

A Evolução do Comportamento Social

Não procure automaticamente o spray mata-insetos na próxima vez que você encontrar uma colônia de vespas *Polistes* sob o beiral de sua casa (ver Figura 3.10). Ao menos essa seria a recomendação do grande biólogo evolucionista W.D. Hamilton, que escreveu:

*Vespas sociais estão entre os insetos menos amados... No entanto, se estatísticas não têm o poder de alterar uma impressão geral, quem sabe outra abordagem possa alterar. Cada aluno, talvez como parte de sua educação religiosa, deveria sentar e observar um ninho de vespas *Polistes* por apenas uma hora... Acho que poucos não ficariam comovidos com o que veem. É um mundo humano em suas aparentes motivações e atividades muito além do que parece razoável se esperar de um inseto: atividade de construção, dever, rebeldia, cuidado materno, violência, trapaça, covardia, união diante de uma ameaça – tudo isso está presente.⁶¹³*

Desnecessário dizer que, se você escolher seguir a interessante sugestão de Hamilton, seja muito cuidadoso quando se aproximar de um ninho de vespas-caboclas, pois essas e outras vespas sociais têm poderosos ferrões. Se você não provocar um ataque das vespas, será capaz de observar no ninho melodramas quase-humanos, que envolvem tanto fêmeas competindo quanto cooperando ao criarem sua progênie. Se eu lhe dissesse que apenas uma das várias fêmeas no ninho pode ser a mãe de todos os ovos e



◀ Pinguins-imperadores são animais intensamente sociais durante a estação de acasalamento. Dezenas de milhares de adultos se reúnem em um viveiro da Antártica para criarem sua prole. Fotografia de Nancy Pearson.



Sericornis frontalis

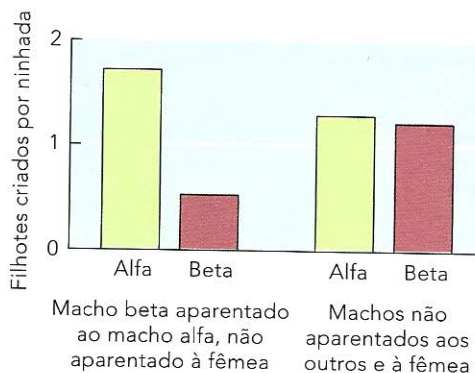


FIGURA 13.31 O efeito do parentesco sobre a igualdade de oportunidades reprodutivas em *Sericornis frontalis* que reproduzem cooperativamente. Adaptada de Whittingham, Dunn e Macgrath.¹⁵⁶⁰

ca da permissão para permanecer na colônia onde teriam alguma chance de se tornarem reprodutores dominantes. Em apoio a essa hipótese, observações de 28 ninhos de *Polistes dominulus* resultaram em 13 registros de mudança de dominância dentro do ciclo colonial, 10 das quais foram efetuadas por ajudantes residentes;¹¹⁸⁶ isso também ocorre em uma vespa social tropical pertencente a uma subfamília diferente. Nessa vespa, uma fêmea dominante tipicamente assume a reprodução total, enquanto as subordinadas a ajudam sendo ou não parentes da rainha. Na realidade, as não reprodutoras têm sua própria hierarquia de dominância em fila esperando a morte da rainha, o que dá à subordinada de alta posição hierárquica a chance de se tornar reprodutora independente. Além disso, pelo fato dessa nova dominante herdar um grupo de operárias, sua prole provavelmente sobreviverá mesmo se ela morrer antes do fim de um ciclo reprodutivo.¹⁴⁰² O ponto é que existe uma riqueza de hipóteses alternativas para explicar a ajuda de ninho em Hymenoptera, e as evidências sugerem que muitas delas são válidas para uma ou outra formiga, abelha ou vespa.

Para discussão

13.11 Quando uma nova rainha da vespa *P. dominulus* assume controle de um ninho, outras fêmeas na colônia dispersam frequentemente.¹⁴⁴³ Explique por que (em termos distais) as dispersoras optariam por deixar o ninho em que viviam.

13.12 A Figura 13.31 contém dados do sucesso reprodutivo relativo de machos alfa e beta de *Sericornis frontalis* em dois tipos diferentes de associações de reprodução cooperativa.¹⁵⁶⁰ O padrão observado é consistente com qualquer hipótese derivada da teoria transacional?

13.13 Coalizões de machos de leões parecem ser de dois tipos: grupos grandes de indivíduos altamente aparentados e grupos menores de indivíduos não aparentados. Use duas hipóteses baseadas na teoria transacional para prever qual o grau de monopolização reprodutiva que poderia ser observado nos dois tipos de coalizão. Em uma hipótese, dominantes (em total controle do grupo) concedem oportunidade de reprodução a subordinados a fim de reterem seus serviços como membros do grupo; na outra hipótese, dominantes (sem controle completo) e subordinados estão engajados em um cabo-de-guerra sobre quem se reproduzirá. Verifique os dados reais apresentados por Craig Packer e colegas.¹⁰⁹²

A evolução do comportamento eussocial

Na tentativa de traçar a história evolutiva da eussocialidade, W. D. Hamilton⁶⁰⁹ e Richard Alexander¹⁶ propuseram que as primeiras operárias altruístas não reprodutoras devem ter feito uso de caracteres que teriam evoluído para outra função, provavelmente o cuidado e assistência da prole produzida pela própria fêmea. Essa hipótese fornece uma previsão testável: os genes para o comportamento maternal expressos nas rainhas fundadoras de insetos eussociais existentes também serão aqueles que afetam o comportamento das fêmeas operárias não reprodutoras.²⁷ Rainhas fundadoras iniciam colônias (Figura 13.32), constroem os ninhos que acomodarão os ovos e, então, alimentam as larvas resultantes com alimento coletado longe do ninho. A maioria das larvas mais provavelmente se tornarão operárias, as quais expandem o ninho e atendem as crias da colônia. Em contraste, as rainhas de colônias estabelecidas e futuras rainhas em espera não desempe-

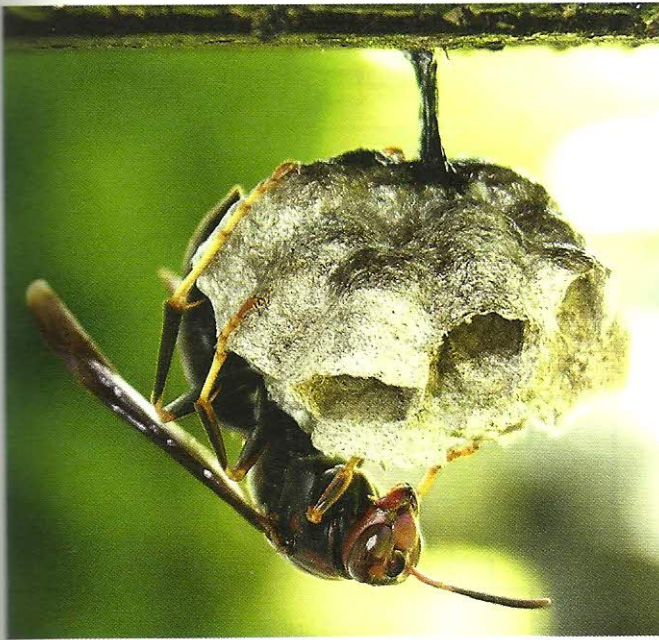


FIGURA 13.32 Uma fêmea fundadora de *Polistes*. Esta fêmea iniciou o ninho sozinha. Se ela tiver sorte, as filhas que ela criou nas células a ajudarão na produção de mais prole nas próximas semanas. Fotografia do autor.

nam atividades maternas, mas repousam no ninho enquanto as operárias cuidam das crias.

Para comparar a atividade genética nas operárias em relação às fundadoras, às rainhas estabelecidas e às futuras rainhas, uma equipe de pesquisadores examinou 32 genes expressos nos cérebros da vespa *Polistes metricus*.¹⁴⁵⁷ Esses genes eram similares ao conjunto encontrado em abelhas melíferas, conhecido por influenciar o comportamento das fêmeas adultas. Como esperado pelas hipóteses históricas sobre a evolução do comportamento eussocial das operárias, elas e as fundadoras exibem padrões similares de expressão gênica nas células cerebrais, padrão substancialmente diferente daquele encontrado em duas outras categorias das fêmeas de vespas *Polistes* (Figura 13.33). Esse resultado sugere que a seleção atuou sobre os genes já disponíveis nos cérebros das fêmeas, de forma que indivíduos não reprodutores ativaram os genes que no passado teriam sido expressos apenas nas fêmeas que teriam sua própria prole. Observe a similaridade entre essa explicação para o comportamento das operárias de insetos e aquela dada anteriormente para as bases históricas do comportamento de ajuda de ninho entre as aves (ver página 476). Em ambos os casos, indivíduos que não tenham se reproduzido comportam-se como pais cuidando de sua própria prole.

