de caso.....	19
7. Discussão.....	23
7.1 -- <i>Gorilla gorilla</i> e o tempo de alimentação no limite.....	24
7.2 - <i>Pongo pygmeus</i> e o aporte calórico no limite.....	25
7.3 - <i>Pan troglodythes</i> e os alimentos de baixo rendimento calórico real.....	26
7.4 - <i>Callithrix jacchus</i> e a adaptação metabólica no processo de digestão.....	27
7.5 -Hominíneos extintos e a fixação do tempo de alimentação.....	28
8. Conclusões.....	29
9. Bibliografia.....	30

I - INTRODUÇÃO

Diversos estudos indicam que as principais restrições ao aumento do tamanho dos encéfalos de primatas são impostas por limitações energéticas (AIELLO & WHEELER, 1995; LEONARD & ROBERTSON, 1992, 1994, 1997; FISH & LOCKWOOD, 2003; ISLER & SCHAIK, 2006; WRANGHAM, 1999, 2009). A alta necessidade calórica para o crescimento e manutenção de encéfalos é facilmente constatada através da demanda energética (kcal/dia) do tecido nervoso. O ser humano gasta aproximadamente 22% do total da taxa metabólica corporal de repouso na manutenção do encéfalo e, no entanto, este representa apenas 2% do total da massa corporal. Para os demais primatas, a porcentagem da taxa metabólica corporal de repouso consumida pelo encéfalo é de aproximadamente 9% (MINK & ADAMS, 1981; LEONARD & ROBERTSON, 1994). Consensualmente, a evolução de um encéfalo maior, na ordem dos primatas, ocorreu com um alto custo metabólico.

Todos os seres vivos estão submetidos a relações limitantes entre perdas e ganhos, onde a seleção natural atua fortemente (DARWIN, 1859). E a maneira como a energia é investida e distribuída entre crescimento, manutenção, atividades físicas e reprodução é alvo de pressões seletivas (STERANS, 2000), bem como os hábitos alimentares, responsáveis pelo aporte calórico que garante a aquisição de energia suficiente para satisfazer as necessidades biológicas particulares de cada organismo.

Animais maiores necessitam de mais energia para sustentar sua fisiologia. O custo energético corporal diário cresce como uma função potência da massa corporal com expoente de 0,75, que pode ser calculado através da lei de Kleiber (KLEIBER, 1932, 1947), aplicável a mamíferos. Quanto maior a necessidade calórica, maior será o tempo dispendido em alimentação, dependendo ainda da disponibilidade de alimentos (WATTS, 1988); do tempo de ingestão (que varia em função da composição do alimento e da estrutura e capacidade da cavidade bucal; ROSS *et al.*, 2009); da própria capacidade do sistema digestivo (PARRA, 1978); e do rendimento calórico da dieta (URQUIZA-HAAS *et al.*, 2008; CARMODY & WRANGHAM, 2009).

O aporte calórico bruto consiste na quantidade de energia ingerida, considerando-se uma situação hipotética de 100% de absorção de todos os componentes da alimentação. No entanto, esse aporte calórico bruto não corresponde ao aproveitamento energético real dos alimentos. O aporte calórico real, portanto, que se traduz em energia de fato disponível para o funcionamento do corpo, é sempre menor que o bruto. Por exemplo, os chimpanzés digerem aproximadamente 60% da hemicelulose e somente 38% da celulose presentes na dieta rica em fibras (MILTON & DEMMENT, 1988). Isso implica em um aporte calórico real variável, mas sempre necessariamente menor do que o bruto, dependendo da composição da dieta (sobretudo para alimentos crus, de digestão difícil e, portanto baixo rendimento calórico; CARMODY & WRANGHAM, 2009) e que obriga o animal a passar mais tempo se alimentando para suprir suas necessidades calóricas.

Recentemente, mostramos que a massa do encéfalo de primatas é diretamente proporcional ao seu número de neurônios (HERCULANO-HOUZEL *et al.*, 2007), inclusive no encéfalo humano, composto de cerca de 86 bilhões de neurônios (AZEVEDO *et al.*, 2009). Dados ainda não publicados de nosso Laboratório de Neuroanatomia Comparada, no Instituto de Ciências Biomédicas da UFRJ, mostram que o custo metabólico total do encéfalo, por sua vez, também é proporcional ao número de neurônios no encéfalo, seja em roedores ou primatas (HERCULANO-HOUZEL, submetido). A um custo de 6×10^{-9} kcal por neurônio é possível calcular o custo energético associado ao acréscimo de neurônios na evolução de primatas.

Neste estudo, examinamos a hipótese de que, dadas as necessidades energéticas elevadas impostas pelo corpo e pelo número de neurônios encefálicos, e dado o número elevado de horas necessárias para suprir essas necessidades pela alimentação com alimentos crus, o aumento do tamanho encefálico na evolução é limitado pela capacidade de aporte calórico real de cada espécie. Especificamente, examinamos quantas horas de ingestão de alimentos crus seriam necessárias para sustentar metabolicamente primatas de tamanho corporal e encefálico progressivamente maior, assim investigando as limitações metabólicas à viabilidade de tamanhos corporal e encefálico elevados.

II – CONTEXTUALIZAÇÃO SOCIAL

A discussão iniciada no século XIX, quando o naturalista Charles Darwin divulgou a sua Teoria da Evolução por meio da Seleção Natural, permanece até os dias de hoje, cerca de 150 anos mais tarde. A principal polêmica causada com a publicação da *Origem das Espécies* em 1859 consistia em aceitar ou não que todos os organismos vivos se encontram relacionados entre si descendendo de um ancestral comum. A polêmica torna-se especialmente mais fervorosa no momento em que é apresentado de forma explícita que o homem é também apenas mais um animal, criado à imagem de outros primatas, que teria surgido a partir dos mesmos processos evolutivos a que as demais espécies se encontravam e se encontram submetidas. Portanto, o que nos separa dos australopitecos, por exemplo, são simplesmente três milhões de anos de evolução.

Atualmente, uma teoria evolutiva bastante aceita é o Neodarwinismo (ou Teoria Sintética da Evolução), proposta entre as décadas de 1920 e 1940 por Mayr, Simpson e Dobzhansky, dentre outros. A partir de um grande avanço nos conhecimentos da genética, possível com o desenvolvimento tecnológico, o Neodarwinismo pôde ampliar as explicações dos processos evolutivos propostos por Darwin. A descoberta das mutações e da recombinação gênica como fonte de variabilidade responderam muitas das indagações que não podiam ser provadas pelo Darwinismo. A teoria Sintética da Evolução ainda conta com a convergência de todo o conhecimento geológico, paleontológico, biogeográfico, embriológico e genético a favor.

No entanto, a polêmica continua em círculos não-científicos, onde o principal argumento consiste em dizer que não existem provas suficientes de que evoluímos de um macaco. Um grande número de pessoas acredita nas interpretações literais das mais diversas religiões, por exemplo, associando a origem do homem à criação divina a partir do barro e a da mulher a partir de uma das costelas do homem. Além disso, várias religiões postulam que cada um dos demais tipos básicos de animais também foram criados individualmente por Deus e desde então sofreram no máximo pequenas variações.

Nesse contexto educacional, Sandro de Souza também argumenta:

A fé e as religiões não foram responsáveis pelas inúmeras conquistas da humanidade na medicina e na física. A fé não sequenciou o genoma humano e não nos trouxe a penicilina. Tais conquistas foram obtidas por meio do desenvolvimento da ciência e da tecnologia. Esse desenvolvimento só é atingido se um tripé de sustentação é obtido. A primeira perna do tripé refere-se a investimentos. A segunda é a formação de recursos humanos: engenheiros, médicos e cientistas que trabalharão para o desenvolvimento da ciência e da tecnologia. A terceira corresponde ao suporte e ao reconhecimento de uma opinião pública letrada cientificamente e tecnologicamente.

(SOUZA, 2009, p. 185).

O presente trabalho, através de uma explicação e divulgação dos processos evolutivos dos primatas, contribui para o ensino de Ciências e Biologia ao fornecer elementos úteis para o ensino dos processos evolutivos, e ao analisar o ser humano como mais um animal na face da Terra, sujeito às mesmas regras da evolução que se aplicam aos demais. Desse modo, podemos colaborar com a formação de recursos humanos e de uma opinião pública letrada cientificamente, especialmente para a população de um país em que o ensino do evolucionismo no ensino fundamental e médio se revela precário e alvo de toda sorte de rejeições e mal entendidos (TIDON & LEWONTIN, 2004; AMORIM & LEYSER, 2009). Este trabalho buscou apresentar de forma clara e objetiva o que pode ter acontecido naturalmente na evolução de encéfalos maiores na ordem dos primatas, fazendo do ser humano um animal que goza de vantagens cerebrais alcançadas ao longo da evolução sem que ele consista em exceção.

