



# 7

## A Evolução do Comportamento Alimentar

**E**m nossa análise sobre o comportamento antipredatório, mostramos como a abordagem custo-benefício pode ser usada para estabelecer se certa característica comportamental tem função adaptativa de promover a sobrevivência. Espécies alvos de predadores desenvolveram grande número de adaptações desse tipo. Considerando que a maioria dos animais é tão boa em adiar sua morte, você agora pode ter certa simpatia pelos forrageadores predadores, que têm de superar uma série de obstáculos quando procuram algo para comer. Por outro lado, a predatória toupeira-nariz-de-estrela (ver Figura 4.26) requer apenas 120 milissegundos para processar a informação recebida por seus longos e sensíveis apêndices nasais. Como resultado, esse predador, que se alimenta em túneis completamente escuros, consegue identificar e consumir de modo quase instantâneo os vermes e outros invertebrados que vivem abundantemente nas áreas alagadiças onde a toupeira forrageia.<sup>248</sup> À noite, no céu sobre as áreas alagadiças onde a toupeira caça eficientemente com seu nariz, morcegos capturam mariposas na completa escuridão, graças ao seu sistema de detecção de presas, bastante diferente, mas igualmente espetacular (ver Figura 4.13). Talvez, apesar de tudo, não precisamos ter tanta pena dos predadores. De certo modo, as fantásticas habilidades de caça que exibem são produto das defesas de suas presas, que favoreceram a

◀ Esse pássaro (*Psaltriparus minimus*) escolheu esse cacho de frutos para maximizar o consumo calórico, para adquirir um nutriente essencial ou para evitar forragear em áreas onde os predadores estão em maior número? Fotografia de Bruce Lyon.



evolução de mecanismos defensivos em uma corrida armamentista entre dois antagonistas (ver Figura 6.9). Como resultado, predadores geralmente conseguem o suficiente para se alimentar.

Este capítulo examina hipóteses sobre o valor adaptativo de vários elementos do comportamento alimentar dos animais, com o objetivo de ilustrar como ecólogos comportamentais usam as ferramentas teóricas de que dispõem, incluindo a teoria da otimização e a teoria dos jogos.

## Comportamento de forrageio ótimo

Um corvo forrageando deve tomar diversas decisões. Onde deve procurar comida? A que hora do dia? Qual presa? Quanto tempo deve gastar para processar a presa encontrada? Adeptos da teoria da otimização poderiam analisar cada uma das decisões de forrageio em termos da contribuição para a aptidão do corvo a partir do teste de quanto o comportamento da ave é ótimo (maximização da aptidão). Usaremos essa ideia para examinar as escolhas que corvos fazem sobre quais conchas abrir.

Quando um corvo (*Corvus caurinus*) localiza bivalves ou gastrópodes, às vezes, mas nem sempre, os captura, voa e então deixa cair a vítima contra uma superfície dura. Se a concha do molusco se partir na rocha, a ave voa atrás da presa e arranca a carne exposta (vídeo disponível em <http://illuminations.nctm.org/java/Whelk/student/crows.html>).

A importância adaptativa do comportamento da ave parece simples: ela não consegue usar o bico para abrir a concha extremamente dura de certos moluscos. Portanto, ela quebra a concha deixando-a cair sobre rochas. Isso parece adaptativo. Caso encerrado. Porém, podemos ser mais ambiciosos em nossa análise sobre a decisão de forrageio do corvo. Um corvo faminto procurando comida tem que decidir qual molusco capturar, quão alto voar antes de jogar a presa e quantas vezes repetir esse comportamento se a concha não quebrar na primeira tentativa.

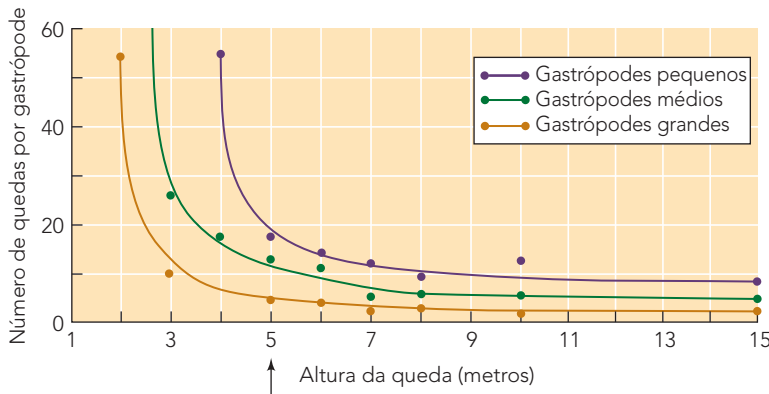
Reto Zach fez várias observações ao assistir corvos forrageando:

1. Os corvos capturaram apenas os gastrópodes grandes de 3,5 a 4,4 centímetros de comprimento;
2. Os corvos voavam cerca de 5 metros antes de largar os gastrópodes escolhidos;
3. Os corvos continuaram tentando com o mesmo gastrópode escolhido até ele se abrir, mesmo que fossem necessários vários vôos.

Zach tentou explicar o comportamento do corvo determinando se o comportamento das aves era ótimo no sentido de maximizar a carne do gastrópode disponível para consumo por unidade de tempo gasta forrageando<sup>1634</sup>. A hipótese da otimização gerou as seguintes previsões:

1. Gastrópodes grandes deveriam quebrar com maior probabilidade do que os pequenos após uma queda de 5 metros;
2. Quedas de menos de 5 metros deveriam resultar em uma taxa reduzida de quebra, enquanto quedas muito maiores que 5 metros não deveriam aumentar muito as chances de abrir o gastrópode;
3. A probabilidade de um gastrópode quebrar deveria ser independente do número de vezes que ele já foi jogado.

Zach testou as previsões da seguinte maneira: ergueu um mastro de 15 metros de altura em uma praia rochosa e colocou uma plataforma cuja altura poderia ser ajustada, da qual gastrópodes de diversos tamanhos poderiam ser largados



Corvus caurinus

**FIGURA 7.1** Decisões de forrageio ótimo pelo corvo *Corvus caurinus* alimentando-se de determinados gastrópodes. As curvas mostram o número de quedas necessárias para quebrar os gastrópodes de diferentes tamanhos a diferentes alturas. Os corvos pegam apenas gastrópodes grandes, com mais calorias disponíveis, e os deixam cair de uma altura de aproximadamente 5 metros, minimizando assim a energia gasta para abrir suas presas. Adaptada de Zach.<sup>1634</sup>

contra as rochas no chão. Ele coletou amostras de gastrópodes pequenos, médios e grandes e jogou-os de diferentes alturas (Figura 7.1). Em primeiro lugar, descobriu que gastrópodes grandes precisavam de significativamente menos quedas do que gastrópodes pequenos e médios para quebrar em alturas abaixo de 5 metros. Em segundo lugar, a probabilidade de um gastrópode grande quebrar aumentava drasticamente à medida que a altura de queda aumentava até aproximadamente 5 metros, mas acima dessa altura a taxa de quebra aumentava muito pouco. Em terceiro lugar, a chance de um gastrópode grande quebrar não era afetada pelo número de quedas e era sempre de uma chance em quatro a cada nova queda. Portanto, um corvo que abandona um gastrópode intacto depois de uma série de tentativas malsucedidas não teria maior probabilidade de quebrar um outro gastrópode de mesmo tamanho na próxima tentativa. Além disso, encontrar uma nova presa levaria mais tempo e energia.

Zach foi além e calculou o número de calorias médias necessárias para abrir um gastrópode grande (0,5 quilocalorias), o que ele subtraiu da energia presente em um gastrópode grande (2,0 quilocalorias), resultando no ganho líquido de 1,5 quilocalorias. Em contrapartida, gastrópodes de tamanho médio, que requerem maior número de quedas para quebrarem, podem resultar em perda líquida de 0,3 quilocalorias; tentar abrir gastrópodes pequenos poderia ser ainda mais desastroso. Assim, o comportamento do corvo de rejeitar todo e qualquer gastrópode exceto os grandes é adaptativa, levando em conta que aptidão é uma função de energia adquirida por unidade de tempo.<sup>1634</sup>

## Para discussão

**7.1** Em alguns locais, corvos norte-americanos abrem nozes jogando-as contra superfícies duras. Diferentemente dos corvos ao abrir gastrópodes, esses corvos americanos reduzem a altura de arremesso de 3 para 1,5 metros entre a primeira e a quinta tentativa. Se essa for uma tendência adaptativa, quais previsões decorrem de diferenças entre gastrópodes e nozes na probabilidade de quebra após quedas sucessivas? Além disso, esses corvos tendem a jogar as nozes de alturas menores quando outros corvos estão presentes nos arredores. Se essa característica for uma adaptação, qual previsão deve ser verdadeira? Compare suas respostas com os dados de Cristol e Switzer.<sup>321</sup>

## Para discussão

**7.2** *Taxidea taxus*, mustelídeo que ocorre na região de Oklahoma nos Estados Unidos, pode caçar tanto escorpiões quanto esquilos. Cada escorpião fornece apenas 10 calorias, mas são necessários apenas 2 minutos, em média, para achá-los, com um adicional de 3 minutos para remover o aguilhão. Já um esquilo oferece 1.000 calorias, mas são necessárias, em média, 3 horas para achar e 90 minutos adicionais para capturar, matar e finalmente consumir um exemplar. Se a intenção do mustelídeo é maximizar a taxa de ganho calórico, ele deveria forragear esquilos, escorpiões ou ambos? Mostre seus cálculos (Agradecimentos a Doug Mock por essa questão).

Tal como observado anteriormente, uma premissa central para o estudo da otimização no sistema corvo-gastrópode foi de que os corvos atingem máximo sucesso reprodutivo ao maximizarem o número de calorias ingeridas por unidade de tempo. Mas isso precisa ser testado. A relação entre a eficiência em abrir um gastrópode e sua aptidão não foi estabelecida para corvos, mas em um experimento com mandarins de cativeiro: as aves foram alimentadas com o mesmo tipo de alimento sob regimes diferentes, de forma que algumas aves tiveram custos maiores de forrageio que outras, e o resultado foi que os indivíduos com maior ganho calórico diário sobreviveram melhor e reproduziram mais que os outros.<sup>853</sup> Em estudo ainda mais recente, mandarins que consumiram menores taxas de ração durante 6 semanas (porque tinham que procurar sementes misturadas em grandes quantidades de palha e impurezas) demoraram mais para botar seus primeiros ovos em comparação com outros mandarins com a mesma quantidade de comida sem impureza em meio às sementes.<sup>1569</sup>

Em um experimento não controlado de natureza similar, o consumo de comida se mostrou relacionado à sobrevivência do maçarico-de-papo-vermelho. Durante a primavera, essas aves migratórias aterrissam nas praias da Baía de Delaware, no leste dos Estados Unidos, para se alimentarem dos ovos de xifosuros (quelicerados aquáticos) antes de completarem sua jornada até o norte do Canadá, onde finalmente se reproduzem. Populações de xifosuros caíram drasticamente nos últimos anos devido à coleta excessiva pelos pescadores que usam esses animais como iscas.<sup>60</sup> O resultado disso é que os xifosuros não colocam mais ovos numerosos como faziam no passado, e os maçaricos-de-papo-vermelho têm muito mais dificuldade de adquirir as 60 a 100 gramas de peso extra necessárias para conseguir completar a jornada com reservas o suficiente para enfrentar o tempo ruim que pode ocorrer durante a reprodução em solos canadenses.<sup>204</sup>

Se existe uma ligação direta entre alimentação e sobrevivência como os modelos de forrageio ótimo assumem, então esperaríamos uma queda brusca na população de maçaricos-de-papo-vermelho que param na Baía de Delaware durante a migração para o norte, e, de fato, essa população reduziu de 51.000 no ano de 2000 para 27.000 dois anos depois. Além disso, pesquisadores capturaram, pesaram e marcaram as aves na Baía de Delaware e recapturaram algumas das aves nos anos subsequentes. O peso inicial (da primeira coleta) das aves que sobreviveram e retornaram no segundo ano foi muito maior do que o peso inicial daqueles não recapturados ou vistos novamente, mais um indício de que adquirir energia com eficiência está diretamente associado com a aptidão.<sup>60</sup> Resultados semelhantes foram obtidos para uma população diferente de maçaricos-de-papo-vermelho que viajam da Islândia para o ártico canadense e voltam; nos anos em que as condições de reprodução no Canadá foram particularmente ruins, maçaricos anilhados que sobreviveram durante o verão estavam incomumente pesados quando partiram da Islândia em sua jornada migratória.<sup>1011</sup> Esses estudos revelam que só vale a pena aos maçaricos-de-papo-vermelho forragearem de maneira ótima na época pré-migratória em alguns e não todos os anos, mas as aves presumivelmente não conseguem prever quando as condições no local de reprodução tornam essencial o máximo ganho de peso extra nos dias que antecedem a viagem ao Canadá. Portanto, eles tentam assegurar as suas reservas de gordura necessária para a pior possibilidade.