Para discussão

13.14 A Figura 13.34 mostra uma filogenia de várias espécies de abelhas do gênero *Lasioglossum*, com o sistema social das espécies sobrepostas na árvore evolutiva. Qual é o número mínimo de vezes que a eussocialidade evoluiu nesse grupo? Quantas vezes a eussocialidade foi perdida completa ou parcialmente? (Perda parcial da eussocialidade ocorreu naquelas espécies classificadas como "polimórficas", ou seja, nesses casos algumas populações são eussociais e outras não.) De que modo essa filogenia é relevante para a visão comum de que sistemas sociais complexos são em geral superiores, e mais recentemente evoluídos, do que os sistemas mais simples? Para um artigo de quando a socialidade evoluiu em *Lasioglossum*, veja Brady e colaboradores.

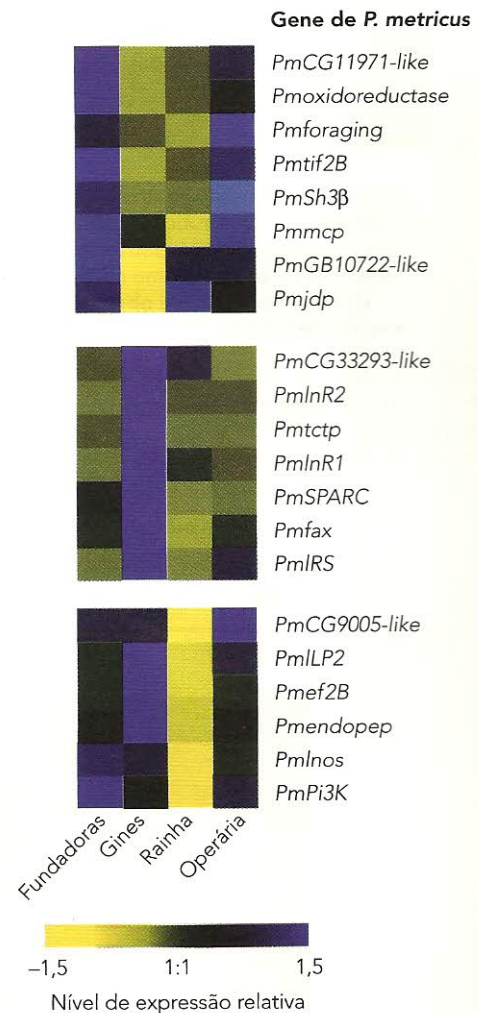
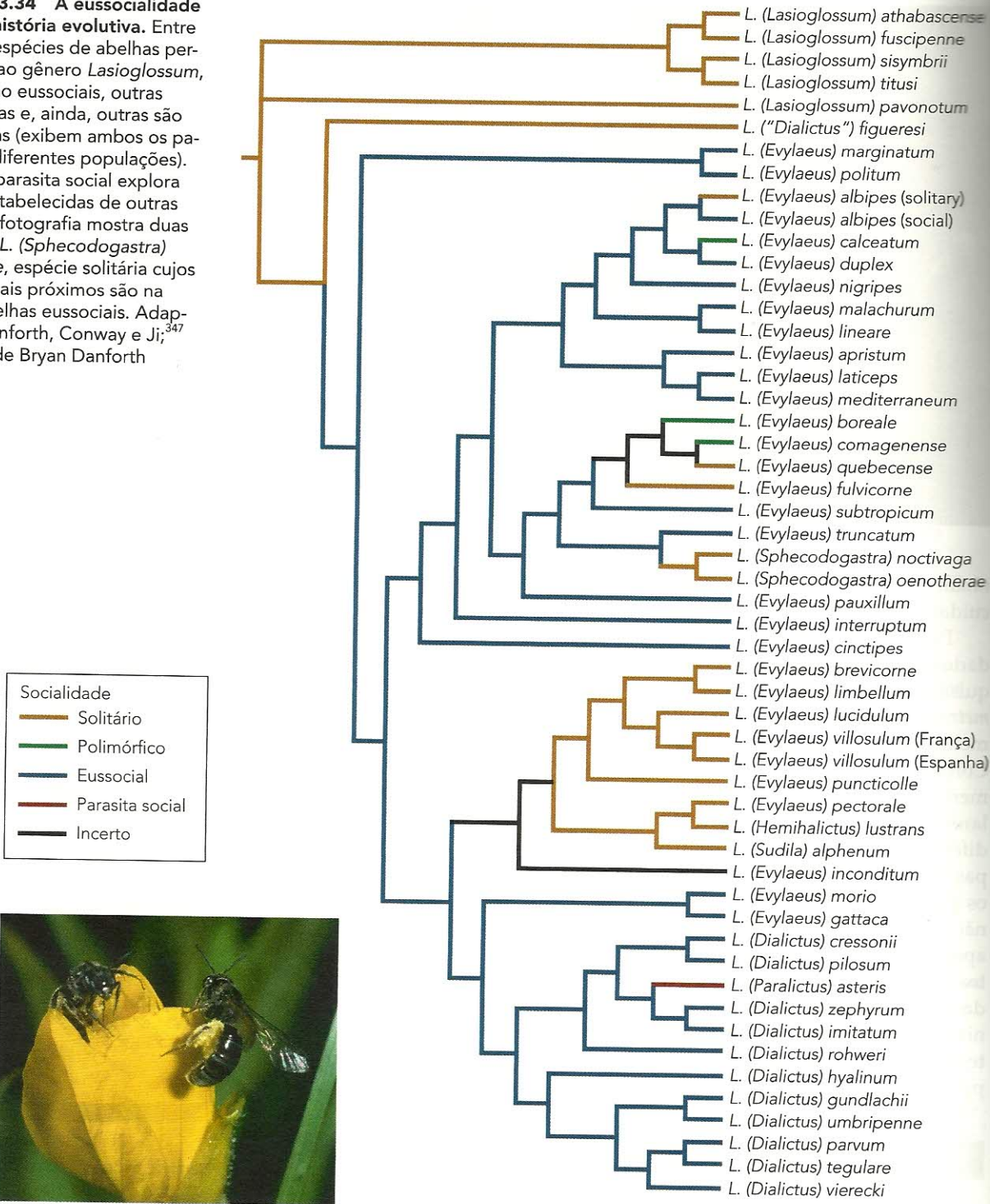


FIGURA 13.33 Fêmeas fundadoras e operárias da vespa *Polistes metricus* têm padrão similar de atividade de seus genes, enquanto futuras reprodutoras (gínes) e as rainhas exibem padrões muito semelhantes. Os genes escolhidos para a análise são conhecidos por serem expressos nos cérebros de operárias de abelhas melíferas; os níveis de expressão dos genes variam entre baixo (–1,5) a alto (+1,5). Adaptada de Toth e colaboradores.¹⁴⁵⁷

FIGURA 13.34 A eussocialidade tem uma história evolutiva. Entre as muitas espécies de abelhas pertencentes ao gênero *Lasioglossum*, algumas são eussociais, outras são solitárias e, ainda, outras são polimórficas (exibem ambos os padrões em diferentes populações). A espécie parasita social explora colônias estabelecidas de outras abelhas. A fotografia mostra duas fêmeas de *L. (Sphecodogastra) oenotherae*, espécie solitária cujos parentes mais próximos são na maioria abelhas eussociais. Adaptada de Danforth, Conway e Ji;³⁴⁷ fotografia de Bryan Danforth



Lasioglossum oenotherae

Determinação sexual haplodiploide e a evolução do altruísmo extremo

Em muitos insetos sociais, ajudantes são, como já notamos, capazes de reprodução “egoísta”, enquanto que outras operárias ajudantes têm tão poucas chances de reprodução individual direta que podem ser consideradas *altruístas obrigatórias* (ver Figura 13.8). A anatomia e o comportamento dessas castas estéreis com ovários não desen-

(A)



(B)



FIGURA 13.35 **Sacrifício de operárias de insetos sociais.** (A) Em uma colônia de cupins nasutos, soldados incapazes de reproduzir atacam intrusos da colônia e borrifam nesses inimigos repelentes grudentos estocados em suas cabeças. (B) Quando uma abelha melífera ferroa um vertebrado, ela morre após deixar seu ferrão e saco de veneno associado inserido no corpo da vítima. A, fotografia do autor; B, fotografia do joelho de Bernd Heinrich por Bernd Heinrich.

volvidos frequentemente revelam uma especialização extrema para o autossacrifício. Operárias de abelhas melíferas, por exemplo, têm um ferrão serrilhado projetado para penetrar e ficar preso na pele de inimigos vertebrados que ameaçarem sua colmeia, melhorando a defesa, mesmo que isso signifique a morte da defensora (Figura 13.35). Soldados de formigas de algumas espécies têm imensas mandíbulas capazes de atravessar os corpos de insetos predadores que invadam a colônia. Outras espécies de formigas têm soldados-granada, que desempenham missões suicidas quando inimigos entram na colônia, constringindo seus músculos abdominais tão violentamente que estoura uma grande glândula abdominal, espalhando uma cola sobre seus inimigos.⁹⁴⁴

Charles Darwin estava bem ciente dos insetos eussociais – aqueles com uma casta de operárias essencialmente estéril – e a solução para o problema de sua evolução foi bem próxima à hipótese da aptidão indireta já discutida neste capítulo. Darwin notou que colônias de insetos sociais são famílias estendidas, então quando membros estéreis do grupo ajudam outros a sobreviver para reproduzir, as ajudantes (mesmo que elas morram no processo) estão ajudando a manter os caracteres familiares – incluindo a habilidade dos membros reprodutores da família gerar ajudantes estéreis.³⁴⁸