III – OBJETIVOS GERAIS

Nosso objetivo central é determinar se seria viável, somente com alimentação crua, um primata sustentar tanto um grande tamanho corporal quanto um número elevado de neurônios encefálicos. Para tanto, neste estudo examinamos a hipótese de que, dadas as necessidades energéticas elevadas impostas pelo corpo e pelo número de neurônios encefálicos, e dado o número elevado de horas necessárias para suprir essas necessidades pela alimentação com alimentos crus, o aumento dos tamanhos corporal e encefálico ao longo da evolução é limitado pela capacidade de aporte calórico real de cada espécie. Uma consequência direta dessas necessidades metabólicas elevadas seria que, uma vez alcançado um ponto crítico, deixa de ser metabolicamente viável ter ambos corpo e cérebro muito grandes. Esta possível inviabilidade poderia explicar o porquê, na evolução dos primatas, um tamanho encefálico avantajado (como nos hominíneos) foi dissociado de uma grande massa corporal (como nos grandes primatas).

IV - OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Especificamente, examinamos:

- Relação entre aporte calórico real máximo e tamanho do corpo em primatas;
- Custo metabólico associado ao tamanho corporal de primatas e, independentemente, ao número de neurônios encefálicos;
- Custo metabólico associado à manutenção de um tamanho encefálico relativo correspondente a 2% da massa corporal;
- Número de horas diárias de ingestão de alimentos crus necessárias para sustentar metabolicamente primatas de determinado tamanho corporal e número de neurônios;
- Dado um limite superior à alimentação de 12 horas diárias, as limitações metabólicas à viabilidade de tamanhos corporal e encefálico elevados: ou seja, o tamanho mínimo de um primata para que ele consiga alimento suficiente para sustentar seu corpo; o tamanho máximo de um primata para que ele consiga sustentar um determinado número de neurônios; e o número máximo de neurônios que um primata de determinada massa corporal consegue sustentar metabolicamente.

V – METODOLOGIA

V.I - Abordagem experimental

Abreviações e equações utilizadas durante o trabalho foram listadas na Tabela 1.

Tabela 1.

Símbolos e dimensões utilizados ao longo do trabalho.

Símbolo	Descrição (Dimensão)
Variáveis	
M_{cp}	Massa do corpo, kg
M_{en}	Massa do encéfalo, g
H	Tempo de alimentação, horas/dia
E_{cp}	Necessidade energética do corpo, kcal/dia
E_{en}	Necessidade energética do encéfalo, kcal/dia
E_{tot}	$E_{cp} + E_{en}$, kcal/dia
N_{en}	Número de neurônios encefálicos
K	Aporte calórico/hora
Equações	
C_n	Custo energético em função de número de neurônios encefálicos $= 6 \times 10^{-9} \times N_{en}$
N_{en}	Número de neurônios em função da massa do encéfalo $= 109239790.169 \times M_{en}^{0.923}$
E_{en}	Custo energético do encéfalo em função da sua massa $= 6 \times 10^{-9} \times N_{en}$, onde $N_{en} = (109239790.169 \times M_{en}^{0.923})$
E_{cp}	Custo energético do corpo em função da sua massa $= 70 \times M_{cp}^{0.75}$
E_{tot}	Custo energético total do corpo + encéfalo $= 70 \times M_{cp}^{0.75} + 6 \times 10^{-9} \times (109239790.169 \times M_{en}^{0.923})$
K	Aporte calórico real por hora, em função a massa do corpo $= 25.416 \times H \times M_{cp}^{0.498}$

Nossa abordagem consiste em estimar, para cada espécie de primata, os custos metabólicos associados ao tamanho do corpo e ao número de neurônios encefálicos, e o aporte calórico real por hora. Calculamos o custo metabólico corporal diário (subtraída a massa encefálica) aplicando a lei de Kleiber (KLEIBER, 1947) à massa corporal de cada espécie, que estima o consumo energético corporal E_{cp} de um mamífero em $E_{cp} = 70 \times M_{cp}^{0.75}$ kcal/dia.

Esse cálculo, que desconta a massa encefálica da massa corporal total, em princípio superestima a necessidade energética do corpo desprovido de encéfalo. Por outro lado, a lei de Kleiber se aplica a animais em jejum e em repouso, duas condições que sabidamente reduzem o metabolismo corporal (NAGY, 2005); portanto, é mais provável que, ao contrário, esse cálculo subestime a necessidade energética real do corpo sem o encéfalo.

Estimamos separadamente o custo metabólico do encéfalo E_{en} como uma função linear do seu número de neurônios, presumindo um custo energético individual médio por neurônio de 6×10^{-9} kcal/dia (HERCULANO-HOUZEL, submetido), tal que $E_{en} = N_{en} \times 6 \times 10^{-9}$. A necessidade energética total de uma espécie, E_{tot} , portanto, é o somatório $E_{en} + E_{cp}$.

O número de horas diárias dedicadas por primatas à sua alimentação foi adquirido em Ross *et. al.* (ROSS *et. al.*, 2009). A partir da divisão do aporte calórico diário total (estimado pela lei de Kleiber para uma determinada massa corporal) por esse número diário de horas de alimentação, estimamos o aporte calórico real por hora de cada espécie. A partir desse número, pudemos então estimar como varia o aporte calórico médio por hora de alimentação em função da massa corporal de cada espécie, $K = 25.416 M_{cp}^{0.498}$.

V.II - Espécies investigadas

Limitamos nosso estudo àquelas espécies de primatas para as quais determinamos experimentalmente o número total de neurônios encefálicos (HERCULANO-HOUZEL *et al.*, 2007; AZEVEDO *et al.*, 2009; GABI *et al.*, 2010), e aos grandes primatas vivos e hominíneos extintos (como o *Australopithecus afarensis* (Lucy), *Homo habilis*, e *Homo erectus*) para os quais pudemos recentemente estimar o

número total de neurônios encefálicos (HERCULANO-HOUZEL & KAAS, 2010 aceito). As 17 espécies estudadas (TABELA 2) vão desde o Sagui-de-tufos-brancos (*Callithrix jacchus*) de apenas 372g de massa corporal e encéfalo de 7,78g, até o Gorila (*Gorilla gorilla*) que apresenta 124,7kg de massa corporal e um encéfalo com 486g, incluindo nossa própria espécie, *Homo sapiens*, a espécie de primata com o maior encéfalo, de cerca de 1.500g e consequentemente com o maior número de neurônios encefálicos, 86 bilhões (AZEVEDO *et al.*, 2009; HERCULANO-HOUZEL, 2009).

Tabela 2.

Espécies estudadas e as fontes consultadas para a massa corporal.

Espécies	Massa Corporal (kg)	Fontes
<i>Callithrix jacchus</i>	0,37	Smith e Jungers (1997)
<i>Saimiri sciureus</i>	0,72	Smith e Jungers (1997)
<i>Aotus trivirgatus</i>	0,77	Smith e Jungers (1997)
<i>Cebus apella</i>	3,1	Smith e Jungers (1997)
<i>Macaca fascicularis</i>	4,5	Smith e Jungers (1997)
<i>Macaca radiata</i>	5,3	Smith e Jungers (1997)
<i>Papio cynocephalus</i>	17,8	Smith e Jungers (1997)
<i>Homo habilis</i>	33	Souza e Wood (2007)
<i>Australopithecus afarensis</i>	38	Souza e Wood (2007)
<i>Paranthropus boisei</i>	41	Souza e Wood (2007)
<i>Pan troglodythes</i>	43,9	Smith e Jungers (1997)
<i>Pongo pygmaeus</i>	57,1	Smith e Jungers (1997)
<i>Homo erectus</i>	58	Souza e Wood (2007)
<i>Homo sapiens</i>	70	Azevedo et. al. (2009)
<i>Homo heidelbergensis</i>	71	Souza e Wood (2007)
<i>Homo neanderthalensis</i>	72	Souza e Wood (2007)
<i>Gorilla gorilla</i>	124,7	Smith e Jungers (1997)

Os dados relativos a massa corporal média de cada espécie foram adquiridos da literatura (**TABELA 2**). Utilizamos nossos dados de massa encefálica média, exceto para grandes primatas e hominíneos extintos (SOUZA & WOOD, 2007), e números totais de neurônios encefálicos publicados por nosso laboratório (HERCULANO-HOUZEL et al., 2007; AZEVEDO et al., 2009; GABI et al., 2010).

