



13

A Evolução do Comportamento Social

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

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

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



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

larvas ali presentes, e que esses juvenis foram alimentados muitas vezes com alimento coletado por outras fêmeas, que não a sua mãe, eu esperaria que você ficasse pelo menos levemente surpreso. Embora o cuidado parental evolua quando os benefícios do comportamento excedam seus custos (*ver* Capítulo 12), é difícil imaginar como a aptidão de um adulto aumentaria se comportando parentalmente com jovens filhos de outros indivíduos. Ainda, ajudantes de ninhos são encontrados não apenas em vespas, mas em muitos outros insetos, bem como em alguns pássaros e mamíferos. Esses indivíduos que se autossacrificam representam um impressionante enigma darwiniano, cuja solução tem sido procurada por alguns dos melhores biólogos evolutivos do mundo, incluindo W. D. Hamilton e o próprio Charles Darwin.

Esse capítulo procura esmiuçar de que modo o altruísmo e outros atos de ajuda de organismos sociais podem ser analisados a partir de uma perspectiva adaptativa. Mas, primeiro, devemos abordar uma questão mais básica: por que alguns animais vivem em grupos em vez de viverem sozinhos?

Os custos e benefícios da vida social

Você pode pensar que o motivo pelo qual tantos animais se juntam a outros de mesma espécie é que as criaturas sociais são superiores na escala evolutiva e, por isso, são fundamentalmente melhor adaptados do que os animais de vida solitária. Você pode manter esse ponto de vista porque sabe que os humanos são altamente sociais e gostaria de pensar que nós, bem como algumas outras espécies altamente sociais, representamos o auge do processo evolutivo. Mas se você acreditasse nessas coisas, estaria equivocado, porque a seleção natural não visa parâmetros pré-definidos (*ver* Capítulo 1). Em vez disso, em cada espécie, geração após geração, tipos relativamente sociais e relativamente solitários competem inconscientemente uns com os outros, de forma a determinar quem, na média, produz mais prole sobrevivente. Em algumas espécies, os indivíduos mais sociais têm ganhado, mas na grande maioria são os tipos solitários que consistentemente têm deixado mais descendentes (e assim mais cópias de seus genes) para a próxima geração.

Viver sozinho é melhor do que viver junto quando a razão custo-benefício é melhor para indivíduos solitários do que para os indivíduos sociais (Tabela 13.1). Os custos de viver com outros podem ser consideráveis. Por exemplo, na maioria das espécies sociais, os animais têm de despendar tempo e energia para conseguir *status* social. Aqueles que não ocupam as posições mais altas devem sinalizar regularmente o estado de submissão aos superiores, a fim de serem autorizados a permanecer no

Tabela 13.1 Alguns custos e benefícios potenciais da vida social

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



Comportamentos sociais:	<ul style="list-style-type: none"> ■ Comportamento agonístico ■ Comportamento de submissão
Cuidado direto da cria:	■ Limpeza dos ovos
Manutenção territorial:	<ul style="list-style-type: none"> ■ Limpeza do substrato ■ Escavação ■ Transporte

FIGURA 13.1 O orçamento energético de “ajudantes” subordinados não reprodutivos que se associam com pares reprodutivos no peixe ciclídeo, *Neolamprologus pulcher*. (A) A maior proporção da energia do peixe subordinado é despendida no desempenho de comportamentos de submissão – especialmente, a exibição do tremor da cauda. A maioria do orçamento energético restante do peixe subordinado é gasta atacando intrusos e removendo areia e detritos da área defendida pelo par reprodutivo e seus ajudantes. (B) Um ajudante subordinado tremula sua cauda quando o peixe dominante aproxima-se por trás. A, adaptada de Taborsky e Grantner;¹⁴²⁰ B, fotografia de Michael Taborsky.

grupo. O comportamento de submissão pode ocupar a maior parte da vida social de um subordinado (Figura 13.1).¹⁴²⁰

Para discussão

13.1 No peixe ciclídeo *Neolamprologus pulcher*, conhecido por sua criação cooperativa, os ajudantes vivem com um par reprodutivo dentro do território comunal do grupo. Na Figura 13.2, as localidades ocupadas por cinco desses ajudantes são mostradas por um período de três dias; no dia 3, o maior ajudante (1) foi removido pelos pesquisadores, mas o contorno de seu território permanece na figura.¹⁵⁴⁰ Como você interpretaria esses dados levando em conta a possibilidade de que os ajudantes estejam competindo uns com os outros enquanto ajudam o par reprodutivo? Qual benefício os ajudantes podem obter ao alcançar dominância sobre os outros ajudantes?

A interferência reprodutiva dos outros também aumenta o preço da socialidade. Machos reprodutivos que vivem em estreita associação com rivais mais atrativos podem perder suas parceiras para esses indivíduos, enquanto fêmeas reprodutivas podem incubar ovos depositados em seus ninhos por parasitas de cria de sua própria espécie.⁶⁸⁴ Essas penalidades reprodutivas custosas estão presentes na vida social do pica-pau *Melanerpes formicivorus*, ave que forma grupos reprodutivos contendo ao menos três fêmeas e quatro machos. Todas as fêmeas põem ovos no mesmo ninho em buraco arbóreo, talvez porque qualquer fêmea que tente manter um ninho para ela própria tenha seus ovos destruídos pelas companheiras vingativas.⁷⁸⁸ Mesmo quando várias fêmeas concordam em usar o mesmo ninho, quase todos os primeiros ovos postos são removidos por outra fêmea do grupo (Figura 13.3).¹⁰²¹ Finalmente, essas fêmeas “reprodutoras cooperativas” botam ovos no mesmo dia, momento em que elas param de ejetar os ovos e incubam a ninhada. Contudo, nesse meio-tempo, mais de um terço dos ovos postos pelos pica-paus podem ter sido destruídos. Ter seus ovos ejetados é um custo real da vida social para as fêmeas dessa espécie.



Neolamprologus brichardi

FIGURA 13.2 Efeito de remoção do ajudante subordinado de alta posição hierárquica em um grupo do peixe ciclídeo (*Neolamprologus pulcher*) de reprodução cooperativa. A remoção ocorreu no dia 3 em um aquário que continha um par reprodutivo e cinco ajudantes. (Os pontos de diversas cores representam os diferentes peixes e mostram onde esses indivíduos foram vistos em um determinado dia.) Adaptada de Werner e colaboradores; fotografia de Michael Tabor-sky.¹⁵⁴⁰

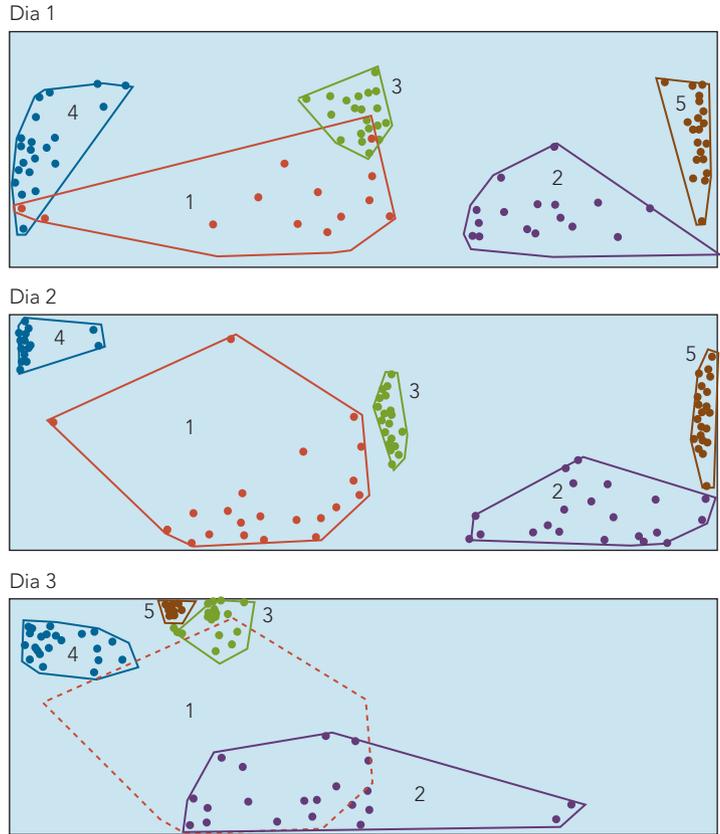


FIGURA 13.3 Interferência reprodutiva em um animal social. Um membro do grupo reprodutivo do pica-pau *Melanerpes formicivorus* remove um ovo do ninho que ela compartilha com algumas companheiras. Fotografia de Walt Koenig.

Além desses custos reprodutivos diretos, a socialidade tem duas outras desvantagens potenciais. A primeira é a elevada competição por alimento, que ocorre em animais tão diferentes como os tordos-zornais coloniais, *Turdus pilaris*, (Figura 13.4)¹⁵⁷³ e os bandos de leões, cujas fêmeas são frequentemente afastadas de suas capturas por parceiros famintos.¹²⁸⁴ A segunda é o aumento da vulnerabilidade a parasitas e patógenos, que infestam espécies sociais de todos os tipos¹⁶ (ver Rosengaus e colaboradores¹²⁴⁰). Evidência da importância desse segundo ponto vem de testes da previsão de que quanto maior o grupo, maior será o risco de infecção por micróbios danosos. Essa previsão é sustentada pela descoberta de que o grau de socialidade entre abelhas está associado à habilidade que as espécies têm em combater bactérias estafilococos. Para demonstrar esse ponto, pesquisadores lavaram a cutícula de abelhas, desde as espécies solitárias que nidificam em isolamento até as espécies altamente sociais em que os milhares até milhões de membros vivem juntos em suas colônias. A solução resultante continha compostos químicos de proteção dos corpos das abelhas. A solução corporal obtida das abelhas altamente sociais era 300 vezes mais efetiva em destruir bactérias do que o fluido antibacteriano derivado de espécies solitárias.¹³⁹³ Se assumirmos que os compostos defensivos produzidos pelas abelhas têm custo elevado, então temos a evidência de que indivíduos em grandes grupos pagam um preço especial para combater o maior risco de contaminação bacteriana associada à sua natureza social.

O fato de alguns animais sociais terem evoluído respostas que ajam contra patógenos e parasitas pode possibilitar a eles reduzirem o dano que causam, mas não pode eliminar totalmente a carga que eles impõem. Assim, abelhas melíferas aquecem seus ninhos em resposta a uma infestação por um fungo patogênico, o que aparentemente

ajuda a matar o fungo sensível ao calor, mas às expensas de tempo e energia investidos pelas operárias produtoras de calor.¹³⁷⁹ Da mesma forma, cupins podem reduzir o efeito letal de um fungo invasor de seus ninhos, pois membros coloniais não expostos podem adquirir alguma proteção simplesmente pela associação com outros de seu grupo já imunes ao patógeno.¹⁴⁶² Mesmo assim, a existência de respostas especiais à contaminação por fungos sugere a alta probabilidade que uma colônia se torne contaminada, talvez porque ela proporcione um grande alvo. Além do mais, os mecanismos antifúngicos não aparecem de graça, mas requerem gastos fisiológicos por parte dos cupins.

Uma elevada probabilidade de infecção contagiosa se aplica claramente às andorinhas-de-dorso-acanelado, *Petrochelidon pyrrhonota*, que fazem ninhos lado a lado nos penhascos em colônias compostas de poucas aves a alguns milhares de pares. Quanto mais andorinhas nidificam juntas, maior a chance de que ao menos um pássaro se infeste com insetos sugadores de sangue, que podem se espalhar rapidamente de um ninho para outro.¹⁸⁸ Charles e Mary Brown demonstraram que os insetos foram responsáveis por causar danos nos filhotes das andorinhas; eles fumigaram alguns ninhos de uma colônia infestada e deixaram outros ninhos como controle, sem tratamento. Os filhotes borrifados com inseticida pesaram muito mais e tiveram maiores expectativas de sobrevivência do que aqueles infestados por parasitas que impediam seu crescimento (Figura 13.5).

Os parasitas, bactérias e fungos que atrapalham a vida das andorinhas e de outras criaturas sociais demonstram que para a socialidade evoluir, os custos combinados da vida em sociedade devem ser superados por benefícios compensatórios. Andorinhas-de-dorso-acanelado podem se juntar às outras para obter vantagem do forrageamento melhorado, seguindo companheiros a bons locais de alimentação (ver Capítulo 7),^{189, 572} enquanto outros animais, como os machos do pinguim imperador que cuidam dos ovos, economizam energia ao amontoarem-se ombro a ombro durante o rigoroso inverno antártico.²⁸ Outros ainda, como as leas, juntam forças para se defenderem de inimigos de sua própria espécie, incluindo os machos infantícidas.¹³⁸⁶



Tordo-zornal

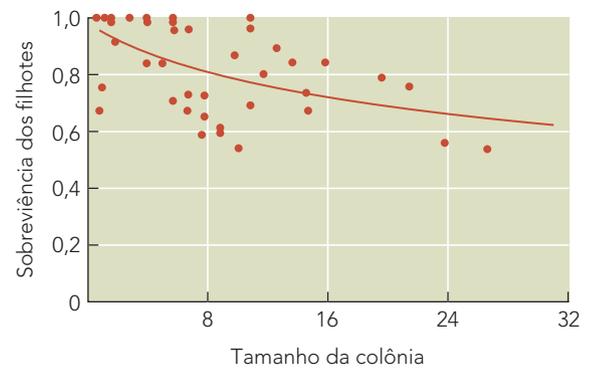
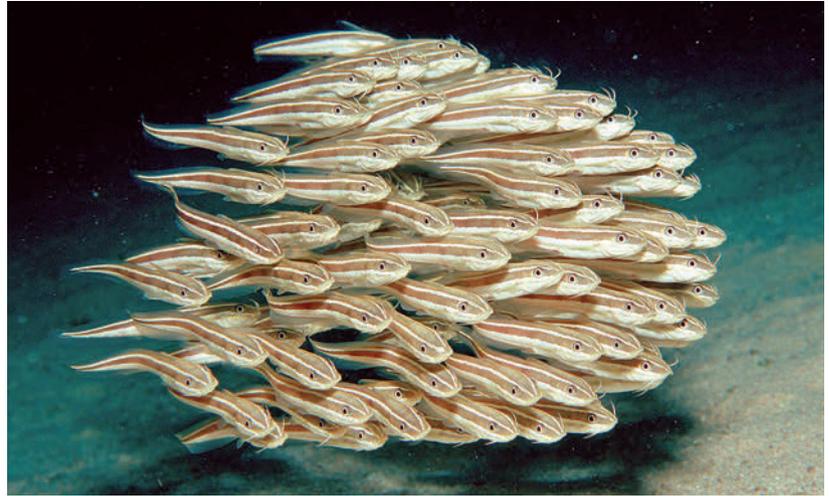


FIGURA 13.4 Competição por alimento é um custo da socialidade no tordo-zornal, pássaro canoro que nidifica em colônias frouxas nas florestas. Quanto maior a colônia, menor a taxa de sobrevivência dos filhotes, devido à alta mortalidade juvenil causada em grande parte pela fome. Adaptada de Wiklund e Andersson.¹⁵⁷³



FIGURA 13.5 Efeito de parasitas em filhotes de andorinhas-de-dorso-acanelado, *Petrochelidon*. O filhote muito maior da direita vem de um ninho tratado com inseticida; o filhote raquítico de mesma idade da esquerda ocupou um ninho infestado por insetos. Adaptada de Brown e Brown.¹⁸⁸

FIGURA 13.6 Viver socialmente com benefícios defensivos? Os membros desse denso cardume do pequeno (5 centímetros de comprimento) peixe-gato, vivendo em um recife de coral próximo à Sulawesi, têm forças unidas para aumentar suas chances de sobrevivência. Agrupamentos de juvenis nessa e em outras espécies podem aumentar a sobrevivência individual tanto pela intimidação de alguns predadores, por meio do tamanho coletivo do cardume, quanto pela amplificação de suas defesas, caso os peixes sejam protegidos por espinhos ou repelentes químicos.



Contudo, o benefício adaptativo mais comum para animais sociais parece ser a melhor proteção contra predadores (Figura 13.6).¹⁶ Muitos estudos mostram que animais em grupo ganham por diluírem o risco de serem capturados, por notarem perigo mais cedo ou por atacarem juntos seus inimigos (ver Capítulo 6). No pomacentrídeo, peixe de coral com nome científico memorável (*Abudefduf abdominalis*), machos em grandes grupos reprodutivos perseguem outro peixe predador de ovos em cerca de um quarto da frequência comparados a machos em pequenas agregações. E quando o macho que defende um ninho é removido de um grupo pequeno, seus ovos são atacados por um predador antes dos ovos do macho removido de um grupo grande, indicando que machos de *A. abdominalis* definitivamente recebem benefícios antipredadores mútuos por nidificarem juntos.

Machos em colônias reprodutivas de sargo-de-orelha-azul, *Lepomis macrochirus*, também cooperam para espantar o bagre que come seus ovos para longe de seus ninhos no fundo de lagos de águas doces (Figura 13.7).⁵⁸⁶ Se o comportamento social do sargo-de-orelha-azul tiver de fato evoluído em resposta à predação, então espécies proximamente relacionadas que nidificam sozinhas sofreriam menos predação. Como previsto, a solitária perca-sol, *Lepomis gibbosus*, membro do mesmo gênero

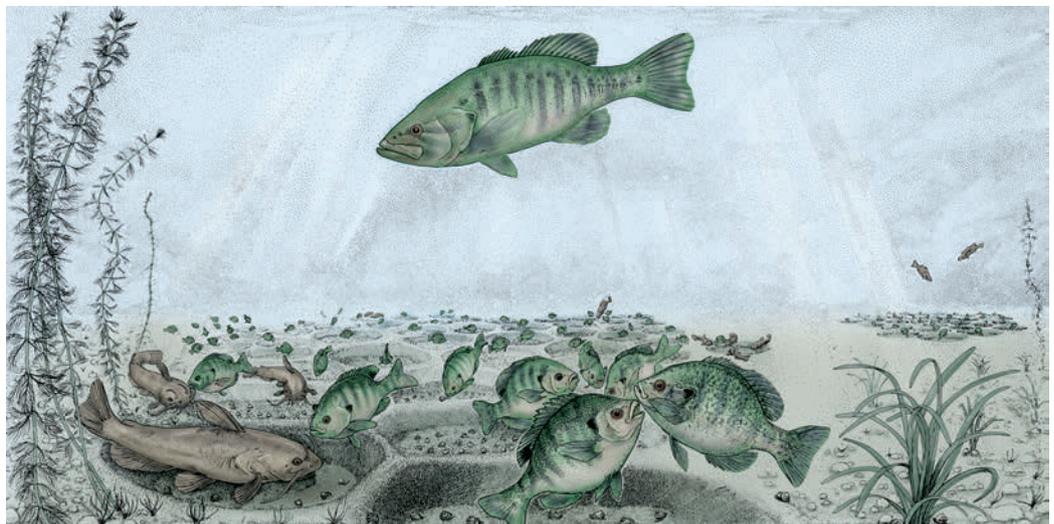


FIGURA 13.7 Defesa mútua na sociedade de sargo-de-orelha-azul. Cada macho colonial defende um território limitado pelos sítios de nidificação de outros machos, enquanto um robalo (acima), peixe-gato (esquerda), lesmas e perca-sol (primeiro plano à direita) percorrem a colônia em busca de ovos. Cortesia de Mart Gross.

que o sargo-de-orelha-azul, tem poderosas mandíbulas mordedoras e por isso consegue repelir inimigos que ingerem seus ovos, enquanto o sargo-de-orelha-azul não pode morder com força com sua pequena e delicada boca.⁵⁸⁶ Por serem solitárias, as percas-sol não são, de modo algum, inferiores ou menos adaptadas que os sargos-de-orelha-azul; simplesmente ganham menos com a vida social, fazendo da nidificação solitária a sua tática adaptativa.