O maior avanço após a explicação de Darwin veio 120 anos depois, quando W. D. Hamilton desenvolveu sua famosa análise genética de custo-benefício do altruísmo de operárias. Lembre-se que, de acordo com a regra de Hamilton, o altruísmo pode evoluir quando a perda do altruísta na reprodução individual (C) multiplicado pelo grau de parentesco de um pai ou mãe progenitor com sua prole (r_c) for menor que o número adicional de parentes reprodutores que só existam devido às ações do altruísta (B) multiplicado pelo grau de parentesco entre o altruísta e os indivíduos ajudados (r_b). Hamilton percebeu que se r_b , o parentesco do altruísta com os parentes que ele ajudou, fosse particularmente alto, então a parte da aptidão indireta na equação seria aumentada. Ele foi também o primeiro a apontar que r_b para irmãs poderia ainda ser extraordinariamente alto em Hymenoptera devido ao sistema haplodiploide da determinação sexual nesse grupo.⁶⁰⁹

Faremos agora uma longa avaliação da hipótese haplodiploide para a evolução da eussocialidade porque ela é uma ideia genial que tem desempenhado um papel importante no estudo do comportamento social. Contudo, mesmo se o método de determinação sexual nos Hymenoptera teve pouco a ver com a evolução do altruísmo extremo no grupo, isso não significa que a seleção indireta (ou de parentesco) seja irrelevante para a evolução da eussocialidade. A hipótese haplodiploide apenas identifica um fator que poderia fazer a seleção indireta particularmente efetiva em uma ordem de insetos. Outros fatores poderiam promover a seleção indireta para o altruísmo nos Hymenoptera e outros grupos de animais.

Hamilton enfocou a haplodiploidia nos Hymenoptera porque percebeu a significância da haploidia dos machos com relação ao coeficiente de parentesco entre as filhas desses machos. Já que os machos de formigas, abelhas e vespas têm apenas um conjunto cromossômico, e não dois conjuntos, todos os espermatozoides haploides que um macho produz são cromossomicamente (e, por isso, geneticamente) idênticos. Então, se uma fêmea de formiga, abelha ou vespa copula com apenas um macho, todos os espermatozoides que ela receber terão o mesmo conjunto de genes. Quando a fêmea usa os espermatozoides para fertilizar seus óvulos, todas as suas filhas diploides carregarão o mesmo conjunto de cromossomos e genes paternos, os quais formarão 50% de seu genótipo total. O outro conjunto de cromossomos carregados pela filha de himenópteros provém de sua mãe. Os óvulos haploides da mãe não são geneticamente uniformes, porque ela é diploide; a formação de gametas por um progenitor com dois conjuntos de cromossomos envolve a produção de uma célula com apenas um conjunto retirado aleatoriamente de cada conjunto paterno e materno daqueles presentes no progenitor. Um óvulo produzido por uma fêmea de abelha, formiga ou vespa compartilhará, em média, 50% dos alelos carregados em seus outros óvulos. Dessa forma, quando um óvulo de uma abelha-rainha se funde com um espermatozoide geneticamente idêntico, a prole resultante compartilhará, em média, 75% dos seus alelos: 50% de seu pai e de 0 a 50% de sua mãe (Figura 13.36).

Sob o sistema haplodiploide de determinação sexual, irmãs em himenópteros podem, portanto, ter um coeficiente de parentesco de 0,75, mais alto do que 0,5 calculado para uma mãe e suas filhas e filhos. Como consequência desse fato genético, $r_c \times C$ deveria ser menor do que $r_b \times B$ com mais frequência nos Hymenoptera do que em outros grupos, o que facilitaria a evolução da eussocialidade nesses insetos. Se irmãs realmente tiverem parentesco mais próximo, a seleção indireta poderia mais facilmente favorecer himenópteros que, dessa forma, colocariam todos seus ovos (alelos) "a serviço" de uma irmã em vez de investir na reprodução individual. Talvez não seja coincidência que a ordem Hymenoptera tenha o maior número de espécies eussociais com castas unicamente de fêmeas do que qualquer outra ordem.

Testando a hipótese haplodiploide

Observe, contudo, que existe uma explicação alternativa para certas características especiais da eussocialidade nos himenópteros, que não tem nada a ver com o sistema haplodiploide da determinação sexual. Sim, existem muitos Hymenoptera eussociais com fêmeas operárias e não machos, mas o cuidado parental unicamente feminino é comum nesse grupo, fornecendo muitas oportunidades evolutivas para as fêmeas de himenópteros utilizarem suas capacidades parentais no cuidado de parentes em vez de cuidar da própria prole. A explicação haplodiploide, embora seja brilhante, necessita ser testada, o que tem sido feito. Por exemplo, se uma operária fêmea de uma colônia de abelhas, formigas ou vespas eussociais for lucrar através de seu parentesco potencialmente alto com as outras fêmeas, ela deveria prestar ajuda seletiva às suas irmãs reprodutivamente aptas ao invés de aos seus irmãos. Embora irmãs de himenópteros compartilhem até 75% de seus genes, uma irmã compartilha apenas 25% de seus genes com seus irmãos haploides (ver Figura 13.25). Machos não recebem nenhum gene paterno que suas irmãs possuem. O restante do genoma que irmãs e ir-

(A) Parentesco genético mãe-filha

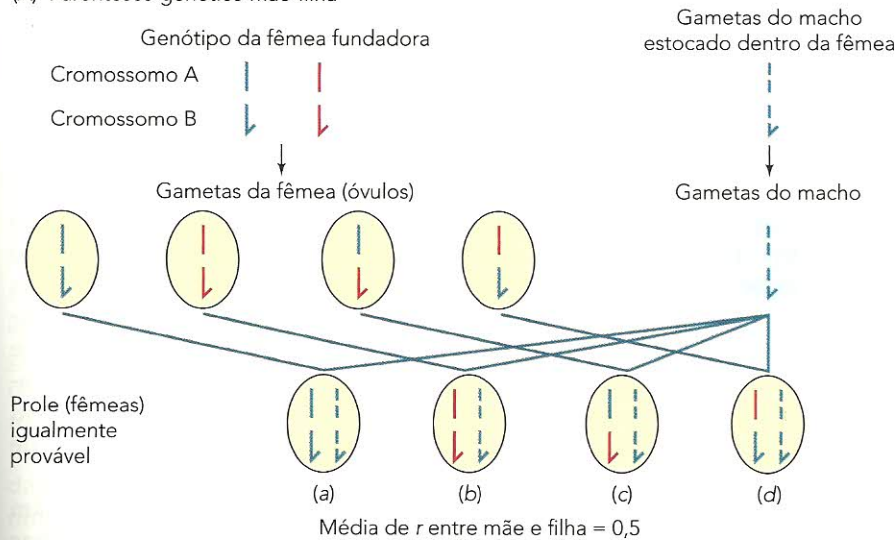
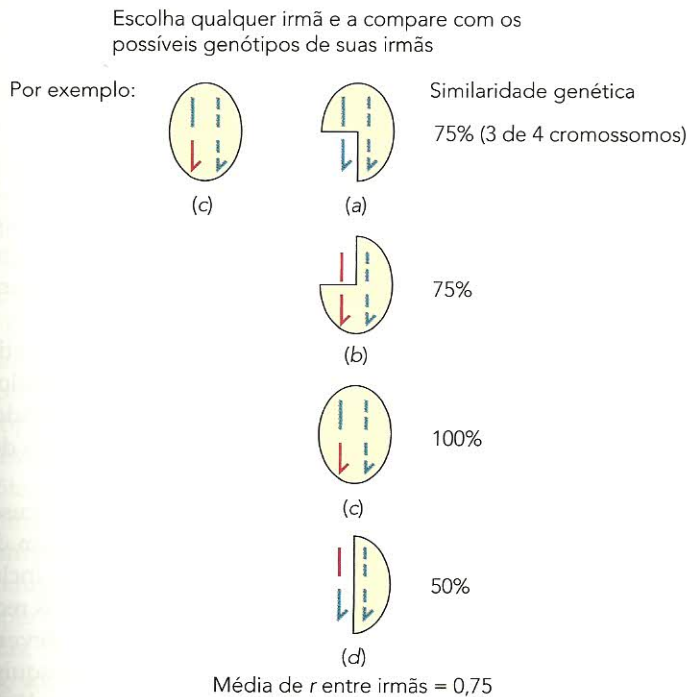


FIGURA 13.36 Haplodiploidia e a evolução da eussocialidade nos Hymenoptera. O grau de parentesco de uma fêmea de vespa (A) para suas filhas e (B) suas irmãs. Para simplificar, apenas dois cromossomos são mostrados. Filhos da rainha se desenvolvem de ovos não fertilizados com apenas uma cópia de cada cromossomo, assim, mães compartilham 50% de seus genes com seus filhos.