V.III – Análise

Utilizando dados de nosso laboratório e dados da literatura, montamos um modelo matemático consistindo de um simples sistema de equações para examinar combinações dos seguintes potenciais fatores limitantes ao aumento do número de neurônios encefálicos em primatas: o tempo despendido em alimentação, o aporte calórico real necessário, o gasto energético corporal, o gasto energético encefálico, e o aporte calórico real estimado por hora em função da massa corporal. Os modelos matemáticos foram programados em Mathematica (WOLFRAM, MA, EUA), e a análise de resultados feita também nessa plataforma.

VI - RESULTADOS

Com base na equação que determina o aporte calórico real médio por hora de alimentação em função da massa do corpo, $K = 25.416 \times H \times M_{cp}^{0.498}$, calculamos o aporte calórico real limitante relativo a 12 horas contínuas de ingestão de alimentos:

$$\text{Lim} = 12 \times 25.416 \times M_{cp}^{0.498}$$

Em seguida, também calculamos o limite superior para o tamanho do corpo, desconsiderando o gasto do encéfalo. Ou seja, a maior massa corporal que ainda é capaz de ser sustentada metabolicamente em uma estimativa de 12 horas contínuas de ingestão de alimentos. Logo, o limite do gasto calórico corporal equivale ao limite do aporte calórico, ambos em função da massa do corpo: $12 \times 25.416 \times M_{cp}^{0.498} = 70 M_{cp}^{0.75}$.

Limite superior para o tamanho do corpo: $M_{cp} = 343.93 \text{ kg}$

Dada a massa corporal (343.93 kg), chegamos também a um aporte calórico real máximo em 12 horas de alimentação contínua: $12 \times 25.416 \times 343.93^{0.498}$.

Aporte calórico real máximo de $K_{\text{max}} = 5590.5 \text{ kcal}$.

VI.I – Neurônios sustentados em função do tempo de alimentação

Quantos neurônios um primata pode sustentar metabolicamente se alimentando durante x horas por dia?

O número máximo de neurônios sustentados metabolicamente é dependente de uma massa corporal capaz de ingerir uma quantidade de calorias maior por hora e, simultaneamente, também capaz de sustentar metabolicamente um elevado número de neurônios encefálicos (**Figura 1**). Observamos que em 12 horas de alimentação, o

maior número de neurônios viáveis é de 139 bilhões de neurônios. Para manter esse alto custo energético encefálico, a massa corporal desse primata genérico deveria ser de apenas 68 kg.

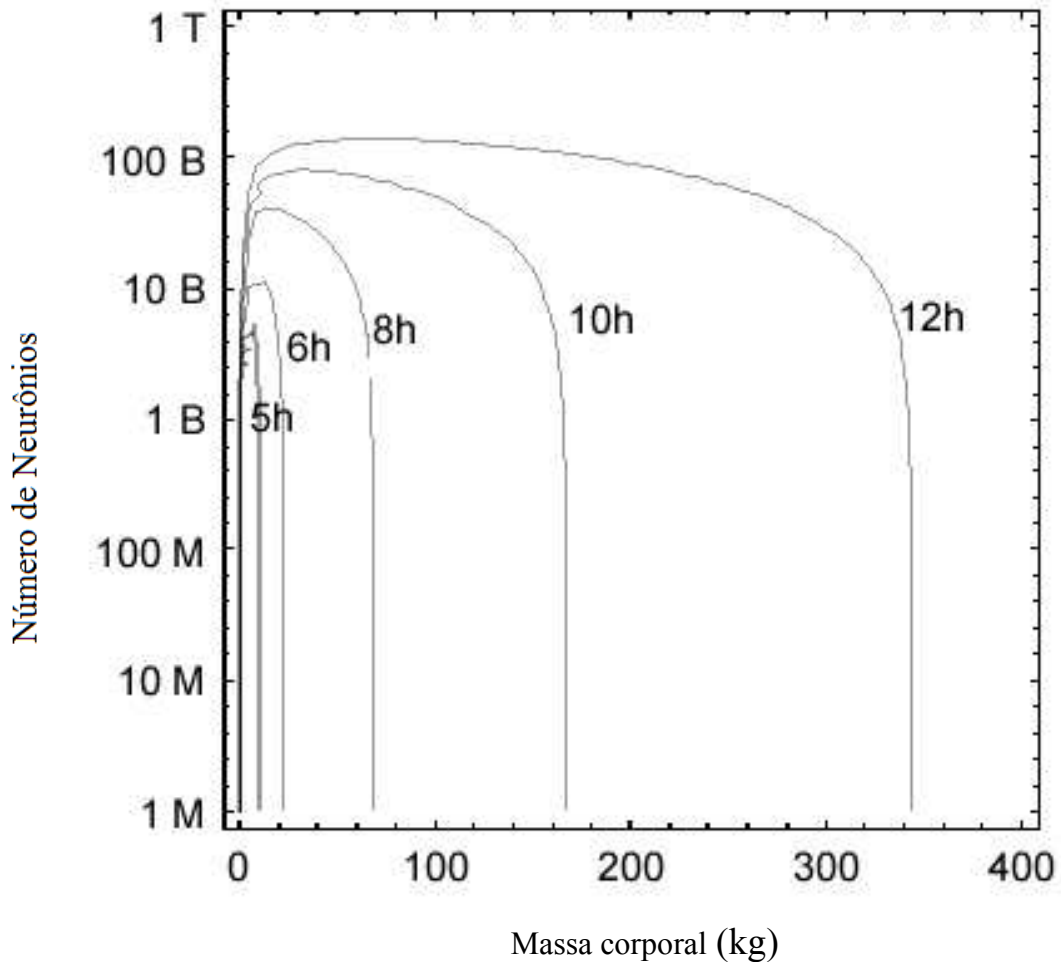


Figura 1. Número de neurônios e massa corporal sustentados metabolicamente em função do tempo de alimentação. Note que quanto maior a massa corporal, menor o número de neurônios; quando há um maior número de neurônios, a massa corporal é reduzida até um limite viável metabolicamente, capaz de equilibrar o gasto corporal e encefálico e ainda ter uma massa corporal suficiente para ingerir essas calorias necessárias.

Ao considerarmos, por exemplo, 10 horas de alimentação, podemos obter um número de neurônios máximo de 81 bilhões e uma massa corporal máxima de 33 kg. Quando o tempo de alimentação é restrito a oito e seis horas, o organismo suporta no máximo 14 kg e 42 bilhões de neurônios, e 4 kg e 18 bilhões de neurônios

respectivamente. Note que o valor máximo de número de neurônios e massa corporal sustentados metabolicamente cai de forma drástica em função da diminuição do número de horas disponíveis para alimentação, já que o aporte calórico é conseqüentemente menor.

Com base na Figura 1, também podemos observar que em determinados pontos o progressivo aumento da massa corporal ocasiona uma simultânea diminuição no número de neurônios encefálicos capazes de serem sustentados metabolicamente. Por exemplo, um primata que possua 100 kg de massa corporal, poderia ter 116 bilhões de neurônios encefálicos em 12 horas de alimentação. Aumentando para 300 kg, o número de neurônios cai para 14 bilhões, mantido o tempo de alimentação anterior. Mas o contrário também pode acontecer, no qual o progressivo aumento na massa corporal ainda resulte em um simultâneo aumento no número de neurônios. Um primata de massa corporal 1 kg é capaz de manter 39 bilhões de neurônios em 12 horas diárias de alimentação, já um primata com 50 kg pode sustentar metabolicamente até 139 bilhões de neurônios encefálicos.

VI.II – Intervalo de massa corporal em função do número de neurônios

Qual é o intervalo de massa corporal capaz de sustentar um dado número de neurônios?

Igualamos o K, a E_{tot} ($E_{cp} + E_{en}$, dado N_{en} fixo): $K = E_{tot}$.

Calculamos o intervalo de massa corporal para primatas com 30, 60 e 90 bilhões de neurônios encefálicos (**Tabela 3**). Um primata com 12 horas de alimentação e encéfalo com 30 bilhões de neurônios apresentou a maior extensão viável de massa corporal, de 0,54 kg a 299 kg. À medida que o tempo de alimentação diminui, o intervalo de massa corporal também é reduzido até chegar ao ponto de tornar inviável a manutenção de um corpo e encéfalo com o definido número de neurônios.