## Para discussão

**7.3** O atobá-do-cabo, ave marinha, normalmente se alimenta de peixes oceânicos como as sardinhas; porém, durante a estação não reprodutiva, essas aves consomem grandes quantidades de restos de pescaria descartados por barcos pesqueiros que processam o fruto de sua pesca ainda no mar. Apesar dessas aves viverem bem com uma dieta misturada de restos e sardinhas, quando a estação reprodutiva começa e os jovens precisam ser alimentados, os atobás-do-cabo tentam alimentar os filhotes com peixes inteiros capturados no mar, em vez de lhes dar os restos jogados pelos barcos pesqueiros. Ainda assim, nos últimos anos, a grande maioria de filhotes morreu. Desenvolva algumas hipóteses e previsões para explicar a aparente falha dos atobás-do-cabo parentais em alimentar seus filhotes com uma dieta que promova o crescimento pleno e exija menos energia para ser adquirida. Leia Grémillet e colaboradores.<sup>577</sup>

## Como escolher um mexilhão ótimo

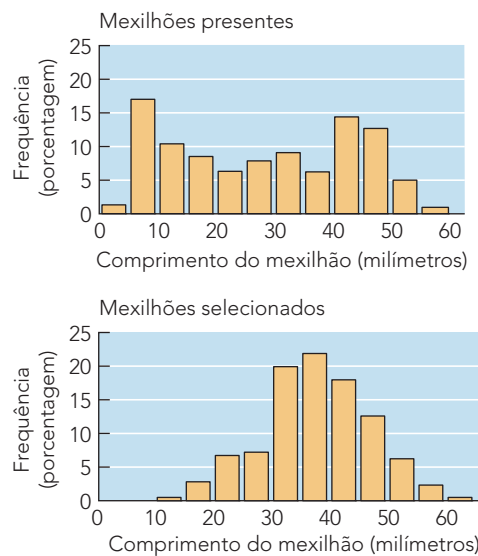
O *Haematopus ostralegus* é uma ave de praia que pode ter suas decisões de forrageio confrontadas com as previsões extraídas dos modelos de otimização. Dois pesquisadores belgas, P.M. Meire e A. Erynck, desenvolveram uma hipótese de maximização calórica para aplicar a algumas aves que se alimentam de mexilhões.<sup>972</sup> Assim como Reto Zach, eles calcularam o ganho líquido proporcionado por presas de diferentes tamanhos com base nas calorias que um mexilhão contém (benefício em termos de aptidão) e o tempo necessário para abri-lo (custo em termos de aptidão). Mesmo sendo necessário mais tempo para abrir os mexilhões com mais de 50 milímetros de comprimento, seja quebrando ou perfurando a concha, eles fornecem mais calorias por minuto que os mexilhões menores. Portanto, o modelo prevê que *H. ostralegus* deveria se concentrar principalmente nos maiores mexilhões. Mas, na vida real, as aves não preferem os mexilhões realmente maiores (Figura 7.2). Por quê?

*Hipótese 1:* O ganho líquido proporcionado por mexilhões muito maiores é reduzido, pois alguns deles não podem ser abertos de forma alguma, o que reduz a média de retorno por causa do manuseio da presa.

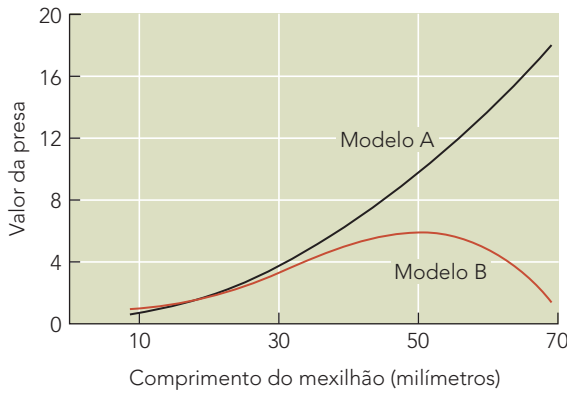
Em seus cálculos iniciais sobre qual o ganho líquido de cada presa, os pesquisadores consideraram apenas as presas que os indivíduos de *H. ostralegus* realmente



*Haematopus ostralegus*



**FIGURA 7.2** Presas disponíveis versus presas selecionadas. *Haematopus ostralegus* em forrageio escolhe mexilhões maiores do que o mexilhão médio disponível, mas não se concentram nos mexilhões maiores de todos. Adaptada de Meire e Erynck.<sup>972</sup>



**FIGURA 7.3** Dois modelos de forrageio ótimo geram previsões diferentes porque calculam o valor da presa de maneiras diferentes. O modelo A calcula o valor de um mexilhão com base apenas na energia disponível em mexilhões abertos de diferentes tamanhos, dividido pelo tempo necessário para abrir essas presas. O modelo B calcula o valor com mais uma consideração: a de que alguns mexilhões muito grandes têm que ser abandonados depois de atacados por serem impossíveis de abrir. Adaptada de Meire e Erynck.<sup>972</sup>

abriram (Figura 7.3, modelo A). Verificou-se que as aves ocasionalmente selecionam alguns mexilhões grandes incapazes de abrir, mesmo que façam muito esforço. O tempo gasto no manuseio desses mexilhões grandes e impenetráveis reduz a média da compensação de lidar com esse tamanho de presa. Quando levamos esse fator em consideração, um novo modelo de otimização aparece, gerando a previsão de que o *H. ostralegus* deveria se concentrar em mexilhões de 50 milímetros de comprimento ao invés das classes muito maiores (Figura 7.3, modelo B). Entretanto, as aves preferem os mexilhões de 30 a 45 milímetros de comprimento. Portanto, o tempo gasto lidando com os mexilhões grandes e invulneráveis falha na tentativa de explicar o comportamento de seleção de alimento de *Haematopus ostralegus*.

*Hipótese 2:* Não vale a pena atacar a maioria das mexilhões grandes, pois eles são cobertos de cracas, o que os torna impossíveis de abrir.

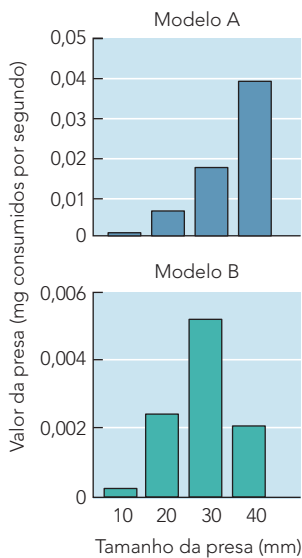
Essa explicação adicional para a aparente relutância dos indivíduos de *Haematopus ostralegus* em buscar os mexilhões grandes e cheios de calorias se sustenta pela observação de que as aves nunca encostam em mexilhões incrustados de cracas. Quanto maior for o mexilhão, maior a chance de que ele tenha adquirido um casaco impenetrável de cracas, descartando-o como opção. De acordo com o

modelo matemático cujos fatores são (1) tempo para abrir a presa, (2) tempo gasto nas tentativas frustradas de abrir um mexilhão e (3) faixa de tamanho real de presas de fato disponíveis, as aves deveriam centrar suas atenções nos mexilhões de 30 a 45 milímetros, e elas o fazem. Observe que esses pesquisadores usaram a teoria da otimização para produzir uma hipótese inicial rejeitada com base nas evidências coletadas. Então, eles modificaram o modelo e o colocaram sob novo teste, resultando na melhor compreensão do comportamento alimentar de *H. ostralegus*.

Outros pesquisadores também observaram o comportamento de forrageio do ponto de vista da otimização. Como consequência, sabemos atualmente que os *H. ostralegus* preferem mexilhões de concha marrom aos mexilhões de concha preta, provavelmente pela menor quantidade de água dos primeiros. Menor quantidade de água significa maior quantidade de presa acomodada no esôfago do predador, o que possibilita à ave forragear mais antes de terminar de processar os itens ingeridos,<sup>1028</sup> outra maneira com que *H. ostralegus* pode aumentar o ganho calórico por unidade de tempo.



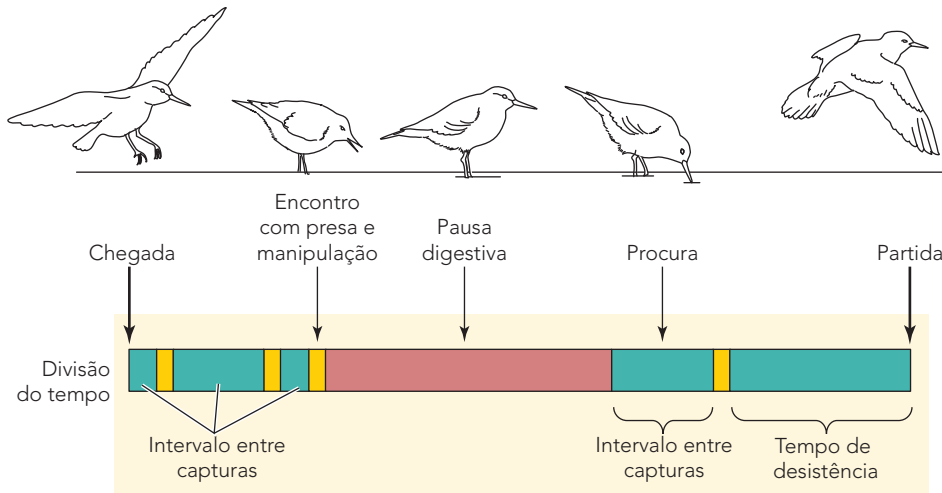
Peixe ciclídeo



**FIGURA 7.4** Dois modelos de forrageio ótimo sobre o valor de caçar lebistes de diferentes tamanhos para um peixe ciclídeo predador. Adaptada de Johansson, Turesson e Persson.<sup>728</sup>

### Para discussão

**7.4** Ciclídeos do gênero *Crenicichla* são peixes predadores que se alimentam de lebistes, um peixe menor. Pelo menos em laboratório e provavelmente também nos rios de Trinidad, esse predador tende a atacar e consumir lebistes grandes. Uma equipe de pesquisadores suecos mediu o tempo que uma espécie de ciclídeo leva para detectar, se aproximar, emboscar e atacar lebistes de 4 classes de tamanho (10, 20, 30 e 40 milímetros de comprimento). Os pesquisadores também anotaram a taxa de sucesso na captura para cada classe de tamanho e o tempo que demoravam para manipular e consumir as presas que de fato capturavam. Com esse dados, construíram dois modelos de valor da presa calculados por peso da presa consumido por unidade de tempo.<sup>728</sup> O modelo A considerava apenas o tempo de ataque e captura, enquanto que o modelo B incorporou a esses dois fatores o tempo pós-captura de manipulação da presa para calcular o peso de alimento consumido por unidade de tempo (Figura 7.4). Qual dos dois modelos você acredita ser um modelo de forrageio ótimo mais realístico e por quê? Tendo em vista os dois modelos, quais questões evolutivas são levantadas pela preferência dos ciclídeos pelos lebistes de 40 milímetros?