(B) Parentesco genético irmã-irmã



mães recebem de suas mães varia entre de 0 a 100% idênticos, mas na média em torno de 50%; 50% de uma metade significa que uma irmã compartilha, em média, apenas um quarto de seus genes com seus irmãos ($r = 0,25$). Em parte porque irmãs são três vezes mais proximamente aparentadas entre si do que com seus irmãos, Bob Trivers e Ripe Hare perceberam que em himenópteros espera-se que as operárias favoreçam a produção três vezes mais de irmãs do que irmãos.¹⁴⁶⁷

Uma operária que favoreça a produção das irmãs traria conflito entre as operárias e sua mãe, porque a rainha geralmente não tem nada a ganhar tendo suas colônias produzindo mais um sexo do que outro. Por quê? Porque, como a razão sexual padrão nos sugere,¹⁵⁷⁸ uma rainha doa 50% de seus genes para cada cria, tanto macho quanto fêmea. Dessa forma, ela não ganha nenhuma vantagem genética

por ter mais filhas do que filhos ou vice-versa. Imagine uma população hipotética de uma espécie de formiga na qual as rainhas tendessem a produzir mais um sexo do que o outro. Nessa situação, quaisquer rainhas mutantes que fizessem o oposto e tivessem mais crias pertencentes ao sexo mais raro seria recompensada em netos (as). Se os machos são escassos, por exemplo, então uma rainha que usasse seu capital parental para gerar filhos criaria descendentes com abundância de parceiros potenciais e, desse modo, muito mais oportunidades para reproduzir do que um número comparável de filhas. A maior aptidão de rainhas produzindo filhos adicionaria efetivamente mais machos à próxima geração, levando a razão sexual de volta a igualdade de sexos. Se ao longo do tempo a razão sexual excedesse e se tornasse inclinada para machos, então rainhas produzindo filhas ganhariam em sucesso reprodutivo, mudando a razão sexual para o outro lado. Quando a razão de investimento para filhos e filhas é 1:1, não existe nenhuma vantagem para uma especialista em produzir filhos ou filhas. Assim, uma estratégia de investimento igual proporcional é favorecida pela seleção frequência-dependente (*ver* página 229) que atua sobre as rainhas.

Existe pouca dúvida que as rainhas de abelhas melíferas, por exemplo, poderiam ovipositar em uma razão que beneficiasse seus genes e não aqueles de suas filhas operárias. Essa conclusão vem de um experimento no qual rainhas foram confinadas em partes da sua colmeia onde o favo de cria tinha apenas células menores de forma a acomodar células de operárias (suas filhas). Sob essas circunstâncias, as rainhas puseram apenas ovos fertilizados, destinados a produzirem fêmeas. (*ver também* Ratnieks e Keller¹¹⁹⁹) Mas quando as rainhas confinadas foram posteriormente liberadas e tiveram acesso às células vazias pequenas e grandes, compensaram sua recente superprodução de filhas ao procurarem células maiores, que eram preenchidas por ovos não fertilizados destinados a originarem seus filhos.¹⁵⁴⁸ Dessa forma, rainhas de abelhas melíferas claramente têm a capacidade de determinar o sexo da prole produzida em suas colmeias fazendo a postura de ovos haploides não fertilizados (filhos) em células grandes e ovos diploides fertilizados (filhas operárias) em células menores, embora dependam das operárias para a construção de células de cria dos dois tipos para ambos os sexos da prole.

Rainhas de outros insetos sociais também controlam o destino ontogenético de sua prole,¹⁴⁷⁰ com rainhas mais velhas de uma formiga coletora,¹²⁹⁵ por exemplo, produzindo rainhas filhas e filhos apenas após a passagem do inverno frio. Quando operárias foram experimentalmente sujeitas ao frio enquanto a rainha foi privada do frio, apenas as operárias e não as novas rainhas foram produzidas.

Mas mesmo se rainhas controlam o sexo de seus ovos, talvez operárias recusem-se a dar alimento aos irmãos enquanto larvas, preferindo nutrir suas irmãs em desenvolvimento. Se as operárias, de fato, tentam maximizar sua própria aptidão inclusiva, então o peso somado de todas as fêmeas reprodutoras adultas (medida dos recursos dedicados à produção de fêmeas) criadas pelas operárias das colônias deveria ser três vezes o peso somado de todos os machos. Quando Trivers e Hare pesquisaram a literatura sobre a razão dos pesos totais dos dois sexos produzidos nas colônias de diferentes espécies de formigas, eles encontraram uma razão de investimento de 3:1, favorável às operárias, e não a razão de 1:1 esperada caso as rainhas tivessem o controle completo da produção da prole.¹⁴⁶⁷

Para discussão

13.15 Por que, precisamente, uma operária de formiga ganharia se a colônia investisse o triplo na produção de fêmeas reprodutivas do que na produção de machos? Ilustre sua resposta com um caso em que a prole feminina e a masculina custem exatamente a mesma quantia para ser produzida, de tal forma que 100 unidades de investimento (como alimento para as larvas) renderá o mesmo número de machos adultos como de fêmeas.

Considere a razão sexual da população e explique porque pode não compensar às operárias forçar a colônia a produzir somente fêmeas reprodutivas, mesmo quando as operárias compartilhariam muito mais genes com essas fêmeas do que com seus irmãos

A hipótese haplodiploide também gera outras previsões. Operárias de himenópteros deveriam privilegiar a produção de fêmeas apenas se sua mãe tivesse sido fecundada por um único macho. Rainhas que copulam com dois ou mais machos haploides têm espermatozoides com dois ou mais genótipos com os quais fertilizarão seus óvulos. Filhas com diferentes pais (i.e., meias-irmãs) não serão proximamente aparentadas. Apenas quando fêmeas têm o mesmo pai compartilharão 75% dos seus genes (ver Figura 13.25). Na realidade, em alguns himenópteros, rainhas acasalam com vários machos, e isso justifica plenamente naquelas espécies em que as rainhas mais poliândricas produzem a prole de maior capacidade reprodutiva.

Outro fator que reduz o parentesco entre operárias e os indivíduos que elas ajudam a produzir é a coexistência de um número de rainhas não aparentadas no mesmo ninho, fenômeno comum nos insetos sociais. Tanto as rainhas poliândricas quanto ninhos com muitas rainhas podem nos ajudar a entender a evolução do comportamento das operárias.^{138, 1053} Por exemplo, considere uma espécie de formiga do gênero *Formica*, cujas rainhas podem ser monogâmicas ou poliândricas. Liselotte Sündstrom percebeu que essa espécie fornecia uma oportunidade magnífica para descobrir se as operárias direcionavam a alocação de alimento para os futuros irmãos reprodutores e irmãs reprodutoras em função do r_b ; sim, elas direcionavam. As filhas de mães monogâmicas que se acasalavam uma vez direcionavam amplamente seus investimentos para a produção de rainhas irmãs. Mas operárias em colônias com rainhas que acasalaram múltiplas vezes comportaram-se de modo diferente. Para essas operárias, os irmãos eram tão geneticamente valiosos quanto as irmãs, e elas não deslocaram a produção da colônia para fêmeas.¹⁴⁰⁴

Ulrich Mueller também mostrou que as operárias de himenópteros alteram seus investimentos em companheiras de ninho de acordo com seu coeficiente de parentesco.¹⁰¹⁶ Ele manipulou experimentalmente colônias de uma abelha eussocial, removendo a rainha fundadora de alguns ninhos, mas a deixando em outras colônias. Quando uma colônia tinha sua rainha fundadora, a assimetria usual no parentesco persistiu entre operárias e suas irmãs ($r = 0,75$) e seus irmãos ($r = 0,25$). Sob essas condições, um viés em direção ao investimento em progênie feminina é esperado de acordo com a hipótese haplodiploide. Mas em uma colônia na qual a fundadora foi removida, uma filha assumiu a liderança reprodutiva; sob essas condições, suas irmãs operárias estavam ajudando na produção de sobrinhas ($r = 0,375$) e sobrinhos ($r = 0,375$), e não na produção de irmãos adicionais. Desse modo, a assimetria do parentesco desaparece, e as operárias deveriam tratar a produção de machos mais favoravelmente nessas colônias. De fato, operárias nas colônias experimentais investiram mais em machos (o peso combinado equivaleu a 63% do peso total de todos os reprodutores reprodutivos) do que as operárias nas colônias onde as rainhas fundadoras foram deixadas (nas quais os machos constituíram 43% do peso total).

Para discussão

13.16 Se uma fêmea de uma espécie de vespa monogâmica pudesse ajudar a produzir mais irmãs com r de 0,75, por que ela se reproduziria, já que reprodutores são relacionados à sua prole por apenas 0,5? A seguir, use a lei de Hamilton para explicar por que algumas "operárias" produzidas no início do ano deixam seus ninhos-natais à espera de oportunidades para "adotar" ninhos contendo indivíduos não aparentados, em vez de se tornarem ajudantes nos ninhos de suas mães.¹³⁸⁰

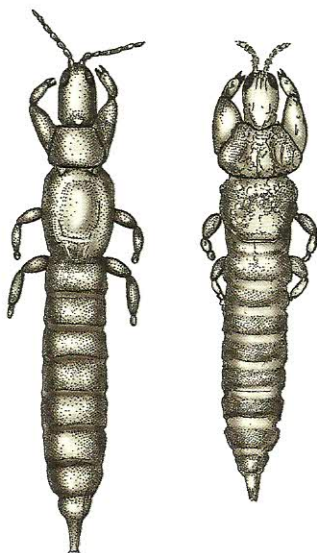


FIGURA 13.37 Um soldado estéril de tripes (direita) próximo à fêmea fundadora reprodutora (esquerda). Note as pernas anteriores maiores do soldado usadas para defender a galha ocupada por suas aparentadas. Desenho baseado em uma fotografia, cortesia de B. Kranz e Bernie Crespi.