Essa diminuição do intervalo de massa acontece ainda mais rapidamente quando aumentamos o número de neurônios. Por exemplo, se considerarmos um primata com 60 bilhões de neurônios e mantivermos 12 horas de alimentação, o intervalo é de 2,84 kg a 252,26 kg (249 kg); no entanto, com 90 bilhões de neurônios o intervalo diminui, variando de 8,64 kg a 201,5 kg (192,8 kg). Ou seja, mesmo mantido o grande número

de horas de alimentação, um aumento no número de neurônios encefálicos reduz o intervalo de massa corporal e acelera a inviabilidade de sustentação metabólica.

Tabela 3.

Intervalo de massa corporal capaz de sustentar um definido número de neurônios. A grandeza de um intervalo (viável) de massa corporal diminui de acordo com a restrição do tempo de alimentação e aumento do número de neurônios.

Número de Neurônios	Tempo de Alimentação	Intervalo Massa Corporal
30 Bilhões	12 h	0,54 – 299,19 kg
	10 h	0,94 – 128,86 kg
	8 h	2,42 – 36,52 kg
	6 h	Inviável
60 Bilhões	12 h	2,84 – 252,26 kg
	10 h	6,46 – 85,79 kg
	8 h	Inviável
	6 h	Inviável
90 Bilhões	12 h	8,64 – 201,49 kg
	10 h	Inviável
	8 h	Inviável
	6 h	Inviável

VI.III – Massa corporal sustentada quando o encéfalo segue a proporção de 2%

Quão grande um primata pode ser de modo a sustentar um encéfalo que corresponda a 2% de sua massa corporal?

Calculamos os limites de massa corporal e encefálica considerando os primatas com um encéfalo que correspondesse à proporção de 2% de sua massa corporal (**Figura 2**).

Substituímos, na equação, a massa do encéfalo pelos dois por cento da massa corporal:

$$K = 70 \times M_{cp}^{0.75} + 6 \times 10^{-9} \times (109239790.169 \times M_{en}^{0.923}), \text{ onde } M_{en} = 2\% M_{cp}$$

Na **figura 2**, os pontos de intercessão com o **eixo x** correspondem à massa corporal máxima sustentada metabolicamente para um determinado número de horas de alimentação diária. Essas intercessões correspondem às ocasiões em que os valores de gasto corporal total (E_{tot}) e aporte calórico (K) são equivalentes, sem apresentar falta ou excesso de quilocalorias.

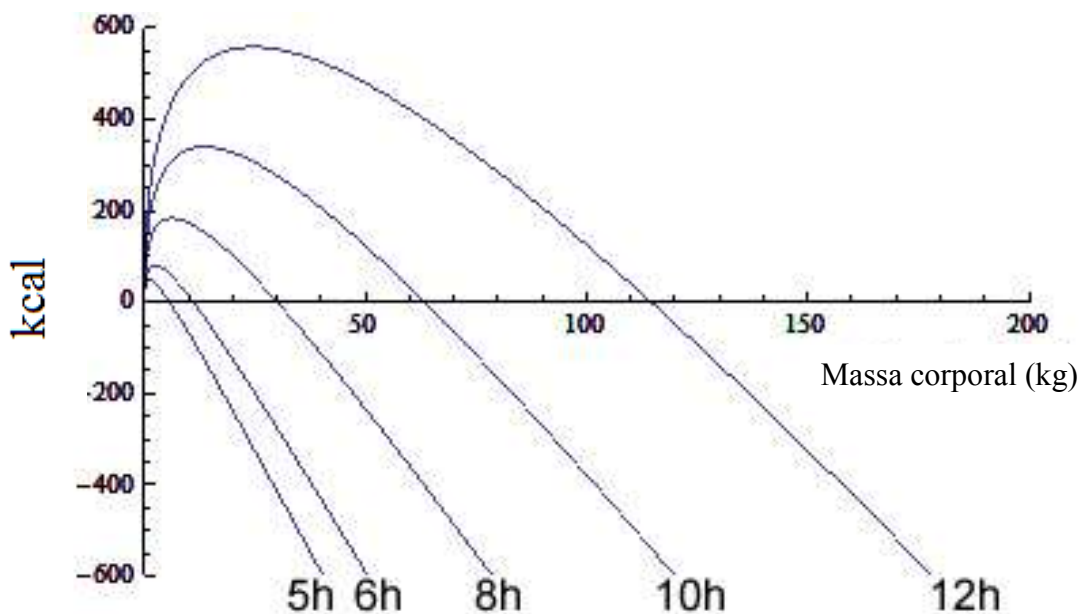


Figura 2. Limites de massa corporal quando aplicado a massa encefálica a proporção de dois por cento da massa do corpo. O excesso de quilocalorias corresponde a uma zona segura de aporte calórico capaz de manter um encéfalo proporcional a 2% (ou até superior) da massa corporal. O contrário acontece quando o aporte calórico corresponde a um saldo negativo.

Porém, quando as curvas ultrapassam inferiormente o eixo x notamos um número negativo de quilocalorias, isso significa um aporte calórico insuficiente resultando na inviabilidade de manter um encéfalo proporcional a 2% da massa corporal. Em contrapartida, todos os valores acima do eixo x representam um saldo calórico positivo, o que significa um aporte calórico acima do necessário viabilizando de um encéfalo com proporção superior aos 2% da massa corporal.

Nesses termos, a massa corporal máxima é de 114,6 kg e irá comportar um

encéfalo com 130 bilhões de neurônios. Já o tamanho mínimo, de modo que ele consiga alimento suficiente para sustentar seu corpo e um encéfalo 2% proporcional, é de 5,8 kg e 7 bilhões de neurônios encefálicos.

VI.IV – Massa encefálica em função do tempo de alimentação

Qual é a massa relativa do encéfalo sustentada metabolicamente quando um primata se alimenta durante X horas/dia?

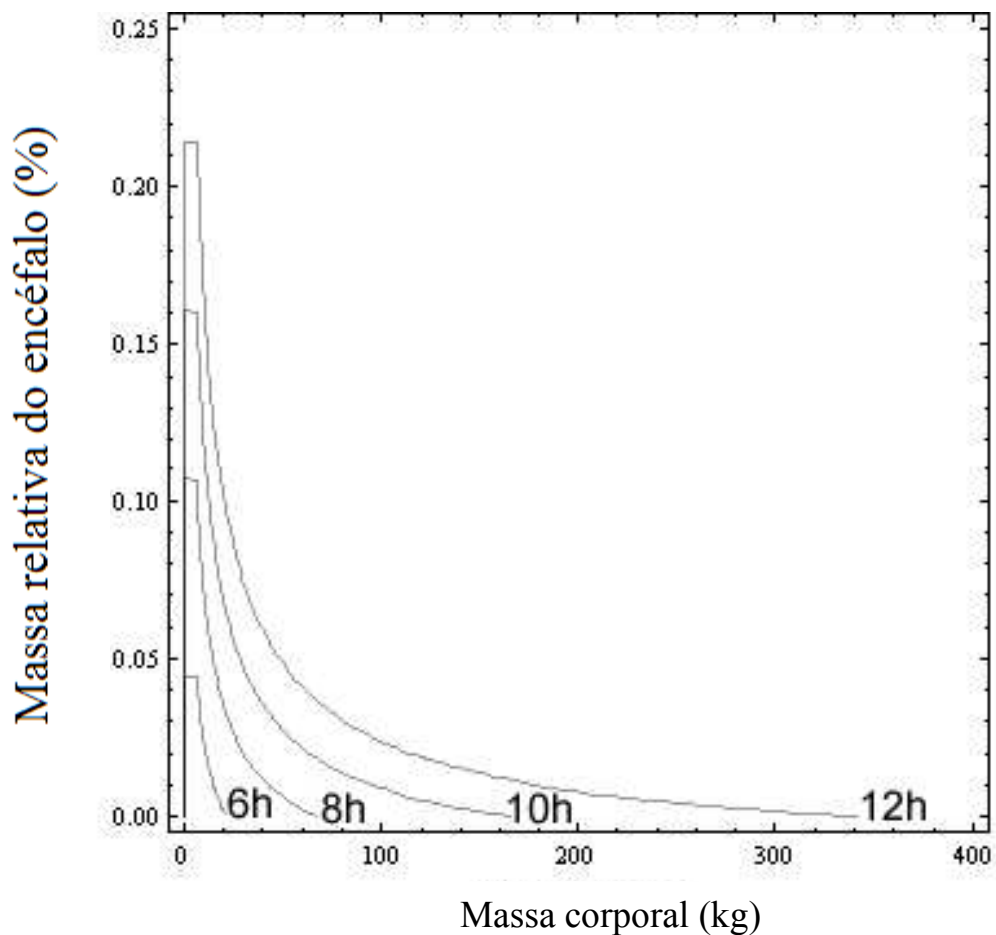


Figura 3. Massa relativa do encéfalo sustentada metabolicamente quando um primata se alimenta durante X horas/dia. Existe uma queda exponencial da massa relativa do encéfalo enquanto a massa corporal é aumentada até o limite máximo de sustentação em função do determinado tempo de alimentação. Mas quando a massa corporal diminui e as horas disponíveis para alimentação são mantidas altas, encontramos as maiores massas encefálicas relativa ao tamanho do corpo.