**FIGURA 7.5** Rodada de forrageio do maçarico-de-papo-vermelho. Depois de um período bem-sucedido de procura, a ave descansa para digerir a presa que encontrou e comeu. Quando reinicia o forrageio, ela então tem que decidir o quanto persistir em determinado local antes de se deslocar para outro. Adaptada de van Gils e colaboradores.<sup>1484</sup>

## Para discussão

**7.5** Maçaricos-de-papo-vermelho geralmente se alimentam de pequenos moluscos dotados de concha em grupos dispersos na região costeira. As aves pousam em determinado local e procuram presas que, quando encontradas, normalmente são engolidas inteiras, com concha e tudo. Se elas adquirem uma determinada quantidade de presas com concha espessa, geralmente fazem uma pausa digestiva para processar a concha. Com o intuito de se alimentar de maneira ótima, será que essas aves deveriam considerar o ganho calórico a curto prazo, calculado pelas calorias adquiridas de moluscos de diferentes tamanhos em relação ao tempo necessário para encontrar e consumir esses itens? Ou essas aves deveriam tomar decisões baseadas no ganho calórico a longo prazo, que exige considerar as calorias adquiridas em relação ao tempo de digestão? Sob quais considerações essas aves deveriam ignorar presas ricas em calorias, mas de conchas grossas, em favor de presas menores com menor valor calórico e conchas mais finas e mais fáceis de processar? Em algum momento, as aves partem para outro local, onde iniciam nova etapa de caça aos moluscos (Figura 7.5).<sup>1484</sup> Para determinar se as aves forrageiam de maneira ótima, você deveria calcular apenas a taxa de consumo e não o tempo de pausa para digestão? Em que momento uma ave deveria deixar um local?

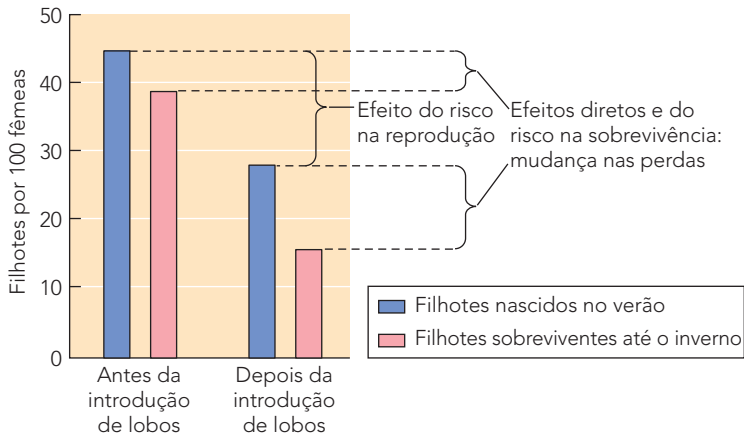
## Críticas à teoria do forrageio ótimo

Ao desenvolver e testar modelos de otimização, os pesquisadores concluíram que os corvos *Corvus caurinus* e ostraceiro *Haematopus ostralegus*, entre outras espécies, escolhem a presa que lhes fornece o maior benefício calórico em relação ao tempo gasto forrageando. Entretanto, algumas pessoas criticaram o uso da teoria da otimização com base no fato de que nem sempre os animais buscam por comida da maneira mais eficiente possível. Como vimos, entretanto, modelos de otimização não são construídos para fazer afirmações sobre a perfeição da evolução, mas sim para possibilitar testes que permitam verificar se as variáveis que moldaram a evolução do comportamento de um animal foram corretamente identificadas. Além disso, os fatores incluídos em um modelo de otimização têm grande influência nas previsões que se seguem. Se admitimos que um indivíduo de *H. ostralegus* trata cada mexilhão no litoral como presa potencial, então prevemos que ele faça escolhas de forrageio diferentes do que se o modelador admitir que a ave simplesmente ignora todos os mexilhões cobertos por cracas. Se as previsões de um modelo de otimização falharem em explicar a realidade, os pesquisadores podem progredir rejeitando o modelo, desenvolvendo e testando um modelo novo e uma hipótese alternativa que leve outros fatores em consideração.

Se, por exemplo, outros fatores ecológicos além do ganho calórico afetam o comportamento de forrageio de *H. ostralegus*, o modelo de maximização calórica falhará

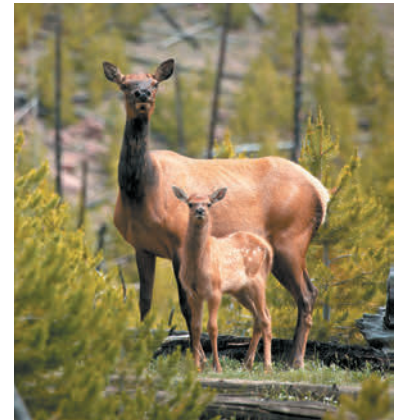






**FIGURA 7.7** Mesmo quando predadores não matam diretamente as presas, eles podem forçá-las a mudar o comportamento para evitar o risco de serem mortas de maneira que reduz seu rendimento reprodutivo. Depois que lobos foram reintroduzidos no ecossistema de Yellowstone, alces modificaram o comportamento de forrageio, ficando mais tempo escondidos em bosques do que se alimentando em pastos abertos. Essa mudança reduziu a produção de filhotes por fêmeas (barras azuis) e diminuiu a sobrevivência dos filhotes que tiveram (barras rosas). Adaptada de Creel e Christianson.<sup>312</sup>

velmente em campos abertos, onde a comida preferida desses animais está presente em abundância, atualmente os alces deixam os prados quando os lobos chegam e se movem para as áreas de bosque onde é mais difícil para seus inimigos visualizá-los e caçá-los.<sup>311</sup> Apesar dessa resposta promover a sobrevivência do alce maduro em um ambiente ocupado por lobos, a presa paga um preço por alterar o comportamento de forrageio. Atualmente, em função dos lobos caçarem alces, a probabilidade de uma fêmea ter filhote no verão caiu drasticamente, e a probabilidade de que o seu filhote permaneça com ela na época do inverno também diminuiu. Algumas dessas mudanças na reprodução e também na sobrevivência dos filhotes podem ser atribuídas ao que Scott Creel e colaboradores que estudam o comportamento do alce chamam de “efeito de risco” (Figura 7.7). Na tentativa de reduzir o risco de serem mortos, os animais diminuem o ganho energético, o que reduz a chance de produzirem e cuidarem de um filhote. Se falhássemos em considerar as consequências fatais de permanecer em pastos visitados pelos lobos caçadores, poderíamos concluir que os alces estavam forrageando de maneira subótima.

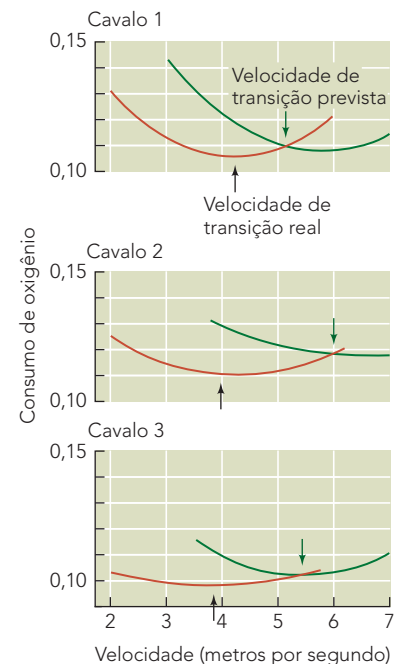


*Cervus elaphus* fêmea e filhote

## Para discussão

**7.6** Diversas pessoas propuseram que quando um cavalo muda de trote leve para galope, ele muda o passo para minimizar o gasto energético na locomoção, assumindo que animais capazes de minimizar os custos energéticos para chegar do ponto A para o ponto B desfrutarão de maior sucesso reprodutivo do que os indivíduos que gastam reservas energéticas em locomoção ineficiente. A hipótese da minimização de energia foi testada por Claire Farley e Richard Taylor com a ajuda de três cavalos cooperativos e prontos para correr em uma esteira programada para obter dados de seu consumo de oxigênio, fator diretamente relacionado ao uso de energia.<sup>454</sup> Qual foi a conclusão científica com base na justificativa da Figura 7.8? Essa conclusão apoia aqueles que afirmam que a teoria da otimização não é útil pois se baseia em hipóteses particulares geralmente muito simplistas e incorretas?

**7.7** O pássaro *Nectarinia reichenowi* se alimenta exclusivamente do néctar de certas flores durante o inverno na África do Sul. Algumas das aves são territoriais em relação a ambientes com flores, mas abandonam a área defendida em alguns momentos. Frank Gill e Larry Wolf inventaram uma maneira de medir a taxa de produção de néctar por floração de um determinado local. Eles também estudaram informações anteriormente publicadas sobre os custos calóricos de perseguições aéreas que as aves fazem para defenderem seu território (2.000 calorias por hora), bem como os custos de forragear néctar (1.000 calorias por hora) e descansar (400 calorias por hora). A Tabela 7.1 mostra as calorias economizadas por aves que mantêm territórios em comparação com as que for-



**FIGURA 7.8** Registros e consumo de energia por três cavalos em relação a dois modos de locomoção: trote (linha vermelha) versus galope (linha verde). O consumo de energia foi medido em termos de mililitros de oxigênio consumido por quilograma de peso para cada metro percorrido. Adaptada de Farley e Taylor.<sup>454</sup>

**Tabela 7.1** Benefícios da territorialidade para o pássaro *Nectarinia reichenowi* em diferentes condições

Produção de néctar (microlitros/flor/dia)	1	2	3	4
Tempo de forrageio (horas) necessário para atingir as necessidades calóricas por dia	8	4	2,7	2
<b>Produção de néctar em</b>				
<b>Território</b>	<b>Local não defendido</b>	<b>Horas de descanso ganhas</b>		<b>Calorias economizadas<sup>a</sup></b>
2	1	8 – 4 = 4		2400
3	2	4 – 2,7 = 1,3		780
4	4	2 – 2 = 0		0

Fonte: Gill e Wolf<sup>540</sup>

<sup>a</sup>Para cada hora gasta descansando e não forrageando, o pássaro gasta 400 calorias em vez de 1.000, economizando 600 calorias. Total de calorias economizadas = 600 por hora de descanso ganha por não ter que forragear por néctar.

rageiam em outros locais floridos não defendidos, a partir de diversas taxas de produção de néctar. Gill e Wolf assumiram que a meta das aves que não estavam se reproduzindo era coletar néctar o suficiente para satisfazer as necessidades diárias para sobrevivência. (Por que é razoável assumir isso?) Eles descobriram que alguns pássaros eram territoriais apenas quando as taxas de produção de néctar eram maiores no território defendido que nas áreas não protegidas. Também verificaram que o tamanho do território diminuía à medida que a taxa de intrusos (aves não territoriais) aumentava; quando o número de intrusos era muito grande, as aves simplesmente paravam de proteger as suas áreas de forrageio.<sup>540,541</sup> Com base nos dados da Tabela 7.1, quantos minutos defendendo o território valeriam a pena se uma ave tivesse acesso a 2 microlitros por flor por dia enquanto outras áreas floridas tivessem metade dessa taxa de produção de néctar? Quantos minutos defendendo o território valeriam a pena se uma ave pudesse escolher entre defender um lugar com 3 microlitros por flor por dia e forragear, de maneira não agressiva, em outro local em que cada flor produzisse 2 microlitros de néctar por dia?