A evolução do comportamento de ajuda

Animais que vivem juntos têm o potencial de ajudar uns aos outros, e eles frequentemente o fazem, como os machos do pomacentrídeo e do sargo-de-orelha-azul demonstram. Até meados dos anos 1960, biólogos não deram atenção a esse tipo de comportamento de ajuda, pois consideravam que os animais deveriam ajudar uns aos outros para o benefício da espécie como um todo. Porém, quando George C. Williams ressaltou os defeitos desse tipo de suposição (*ver* página 21), ações de ajuda, especialmente as de autossacrifício, repentinamente se tornaram muito mais interessantes aos biólogos evolutivos.

Interações sociais podem variar com diferentes compensações para os dois participantes da interação (Figura 13.8, Tabela 13.2). Às vezes, dois indivíduos que se ajudam mutuamente, estão engajados em um mutualismo. Quando uma leoa conduz um gnú para uma emboscada letal montada por membros de seu grupo,¹³⁷⁷ normalmente a condutora cooperativa obterá alguma carne, mesmo que ela não derrube e estrangule o antílope. Do mesmo modo, se vários machos de sargo-de-orelha-azul tiverem êxito em defender-se do bagre que entrou em sua colônia de nidificação, os ovos de todos os ninhos dos machos são mais propensos a sobreviverem até a eclosão. Quando ambas as partes desfrutam de amplos ganhos reprodutivos dessa interação, o mutualismo, ou cooperação, geralmente não requer nenhuma explicação evolutiva especial.

Isso não equivale a dizer que o mutualismo seja desinteressante. Considere as coalizões de leões em que machos expulsam os rivais que vivem com um grupo de fêmeas. Quando machos que cooperam são bem-sucedidos, eles podem ganhar acesso

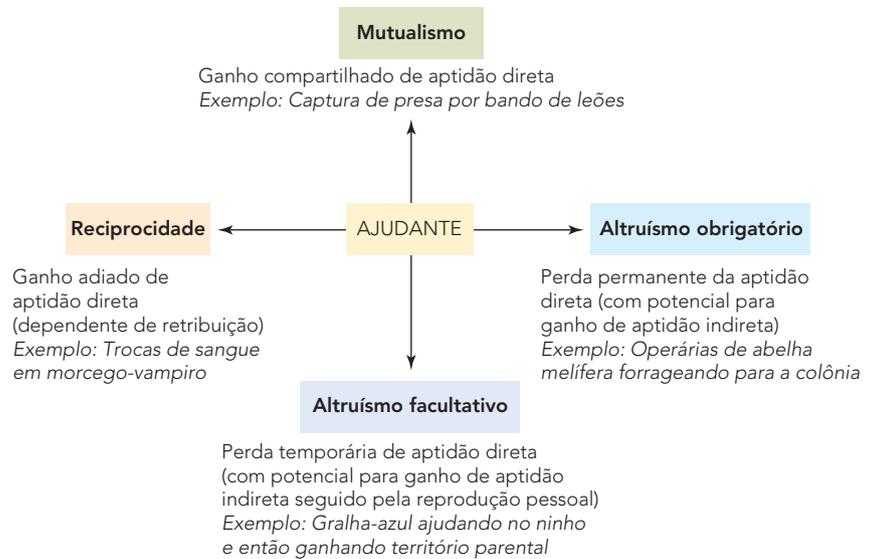


FIGURA 13.8 As diferentes categorias de comportamento de ajuda. Ajudantes cooperativos podem ser classificados em quatro grupos com base nas consequências de aptidão de suas ações.

Tabela 13.2 O sucesso reprodutivo de indivíduos que se engajam em diferentes tipos de interações sociais

Tipo de interação	Efeito no sucesso reprodutivo do	
	Doador social	Receptor social
Mutualismo (cooperação)	+	+
Reciprocidade	+ (adiado)	+
Altruísmo	-	+
Comportamento egoísta	+	-
Comportamento maldoso ^a	-	-

^aVocê não deveria ficar surpreso pelo fato de que o comportamento maldoso quase nunca é observado na natureza; você deveria ficar surpreso pelo altruísmo não ser incomum, apesar da perda de sucesso reprodutivo enfrentado pelos altruístas.

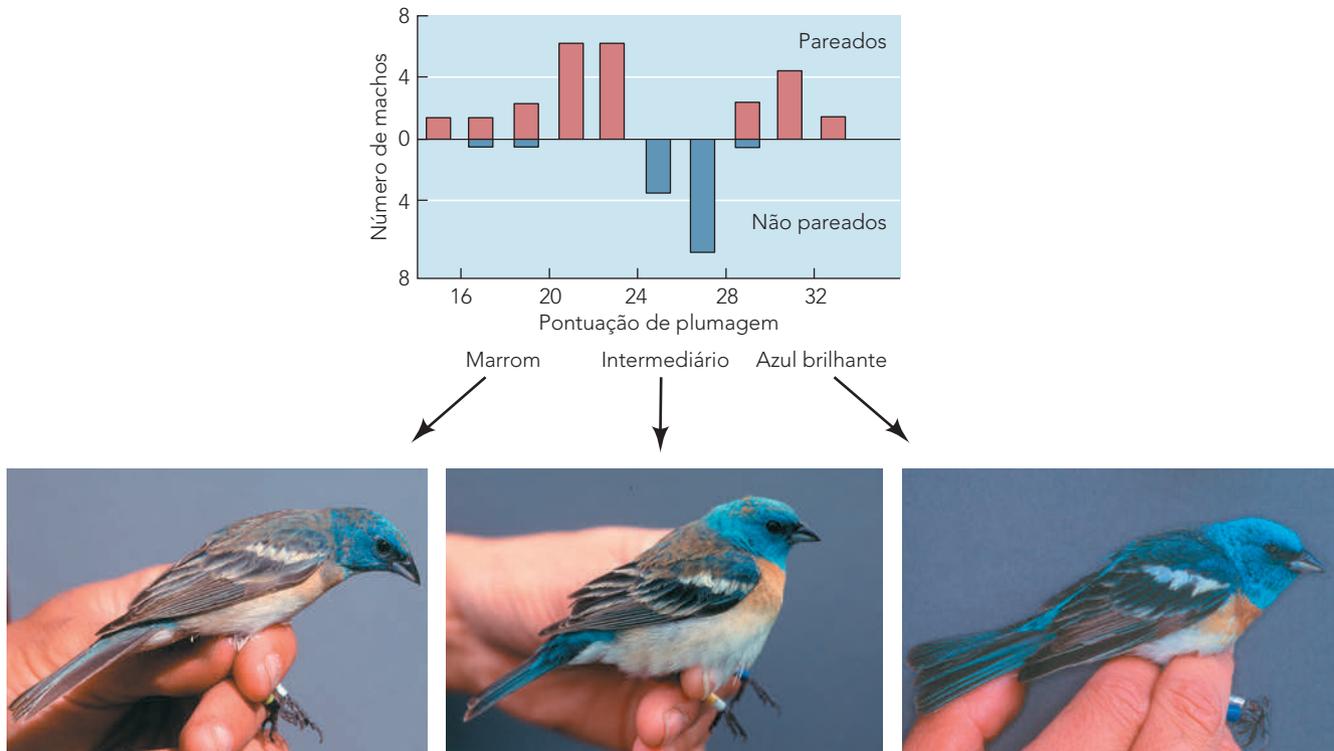


FIGURA 13.9 **Cooperação entre competidores.** Machos jovens de *Passerina amoena* têm variação na coloração, desde marrom opaco a azul e laranja brilhante (sua pontuação de plumagem oscila desde menos de 16 até mais de 32). Machos jovens brilhantes permitem que machos opacos, mas não machos de coloração intermediária, estabeleçam território em sua vizinhança. Como resultado, machos marrons com frequência encontram suas parceiras sexuais no primeiro ano, enquanto machos jovens de plumagem intermediária permanecem tipicamente não pareados. Adaptada de Greene e colaboradores;⁵⁷⁴ cortesia de Erick Greene.

a um grande grupo de fêmeas sexualmente receptivas. Quando Craig Packer e seus colaboradores analisaram coalizões de leões, descobriram que sociedades de dois ou três machos compartilhavam acesso às fêmeas quase da mesma forma. Mesmo assim, alguns machos nesses grupos não se saem tão bem quanto outros. Por que os machos em desvantagem toleram essa situação? Provavelmente porque se eles fossem sozinhos, suas chances de adquirir e de defender um grupo poderiam ser próximas a zero, pois um macho tem pouca chance contra dois ou três rivais. Assim, alguns machos podem ser mais ou menos forçados a cooperar com companheiros dominantes se quiserem qualquer chance de acasalamento.⁷⁸⁶

Do mesmo modo, machos jovens subordinados da espécie *Passerina amoena*, que têm plumagem marrom opaco, engajam-se em um mutualismo interessante com machos jovens dominantes, de plumagem colorida e brilhante (Figura 13.9). Os machos brilhantes expulsam agressivamente outros machos com plumagem brilhante ou intermediária para longe dos territórios de alta qualidade e com boa cobertura de arbustos, mas toleram vizinhos com plumagem opaca, que são permitidos a se estabelecerem em um ótimo hábitat logo ao lado dos companheiros com coloração brilhante. Uma hipótese para o comportamento surpreendente dos machos brilhantes é que eles ganham com a presença de pássaros próximos com baixa posição hierárquica, pois podem se acasalar com as fêmeas desses machos. Nos ninhos amostrados por Erick Greene e seus colaboradores, machos com plumagem opaca frequentemente criam entre um e dois filhotes extrapar, provavelmente a prole genética de seus vizinhos mais brilhantes.⁵⁷⁴

Levando em conta os custos de tentar criar uma família próxima a machos dominantes, por que machos opacos aceitam morar perto deles? Talvez porque os passari-

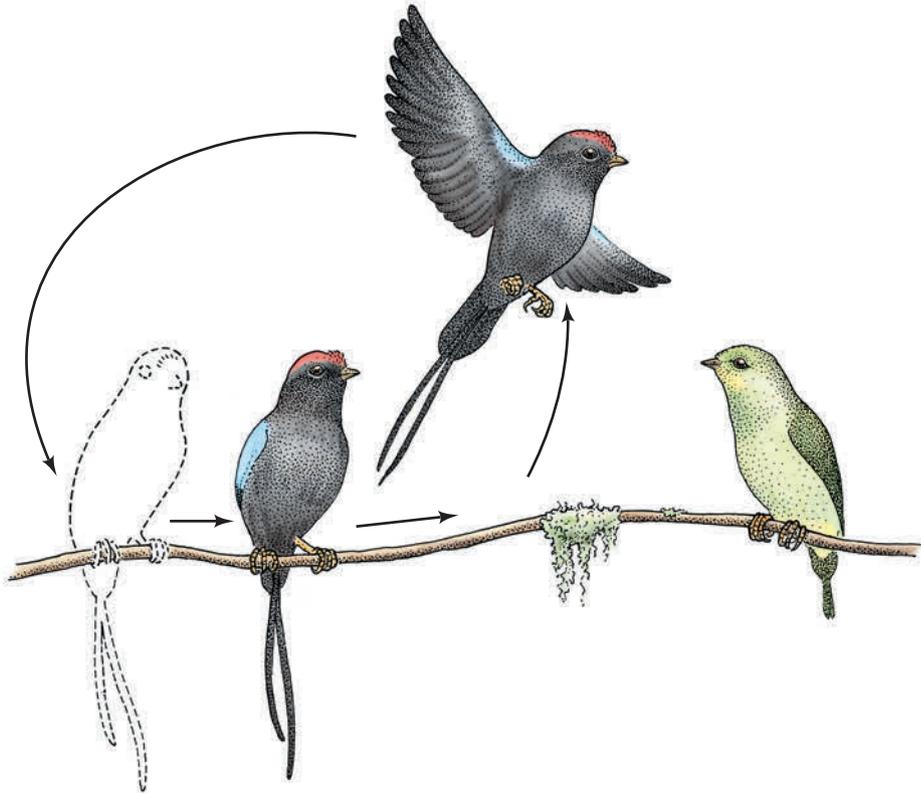


FIGURA 13.10 Comportamento cooperativo de corte do piprídeo *Chiroxiphia linearis*. Os dois machos estão na fase de pirueta da exibição dupla para a fêmea, posicionada no lado direito da trepadeira.

nhos subordinados podem, ao menos, ter territórios de alta qualidade, que os habilita a adquirir uma parceira social com mais frequência do que os machos de plumagem de brilho intermediário. Aqueles machos de *status* social intermediário são muitas vezes expulsos por rivais dominantes para habitats tão pobres que nenhuma fêmea se unirá a eles. Embora machos jovens pardos possam criar frequentemente os filhotes de outros machos, eles também têm oportunidade de produzir seus próprios filhotes, atingindo sucesso reprodutivo, ao contrário da maioria dos jovens de plumagem intermediária e de *status* social intermediário, que têm de esperar o próximo ano para se acasarem.

Para discussão

13.2 Levando em conta as diferenças no sucesso reprodutivo para as três categorias de machos dos pássaros *P. amoena*, como podemos explicar a persistência evolutiva dos machos com plumagem opaca e, especialmente, dos com plumagem intermediária?

O fato de que tanto os vizinhos jovens opacos quanto os brilhantes ganharem alguma aptidão de suas interações significa que seu acordo social constitui-se em um mutualismo. Mas e as coalizões de machos do piprídeo *Chiroxiphia linearis*, estudadas por David McDonald, em que apenas um dos dois machos cooperativos se reproduz? Nesse pássaro, machos formam pares e cantam repetidamente altos duetos para atrair fêmeas para exibição de corte.^{482, 963} Fêmeas visitantes pousam no poleiro de exibição do par, usualmente uma seção horizontal de liana que se encontra a cerca de 30 cm acima do solo, e, em resposta, os dois machos se precipitam e pousam próximos à provável parceira antes de realizarem piruetas surpreendentes (Figura 13.10). Após uma série desses movimentos, os machos se agitam vagarosamente em frente à fêmea, mostrando a bonita plumagem no “voo borboleta”. À medida que a visitante começa a pular com entusiasmo no poleiro em resposta a essas exibições, um macho

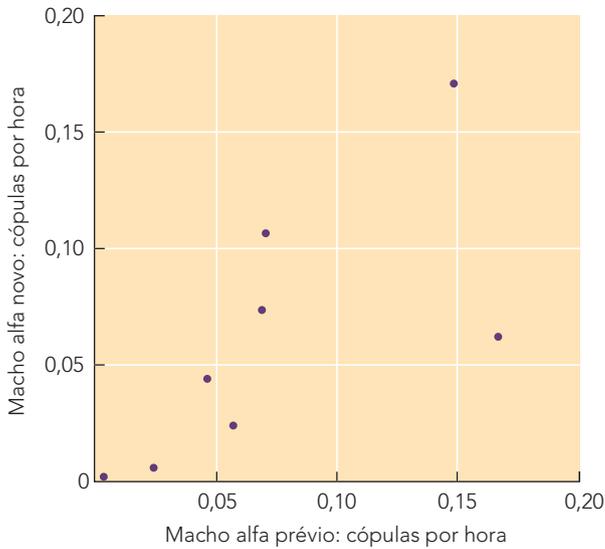


FIGURA 13.11 **Cooperação com compensação final.** Após a morte de seu companheiro alfa, o macho beta do *Chiroxiphia linearis* (agora um alfa) copula com tanta frequência quanto seu antecessor, presumivelmente porque as fêmeas atraídas para a dupla, no passado, continuam a visitar a arena de exibição quando receptivas. Adaptada de McDonald e Potts.⁹⁶³

da dupla sai discretamente, enquanto o outro macho permanece para copular com ela. Então, a fêmea voa e o macho que acasalou chama pelo seu parceiro de exibição, que se apressa em voltar para retomar as suas funções.

Marcando os machos em poleiros de exibição, McDonald e observadores dos *Chiroxiphia linearis* encontraram que em cada sítio havia apenas um macho reprodutivo. Esse macho alfa pode ter alguns companheiros, mas nenhum se reproduz, nem mesmo o colega favorito do alfa, o macho beta, que por sua vez é dominante sobre quaisquer outros cooperadores de meio expediente.⁹⁶³ De que maneira trabalhar pesado pelo interesse de um macho alfa sexualmente monopolizador pode ser adaptativo para os subordinados? Seguindo machos pacientemente por anos, McDonald descobriu que os machos subordinados gastam ao menos 10 anos tentando ser aceitos como o principal companheiro de dança de um macho alfa. Machos jovens e socialmente ativos que faziam algumas exibições com muitos outros machos, especialmente com aqueles mais atraídos para as fêmeas, tinham melhor chance de porventura alcançar a posição beta na hierarquia.⁹⁶⁴ Apenas quando um subordinado alcança esse nível, ele tem a chance de realizar o último passo até a posição alfa, seja pela morte ou pelo desaparecimento de seu companheiro mais dominante. Concedendo todas as fêmeas ao macho alfa, um macho beta pode estabelecer sua reivindicação para ser o próximo na linha, mantendo outros (na maioria mais jovens) pássaros à distância. Quando um macho

beta se torna alfa, ele normalmente se acasala com muitas das fêmeas que copularam com o alfa anterior (Figura 13.11).⁹⁶³ Assim, machos beta formam um mutualismo com seus parceiros excludentes, pois essa é a única forma de se juntar à fila para, quem sabe, se tornar um macho alfa reprodutor.

Para discussão

13.3 Em muitas espécies de formigas, duas ou mais fêmeas não aparentadas podem unir forças para fundar uma colônia após terem se acasalado. As fêmeas podem cooperar cavando o ninho e produzindo a primeira geração de operárias, mas então começam a lutar até que uma delas deixe o ninho.¹¹² Como pode ser vantajoso participar dessa associação? Que previsão você pode fazer sobre as taxas de sobrevivência e a produtividade média das colônias fundadas por fêmeas solitárias? Sob quais condições seria correto chamar esse sistema social de mutualismo? Desenvolva ao menos uma hipótese de custo-benefício para explicar o momento de mudança do comportamento cooperativo para o agressivo. Se o comportamento das duas rainhas for produto da seleção natural, não seleção de grupo, qual previsão você pode fazer sobre as interações entre elas durante a fase de estabelecimento da colônia antes da fase de luta?

A hipótese da reciprocidade

O estudo dos píprideos *Chiroxiphia linearis* mostra que algumas ações de autossacrifício superficiais realmente aumentam as chances reprodutivas dos indivíduos ajudantes. Outro caso possível desse tipo envolve o suricata (*Suricata suricatta*), pequeno mamífero africano que forrageia em grupo. De tempos em tempos, um suricata interrompe a escavação do solo para encontrar insetos e sobe numa árvore ou num cupinzeiro para observar a aproximação de predadores (Figura 13.12).²⁸² Caso um gavião (*Accipiter gentilis*) apareça para ataque, normalmente o sentinela em cima da árvore é o primeiro a dar o alarme, que compele todos os suricatas forrageadores a correrem em busca de abrigo. Uma explicação para esse comportamento é que os sentinelas

ajudam outros, no presente momento, aumentando o risco pessoal, pois serão recompensados pelos seus companheiros quando esses mudarem para a função de vigia. Bob Trivers chamou esse tipo de relacionamento social de “altruísmo recíproco” (também conhecido como **reciprocidade**), pois indivíduos que receberam ajuda eventualmente retornam os favores que receberam.¹⁴⁶⁴ Se o custo inicial de ajudar for modesto, mas o benefício de receber o favor devolvido for maior, então a seleção favorece o gesto inicial. Imagine, por exemplo, que um suricata sentinela tenha uma chance de 2% de ser morto a cada 100 horas gastas procurando por inimigos. Mas imagine que cada hora que ele gasta em seu ponto de observação, outro companheiro a devolverá. Se ter outros vigiando o perigo por 100 horas melhorar a chance de sobrevivência do sentinela prestativo em mais de 2%, então o benefício será maior que o custo, o que torna a reciprocidade mais provável de se espalhar pela população (mas veja a seguir a discussão sobre o “dilema do prisioneiro”).