Como já observado na **figura 2**, quando a massa corporal for superior a 114 kg, a massa relativa do encéfalo fica abaixo dos 2% proporcionais à massa corporal. Apresentamos, na **figura 3**, a massa relativa do encéfalo sustentada metabolicamente com base em um determinado tempo de alimentação. É possível notar a queda exponencial da massa relativa do encéfalo ao passo que a massa corporal é aumentada até o limite máximo de sustentação em função do tempo de alimentação determinado. Em contrapartida, quando a massa corporal diminui e as horas disponíveis para alimentação são mantidas altas, de 12 horas a 10 horas de alimentação, encontramos as maiores massas encefálicas relativa ao tamanho do corpo.

Considerando 10 horas de alimentação e 114 kg de massa corporal, a massa relativa do encéfalo é de aproximadamente 1%, a metade da proporção quando comparada a duas horas de alimentação a mais para essa mesma massa corporal. Um primata de 20 kg poderia manter um encéfalo que correspondesse a até aproximadamente 10% do total da sua massa corporal.

VI.V – Tempo de alimentação necessário para sustentar um determinado número de neurônios e massa corporal

Quantas horas por dia um primata deve gastar comendo para sustentar um determinado número de neurônios e massa corporal?

Primeiro determinamos o gasto energético corporal total, dada a quantidade de neurônios e a massa corporal: $E_{tot} = 70 \times M_{cp}^{0.75} + 6 \times 10^{-9} \times N_{en}$; em seguida substituímos o K pelo resultado encontrado, onde $E_{tot} = H \times 25.416 \times M_{cp}^{0.498}$.

Na situação hipotética de um primata com 10 bilhões de neurônios e 20 kg, estimamos a necessidade de 6.4 horas por dia (gastas somente na alimentação), exigidas metabolicamente para sustentar o corpo e número de neurônios definidos. Porém, se esse primata de massa corporal 20 kg passar a comportar um encéfalo de 90 bilhões de neurônios terá que passar 10,6 horas diárias só se alimentando.

Quando fixamos um número de neurônios e comparamos a variação do tempo de alimentação, enquanto aumentamos a massa corporal, observamos casos interessantes, onde uma maior massa corporal pode necessitar de menos horas de ingestão que uma massa corporal inferior para o mesmo número de neurônios. Isso

acontece quando um primata com um número fixo de 60 bilhões de neurônios varie sua massa corporal de 10 kg para 20 kg. Neste caso, o primata irá gastar respectivamente 9,4 e 9,0 horas na alimentação.

Sabemos que massa corporal de 20 kg possibilita um aporte calórico por hora superior a de 10 kg, além de esse maior aporte ser suficiente para sustentar a massa corporal 2 vezes maior, ele ainda irá carecer de menos tempo para alimentação.

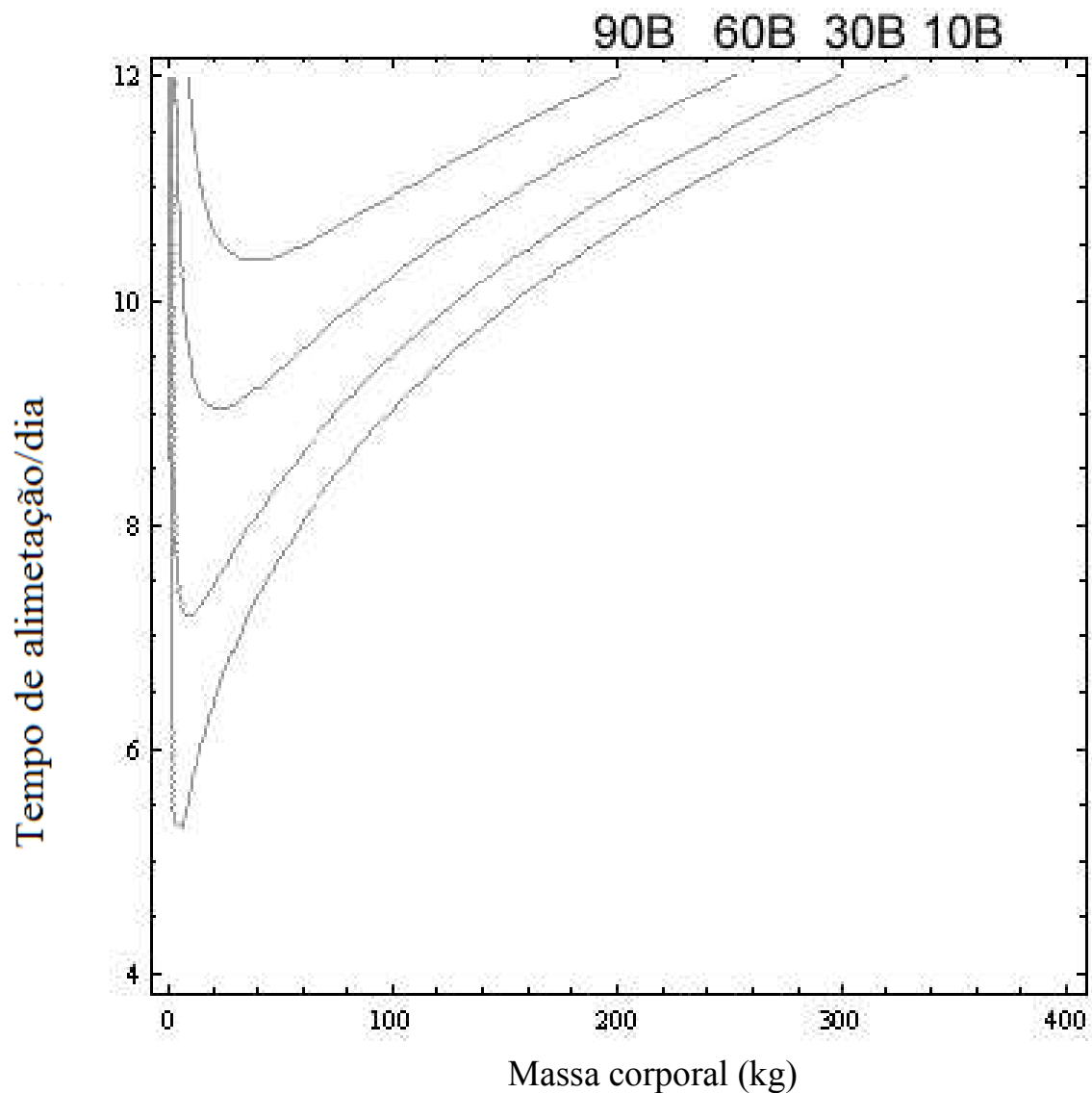


Figura 4. Horas de alimentação por dia necessária para sustentar um determinado número de neurônios e massa corporal. O número de horas necessárias cresce rapidamente quando aumentamos o número de neurônios encefálicos.

VI.VI - Estudo de caso

A. Dada a massa corporal e o número de horas de alimentação, quantos neurônios cada primata pode sustentar?

De acordo com as nossas estimativas de aporte calórico, o sagüi de tufo branco (*Callithrix jacchus*) e o macaco-da-noite (*Aotus trivirgatus*) poderiam sustentar até 2,8 e 14 bilhões de neurônios respectivamente, porém o número atual de neurônios é de 0,6 e 1,5 bilhões de neurônios encefálicos respectivamente (**Tabela 4**). Esse número de neurônios atual, apesar de parecer pequeno, corresponde a um encéfalo com 2% da massa corporal. A viabilidade teórica de ele manter um encéfalo muito maior do que o atual pode ser, em parte, explicado a partir da observação da nossa equação, pois cálculo do gasto corporal se aplica a animais em repouso. Portanto, principalmente para os primatas com um comportamento mais ativo esse cálculo subestima a necessidade energética do corpo.

Tabela 4. Número de neurônios encefálicos viável metabolicamente, dada a massa corporal e o tempo de alimentação.