## Teoria dos jogos e comportamento alimentar

Os exemplos anteriormente relatados mostram como a teoria da otimização pode ser usada para desenvolver modelos matemáticos do comportamento de forrageio que especificam exatamente quais variáveis moldam o comportamento sob observação. Algumas vezes, modelos desse tipo permitem a elaboração de previsões quantitativas que podem ser confrontadas com a realidade de forma realmente precisa, possibilitando aos pesquisadores a obtenção de ótimas conclusões sobre a validade de uma hipótese.

Outra ferramenta semelhante para explorar o valor adaptativo do comportamento alimentar é a teoria dos jogos, delineada no capítulo anterior, modelo especialmente útil nos casos em que os indivíduos competem entre si por um recurso valioso. Essa aproximação pode ser aplicada, por exemplo, para os casos nos quais existam duas ou mais técnicas de forrageio em uma mesma espécie,<sup>1357</sup> incluindo as serpentes-de-garter, gênero *Thamnophis*, que comem lesmas em um local e girinos em outro, como descrito no Capítulo 3. Toda vez que dois ou mais fenótipos diferentes de forrageio são detectados em uma espécie, a questão óbvia é: por que o tipo associado à maior aptidão não substituiu seu rival ao longo do tempo evolutivo? Por exemplo, parecem extremamente pequenas as chances que uma larva de *Drosophila* errante ou sedentária (ver página 85) tem de assegurar exatamente a mesma quantidade de comida por unidade de tempo forrageando. Se um tipo de larva fosse minimamente melhor em média que o outro, os genes associados especificamente com esse fator deveriam se espalhar e substituir qualquer alelo alternativo ligado ao comportamento de aquisição de comida. Então, por que ambos os tipos são razoavelmente comuns em alguns lugares?

No caso das moscas-das-frutas, os dois tipos de fenótipos comportamentais sem dúvida diferem geneticamente,<sup>372</sup> então podemos dizer no jargão da teoria dos jogos que há duas estratégias diferentes.<sup>589</sup> Nesse contexto, estratégias não são planos de jogo adotados de forma consciente como humanos costumam empregar, mas sim um fator comportamental hereditário que difere em cada indivíduo. Como observado, se uma estratégia confere maior aptidão do que outra em uma população, normalmente apenas a estratégia superior persistirá. Mas sob algumas circunstâncias especiais, duas estratégias podem coexistir indefinidamente, graças aos efeitos da chamada seleção dependente de frequência. Esse tipo de seleção ocorre quando a aptidão de um fenótipo depende de sua frequência relativa a outro fenótipo. Quando a aptidão de um tipo aumenta à medida que ele se torna mais raro, então esse fenótipo se tornará mais frequente na população, mas apenas até o momento que tiver a mesma aptidão dos indivíduos que adotam a outra estratégia. A seleção dependente de frequência agirá contra qualquer tipo que se tornar um pouco mais comum, trazendo a proporção de alguma das formas de volta ao ponto de equilíbrio em que ambas as formas tenham a mesma aptidão. Quando isso acontecer, ambos os fenótipos podem coexistir indefinidamente.

No caso das moscas-das-frutas errantes ou sedentárias, experimentos mostraram que, mediante recursos alimentares escassos, as chances de um indivíduo de fenótipo raro sobreviver à fase de pupa (provavelmente correlacionada à aptidão) são maiores que as chances do tipo mais comum na população (Figura 7.9)<sup>470</sup>. O efeito dessa forma de seleção é o aumento na frequência do fenótipo raro, mantendo sua presença na população.

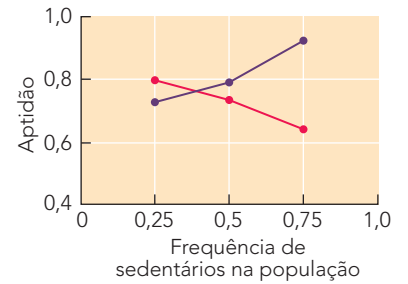
## Para discussão

**7.8** Imagine uma população de 1.000 larvas de *Drosophila* na qual existam dois tipos de fenótipos de forrageio, errantes e sedentários. Imagine que existam 195 errantes e 805 sedentárias. Digamos que os dois tipos cheguem à fase adulta igualmente bem e tenham em média 1,2 indivíduos sobreviventes na prole. Quais eram as frequências dos dois fenótipos na geração parental? Qual será a frequência na geração composta por sua prole? O que deveria acontecer com as errantes se tivessem uma média de 1,1 sobreviventes da prole enquanto as sedentárias tivessem 0,9? Qual o objetivo dessa questão?

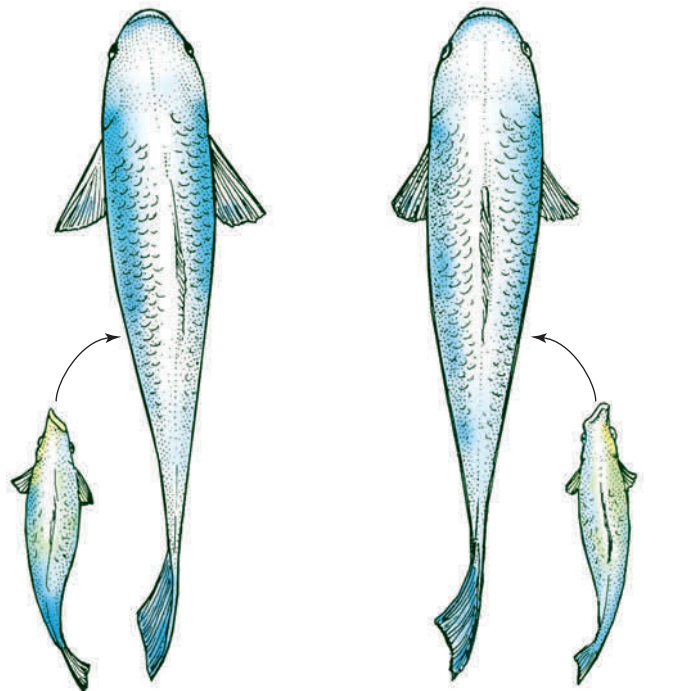
**7.9** Quando a frequência das sedentárias for de 0,75 (ver Figura 7.9), a aptidão das errantes será muito maior que a das sedentárias. Então por que as errantes não eliminam rápida e completamente o fenótipo sedentário nessa população?

Outro exemplo da ação da seleção dependente da frequência envolve o peixe ciclídeo africano *Peridossus microlepis*, que aparece em duas formas, uma com a mandíbula voltada para a direita e outra com a mandíbula voltada para a esquerda. Esse peixe sobrevive, acredite se quiser, arrancando escamas dos corpos de outros peixes no lago Tanganyika. Indivíduos com a mandíbula voltada para a direita atacam o flanco esquerdo da presa, enquanto o outro fenótipo atinge o outro lado (Figura 7.10). Pais de peixes com mandíbula para a direita normalmente produzem filhotes com igual forma e comportamento, o mesmo acontece para os de mandíbula para a esquerda, indicando que a diferença entre as duas formas é hereditária.

Então por que ambos os fenótipos acontecem nessa espécie? Michio Hori propôs que os peixes que esses predadores atacam poderiam aprender a esperar um ataque em suas escamas pela esquerda se a maioria dos ataques fossem direcionados ao flanco esquerdo do corpo da presa.<sup>628</sup> Desse modo, na população de predadores em que a mandíbula para a direita fosse predominante, indivíduos com mandíbula para a esquerda levariam vantagem, porque suas vítimas estariam menos vigilantes se o ataque viesse no



**FIGURA 7.9 Seleção dependente de frequência.** Quando recursos são escassos para larvas de *Drosophila*, a aptidão de um indivíduo sedentário (linha vermelha) versus a de um indivíduo errante ou andarilho (linha roxa) depende de qual dos dois tipos é mais raro. Adaptada de Fitzpatrick e colaboradores.<sup>470</sup>



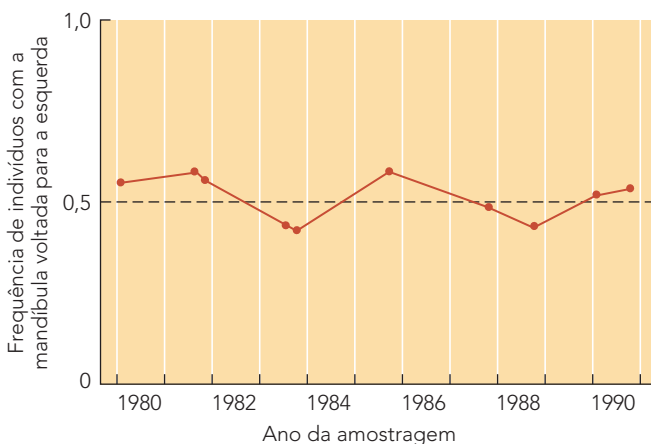
*Perissodus* com a mandíbula voltada para a direita ataca a presa pelo lado esquerdo posterior

*Perissodus* com a mandíbula voltada para a esquerda ataca a presa pelo lado direito posterior

**FIGURA 7.10** Duas formas hereditárias de um peixe ciclídeo africano. Indivíduos assimétricos com a boca voltada para direita ou esquerda pegam escamas do peixe-presa, do lado esquerdo e direito respectivamente.

flanco direito do corpo. Essa vantagem se traduziria em maior sucesso reprodutivo para o fenótipo raro e em aumento de sua frequência até que os indivíduos com a mandíbula para a esquerda totalizassem metade da população. Com uma divisão de 50:50 o ponto de equilíbrio seria atingido.

Se a hipótese de Hori fosse correta, ele encontraria a frequência de qualquer um dos fenótipos oscilando em torno do ponto de equilíbrio. Ele confirmou a veracidade dessa previsão a partir da medição das frequências relativas dos dois tipos durante uma década (Figura 7.11).