Contudo, considere uma explicação alternativa para o comportamento de sentinela. Talvez os vigias estejam saciados e não necessitem procurar alimento, então eles sobem nas árvores para melhor localizar o perigo para eles mesmos. Antes de oferecer assistência custosa aos outros de seu bando, os “sentinelas” estariam assegurando benefícios pessoais de aptidão, especialmente se um gavião perseguir os companheiros fugitivos mais do que o sentinela alerta. **Observe que esse argumento requer que os suricatas saciados estejam mais a salvo no ponto de vigilância do que em um buraco. Além do mais, o sentinela tem de ser menos atacado do que seus companheiros correndo para um abrigo.** Finalmente, essa hipótese também requer que os companheiros do sinalizador ganhem mais ao correr para um buraco do que permanecendo parados em um lugar se esforçando para evitar a detecção pelo predador.

Como podemos comparar a hipótese de reciprocidade com a alternativa de segurança pessoal? A hipótese da reciprocidade prediz que os suricatas devem seguir uma rotação regular da função de sentinela e que os sentinelas podem correr algum risco de predação. Contudo, na realidade, a função de sentinela é estabelecida casualmente e os vigias estão mais próximos de um buraco para fuga do que os seus companheiros, sugerindo que os vigias não se colocam em perigo. A hipótese de segurança pessoal também é apoiada pela descoberta de que suricatas solitárias gastam a mesma proporção do dia em comportamento de sentinela se comparados a suricatas membros de um bando. Além do mais, quando se oferece alimentação suplementar aos suricatas, o que reduz o custo de tempo para espreitar predadores, eles aumentam a quantidade de tempo gasto em um local de vigia. Dessa forma, o que inicialmente parece ser uma rotação de vigias pode ser realmente o produto de indivíduos gastando tanto tempo quanto possível durante o dia em uma posição relativamente segura.

Isso não quer dizer que a reciprocidade esteja ausente da natureza.^{1089, 1575} Quando papa-moscas-pretos, *Ficedula hypoleuca*, observaram dois pares de vizinhos, ambos atacando corujas-do-mato (*Strix aluco*) empalhadas colocadas simultaneamente perto de seus ninhos, os papa-moscas escolheram ajudar o par de vizinhos que os tinham ajudado uma hora antes em 30 de 32 testes.⁸⁰² O outro par ignorado pelos papa-moscas não tinha sido capaz de ajudá-los previamente, porque eles tinham sido capturados e detidos durante o período em que a coruja-do-mato foi colocada perto do ninho do par. Em outras palavras, os papa-moscas parecem lembrar quem os ajudou e quem não os ajudou, e usam essa informação para retribuir àqueles que os ajudaram enquanto ignoram aqueles que não cooperaram. Note que os papa-moscas podem escolher indivíduos particulares para ajudar (ou para negar ajuda), ao contrário dos suricatas, cujas decisões comportamentais afetam todo o grupo, não apenas alguns membros.



FIGURA 13.12 Sentinela de suricata em alerta para a aproximação de predadores. Fotografia de Nigel J. Dennis.

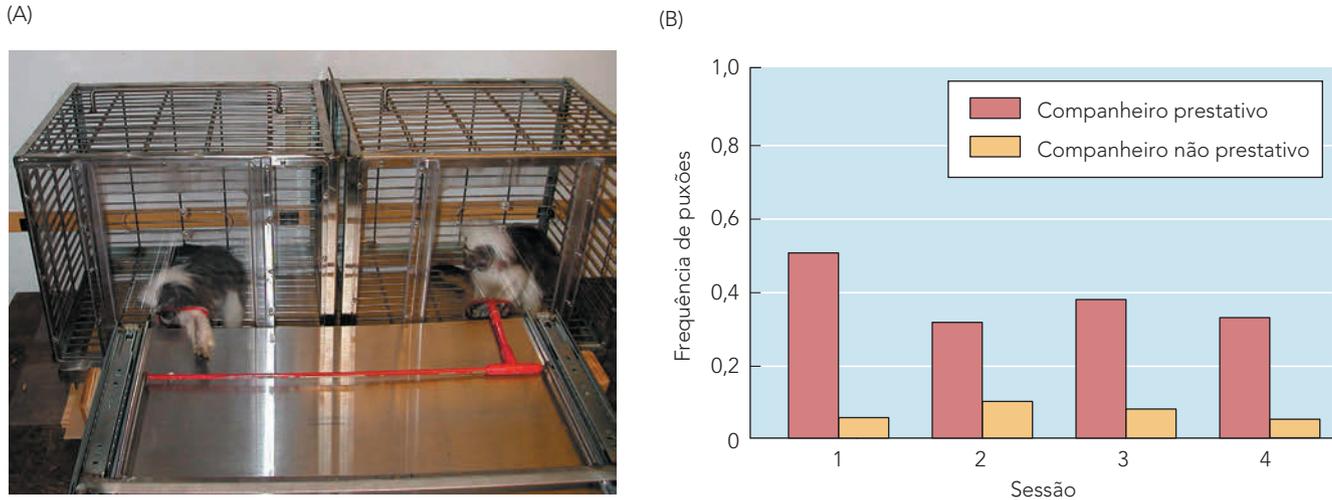


FIGURA 13.13 Demonstração experimental de reciprocidade em sagui. (A) Uma gaiola com compartimento duplo e com uma ferramenta de puxar que um sujeito (o ator, à direita) poderia usar para arrastar o alimento em direção ao seu companheiro (à esquerda, alcançando a recompensa alimentar). (B) A proporção do teste durante o qual um sagui recíproco puxou alimento para um companheiro prestativo (treinado a sempre colocar um item alimentar ao alcance do outro macaco) e um companheiro não prestativo (treinado para nunca colocar um item alimentar ao alcance de outro indivíduo). A, fotografia cortesia de Marc Hauser; B, adaptada de Hauser e colaboradores.⁶³⁴

A capacidade para reciprocidade também parece existir em outro primata, o sagui-de-cabeça-branca, *Saguinus oedipus*, como Marc Hauser e seus colaboradores demonstraram experimentalmente,⁶³⁴ construindo uma gaiola especial com compartimentos separados para dois macacos (Figura 13.3). Um deles tinha acesso a uma barra de puxar que poderia ser usada para deixar o alimento ao alcance tanto do puxador quanto do seu companheiro (dependendo do local em que o pesquisador colocava o alimento). **A questão era: um sagui retribuiria ao outro sagui que usou a ferramenta para dar-lhe alimento?** Hauser e colaboradores condicionaram um macaco a sempre puxar o alimento para que seu companheiro o alcançasse. Então, esse puxador constante foi pareado com um indivíduo não aparentado geneticamente, que chamaremos de ator. Foram dadas oportunidades ao ator e ao altruísta treinado para revezarem-se puxando alimento ao longo de 24 testes. O ator retribuiu o companheiro treinado por cerca de um terço da metade do tempo, muito mais do que quando o ator foi pareado com um macaco “desertor”, treinado para nunca usar a ferramenta de puxar para entregar alimento para o companheiro de gaiola. Em outras palavras, quando pareados com um companheiro prestativo, os saguis retribuíam, mas quando recebiam a oportunidade de ajudar um companheiro não prestativo, os saguis recusavam.

Embora pelo menos alguns animais tenham a capacidade para reciprocidade, o comportamento não é particularmente comum, talvez porque uma população composta de altruístas recíprocos seria vulnerável à invasão de indivíduos felizes em aceitar ajuda, mas ansiosos para esquecer a restituição. “Desertores” reduzem a aptidão dos “ajudantes” nesse sistema, o que devia tornar a reciprocidade menos provável de evoluir. O problema pode ser ilustrado com o modelo de jogo teórico chamado de **dilema do prisioneiro** (Figura 13.14), baseado em uma situação humana (*ver também* a Figura 6.34). Imagine que um crime foi cometido por duas pessoas, que concordaram em não delatar um ao outro, caso sejam capturados. A polícia os conduziu para serem interrogados e os colocou em salas separadas. Os policiais têm evidência suficiente para condenar ambos por pequenos delitos, mas precisam que os criminosos se

		Jogador B	
		Cooperar	Desertar
Jogador A	Cooperar	Recompensa pela cooperação mútua (apenas 1 ano na prisão)	Punição máxima (10 anos na prisão)
	Desertar	Recompensa máxima (liberdade)	Punição por deserção mútua (5 anos na prisão)

FIGURA 13.14 O dilema do prisioneiro. O diagrama dispõe em ordem as compensações para o jogador A associadas com cooperar ou não cooperar com o jogador B. Desertar é uma escolha adaptativa para o jogador A, considerando as condições especificadas aqui (se os dois indivíduos interagirem apenas uma vez).

comprometam mutuamente, a fim de prendê-los por um crime mais sério. A polícia, assim, oferece liberdade a cada suspeito se ele delatar seu companheiro. Se o suspeito A aceitar a oferta (“desertar”), enquanto B mantiver o acordo (“cooperar”), A consegue sua liberdade (a recompensa máxima) enquanto B fica com a punição máxima – digamos, 10 anos na prisão (o “ganho dos tolos”). Se juntos eles mantiverem o acordo (cooperar + cooperar), então a polícia terá de decidir pela condenação de ambos com baixas penas, levando a, digamos, 1 ano de prisão para cada suspeito. E se cada um delatar o outro, a polícia usará essa evidência contra ambos e renegar a oferta de liberdade para o informante, então A e B serão punidos severamente com, digamos, uma sentença de 5 anos de prisão cada.

Em um ambiente em que as recompensas para as várias respostas são classificadas “deserte enquanto outro jogador coopera” > “ambos cooperam” > “ambos desertam” > “coopere enquanto outro jogador deserta”, a resposta ótima do sujeito A é sempre desertar, nunca cooperar. Sob essas circunstâncias, se o suspeito B mantiver a alegação de inocência conjunta, A recebe uma recompensa que excede o prêmio que ele alcança cooperando com um B cooperativo; se o suspeito B delatar A, desertar é ainda a melhor tática para A, pois ele sofre menos punição quando ambos os jogadores desertam do que quando ele coopera enquanto seu companheiro o delata. Pela mesma razão, o suspeito B sempre sairá na frente, em média, se ele desertar e delatar seu amigo.

Esse modelo prediz que a cooperação recíproca nunca deve evoluir. Como, então, podemos considerar os casos de reciprocidade que observamos na natureza? Uma resposta vem ao examinar cenários em que dois jogadores interagem repetidamente, não apenas uma vez. Robert Axelrod e W. D. Hamilton têm mostrado que quando essa condição se aplica, indivíduos que usam a regra de decisão simples “faça para o indivíduo X como ele fez para você na última vez que vocês se encontraram” podem receber, além de tudo, maiores ganhos do que os trapaceiros que aceitam assistência, mas não retornam o favor.⁵⁴ Quando múltiplas interações são possíveis, as recompensas de cooperação mútua se somam, excedendo os ganhos de curto-prazo de uma única deserção. De fato, o acúmulo potencial de recompensas podem mesmo favorecer indivíduos que “perdoam” um jogador companheiro por uma deserção ocasional, porque a tática pode encorajar a manutenção de um relacionamento de longo prazo com seus ganhos adicionais.

Morcegos-vampiros parecem encontrar as condições exigidas para a reciprocidade adaptativa múltipla. Esses animais devem encontrar escassas vítimas das quais obtêm suas refeições sanguíneas que são seu único alimento. Após uma noite de for-

rageamento, os morcegos retornam para seu abrigo onde indivíduos que se conhecem reúnem-se regularmente. Um morcego que tenha obtido sucesso em uma dada noite pode coletar grande quantidade de sangue, tanto que ele se dispõe a regurgitar uma quantia que salve a vida de um companheiro que teve uma jornada de má sorte. Sob essas circunstâncias, o custo do presente ao doador é modesto, mas o benefício potencial ao receptor é alto, pois morcegos-vampiros morrem se falharem em conseguir alimento por três noites consecutivas. Assim, um morcego cooperativo que transfere sangue está realmente comprando seguro contra a inanição de percurso. Indivíduos que estabelecem relacionamentos mútuos duráveis de “doe e aceite” estão em melhor situação a longo prazo do que aqueles trapaceiros que aceitam um presente sanguíneo, mas depois negam a retribuição, terminando, desse modo, um acordo potencialmente durável que poderia envolver muito mais trocas de alimento.¹⁵⁷⁵

Altruísmo e seleção indireta

Reciprocidade é realmente um tipo especial de mutualismo em que o indivíduo prestativo tolera uma perda de curto prazo, até que sua ajuda seja retribuída, momento em que ele ganha aumento líquido em aptidão. No entanto, há alguns casos nos quais um doador de fato perde permanentemente oportunidades de produzir sua própria progênie como resultado de ajuda a outro indivíduo. Em biologia evolutiva, esse tipo de comportamento de autossacrifício é chamado de **altruísmo** (ver Tabela 13.2). Ações altruístas, se elas existem, são um enigma darwiniano especialmente estimulante para os adaptacionistas, porque violam a “regra” de que os caracteres não podem se espalhar por tempo evolutivo se eles diminuem o sucesso reprodutivo de um indivíduo em comparação a outros indivíduos (ver Capítulo 1).

A fim de explicar como o altruísmo poderia evoluir, W. D. Hamilton desenvolveu uma explicação especial que não se apoiava nos argumentos “para o bem do grupo”;⁶⁰⁹ em vez disso, a teoria de Hamilton baseou-se na premissa de que os indivíduos se reproduzem com o objetivo inconsciente de propagar seus alelos com mais sucesso do que outros indivíduos. A reprodução pessoal contribui para esse objetivo final em uma maneira direta, mas ajudar indivíduos geneticamente similares, – isto é, os parentes – que sobrevivem para se reproduzir, pode prover uma rota indireta para o mesmo fim.

Para entender o porquê, o conceito de **coeficiente de parentesco** vem a calhar. Esse termo se refere à probabilidade que um alelo em um indivíduo esteja presente em outro, pois ambos os indivíduos o herdaram de um ancestral comum recente. Imagine, por exemplo, que um progenitor tem o genótipo Aa , e que a é uma forma rara do gene A . Qualquer descendente desse progenitor terá 50% de chances de herdar o alelo a , porque qualquer óvulo ou espermatozoide que o progenitor doe à produção de um filho tem uma chance em duas de possuir o alelo a . O coeficiente de parentesco (r) entre o progenitor e a prole é, então, $1/2$ ou $0,5$.

O coeficiente de parentesco varia para as diferentes categorias de parentes. Por exemplo, um tio e o filho de sua irmã têm uma chance em quatro de compartilharem um alelo por descendência, pois o homem e sua irmã têm uma chance em duas de ter esse alelo em comum, e a irmã tem uma chance em duas de passar aquele alelo para qualquer descendente. Assim, o coeficiente de parentesco entre o tio e seu sobrinho é de $1/2 \times 1/2 = 1/4$ ou $0,25$. Para dois primos, o valor de r cai para $1/8$ ou $0,125$. Em contraste, o coeficiente de parentesco entre indivíduos não aparentados é 0 .

Conhecendo o coeficiente de parentesco entre altruístas e os indivíduos que eles ajudam, podemos determinar o destino de um alelo “altruísta” raro em competição com um alelo “egoísta” comum. A questão chave é se o alelo altruísta se torna mais abundante se seus portadores renunciam a reprodução e, em vez disso, ajudam seus parentes a se reproduzirem. Imagine que um animal tem potencial de ter um filhote ou, alternativamente, investir seus esforços na prole de seus irmãos, assim contribuindo para que três sobrinhos ou sobrinhas sobrevivam, que de outra maneira teriam morrido. Um progenitor compartilha metade de seus genes com um filhote; o mesmo indivíduo compartilha um quarto de seus genes com cada sobrinho ou sobrinha.

Portanto, nesse exemplo, a reprodução direta rende $r \times 1 = 0,5 \times 1 = 0,5$ unidades genéticas contribuídas diretamente para a próxima geração, enquanto o altruísmo direcionado aos parentes rende $r \times 3 = 0,25 \times 3 = 0,75$ unidades genéticas passadas indiretamente nos corpos de parentes. Nesse exemplo, a tática altruísta é adaptativa porque resulta em mais alelos compartilhados transmitidos para a próxima geração.

Para discussão

13.4 Se um ato altruísta aumenta o sucesso genético do altruísta, então em que sentido esse tipo de altruísmo realmente é egoísta? Em português cotidiano, palavras como “altruísmo” e “egoísmo” trazem consigo uma implicação sobre a motivação e as intenções do indivíduo prestativo. Por que o uso cotidiano dessas palavras poderia nos causar problemas quando as ouvimos em um contexto evolutivo? Considere aqui a distinção proximal–distal. Se um indivíduo inadvertidamente ajudasse outro ao custo reprodutivo para si próprio, o comportamento poderia ser chamado altruísta sob a definição evolutiva?

Outra maneira de olhar para essa questão é comparar as consequências genéticas para indivíduos que ajudam outros ao acaso *versus* aqueles que ajudam diretamente os seus parentes próximos. Se a ajuda for dada aleatoriamente, então nenhuma forma de um gene tem maior probabilidade de se beneficiar mais do que qualquer outra, e o alelo do altruísmo paga um preço pela ajuda que aumenta a aptidão dos portadores das outras formas do gene. Mas se os parentes próximos ajudam uns aos outros seletivamente, então quaisquer alelos familiares raros que eles possuam podem sobreviver melhor, levando àqueles alelos a aumentar em frequência em comparação com outras formas do gene na população em geral. Quando se pensa nesses termos, fica claro que um tipo de seleção natural pode ocorrer quando indivíduos distintos geneticamente diferem em seus efeitos no sucesso reprodutivo de parentes próximos. Jerry Brown chama essa forma de seleção de **seleção indireta**, que ele contrasta com a **seleção direta** para caracteres que promovem sucesso na reprodução pessoal (Figura 13.15A).¹⁹²

Uma breve divagação é necessária para lidar ainda com outro termo, a **seleção de parentesco**, originalmente definido por Maynard Smith para incluir os efeitos evolutivos tanto da ajuda dada pelos progenitores aos seus parentes descendentes (progênie) como do altruísmo direcionado aos **parentes não descendentes** (outros parentes que não a progênie). Contudo, recentemente, a seleção de parentesco é usada de modo mais amplo para explicar o altruísmo fornecido a outros parentes não descendentes. Em outras palavras, a seleção de parentesco normalmente é um sinônimo para a seleção indireta, termo que mantém o foco claramente na distinção entre os efeitos parentais na prole e os efeitos da ajuda do doador nos parentes não descendentes,¹⁹² daí o porquê de falarmos aqui em seleção indireta no lugar de seleção de parentesco.

