



◀ O lagarto de gola, *Chlamydosaurus kingii* pode expandir a pele ao redor do pescoço. O que está sendo comunicado com essa demonstração? Fotografia de Dave Watts.

9

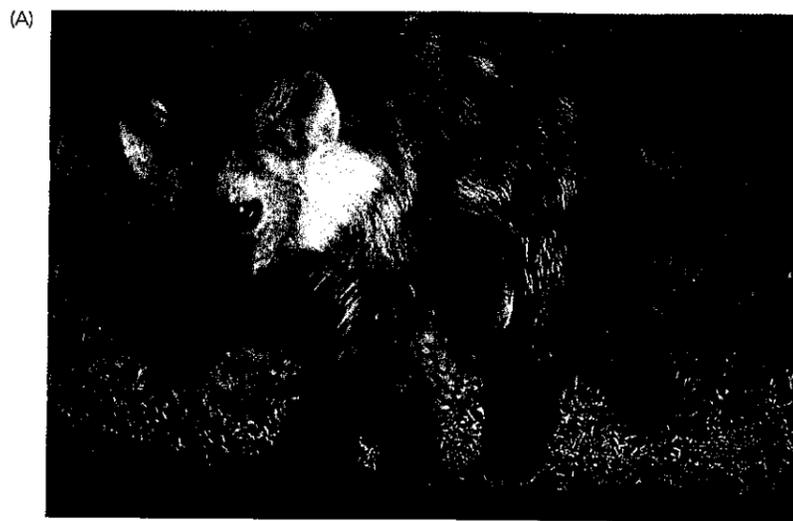
A Evolução da Comunicação

Pessoas em um safári na África às vezes têm a sorte de ver uma hiena malhada apresentar o seu grande e inchado pênis para outro indivíduo, que então inspeciona o órgão de perto enquanto talvez ofereça ao primeiro a chance de tocar com o focinho, cheirar ou lamber seu próprio pênis ereto (Figura 9.1). Essa operação bastante embaraçosa chama a atenção da maioria das pessoas que a veem, mas o que realmente impressiona é saber que as hienas que fazem isso são fêmeas e não machos. Na hiena malhada, ambos os sexos são providos de um "pênis" que pode ficar ereto, e ambos usam o apêndice de modos que parecem comunicar algo às demais hienas.

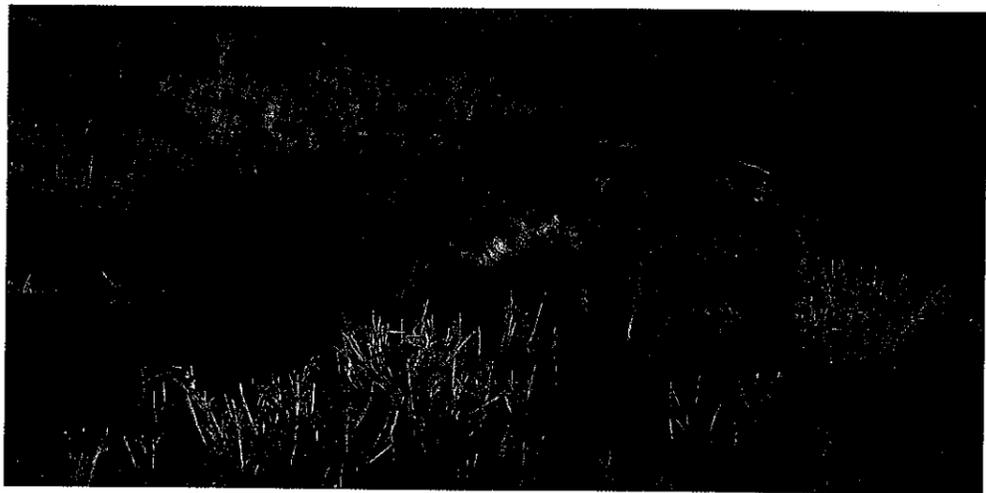
Começamos este capítulo com o caso do pseudopênis das fêmeas de hienas para ilustrar dois pontos fundamentais: primeiro, a diferença entre questões sobre a origem evolutiva de uma característica comportamental *versus* questões sobre o valor adaptativo do comportamento e, segundo, a habilidade dos cientistas de progredirem avaliando e reavaliando continuamente as hipóteses uns dos outros.



FIGURA 9.1 O pseudopênis de uma hiena malhada fêmea pode ficar ereto (A), condição em que é frequentemente apresentado a outra hiena (B) na cerimônia de encontro nesta espécie. A, fotografia de Steve Glickman; B, fotografia de Heribert Hofer.



(B)



A origem e a modificação de um sinal

Em algum momento, uma fêmea ancestral das hienas malhadas de hoje deve ter sido a primeira a oferecer a outra hiena a chance de inspecionar seu "pênis". Como essa fêmea veio a se comportar dessa maneira tão incomum? Para responder a essa questão, primeiro realizaremos comparações entre as famílias de Hyenidae, que inclui apenas quatro espécies, uma das quais é a hiena malhada. As quatro espécies comunicam-se quimicamente, o que inclui o uso de suas glândulas odoríferas anais para marcar seu habitat. Machos e fêmeas também inspecionam a região anogenital de outras hienas e, portanto, o ancestral da hiena malhada provavelmente realizou comportamento similar⁸¹⁵. Em algum momento, fêmeas de um predecessor imediato de hienas malhadas adicionaram à inspeção anogenital inspeção dos pênis eretos de outras hienas, tanto de machos quanto fêmeas. Mas para isso ocorrer, o pênis da fêmea teve que evoluir. De onde veio esse órgão?

Em 1939, L. Harrison Matthews propôs que o pseudopênis poderia ser o resultado do desenvolvimento de altos níveis de hormônios sexuais masculinos em fêmeas de hiena.⁹⁵³ Em 1981, Stephen Jay Gould introduziu a hipótese para um grande público em seus populares ensaios na revista *Natural History*.⁵⁵⁸ Gould contou a seus leitores que o pênis do macho e o clitóris da fêmea de mamíferos desenvolvem-se exa-

tamente a partir de os mesmos tecidos embrionários. A regra geral em mamíferos parece ser que se esses tecidos são expostos cedo (como quase sempre são em embriões de macho) a hormônios masculinos como testosterona e outros androgênios, e o pênis é o resultado final. Se as mesmas células-alvo não interagem com androgênios, como é o caso do típico embrião de fêmeas de mamíferos, então o clitóris se desenvolve. De fato, quando o embrião de uma fêmea da maioria dos mamíferos entra em contato com testosterona, seja em um experimento ou por algum tipo de acidente, o clitóris torna-se maior e se parece com um pênis.⁴⁵⁰ Esse efeito tem sido observado em nossa própria espécie nas filhas de mulheres grávidas que receberam tratamento médico que inadvertidamente expôs sua prole a altas quantidades de testosterona,¹⁰⁰³ assim como em fêmeas cujas glândulas adrenais produzem mais testosterona do que o normal.

Considerando o padrão geral de desenvolvimento da genitália externa de mamíferos, Gould julgou ser provável que embriões de fêmeas nas hienas malhadas fossem expostos a concentrações não usuais de androgênios masculinos. Sustentando essa hipótese, ele apontou para um trabalho escrito em 1979 por P.A. Racey e J.D. Skinner,¹¹⁹² que relatou que fêmeas de hienas malhadas tinham níveis de testosterona circulante igual aos de machos, ao contrário de outras hienas e mamíferos em geral. Essa descoberta pareceu confirmar a hipótese de que um ambiente hormonal atípico levou à origem do falso pênis, estabelecendo a base para a origem da cerimônia de saudação cheirando o pênis do parceiro.

Para discussão

9.1 Quando Gould escreveu seu artigo sobre a hiena malhada,⁵⁵⁸ concluiu que a pergunta "Para que serve o pseudopênis?" era desnecessária e pouco inteligente porque tirava a atenção do que ele considerava ser a questão mais importante: "Como ele surgiu?" O que você acha?

Trabalhos sobre a hipótese do androgênio extra continuaram com alguns pesquisadores verificando os níveis de androgênio em fêmeas de hienas malhadas na natureza (tarefa difícil). Esses cientistas encontraram, para sua surpresa, que os níveis de testosterona nessas fêmeas são na realidade menores do que em machos adultos.⁵⁶¹ Entretanto, fêmeas hienas grávidas têm um nível maior de testosterona do que fêmeas lactantes (Figura 9.2).⁴⁰³ Esse resultado abre espaço até certo ponto para a hipótese do androgênio extra, assim como a descoberta de que machos e fêmeas têm níveis similares de um precursor da testosterona⁵⁶¹ chamado androstenediona (substância que

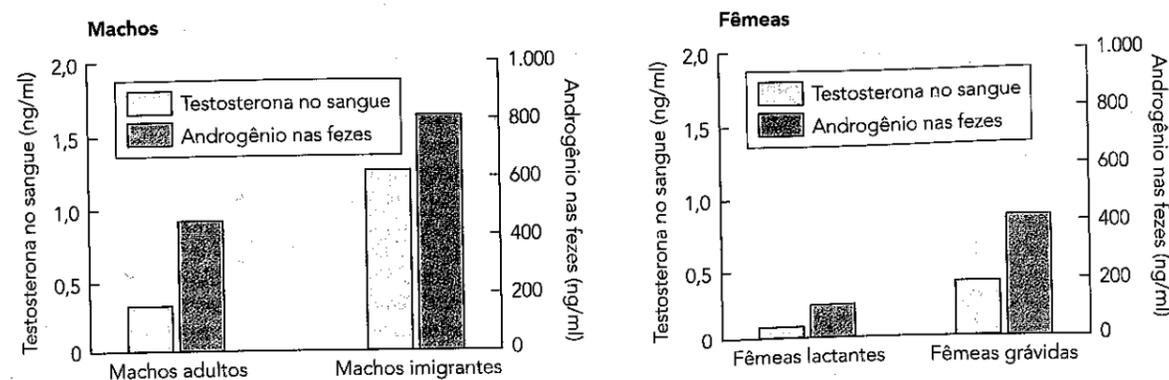


FIGURA 9.2 Concentrações de testosterona em machos e fêmeas de hienas malhadas. A testosterona foi medida no sangue e nas fezes de quatro categorias de hienas na natureza: machos adultos nascidos em grupo onde vivem, machos adultos que imigraram para um grupo, fêmeas lactantes e fêmeas grávidas. Adaptada de Dloniak e colaboradores.⁴⁰³

ficou famosa quando o jogador de beisebol Mark McGwire usou hormônio regularmente em 1998, obtendo ótimo desempenho nos jogos). Como a placenta de fêmeas grávidas convertem androstenediona em testosterona, embriões fêmea poderiam ser expostos a níveis masculinizadores de testosterona.⁵⁴⁵ No entanto, também é verdade que, durante o período de desenvolvimento embrionário do clitóris (em que há maior sensibilidade a androgênios), as células placentárias da hiena mãe estão produzindo quantidades substanciais de uma enzima que inativa androgênios. Em humanos e outros mamíferos, a mesma enzima previne a masculinização da genitália de fêmeas embrionárias.

Se a hipótese do androgênio extra estiver correta, então a administração de químicos antiandrogênicos em fêmeas adultas grávidas deveria impedir a formação do pseudopênis nas fêmeas nascidas posteriormente. Também se esperaria que houvesse feminização da genitália externa dos machos nascidos. Na realidade, entretanto, quando administra-se antiandrógenos a fêmeas de hienas grávidas, as filhas das fêmeas tratadas retêm seu elaborado pseudopênis, embora com a forma alterada.⁵⁴⁶ Esse resultado também não apoia a visão de que a exposição precoce a hormônios sexuais de machos é suficiente por si só para que embriões de fêmeas de hienas malhadas desenvolvam sua genitália pouco usual.⁴¹³ Nossa compreensão das bases proximais para o pseudopênis está menos certa do que um dia pareceu.

Se o pseudopênis da hiena realmente se originou como resultado de uma mutação que expôs o feto do sexo feminino a altas concentrações de androgênio, e se o desenvolvimento do pseudopênis agora independe da exposição do feto a androgênio, então grandes modificações genéticas devem ter ocorrido durante a evolução das hienas malhadas. Essas mudanças evidentemente resultaram no desacoplamento parcial ou completo do desenvolvimento do pseudopênis de seu contexto hormonal original, assim como a ativação do comportamento sexual na serpente *Thamnophis strialis* e no passarinho *Zonotrichia leucophrys*, não mais sujeita a controle de hormônio sexual (ver Capítulo 5). Nas hienas malhadas, algumas mutações talvez tenham se espalhado, uma depois da outra, em parte porque reduziram a concentração de hormônios similares ao androgênio dos machos presente em fêmeas ancestrais ou porque modificaram seus efeitos, reduzindo assim os danos no desenvolvimento por efeito colateral da exposição a androgênios (ver a seguir). Agora, talvez, muitos genes contribuam para o desenvolvimento das características sexuais secundárias das fêmeas de hienas malhadas da atualidade. Como resultado, esses animais possuem um mecanismo de desenvolvimento menos custoso para a produção de um elaborado pseudopênis, aparentemente usado para se comunicar com outras hienas.

Para discussão

9.2 Estudando o comportamento de corte de moscas empídeas, E.L. Kessel ficou impressionado ao descobrir que na espécie *Hilara sartor*, os machos agregam-se carregando balões de seda vazios.⁷⁶⁷ Nessas espécies, as fêmeas voam até a agregação, aproximam-se do macho e recebem o balão, que elas seguram até o acasalamento ocorrer. Na grande maioria das espécies de moscas, incluindo alguns outros empídeos, a corte não envolve a transferência de nenhum objeto do macho para a fêmea. Mas além (1) dos balões de seda vazios de *H. sartor* e (2) da ausência de presentes de cortejo em alguns empídeos, machos de algumas espécies do grupo cortejam fêmeas oferecendo: (3) presentes na forma de item alimentar comestível (inseto morto recentemente), (4) presentes como um fragmento de inseto seco envolto em seda ou (5) um inseto comestível envolto em seda. Construa uma filogenia comportamental que considere uma hipótese consistente com a noção de que a história evolutiva envolve o acúmulo de mudança após mudança, na sequência histórica levando ao comportamento de oferecer um balão de seda vazio. Como você poderia testar sua hipótese? Para trabalhos sobre moscas empídeas, ver Cumming³²⁶ e Sadowski, Moore e Brodie.¹²⁶⁹

Tentando entender como o comportamento de oferecer balões vazios para as fêmeas começou, o que você pode extrair da informação de que em uma espécie o macho

oferece uma grande presa comestível, enquanto que em outras o macho oferece presas pequenas e ainda em outras ele provê à fêmea um buquê de sementes não comestíveis de uma planta parecida com o dente-de-leão. Quando pesquisadores pegaram presas reais de machos dessa espécie e substituíram por pequenas bolas de algodão não comestíveis, as fêmeas aceitaram o presente e copularam com os machos por aproximadamente o mesmo tempo do que as fêmeas que receberam uma pequena presa comestível.⁶²⁴

O valor adaptativo de um sinal

Entender a história de uma característica considerando sua origem e mudanças subsequentes é um objetivo de biólogos evolucionistas, mas outro objetivo é descobrir por que algumas mudanças espalharam-se e persistiram enquanto outras desapareceram com o tempo. Esses objetivos se unem em perguntas como: por que a primeira hiena fêmea mutante com filhas com genitália externa masculinizada teve mais descendentes do que outras fêmeas de seu tempo? Certamente suas filhas masculinizadas teriam sofrido algum dano pelo rompimento de padrões de desenvolvimento sexual já testados há muito tempo. Em nossa espécie, fêmeas expostas a quantidades de andrógeno maiores do que o normal na fase embrionária não apenas desenvolvem clitóris maior como também podem ser estéreis quando adultas, ilustrando o quanto o efeito de hormônios sexuais masculinos às fêmeas pode ser danoso à reprodução. E mesmo em populações modernas de hienas malhadas, aproximadamente 10% de todas as fêmeas morrem na primeira vez que tentam dar à luz, porque os recém-nascidos têm de passar pelo clitóris (Figura 9.3), que oferece um estreito canal de parto, diferentemente do canal de parto vaginal da maioria dos demais mamíferos; além disso, mais ou menos 60% de todos os primeiros filhotes que nascem dessas hienas morrem também.⁴¹⁴ Mas esses dados de mortalidade vêm de uma população de cativeiro; em seus estudos com populações naturais de hienas,¹⁵¹⁹ Heather Watts e Kay Holekamp não constataram excesso de mortes entre fêmeas de hienas no primeiro ano em que se reproduziram. Se há um alto custo reprodutivo de possuir uma genitália masculinizada para as fêmeas de hienas malhadas, possibilidade a ser confirmada, o pseudopênis em si tem que prover substancial benefício em termos de aptidão, ou seu mecanismo de desenvolvimento deve provê-lo.^{490, 1018}

O foco nas causas proximais do pseudopênis levou a muitas hipóteses de subproduto para essa característica, pelas quais imagina-se que a seleção gerou algum outro atributo realmente adaptativo e teve como subproduto o desenvolvimento do clitóris aumentado. Por exemplo, talvez o gene mutante que aumentou os níveis de androgênio em fêmeas espalhou-se porque ajudou a deixar fêmeas adultas maiores e mais agressivas, não porque ele tenha ajudado as fêmeas a adquirir o pseudopênis.⁵⁴⁶ Fêmeas de hienas malhadas são de fato atipicamente agressivas, pelo menos em comparação com machos, sempre subordinados e complacentes ao sexo oposto. Fêmeas não apenas se impõem sobre os machos, mas também têm um sistema hierárquico para seu próprio sexo, com fêmeas que ocupam postos altos no ranqueamento (e herdaram suas posições no ranqueamento de suas mães) ganhando prioridade de acesso aos gnus e zebras que o clã mata ou rouba de leões. (Figura 9.4).^{489, 1518} Desse alto ranqueamento no clã decorrem ganhos significativos no sucesso reprodutivo. Fêmeas no topo sempre conseguem caçar no território do clã, enquanto que fêmeas subordinadas em algumas circuns-

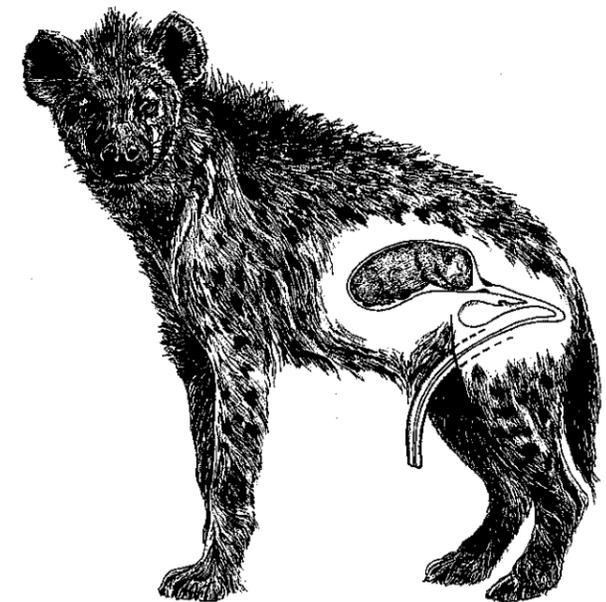


FIGURA 9.3 Um custo para o pseudopênis de fêmeas de hienas malhadas. O canal de parto desta espécie se estende por dentro do pseudopênis, o que estreita muito o canal e pode levar a complicações fatais para a mãe e seu primeiro filhote durante o nascimento. Desenho de Christine Drea, retirado de Frank, Weldele e Glickman.⁴⁹⁰



Fig. 9.4 A competição por alimento é intensa entre hienas malhadas, o que favorece indivíduos muito agressivos. Um clã de hienas pode consumir uma girafa em poucos minutos. Fotografia de Andrew Parkinson.

Mas existem problemas aqui: por um lado, se ter um pseudopênis fosse estritamente uma desvantagem, a seleção certamente teria favorecido alelos mutantes que reduzissem o efeito danoso que androgênios (ou outros potentes químicos que influenciavam o desenvolvimento) têm em embriões fêmeas. Então talvez o pseudopênis tenha valor por si só, apesar de seu óbvio custo. A primeira hipótese adaptacionista desse tipo foi oferecida por Hans Kruuk (o mesmo biólogo que estudou o comportamento agressivo em gaivotas; ver página 185). Em 1972, ele sugeriu que a genitália ereta da fêmea era usada para reduzir a tensão entre as fêmeas muito agressivas do clã, promovendo ligações sociais que manteriam o grupo coeso e trabalhando pelo bem comum.⁸¹⁵ Mas Kruuk não especificou por que um pseudopênis ereto seria necessário para ligar socialmente as fêmeas nessa espécie, quando outras hienas exibem uma cerimônia de encontro perfeitamente eficaz baseada apenas na inspeção da glândula anal do coespecífico. Nessas outras espécies, as fêmeas dão a luz pela vagina, com nenhuma das complicações que as hienas malhadas enfrentam por dar a luz pelo clitóris alongado.