Espécies	Mbd	Horas/dia	Nbr Sustentáveis	Nbr Atual
<i>Callithrix jacchus</i>	0,37	3,2	2,8 B	0,6 B
<i>Saimiri sciureus</i>	0,72	1,3	Inviável	3,2 B
<i>Aotus trivirgatus</i>	0,77	6,3	14 B	1,5 B
<i>Cebus apella</i>	3,1	2,9	Inviável	3,7 B
<i>Macaca fascicularis</i>	4,5	4,0	0,6 B	3,4 B
<i>Macaca radiata</i>	5,3	3,6	Inviável	3,8 B
<i>Papio cynocephalus</i>	17,8	6,0	6,7 B	10,9 B
<i>Pan troglodythes</i>	43,9	7,5	9,9 B	27 B
<i>Pongo pygmaeus</i>	57,1	7,4	Inviável	32,6 B
<i>Gorilla gorilla</i>	124,7	10	33 B	33,4 B

Considerando o tempo de alimentação do mico-de-cheiro (*Saimiri sciureus*) publicado por Terborgh (1983), com somente 1 hora e 20 minutos disponíveis ao longo do dia, o *Saimiri* não teria um aporte calórico suficiente para sustentar o corpo e seus 3.2 bilhões de neurônios encefálicos. No entanto, também encontramos na literatura (MITCHELL, 1991) que o mico-de-cheiro utiliza, obrigatoriamente, 3 horas para alimentação ao longo do dia. Diferenças no tempo de alimentação também foram observadas em animais como o *Cebus apella* e *Macaca radiata*, o que sugere uma revisão da literatura. Já os orangotangos (*Pongo pygmaeus*) apresentam algumas peculiaridades no que diz respeito ao gasto calórico corporal. Essas peculiaridades serão apresentadas na discussão desse trabalho.

B. Dada a massa corporal e o número de neurônios, quantas horas por dia cada primata deve gastar com alimentação?

A partir dos nossos cálculos, foi possível comparar o tempo de alimentação necessário tanto para os primatas atuais como para os hominíneos extintos (**Tabela 5**).

Tabela 5. Horas de alimentação diárias necessárias, dada a massa corporal e o número de neurônios encefálicos. Tanto a espécie *Homo sapiens* quanto os hominíneos extintos apresentam-se destacados em negrito.

Espécies	Mbd	Nbr	Horas/dia necessárias
<i>Callithrix jacchus</i>	0,37	0,6 B	2,3
<i>Saimiri sciureus</i>	0,72	3,2 B	3,4
<i>Aotus trivirgatus</i>	0,77	1,5 B	3,0
<i>Cebus apella</i>	3,1	3,7 B	4,2
<i>Macaca fascicularis</i>	4,5	3,4 B	4,4
<i>Macaca radiata</i>	5,3	3,8 B	4,6
<i>Papio cynocephalus</i>	17,8	10,9 B	6,3
<i>Homo habilis</i>	33	40 B	8,2
<i>Australopithecus afarensis</i>	38	34,7 B	8,2
<i>Paranthropus boisei</i>	41	32,8 B	8,2
<i>Pan troglodythes</i>	43,9	27,5 B	8,1
<i>Pongo pygmaeus</i>	57,1	32,6 B	8,7
<i>Homo erectus</i>	58	62 B	9,5
<i>Homo sapiens</i>	70	86 B	10,5
<i>Homo heidelbergensis</i>	71	75,9 B	10,1
<i>Homo neanderthalensis</i>	72	84,8	10,3
<i>Gorilla gorilla</i>	124,7	33,4 B	10,0

As espécies *Homo habilis*, *Australopithecus afarensis* e *Paranthropus boisei*, apesar de diversificarem entre si quanto à massa corporal e o número de neurônios, seriam dependentes do mesmo tempo de alimentação, aproximadamente 8 horas diárias. Isso só foi possível porque enquanto a massa corporal aumentava o número de neurônios diminuía, e vice versa.

Já as espécies *Homo erectus*, *Homo heidelbergensis* e *Homo neanderthalensis* apresentam um tempo de alimentação crescente por também apresentarem uma crescente massa corporal e encefálica. Quando os seres humanos (*Homo sapiens*) são comparados a sobreviver em um ambiente similar a dos grandes primatas e ter uma dieta com base na alimentação crua disponível nesse ambiente, o tempo de alimentação seria de 10 horas e 30 minutos, tempo superior até mesmo ao dos grandes primatas atuais.

VII - DISCUSSÃO

O encéfalo humano segue o mesmo padrão da maioria dos primatas, uma massa encefálica com 2% da massa corporal, além de seguir perfeitamente às regras escalares de composição celular encefálica, comum a todos os primatas (AZEVEDO *et. al.* 2009; Herculano-Houzel, 2007, 2009; GABI *et al.*, 2010). No entanto, os grandes primatas, como os orangotangos e gorilas, fugiram à proporção dos 2% estabelecidos. Apesar do grande crescimento corporal, a massa encefálica passou a representar 0,9% da massa corporal nos orangotangos e 0,39% da massa corporal no caso dos gorilas. Este foi um dos pontos-chave que possibilitaram avaliar nossa pergunta: o alto custo metabólico neuronal-encefálico pode ter sido um fator limitante para o próprio aumento do número de neurônios encefálicos? As análises do gasto energético diário corporal e encefálico somados ao tempo de alimentação necessário para suprir esses gastos mostra claramente que os primatas mais atingidos por uma limitação metabólica ao aumento do número de neurônios encefálicos são justamente aqueles que já apresentam uma grande massa corporal.

Das 24 horas diárias de todos os primatas, concentramos nosso estudo nas 12 horas de atividade/vigília, pois as 12 horas restantes são despendidas obrigatoriamente no estado de sono. As horas disponíveis para a alimentação consistem, teoricamente, no tempo máximo de vigília, pois na prática existe a distribuição temporal necessária nas atividades de forrageamento, descanso (inclusive para o processo de digestão), deslocamento e socialização. O gasto temporal em cada uma dessas atividades é muito variável, principalmente em função da fisiologia e etologia de cada espécie, e das alterações periódicas no próprio habitat, que obrigam os animais a redistribuírem suas horas de atividade de modo a continuar satisfazendo suas necessidades biológicas.

Os grandes primatas utilizam a maior parte do tempo na atividade de alimentação, que, no presente trabalho, definimos como o tempo despendido no processo de levar o alimento até a boca, mastigar e ingerir. Esses primatas passam a maior parte do dia exclusivamente se alimentando para sustentar um número relativamente reduzido de neurônios, devido à grande massa corporal. Quando são

testados a sustentar metabolicamente uma massa encefálica maior, ou seja, um elevado número de neurônios e alto custo calórico, devem gastar ainda mais tempo por dia na alimentação.

VII.1 – *Gorilla gorilla* e o tempo de alimentação no limite

Ao calcularmos o número de neurônios adicionais necessários (122 bilhões) para um gorila ter um encéfalo correspondente a 2% da sua massa corporal, o gasto calórico para manter esse número adicional de neurônios (733 quilocalorias) e o tempo necessário para suprir esse gasto adicional (2 horas e 30 minutos) encontramos uma inviabilidade metabólica. Um gorila real, com apenas 33 bilhões de neurônios, pode despende até 80% das 12 horas diárias para comer (WATTS, 1988). Logo, se adicionarmos 122 bilhões neurônios, devemos também somar 2 horas e 30 minutos à atividade de alimentação, o que seria inviável até mesmo no campo teórico em que a distribuição temporal necessária para a realização das demais atividades é desconsiderada.

Os gorilas ingerem aproximadamente 18 kg de alimentos todos os dias (ROTHMAN *et al.*, 2008). Para essa quantidade de alimento, Rothman *et al.* (2008) calcularam um aporte calórico real de 4500 kcalorias, tendo desconsiderado aproximadamente 50% do aporte calórico bruto, proporção que eles estimam como o valor energético não absorvido. Apesar de Rothman *et al.* (2008) se surpreenderem com a alta estimativa do aporte calórico real dado e fazerem uma breve discussão para o fato de terem encontrado esse valor energético que excede as necessidades nutricionais dos seres humanos, não discutiram a possibilidade de o cálculo utilizado para estimar o aporte real pudesse estar errado.

O comportamento dos gorilas revela a importância de não desperdiçar esse tempo precioso. Durante chuvas intensas ou prolongadas, o gorila geralmente interrompe a alimentação. Se a chuva persistir por mais de 2 horas, a alimentação é reiniciada. Além disso, os gorilas aparentemente compensam o tempo perdido encurtando os períodos de descanso (WATTS, 1988). É interessante observar que, apesar da chuva, em pouco tempo eles são obrigados voltar a comer e, não obstante, sacrificam os períodos de descanso para compensar o tempo perdido. Também é

unânime que os gorilas tem um hábito “sedentário” quando comparados aos seus similares de menor massa corporal. No entanto, apesar de grandes, fortes e pesados, não são obesos e todo o tempo reservado à alimentação é fundamental para a sobrevivência.