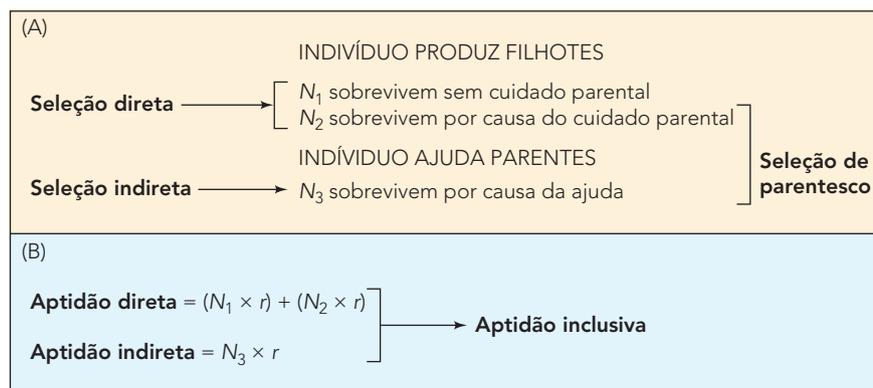
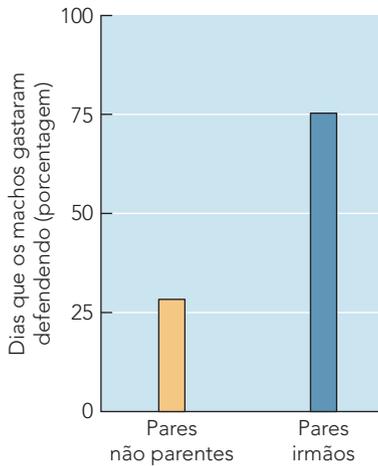


FIGURA 13.15 Os componentes de seleção e aptidão. (A) Seleção direta age na variação do sucesso reprodutivo individual. Seleção indireta age na variação nos efeitos individuais do sucesso reprodutivo de seus parentes. (B) Aptidão direta é medida em termos de reprodução pessoal; aptidão indireta é medida em termos de ganhos genéticos derivados da ajuda aos parentes que se reproduzem. Aptidão inclusiva é a soma das duas medidas e representa a contribuição genética total de um indivíduo para a próxima geração. N representa o número de filhotes em cada categoria; r é o coeficiente de parentesco. Adaptada de Brown.¹⁹²



Pelivicachromis taeniatus

FIGURA 13.16 Pares de irmãos do peixe ciclídeo *Pelivicachromis taeniatus* cooperam mais que machos e fêmeas não aparentados ao guardar um ninho contendo seus ovos. Adaptada de Thünken e colaboradores.¹⁴³⁹

A importância do parentesco

Estar consciente das consequências evolutivas que acontecem quando agentes que interagem socialmente são geneticamente aparentados tem moldado a forma com que biólogos veem o comportamento social. Por exemplo, a descoberta de um número imenso de colônias de formigas-argentinas, que cobrem grandes porções da Califórnia e interagem de forma pacífica, gerou a previsão de que essas colônias seriam geneticamente muito similares – e elas são, provavelmente porque as numerosas formigas pertençam à mesma supercolônia e sejam todas descendentes de uma população que sofreu severa perda de diversidade genética no passado.¹³⁸² Mas há lugares onde membros de duas supercolônias diferentes têm contato e, como previsto, essas formigas diferentes geneticamente atacam com ferocidade umas às outras.

O comportamento de formigas-argentinas da Califórnia é similar, se bem que em escala bem maior, àquele dos grupos de anêmonas que formam clones competitivos de indivíduos geneticamente idênticos. As anêmonas clones contêm castas especializadas, incluindo exploradores e guerreiros, bem como reprodutores.⁴⁸⁷ Aqui temos outro caso de indivíduos geneticamente idênticos capazes de desenvolver diferentes fenótipos, com altruístas extremos preparados a se sacrificarem por seus parentes geneticamente idênticos, mas fenotipicamente diferentes. Exploradores se movem ao longo da borda entre dois grupos, localizando o “inimigo” para que os guerreiros possam iniciar o ataque, armados com tentáculos de luta com pontas brancas que podem causar real dano ao oponente.

Outra ilustração da importância do parentesco para evolução do comportamento cooperativo vem do estudo de um peixe ciclídeo, *Pelivicachromis taeniatus*, em que os pares sexuais, às vezes, consistem em irmão e irmã, enquanto outros casais são dois indivíduos não aparentados. Pares de irmãos se ajudam mutuamente e de modo mais significativo do que os casais não aparentados quando há a necessidade de defender o ninho onde os ovos são monitorados pelo peixe-mãe (Figura 13.16).¹⁴³⁹

Seleção indireta e grito de alarme do esquilo-de-belding

Agora temos muitos exemplos de animais, desde anêmonas até zebras,¹¹⁵⁷ que se baseiam em seu parentesco com outros quando tomam decisões inconscientes sobre como responder a esses indivíduos. Contudo, não faz muito tempo, a possibilidade de que a seleção indireta tenha moldado o comportamento era considerada nova. Uma das primeiras pessoas a considerar os possíveis efeitos da seleção indireta nas interações sociais foi Paul Sherman em seu estudo com o esquilo (*Vrocitellus beldingi*, espécie nativa da Califórnia, que recebeu seu nome em homenagem ao biólogo californiano Lyman Belding).¹³¹⁴ Esses roedores norte-americanos, do tamanho de ratos, produzem um assobio (Figura 13.17) quando um coite ou texugo se aproxima. O som do assobio do esquilo manda outro esquilo vizinho correr em busca de segurança, justamente como um grito de alarme de um suricata alerta os companheiros para o perigo. Mas os esquilos são como os suricatas em se comportar apenas em seu próprio interesse?

Sherman respondeu negativamente a essa questão ao descobrir que esquilos que dão gritos de alarme são seguidos e mortos por doninhas, texugos e coiotes em maiores taxas do que os que não gritam. Além do mais, a possibilidade que o grito de alarme tenha evoluído como forma de reciprocidade também é improvável, porque a chance de um indivíduo dar um grito de alarme não está correlacionada com a familiaridade ou a extensão da associação entre o vocalizador e os animais que se beneficiam de seu sinal.¹³¹⁵ Lembre-se de que a reciprocidade é mais provável de evoluir quando os recíprocos pertencem a associações de longo prazo.

A observação de Sherman de que fêmeas adultas de esquilos com parentes nos arredores dão custosos gritos de alarme duas vezes mais do que os machos é consistente tanto com a hipótese do cuidado parental (baseada na seleção direta) como na hipótese do altruísmo (baseada na hipótese indireta). Você pode recordar que fêmeas de esquilos americanos tendem a se estabelecer próximas às suas mães, enquanto os machos se dispersam para longas distâncias de seu ninho natal (ver Figura 8.12). Se a hipótese do cuidado parental estiver correta, esperaríamos que as fêmeas dessem mais gritos de alarme do que os machos, pois apenas as fêmeas de esquilos moram próximas de sua cria. Se a hipótese do altruísmo for correta, também podemos prever o viés da fêmea no grito de alarme, pois as fêmeas não apenas moram próximas de sua prole genética, mas também são circundadas por outras fêmeas parentes, tais como irmãs, tias e primas. Quando fêmeas autossacrificantes alertam seus parentes não descendentes, elas poderiam ser compensadas pelos riscos pessoais que elas adquirem pela probabilidade aumentada que parentes não descendentes sobrevivam para transmitir genes compartilhados, resultando em ganhos de aptidão indireta para os altruístas. Fêmeas com filhotes morando próximos, bem como fêmeas com apenas vizinhos parentes não descendentes, apresentam de fato maior probabilidade de emitir gritos quando detectam um predador do que as fêmeas que não têm parentes na vizinhança. Essas descobertas sugerem que tanto a seleção direta quanto a indireta contribuem para a manutenção do comportamento dos gritos de alarme nessa espécie.¹³¹⁴



FIGURA 13.17 Um esquilo *Vrocitellus beldingi* dá um grito de alarme após notar um predador terrestre. Fotografia de George Lepp, cortesia de Paul Sherman.

O conceito de aptidão inclusiva

Uma vez que a aptidão (*fitness*) obtida pela reprodução direta (aptidão direta) e a aptidão alcançada pela ajuda na sobrevivência de parentes não descendentes (aptidão indireta) possam ser expressas em unidades genéticas idênticas, podemos somar a contribuição de genes total de um indivíduo para uma próxima geração, criando uma medida quantitativa que pode ser chamada de **aptidão inclusiva** (ver Figura 13.15B). Observe que o cálculo da aptidão inclusiva não é medido apenas pela adição da representação genética de sua prole mais aquela de todos os seus parentes. Em vez disso, o que conta é o efeito que o próprio indivíduo exerce sobre a propagação genética dos genes (1) diretamente nos corpos de crias sobreviventes, possível apenas por meio das ações dos pais, e não pelos esforços de outros, e (2) indiretamente, via parentes não descendentes que não teriam existido sem a assistência do mesmo indivíduo. Por exemplo, se o animal mencionado anteriormente foi bem-sucedido na criação de um filhote e também adotou outros três filhotes de seus irmãos, então sua aptidão direta seria $1 \times 0,5 = 0,5$, e sua aptidão indireta seria $3 \times 0,25 = 0,75$; a soma desses dois resultados fornece uma medida da aptidão inclusiva ou o sucesso genético ($0,5 + 0,75 = 1,25$).

O conceito de aptidão inclusiva, contudo, é tipicamente usado não para assegurar as medidas absolutas das contribuições genéticas ao longo da vida dos indivíduos, mas para nos ajudar a comparar as consequências evolutivas (genéticas) das duas estratégias hereditárias alternativas;¹¹⁸³ ou seja, a aptidão inclusiva se torna importante como meio para determinar o sucesso genético relativo de duas ou mais estratégias comportamentais competidoras. Se, por exemplo, desejamos saber se uma estratégia altruísta é superior à outra que promove a reprodução pessoal, podemos comparar as consequências da aptidão inclusiva das duas estratégias. Para uma determinada estratégia altruísta ser adaptativa, a aptidão inclusiva dos indivíduos altruístas tem que ser maior do que se esses indivíduos tentassem a reprodução pessoal. Um alelo raro “para” o altruísmo se tornará mais comum apenas quando a aptidão indireta obtida pelo altruísta for maior do que a aptidão direta que ele perderia como um resultado de seu comportamento de autossacrifício. Esse argumento é frequentemente apresentado como **regra de Hamilton**: um gene para o altruísmo se espalhará apenas se $r_b B > r_c C$. Em outras palavras, calculamos a aptidão indireta obtida pela multiplicação do número extra de parentes que existe graças às ações

do altruísta (B) pelo coeficiente médio do parentesco entre o altruísta e aqueles indivíduos extras (r_b); calculamos a aptidão direta perdida multiplicando o número de filhotes não produzidos pelo altruísta (C) pelo coeficiente de parentesco entre os pais e a prole (r_c). Por exemplo, se o custo genético de um ato altruísta foi a perda de um filhote ($1 \times r_c = 1 \times 0,5 = 0,5$ unidade genética), mas o ato altruísta levou à sobrevivência de três sobrinhos que de outra forma não sobreviveriam ($3 \times r_b = 3 \times 0,25 = 0,75$ unidades genéticas), o altruísta experimentaria um ganho líquido em aptidão inclusiva, dessa forma aumentando a frequência de qualquer alelo distinto associado ao seu comportamento altruísta.

Para discussão

13.5 Digamos que no cálculo de aptidão inclusiva de um macho em uma coalizão de leões, você mediu sua aptidão direta multiplicando por 0,5 o número de filhotes produzidos pelo macho e, então, você adicionou, como aptidão indireta, o número total de todos os filhotes produzidos pelos outros membros da coalizão multiplicado pelo valor médio de r entre aqueles filhotes e o macho em questão. Os seus cálculos de aptidão inclusiva seriam contestados por quais motivos?

Aptidão inclusiva e o martim-pescador-malhado

O valor da regra de Hamilton pode ser ilustrado pelo estudo de Uli Reyer no martim-pescador-malhado, *Ceryle rudis*.¹²¹² Essas atraentes aves africanas nidificam colonialmente em túneis nas margens de grandes lagos e rios. Alguns machos jovens são incapazes de encontrar parceiras e, em vez disso, tornam-se *ajudantes primários* que trazem peixe para suas mães e seus filhotes e ao mesmo tempo atacam cobras predadoras e mangustos que ameaçam o ninho. Esses machos estão propagando seus genes efetivamente pela ajuda que desempenham em favor de seus aparentados com tanta eficácia quanto possível ao ajudar a criar seus irmãos? Eles têm outras opções: poderiam ajudar outros pares de indivíduos não aparentados desempenhando o papel de *ajudantes secundários* ou poderiam simplesmente evitar participar da estação reprodutiva, esperando pelo próximo ano, adotando uma estratégia de *retardatários*.

Para saber porque os ajudantes primários ajudam, necessitamos conhecer os custos e benefícios de suas ações. Ajudantes primários trabalham mais do que os retardatários e os mais despreocupados ajudantes secundários (Figura 13.18). Os maiores sacrifícios dos ajudantes primários se traduzem em menor probabilidade de sua sobrevivência para retornar ao local de procriação no próximo ano (apenas 54% retornam) comparada com ajudantes secundários (74% retornam) ou retardatários (70% retornam). Além disso, apenas dois em cada três ajudantes primários sobreviventes encontram uma parceira no segundo ano e reproduzem diretamente, enquanto 91% dos ajudantes secundários que retornam são bem-sucedidos na estação reprodutiva. Muitos ajudantes secundários formam pares com as mesmas fêmeas que ajudaram no ano anterior (10 das 27 amostras do estudo de Reyer), sugerindo que o acesso aumentado à uma potencial parceira é uma compensação final ao seu altruísmo inicial.

Esses dados nos habilitam para calcular o custo da aptidão direta para os ajudantes altruístas primários em termos de reprodução individual reduzida no segundo ano de vida. Para simplificar, devemos restringir nossa comparação a apenas aqueles ajudantes primários que ajudam seus pais na criação dos filhotes no primeiro ano e então são bem-sucedidos em se acasalar no segundo ano, caso sobrevivam e encontrem uma parceira *versus* ajudantes secundários que ajudam não aparentados sem nenhum outro ajudante no primeiro ano e então se reproduzem no segundo ano, caso sobrevivam e encontrem uma parceira.

Ajudantes primários se lançam na ajuda a seus pais para produzirem filhotes ao custo de terem menos chances de se reproduzirem diretamente no próximo ano. Em-

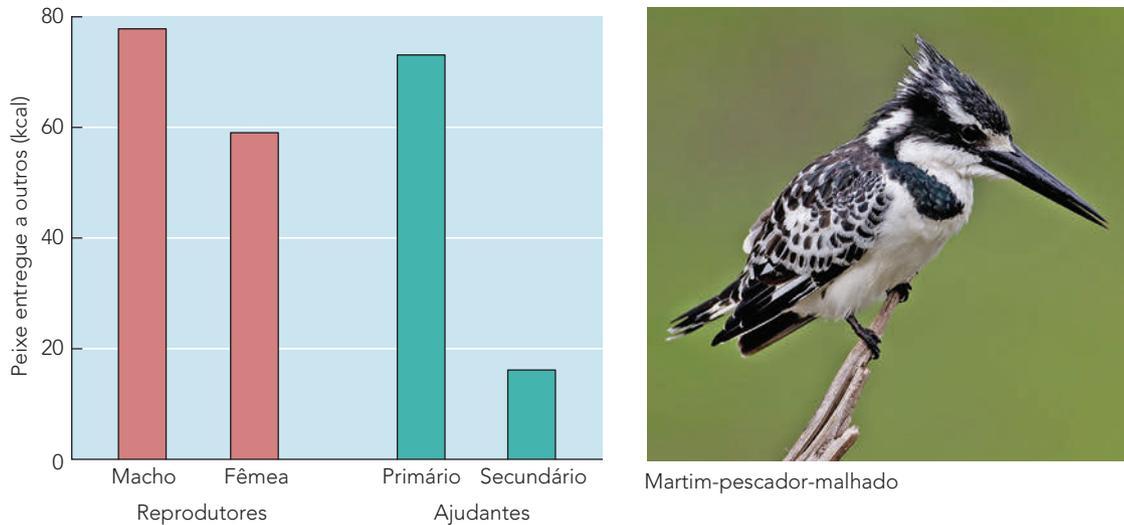


FIGURA 13.18 Altruísmo e parentesco nos martins-pescadores-malhados. Ajudantes primários fornecem mais calorías por dia em peixe para uma fêmea nidificadora e sua prole do que ajudantes secundários, não aparentados aos reprodutores que recebem a ajuda. Adaptada de Reyer.¹²¹²

bora ajudantes primários tenham mais sucesso do que retardatários no segundo ano (0,41 *versus* 0,29 unidades de aptidão direta), ajudantes secundários tem ainda mais sucesso (0,84 unidades de aptidão direta) porque têm maior taxa de sobrevivência e maior probabilidade de obter uma parceira (Tabela 13.3).

Mas o custo para os ajudantes primários de 0,43 unidades perdidas de aptidão direta ($0,84 - 0,41 = 0,43$) no segundo ano é compensado pelo ganho em aptidão indireta durante o primeiro ano? À medida que esses machos aumentam o sucesso reprodutivo de seus pais, criam filhotes-irmãos que não existiriam de outra forma, e dessa maneira propagam indiretamente seus genes. No estudo de Reyer, os pais de um ajudante primário ganharam 1,8 unidades extras de filhotes, em média, quando seu filho ajudante estava presente. Alguns ajudantes primários auxiliaram seus pais genéticos, neste caso os 1,8 irmãos extras eram irmãos e irmãs de pai e mãe, com um coeficiente de parentesco de 0,5. Mas em outros casos um progenitor morreu e o outro se acasalou novamente; portanto, o ajudante seria apenas meio-irmão da cria produzida ($r = 0,25$). O coeficiente médio de parentesco para os filhos que ajudam um casal ficou entre 0,25 e 0,5 ($r = 0,32$). Desse modo, o ganho médio para os ajudantes primários foi de $1,8 \text{ extra irmãos} \times 0,32 = 0,58$ unidades de aptidão indireta, número maior do que a perda de aptidão direta média vivenciada no segundo ano de vida.

Tabela 13.3 Cálculos da aptidão inclusiva para machos de martim-pescador-malhado

Tática comportamental	Primeiro ano			Segundo ano				
	<i>y</i>	<i>r</i>	<i>f</i> ₁	<i>o</i>	<i>r</i>	<i>s</i>	<i>m</i>	<i>f</i> ₂
Ajudante primário			$1,8 \times 0,32 = 0,58$					$2,5 \times 0,50 \times 0,54 \times 0,60 = 0,41$
Ajudante secundário			$1,3 \times 0,00 = 0,00$					$2,5 \times 0,50 \times 0,74 \times 0,91 = 0,84$
Retardatário			$0,0 \times 0,00 = 0,00$					$2,5 \times 0,50 \times 0,70 \times 0,33 = 0,29$

Fonte: Reyer¹²¹²

Símbolos: *y* = jovens extra produzidos pelos pais ajudados; *o* = prole produzida por ex-ajudantes reprodutores e retardatários; *r* = coeficiente de parentesco entre o macho e *y*, e entre o macho e *o*; *f*₁ = aptidão no primeiro ano (aptidão indireta para o ajudante primário); *f*₂ = aptidão direta no segundo ano; *s* = probabilidade de sobrevivência no segundo ano; *m* = probabilidade de encontrar uma parceira no segundo ano.

Reyer usou a regra de Hamilton para mostrar que os ajudantes primários sacrificam a reprodução direta futura do segundo ano aumentando o número de parentes não descendentes no primeiro ano.¹²¹² Pelo fato desses irmãos adicionais aparentados carregarem alguns alelos dos ajudantes, eles fornecem ganhos em aptidão indireta que compensam mais do que a perda em aptidão direta que os ajudantes primários vivenciarão no segundo ano em relação aos ajudantes secundários.