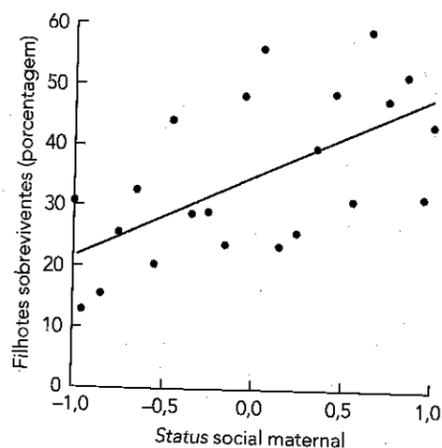
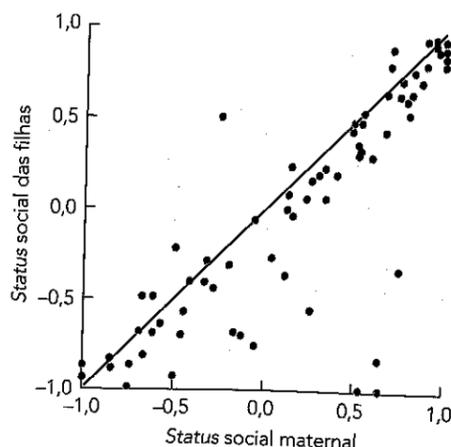


Fig. 9.5 A dominância é muito o sucesso reprodutivo da fêmea nas hienas malhadas. O status social da mãe está fortemente ligado à sobrevivência do filhote até os dois meses de idade e o ranqueamento social do filhote é determinado pela dominância determinada pela interação de interações entre as hienas. Adaptada de Alcock.⁶⁵⁶

tâncias têm de procurar alimento fora da área ocupada pelo clã, uma missão arriscada. Os jovens de fêmeas no topo do ranqueamento crescem mais rápido, têm maior chance de sobreviver e têm mais chance de alcançarem o topo do ranqueamento do que fêmeas filhas de hienas subordinadas (Figura 9.5).⁶⁵⁶ Esses fatos parecem estar relacionados ao fato das fêmeas dominantes produzirem mais androgênio durante a segunda metade da gravidez do que as subordinadas; quanto mais androgênio atingir o feto em desenvolvimento, maior a probabilidade dele ser agressivo quando for filhote, sendo este o primeiro passo para ele se tornar mais agressivo quando adulto.⁴⁰⁴ Todos esses benefícios da exposição a androgênio poderiam possivelmente ter alguns efeitos colaterais custosos, como, por exemplo, ter um pseudopênis se você for uma fêmea de hiena malhada.



Por conta das deficiências da hipótese de laços sociais, Martin Muller e Richard Wrangham ofereceram outra razão para explicar porque o pseudopênis é adaptativo. Eles argumentaram que o mimetismo estrutural de machos por fêmeas proveria uma camuflagem "masculinizadora" que reduziria a chance de serem agredidas, presumivelmente porque fêmeas são enganadas a tratar indivíduos com pseudopênis como se fossem machos.¹⁰¹⁸ Os próprios Muller e Wrangham reconheceram, entretanto, que a evidência a favor dessa ideia é fraca; por exemplo, a hipótese leva à improvável previsão de que fêmeas agressivas usam principalmente pistas visuais associadas à genitália externa para identificar o sexo de outra hiena e, portanto, teriam dificuldade em distinguir machos e fêmeas. Mas, como hienas em particular e mamíferos em geral são muito dependentes de pistas olfativas e acústicas para distinguir entre machos e fêmeas,¹⁰¹⁸ fêmeas adultas quase certamente podem diferenciar com rapidez se outra hiena adulta é um macho ou uma fêmea, particularmente quando estão inspecionando outro indivíduo de muito perto durante a cerimônia de encontro.

Tudo isso nos traz de volta a essa cerimônia na qual o pseudopênis atualmente exerce um papel. Será que essa função poderia ser tão importante a ponto de compensar as desvantagens reprodutivas impostas pelo clitóris alongado da fêmea?

Uma hipótese adaptacionista

Para explicar por que uma fêmea de hiena malhada pode se beneficiar por ter uma estrutura mimética a um pênis para usar na cerimônia de encontro, talvez pudéssemos unir os elementos da "harmonia social" de Kruuk com aspectos da hipótese do "mimetismo sexual" de Muller e Wrangham. Essa hipótese combinada requer que consideremos o contexto evolutivo em que o pseudopênis talvez tenha se originado (note a complementariedade dos diferentes níveis de análise oferecidos pelas hipóteses sobre a origem de uma característica e sobre seu valor adaptativo). Imagine que a relação fêmea-dominante e macho-subordinado tenha evoluído antes do pseudopênis aparecer. Indo um pouco além, imagine que um pênis ereto fosse uma das pistas que os machos subordinados motivados sexualmente apresentassem às fêmeas dominantes que estivessem cortejando. A apresentação desse órgão à fêmea claramente sinalizaria o sexo do corteador e, como consequência, seu status subordinado e não ameaçador. Esse sinal poderia encorajar fêmeas nessa ocasião a aceitar a presença do macho em vez de rejeitá-lo ou matá-lo.

Subsequente à evolução desse tipo de sistema de comunicação entre machos e fêmeas, fêmeas mutantes com um pseudopênis teriam a possibilidade de penetrar em um sistema já estabelecido para sinalizar subordinação, algo útil de se fazer em uma sociedade muito competitiva com hierarquia de dominância entre fêmeas.¹⁵¹⁸ O benefício para um subordinado capaz de sinalizar a aceitação de seu baixo status nessa hierarquia viria dele ter a permissão de permanecer no clã em vez de ser expulso e ficar em um ambiente no qual hienas solitárias sequer vivem muito tempo, quanto mais conseguirem se reproduzir. Hienas que vivem em um clã têm a chance de reproduzirem em algum momento; hienas que morrem jovens não.

Evidência a favor dessa hipótese vem da observação de que fêmeas subordinadas e jovens são muito mais propícias a iniciar a interação envolvendo a exibição do pseudopênis do que animais dominantes, indicando que elas ganham ao transferir informação de algum tipo para indivíduos dominantes.⁴²⁴ A cooperação entre hienas subordinadas e dominantes pode avançar se a fêmea dominante puder acessar com precisão o estado fisiológico (p. ex., hormonal) de um subordinado ao inspecionar seu pênis ou seu clitóris ereto e cheio de sangue. Talvez subordinados realmente submissos estejam sinalizando a falta de um hormônio (ou algum outro químico detectável) necessário para iniciar um enfrentamento sério ao indivíduo dominante, que então pode tolerar esses indivíduos, já que eles não apresentam ameaça imediata a seu status. Observe que essa hipótese assemelha-se à de Kruuk quanto ao ponto de que a "harmonia social" vem do fato do subordinado aceitar seu status relativo ao indivi-

duo mais dominante. Além do mais, o mimetismo do macho pela fêmea também está envolvido já que a fêmea subordinada comporta-se como macho para demonstrar seu ranqueamento relativo a outras fêmeas (e não para enganar os membros de seu clã sobre seu sexo real).

Para discussão

9.3 Como você poderia usar dados comparativos para testar a hipótese de que o uso do pseudopênis na cerimônia de encontro das hienas malhadas possui valor adaptativo para um emissor subordinado como meio de demonstrar sua intenção de se submeter a uma fêmea dominante? Tire proveito do fato de que existe informação sobre o comportamento de outra espécie de hiena não social^{987, 1066, 1518}. Além do mais, outro mamífero muito social, o roedor *Heterocephalus glaber* (rato-toupeira-pelado; ver Figura 5.14); um membro da ordem Rodentia, é de certa forma similar às hienas malhadas, pois a reprodução das fêmeas em determinado grupo é altamente enviesada. No caso de *H. glaber*, uma única "rainha" é dominante às várias outras fêmeas em seu grupo com o qual ela interage, e a rainha é a única reprodutora de seu grupo.⁹³² Embora os indivíduos de *H. glaber* não tenham genitálias masculinizadas, um clitóris mais desenvolvido do que o normal é característico em fêmeas de lêmures em Madagascar,^{1082, 1498} e a característica também aparece em vários outros mamíferos.¹¹⁵²

A história de um mecanismo receptor de sinais

A história da hiena malhada ilustra, entre outras coisas, que biólogos comportamentais ainda têm quebra-cabeças interessantes para resolver. Tendo ido o mais longe que podíamos até o momento com a possível origem e valor adaptativo do sinal emitido pelo pseudopênis, nos concentraremos agora na evolução do outro lado da equação, a recepção do sinal. Nosso foco será a espécie de mariposa *Hecatesia exultans*, em que os machos produzem fortes pulsos ultrassônicos de som ao bater suas asas (Figura 9.6A). Apesar de não ouvirmos esses sons, outras dessas mariposas conseguem, como



FIGURA 9.6 Comunicação ultrassônica. (A) Machos da mariposa *Hecatesia exultans* produzem ultrassons ao bater as "castanholas" de suas asas anteriores. (B) Um macho desta espécie foi atraído pelas gravações da vocalizações de outro macho tocado em seu território por meio de um pequeno alto-falante, confirmando que esta espécie usa esses sons para comunicar. Fotografias do autor.

demonstram ao voar em direção a um alto-falante tocando a gravação de sinal emitido por um indivíduo de *H. exultans* no habitat apropriado (Figura 9.6B), na tentativa de encontrar e interagir com o macho emissor.¹² Portanto, os sons feitos por machos podem ter um papel tanto na defesa do território de vocalização quanto na atração de fêmeas receptivas ao emissor.

Tanto macho quanto fêmea de *H. exultans* possuem mecanismos para escutar as vocalizações agudas de outros membros de sua espécie.¹⁴⁰⁶ O sistema de recepção de som consiste em parte em um ouvido de cada lado do tórax, perto do ponto onde a asa traseira prende-se ao tórax. Essa mariposa é uma Noctuidae, membro da mesma família que as mariposas que detectam morcegos que vimos no Capítulo 4, assim como naquelas mariposas, a parte externa do ouvido dessa espécie é composta de uma fina cutícula que forma uma pequena elipse chamada de membrana timpânica, que cobre o saco aéreo. Quando a membrana vibra em resposta ao ultrassom, o saco aéreo também se mexe, provendo energia mecânica para receptores sensoriais associados. Esses mecanorreceptores então enviam sinais para outras partes do sistema nervoso. Como esse sofisticado dispositivo evoluiu para detectar sinais ultrassônicos de outras mariposas dessa espécie?

Pesquisadores interessados nessa questão têm operado seguindo as mesmas regras básicas daqueles interessados na origem do pseudopênis nas hienas malhadas. Eles conjecturaram que ao mudar de um presumível estado ancestral, que seria não ter nenhum ouvido (mesmo hoje, a maioria das mariposas não os têm), essa estrutura não apareceu por meio de apenas uma ou duas mutações. O sistema é muito complexo e composto de muitas partes inter-relacionadas para ter se desenvolvido a partir de uma mudança em um ou dois genes. Em vez disso, é muito mais provável que o ouvido tenha se constituído gradualmente, com uma pequena mudança adaptativa sobre a outra, até produzir o complexo mecanismo acústico na presente forma. Mas como testar essa hipótese?

James Fullard e Jane Yack decidiram procurar pistas sobre o passado no corpo das mariposas de hoje.⁴⁹⁹ Examinaram algumas mariposas saturnídeas, membros de um grupo que não possui ouvido e, portanto, não podem escutar nada. Eles prestaram especial atenção às partes do tórax das saturnídeas onde podemos encontrar ouvidos nas noctídeas (Figura 9.7) Fullard e Yack encontraram, ligados na cutícula da região do tórax de saturnídeas, células mecanorreceptoras estruturalmente muito semelhantes às células mecanorreceptoras dos ouvidos de mariposas noctídeas, sugerindo que os ouvidos de noctídeos não vieram do nada, mas sim que houve modificações de células sensoriais preexistentes que desempenhavam outra função em mariposas sem ouvido.

O que essas "células mecanorreceptoras não acústicas" fazem para saturnídeos? Elas estão ligadas a uma parte do tórax que movimentada-se ritmicamente enquanto as asas se movem, em especial quando a mariposa está vibrando as asas com rapidez para gerar calor metabólico antes de voar. Esses mecanorreceptores traduzem energia mecânica do movimento da cutícula em mensagens liberadas em outro lugar do sistema nervoso, onde a informação sobre o alinhamento de várias partes do corpo é usada para ajustar a posição da

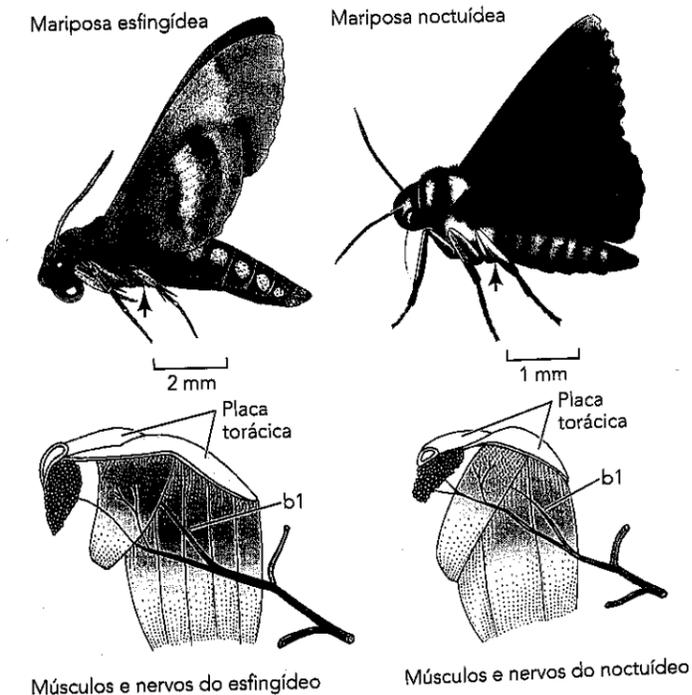


FIGURA 9.7 Evolução de um sistema sensorial. Mariposas esfingídeas, assim como mariposas saturnídeas, não conseguem ouvir, mas mariposas noctídeas podem. As setas vermelhas na porção superior da figura apontam para a mesma região torácica nas duas mariposas. Neste lugar, esfingídeos não possuem ouvido com cavidade timpânica, mas noctídeos têm. A porção inferior da figura mostra a relação entre as placas torácicas (as duas camadas claras no topo de cada desenho), alguns músculos torácicos (bandas pontilhadas) e um nervo sensorial ramificado. Observe as semelhanças anatômicas entre as duas mariposas, especialmente no que diz respeito ao nervo sensorial. O ramo do nervo chamado de b1 transmite informações sobre a posição da asa posterior no esfingídeo; no noctídeo, esse mesmo ramo passa a informação acústica da membrana timpânica para o sistema nervoso central da mariposa. Adaptada de Yack¹⁶²⁴ e Yack e Fullard;¹⁶²³ desenho da mariposa esfingídea adulta de Diane Scott.

mariposa no espaço. Um tipo similar de mecanorreceptor em uma mariposa ancestral na linhagem de noctuídeos pode ter conferido uma fraca habilidade de ouvir certos sons fortes, porque sons fortes podem fazer o exoesqueleto de um inseto vibrar.⁴⁹⁹ É interessante notar que um receptor de estiramento ancestral para monitorar a posição do corpo também evoluiu em um receptor auditivo para detectar sons vindos do meio aéreo em outros insetos não relacionados às mariposas,¹⁴⁸⁶ demonstrando que a função dos receptores pode sim mudar ao longo do tempo.

Quase certamente, a primeira mariposa noctuídea a escutar não possuía nada parecido com as sofisticadas habilidades sensoriais dos descendentes atuais daquela mariposa. Mas com a adição de outras pequenas modificações, como a leve redução na espessura da cutícula sobre o mecanorreceptor "acústico", o aumento da cavidade respiratória atrás dessa parte do tórax e um modelo de mecanorreceptor de alguma maneira mais sensível a sons de frequências particulares, essas mariposas mutantes poderiam ter escutado as vocalizações de morcegos de maneira mais confiável. Hoje, o tímpano de pelo menos algumas mariposas noctuídeas claramente se modificou de outras maneiras, porque essa região é estruturalmente diferenciada com uma "zona opaca" central envolta por um círculo de cutícula mais fina e clara. Os receptores estão ligados à zona opaca, que vibra com muito mais vigor em resposta a uma estimulação ultrassônica do que a cutícula ao redor.¹⁵⁹⁶ Em outras palavras, a região timpânica de mariposas noctuídeas modernas é mais complexa (e presumivelmente mais efetiva em detectar ultrassom) do que parece à primeira vista.

Se receptores com audição ultrassônica superior sobreviveram melhor e por isso se reproduziram mais, então seu sucesso genético teria sido o primeiro passo para a próxima pequena melhora espalhar-se pela espécie por seleção natural.

A história das asas dos insetos

Darwin reconheceu há muito tempo que mudanças na função adaptativa ocorreram comumente ao longo do tempo evolutivo. Em um maravilhoso livro sobre a evolução de orquídeas, ele escreveu: "No curso regular dos eventos, aparentemente, a parte que originalmente serve para uma função torna-se adaptada por pequenas mudanças para funções bem diferentes."³⁵⁰ Essa regra parece se aplicar para os mecanismos auditivos da mariposa *H. exultans*, derivados de sistemas que um dia monitoraram vibrações de asas em vez de vibrações sonoras vindas pelo ar. Além do mais, os ouvidos de *H. exultans* agora fornecem aos indivíduos informações sobre o sinal acústico produzido por outro indivíduo de *H. exultans*, enquanto que os ancestrais dessas mariposas quase certamente usaram sua habilidade auditiva para um propósito diferente: a detecção de ultrassom produzido por morcegos.

O argumento de que estruturas adquirem diferentes funções ao longo do tempo evolutivo pode ser reforçado examinando de onde as asas de insetos vieram e identificando o que as estruturas dos antecedentes faziam para os animais que as possuíam. Em indivíduos de *H. exultans* modernos, asas são utilizadas para voo e para produção de som. Os modelos dessas asas e seu sistema de controle são extremamente complexos, não podendo ter evoluído a partir de um único passo evolutivo. Algumas pessoas acreditam que os precursores das asas de insetos resultaram do crescimento, para fora do corpo, do aparato respiratório – as brânquias – de um artrópode ancestral aquático no qual as brânquias estavam ligadas às pernas.⁵² Esse ancestral forneceu aos descendentes modernos um conjunto de genes que agora têm papel essencial no desenvolvimento do plano corpóreo de crustáceos, insetos, milípedes, xifosuros e aranhas. Dois desses genes, *pdm/nubbin* e *aptero*, são ativos no desenvolvimento de brânquias de crustáceos modernos, que também são apêndices ligados às pernas desses animais. Em xifosuros, os mesmos genes são ativados durante o desenvolvimento de aparato respiratório aquático, as brânquias foliáceas. Em dois grupos de animais aparentados que deixaram a água há muito tempo, as aranhas e os insetos, esses genes foram mantidos, mas agora contribuem para o desenvolvimento de pulmões foliáceos em aranhas e de asas em insetos (Figura 9.8).³⁴⁶

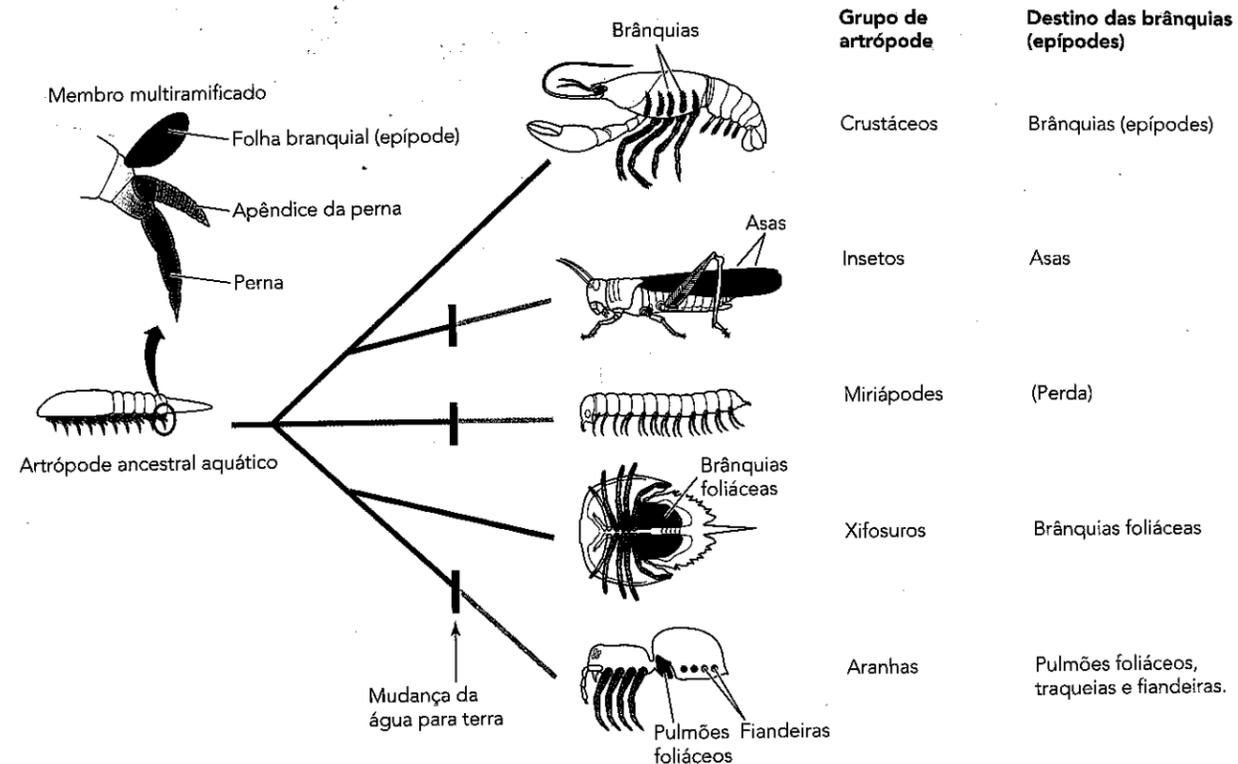
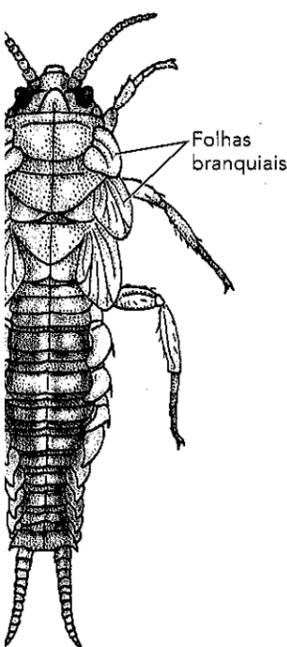


FIGURA 9.8 As brânquias de artrópodes evoluíram e tornaram-se várias estruturas diferentes e com diferentes funções. Em um artrópode ancestral aquático, as placas branquiais serviram para respirar; elas estavam ligadas às pernas desses animais. Nos descendentes modernos desses antigos animais, as brânquias retiveram seu papel respiratório sobre a água em crustáceos e modificaram-se em brânquias foliáceas em xifosuros. Nas três linhagens terrestres derivadas do artrópode ancestral, as placas branquiais foram perdidas nos miriápodes; mas modificadas como pulmões foliáceos e fiandeiras em aranhas; e retidas de forma altamente modificada como asas em insetos. Adaptada de Damen, Saridaki e Averof.³⁴⁶