**FIGURA 7.11** Os resultados da seleção dependente de frequência em *Perissodus microlepis*. A proporção da forma com mandíbula voltada para esquerda na população oscila de pouco acima para pouco abaixo de 0,5, pois sempre que for mais comum do que o fenótipo alternativo, ela é selecionada negativamente (e torna-se menos numerosa); quando é mais rara do que o fenótipo alternativo, ela é selecionada positivamente (e torna-se mais numerosa). Adaptada de Hori.<sup>682</sup>

Mas nem todos os casos de diversos fenótipos de forrageio seguem o padrão do *Perissodus*. Por exemplo, o caso de *Arenaria interpres*. Essa pequena ave tem diversas maneiras de encontrar presas nas praias, desde desalojar algas, virar pedras, até remexer lodo e areia em busca de pequenos moluscos. Alguns indivíduos se especializam em um método de forrageio, enquanto outros preferem uma técnica diferente, mas um determinado indivíduo raramente adota apenas uma maneira de encontrar comida. Essa observação sugere que as diferenças entre eles não têm causas genéticas, mas refletem diferenças no ambiente.<sup>1554</sup> Philip Whitfield se perguntou se o tal fator ambiental não seria o *status* de dominância dos forrageadores. *Arenaria interpres* em geral caçam em pequenos grupos, e os indivíduos desses grupos estabelecem uma hierarquia de alimentação. As aves dominantes podem tirar o lugar das subordinadas apenas se aproximando delas, impedindo-as, assim, de explorar as porções mais ricas das áreas de forrageio. As dominantes usam o seu *status* para monopolizar as áreas das praias com algas, as quais elas remexem em busca de alimento; as subordinadas mantêm-se à distância e geralmente são forçadas a procurar comida na

areia e na lama em vez de fazerem um banquete com os invertebrados contidos em meio ao folhígio de algas.

*Arenaria interpres* exibe flexibilidade em seu comportamento de forrageio, já que os indivíduos são aparentemente capazes de adotarem métodos de alimentação que os permite controlar diversas fontes de alimento na praia. A capacidade de serem flexíveis ocorre pelo que os especialistas em teoria dos jogos chamam de **estratégia condicional**, mecanismo inerente que dá ao indivíduo a capacidade de alterar seu comportamento adaptativo de acordo com as condições com que se confronta (como ter de lidar com um competidor socialmente dominante em uma praia). Diferente dos ciclídeos assimétricos que possuem a mandíbula ora do lado esquerdo ora do direito, e, portanto, estão “presos” devido ao fenótipo particular, as aves *A. interpres* podem trocar de uma tática (ou opção) alimentar por outra. Porém, os indivíduos subordinados tendem a manter sua técnica de procurar comida na lama e não revirar algas pois, caso fossem desafiar os rivais mais fortes pelas áreas com algas, provavelmente perderiam, o que significaria que, além de gastar tempo e energia para nada, também correriam alto risco de ser gravemente feridos por um dominante furioso. Em vez disso, por reconhecerem seu lugar, esses subordinados tiram proveito da situação e presumivelmente asseguram mais alimento do que se tentassem, sem sucesso, explorar as áreas com algas que são exploradas por seus superiores. **Pode ser adaptativo conceder os melhores locais de forrageio para outros se você é um subordinado com rivais mais poderosos que você.**

Teremos muito mais a falar sobre estratégias condicionais no capítulo a seguir, mas note que tanto diferenças genéticas quanto ambientais podem nos dar uma explicação proximal para porque determinado fenótipo comportamental ocorre em uma população (ver Capítulo 3). **Variáveis comportamentais podem coexistir tanto por causa da seleção dependente da frequência quanto por resultado de seleção de indivíduos capazes de flexibilidade em suas respostas às variáveis ambientais.**

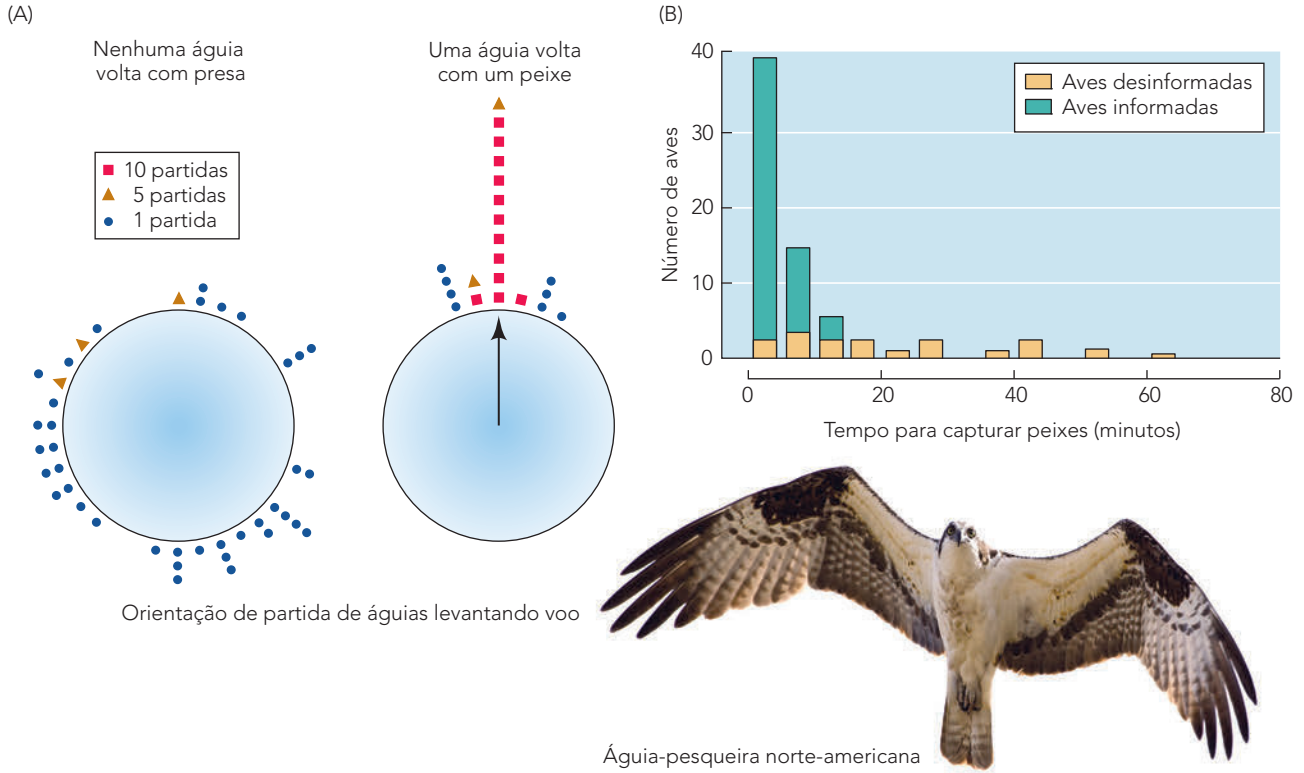
**estratégia condicional: capacidade de alterar o comportamento adaptativo de acordo com as condições do momento**

## Mais quebra-cabeças darwinistas no comportamento alimentar

Tanto a teoria da otimização quanto a teoria dos jogos empregam uma perspectiva de custo e benefício, a qual vamos usar a partir de agora para resolver outros quebra-cabeças sobre o comportamento alimentar animal. Por exemplo, muitos animais formam densas colônias de nidificação ou agregam-se em abrigos noturnos que fazem muitos indivíduos entrarem em contato íntimo entre si. Agrupar-se pode ser mais custoso que benéfico, especialmente se os animais agregados esgotam rapidamente as reservas alimentares locais. Um possível benefício que pode superar os custos de ser parte de um grupo seria a habilidade que alguns indivíduos possuem de tirar vantagem de fontes alimentares conhecidas por outros membros do grupo. Por exemplo, os membros de uma colônia de aves marinhas com ninho podem monitorar o retorno dos forrageadores e seguir aqueles bem-sucedidos ao seu local de caça. Dessa forma, um animal que tenha sido mal-sucedido por si próprio para achar alimento pode achar áreas de forrageio produtivas.

### Para discussão

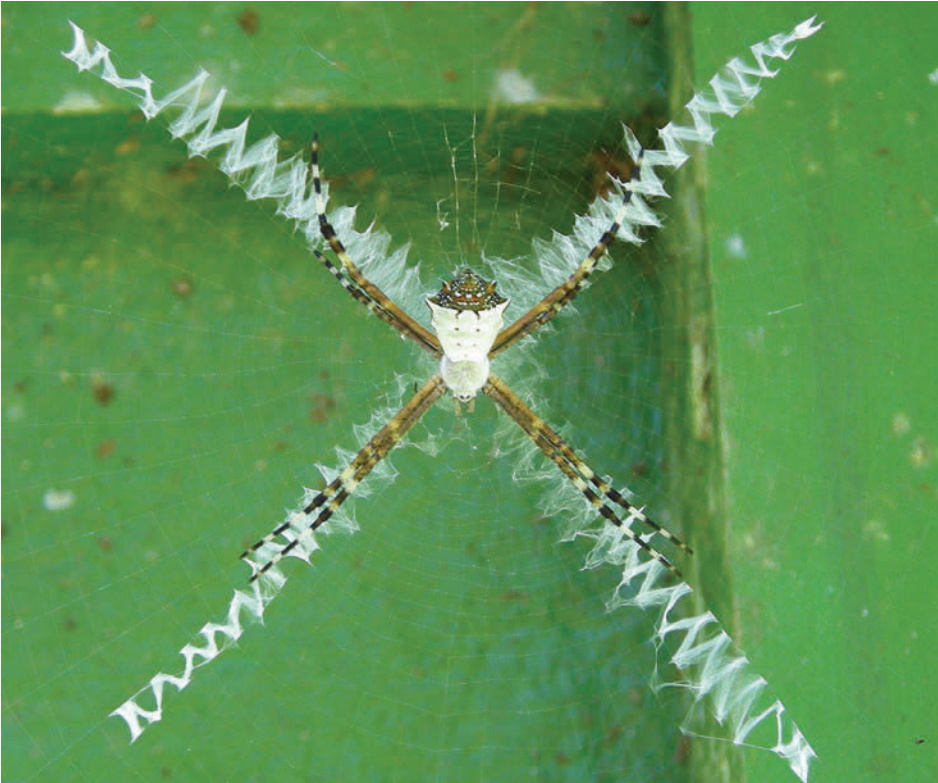
**7.10** Imagine que alguém propusesse que as colônias de nidificação de aves marinhas se formaram para permitir a transferência rápida de informação sobre as fontes efêmeras de alimento entre seus membros, o que por sua vez resulta em coleta eficiente de alimentos e maximização do rendimento reprodutivo da colônia. Quais objeções teóricas alguns críticos poderiam fazer sobre as hipóteses dessa pessoa? Qual é a diferença entre essa hipótese e outra, baseada na teoria dos jogos,<sup>77</sup> que enfatiza o uso de duas táticas pelos membros da colônia: uma tática “produtora”, na qual os indivíduos procuram alimento (como cardumes de peixes), e uma tática “aproveitadora”, na qual os indivíduos exploram o sucesso de busca dos outros observando produtores em ação?