Para discussão

13.6 Considerando os resultados de nossos cálculos de aptidão inclusiva para machos de martins-pescadores, por que sempre há retardatários? Seria uma estratégia mal-adaptativa ser um retardatário? É possível usar a teoria de estratégia condicional (ver página 231) para analisar esse caso? Você pode usar a teoria para explicar por que não há machos martins-pescadores-malhados completamente estéreis?

13.7 Outro problema relacionado a leões: digamos que um bando de leões consiste tipicamente em 10 fêmeas reprodutivamente maduras. Imagine que um macho, trabalhando sozinho, tenha uma chance de 30% de adquirir e defender um bando por um ano. Contudo, um par de machos tem 80% de chance de manter um bando pelo mesmo período. (1) Assumindo que todas as fêmeas se acasalam com o macho ou machos que controlam seu bando e produzam um filhote durante o ano e assumindo que ambos os machos, em um bando com dois machos, produzam igual número de filhotes, deveriam dois machos não aparentados se juntar para assegurar esse harém de fêmeas? (2) E se os machos fossem primos? (3) Agora imagine que os machos sejam meio-irmãos, mas o macho dominante obtenha 80% de todas as cópulas e, desse modo, 80% dos filhotes seriam seus. Um subordinado se juntaria a uma coalizão com o seu meio-irmão dominante? Em todos os seus cálculos de aptidão inclusiva, identifique os componentes de aptidão direta e indireta. (Essa questão é cortesia de Mike Beecher, a quem quaisquer reclamações devem ser direcionadas.)

Aptidão inclusiva e os ajudantes de ninho

Nos martins-pescadores-malhados, os ajudantes primários aumentam sua aptidão indiretamente por meio de sua produção incrementada de parentes não descendentes, enquanto ajudantes secundários aumentam sua aptidão diretamente incrementando as chances futuras de reprodução direta. Ajudantes primários demonstram que o altruísmo pode ser adaptativo; ajudantes secundários mostram que ajudar não significa ser altruísta, mas em vez disso pode gerar benefícios de aptidão direta para os ajudantes. Desse modo, uma só espécie oferece suporte para duas diferentes hipóteses adaptacionistas sobre a evolução do comportamento cooperativo de ajuda. Essas hipóteses podem ser testadas para outros casos de ajudantes no ninho, encontrados em uma variedade de outras aves, bem como em peixes, mamíferos e insetos.^{192, 1186, 1419}

Cada caso de ajudantes de ninho representa um quebra-cabeça que merece ser analisado à luz de uma série completa de hipóteses, incluindo a possibilidade que o cuidado da prole de outros seja um efeito colateral não adaptativo de outros caracteres adaptativos. Como Ian Jamieson salientou, ajudar talvez tenha originado em algumas espécies de aves como um subproduto incidental de mudanças genéticas ou ecológicas que tornaram adaptativo para jovens adultos o atraso na dispersão de seu território natal.^{709, 710} Se essas aves “caseiras” foram expostas aos filhotes recém-nascidos cuidados pelos pais, é possível que o chamado dos filhotes tenha ativado o comportamento parental nos jovens adultos não reprodutivos. Esse comportamento poderia então ser mantido ao longo do tempo evolutivo como subproduto de dois caracteres adaptativos, dispersão atrasada e tendência ao cuidado de filhotes de outros indivíduos, mesmo que alimentar esses filhotes reduzisse a aptidão desses ajudantes não reprodutivos.



FIGURA 13.19 Cooperação entre parentes da gralha *Aphelocoma coerulescens*. Nessa gralha, residente da Flórida, os ajudantes de ninho fornecem alimento para os jovens, defesa do território e proteção contra predadores. Baseada no desenho de Sarah Landry, adaptada de Wilson.¹⁵⁸⁸

Essa hipótese do subproduto não adaptativo pressupõe que a seleção não poderia eliminar a tendência do ajudante de alimentar os filhotes de seus pais sem também destruir a capacidade do jovem que permanece em casa investir em seus próprios filhotes mais tarde. Essa previsão é testável. Uma dessas previsões-chave é que os mecanismos latentes do cuidado parental não deveriam ser diferentes nas espécies com ajudantes daquelas espécies sem ajudantes. O grupo de aves conhecidas como galhas fornece o teste comparativo necessário. Na gralha-mexicana (*Aphelocoma ultramarina*) e nas galhas *Aphelocoma coerulescens*, alguns indivíduos que não se acasalam ajudam seus pais a criar filhotes adicionais (Figura 13.19). A gralha *Aphelocoma californica* é um membro do mesmo gênero, mas sem ajudantes de ninho; nessa espécie, apenas indivíduos que se acasalam possuem altos níveis de prolactina, enquanto indivíduos que não se acasalam possuem baixos níveis desse hormônio, o que parece regular o cuidado parental em muitas aves. Em contraste, ajudantes não reprodutivos nas duas outras espécies de gralha têm níveis de prolactina que se comparam com os níveis encontrados em seus pais reprodutivos.^{1290,1497} Além disso, a prolactina em galhas mexicanas não reprodutivas aumenta até altos níveis antes de existir jovens para alimentar (Figura 13.20), sugerindo que a seleção favorece indivíduos não reprodutivos dessa espécie a alcançar níveis hormonais necessários para o cuidado dos filhotes. Esses resultados são contrários à explicação do subproduto não adaptativo para o cuidado dos filhotes.

Mas se ajudar é adaptativo, os ajudantes derivam sua aptidão inclusiva via rota direta, indireta ou ambas? Nas galhas-mexicanas e galhas *A. coerulescens*, alguns ajudantes permanecem no ninho e herdaram seu território dos pais – um benefício direto. Mas benefícios de aptidão indireta são também possíveis para os ajudantes, se os pais com ajudantes criam mais filhotes do que pais sem assistentes não reprodutores (Tabela 13.4).^{192,1618} Por exemplo, nas aves de reprodução cooperativa do gênero *Turdoides*, quanto mais alta foi a razão adultos *versus* jovens sobreviventes (valor afetado pelo número de ajudantes no grupo), maior foi a probabilidade da prole de adultos reprodutivos receber assistência mais prolongada, o que aumentou a probabilidade que eles se tornassem mais pesados, forrageassem com mais eficiência e dispersassem melhor do seu grupo. A dispersão bem-sucedida foi associada com reprodução individual mais precoce, então ajudantes talvez tenham tido genes compartilhados com a próxima geração mais cedo do que de outra forma.¹²²²

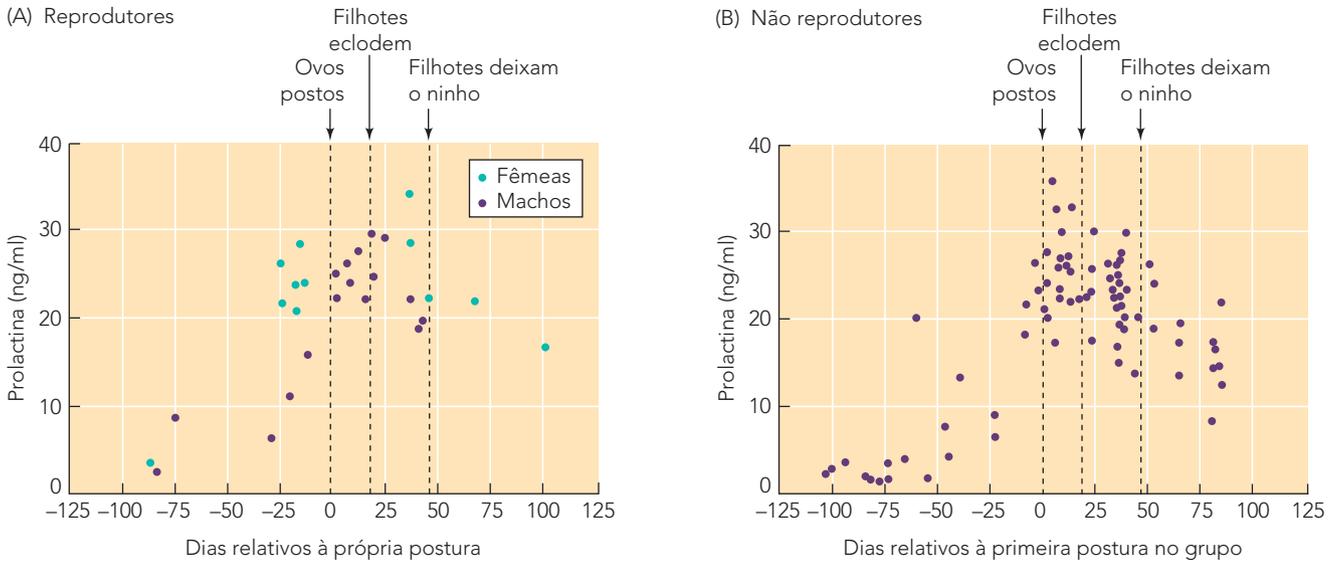


FIGURA 13.20 Mudanças sazonais nas concentrações de prolactina em (A) reprodutores e (B) ajudantes de ninho não reprodutores em gralhas-mexicanas. Aves não reprodutoras em um grupo exibem o mesmo padrão de produção de prolactina aumentada antes da eclosão dos ovos que os adultos reprodutivos. Adaptada de Brown e Vleck.¹⁹⁵

Outra possível forma na qual os ajudantes poderiam melhorar sua aptidão indireta é aumentando a longevidade de seus pais. Fornecendo alimento extra para os filhotes, os ajudantes de ninho de uma espécie de maluro (*Malurus cyaneus*) possibilitam que sua mãe produza ovos mais leves com significativamente menos gordura e proteína do que aqueles postos por uma mãe sem ajudantes.¹²⁵⁶ Diminuindo esse investimento gamético por ninhada, as fêmeas com ajudantes poderiam viver mais e, dessa forma, ter mais oportunidades ao longo da vida para se reproduzir. Desse modo, os ajudantes poderiam maximizar a produtividade ao longo da vida de um aparentado, melhorando sua própria aptidão indireta.²⁸⁴

No entanto, temos que considerar a possibilidade que quaisquer benefícios aparentes supridos pelos ajudantes possam ser realmente o efeito da ocupação de territórios superiores, com mais alimento ou melhores locais de nidificação. Diferenças no número de filhotes criados pelos pais, com e sem ajudantes, poderiam ser devidas às diferenças na qualidade dos territórios defendidos pelos casais nas duas categorias, e não porque um conjunto tinha ajudantes de ninho e o outro não os tinha. Ronald Mumme testou essa hipótese capturando e removendo os ajudantes de alguns pares reprodutores aleatoriamente selecionados de gralhas *Aphelocoma coerulescens*, enquanto deixou outros ajudantes sem interferência. A remoção experimental dos ajudantes reduziu o sucesso reprodutivo dos pares expe-

Tabela 13.4 Efeito dos ajudantes de ninho em *Aphelocoma coerulescens* sobre o sucesso reprodutivo de seus pais e sobre sua própria aptidão inclusiva

	Pais sem experiência reprodutiva ^a	Pais com experiência reprodutiva
Número médio de filhotes produzidos sem ajudantes	1,03	1,62
Número médio de filhotes produzidos com ajudantes	2,06	2,20
Aumento no sucesso reprodutivo resultante da ajuda	1,03	0,58
Número médio de ajudantes	1,70	1,90
Aptidão indireta obtida por ajudante	0,60	0,30

Fonte: Emlen⁴³⁹

^aInclui pares em que um dos progenitores tenha reproduzido, motivo pelo qual alguns pares dessa categoria adquirem um ajudante de ninho.

rimentais em aproximadamente 50%, medido pelo número de filhotes sobreviventes 60 dias após o nascimento (Figura 13.21). Aparentemente, os ajudantes realmente ajudam nessa espécie.¹⁰²³

De fato, ajudantes dessas gralhas também aumentam as chances de seus pais sobreviverem para se reproduzir novamente no próximo ano, como sugerido para uma espécie de maluro. A sobrevivência parental aumentada significa que os ajudantes de gralha são responsáveis por mais filhotes aparentados irmãos no futuro; esses filhotes irmãos extras resultam em média 0,30 unidades adicionais de aptidão indireta para os ajudantes.¹⁰²² Os ganhos de aptidão indireta total obtidos pela ajuda no ninho têm o potencial de exceder o custo em termos de perda de aptidão direta, especialmente se aves jovens não têm quase nenhuma chance de reprodução direta. Quando poucas opções são disponíveis para a dispersão de jovens adultos, ajudar pode ser a melhor opção adaptativa para os indivíduos com potencial para serem altruístas ou para se reproduzirem diretamente. Indivíduos desse tipo podem ser chamados de *altruístas facultativos* (ver Figura 13.8), pois não estão confinados na função de ajudantes.

É possível testar se os habitats de nidificação saturados contribuem para a manutenção do comportamento de ajuda de ninho. Se as aves jovens permanecem nos seus territórios natais porque não podem encontrar outro habitat adequado de nidificação, então caso seja dada uma oportunidade a esses indivíduos de conseguirem bons territórios, eles imediatamente se tornariam reprodutores. Jan Komdeur realizou um experimento com a *felosa-das-seychelles*, *Acrocephalus sechellensis*, pequena ave marrom que teve importante função no teste de hipóteses evolutivas sobre a ajuda de ninho. Quando Komdeur translocou 58 aves de uma ilha (Cousin) para duas ilhas próximas sem nenhuma felosa, ele criou territórios vagos em Cousin, e os ajudantes de ninho imediatamente pararam de ajudar e se mudaram para os pontos abertos onde iniciaram a reprodução. Já que as ilhas que receberam os indivíduos inicialmente tinham muito mais territórios disponíveis do que pássaros, Komdeur supôs que os filhotes de adultos transferidos também deixariam seus ninhos para se reproduzirem diretamente. De fato, assim fizeram, fornecendo evidências que jovens aves ajudam apenas quando têm pouca chance de aumentar sua aptidão direta pela dispersão.⁷⁹³

Além disso, a estratégia condicional sofisticada que controla as decisões de dispersão feitas pelos jovens felosas-das-seychelles é sensível à qualidade de seu território natal. Aves que reproduzem ocupam sítios que variam em tamanho, cobertura de vegetação e suprimento de insetos. Usando essas variáveis para dividir os territórios dos felosas em categorias de baixa, média e alta qualidade, Komdeur mostrou que ajudantes jovens em bons territórios sobreviveram melhor enquanto também aumentaram as chances de seus pais se reproduzirem de forma bem-sucedida. Jovens aves, cujos pais tiveram melhores sítios, frequentemente se estabeleceram no mesmo local, assegurando ganhos tanto em aptidão direta quanto indireta no processo. Em contrapartida, jovens aves que ocuparam territórios natais pobres tiveram poucas chances de se estabelecer no ano seguinte, e tampouco puderam ter um efeito positivo no sucesso reprodutivo de seus pais; eles abandonaram o ninho e tentaram encontrar uma oportunidade de reproduzirem diretamente.⁷⁹²

A probabilidade de uma felosa dispersar também foi influenciada tanto no caso em que seus pais genéticos estavam vivos e no controle do território familiar quanto no caso em que um ou ambos os pais tinham sido substituídos por pais adotivos (Figura 13.22).⁴³¹ Desse modo, a dispersão dos ajudantes torna-se mais provável se as oportunidades de ajudar parentes próximos forem reduzidas ou perdidas por mudanças no par reprodutor que controla o território.

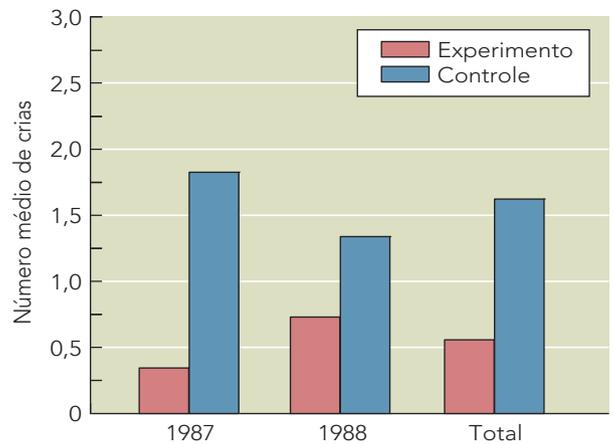


FIGURA 13.21 Ajudantes de ninho auxiliam pais a criarem mais irmãos na gralha *A. coerulescens*. O gráfico mostra números de filhotes vivos após 60 dias nos ninhos experimentais que perderam seus ajudantes e em ninhos-controle não manipulados durante um experimento de 2 anos. Adaptada de Mumme.¹⁰²³



Felosa-das-seychelles

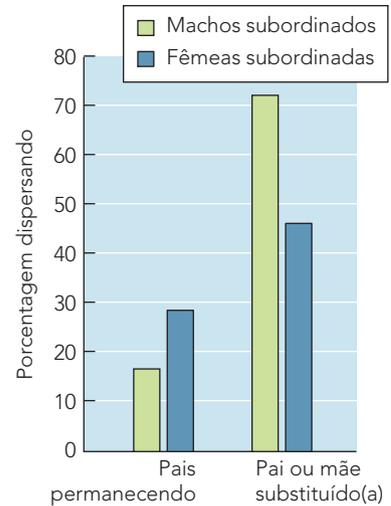


FIGURA 13.22 Ajudantes de felosa-das-seychelles têm maior probabilidade de abandonar seus territórios natais se perderem um ou ambos os pais que tenham ajudado previamente. Observe as anilhas coloridas que possibilitam aos pesquisadores acompanhar os indivíduos. Fotografia de Cas Eikenaar; dados de Eikenaar e colaboradores.⁴³¹

Para discussão

13.8 Ajudantes no ninho têm sido encontrados em apenas 3% de todas as espécies de aves.⁶³¹ Um atributo dessa pequena minoria de aves que tem sido relacionado frequentemente com a evolução dos ajudantes é a dispersão retardatária dos juvenis, como ilustramos para as gralhas *A. coerulescens* da Flórida e as felosas-das-seychelles. Mas outro fator que poderia ter promovido a evolução do comportamento de ajuda seria uma baixíssima taxa de mortalidade de adultos. Às vezes, essas duas ideias têm sido apresentadas como hipóteses competitivas, mas como elas poderiam refletir a mesma pressão ecológica que faz a ajuda no ninho uma opção “faça o melhor de uma má condição” para aves jovens?

A flexibilidade do comportamento exibido pelas felosas-das-seychelles não é única para essa espécie. Considere como uma fêmea jovem de abelheiro-da-cara-branca (*Merops bullockoides*) toma decisões condicionais adaptativas sobre a reprodução (Figura 13.23). Essa ave africana nidifica em colônias dispersas em bancos de areia. Como os machos de martim-pescador-malhado, jovens fêmeas de abelharuco-de-teta-branca podem escolher entre acasalar, ajudar um par reprodutor no seu ninho ou esperar pela próxima estação reprodutiva na própria colônia. Se um macho solteiro, dominante e mais velho corteja uma fêmea jovem, ela quase sempre deixa sua família e o território natal para nidificar em uma diferente parte da colônia, particularmente se seu parceiro tem um grupo de ajudantes para assistir na alimentação da cria que eles produzirão, e sua escolha usualmente resulta em altas recompensas em aptidão direta. Mas se machos subordinados e jovens são os únicos parceiros potenciais disponíveis para ela, a jovem fêmea normalmente recusará o parceiro. Machos jovens vêm com poucos ou nenhum ajudante, e, quando tentam nidificar, são frequentemente atacados pelos pais, que tentam forçá-los a abandonar suas parceiras e retornar ao ninho natal para criarem seus irmãos e irmãs.