Portanto, um cenário para a evolução das asas dos insetos vê sua origem em insetos que, em seus estágios imaturos aquáticos, possuíam placas branquiais respiratórias no tórax que também podiam ser movidas, auxiliando, assim, a locomoção sobre a água (Figura 9.9).⁸¹⁸ Se alguns desses animais reteve suas placas móveis quando se metamorfosearam em adultos terrestres, então essas estruturas poderiam ter sido usadas como velas em um veleiro para possibilitar ao adulto recém-formado deslizar pela superfície da água para a terra. Um deslocamento mais rápido pode ter sido vantajoso se houvesse predadores prontos para capturar os recém-adultos enquanto boiassem na água. Mesmo hoje, algumas espécies de plecópteros – antigo grupo de insetos aquáticos – que não voam, ficam sobre a superfície da água quando tornam-se adultos e usam suas modestas asas como velas para aproveitar o vento a seu favor (Figura 9.10).⁹²⁷ Ao menos uma espécie de efêmera, outro grupo antigo de insetos aquáticos, faz o mesmo.¹²⁵³ As efêmeras quase certamente descenderam de ancestrais que voavam, mas perderam essa habilidade porque vivem em águas onde peixes são extremamente escassos; como o risco de predação foi reduzido nesse inseto, as vantagens de um voo eficaz diminuiu de maneira correspondente. Quando Jim Marden e Melissa Kramer (aluna de graduação na época) cortaram as asas de espécies de plecópteros voadores de maneira que os insetos não podiam levantar voo, os indivíduos com as asas cortadas ainda podiam deslizar sobre a água mais rápido do que imaturos podiam nadar. Então aqui temos outra demonstração de que as pequenas asas de insetos ancestrais que não voavam podem ter tido valor adaptativo e poderiam então



Precursores evolutivos de
 s? As placas branquiais mó-
 óptero extinto podem ter
 ra deslocar este inseto sobre
 ras desse tipo podem ter sido
 elas de um veleiro por insetos
 do eles aquaplanavam sobre
 água. Adaptada de Kukalo-

ter se espalhado nas populações no passado, mesmo que não conferissem habilidade para voar.^{926,928}

Como asas para "velejar" tornaram-se comuns para algumas espécies ancestrais antigas, indivíduos mutantes que conseguissem mover esses apêndices como remos podem ter sido capazes de deslocar-se como um barco movido a remo, como faz um plecóptero vivente do Chile.⁹³⁰ Posteriormente, outros movimentos alados mais potentes guiados por músculos mais poderosos podem ter deslocado um remador ou um aquaplanador mais rápido pela água. Essas simples projeções achatadas teriam sido o primeiro passo para outra modificação, o aumento na capacidade do músculo de voo que poderia fazer um bom aquaplanador sair da água. Alguns plecópteros modernos demonstram como essa transição entre aquaplanar e voar pode ter ocorrido. Plecópteros adultos do gênero *Leuctra* batem as asas para conseguir impulso suficiente de modo que apenas as duas pernas traseiras fiquem em contato com a água. Essa posição estabiliza o inseto, permitindo que ele mova suas asas de maneira muito mais ampla do que seria possível para aqueles plecópteros que mantêm as seis pernas na superfície da água. Os que se apoiam nas pernas traseiras deslocam-se aproximadamente 40% mais rápido do que os que se apoiam nas seis pernas (Figura 9.11), mostrando como indivíduos mutantes de algumas espécies de insetos ancestrais que usaram essa estratégia de deslocamento podem ter alcançado vantagens adaptativas.⁸⁰⁰ É um pequeno passo de aquaplanar sobre as pernas traseiras para o voo completo, que teria levado os primeiros verdadeiros voadores para longe de peixes que se alimentam de insetos para o relativamente seguro meio aéreo. De fato, os plecópteros voadores modernos empregam quase exatamente o mesmo conjunto de movimentos quando estão parados sobre a água e pulam para fora dela em comparação aos plecópteros que aquaplanam sobre as pernas traseiras hoje em dia, o que demonstra o quanto é plausível o cenário em que uma espécie ancestral que aquaplanou sobre as pernas traseiras tenha dado origem a um descendente capaz de voar.⁹²⁹

Para discussão

9.4 A diversidade de comportamentos entre plecópteros viventes sugere um cenário histórico que vai de boiar na superfície da água até pular da superfície da água e voar (ver Figura 9.11). Essa hipótese histórica pode ser testada plotando o comportamento de espécies de plecópteros em uma filogenia do grupo (ver Thomas e colaboradores.¹⁴²⁸ ou <http://www.bio.psu.edu/People/Faculty/Marden/skim.html>). Dada a evidência disponível, qual sua avaliação sobre a validade dessa hipótese?

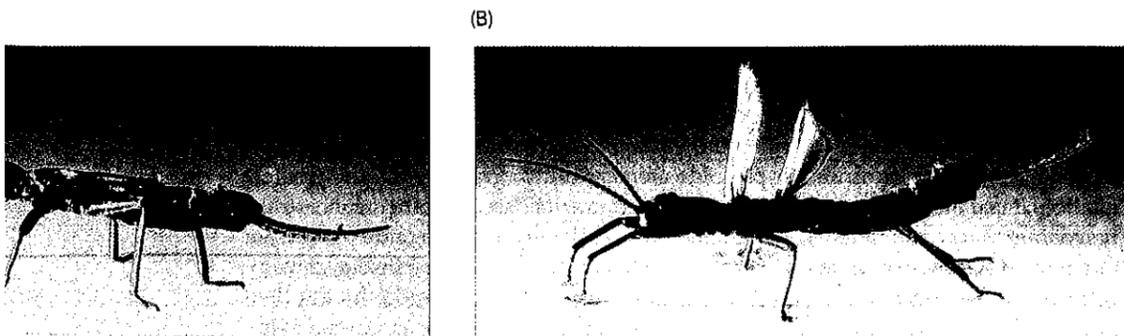


FIGURA 9.10 Um plecóptero aquaplanador (A) parado sobre a água. (B) O plecóptero levantou as asas curtas, que usa estritamente para pegar vento ao aquaplanar sobre a água mantendo suas 6 pernas na superfície da água. Fotografias de Jim Marden.

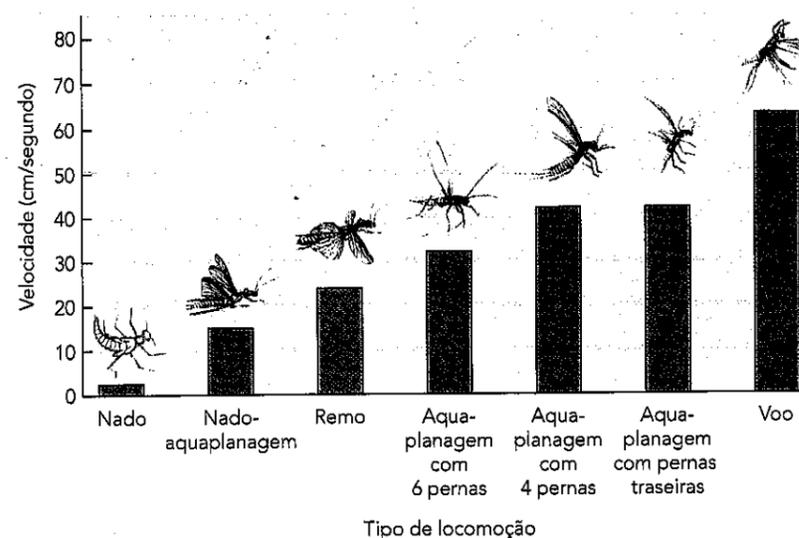


FIGURA 9.11 Caminho evolutivo possível do nado até o voo completo em plecópteros. Estão mostrados aqui dados sobre a velocidade média de deslocamento dentro ou fora da água por representantes vivos de 7 diferentes tipos de plecópteros. Os grupos estão organizados por velocidade de deslocamento do mais lento para o mais rápido. Se a evolução tiver atuado na sequência mostrada aqui, cada plecóptero modificado teria sido capaz de se deslocar com mais rapidez dentro ou fora da água. Adaptada de Marden e Thomas.⁹³⁰

9.5 Qual o problema para a hipótese de que todos os insetos voadores modernos evoluíram de um ancestral que aquaplanava na água, considerando que se acredita que os parentes próximos de insetos alados modernos sejam um grupo chamado de Thysanura, exclusivamente terrestres (as familiares traças que andam pelas prateleiras de livros pertencem a esse grupo). Do mesmo modo, o grupo de insetos do qual tanto os Thysanura quanto os insetos alados modernos evoluíram é outro grupo essencialmente terrestre. Finalmente, o ancestral crustáceo de todos os insetos também parecia ser terrestre.⁴¹⁷

Em algum ponto na evolução do voo dos insetos, as protoasas de formas ancestrais tornaram-se completamente modificadas, possibilitando o voo completo. Nesse momento, mecanorreceptores no tórax que forneciam informação sensorial sobre a posição das asas (então com função de vela) relativas ao tórax podem ter ajudado esses insetos a controlar seus movimentos ao monitorar o batimento das asas. Quando o ancestral das mariposas surgiu, essa espécie provavelmente já tinha sensores de posição de asa. Ao longo do tempo, esses mecanorreceptores gradualmente evoluíram em detectores de ultrassom com nova função antipredadora (ver página 114). Entretanto, ouvidos que evoluíram por suas vantagens contra morcegos também podem detectar ultrassom vindo de outras fontes, incluindo membros da própria espécie. Os ouvidos da mariposa *Hecatesia exultans* estavam disponíveis para adquirir ainda outra função: a detecção de sinais ultrassônicos produzidos por batimentos das asas de machos coespecíficos.¹⁴⁰⁶

Exploração sensorial de receptores de sinais

De acordo com o cenário delineado acima, machos da mariposa *H. exultans* usam ultrassom para se comunicar com coespecíficos, porque um ancestral dessa mariposa tinha morcegos como predadores, tornando a percepção de ultrassom reprodutivamente vantajosa no passado. Assim que os detectores de ultrassom surgiram, sua existência diminuiu a relação custo/benefício reprodutivo para indivíduos mutantes que gerassem sinais ultrassônicos. Os indivíduos receptores, devido à sua herança evolutiva, podiam ouvir esses sinais ultrassônicos mais facilmente do que sons em baixas frequências.

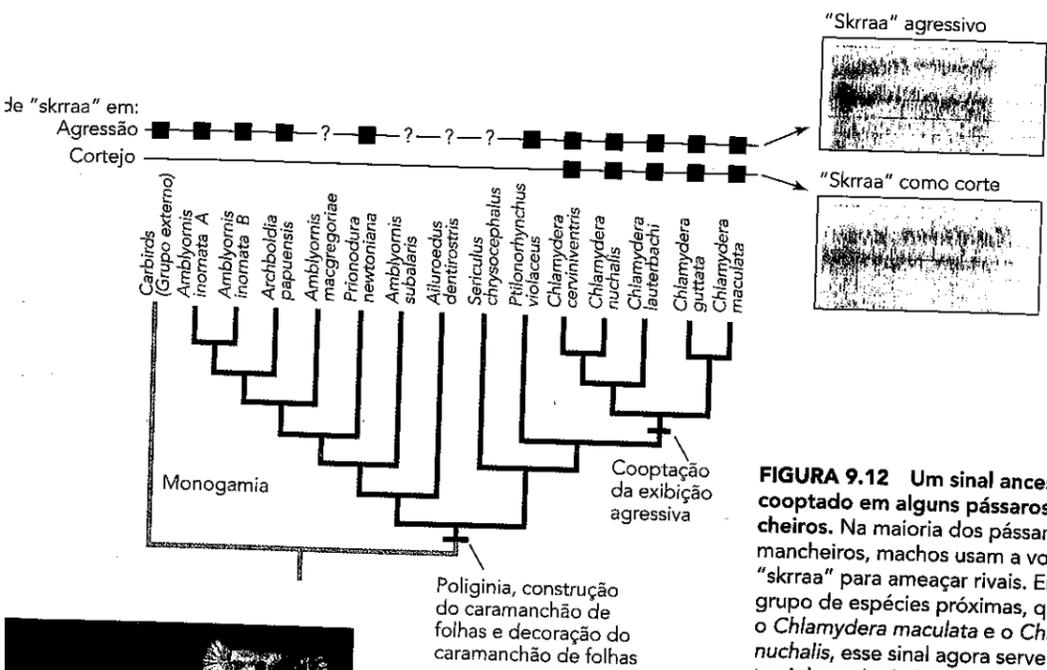


FIGURA 9.12 Um sinal ancestral foi cooptado em alguns pássaros-caramancheiros. Na maioria dos pássaros-caramancheiros, machos usam a vocalização "skrraa" para ameaçar rivais. Em um grupo de espécies próximas, que inclui o *Chlamydera maculata* e o *Chlamydera nuchalis*, esse sinal agora serve como corte. Adaptada de Borgia e Coleman.¹⁴⁵



Chlamydera nuchalis

Da mesma maneira, sugeri antes que poderíamos entender melhor o uso do pseudopênis das fêmeas de hienas malhadas em exhibições durante a cerimônia de encontro se essa espécie já tivesse evoluído um sistema de comunicação macho-fêmea que permitisse ao macho o uso de seu pênis para sinalizar seu status subordinado para uma fêmea. De modo similar, em um grupo de pássaros-caramancheiros, machos usam uma desagradável vocalização "skrraa" quando estão cortejando fêmeas (assunto explorado em maiores detalhes no próximo capítulo), quase certamente porque essa vocalização adquiriu um novo papel após originalmente ter evoluído como um sinal agressivo entre machos (Figura 9.12).¹⁴⁵ Então aqui temos um sinal preexistente cooptado para

outra função porque fêmeas podem utilizá-lo para escolher adaptativamente um macho.

O contrário ocorre quando animais produzem um novo sinal tirando proveito de um mecanismo de percepção existente em um receptor do sinal, fenômeno frequentemente chamado de exploração sensorial.^{79,1262} Em um dos exemplos melhor estudado, Heather Proctor hipotetizou que a corte moderna realizada por machos de uma espécie de ácaros aquáticos começou quando machos acidentalmente exploraram o comportamento predatório de fêmeas esperando capturar pequenos invertebrados aquáticos chamados de copépodes.¹¹⁶⁹ Enquanto a fêmea predadora está em posição de ataque, chamada de "posição de rede", o macho vibra uma perna dianteira em frente a ela, que pode então pegá-lo, usando a mesma resposta que utiliza para capturar copépodes. Entretanto, ela solta o macho ileso, que se vira e deposita espermatozoides (pacotes de esperma) próximos à fêmea, que recebe em sua abertura genital se estiver receptiva (Figura 9.13).

O aparente uso de captura predatória pela fêmea em resposta à demonstração vibratória do macho sugeriu a Proctor que machos estavam mimetizando o estímulo produzido pelas presas desses ácaros, os copépodes. Talvez a reação da fêmea a tenha identificado como potencial parceira sexual e tenha mostrado ao macho onde posicionar seus espermatozoides (esse ácaros não enxergam). Se machos desencadeiam a resposta que fêmeas exibem ao detectar presas, então fêmeas em cativeiro mantidas

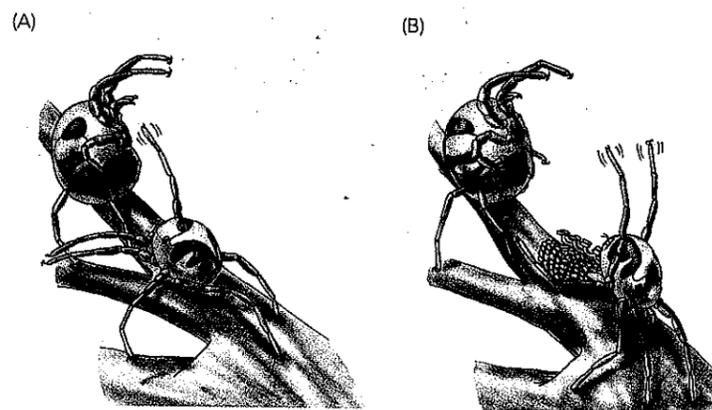


FIGURA 9.13 Exploração sensorial e a evolução de um sinal de corte no ácaro aquático *Neumania papillator*. (A) A fêmea (à esquerda) está em sua posição de capturar presas (posição de rede). O macho se aproxima e vibra a perna dianteira na frente dela, produzindo vibrações semelhantes às que um copépode pode fazer. A fêmea pode responder pegando-o, mas ela o solta sem feri-lo. (B) O macho então deposita os espermatozoides na vegetação aquática na frente da fêmea antes de movimentar suas pernas sobre eles. Adaptada de Proctor.¹¹⁶⁹

em jejum e, portanto, com fome, deveriam responder mais a sinais de machos do que fêmeas bem alimentadas. Elas realmente o fazem, dando suporte à ideia de que uma vez que o primeiro macho ancestral usou o sinal vibratório, seu comportamento e sua base hereditária espalharam-se por terem desencadeado de maneira eficaz um mecanismo de detecção de presa preexistente em fêmeas.¹¹⁶⁹ A explicação, entretanto, não é isenta de críticas por vários motivos, incluindo a possibilidade de fêmeas com mais fome estarem mais dispostas a solicitar acasalamentos para adquirir um espermatozoides rico em nutrientes para digerir.¹⁴⁷

Entre os ácaros aquáticos, a corte vibratória ocorre apenas em poucas espécies, aquelas em que fêmeas adotam a "posição de rede". Medindo um grande número de características em várias espécies de ácaros aquáticos, Proctor construiu uma filogenia desses animais. A filogenia indica que a postura de rede de fêmeas originou-se em um ácaro aquático ancestral que originou oito espécies descendentes. Nessa linhagem, o comportamento de corte vibratória apareceu posteriormente duas vezes, uma vez no ancestral do gênero *Unionicola* e uma vez no ancestral que

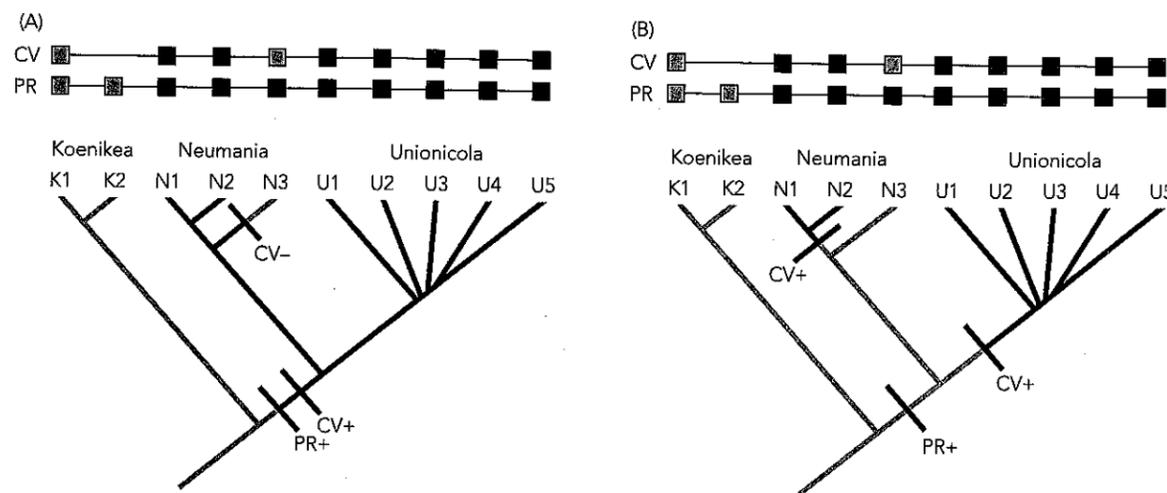
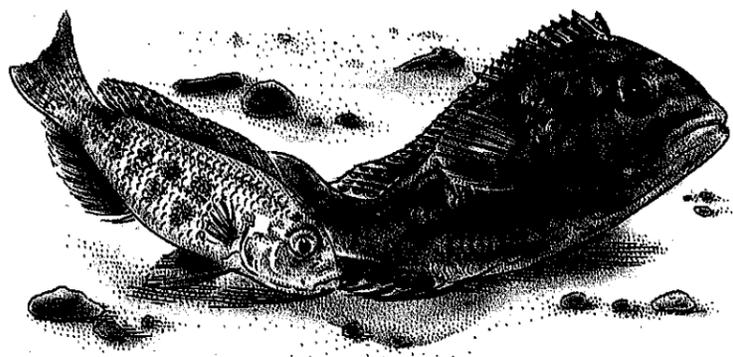


FIGURA 9.14 Dois cenários evolutivos para a evolução da corte vibratória em ácaros aquáticos do gênero *Koenikea* (duas espécies), *Neumania* (três espécies) e *Unionicola* (cinco espécies). (A) A corte vibratória do macho (CV) pode ter evoluído aproximadamente no mesmo momento em que fêmeas predadoras adotaram a posição de rede (PR) no ancestral de *Neumania* e *Unionicola* (PR+, CV+), com a corte vibratória tendo sido perdida na linhagem levando a uma espécie de *Neumania* (CV-). (B) Outro cenário igualmente simples para a evolução da posição de rede no ancestral de dois gêneros, *Neumania* e *Unionicola*, mas em vez de uma única origem para a corte vibratória, teria havido duas origens, uma no ancestral de *Unionicola* e outra no ancestral de *Neumania papillator* (N1) e seu parente próximo (N2). Adaptada de Proctor.¹¹⁷⁰



A 9.15 Um peixe ciclídeo fêmea (esquerda) é atraída pelas manchas alaranjadas na fíra anal de um macho.

dividiu-se em duas espécies de *Neumania* (Figura 9.14). Se essa filogenia estiver correta, a corte vibratória pode ter se originado bem depois das fêmeas terem adotado um estilo de vida caçador de copépodes e terem evoluído sensibilidade a vibrações debaixo d'água associada com essas presas. Machos que por acaso tenham sido os primeiros a mimetizar essas vibrações tiveram suas chances de acasalamento aumentadas, por aproveitarem-se de mecanismos sensoriais que as fêmeas tinham adquirido por outra razão.