**FIGURA 7.12** As colônias de nidificação de águias-pesqueiras servem como centros de informação? (A) Quando as águias deixam os ninhos no momento em que nenhum membro da colônia voltou com uma presa nos 10 minutos precedentes, elas voam para qualquer direção. Mas se outra águia volta com um peixe, as aves prestes a voar seguem a mesma direção (representada por uma flecha) da caçadora bem-sucedida. (B) Águias desinformadas (que não viram um membro da colônia voltando com um peixe antes de saírem) demoram muito mais tempo para encontrar um cardume de peixes do que águias informadas (que viram outra águia voltando com um peixe nas garras). Adaptada de Greene.<sup>572</sup>

A ideia de que as colônias de nidificação servem como centrais de informações<sup>1512</sup> leva a várias previsões. Uma é que as aves que esperam na colônia tenderiam a seguir o caminho usado pelos caçadores bem-sucedidos. Mas em um estudo experimental sobre as colônias de gaviotas *Larus ridibundus*, no qual plataformas de alimentação foram instaladas no mar, as aves que achavam os locais de alimento não eram seguidas pelas outras nas viagens subsequentes. Mesmo quando as gaviotas aterrissavam no ninho carregando ostensivamente um peixe em seu bico, as aves em ninhos próximos não voavam atrás da ave bem-sucedida quando esta realizava nova viagem de forrageio. Além disso, quando esses vizinhos iam ao mar, não costumavam voar na mesma direção que os seus companheiros de colônia.<sup>32</sup>

Apesar do teste da hipótese da central de informações ter tido um resultado negativo, Erick Greene descobriu que as águias pescadoras, que formam colônias de nidificação pouco densas em algumas áreas costeiras, de fato aprendem com os outros a achar as espécies de peixes que aparecem aqui e ali em grandes cardumes.<sup>572</sup> As águias-pescadoras não apenas ficam mais dispostas a forragear após o retorno de um dos companheiros à colônia com um peixe, mas também tendem a voar na mesma direção que o forrageador bem-sucedido. Além disso, aves que veem o caçador bem-sucedido voltar com uma presa são capazes de capturar o mesmo tipo de presa de forma muito mais rápida que as águias que caçam sem os benefícios dessa experiência de aprendizagem (Figura 7.12).



**FIGURA 7.13** Ornamentos na teia orbicular de uma aranha. A aranha fêmea adicionou em sua teia quatro linhas em ziguezague grossas e visíveis, formadas por seda que reflete ultravioleta, que se irradiam do ponto central em que ela repousa. Fotografia de William Eberhard.

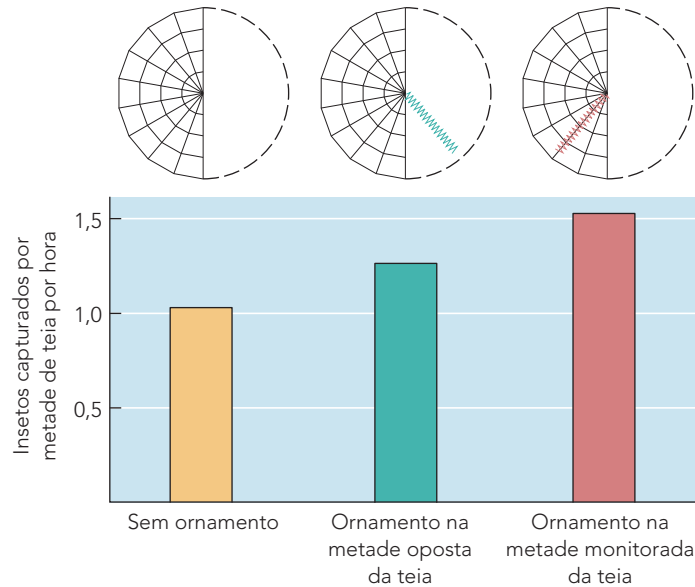
### **Por que algumas aranhas tornam visíveis suas teias?**

Outro quebra-cabeça darwiniano é fornecido pelas aranhas de teia orbicular que incorporam, em suas teias, chamativas linhas em ziguezague de seda branca que refletem ultravioleta (Figura 7.13). Essas faixas brancas aparentemente tornam a armadilha mais óbvia para as presas, ajudando-as a evitar a teia, ao mesmo tempo em que facilitaria a captura da aranha por seus predadores. De qualquer forma, muitos aracnólogos sugeriram diversas hipóteses adaptativas de como os benefícios da decoração na teia podem superar os possíveis efeitos negativos.

Uma das explicações é que, de fato, as ornamentações são vistas pelos insetos voadores, mas, em vez de afastá-los, as decorações agem como iscas que atraem as vítimas para as teias. Outra explicação possível, mas não mutuamente excludente, é que as aranhas paradas em suas teias decoradas têm vantagens ao lidar com seus predadores, talvez porque o ziguezague de seda esconda o seu corpo ou ainda a faça parecer maior e mais perigosa do que realmente é.

Existem divergências sobre a validade das duas hipóteses. Por um lado, a hipótese de atração das presas é sustentada pela descoberta de que, nas teias das aranhas com um único fio decorativo, os insetos se enroscavam mais na metade da teia que tinha a seda decorativa (Figura 7.14).<sup>309</sup> Entretanto, um estudo experimental com outra aranha revelou que teias decoradas pegaram menos presas que as não decoradas. Chegou-se a essa conclusão deixando-se aranhas orbiculares construir teias em molduras de madeira antes de mover tais molduras para um determinado local. Elas foram então deixadas lado a lado com outra moldura contendo uma teia que teve sua decoração removida através do corte das linhas que sustentavam o ornamento de seda (dois fios da outra teia também foram cortados, mas não aqueles que sustentavam a decoração). Sob essas condições, o ganho reduzido de alimento nas teias com decoração indica que esse aparato carrega um custo de forrageio e não um benefício, pelo menos em algumas espécies sob algumas condições.<sup>129</sup>





**FIGURA 7.14** Ornamentos na teia atraem presas? Teias de *Argiope aurantia* sem ornamentos que refletem luz UV capturam menos presas por hora do que aquelas que contêm ornamentos. Além disso, em teias com apenas um ornamento, mais insetos voadores são capturados na metade da teia contendo o ornamento do que na metade sem essas estruturas. Adaptada de Craig e Bernard.<sup>309</sup>

O mesmo se aplica aos resultados para a hipótese alternativa para a decoração nas teias, de que ajudaria a proteger a aranha contra predadores, especialmente de vespas caçadoras de aranhas. Por um lado, a sustentação para essa ideia vem de um estudo de campo no qual as aranhas orbiculares que construíram suas teias com ou sem decoração foram expostas à predação das vespas que caçam essas aranhas para a sua própria prole. Em um experimento, apenas 32% das aranhas com teias decoradas foram pegas, contrastando com 68% das sem decoração.<sup>130</sup> Por outro lado, em um outro estudo, aranhas com decoração nas teias desapareciam mais facilmente do que as de teia não decoradas, o que sugere que ao menos alguns predadores na verdade capturam os ocupantes das teias mais visíveis.<sup>651</sup> Entretanto, o desaparecimento dessas aranhas pode ter sido causado por um crescimento mais rápido (uma vez que as aranhas que comem mais têm mais alta probabilidade de decorar suas teias), o que as permitiu amadurecer e reproduzir mais rapidamente, seguido de sua morte ou dispersão. O fato de as aranhas que capturaram mais presas terem mais chance de decorarem suas teias é por si só uma evidência contra a hipótese de atração de presas.<sup>128</sup> Se as decorações nas teias fossem para atrair presas, preveríamos que as aranhas famintas adicionassem decorações às suas teias, em especial porque o processo requer quantidade relativamente pequena de seda que pode ser depositada com muita rapidez.

Os artigos mais recentes sobre decorações de teias incluem um sobre *Argiope aemula*. As aranhas foram filmadas por centenas de horas enquanto adicionavam e retiravam a decoração de suas teias. A taxa média com que cada presa foi interceptada por unidade de área da teia de aranha foi substancialmente maior nas teias decoradas que nas sem decoração, o que sustenta a hipótese de atração das presas. Durante o mesmo tempo de filmagem, vários ataques de vespas predadoras sobre aranhas de tamanho médio foram registrados. Contrariando a hipótese de defesa de predadores, as teias decoradas foram duas vezes mais atacadas que as teias sem decoração.<sup>259</sup>

Por outro lado, William Eberhard encontrou duas espécies que posicionam a decoração de seda de suas teias em um ou dois fios, onde a aranha repousa fora da parte da teia relacionada à captura de presas. Uma vez que essas “teias de descanso” não são grudentas, elas não podem funcionar como aparatos de captura, e os ornamentos

não podem atuar como iscas de atração de presas. Ao contrário disso, essas construções de seda presumivelmente ajudam a esconder a aranha dos inimigos que caçam utilizando a visão.<sup>428</sup> O mesmo parece ocorrer em uma terceira espécie de aranha estudada por Eberhard, na qual as aranhas geralmente se escondem em um cilindro achatado formado por um ovissaco envolto em seda e pedaços secos de presas que o predador incorpora à sua teia. Quando os ovissacos são experimentalmente removidos, a aranha às vezes repõe o item que falta com fios de seda e com isso aumenta a possibilidade de se esconder de maneira eficiente em meio à ornamentação da teia (Figura 7.15).<sup>426</sup>

Devido aos dados conflitantes coletados até o momento, não existe consenso sobre o valor adaptativo da decoração de teias,<sup>201, 1381</sup> apesar de a minha impressão ser a de que a hipótese antivespas esteja ganhando espaço.

### Para discussão

**7.11** Muitas aranhas colocam pedaços de presas consumidas nas teias, o que certamente as torna mais visíveis aos seres humanos (Figura 7.16). Quais hipóteses você pode criar sobre a função adaptativa dessas teias cemitérios?

**7.12** Podemos dividir as aranhas orbiculares em um grupo que permanece no meio da teia e espera por sua presa e outro grupo que espera em um pequeno esconderijo perto da teia e só vai ao meio da teia quando um inseto fica preso nela. Use as hipóteses de atração de presa e defesa de predadores para fazer uma previsão sobre as proporções de espécies dos dois tipos que adicionam decorações à sua teia. Confira sua previsão com os dados de Herberstein e colaboradores.<sup>651</sup>



**FIGURA 7.15** Algumas aranhas parecem se esconder entre ovissacos em suas teias. Estas aranhas substituem ovissacos removidos experimentalmente por ornamentos de seda sobre os quais repousam; por isso, talvez alguns ornamentos ajudem a esconder a aranha. Fotografia de William Eberhard.

### Por que os humanos consomem álcool, temperos e terra?

Mais um mistério da seleção natural envolve as escolhas aparentemente nocivas ou irracionais de comidas feitas por algumas pessoas. Por exemplo, grande número de pessoas na sociedade moderna são viciadas em álcool, o que traz um grande custo de aptidão para elas próprias, pois o consumo exagerado de álcool é claramente mal adaptativo. Mas seria isso um aspecto inexplicável da cultura humana? Não de acordo com Robert Dudley. Ele salientou que, já que nossos parentes mais próximos, os chimpanzés, retiram a maior parte de suas calorias e nutrientes de frutos maduros, é provável que a espécie ancestral que acabou originando os chimpanzés e humanos fosse frugívora.<sup>416</sup> Chimpanzés que comem frutos e primatas em geral preferem frutos maduros com maiores concentrações de açúcares. Frutos maduros também contêm certa quantidade de etanol, substância volátil que fornece uma pista olfativa para os locais com alimentos altamente lucrativos, além de ser por si só rico em calorias. Talvez, portanto, seja essa a causa de uma atração ancestral adaptativa, mesmo que hoje esse mecanismo proximal possa ser empregado de maneira altamente mal adaptativa em ambientes em que as bebidas com muito mais álcool que os frutos maduros sejam de fácil obtenção.