Uma fêmea que opta por não pairar sob condições desfavoráveis pode escolher colocar um ovo no ninho de um estranho ou tornar-se ajudante de ninho em seu próprio território natal – desde que o par reprodutor seja seus pais, com quem ela tem parentesco próximo. Se um ou ambos os pais tiverem morrido ou abandonado o ninho, ela provavelmente não criará os filhotes, uma vez que são no máximo meio-irmãos; em vez disso, ela simplesmente esperará, conservando sua energia para um período melhor para se reproduzir.⁴⁴² Dessa forma, embora filhas de abelheiros tenham o po-

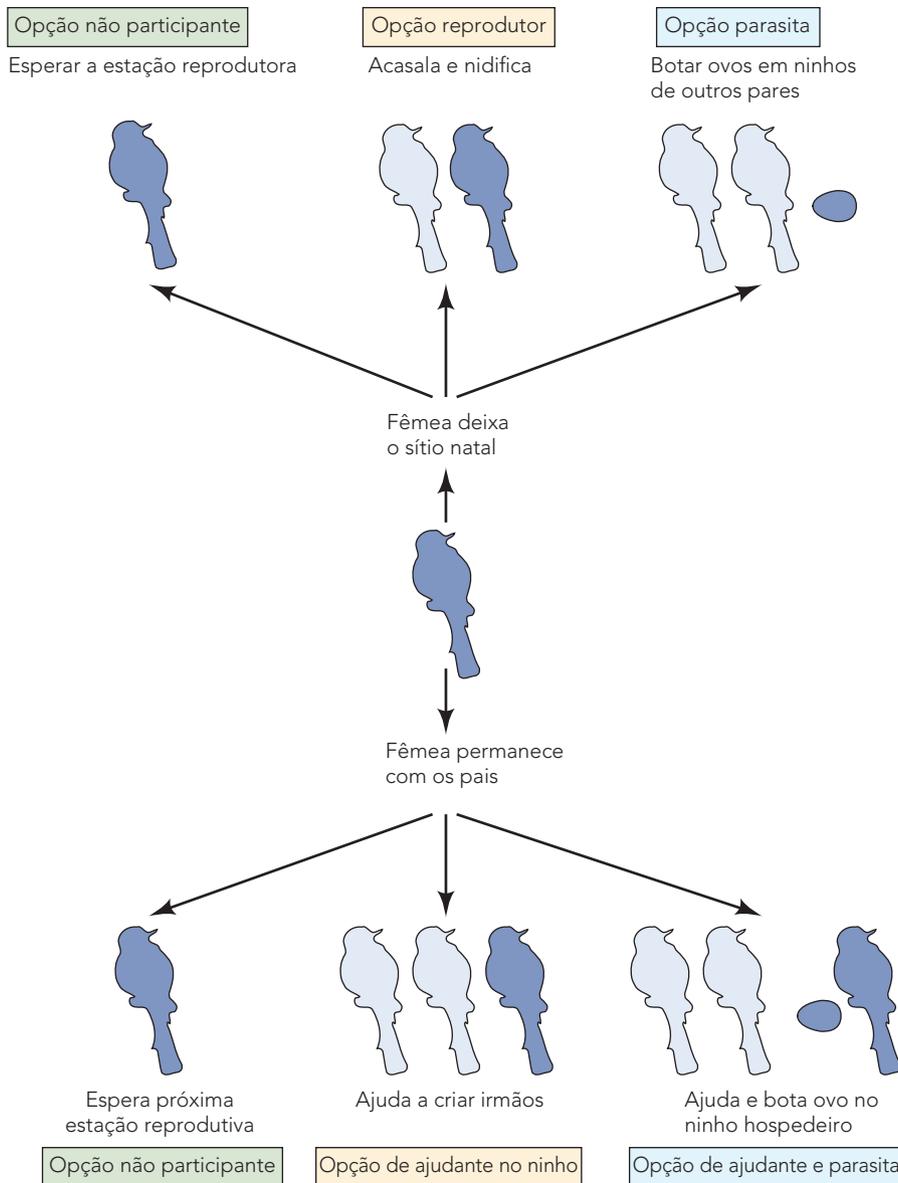


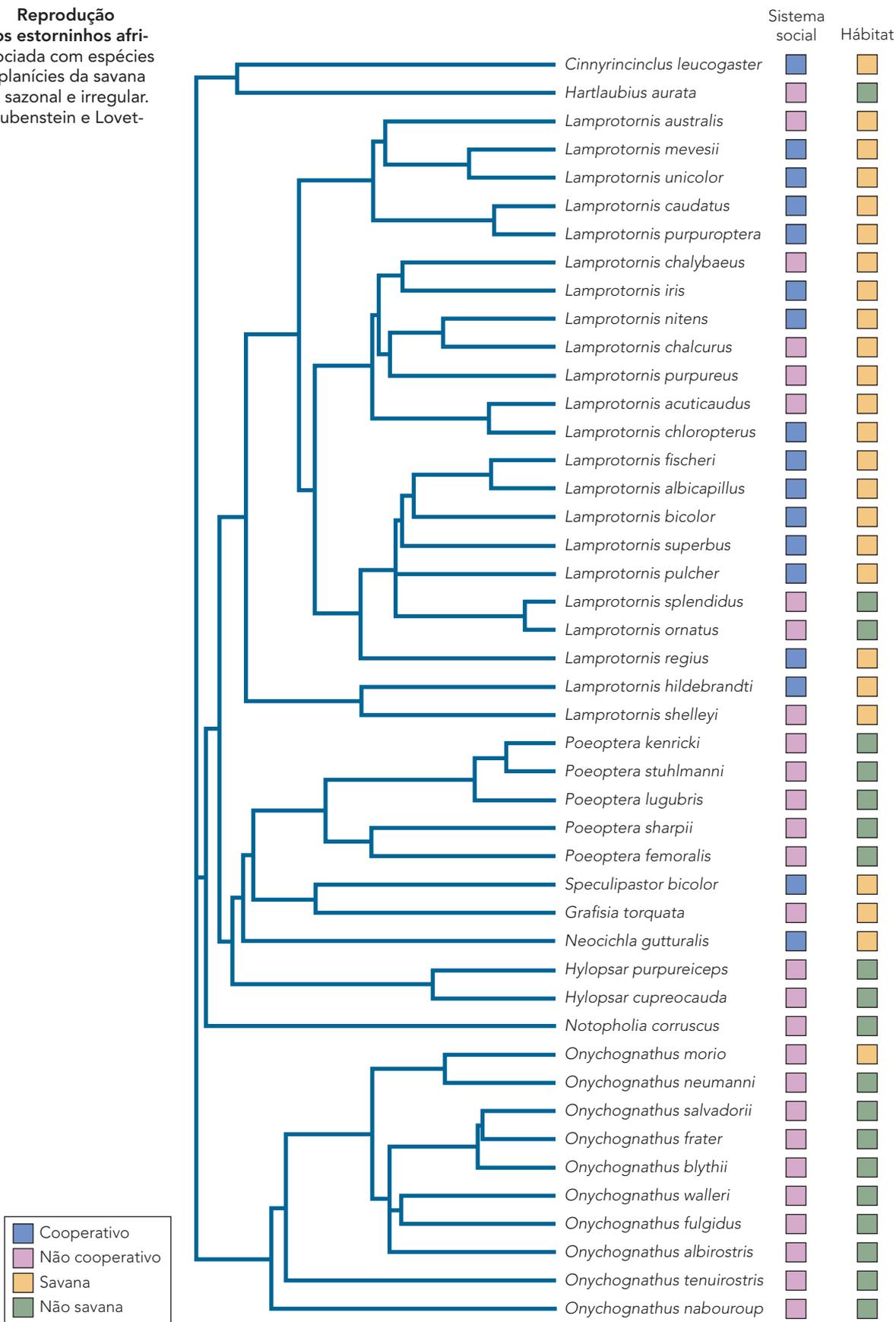
FIGURA 13.23 Táticas reprodutivas condicionais dos abelharucos-de-testa-branca. Fêmeas dessa espécie têm muitas opções, entre as quais a ajuda de ninho. Fêmeas selecionam uma determinada tática dependendo das circunstâncias. Adaptada de Emlen, Wrege e Demong.⁴⁴²

tencial para se tornarem ajudantes de ninho, elas escolhem essa opção apenas quando os benefícios da aptidão indireta são substanciais.

A história evolutiva da ajuda no ninho

Ajudantes de ninho não são tão comuns entre as aves, o que nos leva a perguntar sobre as circunstâncias ecológicas especiais responsáveis pela evolução do comportamento de ajuda. Dustin Rubenstein e Irby Lovette exploraram esse tópico com uma análise comparativa de espécies africanas de estorninhos. Entre dúzias de espécies dentro desse grupo, algumas têm ajudantes de ninho, enquanto outras não os têm. Rubenstein e Lovette consideraram os sistemas sociais das espécies com relação aos seus habitats e descobriram que a ajuda estava fortemente associada com os estorninhos que vivem nas savanas africanas comparados aos que vivem em desertos ou florestas (Figura 13.24). As savanas são habitats na África onde a chuva é sazonal e altamente variável, de acordo com os registros climatológicos realizados ao longo de um século. À medida que as espécies ocuparam as savanas, elas evoluíram independentemente seus sistemas de reprodução cooperativa repetidas vezes, sugerindo

FIGURA 13.24 Reprodução cooperativa nos estorninhos africanos está associada com espécies que vivem nas planícies da savana onde a chuva é sazonal e irregular. Adaptada de Rubenstein e Lovette.¹²⁴⁹



uma conexão causal entre o fator ambiental (hábitat de savana) e o sistema social (ajuda no ninho).¹²⁴⁹

Esse cenário, que focaliza a imprevisibilidade ecológica como direcionador do prolongamento da vida familiar, difere de outra explicação, oferecida por Rita Covas e Michael Griesser.³⁰⁴ Para Covas e Griesser, o fato de espécies de vida longa serem bem representadas em espécies cujos jovens demoram para deixar o ninho indica uma conexão causal entre os dois padrões. Esses biólogos argumentaram que a dispersão tardia e a não reprodução pelas jovens aves requerem *previsibilidade ambiental* sob a forma de acesso garantido aos recursos controlados pelos seus pais territoriais. Sua conclusão, contudo, tem sido discutida por Daniel Blumstein e Anders Møller, cujos testes de hipótese de longevidade, envolvendo mais de 250 espécies de aves norte-americanas, resultaram em nenhuma relação causal entre longevidade e vida social nesse grupo, uma vez controlados os efeitos independentes como tamanho corporal, taxa de mortalidade e idade da primeira reprodução durante a vida social.¹³⁴ Em outras palavras, pode ser que a vida social surja porque em alguns ambientes a dispersão tardia e a reprodução sejam vantajosas, o que torna possível para os indivíduos viverem mais, e não que viver mais cause a evolução da reprodução cooperativa.

Insetos ajudantes de ninho

Embora algumas aves forneçam exemplos impressionantes de comportamento adaptativo da ajuda de ninho, o fenômeno também ocorre em formas altamente sofisticadas de certos insetos, incluindo as vespas *Polistes* já mencionadas no início do capítulo. Colônias de vespas *Polistes* normalmente consistem em uma ou mais fêmeas reprodutivamente ativas e um número de ajudantes de ninho, ou operárias, as quais são sempre fêmeas. De modo a gerar um conjunto de fêmeas ajudantes no início do ciclo colonial, as fêmeas reprodutoras fertilizam alguns óvulos pela liberação de espermatozoides de um órgão de armazenamento quando os óvulos passam pelo oviduto. Os ovos **diploides** gerarão fêmeas, enquanto para produzir um filho, a rainha necessita apenas fazer a postura de um ovo não fertilizado (**haploide**) (Figura 13.25).

As rainhas de vespas *Polistes* produzem filhas precocemente no ciclo colonial, porque muitas permanecem no ninho para ajudar a produzir mais crias, que no fim do ciclo incluirão tanto irmãos quanto irmãs, que serão destinados à reprodução e não à ajuda de ninho. No entanto, as filhas ajudantes de vespas *Polistes* têm ovários funcionais e são capazes de reproduzir. Mesmo se elas não tenham copulado, poderiam colocar ovos não fertilizados e produzir filhos, contribuindo para a sua aptidão direta se esses filhos sobrevivessem. Mas apesar de sua aparente capacidade para a reprodução individual, as operárias geralmente não fazem essa opção e, em vez

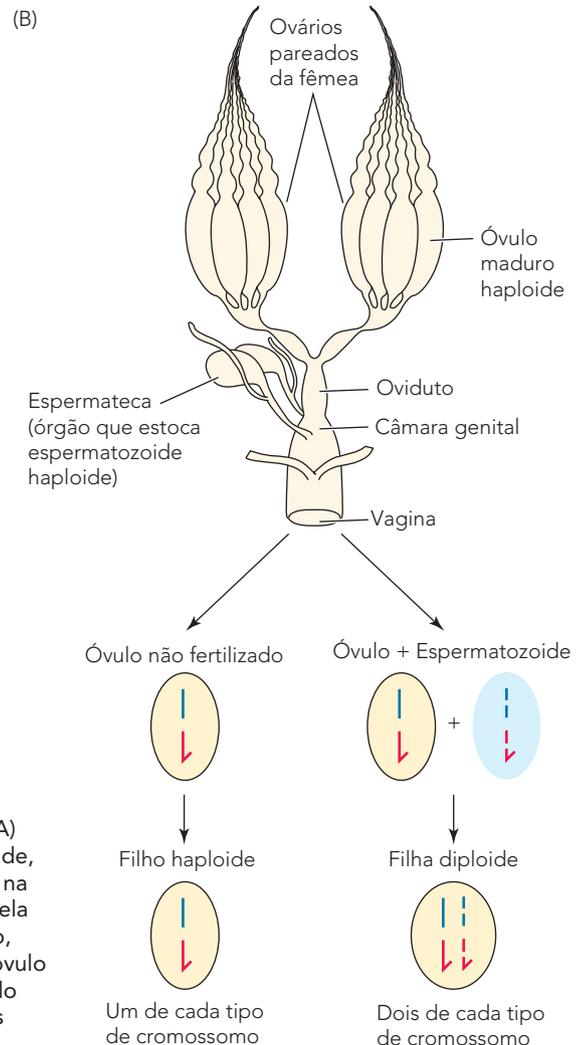


FIGURA 13.25 Determinação sexual haplodiploide nos Hymenoptera. (A) Quando um macho de abelha haploide copula com uma fêmea adulta diploide, ele fornece a ela uma quantidade de espermatozoides que serão estocados na espermateca da fêmea. (B) Quando uma fêmea "decide" produzir um filho, ela libera um óvulo maduro haploide de seu ovário e põe um ovo não fertilizado, que desenvolverá um macho. Quando produz uma filha, a fêmea fertiliza o óvulo maduro com espermatozoide de sua espermateca quando o óvulo passa pelo oviduto. Para fins de simplicidade, apenas dois cromossomos são mostrados aqui. Fotografia do autor.

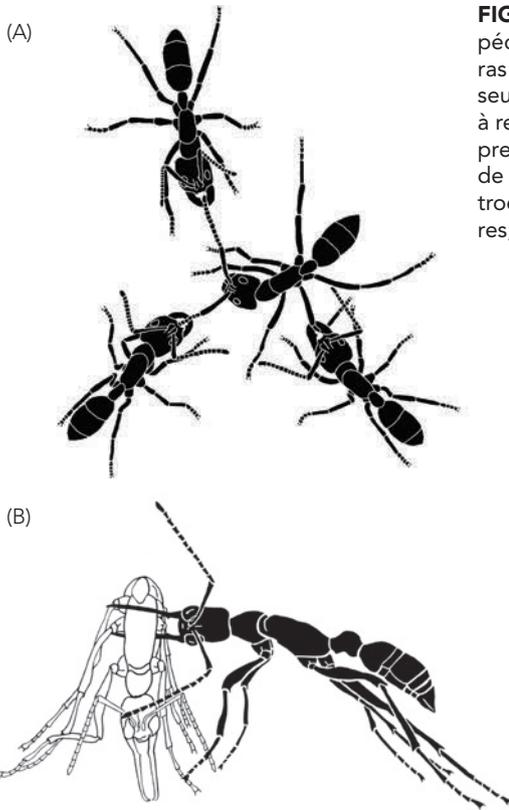


FIGURA 13.26 Conflito reprodutivo dentro de colônias de formigas. Em duas espécies de formigas, os indivíduos aptos a reproduzir são detectados pelas companheiras de ninho e fisicamente imobilizadas por horas ou dias. (A) A rainha espalhou com seu ferrão uma substância na formiga do centro. Três operárias seguram a pretendente à reprodução pelos apêndices, prevenindo-a de qualquer movimento. (B) A formiga em preto segurou e prendeu uma companheira de ninho cujos ovários estavam em início de desenvolvimento. Após segurar a formiga cativa por 3 ou 4 dias, uma operária pode trocar de lugar com outra para continuar a imobilização. A, de Monnin e colaboradores;¹⁰⁰⁴ B, desenho de Malu Obermayer, adaptada de Liebig, Peeters e Hölldobler.⁸⁶²

disso, trabalham, frequentemente de forma incansável, em benefício da rainha ou de seus filhos e filhas reprodutores. A explicação padrão para a recusa das operárias em se reproduzir individualmente tem sido que, ao desistir voluntariamente da reprodução direta em favor da ajuda e ao aumentar o sucesso relativo reprodutivo de seus parentes, as operárias teriam um ganho adicional líquido em aptidão inclusiva.

Uma hipótese um pouco distinta, mas relacionada ao altruísmo das operárias, argumenta que elas são coagidas a esse comportamento por meio de ações de policiamento da rainha ou outras operárias nas colônias. Tipicamente, essa punição é expressa na forma de destruição de quaisquer ovos postos pelas operárias. Mas o comportamento pode ser mais elaborado, como na formiga-tocandira, *Dinoponera quadriceps*, em que a fêmea dominante reprodutora (a rainha funcional) espalha com seu ferrão uma substância química sobre uma competidora potencial, que após será imobilizada por operárias de baixa posição hierárquica durante dias (Figura 13.26A).¹⁰⁰⁴ Da mesma forma, operárias de *Harpegnathos saltator* punem as companheiras de ninho, que têm seus ovários desenvolvidos, por meio de uma imobilização efetiva (Figura 13.26B), prevenindo-as de qualquer ação. Essas táticas inibem o desenvolvimento dos ovários das formigas imobilizadas.⁸⁶²

Tom Wenseleers e Francis Ratnieks testaram se essas sanções impostas sobre as operárias que tentam se reproduzir podem ser mais eficientes para que essa classe de indivíduos se comportasse de forma altruísta. Comparando dados quantitativos de 20 espécies de insetos sociais sobre (1) a eficiência dos esforços de policiamento dentro das colônias e (2) a proporção de operárias que colocaram ovos não fertilizados em suas colônias, Wenseleers e Ratnieks mostraram que quanto maior a probabilidade dos ovos de operárias serem destruídos, menor a proporção de operárias reprodutivas na colônia (Figura 13.27A). Esse resultado sustenta a hipótese do altruísmo forçado.¹⁵³⁹

Outra forma de observar esse tema seria considerar a porcentagem de machos em uma colônia de insetos sociais filhos de operárias, número que pode variar entre 0 e 100%. Se o policiamento por operárias for responsável pelos casos em que poucos são os machos filhos das operárias, então esses casos deveriam envolver espécies cujas operárias seriam mais proximamente aparentadas aos filhos da rainha do que aos filhos de outras operárias. Essa previsão também está correta (Figura 13.27B).