Para discussão

9.6 Fêmeas de um peixe ciclídeo africano oviposita no fundo de lagos em depressões feitas por machos.¹⁵⁶² A fêmea pega seus ovos cor de laranja com sua boca quase tão rápido quanto ovipõe (ela protege os ovos fertilizados e os recém-nascidos, deixando-os dentro de sua boca). Quando as fêmeas ovipositam, o macho que fez o "ninho" pode ir para frente dela e exibir sua nadadeira anal (Figura 9.15), decorada com uma linha de grandes manchas alaranjadas. A fêmea se move em direção a ele e tenta pegar as manchas na nadadeira, e, enquanto isso, o macho libera seu esperma, que a fêmea pega pela boca, onde ocorre então a fertilização dos seus ovos. Use a teoria da exploração sensorial para explicar a origem evolutiva do comportamento do macho. O primeiro macho estaria usando esse sinal para levar vantagem sobre sua parceira no sentido de reduzir a aptidão dela para se beneficiar?

9.7 O corpo da aranha *Nephila pilipes* é extremamente colorido (Figura 9.16). Quando os padrões coloridos são pintados de preto, a frequência em que mariposas e outras presas noturnas voam contra a teia da aranha cai drasticamente, especialmente à noite.^{262,263} Que relevância tem essa pesquisa para pessoas interessadas na hipótese da exploração sensorial para a evolução de sinais de cortejo em animais?

O argumento desenvolvido para o cortejo dos ácaros aquáticos *Neumania papillator* também foi aplicado a sinais e respostas de lebetes machos e fêmeas. Fêmeas em algumas populações desse pequeno peixe preferem se acasalar com machos com manchas alaranjadas brilhantes na pele (Figura 9.17).⁵⁷⁸ Lebetes machos não conseguem sintetizar o pigmento laranja que dá as cores ao seu corpo e têm que adquirir esses carotenoides das plantas que comem. Os que conseguem carotenoides suficientes de suas refeições tornam-se mais atraídos para as fêmeas. Mas por quê?

Uma hipótese sobre a origem da preferência da fêmea por machos com manchas cor-de-laranja sugere que, quando essa preferência sexual apareceu pela primeira vez, era um subproduto de uma preferência sensorial evoluída em outro contexto. Essa hipótese recebeu suporte de observações de lebetes fêmeas alimentando-se com avidez de frutos raros e valiosos nutricionalmente que às vezes caíam nos córregos de Trinidad, onde os lebetes vivem.¹²³² Então, é possível que fêmeas tenham evoluído sensibilidade visual a estímulos cor de laranja por causa dos benefícios associados a

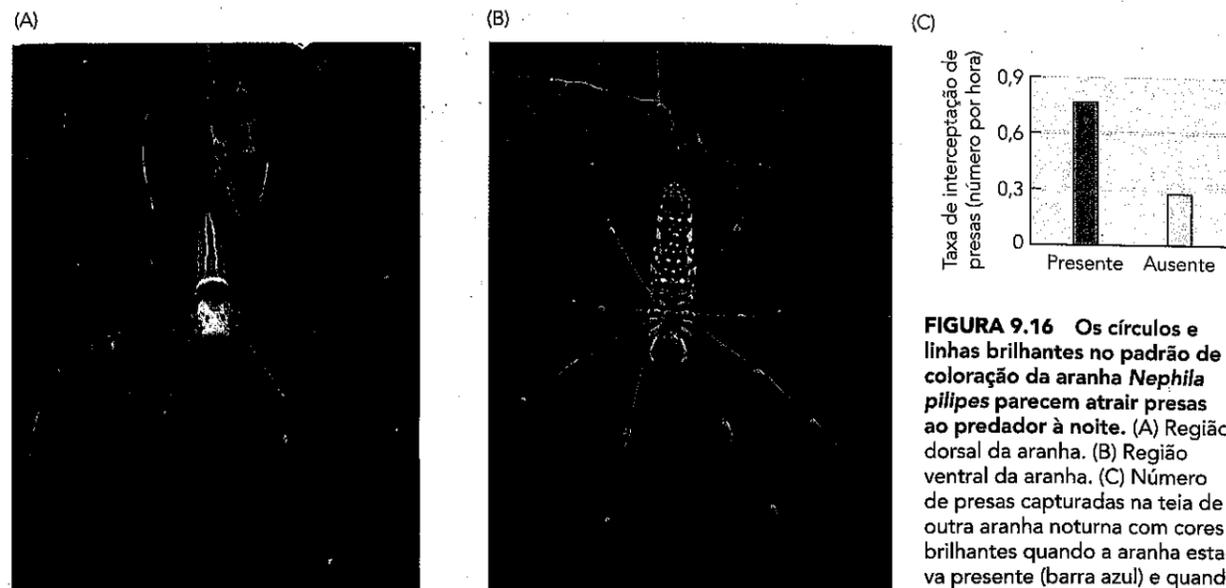


FIGURA 9.16 Os círculos e linhas brilhantes no padrão de coloração da aranha *Nephila pilipes* parecem atrair presas ao predador à noite. (A) Região dorsal da aranha. (B) Região ventral da aranha. (C) Número de presas capturadas na teia de outra aranha noturna com cores brilhantes quando a aranha estava presente (barra azul) e quando a aranha estava ausente (barra laranja). A, fotografia de Chih-Yuan Chang; B, fotografia de Jin-Nan Huang; ambas as fotografias são cortesia de I. Min-Tso; C, adaptada de Chuang, Yang e Tso.²⁶²

essa habilidade, não por conta de qualquer benefício de aptidão resultante de uma escolha seletiva de parceiro sexual. Se isso for verdade, então podemos prever que lebetes fêmeas responderão com mais intensidade a estímulos laranja do que outras cores quando estão se alimentando. A equipe de pesquisa que estudou esse fenômeno aproveitou-se do fato de que lebetes fêmeas vivendo em diferentes córregos diferem em sua preferência por machos com manchas alaranjadas. A intensidade da preferência sexual foi correlacionada com a frequência relativa com que fêmeas mordiscaram discos alaranjados apresentados a elas sob a água (Figura 9.18).

Se a exploração sensorial é um fator importante na origem de sinais efetivos, então deve ser possível criar novos sinais experimentais que gerem respostas de animais que nunca encontraram esses estímulos antes. Para testar essa previsão, pesquisadores tocaram sons para sapos com elementos acústicos ausentes nas vocalizações naturais da espécie,^{1262,1263} colocaram faixas de plástico amarelo nas caudas de machos de uma espécie do peixe *Xiphophorus*,⁷⁹ adicionaram tufo de pena sobre a cabeça de aves marinhas *Aethia pusilla*⁷⁵⁷ e deram ornamentos vermelhos artificiais

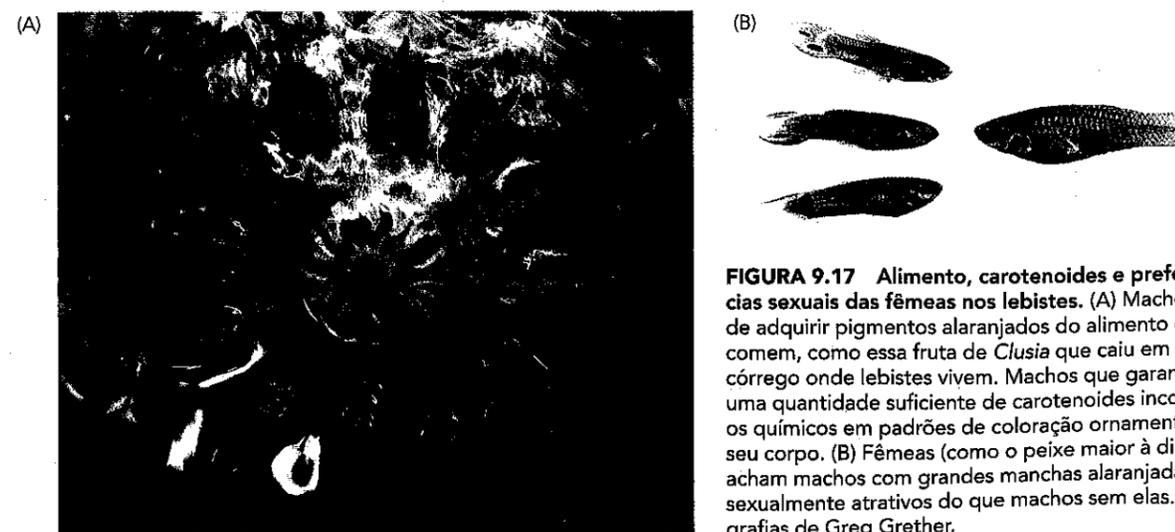
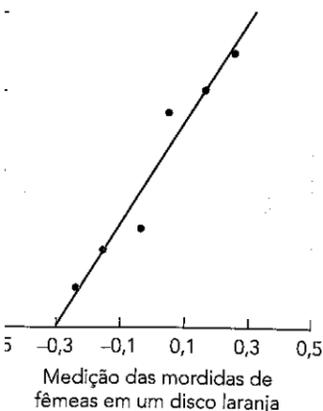


FIGURA 9.17 Alimento, carotenoides e preferências sexuais das fêmeas nos lebetes. (A) Machos têm de adquirir pigmentos alaranjados do alimento que comem, como essa fruta de *Clusia* que caiu em um córrego onde lebetes vivem. Machos que garantem uma quantidade suficiente de carotenoides incorporam os químicos em padrões de coloração ornamental em seu corpo. (B) Fêmeas (como o peixe maior à direita) acham machos com grandes manchas alaranjadas mais sexualmente atraídos do que machos sem elas. Fotografias de Greg Grether.



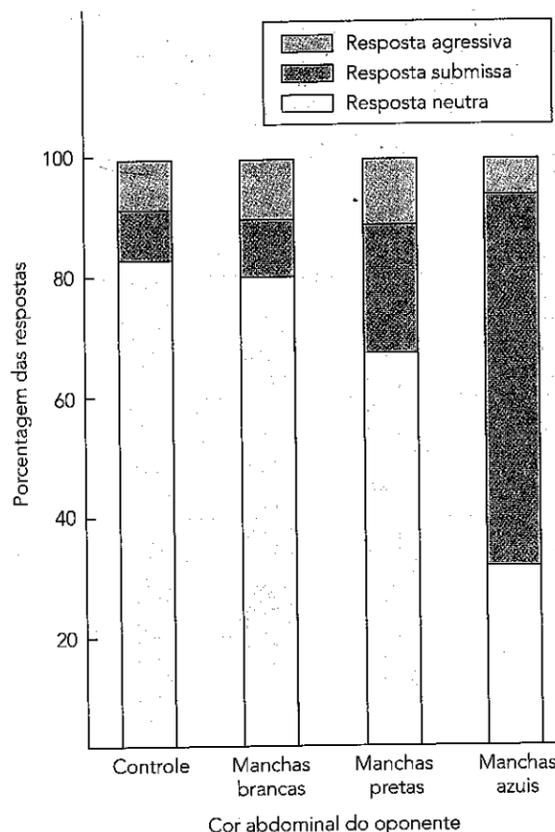
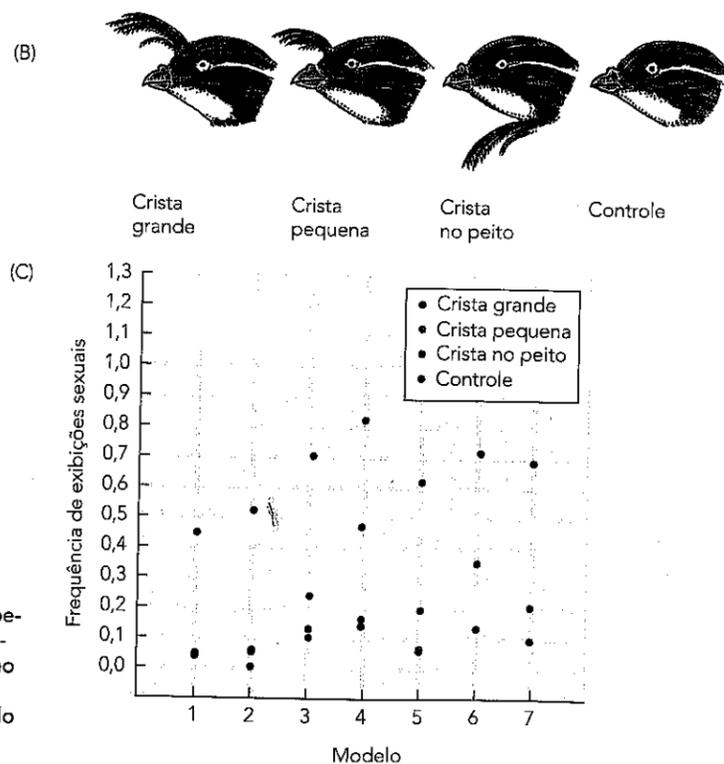
9.18 Preferências sexuais por machos com cor-de-laranja correspondem à preferência de forrageio de fêmeas de lelbistes com cor-de-laranja. A intensificação da preferência por machos com cor-de-laranja varia de população para população e é proporcional à intensificação da preferência por machos com cor-de-laranja. Adaptada de Rodd e colaboradores.

a machos de peixes esgana-gata para que adicionassem a seus ninhos.¹⁰⁸⁰ Em todos esses casos, os pesquisadores verificaram que atributos artificiais desencadearam respostas mais fortes de fêmeas do que os alternativos naturais (Figura 9.19).

Embora esses dados sustentem a hipótese de exploração sensorial, existe uma hipótese alternativa para esses sinais artificiais de cortejo, talvez a espécie testada tenha evoluído de populações que utilizaram sinais semelhantes no passado. Se isso for verdade, então os descendentes dessas populações ancestrais ainda podem reter as antigas preferências sensoriais mesmo que não exibam mais esses sinais complexos.¹²⁶¹ Essa conjectura é plausível, considerando os numerosos casos em que características elaboradas de machos usadas em cortejo e agressão foram perdidas após terem evoluído uma vez, como indicado pelo fato de que, nesses casos, todos os parentes próximos das espécies sem ornamento possuem os ornamentos em questão (o que sugere que o ancestral comum também o possuía).¹⁵⁶⁸ Um exemplo é o lagarto *Sceloporus virgatus*, que não exibe as grandes manchas azuis no abdome presentes em vários outros membros de seu gênero. Essas outras espécies usam as manchas azuis quando adotam uma postura de ameaça, na qual o lagarto eleva e comprime o corpo lateralmente, deixando o abdome visível. Mas embora o sinal aparentemente tenha sido perdido em *S. virgatus*, o mesmo não aconteceu com a resposta comportamental, como mostrado quando alguns sujeitos experimentais foram artificialmente pintados com manchas azuis. A probabilidade de lagartos recuarem frente a um rival exibindo-se agressivamente foi muito maior se este último possuía mancha azul artificial do que ao ver um rival sem a mancha artificial (Figura 9.20).¹¹⁹¹



9.19 A resposta de Aethia pusilla a três sinais artificiais. (A) Macho de *Aethia pusilla* com crista artificialmente aumentada usada em experimentos de preferência sexual nesta espécie. (B) Diagrama de algumas das cabeças de modelos usados no experimento (da direita para a esquerda): o controle (sem crista), assim como machos da espécie, modelo com crista no peito, modelo com crista pequena e modelo com crista grande. (C) Os modelos com cristas aumentadas geraram a maior frequência de exibições sexuais pelas fêmeas durante o período de apresentação. Fotografia de Ian Jones; B-C, adaptada de Dunner.⁷³⁷



Sceloporus virgatus

FIGURA 9.20 Indivíduos receptores podem responder a um sinal ancestral ausente em sua espécie. Lagartos de uma espécie cujos parentes possuem manchas azuis no abdome têm mais chance de abandonar um combate quando confrontados com um rival coespecífico com manchas azuis pintadas no abdome do que ao ver a exibição agressiva de um indivíduo controle não manipulado ou com manchas artificiais brancas ou pontos pretos pintados no abdome. Adaptada de Quinn e Hews;¹¹⁹¹ fotografia de Paul Hamilton.

Mas será que alguns receptores de sinais possuem uma preferência por sinais que eles e seus ancestrais nunca tiveram ou para o qual nunca responderam? Uma maneira de testar essa hipótese é utilizar indivíduos com uma nova característica provavelmente ausente em suas espécies ancestrais. É por essa razão que Nancy Burley e Richard Symanski vestiram passarinhos mandarins (*Taeniopygia guttata*) e babetes (*Poephila acuticauda*) com penas brancas coladas nas cabeças, deixando-os com aparência ridícula. Nem esses passarinhos australianos, nem seus parentes próximos possuem cristas, então, presumivelmente, seus ancestrais também não as possuíam. Entretanto, fêmeas das duas espécies associaram-se mais com os machos de cristas brancas na cabeça do que com machos de aparência normal (Figura 9.21).²¹⁴

A atual preferência por nadadeira caudal alongada e colorida (cauda em forma de espada) em algumas espécies de peixes *Xiphophorus* pode ter se originado simplesmente porque fêmeas eram, por acaso, atraídas ao estímulo oferecido pela cauda mais longa e mais colorida do macho mutante. Apoiando essa hipótese, a espécie moderna de peixe *Priapella olmecae*, parente próximo de *Xiphophorus*, não possui cauda em forma de espada, o que também é o caso de peixes mais distantes de *Xiphophorus*, sugerindo que o ancestral do gênero quase certamente não tinha essa cauda (Figura 9.22). E, entretanto, quando Alexandra Basolo forneceu a machos de *Priapella* e de uma espécie de *Xiphophorus* sem cauda em forma de espada uma cauda amarela artificial, fêmeas acharam machos com essa nova característica muito atraentes; além disso, quanto maior a cauda, maior o desejo da fêmea de permanecer perto do macho. Basolo concluiu que a preferência da fêmea por caudas alongadas precedeu a evolução de caudas em forma de espada em alguns *Xiphophorus*.⁸⁰

Nem todos concordam com a hipótese do viés sensorial para preferências da fêmea nesses peixes com cauda em forma de espada. Por exemplo, Alex Meyer e colaboradores argumentam, com base em uma detalhada filogenia de *Xiphophorus*, que essas

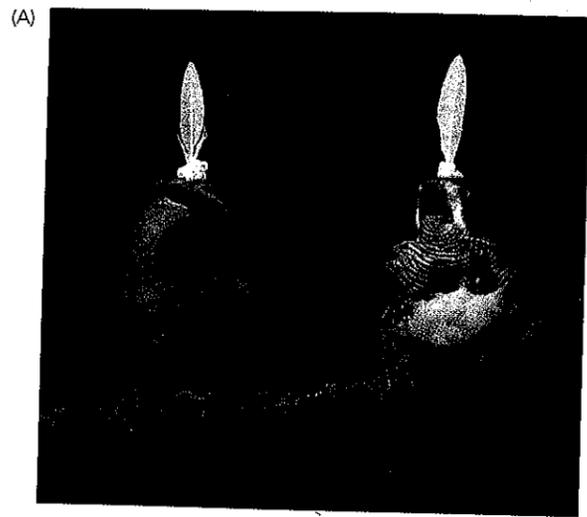
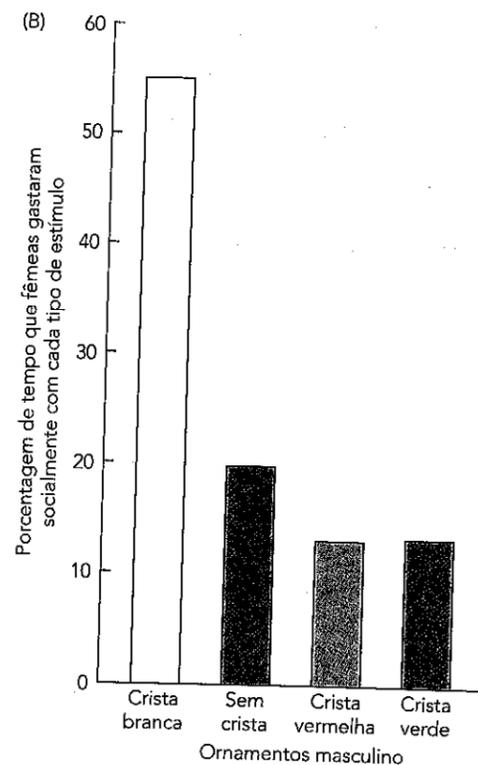


FIGURA 9.21 Preferências sexuais por um novo ornamento. (A) Um macho de *Poephila acuticauda* (esquerda) e um macho de *Taeniopygia guttata* foram vestidos com penas brancas extravagantes na cabeça. (B) A adição de penas brancas tornou machos de *T. guttata* mais atraentes a fêmeas do que machos-controlé sem estas penas ou machos com penas vermelhas ou verdes na cabeça. A, fotografia de Kerry Clayman, cortesia de Nancy Burley; B, adaptada de Burley e Symanski.²¹⁴



caudas evoluíram e foram perdidas várias vezes nesse gênero de peixe.⁹⁷⁸ Características de exibição sexual parecem ser particularmente propícias a mudarem com rapidez durante o tempo evolutivo, o que poderia tornar difícil reconstruir a história evolutiva pelos métodos comparativos tradicionais (se todas as espécies sobreviventes em um grupo perderam a característica ancestral).¹⁴⁷ Alguns pesquisadores também se perguntaram se o que parece ser a preferência arbitrária por uma característica específica, como uma elaborada extensão caudal, poderia ser na verdade a preferência adaptativa por uma característica mais geral, como maior tamanho corpóreo. A preferência da fêmea por machos relativamente maiores poderia estar presente no ancestral de *Priapella* e *Xiphophorus* e, se isso for verdade, a preferência adaptativa e preexistente por machos grandes, ativos e saudáveis poderia estar na base da preferência não adaptativa por uma cauda puramente ornamental^{506,1207} (ver Basolo⁸¹).