13.17 Conforme vimos, ajudantes e rainhas de insetos sociais podem disputar muitas coisas, apesar de serem membros de uma família (p. ex., ver Heinze, Hölldobler e Peeters⁶⁴⁸). Por que, por exemplo, uma operária com uma mãe monogamicamente acasalada deixaria sua mãe produzir filhas, mas tentaria produzir seus próprios filhos (assumindo que nessa espécie social, operárias tenham ovários funcionais)? Por outro lado, por que uma futura rainha não fecundada seria muito agressiva em relação às operárias que põem ovos no período anterior ao seu acasalamento, mas depois de acasalar ela deixa de ser agressiva? (Rainhas de algumas formigas põem ovos em sua colônia natal tanto antes quanto depois do acasalamento.³³²)

A hipótese haplodiploide baseia-se na premissa que o parentesco excepcionalmente próximo entre ajudante e receptora promove a evolução da eussocialidade. Se isso for verdade, então outros mecanismos que resultam no parentesco genético extremamente próximo entre os membros dos grupos sociais deveriam também estar associados com a formação de castas estéreis e o comportamento extraordinário de autossacrifício. Tanto o endocruzamento quanto a reprodução clonal ou assexuada podem resultar em coeficientes de parentesco muito altos entre os membros da família. Como mencionado anteriormente, as anêmonas formam clones nos quais alguns indivíduos se sacrificam por outros se desenvolvendo como exploradores ou guerreiros agressivos.⁵⁵ O mesmo tipo de coisa ocorreu com certas espécies de tripes com sistemas de acasalamento entre irmão e irmã; como previsto, uma casta estéril adepta do autossacrifício evoluiu em algumas dessas espécies altamente endogâmicas.²⁵³ Os soldados altruístas possuem pernas anteriores robustas e com espinhos (Figura 13.37), para melhor imobilizar inimigos que invadem as galhas de plantas onde os altruístas vivem com seus irmãos relativamente indefesos.

O autossacrifício extremo também ocorre em alguns afídeos cujas mães se reproduzem assexuadamente; todas as suas filhas são cópias idênticas do mesmo genótipo, o que significa que o valor de r para as irmãs é 1,0. Várias espécies de afídeos com reprodução assexuada, como os tripes formadores de galhas, têm a habilidade de formar clones compostos de fêmeas reprodutivamente capazes e irmãs-soldados não reprodutoras.^{707,1387} Em pelo menos uma espécie, os soldados se agregam ao redor de uma abertura da galha para melhor repelir os inimigos que tentam entrar na câmara da galha em busca das irmãs das soldados.¹¹³⁹ Alguns afídeos da Amazônia usam as poderosas pernas dianteiras espinhosas (ou partes bucais endurecidas com forma de espada) para repelir predadores, como larvas de moscas sirfídeas; quando esses insetos se aproximam da abertura da galha (Figura 13.38). Certos soldados de afídeos fazem mais do que simplesmente deter seus inimigos: eles injetam uma proteína inseticida venenosa pelas partes bucais tubulares que atravessam o corpo do predador e o matam.⁸²¹

Em algumas espécies de afídeos, muitos soldados morrem na defesa de suas irmãs. Nos experimentos conduzidos por William Foster, em média aproximadamente 20 soldados de *Pemphigus spyrothecae* morrem na batalha para repelir uma larva de mosca sirfídeo. Na ausência dos soldados, contudo, uma larva predadora poderia comer todos os 100 afídeos não soldados que Foster agregava em seus testes.⁴⁸³ Em um experimento adicional, todos os afídeos que ocupavam uma amostra de galhas foram removidos das galhas originais antes de serem devolvidas aos seus lares em grupos rearranjados que tanto incluíam alguns soldados quanto estavam sem defensores. As galhas sem soldados foram dez vezes mais atacadas por sirfídeos ou outros insetos predadores do que aquelas em que os soldados estavam presentes.⁴⁸⁴ Dessa forma, na natureza, soldados de afídeos não morrem em vão, pois também se beneficiam em forma de aptidão indireta quando os beneficiários de suas ações sobrevivem para reproduzir.

Devido à natureza da reprodução assexuada nos afídeos, sempre considerou-se que grupos familiares em uma galha fossem realmente um clone. Mas quando Patrick Abbot e colaboradores usaram tecnologia de *DNA fingerprinting* para examinar essa premissa em *Pemphigus obesinymphae*, fizeram a surpreendente descoberta que, em

média, aproximadamente 40% dos habitantes de uma dada galha eram intrusos de galhas próximas. Esses afídeos deixaram a folha de galha nas quais nasceram e se mudaram para a galha vizinha para tirar vantagem dos recursos alimentares, bem como da proteção oferecida pelos soldados da outra galha. Quando as colônias de parentesco misturado foram desafiadas por um pseudopredador, uma larva de mosca-das-frutas, os afídeos que viviam em sua colônia natal atacaram como se o intruso fosse uma larva de sirfídeo. No entanto, embora aproximadamente 40% dos afídeos nas colônias misturadas fossem forasteiros, eles contribuíram com apenas 2% dos soldados que responderam ao potencial predador (Figura 13.39). Em vez de ajudar com defesa, os intrusos ficaram livres para se desenvolver relativamente mais rápido, alcançando o estágio reprodutivo antes dos soldados, mais lentos em maturação, e que, nessa espécie, mudam da forma defensiva para a forma reprodutiva ao longo do tempo. O comportamento egoísta das galhas geneticamente não aparentadas reduziu os benefícios obtidos pelos soldados altruístas que defendiam suas colônias originais.¹

Soldados ocorrem em outras espécies além de anêmonas, tripes, insetos sociais e afídeos, incluindo vespas parasitas muito pequenas do gênero *Copidosoma*. Quando uma vespa fêmea desse tipo parasita uma lagarta do repolho, ela insere dois ovos dentro do corpo da lagarta. Conforme os ovos se desenvolvem, eles se dividem em uma série de milhares de outros ovos. Em determinado ponto, a massa de ovos que derivou de um dos ovos originais gera filhas clones geneticamente idênticas, enquanto o outro conjunto de ovos torna-se um clone de filhos. Entre as filhas geneticamente idênticas, dois fenótipos diferentes se desenvolvem. Uma forma normalmente é idêntica à forma materna. Indivíduos desse tipo usualmente acasalam com os irmãos quando eles mudam para a forma de adultos e emergem do cadáver da lagarta; o outro tipo, contudo, se transformará em larvas assassinas que nunca alcançam a maturidade e que, em vez disso, procuram e destroem a prole de outras fêmeas de *Copidosoma*, bem como seus próprios irmãos em desenvolvimento.⁵⁴⁴

Devido ao fato de que irmãos e irmãs de *Copidosoma* desenvolverem a partir de ovos diferentes geneticamente, uma explicação de seleção indireta poderia tornar claro o porquê de fêmeas-soldados matarem seus irmãos e não suas irmãs. No entanto, irmãos e irmãs ainda compartilham um número substancial de genes; assim, existe um custo de aptidão inclusiva associado com o fratricídio nessa espécie. O benefício contrabalançador deriva do sistema de acasalamento da vespa, que, como mencionado, envolve cópulas entre irmãos e irmãs. Pelo fato de que um irmão pode inseminar muitas irmãs, a destruição de muitos irmãos por soldados especialistas não reduz a probabilidade de que suas irmãs não soldados sejam efetivamente fecundadas após a eclosão. Dessa forma, devido à remoção de alguns irmãos, os soldados beneficiam suas irmãs idênticas reduzindo a competição por alimento dentro da lagarta. Se para cada irmão eliminado ($r = 0,5$), uma irmã extra ($r = 1,0$) puder alcançar a maturidade, uma fêmea-soldado obtém um ganho adicional em genes transmitidos para a próxima geração.