A hipótese histórica de Dudley para a propensão humana em consumir etanol em grande quantidade gera a previsão de que essas frutas com altas concentrações de etanol serão mais populares entre os mamíferos frugívoros em geral. No entanto, essa previsão não é verdadeira, visto que frutos muito maduros são geralmente evitados pelos primatas, apesar de terem as maiores

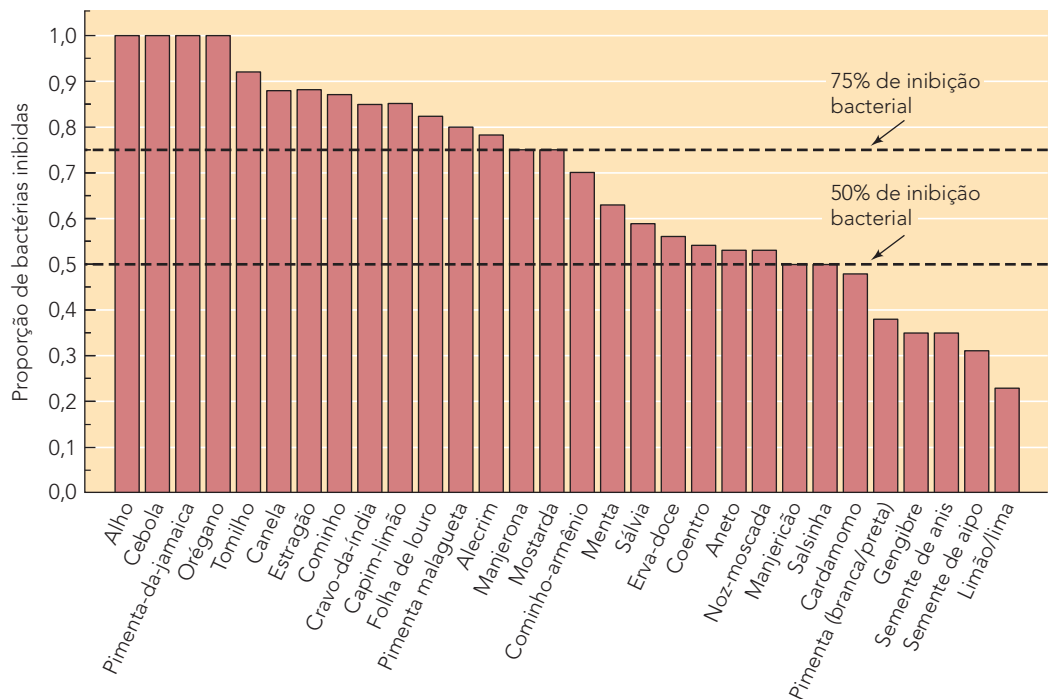


**FIGURA 7.16** Por que esta imensa aranha australiana dispõe restos das presas embrulhadas em um fio acima de seu local de repouso no centro da teia? Fotografia do autor.

concentrações de álcool.<sup>988</sup> Da mesma forma, morcegos frugívoros aparentemente são afastados e não atraídos pelos frutos maduros com altas concentrações de etanol.<sup>1274</sup> Além disso, camundongos e ratos não frugívoros podem facilmente se viciar em etanol, o que não seria esperado se a atração por etanol fosse um efeito colateral evolutivo da dieta dominante em frutas.<sup>988</sup>

Apesar de continuarmos intrigados pelo excesso de tolerância do homem pelo álcool, o que dizer do uso de temperos na comida, uma outra tolerância humana?<sup>120</sup> Muitos temperos são extremamente caros. A Condessa de Leicester, que viveu na Inglaterra durante o século XIII, era capaz de pagar o valor de uma vaca por meio quilograma de cravo.<sup>1177</sup> A maioria das grandes viagens dos exploradores europeus, incluindo Cristóvão Colombo, era motivada pelo desejo de encontrar temperos, como todas as crianças norte-americanas aprendem na escola. E observe que o valor calórico e nutritivo de muitos temperos é pequeno, em especial por serem usados geralmente em pitadas. Então, talvez, o uso de temperos seja simplesmente produto de uma invenção cultural arbitrária; argumento plausível, já que as tradições culinárias variam muito de uma cultura para outra.

Contudo, Jennifer Billing e Paul Sherman propuseram e testaram a hipótese adaptativa de que os temperos exerciam (e devem continuar exercendo) função de aumentar a aptidão devido a suas propriedades antimicrobiais. Essa hipótese requer que os temperos matem bactérias perigosas que possam contaminar nossos alimentos, especialmente carnes sob precárias condições de refrigeração, previsão já testada (Figura 7.17). A hipótese antimicrobiana também prevê que o grau de uso dos temperos depende não de seu cultivo local, mas do risco de contaminação perigosa por micróbios, fator relacionado com o clima local e à natureza da comida preparada para o consumo. Como esperado, receitas tradicionais de países mais quentes, tropicais, pedem mais temperos bactericidas do que receitas na Noruega ou Suécia, por exemplo.<sup>120</sup> Além disso, em uma amostra de livros de receitas de 36 países, pratos contendo



**FIGURA 7.17** As propriedades antimicrobianas dos principais temperos, a maioria dos quais inibe o crescimento de metade ou mais dos tipos de bactérias contra os quais eles foram testados. Adaptada de Billing e Sherman.<sup>120</sup>

carnes, especialmente vulneráveis à contaminação micróbica, pedem mais temperos bactericidas que os que contêm vegetais, menos propensos a terem bactérias ou outros patógenos.<sup>1318</sup> Dessa forma, concluímos que temperos têm sido usados de maneira adaptativa pelos humanos mesmo durante o curto espaço de tempo de nossa evolução em que essas substâncias se tornaram amplamente disponíveis.

Por fim, considere outro comportamento estranho: o ato de comer lama, característica distribuída entre os primatas, incluindo os humanos.<sup>394</sup> Ninguém nunca afirmou que o barro consumido por chimpanzés ou humanos tenha qualquer valor calórico. Entre as hipóteses levantadas para explicar esse hábito em nossa espécie estão a possibilidade de que comer barro é uma patologia, um comportamento aberrante sem significância funcional. Ao contrário, uma hipótese adaptacionista alternativa propõe que o barro consumido serve para desintoxicar alguns tipos de alimento, aumentando assim o seu valor nutricional.<sup>729</sup>

A hipótese patológica prevê que relativamente poucos indivíduos, possivelmente perturbados, consumirão barro. Essa previsão não resiste a um exame minucioso, uma vez que comer barro é ou foi uma prática comum em diversas culturas, incluindo os aymara da Bolívia andina, os hopi do sudoeste dos Estados Unidos e os nativos da Sardenha, ilha do mar Mediterrâneo. O que as pessoas dessas culturas têm em comum é uma dieta baseada em variedades de batatas carregadas de alcaloides amargos ou frutos de carvalhos amargos e ricos em taninos. Quando as batatas são mergulhadas em barro e depois assadas, quando frutos de carvalho são assados em um pão contendo barro, os taninos e alcaloides desses alimentos ligam-se ao barro ou de alguma forma alteram-se quimicamente, resultando em alimentos mais palatáveis e menos tóxicos.<sup>729</sup>

Como teste comparativo para a hipótese da desintoxicação, podemos prever que animais diferentes dos nossos parentes mais próximos que apresentam em suas dietas alimentos com muitos taninos ou alcaloides procurarão se alimentar de barro. Os macacos Rhesus e alguns outros primatas não especificamente próximos dos humanos consomem barro quando se alimentam de vegetação rica em tanino.<sup>806</sup> Adicionado a isso, duas espécies de lêmures que vivem juntas na mesma floresta de Madagascar, mas diferem na sua dependência por sementes que contêm alcaloides diferem no consumo de lama na maneira prevista acima.<sup>1163</sup> Por fim, mesmo animais não primatas, como os elefantes africanos, consomem lama quando se alimentam de vegetação potencialmente tóxica.<sup>685</sup>

E não são só os mamíferos que ingerem lama de tempo em tempo. A maravilhosa arara-vermelha (*Ara chloroptera*) e outros psitacídeos regularmente visitam margens de rios da América do Sul para se alimentarem de barro. A dieta dessas aves inclui algumas sementes ricas em alcaloides, frutas verdes e folhas (Figura 7.18).<sup>539</sup> Mas talvez os psitacídeos se alimentem de solo para assegurar cascalho para suas moelas, ou como alternativa, eles podem se alimentar de lama para adquirir minerais essenciais que lhes faltam nas dietas vegetarianas. Nenhuma das duas hipóteses passa por uma inspeção cuidadosa, uma vez que o barro consumido pelos psitacídeos em uma famosa fonte na selva peruana é composto de partículas extremamente finas, o que elimina a hipótese do cascalho na moela; além disso, o barro contém pouquíssimos minerais úteis como suplementos da dieta.<sup>394</sup> Em vez disso, o barro selecionado pelos psitacídeos possui sítios de troca de cátions negativamente carregados que se ligam aos alcaloides positivamente carregados e outros químicos tóxicos encontrados nos frutos verdes e algumas sementes. O barro forra o trato digestivo das aves durante horas, inativando os alcaloides das plantas e protegendo as células de revestimento gastrointestinal. Quando papagaios de cativeiro foram alimentados com uma porção de um alcaloide com ou sem uma dose do barro do tipo que eles preferem, os indivíduos com proteção de barro tiveram níveis de 60 a 70 % mais baixos de toxina em seu teste sanguíneo 3 horas após a alimentação.<sup>539</sup> O fato dos humanos, lêmures e



**FIGURA 7.18** A ingestão de barro evoluiu em várias espécies de psitacídeos que se alimentam de comida rica em taninos ou toxinas, incluindo estas araras, que se agregam regularmente nas margens do rio Amazonas para coletar e consumir um tipo particular de barro.

araras convergirem em uma solução de dieta semelhantes para problemas ecológicos semelhantes mostra novamente como as correlações corretas entre espécies não relacionadas podem servir de evidências úteis na avaliação de hipóteses adaptativas.

### Para discussão

**7.13** Suspeito que a maioria dos leitores desse livro não considera atrativa a proposta de consumir lama, mas ficaria ainda menos empolgado com a ideia de canibalizar outro ser humano. Entretanto, tente se desprender emocionalmente da questão e desenvolva uma análise de custo-benefício sobre o canibalismo humano sob o prisma adaptacionista. Você deve ser capaz de fazer previsões sobre as circunstâncias nas quais um biólogo evolucionista esperaria encontrar esse comportamento. Então, leia o artigo de Jared Diamond sobre o assunto<sup>395</sup> e reconstrua o argumento do autor: identifique a questão que ele busca responder e produza uma hipótese alternativa, as previsões, os testes e a conclusão.

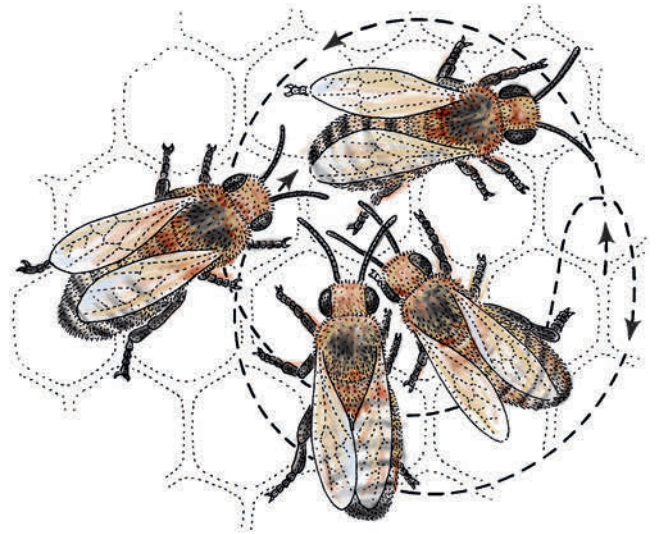
## O valor adaptativo e a história de um comportamento complexo

O foco deste capítulo até esse ponto tem sido principalmente o desafio de desenvolver e testar explicações adaptativas para atributos comportamentais sem função óbvia. Usaremos aqui as danças das abelhas para ilustrar como podemos explorar questões tanto sobre o valor adaptativo da característica comportamental complexa, quanto como a característica se originou e se modificou ao longo do tempo evolutivo.