Para discussão

13.9 Considerando a conclusão dos dados na Figura 13.27B, por que será que quanto mais machos copulam com uma rainha de abelha melífera, mais atrativa a rainha é para as operárias em sua colônia e por mais tempo ela mantém uma força de trabalho que atua em seu interesse, e não pelos interesses reprodutivos particulares das operárias?¹²¹⁹

Em contraste, uma previsão-chave da hipótese do altruísmo voluntário não é encontrada. Se um alto grau de parentesco promove o comportamento altruísta, então

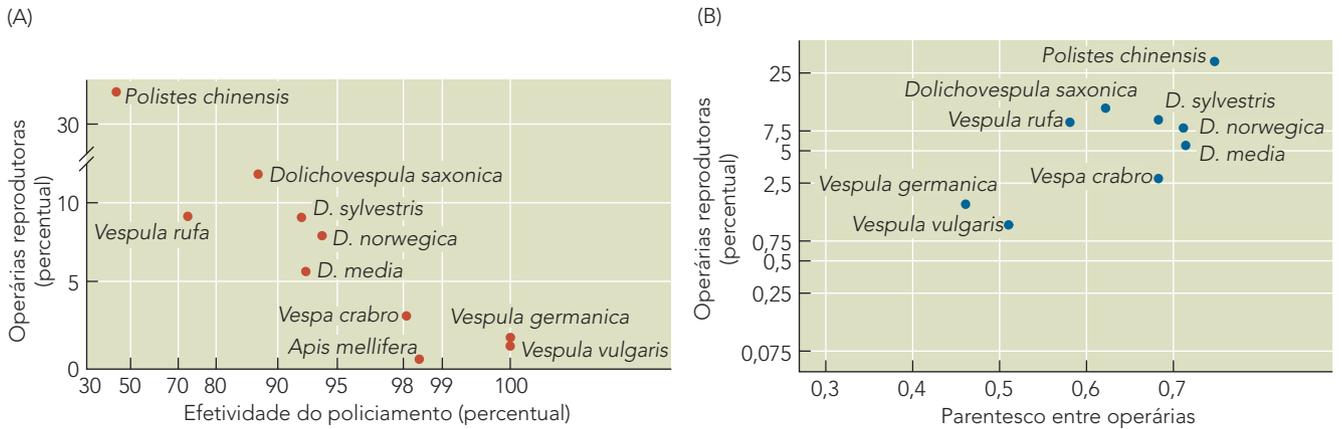


FIGURA 13.27 Operárias de insetos sociais são forçadas a serem altruístas? (A) A porcentagem de operárias reproduzindo nos ninhos de vespas sociais diminui à medida que outras operárias aumentam a eficiência na destruição dos ovos das operárias. (B) A porcentagem de operárias reproduzindo em colônias de vespas sociais aumenta conforme o parentesco entre as operárias aumenta. Os dados de ambos os gráficos sustentam a hipótese do altruísmo involuntário. Adaptada de Wenseleers e Ratnieks.¹⁵³⁸

quanto mais proximamente aparentadas as operárias forem umas com as outras (e, mais importante, com as futuras rainhas e machos produzidos na colônia), menor a probabilidade de uma operária produzir seus próprios filhos; na realidade, o exato oposto é verdadeiro (Figura 13.28).^{1187, 1538}

Podemos alocar ambas as explicações para o altruísmo observando que uma seria proximal e outra distal. Em nível proximal, as operárias são forçadas a desistir de se reproduzir pelo policiamento da colônia. Em nível distal, como as chances de reprodução das operárias declinam, a probabilidade de que o altruísmo involuntário das operárias venha a se tornar adaptativo para elas aumenta porque se rC for muito baixo, então rB não necessita ser maior para favorecer indivíduos que ajudam seus parentes. Mas ainda há a necessidade de alguns benefícios para a seleção indireta resultar na dispersão do altruísmo de alguma forma. O altruísmo de operárias resulta em ganhos de aptidão indireta no sentido de que os altruístas ajudem sua mãe a produzir reprodutores filhos e filhas “extras”. Considerando a alta taxa de perda de ninhos construídos e defendidos por uma simples vespa *Polistes* contra outras

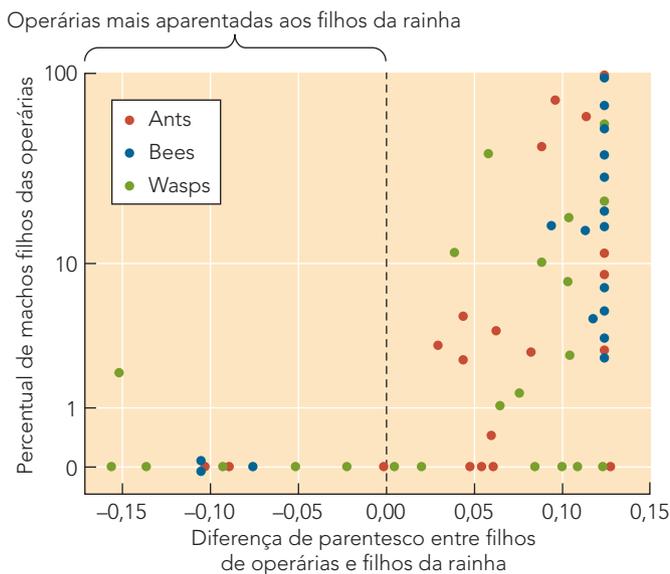


FIGURA 13.28 A proporção de machos produzidos por operárias varia entre formigas, abelhas sociais e vespas sociais. Quanto maior a diferença no parentesco dos filhos das operárias e da rainha (valores maiores que zero), maior a proporção de machos produzidos pelas operárias da colônia. Adaptada de Wenseleers e Ratnieks.¹⁵³⁹

fêmeas de vespas e predadores de ninho,^{511, 1054} podemos estar bastante confiantes de que os ajudantes normalmente maximizam o sucesso reprodutivo da rainha quando a ajudam. Nossa confiança nessa conclusão é sustentada pelos resultados de alguns estudos experimentais envolvendo a remoção experimental de vespas fêmeas subordinadas pelos pesquisadores. Em um desses estudos, os ninhos que perderam ajudantes não sobreviveram tão bem como aqueles em que elas foram retidas; em outro, o papel das subordinadas na produção da prole extra foi registrado experimentalmente.^{1323, 1441}

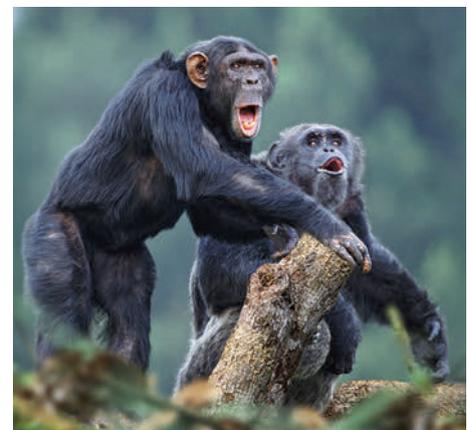
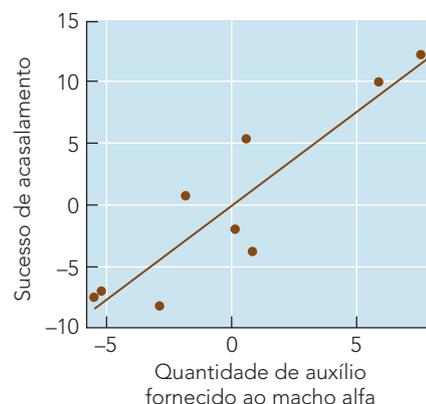
Para discussão

13.10 Colônias de himenópteros sociais às vezes perdem suas rainhas e podem permanecer órfãs por um tempo. Qual previsão você pode fazer sobre a proporção de operárias que criam seus próprios filhos em colônias órfãs? Que previsão você pode fazer sobre a proporção de operárias que continuarão a se comportar altruisticamente nessas colônias, as quais variam no grau com que as operárias são aparentadas umas com as outras?

Em alguns insetos sociais, as fêmeas subordinadas também encarregam-se de ajudar rainhas com as quais elas não possuem nenhum parentesco genético. Sob essas circunstâncias, nenhum ganho de aptidão indireta é possível para as operárias. Esse quebra-cabeça comportamental tem sido explicado com a ajuda de uma teoria transaccional do comportamento social. Essa teoria (também conhecida como “contratual”) considera as sociedades como arenas nas quais dominantes e subordinadas “negociam” seus direitos reprodutivos dentro do grupo.^{734, 1204} Uma derivação da teoria transaccional é o modelo de concessões, no qual um membro dominante do grupo concede uma certa quantidade de reprodução aos indivíduos mais inferiores hierarquicamente, possibilitando a eles algumas vantagens em permanecer no grupo, maximizando, assim, a aptidão do animal que permite essa concessão. Embora essa teoria seja aplicada principalmente aos insetos sociais, ela pode ser empregada a outros organismos sociais nos quais um indivíduo domina um número de subordinados. Por exemplo, machos de chimpanzés competem intensamente pela dominância nos seus grupos, mas o macho dominante pode permitir que alguns de seus subordinados se casalem de vez em quando, desde que eles o ajudem a se manter no topo (Figura 13.29).⁴¹⁸

Nas vespas *Polistes*, quando fêmeas não aparentadas ajudam uma rainha dominante, elas não obtêm aptidão indireta de sua assistência, como parentes da rainha obtêm, então essas fêmeas devem exigir algumas compensações em termos de aptidão direta por permanecer e ajudar. Pode-se prever que, dessa forma, rainhas aliadas

FIGURA 13.29 Machos alfa de chimpanzés permitem o acasalamento de outros machos do grupo. Quando o efeito da posição hierárquica de dominância foi controlado estatisticamente, o sucesso de acasalamento de um determinado macho foi altamente correlacionado com o número de vezes que o macho deu auxílio ao indivíduo dominante nas interações competitivas com outros machos do bando. Adaptada de Duffy, Wrangham e Silk.⁴¹⁸



Machos de chimpanzés



Polistes fuscatus rainha

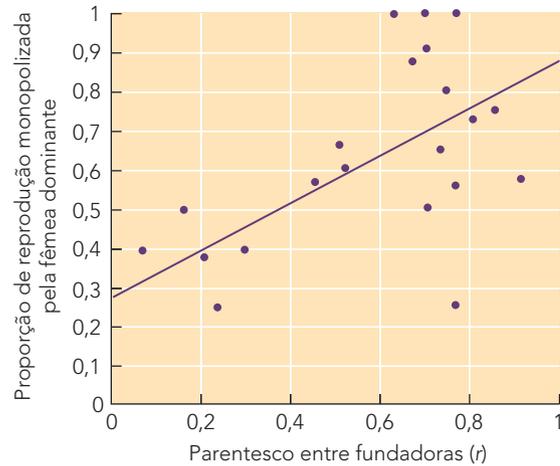


FIGURA 13.30 Teste de uma hipótese baseada na teoria transacional. Quando uma rainha de *Polistes fuscatus* não é intimamente aparentada a outras fêmeas fundadoras que se associam a ela para iniciar uma colônia, ela aparentemente concede algumas chances reprodutivas às suas companheiras, reduzindo o grau de monopólio que a fêmea dominante tem sobre a reprodução no ninho. Adaptada de Reeve e colaboradores.¹²⁰⁶

às fêmeas não aparentadas devam fazer maiores concessões para manter as ajudantes do que rainhas afortunadas o suficiente para ter um grupo de parentes disponíveis. De fato, quando fêmeas dominantes da vespa *Polistes fuscatus* se associam a ajudantes não aparentadas, as diferenças reprodutivas entre dominantes e subordinadas são menores do que quando todas as fêmeas em uma colônia dessa espécie são aparentadas umas as outras (Figuras 13.30).¹²⁰⁶

Hipóteses transacionais alternativas estão disponíveis, contudo, para casos nos quais as subordinadas ajudam rainhas não aparentadas. Talvez em vez de aceitar concessões de uma rainha, ajudantes subordinadas se reproduzam desde que consigam evitar o controle da fêmea dominante, algo em que elas podem ser muito boas. Em outras palavras, pode haver um cabo-de-guerra dentro da colônia, em que os membros tentam obter tantas oportunidades quanto possíveis para se reproduzirem em vez de simplesmente aceitar o que a rainha está disposta a oferecer.

O fato é que existem numerosos exemplos de sociedades de insetos que não se encaixam claramente no modelo de concessões. Em uma abelha social australiana, por exemplo, grupos reprodutivos compostos por dois indivíduos não aparentados exibem maior grau de desvio reprodutivo (com as dominantes levando a maior parte) do que se encontra em duplas de indivíduos intimamente aparentados.⁸³⁵ Esse resultado não é consistente com as expectativas da hipótese de concessões, mas condiz com as previsões de um cenário alternativo de cabo-de-guerra, no qual as dominantes são enfrentadas por subordinadas difíceis de controlar. Quando os membros de uma unidade social gastam tempo lutando uns com os outros, elas têm menos tempo para contribuir para a produtividade colonial. Desse modo, sob um cenário de cabo-de-guerra, esperaríamos que grupos de indivíduos não aparentados produzissem menos filhos do que grupos de aparentados, que teriam um incentivo em termos de aptidão indireta para moderar os conflitos com suas irmãs.

Subordinadas não aparentadas a um membro dominante do grupo poderiam, algumas vezes, tolerar uma redução na reprodução individual, pois (1) teriam poucas chances de fundar um ninho sozinhas e (2) teriam alguma chance de herdar um ninho no qual são ajudantes após a morte da rainha, momento em que sua compensação reprodutiva poderia ser substancial. (Observe a similaridade entre essa hipótese e aquelas propostas para explicar os ajudantes secundários nos martins-pescadores-malhados e exibições de parceiros beta nos píprideos *Chiroxiphia linearis*). Esse tipo de altruísmo facultativo (ver Figura 13.8) pode ser considerado ainda outro tipo de contrato social, com alguns indivíduos ajudando outros em tro-



Sericornis frontalis

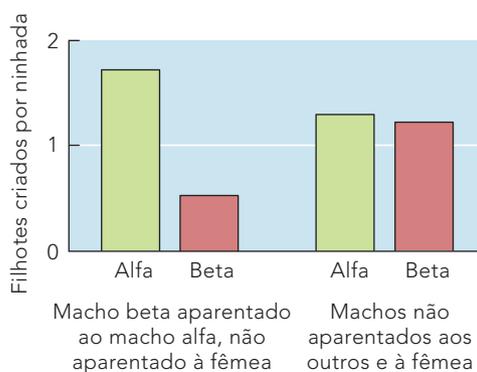


FIGURA 13.31 O efeito do parentesco sobre a igualdade de oportunidades reprodutivas em *Sericornis frontalis* que reproduzem cooperativamente. Adaptada de Whittingham, Dunn e Macgrath.¹⁵⁶⁰

ca da permissão para permanecer na colônia onde teriam alguma chance de se tornarem reprodutores dominantes. Em apoio a essa hipótese, observações de 28 ninhos de *Polistes dominulus* resultaram em 13 registros de uma mudança de dominância dentro do ciclo colonial, 10 das quais foram efetuadas por ajudantes residentes;¹¹⁸⁶ isso também ocorre em uma vespa social tropical pertencente a uma subfamília diferente. Nessa vespa, uma fêmea dominante tipicamente assume a reprodução total, enquanto as subordinadas a ajudam sendo ou não parentes da rainha. Na realidade, as não reprodutoras têm sua própria hierarquia de dominância em fila esperando a morte da rainha, o que dá à subordinada de alta posição hierárquica a chance de se tornar reprodutora independente. Além disso, pelo fato dessa nova dominante herdar um grupo de operárias, sua prole provavelmente sobreviverá mesmo se ela morrer antes do fim de um ciclo reprodutivo.¹⁴⁰³ O ponto é que existe uma riqueza de hipóteses alternativas para explicar a ajuda de ninho em Hymenoptera, e as evidências sugerem que muitas delas são válidas para uma ou outra formiga, abelha ou vespa.

Para discussão

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

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

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

A evolução do comportamento eussocial

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



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

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

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

Para discussão

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

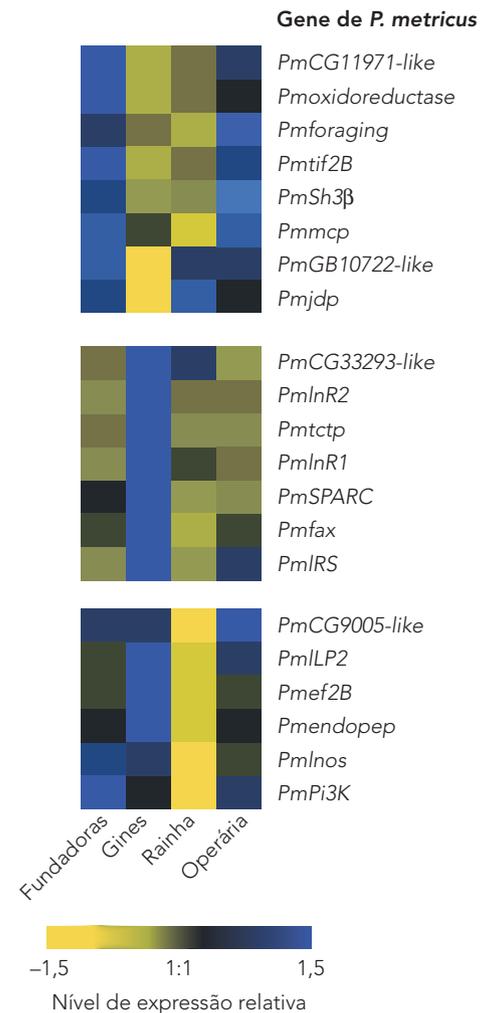
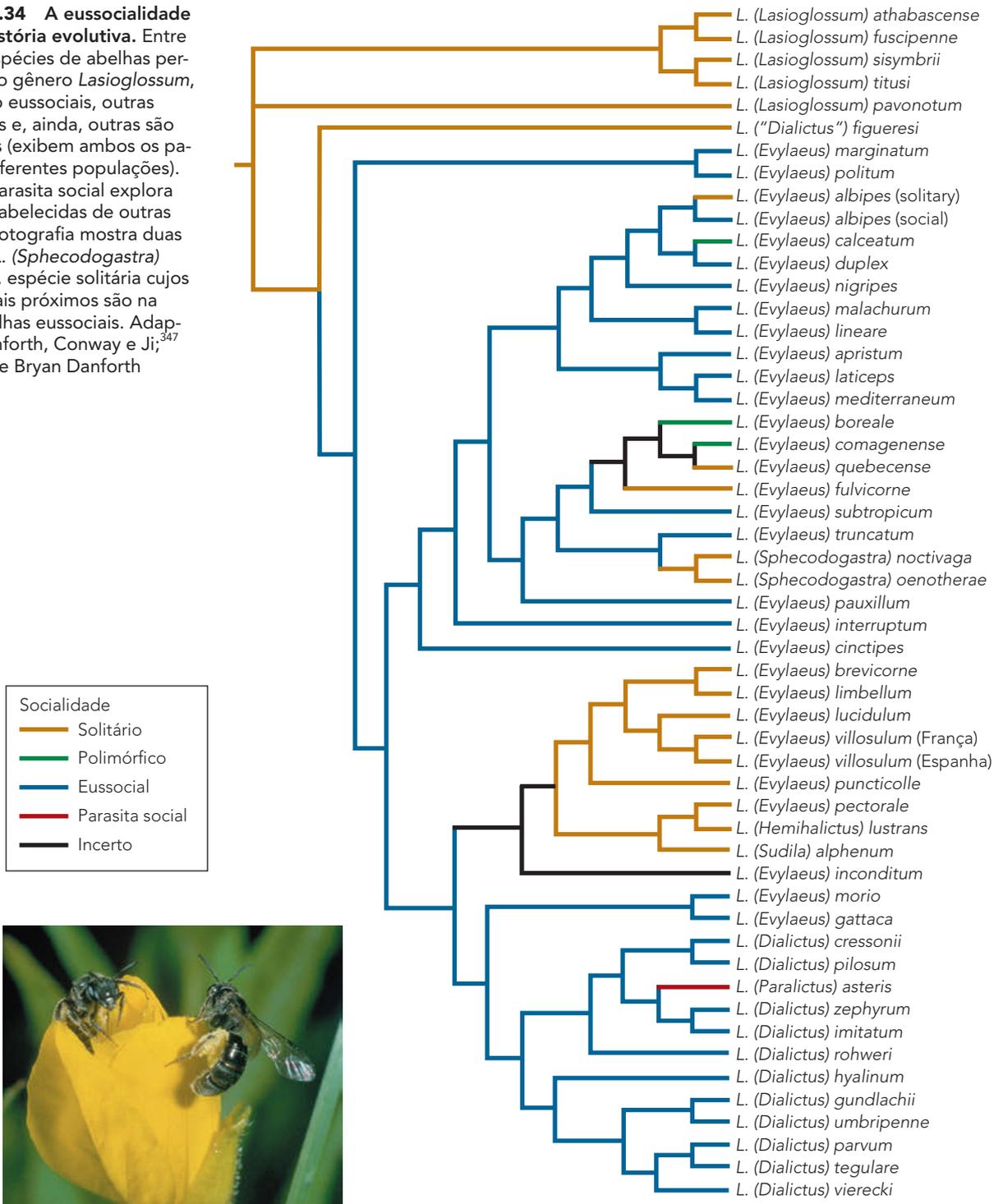