Eussocialidade na ausência de parentesco muito próximo

Embora os estudos descritos acima sejam geralmente consistentes com a argumentação de que um alto coeficiente de parentesco possa facilitar a evolução do altruísmo, muitas questões permanecem não resolvidas. Observe, por exemplo, que os afídeos

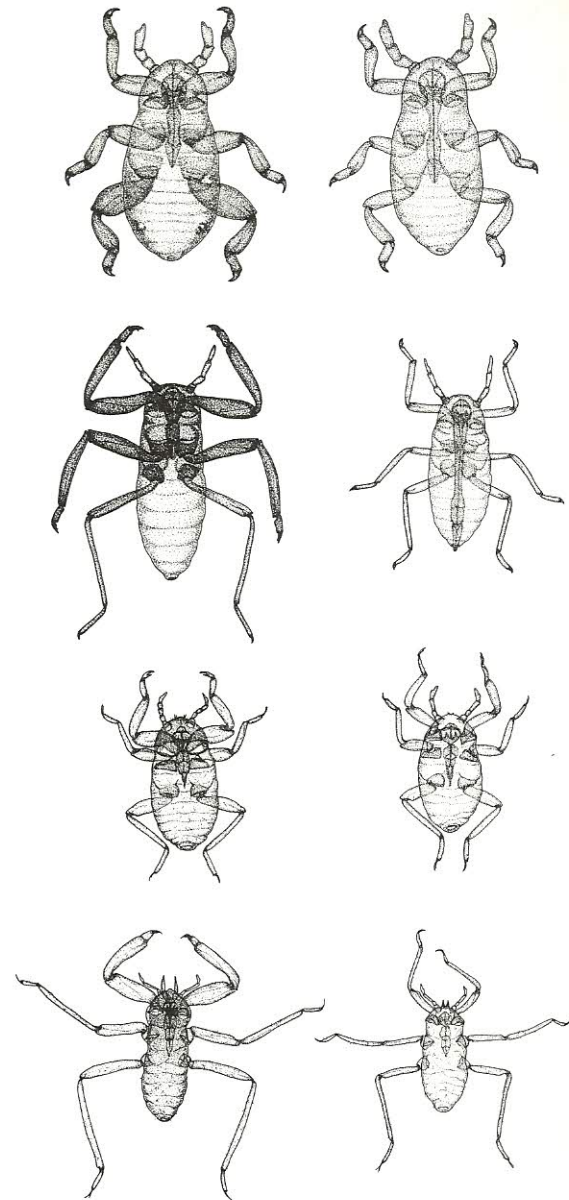


FIGURA 13.38 Altruísmo em afídeos. Quatro espécies de afídeos cujos soldados obrigatoriamente estéreis (esquerda) com pernas para agarrar e bicos curtos e afiados protegem suas companheiras de colônia mais delicadas, que possuem potencial para reproduzir quando amadurecem. As espécies foram desenhadas em escalas diferentes por Christina Thalia Grant. Adaptada de Stern e Foster.¹³⁸⁸

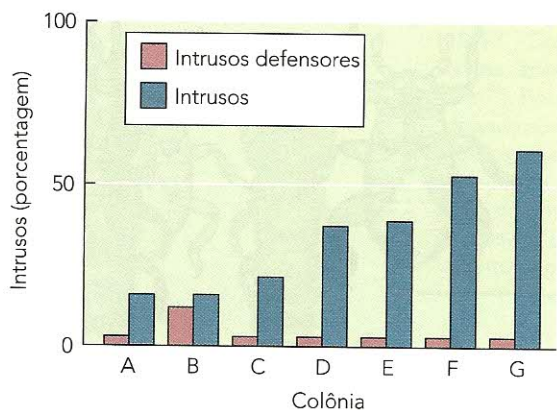


FIGURA 13.39 Comportamento egoísta dos invasores dos afídeos clones. Colônias de afídeos podem conter afídeos intrusos originários de outras galhas. Embora esses intrusos formem uma proporção considerável do grupo, quase nenhum recém-chegado toma parte na defesa da galha. Em vez disso, defensores são formados quase exclusivamente por população nativa da colônia. Adaptada de Abbot, Withgott e Moran.¹

soldados altruístas são extremamente raros, aparecendo em apenas 1% das milhares de espécies de afídeos com reprodução assexuada. Mesmo entre os muitos afídeos formadores de galhas, os soldados são ainda incomuns, tendo evoluído em aproximadamente 50 espécies, geralmente aquelas cujas colônias desenvolvem lentamente e ocupam galhas com aberturas pelas quais seus predadores podem entrar. Como vimos, o altruísmo em soldados nesses poucos afídeos pode, às vezes, persistir em colônias contendo intrusos não aparentados, condição que diminui o parentesco médio dos indivíduos da colônia.

De modo similar, entre os Hymenoptera eussociais, as irmãs são frequentemente pouco aparentadas,³⁴ por razões já discutidas. Mensurações diretas do r para prole feminina das duas espécies de vespas eussociais poliândricas mostraram valores de r inferiores a 0,40.¹²⁴² Da mesma forma, em colônias de vespas *Polistes*, a média do r entre as companheiras de ninho quase nunca alcança o valor máximo de 0,75, mas frequentemente cai abaixo de 0,50.¹³⁹⁶ Esses resultados poderiam aumentar se a rainha atual tivesse recém substituído a rainha anterior, ou se várias fêmeas contribuíssem simultaneamente na produção da prole ou, como notado anteriormente, se a única rainha tivesse acasalado com mais de um macho, todos os fenômenos de ocorrência comprovada em alguns insetos sociais.

O ponto é que o sistema haplodiploide de determinação sexual não garante que operárias nas colônias dos himenópteros eussociais atuais sejam altamente aparentadas. É possível que altos coeficientes de parentesco fossem uma pré-condição para as origens dos sistemas eussociais no passado. William Hughes e colaboradores checaram a validade dessa suposição construindo uma filogenia na qual mostraram a distribuição de espécies altamente poliândricas, levemente poliândricas e monogâmicas.⁶⁹¹ Essa árvore da vida mostra que a poliandria, forte ou fraca, evoluiu independentemente muitas vezes em Hymenoptera, mas que surgiu sempre de um ancestral monogâmico (Figura 13.40). Subsequente a sua origem dos ancestrais monogâmicos, a eussocialidade talvez tenha sido retida mesmo quando a poliandria começou a ser característica de algumas linhagens, e os altos valores de r foram consequentemente perdidos. Em abelhas melíferas, por exemplo, a poliandria talvez tenha se espalhado secundariamente porque os benefícios em se ter alta diversidade genética dentro de uma colônia promove a resistência a doenças¹⁴²⁴ ou especialização operária e eficiência nas tarefas,¹⁰⁹⁵ como discutido no Capítulo 11 (ver página 401). Dessa maneira, a vida altamente eussocial das atualmente poliândricas abelhas melíferas talvez seja mantida por pressões seletivas que diferem daquelas que foram responsáveis pela origem da eussocialidade nessas espécies.

Mesmo assim, podemos dizer com certeza que o método haplodiploide de determinação sexual não é absolutamente essencial para a origem ou manutenção de um sistema social complexo. Os cupins, por exemplo, têm machos e fêmeas diplóides, mas são eussociais como as abelhas melíferas e vespas *Polistes*. Outro organismo diplodiploide, eussocial e de aparência bizarra é o rato-toupeira-pelado.^{208, 1317} Esse mamífero alongado e sem pelos (Figura 13.41) vive em um complexo labirinto de túneis na planície africana onde podem residir 200 indivíduos. É impressionante o tamanho do lar subterrâneo onde membros da colônia cooperam movendo toneladas de terra para a superfície a cada ano enquanto escavam à procura de tubérculos. Além disso, na época da reprodução, o acasalamento é restrito à grande “rainha” e

FIGURA 13.40 Seleção indireta e a origem da eussocialidade nos Hymenoptera. Neste grupo, existem muitas espécies eussociais diferentes e, entre essas, a poliandria evoluiu com frequência de forma independente. Mas, baseado nesta filogenia, as espécies ancestrais foram sempre monogâmicas, condição primordial para existir alto grau de parentesco entre irmãs nos himenópteros. Adaptada de Hughes e colaboradores.⁶⁹¹