Mesmo que machos mutantes apareceram em algumas espécies com características que ativaram preferências estéticas, preexistentes nas fêmeas, eles estavam provavelmente explorando as fêmeas no sentido proximal de estimular um equipamento sensorial evoluído para alguma outra função. No nível evolutivo, fêmeas que responderam positivamente a machos com o novo atributo ganharam aptidão por uma entre várias razões. Talvez seus filhos pudessem herdar a característica sexual atrativa e por sua vez produzir mais filhotes, ou talvez machos capazes de produzir sinais exagerados de cortejo eram fisiologicamente capazes de ajudar a cuidar da cria da fêmea que os escolheu. (Teremos mais a falar sobre o valor adaptativo da escolha da fêmea nos próximos dois capítulos.) Se tivesse sido reprodutivamente prejudicial para fêmeas responder de modo positivo a machos com novos sinais de cortejo, fêmeas das espécies que por acaso tivessem equipamento sensorial resistente à exploração teriam presumivelmente tido maior sucesso, levando, com o tempo, à substituição de fêmeas predispostas a ser enganadas por seus parceiros sexuais.

Göran Arnqvist, entretanto, sugeriu que evoluir resistência a sinais exploratórios poderia ser custoso para fêmeas sob algumas circunstâncias.⁴⁹ Por exemplo, machos de serpentes de gênero *Thamnophis* "cortejam" fêmeas rastejando sobre elas e movendo

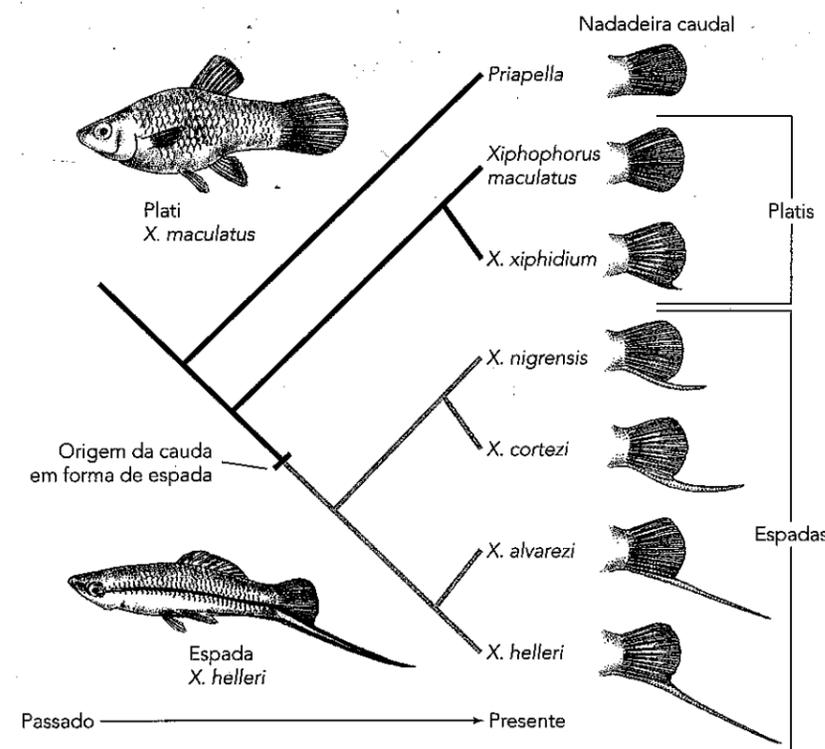
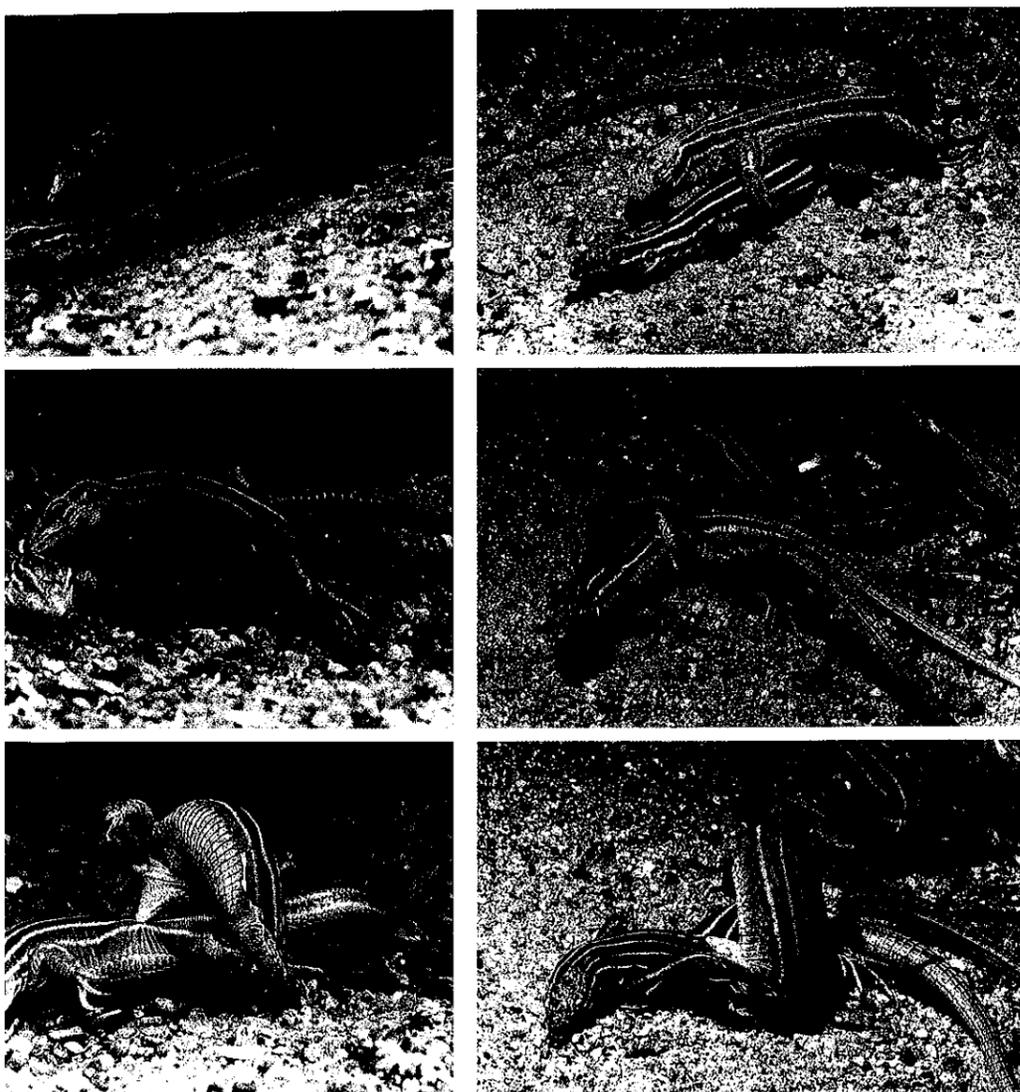


FIGURA 9.22 Exploração sensorial e filogenia do peixe *Xiphophorus*. O gênero *Xiphophorus* inclui os espadas, grupo de peixes que possuem a nadadeira caudal alongada, e os platis, grupo sem ornamentação na cauda. Como os parentes mais próximos destes dois grupos pertencem ao gênero *Priapella*, cujos machos não possuem cauda alongada, o ancestral de *Xiphophorus* provavelmente também não tinha essa característica. A cauda alongada aparentemente se originou na linhagem evolutiva que divergiu dos platis, o grupo de peixes sem a ornamentação caudal. Apesar disso, fêmeas dos platis, como a espécie *X. maculatus*, consideram machos de sua espécie com cauda experimentalmente mais alongada mais atraentes, sugerindo que possuem um viés sensorial em favor desse tipo de cauda. Adaptada de Basolo.⁷⁹

ritmicamente seus corpos de tal maneira que a fêmea tem dificuldade em respirar. Nesse estado, as fêmeas ativam a resposta chamada de descarga cloacal, quase certamente adaptativa quando são capturadas por predadores que podem ter o ataque inibido pelas fezes e químicos repelentes malcheirosos liberados pela cloaca aberta. Machos dessas serpentes parecem tirar proveito da descarga cloacal já que as fêmeas abrem a cloaca ao exibir esse comportamento, facilitando a intromissão do órgão copulatório do macho.¹³²¹ E fêmeas de serpentes *Thamnophis* que não respondam à pressão pré-copulatória do macho talvez também não reajam adequadamente quando capturadas por predadores, reduzindo assim suas chances de sobrevivência e de reproduções futuras. Sendo assim, a seleção pode favorecer a retenção de uma resposta adaptativa apesar dos machos terem evoluído a habilidade de usar o comportamento da fêmea estritamente para seus próprios fins reprodutivos.

A hipótese da exploração sensorial representa um caso especial do argumento histórico de que características já evoluídas influenciam quais tipos de mudanças adicionais são ou não possíveis. Se fosse dado à seleção natural o papel de montar um avião, o início seria a partir do que já estivesse disponível, como um teco-teco, mudando esse ancestral peça por peça, com cada modificação proporcionando um voo melhor do que a versão precedente, até que um avião moderno fosse construído.³⁶⁷ Na natureza, transições evolutivas ocorrem dessa maneira porque a seleção não pode começar do nada. Como resultado, os produtos da evolução frequentemente se parecem com peças improvisadas que poderiam ter sido desenhadas por Rube Goldberg, cartunista famoso por suas invenções ridiculamente complicadas feitas para o dia-a-dia.* Por exemplo, o polegar do panda não é um dedo real, mas sim um osso do pulso altamente modificado (a mão do panda tem os mesmos 5 dedos que tem a maioria dos vertebrados e mais uma pequena projeção em formato de dedão saindo do osso sesamoide radial, presente, embora como um osso menor, nos pés de ursos, cachorros, mãos-peladas e outros animais similares).⁵⁵⁹ Por que pandas têm seu polegar especial próprio? De acordo com

* Goldberg morreu em 1970, mas seus excêntricos quadrinhos ainda podem ser vistos em <http://rubegoldberg.com/>



9.23 O "princípio do panda" é evidente no comportamento sexual de um lagarto partenogenético. Na esquerda, o macho de espécie sexuada se envolve com uma fêmea. Na direita, duas fêmeas da espécie partenogenética exibem um comportamento muito similar. Adaptada de Moore.³¹⁷

Stephen Jay Gould, pandas evoluíram de ancestrais carnívoros cujo primeiro dígito tornou-se uma parte integral do pé utilizado para corrida. Como resultado, quando pandas evoluíram para herbívoros comedores de bambu, o primeiro dígito não estava disponível para ser empregado como um polegar ao arrancar folhas de brotos de bambu. A seleção atuou na variação no osso radial sesamoide do panda, que agora pode ser usado como polegar pelo comedor de bambu.

O "princípio do panda", nome dado por Darwin ao princípio da imperfeição, pode ser visto em dezenas de outros casos. Considere a persistência do comportamento sexual em espécies partenogenéticas de teídeos (algo que também ocorre em algumas espécies de peixes e salamandras). Em alguns desses lagartos, a espécie é composta inteiramente de fêmeas e, entretanto, se a fêmea for cortejada e montada por outra fêmea (e fêmeas se envolvem em comportamentos sexuais pseudomachos como esse, por razões ainda desconhecidas), ela tem muito mais chances de produzir uma desova do que se ela não recebesse essa estimulação sexual pela parceira (Figura 9.23).³¹⁷ A relação entre cortejo e fecundidade da fêmea em lagartos unissexuais ob-

viamente existe porque esses répteis tinham ancestrais sexuados. As fêmeas partenogenéticas mantêm características, como a necessidade de cortejo que seus ancestrais não partenogenéticos possuíam, que um engenheiro biológico certamente eliminaria se ele ou ela pudesse brincar de Deus e projetasse no papel uma espécie composta apenas de fêmeas e depois a criasse de uma só vez. A seleção natural, entretanto, não pode brincar de Deus, porque é um processo cego sem objetivo em mente e sem meios de chegar a um ponto pré-determinado.

Para discussão

9.8 Embora a seleção natural seja cega, os produtos desse processo são com frequência incrivelmente complexos. Para explicar como um processo cego dependente de eventos ao acaso (mutações) pode gerar essa complexidade, Richard Dawkins criou uma analogia.³⁶⁸ Ele nos convida a imaginar que uma característica complexa é uma frase em inglês – por exemplo, uma fala da peça de Hamlet de Shakespeare: METHINKS IT IS LIKE A WEASEL. As chances de um macaco produzir essa frase ao bater nas teclas de uma máquina de escrever são extremamente pequenas, uma em 10^{30} trilhões. Essas não são boas chances. Mas em vez de tentar fazer um macaco ou um computador produzir a frase correta de uma única vez, mudemos a regra de maneira que agora começamos com uma ordem de letras gerada aleatoriamente, como SWAJS MEIURNZMMVASJDNAYPOZK. Agora deixamos um computador copiar essa sentença várias vezes seguidas, mas com uma pequena taxa de erro. De tempos em tempos, pedimos ao computador que escaneie a lista e escolha a sequência mais próxima de METHINKS IT IS LIKE A WEASEL. Qualquer sentença mais próxima é usada para a próxima geração de cópias, novamente com alguns erros de reprodução. A sentença desse grupo que for mais próxima a METHINKS... é selecionada para ser copiada e assim por diante. Dawkins realizou o experimento e verificou que levou de 40 a 70 gerações para alcançar a frase alvo, alguns segundos do tempo de um computador, não anos. Qual era o ponto principal de Dawkins ao ilustrar o que ele chamou de "seleção acumulativa"? Em qual sentido você diria que a analogia da sentença mais se aproxima de seleção artificial do que de seleção natural?

Questões adaptacionistas sobre comunicação

A teoria da exploração sensorial direcionou nossa atenção para a importância de mudanças passadas em moldar a evolução de um novo sinal comunicativo. Informações sobre a origem de uma característica, entretanto, não torna desnecessário considerar por que um sinal, depois de ter aparecido, foi mantido em uma espécie ao longo do tempo. Por exemplo, saber que fêmeas de lebetes provavelmente eram sensíveis à cor laranja por causa de sua associação com uma comida favorita não elimina a possibilidade de que usar essa preferência em um contexto sexual tenha aumentado o sucesso reprodutivo de fêmeas com viés sensorial. Se a escolha da fêmea baseada no mimetismo de alimento com manchas alaranjadas aumenta a sua aptidão, então esse efeito adaptativo teria contribuído para a manutenção, por seleção natural, do viés de coloração, e seu uso tanto em encontros sexuais como na alimentação. O fato de que machos de lebetes parecem melhorar seu sistema imunológico quando consomem carotenoides sugere que, ao divulgarem a quantidade de carotenoides consumida exibindo suas manchas alaranjadas, eles podem estar sinalizando sua saúde, tornando vantajoso às fêmeas usarem essa pista para escolherem parceiros sexuais.⁵⁷⁹

De maneira mais geral, um interesse no possível valor adaptativo de vários elementos de sistemas de comunicação resultou na solução de uma classe de quebra-cabeças que difere das relacionadas à origem e subsequente modificação de sinais. Quebra-cabeças darwinianos em comunicação vêm à tona quando observadores veem emissores ou receptores de sinais aparentemente sofrendo desvantagem por



FIGURA 9.24 Grupo de corvos juntando-se de uma carcaça a qual foram atraídos por vocalizações de um coeso. Fotografia de Bernd Heinrich.

suas ações. Se emitir ou prestar atenção a um sinal reduz a aptidão dos emissores ou dos receptores em relação aos outros, então esses comportamentos deveriam desaparecer com o tempo.

Com essa lógica selecionista em mente, Bernd Heinrich sabia que havia algo que valia a pena estudar quando ele ouviu um grupo de corvos gritando alto e se alimentando de um alce morto que um caçador havia deixado em uma floresta em Maine, nos Estados Unidos (Figura 9.24).⁶⁴⁵ Corvos são aves incomuns em Maine e mesmo assim 15 delas haviam se juntado sobre uma carcaça escondida, quase certamente porque algumas das primeiras aves a encontrar o alce haviam vocalizado para as outras. Esse comportamento não fazia sentido para Heinrich. Por que atrair competidores para um alimento em fartura? Por que não ficar em silêncio e comer carne de alce sozinho o inverno inteiro em vez de dividir com um bando de corvos famintos? Em outras palavras, por que a seleção não teria eliminado qualquer tendência hereditária de corvos gritarem ao encontrarem carcaças?

O quebra-cabeça poderia estar resolvido caso as aves reunidas pertencessem a uma grande família, com parentes gritando para atrair filhotes distantes para o banquete. Heinrich pensou que isso era pouco provável, já que um par de corvos produz no máximo 6 filhotes por temporada reprodutiva. Posteriormente, testes de DNA mostraram inequivocamente que esse grupo de aves era de fato composto por indivíduos não aparentados.

Mas pode ser que corvos gritem porque os sinais chamem a atenção de um urso ou um coiote, que podem abrir a carcaça dura de um alce, talvez possibilitando que as aves tivessem acesso à carne que não poderiam obter de outra maneira. Para testar essa hipótese, Heinrich arrastou uma cabra morta de 70 kg através dos bosques de Maine, deixando-a em vários pontos diferentes durante o dia e recolhendo a carcaça mal cheirosa para seu alojamento à noite, para não perdê-la para algum urso. Corvos às vezes se aproximavam da cabra em decomposição, mas apenas depois de Heinrich esperar por horas em esconderijos apertados e gelados. Mas, ao contrário de sua previsão, as aves não gritaram nenhuma vez ao encontrar a isca. Além disso, em alguns casos Heinrich observou corvos gritando em carcaças que já tinham sido abertas. Esses resultados obrigaram-no a abandonar a hipótese de "atrair alguém para abrir a carcaça".

Ele então voltou sua atenção para uma explicação alternativa, ideia estimulada pela observação de quanto são cautelosos os corvos quando se aproximam das carcaças ao encontrá-las pela primeira vez. Ele argumentou que talvez quem descobriu a carcaça grite para atrair outros corvos de maneira que se um predador estiver por perto, as outras aves serão possíveis alvos, reduzindo a chance do descobridor de ser

prego por um coiote ou uma raposa escondida. As aves recém-chegadas seriam atraídas porque ganhariam muita comida em troca do pequeno risco de serem as vítimas de um predador. Entretanto, essa hipótese gera a previsão de que uma vez que as aves se agruparam, deveriam se calar para não atrair mais corvos, o que seria indesejado e não seria necessário para dar segurança. A observação de que os gritos continuavam em iscas que já tinham adquirido várias aves alimentado-se ativamente convenceu Heinrich a descartar a hipótese do "risco de predação diluído".

Enquanto Heinrich continuava carregando cabras mortas pelos bosques de Maine, ele se deu conta de que, sempre que via corvos sozinhos ou em pares em um local onde havia comida, esses corvos estavam quietos. Os gritos aconteciam apenas quando três ou mais corvos estavam presentes e era então, e somente então, que um grande número de corvos vinha para o local. Heinrich sabia que corvos adultos mais velhos formam pares que defendem um território o ano inteiro. Aves jovens que não se acasalaram normalmente viajam sozinhas por grandes distâncias em busca de alimento. Se um animal sozinho tenta se alimentar no território de um par de aves residente, o casal ataca. Heinrich especulou se o grito poderia ser um sinal dado por intrusos não territoriais, sinal que atrairia outras aves que não se acasalaram para o banquete que eles poderiam explorar se conseguissem superar as defesas do casal residente.

Essa hipótese do "ataque em bando aos residentes territoriais" leva a várias previsões: (1) residentes territoriais nunca devem gritar; (2) corvos não residentes deveriam gritar; (3) o grito deve facilitar o ataque em massa à carcaça por corvos não residentes; (4) casais residentes não deveriam ser capazes de repelir um ataque em bando a seus recursos; (5) uma rica fonte de alimento deveria ser comida tanto pelo casal residente quanto por um grupo de corvos. Heinrich coletou dados que deram suporte a todas as suas previsões (Figura 9.25),⁶⁴⁵ e concluiu que, quando um corvo jovem grita, as consequências de fornecer informações ("banquete aqui") para outras aves pode trazer benefícios (acesso pessoal à comida para o corvo que a encontrou) que compensem os custos energéticos do grito, assim como o risco de ataque pelos corvos residentes que guardam a carcaça.⁶⁴⁶ Gritar tem, portanto, as propriedades de uma adaptação, porque pode fornecer benefícios líquidos de aptidão a indivíduos que dão o sinal em circunstâncias apropriadas.

Por que ninhegos vocalizam tão alto para pedir comida?