FIGURA 13.33 Fêmeas fundadoras e operárias da vespa *Polistes metricus* têm padrão similar de atividade de seus genes, enquanto futuras reprodutoras (gínes) e as rainhas exibem padrões muito semelhantes. Os genes escolhidos para a análise são conhecidos por serem expressos nos cérebros de operárias de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

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



Lasioglossum oenotherae

Determinação sexual haplodiploide e a evolução do altruísmo extremo

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

(A)



(B)



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

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

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

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

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

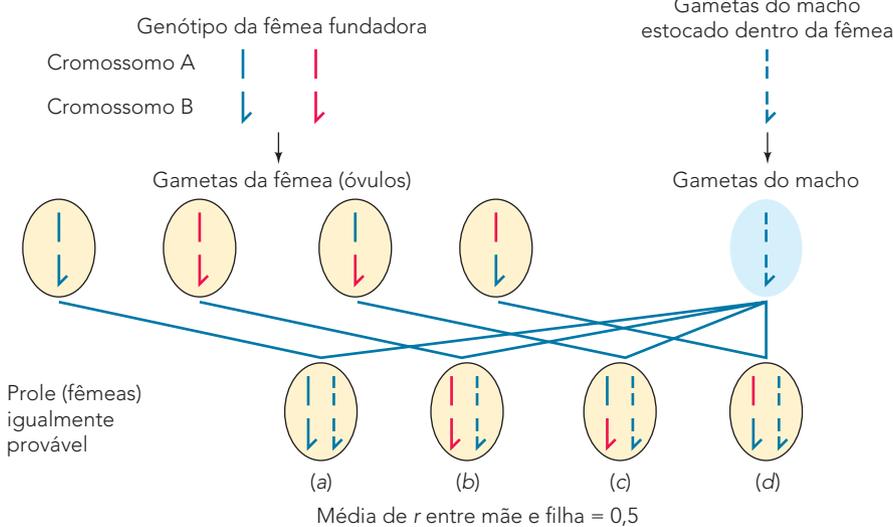
Hamilton enfocou a haplodiploidia nos Hymenoptera porque percebeu a significância da haploidia dos machos com relação ao coeficiente de parentesco entre as filhas desses machos. Já que os machos de formigas, abelhas e vespas têm apenas um conjunto cromossômico, e não dois conjuntos, todos os espermatozoides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

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

Testando a hipótese haplodiploide

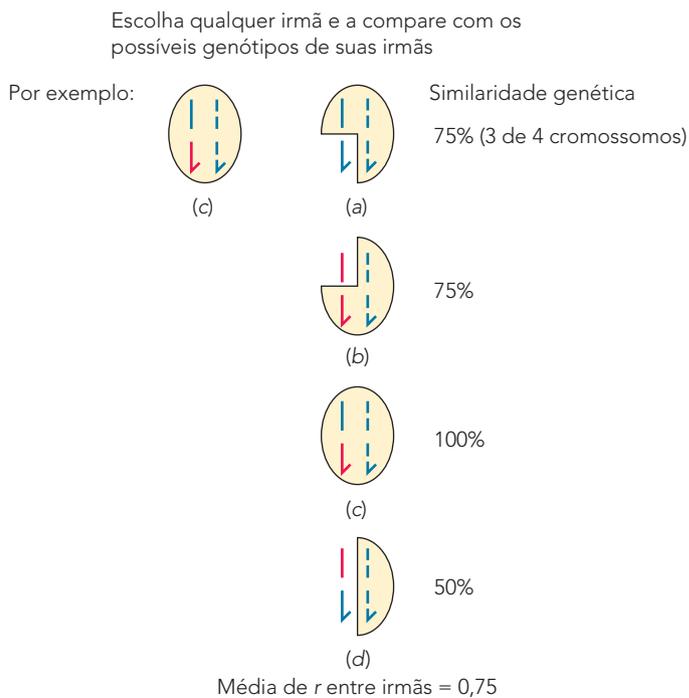
Observe, contudo, que existe uma explicação alternativa para certas características especiais da eussocialidade nos himenópteros, que não tem nada a ver com o sistema haplodiploide da determinação sexual. Sim, existem muitos Hymenoptera eussociais com fêmeas operárias e não machos, mas o cuidado parental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

(A) Parentesco genético mãe-filha

**FIGURA 13.36 Haplodiploidia e a evolução da eussocialidade nos Hymenoptera.**

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

(B) Parentesco genético irmã-irmã



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

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

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

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

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

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

Para discussão

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

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

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

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

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

Para discussão

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

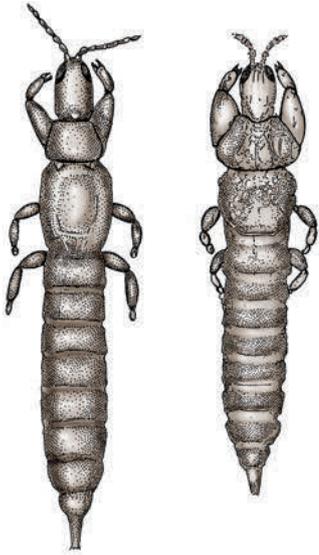


FIGURA 13.37 Um soldado estéril de tripes (direita) próximo à fêmea fundadora reprodutora (esquerda). Note as pernas anteriores maiores do soldado usadas para defender a galha ocupada por suas parentadas. Desenho baseado em uma fotografia, cortesia de B. Kranz e Bernie Crespi.

13.17 Conforme vimos, ajudantes e rainhas de insetos sociais podem disputar muitas coisas, apesar de serem membros de uma família (p. ex., ver Heinze, Hölldobler e Peeters^{64b}). Por que, por exemplo, uma operária com uma mãe monogamicamente acasalada deixaria sua mãe produzir filhas, mas tentaria produzir seus próprios filhos (assumindo que nessa espécie social, operárias tenham ovários funcionais)? Por outro lado, por que uma futura rainha não fecundada seria muito agressiva em relação às operárias que põem ovos no período anterior ao seu acasalamento, mas depois de acasalar ela deixa de ser agressiva? (Rainhas de algumas formigas põem ovos em sua colônia natal tanto antes quanto depois do acasalamento.³³²)

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

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

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

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

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

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

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

Eussocialidade na ausência de parentesco muito próximo

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

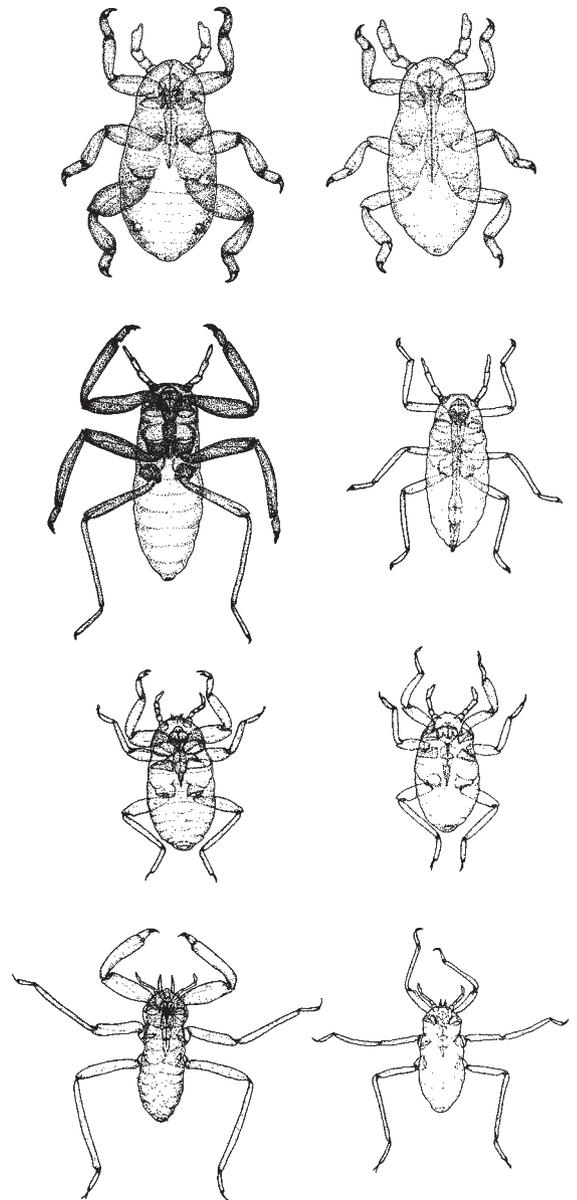


FIGURA 13.38 Altruísmo em afídeos. Quatro espécies de afídeos cujos soldados obrigatoriamente estéreis (esquerda) com pernas para agarrar e bicos curtos e afiados protegem suas companheiras de colônia mais delicadas, que possuem potencial para reproduzir quando amadurecem. As espécies foram desenhadas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

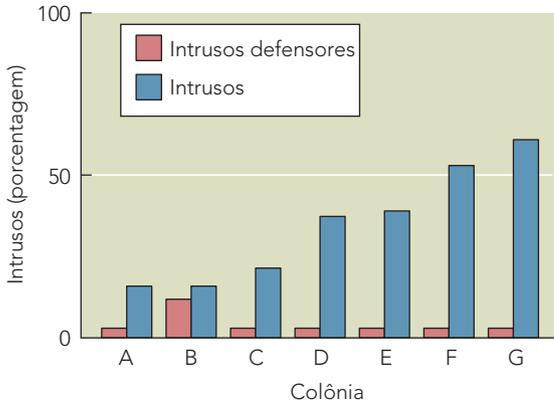


FIGURA 13.39 Comportamento egoísta dos invasores dos afídeos clones. Colônias de afídeos podem conter afídeos intrusos originários de outras galhas. Embora esses intrusos formem uma proporção considerável do grupo, quase nenhum recém-chegado toma parte na defesa da galha. Em vez disso, defensores são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

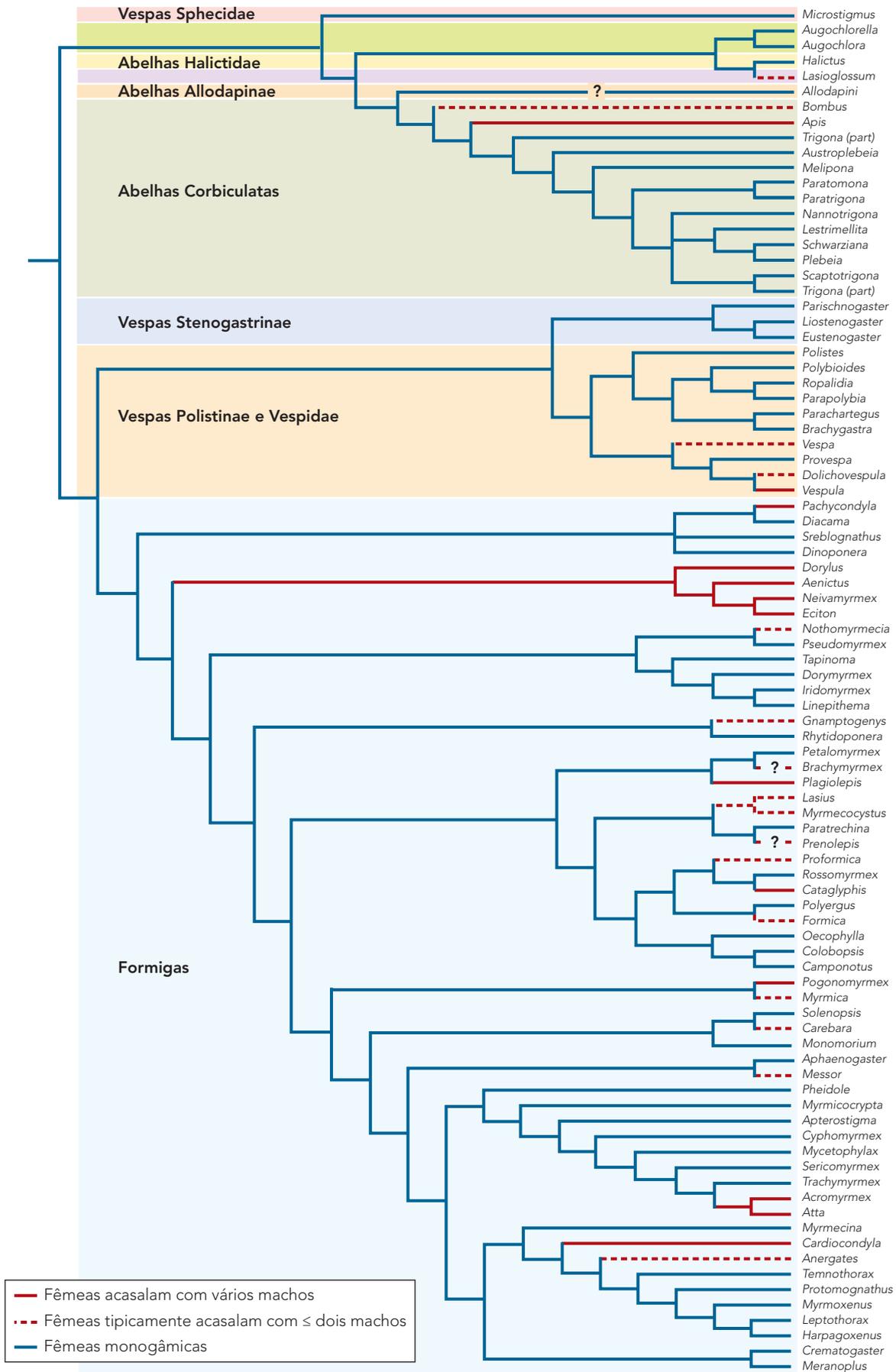
soldados altruístas são extremamente raros, aparecendo em apenas 1% das milhares de espécies de afídeos com reprodução assexuada. Mesmo entre os muitos afídeos formadores de galhas, os soldados são ainda incomuns, tendo evoluído em aproximadamente 50 espécies,¹⁸³⁷ geralmente aquelas cujas colônias desenvolvem lentamente e ocupam galhas com aberturas pelas quais seus predadores podem entrar.¹¹⁴⁰ Como vimos, o altruísmo em soldados nesses poucos afídeos pode, às vezes, persistir em colônias contendo intrusos não aparentados, condição que diminui o parentesco médio dos indivíduos da colônia.

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

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

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

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



— Fêmeas acasalam com vários machos
 - - - Fêmeas tipicamente acasalam com ≤ dois machos
 — Fêmeas monogâmicas



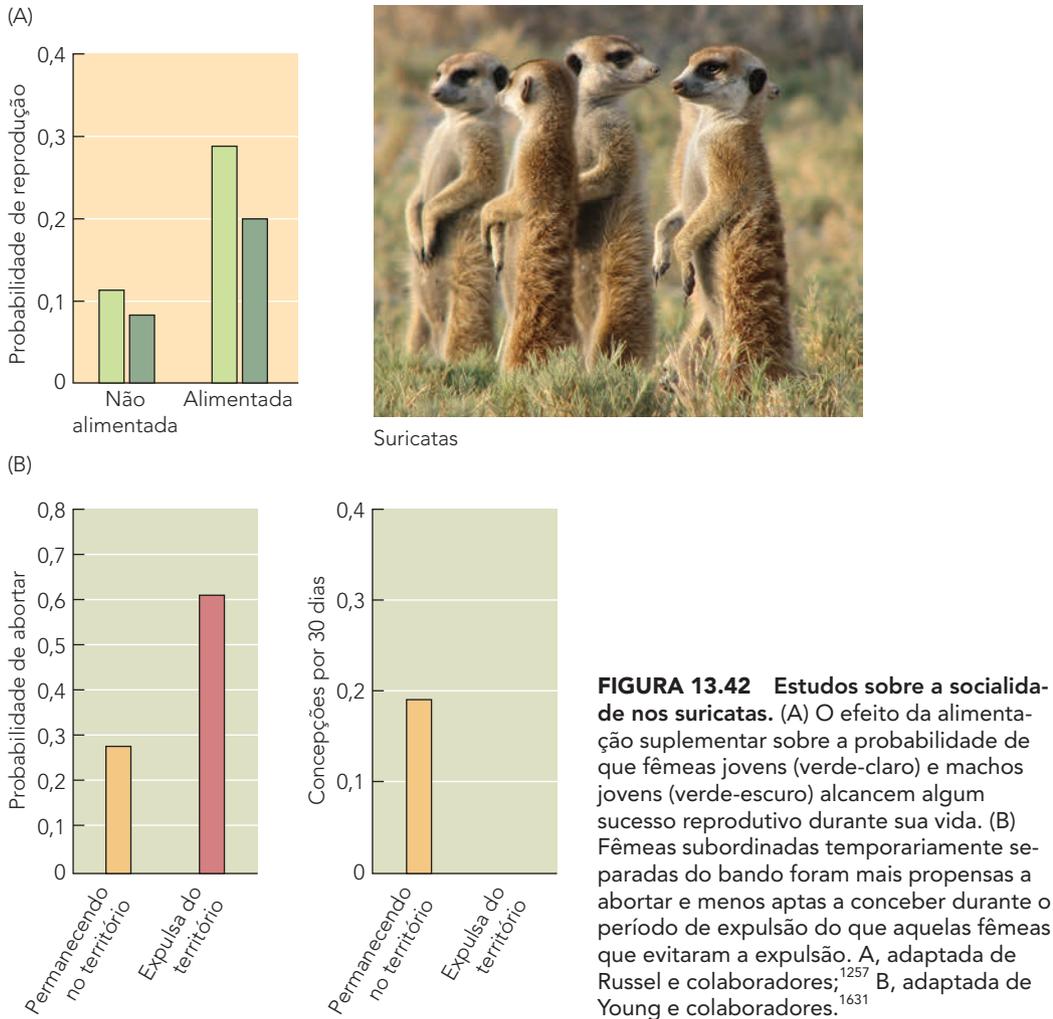
FIGURA 13.41 Mamífero com casta efetivamente estéril. Ratos-toupeira-pelados vivem em colônias grandes formadas por muitos operários e operárias que servem uma rainha e um ou poucos machos reprodutivos. Fotografia de Raymond Mendez.

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

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

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

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



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

Para discussão

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



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

A ecologia da eussocialidade

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

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

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

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

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

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

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

Resumo

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

Leitura sugerida

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

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