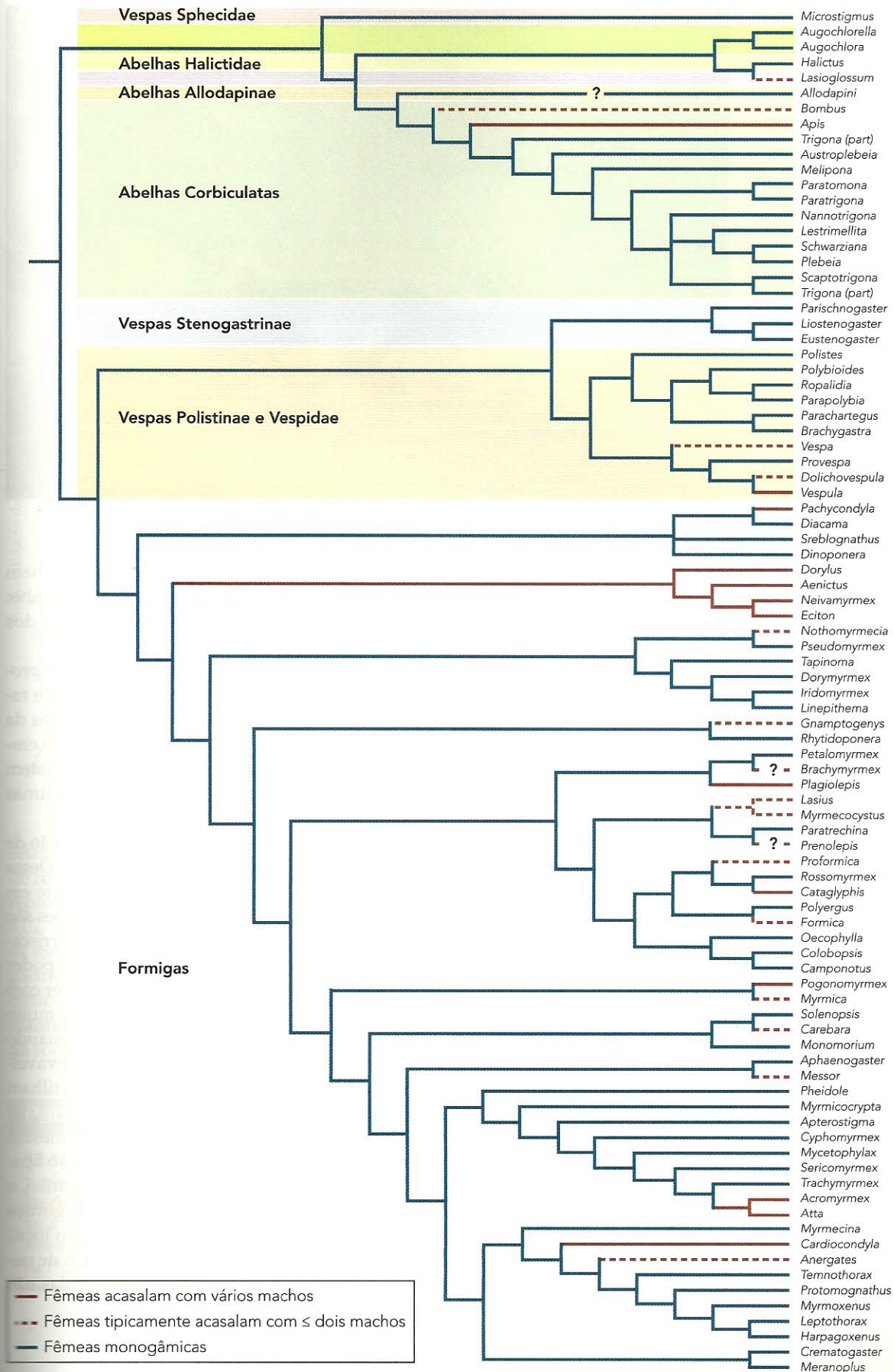




FIGURA 13.41 Mamífero com casta efetivamente estéril. Ratos-toupeira-pelados vivem em colônias grandes formadas por muitos operários e operárias que servem uma rainha e um ou poucos machos reprodutivos. Fotografia de Raymond Mendez.

aos vários “reis” que vivem em uma câmara no centro do ninho. Outras fêmeas nem mesmo ovulam. Em vez disso, elas funcionam como ajudantes estéreis de ninho, desempenhando funções de apoio para as rainhas e reis, como são a maioria dos machos na colônia.⁸²⁵

O altruísmo é visto nos vertebrados eussociais como voluntário ou seria o produto do policiamento de um ou mais membros da colônia? De fato, a rainha de ratos-toupeira parece ser uma xerife, quando ela mesma empurra outros membros da colônia, induzindo altos níveis de estresse em fêmeas e machos subordinados. Lembre-se que as interações agressivas também ocorrem em grupos de aves onde existem ajudantes de ninho, e essas envolvem ações como destruição de ovos de algumas fêmeas e expulsão do território do grupo.⁶³⁷

Em nível proximal, os efeitos da agressividade da rainha suprimem a produção de hormônios sexuais de seus subordinados, tornando-os incapazes de reproduzir. Dessa forma, o altruísmo mostrado pelos subordinados de rato-toupeira-pelado existe em parte porque eles são forçados a desistir da reprodução. Nesse estágio, suas opções são deixar a colônia para tentar reproduzir de modo independente (opção muito arriscada) ou aceitar seu *status* não reprodutivo e ajudar a rainha-mãe o suficiente para poder permanecer dentro de um grupo seguro. Ao nível distal, a decisão de permanecer com a rainha agressiva talvez seja adaptativa porque operários de rato-toupeira são muito aparentados a outros operários naquelas colônias cujos pais são irmãos.¹²⁰² Quando um irmão e irmã se acasalam, sua cria resultante do endocruzamento têm provavelmente coeficientes de parentesco acima de 0,5, porque ambos os pais compartilham alelos familiares raros como resultado de terem o mesmo pai e mãe.

No entanto, nem todo o rei e rainha de ratos-toupeira são irmãos nem mesmo primos; alguns ratos-toupeira evidentemente preferem formar pares com não aparentados.²⁶⁶ Além disso, colônias do rato-toupeira-pelado e de seu grupo irmão, o rato-toupeira-de-damaraland, produzem alguns indivíduos especialmente gordos que aparentemente deixam o ninho para fundar uma nova colônia em outro local, presumivelmente com um indivíduo não aparentado do sexo oposto oriundo de outro grupo.^{165,1281} O fato de que operários de ratos-toupeira em algumas colônias não

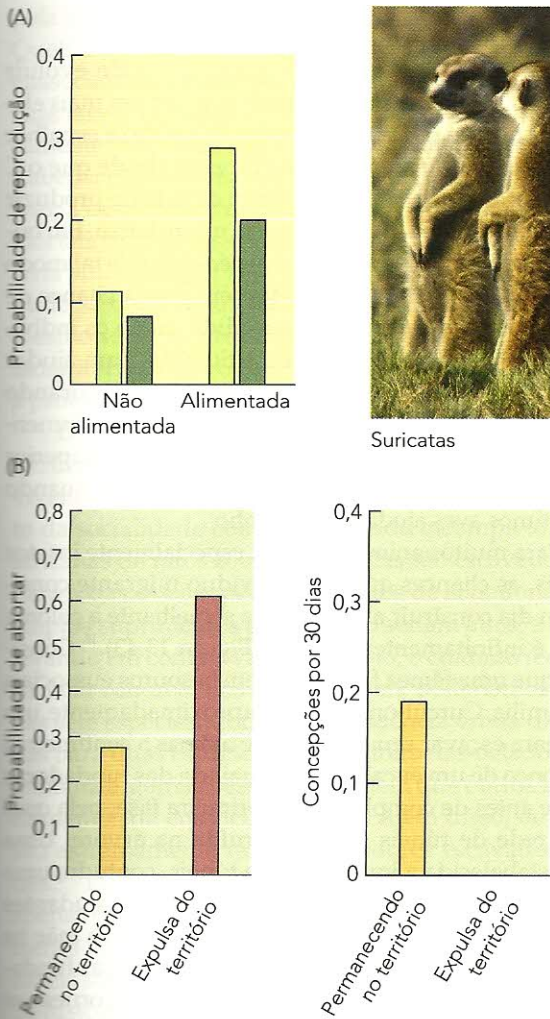


FIGURA 13.42 Estudos sobre a socialidade nos suricatas. (A) O efeito da alimentação suplementar sobre a probabilidade de que fêmeas jovens (verde-claro) e machos jovens (verde-escuro) alcancem algum sucesso reprodutivo durante sua vida. (B) Fêmeas subordinadas temporariamente separadas do bando foram mais propensas a abortar e menos aptas a conceber durante o período de expulsão do que aquelas fêmeas que evitaram a expulsão. A, adaptada de Russel e colaboradores;¹²⁵⁷ B, adaptada de Young e colaboradores.¹⁶³¹

sejam extraordinariamente tão aparentados sugere que a evolução da eussocialidade não é absolutamente dependente de alto parentesco genético. Além disso, pares reprodutores de ratos-toupeira-de-damaraland têm um coeficiente de parentesco de 0,02, ou seja, nenhum endocruzamento. Como resultado, o parentesco médio entre os membros da mesma colônia é muito próximo de 0,5, o coeficiente de parentesco padrão entre irmãos de uniões sem endocruzamento.²¹³ Nos ratos-toupeira-pelados, como nos ratos-toupeira-de-damaraland e muitas outras espécies, os ajudantes normalmente cuidam dos irmãos, e isso aparenta ser suficiente para explicar a evolução da socialidade complexa.

Para discussão

13.18 Nos suricatas, outro mamífero africano de reprodução cooperativa, os ajudantes provêm insetos aos mais jovens, o que os ajuda a ganharem peso mais rapidamente. À luz desse resultado, por que uma equipe de pesquisadores forneceu alimento suplementar a um grupo de suricatas jovens, enquanto privou outro grupo equivalente de tal alimento? Ver Figura 13.42A¹²⁵⁷. E porque os pesquisadores coletaram os dados mostrados na Figura 13.42B?¹⁶³¹



FIGURA 13.43 A vida em uma fortaleza pode fornecer incentivo contra dispersão em muitos insetos sociais. A probabilidade de um jovem cupim *spinifex* fundar uma colônia que alcance o tamanho do monte mostrado aqui é extremamente baixa. Milhões de operárias trabalhando durante muitos anos no oeste da Austrália produziram este castelo seguro feito de argila vermelha dura como concreto. Fotografia do autor.

A ecologia da eussocialidade

A regra de Hamilton que o altruísmo pode evoluir quando $r_c \times C$ for menor do que $r_b \times B$ contém mais elementos do que r_b . De fato, o altruísmo pode se espalhar mesmo quando r_b for próximo de zero, desde que o C (o número de crias que o ajudante desiste de produzir para ser um altruísta) também seja muito baixo. Em outras palavras, se a ecologia das espécies for de tal modo que os jovens adultos migrantes têm pouca chance de se reproduzir de forma bem-sucedida, então os indivíduos que permanecem em seu sítio natal para ajudar seus aparentados estão provavelmente assegurando aptidão indireta suficiente para tornar o comportamento de ajuda de ninho a opção adaptativamente superior – argumento que apresentamos anteriormente quando discutimos aves ajudantes de ninho.