Heinrich sabia como usar a abordagem adaptacionista para resolver um mistério, e outros biólogos tentaram fazer o mesmo com outros sinais que à primeira vista pareciam impôr alto custo aos emissores. Por exemplo, você poderia pensar que seria suicídio para ninhegos no ninho vocalizarem fazendo muito barulho para pedir comida toda vez que os pais voltam ao ninho. Os fortes gritos poderiam dar a um gavião ou a um mão-pelada todas as informações necessárias para que eles localizassem o ninho e roubassem os filhotes. De fato, quando fitas com vocalizações de ninhegos de andorinhas-das-árvores foram reproduzidas em um ninho artificial contendo um ovo de codorna, o ovo no ninho "barulhento" foi pego ou destruído por predadores antes do ovo no ninho-controlado "silencioso" por perto, em 29 de 37 casos.⁶⁴⁹

Mais evidências do custo para aptidão da vocalização de filhotes para pedir comida vêm de um estudo das diferenças das vocalizações de espécies de felosas e mariquitas que fazem ninhos no chão *versus* os que fazem em árvores, locais relativamente mais seguros.⁶²⁹ Os ninhegos desses pássaros que nidificam no chão produzem vocalizações com frequência mais alta do que seus parentes que estão nas árvores

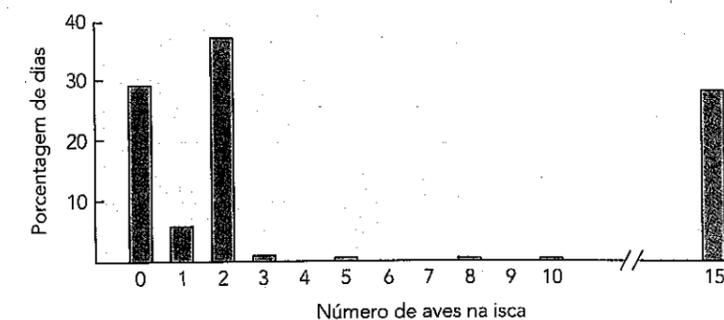


FIGURA 9.25 O grito como sinal de recrutamento. O gráfico mostra a porcentagem de dias em que iscas de carcaça foram visitadas por vários corvos. Carcaças foram exploradas por aves territoriais e silenciosas, sozinhas ou em pares, ou por grandes grupos de corvos, vários deles gritando, em sua maioria jovens não territoriais. Adaptada de Heinrich.⁶⁴⁵

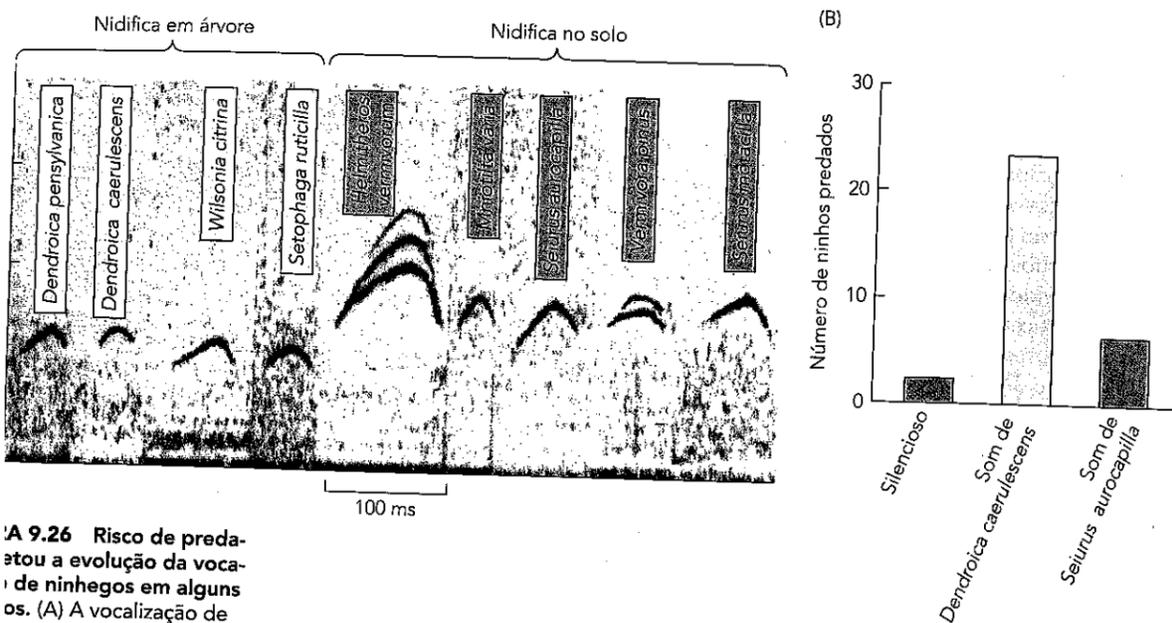


FIGURA 9.26 Risco de predador a evolução da vocalização de ninhos em alguns pássaros. (A) A vocalização de espécies de pássaros que nidificam no chão é mais alta em frequência sonora mais alta que a vocalização de espécies que nidificam em árvores. (B) Sons gravados de ninhos de espécies que nidificam em árvores artificiais colocados no chão resultaram em maior taxa de predação por predadores do que gravações de vocalizações de espécies que nidificam no chão (*Seiurus aurocapilla*). Adaptado de Haskell.⁶²⁹

(Figura 9.26A). Esses sons de alta frequência não se propagam tão longe, escondendo melhor os indivíduos que os produzem, visto que são especialmente vulneráveis a predadores em seus ninhos no chão. David Haskell criou ninhos artificiais com ovos de argila e os colocou no solo ao lado de uma gravação que tocava as vocalizações de pássaros que nidificam no solo ou em árvores. Os ovos associados a gravações de aves que nidificam em árvores foram encontrados e mordidos com mais frequência do que aqueles associados a aves que vocalizam no solo (Figura 9.26B).

Esse estudo sugere que vocalizações para pedir comida evoluíram propriedades que reduzem seu potencial para atrair predadores. Se isso for verdade, então talvez filhotes de espécies que sofrem alta taxa de predação no ninho também deveriam produzir sinais para pedir comida em uma frequência mais alta do que filhotes de espécies que sofrem menor pressão de predação. Essa previsão foi sustentada por dados coletados em um estudo com 24 espécies de uma floresta do Arizona, nos Estados Unidos,¹⁷⁴ mais evidência de que a pressão de predação favorece a evolução de vocalizações para pedir comida que dificultem a localização do ninho.

Finalmente, alguns pais de filhotes dão vocalizações de alarme quando há perigo perto do ninho. Em ao menos uma espécie, essas vocalizações podem induzir os filhotes a ficarem quietos, possibilitando outra maneira de reduzir os custos das vocalizações dos jovens.¹⁵⁵ Mas todos os ajustes que vimos aqui apenas reduzem e não eliminam o risco de um predador destruir um grupo de filhotes cujas vocalizações parecem dizer: "Venham me comer". Então por que fazer qualquer tipo de barulho se a consequência pode ser letal?

Uma hipótese proeminente focaliza a competição entre filhotes irmãos. Talvez cada jovem esteja usando sua vocalização e outros comportamentos como bater as asas para pedir comida e, assim, receber de seus pais alimento suficiente para maximizar sua aptidão. Outra explicação, a hipótese do sinal honesto, vê os filhotes como emissores de **sinais honestos** (mensagens que fornecem informações com precisão, neste caso, sobre a necessidade de comida) que permitem a seus pais dar comida da maneira mais eficaz possível (isto é, de maneira a maximizar a aptidão dos pais). De acordo com essa ideia, qualquer tentativa dos filhotes de trapacearem deveria resultar na seleção de adultos que ignorassem a "informação" manipulativa de sua cria.¹²⁴⁵ Então, por exemplo, a observação de que os filhotes maiores de chapim-azul conseguem se aproximar dos pais usando a força quando eles trazem comida para o

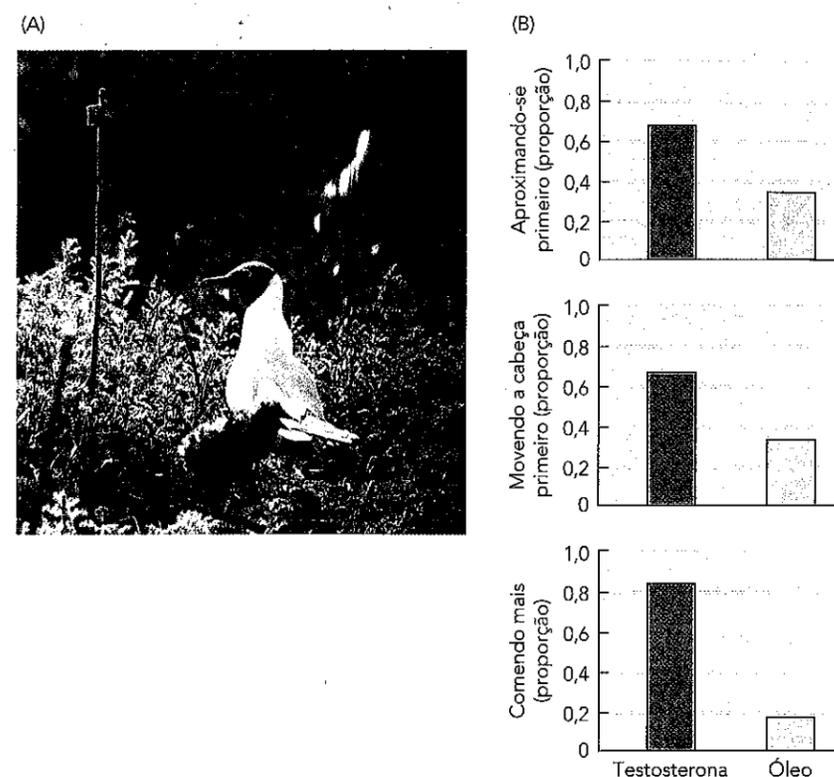


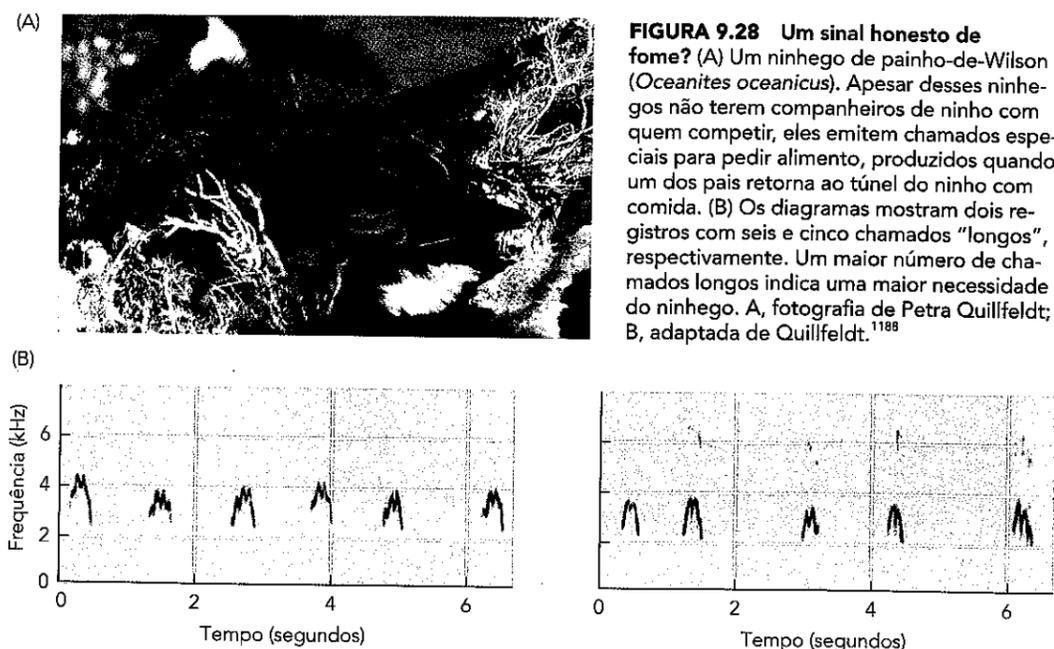
FIGURA 9.27 A testosterona afeta a taxa de vocalização para pedir comida e taxa de alimentação em filhotes do guincho-comum o nome atual do gênero *Chroicocephalus*. (A) Adultos da gaivota com um filhote. (B) Pesquisadores pegaram pares do primeiro ovo produzidos no mesmo dia, e deram a um dos ovos uma injeção suplementar de testosterona, enquanto o outro (controle) recebeu uma injeção de óleo. Os dois ovos foram então dados a um casal de adultos com ninho cuja postura foi removida. Quando os ovos eclodiram, aqueles que receberam testosterona extra se aproximaram dos adultos primeiro e com mais frequência, realizaram um movimento típico da cabeça para cima e para baixo (parte da exibição para pedir comida) e acabaram comendo mais do que seus irmãos que receberam óleo. A, fotografia de Corine Eising; B, adaptada de Eising e Groothuis.⁴³²

ninho³⁹⁸ é compatível tanto com a hipótese da competição (com os filhotes maiores dificultando o acesso dos menores à comida trazida pelos pais) quanto com a hipótese do sinal honesto se filhotes maiores famintos estiverem sinalizando a seus pais que eles têm uma real necessidade de comida que, se satisfeita, provavelmente resultará em um filhote saudável, bem alimentado e com alto potencial de aptidão.

Para discussão

9.9 Em uma espécie de guincho (*Chroicocephalus ridibundus*), a fêmea põe três ovos, mas começa a incubar antes que todos os ovos estejam postos. Como consequência, o primeiro ovo leva vantagem e produz um filhote tipicamente maior do que seus irmãos. Ele, portanto, vocaliza para pedir comida de modo mais eficaz e em geral ganha mais comida do que seus irmãos e irmãs. Mas as mães colocam mais androgênio em ovos que vão eclodir mais tarde, e esse androgênio extra permite que esses filhotes mais jovens vocalizem para pedir comida com mais vigor do que seriam capazes caso não recebessem essa dose extra (Figura 9.27).⁴³² Como esse exemplo ilustra as dificuldades de se estabelecer quem tem o controle das interações de sinalização entre aves jovens e seus pais?

Há pouca dúvida de que, em algumas espécies de aves, os filhotes são capazes de competirem intensamente por recursos. Inclusive muitos desses irmãos são capazes de se matarem na briga por comida (ver Capítulo 12).⁵⁵⁰ Se o comportamento de vocalização para pedir comida estiver relacionado à competição por alimento pelos filhotes, então jovens deveriam ajustar seus sinais em relação àqueles produzidos por seus irmãos. Concordando com essa previsão, quando filhotes de passarinhos experimentalmente desprovidos de comida e barulhentos foram colocados em um ninho com irmãos alimentados, normalmente seus irmãos e irmãs intensificaram a vocalização para pedir comida.¹³⁵⁰ Da mesma maneira, quando filhotes do emberezídeo *Melospiza melodia* acabam competindo com o filhote do parasita chopim (*Molothrus*) introduzi-

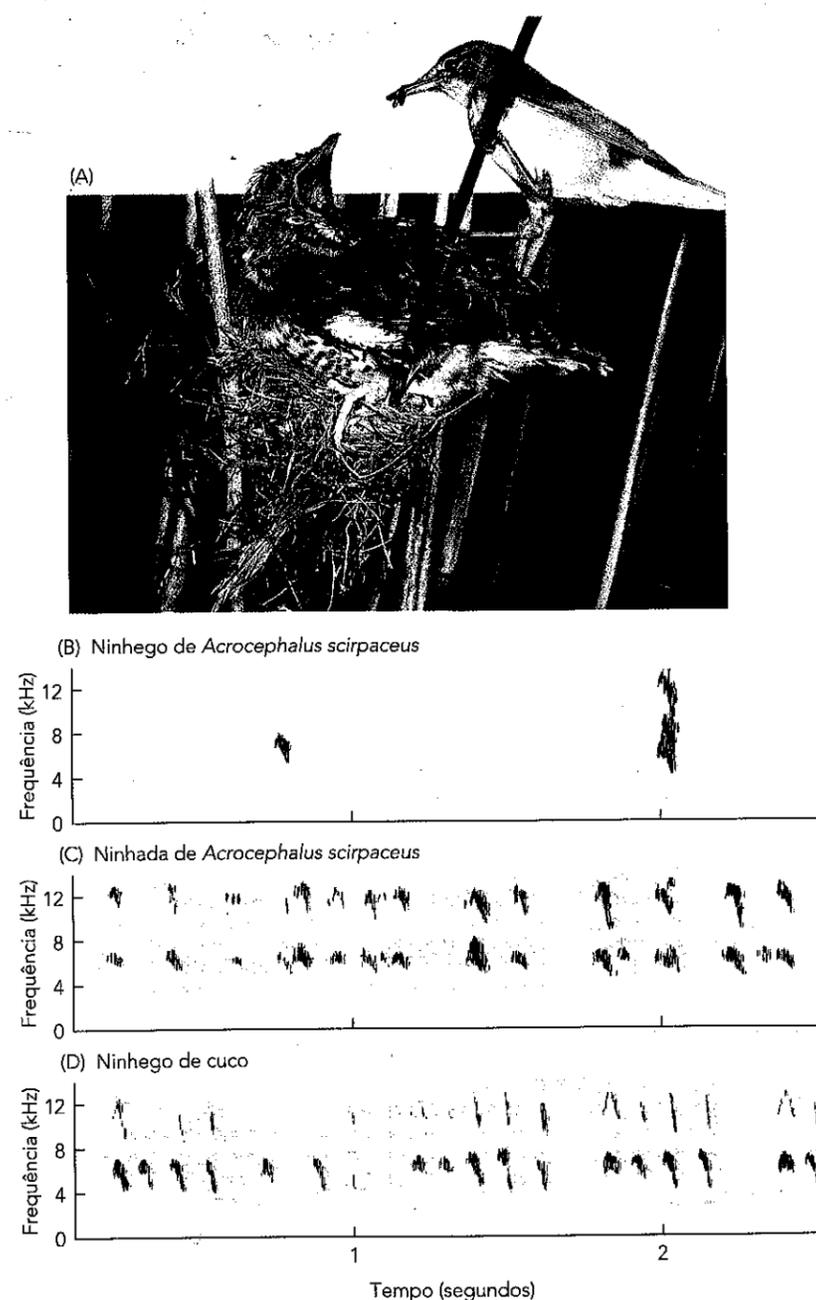


dos experimentalmente no ninho, eles aumentam a intensidade da vocalização, mas reduzem a frequência com a qual vocalizam quando um dos pais aparece com comida. Essa mudança induzida por competição nesses pássaros parece funcionar; eles recebem tanta comida quanto coespecíficos da mesma idade que têm a sorte de serem criados em um ninho sem um chopim faminto como companheiro de ninho.¹⁰⁹⁷

Em alguns casos, podemos eliminar a competição como um fator que influencia as táticas de vocalização para pedir comida ao estudar aves que, como é o caso do painho-de-Wilson (*Oceanites oceanicus*), em que os pais deixam seu único filhote em um ninho e o alimentam com comida regurgitada de dois em dois dias. Quando Petra Quillfeldt examinou a vocalização desses jovens, constatou que eles produzem uma vocalização específica, usada apenas quando um dos pais vêm para o ninho trazer comida (Figura 9.28). Para avaliar a relação entre a necessidade do filhote e o comportamento de vocalizar para pedir comida, Quillfeldt monitorou a sua idade e o seu peso. Esses dados permitiram que ela estimasse a condição corpórea deles. Alguns estavam em condições ruins (bem abaixo do peso médio para jovens da mesma idade), alguns estavam em condições medianas (aproximadamente o peso normal para a idade) e outros estavam em boas condições (mais pesados do que a média). Assumiu-se que filhotes em condições ruins estavam com mais fome do que a média, e esses indivíduos produziram vocalizações para pedir comida em uma taxa mais rápida e no geral vocalizaram mais do que aqueles em boas condições.¹¹⁸⁸

Portanto, pelo menos em alguns casos, vocalizar para pedir comida parece fornecer um sinal honesto de necessidade (ou talvez da viabilidade do jovem) que os pais poderiam usar para decidir o quanto investir naquele filhote. O fato de que os pais podem controlar quem ganha o quê independentemente do que os filhotes façam é ilustrado pelo comportamento do adulto do pássaro pisco-de-peito-azul (*Luscinia svecica*) (ver Figura 4.34). Essas aves preferencialmente alimentam o maior (primeiro a nascer) filhote, apesar do menor, o último a nascer, vocalizar quando está com fome com a mesma intensidade e frequência do que seu irmão maior. Nessa espécie pelo menos, o tamanho corpóreo é mais importante do que o comportamento de vocalização para pedir comida quando se trata de decisões parentais sobre quem receberá comida.

Mas a questão vem à tona: nas espécies em que os pais prestam atenção nos sinais transmitidos pelas vocalizações dos filhotes, por que um filhote não vocaliza com especial vigor mesmo quando não está com tanta fome? Fazendo isso, ele poderia assegurar



comida em altas taxas, resultando em rápido crescimento ou grande tamanho, ambos potencialmente vantajosos. O jovem de parasitas de ninhada faz isso e se beneficia bastante; um filhote de cuco europeu, por exemplo, consegue igualar o som de uma ninhada inteira de jovens de *A. scirpaceus* (Figura 9.29); em consequência disso, seus pais adotivos trabalham tão duro para ele quanto fariam para quatro filhotes de sua espécie.⁷⁷⁰ Se você colocar outro filhote no ninho de um *A. scirpaceus*, escolhendo uma espécie de tamanho comparável ao cuco – como um icterídeo –, os jovens dessa última espécie vocalizam com menos intensidade que o cuco e, por isso, são alimentados com menos rapidez. Mas tocando a gravação de uma vocalização para pedir comida de um cuco quando os pais vêm ao ninho o icterídeo sortudo recebe um aumento aproximado de 50% mais comida por hora trazida por seus pais adotivos superestimulados (Figura 9.30).³⁶¹

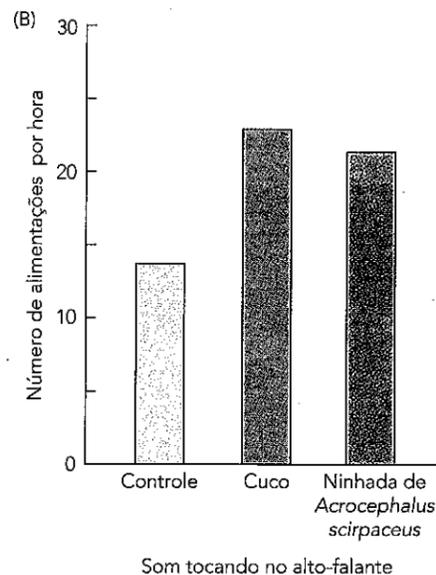


FIGURA 9.30 A vocalização para pedir comida dos cucos estimula os pais adotivos a alimentá-los com mais frequência. (A) Um filhote de icterídeo foi colocado no ninho de outro pássaro, *Acrocephalus scirpaceus*. Um alto-falante está visível ao fundo. (B) Se a vocalização para pedir comida do filhote de cuco for tocada para os pais adotivos quando eles visitam o ninho, os pais dão mais comida aos filhotes de icterídeo. A quantidade de comida trazida é equivalente a trazida quando se toca a gravação de uma ninhada inteira de *A. scirpaceus*. A, fotografia de Nick Davies; B, adaptada de Davies, Kilner e Noble.³⁶⁰

Embora vocalizações vigorosas para pedir comida tenham alto custo energético, medidas de gasto metabólico decorrentes da vocalização dos jovens demonstram que o custo é provavelmente baixo em comparação ao potencial ganho calórico.^{56,85} A desvantagem de uma vocalização excessiva pode não ser a energia gasta, mas o dano que um glutão pode causar a seus irmãos em espécies nas quais vários filhotes são cuidados pelo pai e a mãe. O sucesso de um indivíduo na propagação de seus genes pode ser afetado por mais do que apenas o seu sucesso reprodutivo pessoal (ver página 471). Esses animais que prejudicam seus parentes próximos podem, na verdade, estar destruindo os próprios genes. Portanto, um filhote muito bom em pedir comida a seus pais, mas prejudicando seus irmãos, pode na verdade deixar menos cópias de seus genes do que outros mais contidos ao vocalizar.