VII.II – *Pongo pygmeus* e o aporte calórico no limite

Os orangotangos foram bastante relatados na literatura quanto ao aporte calórico bruto, perda de massa corporal, variações na ingestão calórica em habitat natural (KNOTT, 1998), gasto calórico diário real em um amplo ambiente semi-aberto (PONTZER *et al.*, 2010) e variação da massa encefálica em função de diferentes disponibilidades nutricionais entre quatro populações de orangotangos (TAYLOR & SCHAİK, 2007). Esses trabalhos apresentaram informações complementares, mas também contradições.

Knott (1998) concluiu que no período de maior disponibilidade de alimentos a média do aporte calórico real dos orangotangos era de 7900 kcal/dia e que em períodos de baixa produtividade a média do aporte calórico real era de 2800 kcal/dia. Além disso, o trabalho registrou que no período de baixa disponibilidade de alimentos os orangotangos catabolizavam suas reservas de gordura e que o mesmo não acontecia no período de grande oferta de alimentos. No entanto, o aporte calórico real calculado em 2800 kcal é mais que suficiente para um orangotango manter seu metabolismo corporal e ainda sobrar energia. A explicação de Knott (1998) foi propor que os orangotangos pudessem apresentar um gasto metabólico superior à média dos primatas descartando a possibilidade de o cálculo utilizado para estimar o aporte calórico real estar errado.

A explicação proposta por Knott (1998) pode ser fortemente atacada com a observação de um trabalho publicado recentemente, que avalia diretamente o gasto calórico real diário de orangotangos (PONTZER *et al.*, 2010). O trabalho de Pontzer *et al.* (2010) apresentou uma média de 1628 kcal/dia para um orangotango com 55 kg de massa corporal, um pouco abaixo da média dos primatas em geral. Esse estudo indica que o aporte calórico real foi superestimado no trabalho de Knott (1998) e o mesmo deve ter acontecido nos cálculos de Rothman *et al.* (2008) quanto ao aporte calórico real estimado para os gorilas. No entanto, Knott (1998) fez uma observação muito importante sobre o tempo de alimentação dos orangotangos. Segundo a autora, o tempo

de alimentação não mudou em ambos os períodos (período de maior disponibilidade de alimentos e período de baixa produtividade), Esse fato sugere a tentativa de maximizar o aporte calórico até mesmo no período em que ocorre a ingestão de alimentos de maior valor energético.

Taylor e Schaik (2007) pesquisaram sobre a limitação energética em caso de aumento do tamanho do encéfalo. Encontraram uma variação significativa na capacidade cranial dos orangotangos em nível de espécie e subespécie. Essas diferenças foram positivamente relacionadas com a variação na qualidade dos recursos alimentares disponíveis no meio. O grupo de orangotangos que habitavam a Floresta de Borneo, menos produtiva que a Florestas de Sumatra, apresentou a menor capacidade cranial apesar de apresentarem uma mandíbula com maior capacidade, resistência para mastigação. Os alimentos de menor qualidade energética na Floresta de Borneo foram provavelmente responsáveis pela seleção de um encéfalo menor, pois consumiria menos energia. Ademais, um maior tempo de alimentação pode ter sido inviável por conta da distribuição temporal necessária para as demais atividades diárias.

VII.III - *Pan troglodythes* e os alimentos de baixo rendimento calórico real

Os chimpanzés são altamente seletivos já que escolhem uma alimentação rica em frutas-maduras quando estas estão disponíveis. Eles procuram por frutas ricas em energia (WRANGHAM *et al.*, 1993, 1998). O figo é um dos frutos mais procurados por chimpanzés, por isso, no momento de calcular o aporte calórico real dos figos Wrangham (1993) apontou alguns cuidados que devem ser tomados. Esse fruto tem muitas sementes (representam uma grande porcentagem da massa do figo, 45%), e grande parte dessas sementes não são digeríveis. Tal fato reduz consideravelmente o aporte calórico real dos figos. Um trabalho recente que também busca resolver o confronto ainda presente na literatura quanto ao figo apresentar uma baixa, moderada ou alta qualidade nutricional (URQUIZA-HAAS *et al.*, 2008), avaliou o aporte calórico real dos figos em relação à ingestão do fruto pelo primata *Alouatta palliata* mexicana.

Urquiza-Haas *et al.* (2008), avaliou o figo como sendo de baixa qualidade nutricional, e discutiu que muitos estudos continuam exagerando sobre a concentração de todos nutrientes disponíveis no figo, exceto para os valores de fibras. Acrescentou à

observação que as sementes ocupam espaço no trato digestivo e isso inviabiliza o animal de obter uma maior quantidade de alimento por unidade de tempo. Portanto, além do figo ser um fruto de baixa qualidade nutricional e energética e ocupar espaço no trato digestivo, o que teria de tão atraente nessa fruta para ser tão procurada e consumida pelos primatas? De acordo com Urquiza-Haas *et al.* (2008), os figos, ricos em água, seriam muito procurados pelos primatas para satisfazer a sede. Muitas pesquisas já indicaram que os métodos utilizados para o cálculo do aporte calórico real dos alimentos devem ser aprimorados, modificados. Um crescente número de trabalhos avaliam, inclusive, as diferenças entre o aporte calórico real de alimentos crus *versus* o aporte real de alimentos cozidos.

VII.IV - *Callithrix jacchus* e a adaptação metabólica no processo de digestão

A grande parte dos alimentos ingeridos pelo sagüi consiste em sementes (POWER & MYERS, 2009). Novamente, as sementes apareceram como um alimento indigerível, que passa pelo trato digestivo virtualmente inalterado. No caso dos sagüis, essa grande quantidade de sementes poderia inibir a atividade de alimentação caso as sementes não fossem eliminadas rapidamente. Diferentemente do que a literatura costumava avaliar, as dietas baseadas em frutos são tão pouco digeríveis quanto uma alimentação baseada em folhas, caso a proporção de sementes indigeríveis equilibre com a baixa digestibilidade das folhas.

Power e Myers (2009) observaram que organismo desses pequenos primatas apresenta uma fisiologia especializada em eliminar os alimentos não digeríveis, especialmente sementes, do trato digestivo mais rapidamente e em reter por mais tempo os nutrientes que são passíveis de sofrer digestão. A aceleração específica da taxa de passagem do alimento não digerível pelo trato digestivo é uma especialização evolutiva muito importante para esses pequenos primatas, porque ter um trato digestivo proporcionalmente pequeno e perder esse espaço para sementes que não são digeríveis torna-se muito arriscado. Essa fisiologia disponibilizou mais espaço no trato digestivo evitando a redução do tempo de alimentação. Desse modo, mais alimentos podem ser ingeridos e digeridos no decorrer do dia.

VII.V – Hominíneos extintos e a fixação do tempo de alimentação

Ao estimar o tempo de alimentação para as espécies *Homo habilis*, *Australopithecus afarensis* e *Paranthropus boisei*, foi encontrado o mesmo número de horas para os três grupos (**Tabela 5**). Apesar de esses primatas diversificarem entre si (nesse caso, quanto à massa corporal e ao número de neurônios encefálicos), os três necessitariam de aproximadamente 8 horas de alimentação por dia. . Essa fixação no tempo de alimentação máximo, que durou desde o *Australopithecus afarensis*, cerca de 3,7 milhões de anos atrás, até aparecimento do *Homo erectus* a 1,8 milhões de anos atrás. As variações compensatórias entre o tamanho do corpo e o número de neurônios encefálicos, pode ser um indício de que para esses hominíneos não seria possível reduzir o número de horas despendidas nas demais atividades diárias e, portanto ter um maior número de neurônios (já que seria necessário também aumentar o tempo de alimentação). Mas como teria sido viável para as espécies *Homo erectus*, *H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* e *H. sapiens* desenvolverem um encéfalo cada vez maior?

Segundo Wrangham *et al.* (1999) e Wrangham (2009), a resposta pode estar no advento da capacidade de controlar o fogo para cozinhar os alimentos, pois quando os alimentos são cozidos ocorre um aumento considerável no rendimento calórico da dieta, vide a grande facilidade de digestão e absorção dos alimentos cozidos (URQUIZA-HAAS *et. al.*, 2008; CARMODY & WRANGHAM, 2009). Portanto, a dieta com alimentos cozidos requer uma menor ingestão devido ao alto valor calórico por massa de alimento ingerido. Além disso, o alimento cozido facilita a mastigação e, desse modo, reduz mais uma vez o tempo de alimentação diário.