Para muitos animais sociais, especialmente insetos sociais, as chances que um indivíduo migrante consiga um dia construir alguma coisa semelhante a uma colônia natal é infinitamente pequena (Figura 13.43).¹⁶ Considere que uma fêmea fundadora em besouros eussociais da família Curculionidae leva aproximadamente um ano para escavar seu caminho de apenas 5 centímetros no tronco de um eucalipto.⁷⁶⁵ A maioria das fundadoras morre antes de completar essa primeira fase, pela qual uma rede de túneis será construída na árvore. Uma vez estabelecida a longa rede de túneis, contudo, uma colônia pode persistir por décadas, com as ajudantes filhas assegurando um local onde auxiliam sua mãe na criação de machos reprodutores e novas fêmeas fundadoras, algumas das quais talvez dispersem e tornem-se bem-sucedidas, aumentando a aptidão indireta das irmãs que permanecem e cooperam.

Uma das muitas funções das ajudantes é a defesa do valioso ninho construído pela mãe contra predadores e potenciais usurpadores de sua própria espécie. A defesa do ninho-fortaleza, onde os membros da colônia podem se alimentar de forma segura, ocorre nes-

ses besouros bem como em alguns tripses e muitas espécies de cupins. Similarmente, afídeos soldados tendem a pertencer a espécies cujas galhas são normalmente duras e resistentes.¹²¹⁶ Mas a defesa de um ninho grande e durável não é a única forma

pela qual operárias estéreis podem aumentar a reprodução de suas parentes. David Queller e Joan Strassmann argumentam que, em muitas formigas, abelhas e vespas eussociais, o serviço mais importante das operárias estéreis é coletar alimento para suas larvas parentes.¹¹⁸⁵ Enquanto defensores de fortaleza como cupins e afídeos tipicamente vivem em meio a um abundante material vegetal digerível, a formiga, vespa e abelha devem viajar para longe do ninho para procurar o alimento escasso. Fazendo isso, a operária corre o risco de ser capturada por predadores. Devido à alta taxa de mortalidade sob essas condições, uma fêmea que vivesse e forrageasse sozinha morreria antes de sua prole alcançar independência. Se, contudo, uma fêmea nidificando pudesse obter ajuda de outras, o cuidado continuaria a ser fornecido para sua cria mesmo se ela morresse prematuramente. Sob essas circunstâncias, ajudantes aparentadas à fêmea reprodutora ganhariam considerável aptidão indireta por conduzirem a prole à vida adulta.⁴⁶²

Dessa forma, embora certos fatores genéticos talvez maximizem a evolução do altruísmo, fatores ecológicos que aumentem o efeito positivo da ajuda sobre a sobrevivência dos parentes são igualmente importantes. No entanto, nosso entendimento da socialidade complexa é ainda incompleto. Por exemplo, existem sete espécies africanas de ratos-toupeira, e todas são escavadoras com comportamentos parentais. Para todas essas espécies, os custos de abandonar um ninho subterrâneo seguro com amplos suprimentos de alimento seriam altos, e os benefícios da ajuda também altos, levando em conta o valor do ninho, o cuidado requerido pelos imaturos e a vantagem da vida comunal nos túneis. Assim, poderíamos esperar que existisse eussocialidade nas sete espécies. Contudo, a evidência direta da eussocialidade está disponível apenas para duas espécies, os ratos-toupeira-pelados e os ratos-toupeira-de-damaraland (embora algumas pessoas acreditem que outros ratos-toupeira talvez também exibam elementos da eussocialidade).²⁰⁸ Além disso, de um modo geral, castas de operários são extremamente raras em roedores escavadores, dos quais existem muitas espécies.⁷¹³ De fato, a ocupação conjunta de um buraco por vários adultos foi relatada em apenas poucos roedores.⁸²⁵ Esses fatos criam questões desconfortáveis para o argumento de que ninhos-fortaleza promovem a evolução da eussocialidade.⁷¹³ O uso de túneis subterrâneos e os altos custos associados da dispersão devem ser apenas parte da história ecológica por trás da evolução dos mamíferos eussociais.

Em geral, é mais fácil tentar explicar por que uma espécie evoluiu uma característica específica do que por que uma espécie não evoluiu determinada característica. Por exemplo, pesquisadores têm explicado de forma convincente os aspectos da vida social das gralhas-azuis. Mas o que dizer de seu parente próximo, a gralha-da-califórnia, espécie não social? Por que indivíduos dessa espécie não são sociais? Deve haver ocasiões em que as jovens gralhas têm poucas chances de encontrar um território disponível. Por que elas não evoluíram a habilidade de permanecer como ajudantes de ninho sob essas condições? Ainda há muito a ser aprendido sobre as bases genéticas e ecológicas do altruísmo e da vida social antes que possamos desvendar esse grande quebra-cabeça evolutivo.

Resumo

1. Em sociedades animais, os indivíduos frequentemente toleram a presença próxima de outros membros de suas espécies apesar da interferência reprodutiva, elevada competição por limitados recursos e risco aumentado de doenças associados à vida social. Sob essas circunstâncias ecológicas, as vantagens da socialidade (a melhora efetiva da defesa contra predadores) são suficientemente grandes para contrabalançar os muitos e diversos custos da vida social. A visão comum de que a vida social seria sempre evolutivamente superior à vida solitária está incorreta.
2. Animais que vivem juntos podem se ajudar de várias formas. Alguns atos cooperativos talvez elevem imediatamente o sucesso reprodutivo individual de ambos (mutualismo). Outros talvez ainda sejam realizados a custos que serão recompensados quando o receptor retribuir ao ajudante em uma próxima oportunidade (reciprocidade). Finalmente, algumas ações de ajuda são consideradas altruístas porque reduzem o sucesso reprodutivo do ajudante ao mesmo tempo em que aumentam o resultado reprodutivo de outro indivíduo.
3. Mutualismo e reciprocidade podem se espalhar na população via ação de seleção natural direta. Se, contudo, um ajudante realmente reduz sua aptidão direta enquanto aumenta a aptidão de outro, seu altruísmo se torna um quebra-cabeça evolutivo. Talvez os custos da aptidão direta de certos tipos de altruísmo sejam contrabalançados pelos ganhos em aptidão indireta gerados quando um indivíduo aumenta o número de seus parentes não descendentes sobreviventes.
4. Um alelo para o altruísmo pode se espalhar em competição com uma forma alternativa de um gene que promove reprodução individual, desde que indivíduos altruístas aumentam suficientemente o sucesso reprodutivo dos seus parentes, que a aptidão indireta que eles ganhem compense qualquer redução em sua aptidão direta. Como esperado, a enorme maioria de casos de altruísmo encontrados na natureza se enquadra nessa descrição. Ajudantes que se autossacrificam, que podem ser estéreis, quase sempre assistem parentes próximos, aumentando assim sua aptidão inclusiva (a soma de sua aptidão direta e indireta).
5. Embora a aptidão indireta obtida pela ajuda aumente, se o coeficiente de parentesco entre ajudante e beneficiário for alto, castas estéreis podem evoluir mesmo quando o grau de parentesco não for grande entre os membros do grupo, desde que a ecologia da espécie seja tal que ajudantes consigam melhorar a aptidão direta das parentes, especialmente se os fatores forem desfavoráveis à reprodução direta de indivíduos que dispersam do ninho natal. Mas muitas questões sobre o altruísmo extremo permanecem não respondidas.

O estudo de W. D. Hamilton⁶⁰⁹ provocou uma revolução no entendimento do comportamento social; veja também revisões de Richard Alexander,¹⁶ Mary Jane West-Eberhard¹⁵⁴¹ e Steve Emlen.⁴⁴¹ Recomendo *Helping and Communal Breeding in Birds* de Jerry Brown, como um guia para o entendimento dos tipos de seleção que afetam a evolução do comportamento social.¹⁹² David Sloan Wilson e Edward O. Wilson argumentam que a teoria da seleção de grupo deve substituir a teoria da seleção parental, se quisermos entender a evolução do comportamento social. Embora alguns discordem (p.ex., Foster e colaboradores.⁴⁸¹ e West, Griffiths e Gardner¹⁵⁴⁶), você pode ler sobre o posicionamento dos Wilson em "Rethinking the theoretical foundation of Sociobiology".¹⁵⁸⁶

Para a maioria de nós, os "insetos sociais" são sinônimos de "formigas, abelhas e vespas sociais" (*ver* Bourke e Franks,¹⁵⁴ Hölldobler e Wilson,⁶⁶⁹ Michener⁹⁷⁹ e Wilson¹⁵⁸⁷), mas também existem outros invertebrados sociais. Seu comportamento e sua base evolutiva são explorados em *The Other Insect Societies* por James Costa.³⁰² Há extensa literatura sobre o comportamento social das aves; como exemplos temos o estudo de Uli Reyer sobre os martins-pescadores-malhados;¹²¹² Jan Komdeur e colegas estudaram as felosas-das-seychelles;^{792,796} além da revisão de Walt Koenig e Ron Mumme sobre o pica-pau *Melanerpes formicivorus*.⁷⁸⁷ O comportamento social de mamíferos tem atraído muita atenção: veja Packer¹⁰⁹⁰ sobre leões e Wolf e Sherman¹⁶¹³ sobre roedores, bem como Sherman, Jarvis e Alexander¹³¹⁷ sobre ratos-toupeira-pelados em especial.