Para discussão

9.10 O filhote de cuco europeu, uma ave parasita, se livra dos competidores ejetando os ovos e filhotes do hospedeiro do ninho. O chopim, outra ave parasita, comporta-se de outra maneira, frequentemente coexistindo com um ou mais filhotes do hospedeiro. Por que o comportamento do chopim é enigmático? Como você explicaria a tolerância desse parasita aos filhotes à luz da análise do comportamento de vocalização para pedir comida apresentada acima? Veja Kilner, Madden e Hauber⁷⁷¹ depois de completar sua resposta.

9.11 As aves não são os únicos animais em que a cria tem sinais especiais que parecem comunicar necessidade aos pais. Desenvolva uma análise evolutiva do choro de bebês humanos considerando as duas teorias descritas acima para filhotes de aves pedindo comida. Empregue então os seguintes dados para avaliar suas hipóteses: (1) bebês gastam uma energia considerável quando choram; (2) a taxa de crescimento para bebês típicos é maior nos 3 primeiros meses da vida, com cada vez menos energia sendo investida em crescimento em oposição à manutenção; (3) o pico do consumo de leite materno é em 3 a 4 meses de idade e então declina; (4) o pico de choro é em 6 semanas de idade e ocorre progressivamente menos depois de 3 meses de idade, exceto quando a criança está

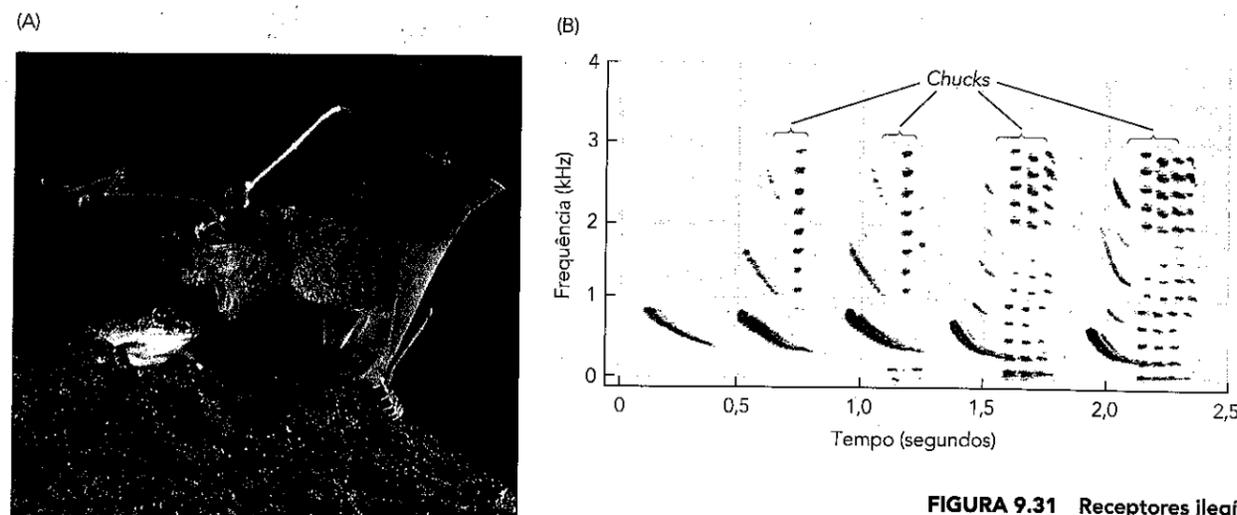


FIGURA 9.31 Receptores ilegítimos podem detectar os sinais de suas presas. (A) Um macho do sapo *Physalaemus pustulosus* pode desavisadamente atrair um receptor ilegítimo: o morcego *Trachops cirrhosus*, um predador mortal. (B) O risco de ataque é maior se o canto do macho incluir um ou mais *chucks* (azul nos sonogramas), assim como o *whine* introdutório (lilás nos sonogramas). A, fotografia de Merlin D. Tuttle, Bat Conservation International; B, sonogramas de Mike Ryan.

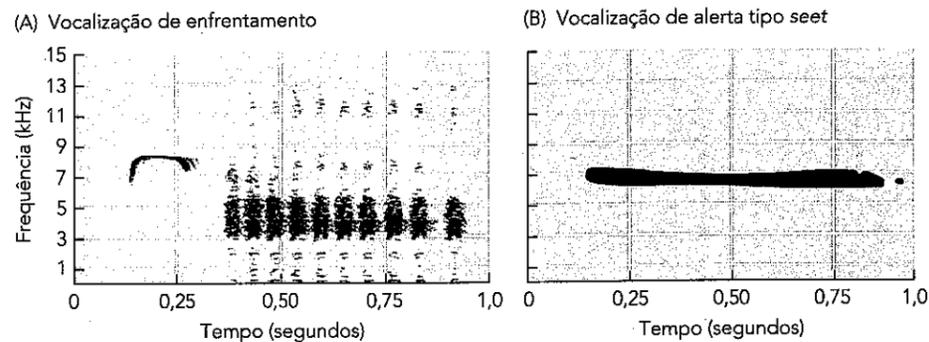
sendo desmamada; (5) crianças carregadas por todo lugar e amamentadas sob demanda (como em sociedades tradicionais) choram bem menos do que crianças em sociedades ocidentais; e (6) o choro agudo de crianças não saudáveis é considerado especialmente desagradável por adultos.^{508,894,1534}

Como lidar com receptores ilegítimos

Um mão-pelada (guaxinim, mamífero da família dos quatis) que ouve a comunicação entre filhotes de aves no ninho e seus pais é um receptor ilegítimo, pois ele usa informação do sinal em detrimento da aptidão de legítimos emissores e receptores. Receptores ilegítimos podem ter efeitos rápidos e poderosos na evolução de sistemas de comunicação. Por exemplo, Marlene Zuk e colaboradores documentaram que quase nenhum macho do grilo *Teleogryllus oceanicus* canta para atrair parceiros sexuais nas ilhas havaianas de Kauai. Ao ficarem em silêncio, graças à estrutura de asas, esses machos evitam a mosca parasitoide *Ornia ochracea*, recentemente introduzida em Kauai.¹⁶⁴⁸ Fêmeas dessa mosca localizam machos de grilos por seu canto e depositam larvas letais nos infelizes emissores (ver página 126). O fenótipo silencioso é, portanto, bem menos propício a ser encontrado por fêmeas de mosca. Em menos de 20 gerações, machos silenciosos vieram a dominar a população de grilos, testemunhando o poder de receptores ilegítimos para moldar a evolução de um sistema de comunicação.¹⁶⁵¹

O conhecimento da possível consequência evolutiva de receptores ilegítimos ajudou Mike Ryan a explicar porque machos do sapo *Physalaemus pustulosus* frequentemente dão vocalizações do tipo *whine* sem *chucks* (sons curtos e graves), apesar de fêmeas em busca de parceiros preferirem machos que adicionam *chucks* a seus cantos. Como se revelou, parte da audiência dos machos desses sapos inclui certas moscas sugadoras de sangue e o morcego *Trachops cirrhosus*, que pode achar e matar os sapos (Figura 9.31).¹¹¹ Tanto o morcego quanto a mosca são atraídos pelos sinais produzidos por suas presas, em especial os machos de sapos que produzem vocalizações *whines* (sons longos e agudos) e *chucks*,¹²⁵⁹ que juntos tornam a localização dos emissores mais fácil.¹⁰⁹⁴ O morcego *T. cirrhosus* teve uma probabilidade duas vezes maior de inspecionar, e mesmo pousar sobre um alto-falante tocando um *whine-chuck* do que apenas um *whine*.¹²⁶⁰ Portanto, esperaríamos que os sapos teriam maior probabilidade de vocalizar com os dois componentes (*whine-chuck*) quando o risco de predação fosse menor. A chance de tornar-se uma refeição para um morcego declina para sapos em grupo por causa do efeito de diluição (ver página 196) e machos em grandes grupos são especialmente propícios a emitirem uma vocalização *whine-chuck*.^{111,1259}

Gritos de alerta
 1. Sonogramas de vocalização de enfrentamento (A) e (B) uma vocalização do tipo seet. Os eixos de frequência e tempo são os mesmos de enfrentamento. A pesquisa de William Lasia de Peter Marler.



O risco de exploração por um receptor ilegítimo também pode ser responsável pelas diferenças entre a vocalização de enfrentamento (*mobbing*) e de alerta do chapim-real. (Figura 9.32).⁹³⁷ Esses pequenos pássaros europeus às vezes se aproximam de um gavião empoleirado ou coruja e produzem uma forte vocalização de enfrentamento cuja frequência dominante é cerca de 4,5 kHz. Esse sinal acústico de fácil localização ajuda outras aves a achá-las e juntarem-se a elas para ameaçar o inimigo comum (*ver* página 184). Se, entretanto, o chapim-real localiza um gavião voando, ele produz uma vocalização de alerta muito mais fraca, a qual parece alertar parceiros sexuais e filhotes sobre um possível perigo. A frequência dominante desse sinal fica entre 7 e 8 kHz, então o som se atenua (enfraquece) após atravessar uma distância muito menor do que o sinal de enfrentamento. A atenuação rápida da vocalização de alerta a torna eficiente em alcançar receptores legítimos, mas também diminui a chance de que um predador caçando seja capaz de encontrar o animal vocalizando. Além do mais, as frequências da vocalização de alerta ficam fora das que um gavião pode ouvir melhor, mas no pico de sensibilidade do chapim-real (Figura 9.33) Como resultado, o chapim-real pode vocalizar para um membro da família a 40 metros, mas não será ouvido por um pequeno gavião, a menos que o gavião esteja a menos de 10 m de distância.⁷⁸¹

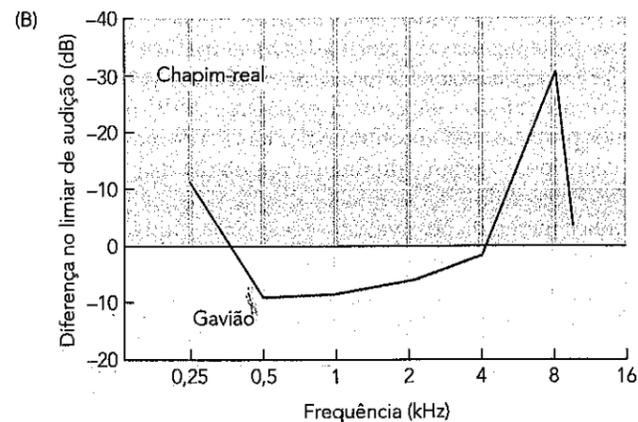
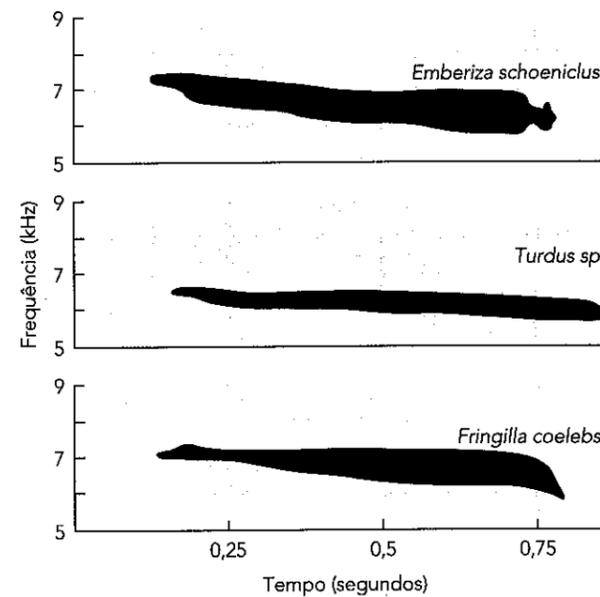


FIGURA 9.33 Habilidades auditivas de um predador e sua presa. (A) Um gavião do gênero *Accipiter* em fotografia manipulada para parecer que está atacando um chapim-real. (B) O traço lilás mostra a diferença entre o som mais leve de determinada frequência que o chapim-real e o gavião podem ouvir. O gavião pode ouvir sons de 0,5 a 4 kHz que são mais fracos (5 a 10 dB mais fracos em intensidade) do que aqueles que um chapim-real pode ouvir. Mas um chapim-real pode detectar um som de 8 kHz (dentro da frequência de vocalização de alerta), 30 dB mais fraco do que qualquer som de 8 kHz que esse gavião consegue detectar. Adaptada de Klump, Kretzschmar e Curio.⁷⁸¹

FIGURA 9.34 Evolução convergente em um sinal. A vocalização de alerta *seet*, em alta frequência (aguda) do chapim-real (*ver* Figura 9.32B) é muito similar à vocalização de alerta dada por outros pássaros não aparentados quando localizam um gavião se aproximando. Adaptada de Marler.⁹³⁷



Emberiza schoeniclus



Turdus sp



Fringilla coelebs

Se a vocalização de alerta do chapim-real tiver evoluído propriedades que reduzem o risco de detecção por seus inimigos, sinais de alerta com propriedades similares também deveriam ter evoluído em espécies não relacionadas. A extraordinária convergência na vocalização de alerta de vários pássaros europeus não aparentados sugere que a pressão de predação por gaviões predadores de pássaros favoreceu a evolução de vocalizações de alerta difíceis para um gavião ouvir (Figura 9.34).⁹³⁷

Para discussão

9.12 Machos do peixe *Xiphophorus birchmanni* atraem parceiros sexuais com exibições rápidas que mostram sua cauda elaborada. Mas essa espécie tem que dividir seu habitat com um peixe predatório letal, o tetra-cego *Astyanax mexicanus*. O corpo dessa espécie de *Xiphophorus*, em especial sua cauda, reflete uma considerável quantidade de radiação ultravioleta.³²⁷ Quando pesquisadores colocam machos e fêmeas em tanques com e sem filtro para radiação ultravioleta, percebemos que as fêmeas são mais atraídas por machos quando a radiação ultravioleta está disponível. Considerando que esses pesquisadores estavam interessados em como essa espécie de *Xiphophorus* pode reduzir o risco de seus sinais serem interceptados por *A. mexicanus*, qual outro experimento eles devem ter feito também? Esquematize a ciência que embasa essa pesquisa, começando pela questão causal e terminando com as possíveis conclusões a que os pesquisadores podem ter chegado.

Por que resolver disputas com ameaças inofensivas?

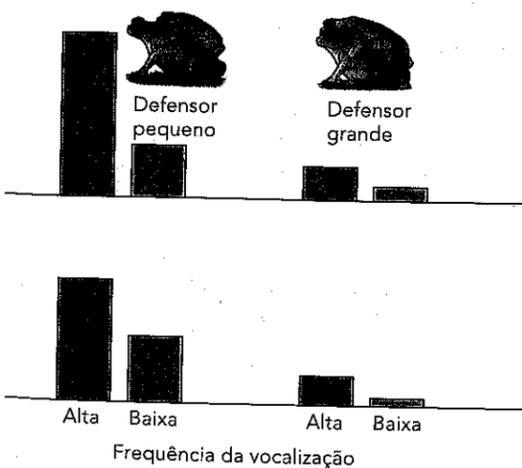
Temos usado uma abordagem adaptacionista para examinar casos em que emissores parecem, à primeira vista, reduzir seu sucesso genético. Vamos agora examinar alguns casos em que receptores de sinais parecem perder aptidão ao reagirem a certas mensagens de outros. Primeiro, por que tantos animais resolvem suas disputas com exibições de ameaça altamente ritualizadas? Em vez de bater em um rival, machos de muitas espécies de aves resolvem seus conflitos por territórios ou parceiros com cantos e mexendo suas penas, mas sem nunca se tocar (*ver* capítulo 2). Mesmo quando lutas genuínas ocorrem no reino animal, os "lutadores" com frequência parecem estar se apresentando em uma ópera cômica. Depois de um ou dois encontros, um elefante-marinho subordinado em geral foge tão rápido quanto pode, arrastando o corpo desengonçado pela praia até a água, enquanto o vencedor vocaliza e persegue o perdedor, mas normalmente sem causar danos físicos.

Para discussão

9.13 Às vezes se ouve que a razão pela qual muitas espécies resolvem seus conflitos principalmente via sinais de ameaça inofensivos seria reduzir o número de danos físicos e, portanto, proteger os adultos necessários para produzir a geração seguinte de filhotes. Qual o problema com essa hipótese?

Adaptacionistas modernos hipotetizaram que mesmo perdedores ganham aptidão quando disputas são resolvidas rapidamente sem uma briga séria.³⁵² Considere o sapo europeu *Bufo bufo*, cujos machos competem por fêmeas receptivas. Quando um macho encontra outro macho montado em uma fêmea, ele tenta puxá-lo das costas dela. O macho montado vocaliza assim que é tocado e em geral o outro macho de imediato assume a derrota e vai embora, deixando o macho barulhento fertilizar os ovos da fêmea. Como pode ser adaptativo para o receptor do sinal nesse caso desistir da chance de deixar descendentes após ouvir uma simples vocalização?

Machos desses sapos possuem diferentes tamanhos, e o tamanho influencia no quão grave é a vocalização produzida pelo macho. Por isso, Nick Davies e Tim Halliday propuseram que machos podem julgar o tamanho do rival pelos sinais acústicos. Se um macho pequeno puder distinguir, somente ouvindo, que está diante de um rival maior, o macho menor pode desistir sem se envolver em uma luta que não pode vencer. Se essa hipótese estiver correta, as vocalizações graves, emitidas por machos maiores, deveriam inibir atacantes com mais eficácia do que vocalizações mais agudas (emitida por machos menores).³⁵² Para testar essa previsão, os dois pesquisadores colocaram casais de sapos em tanques com um macho sozinho por 30 minutos. O macho montado, que pode ser grande ou pequeno, foi silenciado com um elástico na boca. Toda vez que o macho sozinho tocou o casal, uma gravação produzia o som de uma vocalização grave ou aguda por 5 segundos. Machos pequenos eram atacados com bem menos frequência se o outro macho ouvia uma vocalização grave (Figura 9.35). Portanto, coachos graves até certo ponto inibem rivais, embora pistas tácteis também tenham seu papel em determinar a frequência e a persistência de um ataque.



Vocalizações graves inibem rivais. Quando a gravação grave foi tocada para eles, machos de sapos am menos contato e interagiram menos com machos do que quando uma vocalização mais aguda foi tocada. Pistas tácteis também tiveram um papel como o maior número de ataques a sapos menores. Adaptada de Davies e Halliday.³⁵²

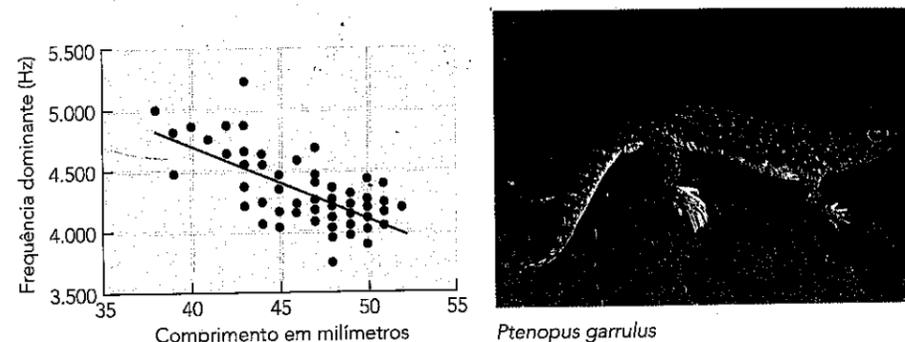
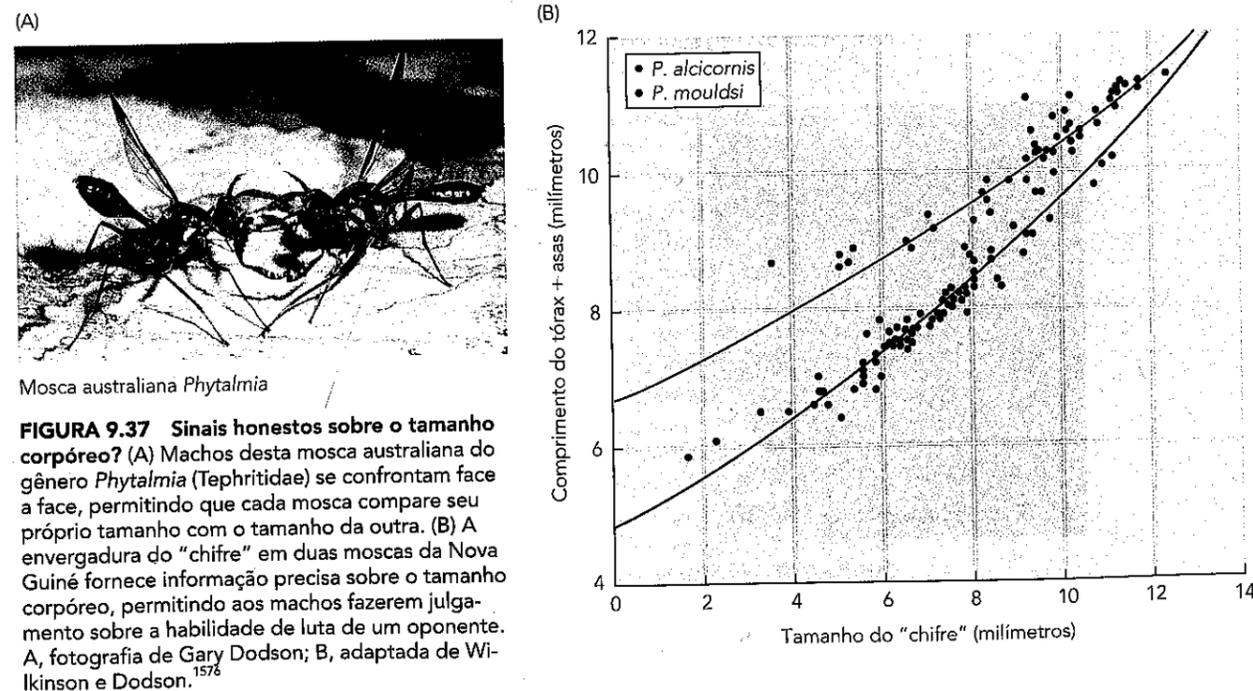