A partir do momento que o homem aprendeu a cozinhar, acreditamos na possibilidade de diminuição do tempo para a atividade de alimentação e no aumento do tempo disponível para as atividades sociais. Por sua vez, essa crescente sociabilidade simultaneamente ao crescente número de neurônios encefálicos pode ter favorecido aos progressivos avanços tecnológicos do gênero *Homo*.

VIII - CONCLUSÕES

Avaliamos que alto gasto metabólico dos grandes primatas foi um fator que tornou inviável um aumento no número de neurônios encefálicos especialmente devido ao alto custo metabólico do encéfalo. Estes primatas que já utilizam mais da metade do seu dia mastigando e ingerindo alimentos não tem disponibilidade diária suficiente para aumentar seu aporte calórico somente com a alimentação crua.

Um crescente número de neurônios implica um alto custo calórico para manter determinado encéfalo funcional, portanto maior será o tempo necessário dispendido com alimentação para conseguir determinado aporte calórico real. Além disso, o aporte calórico é ainda dependente da disponibilidade e qualidade dos alimentos. A alimentação crua, pouco rentável energeticamente quando comparada a alimentos cozidos, acaba por requisitar uma grande ingestão de alimentos para suprir a baixa qualidade calórica desses alimentos e, conseqüentemente, muito tempo é gasto nessa atividade.

O gênero *Homo* pode ter resolvido esse problema assim que aprenderam a utilizar o fogo para cozinhar os alimentos. Nossos resultados e discussão sobre as limitações metabólicas ao aumento do número de neurônios encefálicos coincidem com a teoria de Richard Wrangham, 2009, em que o período de evolução entre o *Homo habilis* e o *Homo erectus* foi marcado com o domínio do fogo para cozinhar os alimentos. Wrangham formulou sua teoria com base em diversas evidências biológicas, e o presente trabalho corroborou com essa teoria.

IX - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aiello L., Wheeler P., 1995. The expensive-tissue hypothesis. *Curr. Anthropol.* 36 (2), 199-121.
- Amorim M. C., Leyser V. A., 2009. A evolução biológica e o seu ensino nos Encontros Nacionais de Pesquisa em Educação em Ciências (ENPEC). In: Atas do VII ENPEC). Florianópolis: ABRAPEC.
- Azevedo F.A.C., Carvalho L.R.B., Grinberg L.T., Farfel J.M., Ferretti R.E.L., Leite R.E.P., Jacob Filho W., Lent R., Herculano-Houzel S., 2009. Equal numbers of neuronal and nonneuronal cells make the human brain an isometrically scaled-up primate brain. *The Journal of Comparative Neurology.* 513:532-541.
- Carmody R.N., Wrangham R.W., 2009. The energetic significance of cooking. *Journal of Human Evolution.* 57:379-391.
- Darwin C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life.* John Murray. 502 pp.
- Fish J.L., Lockwood C.A., 2003. Dietary constraints on encephalization in primates. *Am. J. of Physical Anthropology.* 120:171-181.
- Gabi M., Collins C.E., Wong P., Torres L.B., Kaas J.H., Herculano-Houzel S., 2010. Cellular scaling rules for the brains of an extended number of primate species. *Brain Behav Evol.* 76:32-44.
- Herculano-Houzel S., Collins C.E., Wong P., Kass J.H. 2007. Cellular scaling rules for primate brains. *PNAS.* doi:10.1073.
- Herculano-Houzel S., 2009. The human brain in numbers: a linearly scaled-up primate brain. *Frontiers in Human neuroscience.* doi: 10.3389/neuro.09.031.2009.
- Isler K., Schaik C.P. 2006. Metabolic costs of brain size evolution. *Bio. Lett.* 2:557-560.
- Kleiber M. 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia.* 6:315-353.
- Kleiber M. 1947. Body size and metabolic rate. *Physiological. Rev.* 27:511-541.
- Knott . 1998. Changes in orangutan caloric intake, energy balance, and ketones in response to fluctuating fruit availability. *Internat. J. Prim.* 19:1061-1079.
- Leonard W., Robertson M., 1992. Nutritional requirements and human evolution: A bioenergetics model. *Am. J. Hum. Biol.* 4, 179-195.
- Leonard W., Robertson M., 1994. Evolutionary perspectives on human nutrition: the

- influence of brain and body size on diet and metabolism. *Am. J. Hum. Biol.* 6, 77-88.
- Leonard W., Robertson M., 1997. Comparative primate energetics and hominid evolution. *Am. J. Phy. Anthropol.* 102, 265-281.
- Milton K., Demment M. W., 1988. Digestive and passage kinetics of chimpanzees fed high and low fibre diets and comparison with human data. *Journal of Nutrition* 118:1-7.
- Mink J.W., Blumenshine R.J., Adams D.B., 1981. Ratio of central nervous system to body metabolism in vertebrates: Its constancy and functional basis. *Am J Physiology.* 241:203-212.
- Mitchell C., Boinski S., van Schaik C. P., 1991. Competitive regimes and female bonding in two species of squirrel monkey (*Saimiri oerstedii*) and (*Saimiri sciureus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 55-60.
- Nagy K.A., 2005. Field metabolic rate and body size. *J Exp Biol* 208: 1621-1625.
- Parra R. 1978. Comparison of foregut and hindgut fermentation in herbivores. In Montgomey, ed. 1978:205-30.
- Pontzer H., Raichlen D.A., Shumaker R.W., Ocobock C., Wich S.A., 2010. Metabolic adaptation for low energy throughput in orangutans. *PNAS.* V1-1001031107.
- Power M.L., Myers E.W., 2009. Digestion in Common Marmoset (*Callithrix jacchus*), a Gummivore-Frugivore. *Am J of Primatology.* 71:957-963.
- Ross C.F., Washington R.L., Eckhardt A., Reed D.A., Vogel E.R., Dominy N. J., Machanda Z.P., 2009. Ecological consequences of scaling of chew cycle duration and daily feeding time in Primates. *Journal of Human Evolution.* 56:570-585.
- Rothman J.M., Plumptre A.J., Deirenfeld E.S., Pell A.N., 2007. Nutritional composition of the diet of the gorilla (*Gorilla beringei*): a comparison between two habitats. *Journal of Tropical Ecology.* 23:673-682.
- Rothman J.M., Deirenfeld E.S., Hintz., Pell A.N., 2008. Nutritional quality of gorilla diets: consequences of age, sex, and season. *Oecologia.* 155:111-122.
- Smith R.J., Jungers W.L., 1997. Body mass in comparative primatology. *J. Human Evolution.* 32:523-559.
- Sousa A. and Wood B., 2007. The hominin fossil record and the emergence of the modern human central nervous system. In: *Evolution of Nervous Systems: A Comprehensive Reference. Vol. 4: The Evolution of Primate Nervous Systems.* Ed. J.H. Kaas, pp. 291-336. Oxford: Elsevier.
- Souza, S., 2009. A goleada de Darwin: sobre o debate criacionismo/darwinismo. *Record.* 221pp.
- Stearns S.C., 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften.* 87:476-486.

- Taylor A.B., Schaik van C.P., 2007. Variation in brain size and ecology in *Pongo*. *Journal of Human Evolution*. 52:59-71.
- Terborgh J., 1983. *Five New World Primates: A Study of Comparative Ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Tidon R., Lewontin R.C., 2004. Teaching evolutionary biology. *Genetics and Molecular Biology*, 21:124-13.
- Urquiza-Haas T., Serio-Silva J.C., Hernández-Salazar L.T., 2008. Traditional Nutritional Analyses of Fig Overestimates Intake of Most Nutrient Fractions: A Study of *Ficus perforata* Consumed by Howler Monkeys (*Alouatta palliata mexicana*). *Am J Primatology*. 70:432-438.
- Watts D.P., 1988. Environmental Influences on Mountain Gorilla Time Budgets. *Am J Primatology*. 15:195-211.
- Wrangham R.W., Conklin N.L., Etot G., Obua J., Hunt K. D., Hauser M.D., Clark A.P., 1993. The Value of Figs to Chimpanzees. *International J Primatology*. 14:243-256.
- Wrangham R.W., Conklin-Brittain N.L., Hunt K.D., 1998. Dietary response of chimpanzees and cercopithecines to seasonal variation in fruit abundance. *Int J Primatiol*. 19:949-970.
- Wrangham R.W., Jones J.H., Laden G., Pilbeam D., Conklin-Brittain N.L., 1999. The Raw and Stolen. *Cooking and the Ecology of Human Origins*. *Curr. Anthropol*. 40:567-594.
- Wrangham R.W., 2009. *Catching Fire: How Cooking Made Us Human*. Basis Books. 309 pp.