FIGURA 9.36 Sinais vocais do lagarto *Ptenopus garrulus* transmitem informações sobre o tamanho do lagarto emissor para rivais distantes. Quanto maior o macho, menor a frequência de sua vocalização. Fotografia de Tony Hibbits; adaptada de Hibbits, Whiting e Stuart-Fox.⁶⁵²

Então por que machos menores não fingem ser grandes vocalizando em baixas frequências? Talvez o fizessem se pudessem, mas não podem. Um macho pequeno aparentemente não consegue produzir um som grave, visto que o peso corporal e as rígidas leis da física determinam a frequência do som que um macho de sapo pode gerar. Portanto, sapos evoluíram um sinal de aviso que anuncia de maneira precisa seu tamanho. Ao prestar atenção a esse sinal honesto, um macho de sapo pode determinar algo sobre o tamanho do rival, e, portanto, sua probabilidade de vencer uma briga contra ele. Lagartos *Ptenopus garrulus* empregam o mesmo tipo de sistema de sinal honesto que esses sapos europeus para transmitir informação para potenciais usurpadores de território; quanto mais baixa a frequência de suas vocalizações, maior o lagarto (Figura 9.36).⁶⁵² O mesmo é verdade para certas corujas em que machos mais pesados vocalizam em frequências mais baixas do que rivais peso-pena.⁶²⁰

Você talvez se lembre que machos do lagarto *Crotaphytus collaris* conseguem perceber o quanto pode ser forte a mordida de um rival olhando para o tamanho das manchas que refletem ultravioleta nas laterais da sua boca,⁸⁴² um sinal visual honesto. Alguns insetos também usam o canal visual para se comunicar honestamente com oponentes. Por exemplo, machos de algumas moscas com "chifres" extravagantes e olhos sobre pedúnculos (Figura 9.37A) competem por parceiros sexuais ficando dire-



Mosca australiana *Phytalmia*

FIGURA 9.37 Sinais honestos sobre o tamanho corpóreo? (A) Machos desta mosca australiana do gênero *Phytalmia* (Tephritidae) se confrontam face a face, permitindo que cada mosca compare seu próprio tamanho com o tamanho da outra. (B) A envergadura do "chifre" em duas moscas da Nova Guiné fornece informação precisa sobre o tamanho corpóreo, permitindo aos machos fazerem julgamento sobre a habilidade de luta de um oponente. A, fotografia de Gary Dodson; B, adaptada de Wilkinson e Dodson.¹⁵⁷⁶

tamente em frente um do outro. Nessa posição, rivais podem comparar os tamanhos de seus "chifres" ou olhos pedunculados, correlacionados com o tamanho corpóreo (Figura 9.37B).¹⁵⁷⁶ Machos menores geralmente abandonam o campo de batalha para oponentes maiores. Quanto maior a diferença no tamanho de suas estruturas, mais rapidamente machos menores se vão, e mais energia eles economizam.¹¹⁰¹

Quando sapos, lagartos menores ou moscas citados anteriormente recuam ao detectarem um sinal honesto de um indivíduo maior, tanto o menor quanto o maior ganham: machos pequenos não gastam tempo nem energia em uma batalha que provavelmente não ganhariam, e machos grandes ganham tempo e energia que teriam que gastar afastando oponentes menores. Para entender o valor de uma concessão rápida, imagine dois tipos de indivíduos agressivos em uma população, um que lutou com cada oponente até ser vitorioso ou derrotado, enquanto o outro checou o potencial de agressividade do rival e então recuou o mais rápido possível de lutadores superiores. Os tipos "brigue em qualquer situação" poderiam encontrar um oponente superior que poderia lhes causar sérios ferimentos. O tipo "brigue apenas quando suas chances forem boas" teria uma chance muito menor de sofrer derrota com consequências físicas ao enfrentar um oponente muito superior.^{956,1542}

Avançando um pouco mais, imagine dois tipos de bons lutadores em uma população, um que gere sinais que outros machos não possam produzir e outro cujas exibições de ameaça podem ser mimetizadas por machos menores. À medida que mímicos se tornassem mais comuns na população, a seleção natural favoreceria receptores que ignorassem os sinais facilmente falsificados, reduzindo o valor de produzi-los. Isso, por sua vez, levaria ao espalhamento da base genética para um sinal honesto que não pudesse ter seu valor anulado por emissores desonestos.

Se a teoria do sinal honesto estiver correta, podemos prever que exibições de ameaça de machos deveriam ser relativamente fáceis de serem feitas por machos grandes e mais difíceis para machos pequenos, fracos ou em precário estado de saúde. Por exemplo, em lagartos do gênero *Uta*, a duração da exibição do macho e o número de flexões que ele faz caem significativamente depois dele ter sido forçado a correr por certo tempo em uma esteira (Figura 9.38). O inverso também é verdadeiro: machos que primeiro realizam a exibição e depois são postos para correr sobre a esteira o fazem por menos tempo do que quando eles não fizeram a exibição. Em outras palavras, as condições de um macho em determinado momento é refletida de maneira exata por sua performance ao realizar flexões,¹⁶⁴ que lhes permite anunciar com precisão sua capacidade de lutar para seus rivais machos.

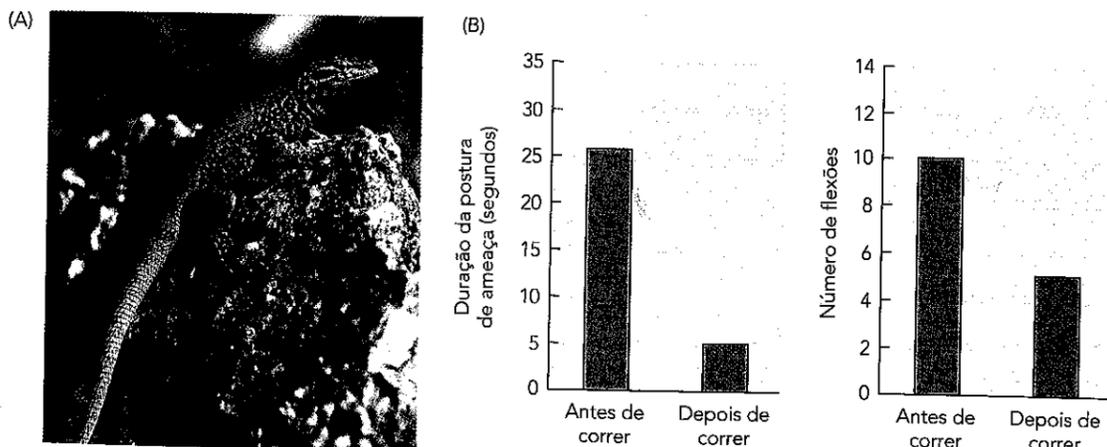


FIGURA 9.38 Exibições de ameaça são energeticamente custosas em (A) uma espécie de lagarto do gênero *Uta*. (B) Machos colocados para correr em uma esteira para diminuir sua resistência são incapazes de manter sua postura de ameaça pelo mesmo tempo que machos descansados; eles também realizam menos exibições de flexões. A, fotografia de Paul Hamilton; B, adaptada de Brandt.¹⁶⁴

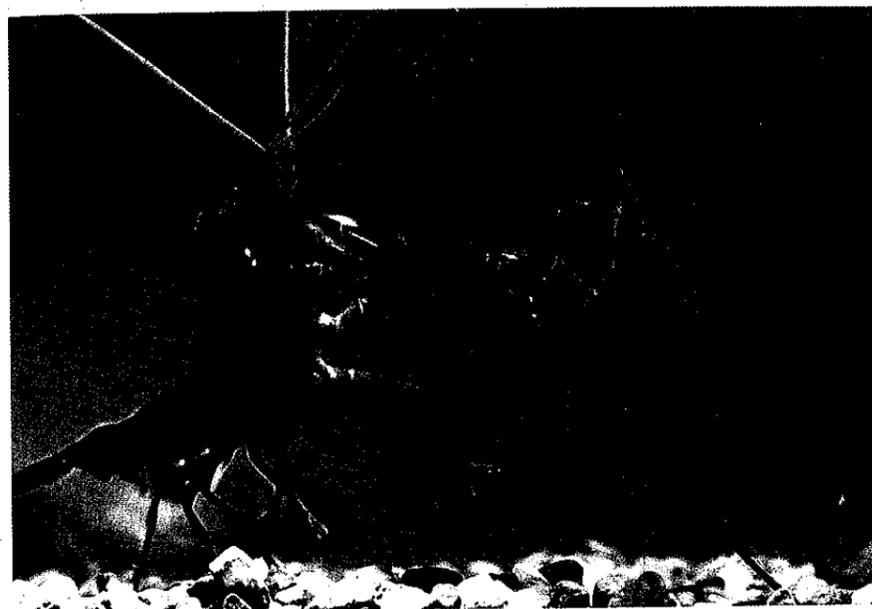


FIGURA 9.39 Um sinal desonesto de força? Machos de lagostim exibem suas fortes quelas para os oponentes; machos com quelas maiores dominam os que possuem quelas menores. Entretanto, o tamanho da quela não está relacionado com a força da quela. Fotografia de Robbie Wilson. Retirada de Wilson e colaboradores.¹⁵⁹³

Esteiras também foram empregadas com caranguejos chama-maré do gênero *Uca* para testar uma previsão: quelas muito grandes dos machos, utilizadas em combates entre eles, vêm com um preço. Como esperado, machos com quelas grandes intactas possuíam maior taxa metabólica e menor resistência do que machos com quela grande removida.¹⁹ Um macho sem a quela maior, entretanto, não consegue desencorajar rivais por meio de exibições apenas visuais.

Para discussão

9.14 Quando machos de lagostim competem agressivamente um contra o outro (Figura 9.39), eles começam exibindo suas quelas avantajadas. Quanto maior a quela, maior a probabilidade do macho dominar seu rival, que pode ir embora sem lutar com o lagostim de quelas maiores. Entretanto, os músculos nas quelas dos machos geram apenas metade da força dos músculos das quelas das fêmeas. Além do mais, a força real da quela não tem relação com a dominância do macho.¹⁵⁹³ Por que esses resultados nos deixam céticos sobre a hipótese do sinal honesto para exibições de machos nessa espécie?

Quando machos adultos de cervos competem por haréns de fêmeas, os dois machos permanecem a uma distância considerável e vocalizam forte um para o outro (Figura 9.40).²⁷⁸ Essas vocalizações são custosas em termos energéticos, de maneira que apenas machos em ótima forma podem vocalizar com frequência e por vários minutos²⁷⁷ (ver também Hack⁶⁰¹ e Hunt e colaboradores.⁶⁹⁵). Além do mais, machos de diferentes tamanhos produzem vocalizações que diferem consistentemente em certas propriedades acústicas;²⁵⁵ fêmeas podem e de fato distinguem vocalizações com base nessas propriedades diferentes. Portanto, assim como nas moscas "de chifres" e os sapos europeus mencionados acima, machos desses cervos poderiam adquirir informações honestas e precisas sobre a capacidade de luta de um rival ao ouvi-lo, e eles poderiam usar essa informação para encerrar conflitos que provavelmente não venceriam. Da mesma maneira, pássaros em competição talvez possam determinar a condição de um oponente avaliando a qualidade do canto aprendido de um outro macho. Isso seria verdade se a habilidade de um macho para aprender seu canto fosse menor em indivíduos cuja idade juvenil fosse marcada por falta de alimento ou outras dificuldades (ver página 55 no Capítulo 2), resultando em adultos com reduzida habilidade para lutar.



FIGURA 9.40 Um sinal honesto. Apenas os machos de *Photinus* em ótimas condições podem vocalizar por muito tempo. Fotografia de Tim Brock.

Como a trapaça pode evoluir?

Embora receptores de sinais se beneficiem quando respondem a sinais emitidos por emissores honestos, emissores trapaceiros não são incomuns na natureza. Lembra-se do caso da orquídea cujas iscas enganam vespas que tentam copular com a flor (ver Figura 3.36). Assim como emissores de sinais podem perder aptidão ao transmitirem informação para receptores ilegítimos, receptores podem perder aptidão ao responderem a sinais gerados por emissores ilegítimos, que usam a trapaça para reduzir a aptidão do receptor. Um exemplo famoso desse fenômeno envolve o vaga-lume *femme fatale*, estudado por Jim Lloyd.⁸⁷⁵ Essas fêmeas predadoras pertencem ao gênero *Photuris*, mas respondem aos sinais emitidos por machos do gênero *Photinus*. Como resultado, quando armadilhas foram colocadas à noite com diodos emitindo luz de maneira a mimetizar os lampejos luminosos que machos de *Photinus greeni* emitem para atrair fêmeas, essas armadilhas atraíram e capturaram muito mais fêmeas de *Photuris* do que armadilhas idênticas sem os diodos piscantes. Além do mais, quanto menor o intervalo entre os lampejos, mais predadores vieram para as armadilhas.¹⁶¹⁶

Mas fêmeas de *Photuris* não são apenas receptoras ilegítimas: elas são também emissoras ilegítimas. Uma vez que se aproximaram de uma presa em potencial, as *femmes fatales* respondem aos sinais de acasalamento de machos de *Photinus*, designados para desencadear sinais de resposta de fêmeas de sua própria espécie. Algumas fêmeas de *Photuris* podem mimetizar os sinais de resposta de até três espécies diferentes de *Photinus*.⁸⁷⁶ Se uma fêmea de *Photuris* consegue enganar um macho de uma determinada espécie de *Photinus* e esse macho se aproximar o suficiente, ela irá capturá-lo, matá-lo e comê-lo, de modo que o potencial reprodutivo do macho cai para zero (Figura 9.41).

Trapaças desse tipo são um real quebra-cabeça para o adaptacionista, porque o macho do vaga-lume presta atenção em um sinal que pode causar a sua morte. Quando uma ação é claramente desvantajosa para indivíduos, biólogos comportamentais recorrem a duas possibilidades principais (ver também a Tabela 6.1):

1. *Teoria do novo ambiente*: a resposta mal adaptativa do receptor é causada por um mecanismo proximal uma vez adaptativo, mas não mais. A mal adaptação atual ocorre porque condições modernas são diferentes das que molda-

ram o mecanismo no passado e porque não houve tempo suficiente para que mutações vantajosas ocorressem e "consertassem o problema".

2. *Teoria da exploração*: a resposta mal adaptativa do receptor é causada por um mecanismo proximal que resulta em perda de aptidão que na média reduz mas não elimina o ganho líquido de aptidão associado com o fato dele reagir a um determinado tipo de emissor.

Novos ambientes provavelmente não explicam a natureza das interações entre machos de *Photinus* e seus parentes predadores. Essa teoria se aplica com mais frequência a casos em que modificações humanas muito recentes parecem desencadear respostas mal adaptativas (ver Figura 4.8). Em vez disso, a teoria da exploração parece explicar melhor o comportamento de machos de *Photinus*. O argumento aqui é de que, na média, a resposta de um macho de *Photinus* a certos lampejos de luz aumenta sua aptidão, embora um dos custos de responder seja a chance de ser devorado por um emissor de *Photuris* explorador. Machos que evitaram esses sinais enganosos talvez tenham vivido mais, mas provavelmente ignoraram fêmeas da própria espécie deixando assim poucos ou zero descendentes por adotar comportamento tão cauteloso.

Essa hipótese chama a atenção para a definição de adaptação utilizada pela maioria dos biólogos comportamentais. Como mencionado antes, uma adaptação não precisa ser perfeita, mas precisa contribuir para a aptidão média mais do que características alternativas. O macho do vaga-lume discutido acima que responde aos sinais de uma fêmea predadora de outra espécie possui um mecanismo de localização de parceiros sexuais claramente imperfeito, mas melhor que as alternativas que aumentam a sobrevivência do macho ao custo de tornar improvável que ele se reproduza.

Se essa hipótese adaptacionista estiver correta, então a trapaça por um emissor ilegítimo deveria explorar a resposta de claro valor adaptativo sob a maioria das circunstâncias.²⁶¹ Discutimos essa ideia antes quando estávamos explicando porque a trapaça funciona para orquídeas que tiram proveito da maneira como os machos de vespas guiam-se sexualmente. Da mesma forma, alguns peixes da ordem *Lophiiformes* exploram peixes menores que possuem o hábito geralmente adaptativo de atacar estímulos visuais associados a suas presas. O predador fornece o estímulo visual em questão movimentando uma vareta que se projeta para fora de sua testa. O final esbranquiçado dessa vareta se parece com algo comestível para peixes pequenos (Figura 9.42), enganando-os até que cheguem perto o suficiente para que o peixe predador o capture com sua boca enorme.¹¹³⁸ Embora o peixe enganado pague um preço alto pelo seu interesse na isca, a ausência de resposta a esse estímulo provavelmente o levaria à inanição.

Para discussão

9.15 Desenvolva uma hipótese de sinal honesto e de trapaça para explicar o fato de que, quando copulando, machos de algumas borboletas transferem uma substância que torna as fêmeas não atraentes para outros machos.³¹ O que você teria que saber para determinar qual explicação está correta?

9.16 O pássaro *Dicurus adsimilis*, que empoleira em árvores, às vezes produz uma vocalização de alerta que avisa sobre a presença de predadores terrestres quando está acompanhando grupos de pássaros, do gênero *Turdoides*, que forrageiam no chão. Quando *D. adsimilis* faz esse tipo de vocalização, indivíduos de *Turdoides* frequentemente voam e às vezes deixam insetos para trás, e *D. adsimilis* então os captura.¹²²¹ Se nós hipotetizarmos que essas vocalizações de alerta são muito enganosas, que previsão podemos fazer sobre o tipo de vocalização de alerta produzido por *D. adsimilis* na ausência de indivíduos de *Turdoides*? Por que pode ser adaptativo para *Turdoides* reagir aos chamados de *Dicurus* se alguns ou mesmo a maioria dos alarmes são falsos?



FIGURA 9.41 Vaga-lume *femme fatale*. Esta fêmea de vaga-lume *Photuris* está se alimentando de um macho de *Photinus*, outro vaga-lume que ela enganou imitando os lampejos dados por fêmeas da espécie de *Photinus*. Fotografia de Jim Lloyd.



19.42 Um emissor enganador. Esse peixe da família *Ophiiformes* possui uma vareta na parte frontal da cabeça, cuja porção final é esbranquiçada; movendo-se como uma isca, o peixe predador atrai presas a uma distância em que ele pode capturá-las. Fotografia de John Alcock.

Resumo

1. O entendimento completo da evolução de sistemas de comunicação requer informações sobre as origens dos sinais e os padrões de mudança ocorridas em emissores e receptores ao mesmo tempo, assim como informações sobre os processos causais, em especial aqueles resultantes de seleção natural, que possibilitaram essas mudanças. Esses dois níveis de análise evolutiva se complementam.
2. As origens de sinais e de respostas a sinais geralmente se dão por pequenas mudanças em comportamentos ou mecanismos sensoriais proximais que tinham funções diferentes no passado. O acúmulo gradual de várias pequenas mudanças ao longo do tempo pode resultar na formação de características bem diferentes das características dos ancestrais das quais derivaram.
3. Cada mudança evolutiva tem que ocorrer a partir do que já tiver evoluído. Nesse sentido, as características existentes limitam ou direcionam o padrão de evolução. Uma manifestação desse fenômeno é a exploração sensorial, que ocorre quando um emissor mutante por acaso se beneficia de um viés sensorial preexistente que evoluiu devido à sua utilidade em outra área que não a comunicação.
4. A seleção natural pode disseminar mudanças de sinais em uma espécie apenas se emissores e receptores ganharem em aptidão por sua participação no sistema. Aplicar a abordagem adaptacionista a sistemas de comunicações resultou em soluções para alguns casos de difícil interpretação envolvendo emissores e receptores, cujos comportamentos parecem à primeira vista reduzir e não aumentar sua aptidão. Em alguns exemplos, mostrou-se que casos de comunicação aparentemente desvantajosos na realidade aumentam as chances de um animal se reproduzir. Em outros casos, mostrou-se que características comportamentais custosas ocorrem porque alguns indivíduos (emissores ou receptores ilegítimos) são capazes de explorar um sistema de comunicação adaptativo para seu próprio benefício.

Leitura sugerida

O vasto campo da comunicação animal foi revisado por Jack Bradbury e Sandra Vehrencamp.¹⁶¹ A maneira como a ciência trabalha pode ser vista no desenvolvimento da história da hiena malhada; comece com o texto de Stephen Jay Gould⁵⁵⁸ e depois leia as revisões escritas por Stephen Glickman e colegas.^{546,1152} Tanto Gerald Borgia¹⁴⁷ quanto Göran Arnqvist⁴⁹ analisam criticamente casos em que a exploração sensorial tem sido utilizada para explicar ornamentos sexuais de machos ou o comportamento de corte. No livro "Ravens in winter" (Corvos no inverno), Bernd Heinrich ilustra como um adaptacionista pode usar múltiplas hipóteses para resolver um quebra-cabeça evolutivo em comunicação.⁶⁴⁶ O mesmo pode ser dito sobre a revisão de Jonathan Wells sobre porque bebês humanos choram.¹⁵³⁴ Marlene Zuk e Gita Kolluru revisam a literatura sobre como predadores e parasitas exploram os sinais de atração sexual de animais.¹⁶⁵⁰ Para uma análise adaptacionista da manipulação e trapaça por animais se comunicando, leia Dawkins e Krebs;³⁶⁵ para o trabalho clássico sobre sinais honestos, veja Zahavi.¹⁶³⁵