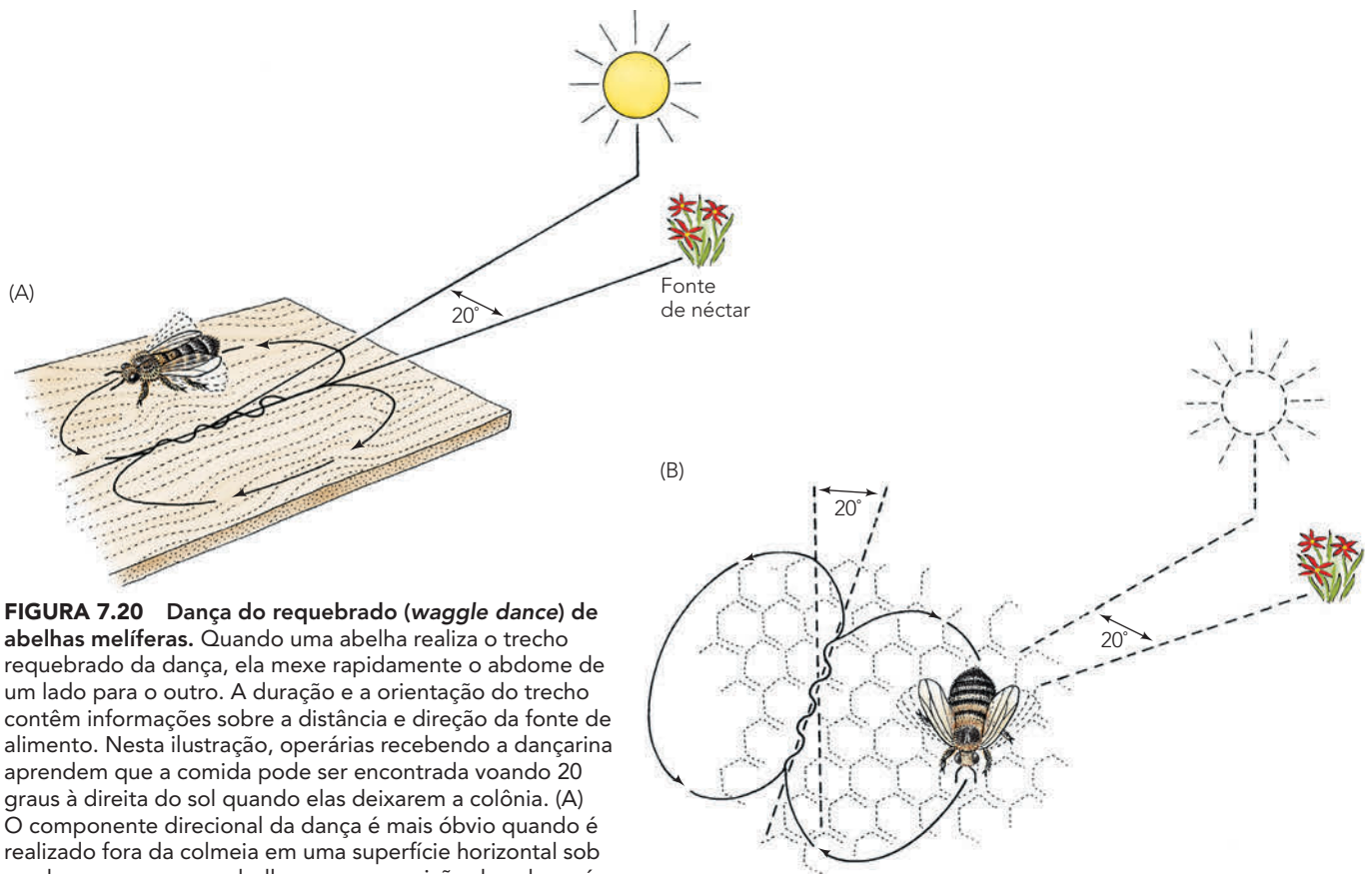
As famosas danças das abelhas são realizadas pelas operárias quando retornam à colônia depois de acharem uma boa fonte de pólen ou néctar.<sup>1500</sup> Conforme se movem em circuitos na superfície vertical do favo na escuridão completa da colmeia, as dançarinas atraem outras abelhas, que seguem seus movimentos. Pesquisadores assistiram às abelhas dançarinas em colmeias de observação especial e aprenderam que as danças contêm uma quantidade surpreendente de informações sobre a localização da fonte de alimento (como um conjunto de flores). Se a abelha executa uma dança circular (Figura 7.19), significa que encontrou alimento razoavelmente perto da colmeia, digamos, a uns

50 metros dali. Porém, se a operária realiza uma *waggle dance* (dança do requebrado) (Figura 7.20) significa que encontrou uma fonte de néctar ou pólen a mais de 50 metros da colmeia. Ao medir a duração da porção *waggle-run* (porção da dança do requebrado em que a abelha requebra ao caminhar pelo meio do “oito” formado na dança) do circuito, um observador humano consegue dizer aproximadamente quão distante está a fonte de alimento. Quanto mais tempo durar a porção do requebrado, mais distante está o alimento.

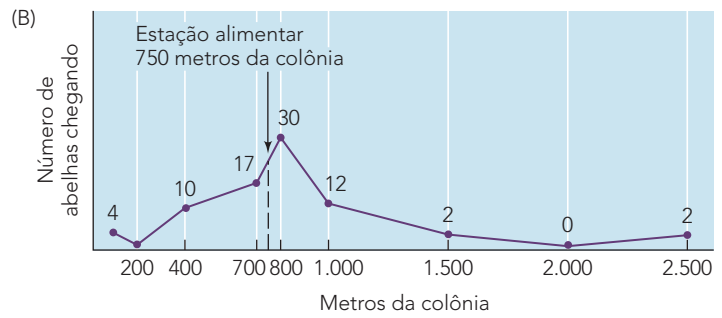
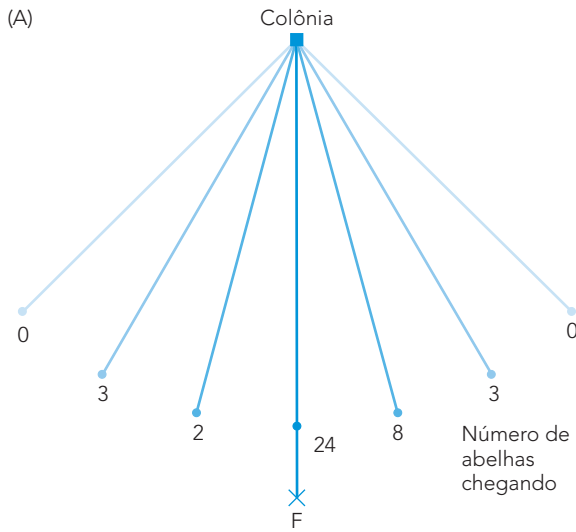
Além disso, a partir de medidas do ângulo do trecho do requebrado em relação à vertical, um observador também pode dizer a direção da fonte de alimento. Aparentemente, uma abelha forrageadora a caminho de casa vinda de um local florido distante, mas recompensador, percebe o ângulo entre as flores, a colmeia e o sol. A abelha transpõe o ângulo em uma superfície vertical do favo quando realiza o trecho do requebrado da dança. Se a abelha andar para cima no favo enquanto realiza a dança, as flores poderão ser encontradas ao voar diretamente para o sol. Se a abelha requebrar reto para baixo no favo, as flores estão localizadas na direção oposta ao sol. Um conjunto de flores posicionado a 20 graus para a direita de uma linha entre a colmeia e o sol é assinalada com um trecho



**FIGURA 7.19** Dança circular de abelhas melíferas. A dançarina (abelha no alto da figura) é seguida por outras três operárias, que podem adquirir a informação de que uma fonte de alimento está localizada a menos de 50 metros da colônia. Adaptada de von Frisch.<sup>1500</sup>



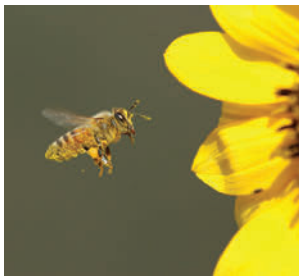
**FIGURA 7.20** Dança do requebrado (*waggle dance*) de abelhas melíferas. Quando uma abelha realiza o trecho requebrado da dança, ela mexe rapidamente o abdome de um lado para o outro. A duração e a orientação do trecho contêm informações sobre a distância e direção da fonte de alimento. Nesta ilustração, operárias recebendo a dançarina aprendem que a comida pode ser encontrada voando 20 graus à direita do sol quando elas deixarem a colônia. (A) O componente direcional da dança é mais óbvio quando é realizado fora da colmeia em uma superfície horizontal sob o sol, caso em que as abelhas usam a posição do sol no céu para orientar os trechos requebrados diretamente na direção da fonte de alimento. (B) No favo, dentro da colmeia escura, as danças ocorrem em favos verticais orientados em relação à gravidade; o desvio do trecho requebrado do eixo vertical corresponde ao desvio da direção à fonte de alimento de uma linha entre a colmeia e o sol.



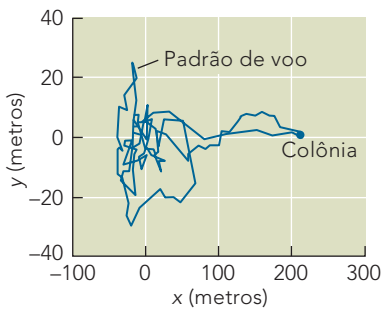
**FIGURA 7.21** Testando a comunicação da direção e distância em abelhas melíferas. (A) O “teste do leque” para determinar se as forrageadoras conseguem transmitir informações sobre a direção de uma fonte de alimento que encontraram. Depois de treinar abelhas exploradoras a procurar a estação alimentar em “F”, von Frisch coletou todas as recém-chegadas das sete estações alimentares com água açucarada igualmente atraente. A maioria das abelhas chegou à estação alinhada com “F”. (B) Um teste para a comunicação a distância. Depois de treinar exploradoras a irem para uma estação alimentar a 750 metros da colmeia, von Frisch coletou todas as recém-chegadas a estações a várias distâncias da colmeia. Nesse experimento, 47 recém-chegadas foram capturadas nas duas estações mais próximas a 750 metros, muito mais do que as capturadas em qualquer outras duas estações. Adaptada de von Frisch.<sup>1499</sup>

requebrado que aponta 20 graus à direita na vertical do favo. Em outras palavras, quando estão fora da colmeia, as abelhas se direcionam diretamente pelo sol, enquanto dentro da colmeia a sua referência é a gravidade.

A conclusão de que a dança das abelhas contém informações sobre a distância e a direção de bons locais de forrageio foi feita por Karl Von Frisch depois de anos de cuidadoso trabalho experimental.<sup>1500</sup> Seu protocolo básico de pesquisa envolveu treinar abelhas (marcadas com pontos de tinta para identificação) para visitar estações de alimentação, nas quais ele estocou soluções de açúcar concentrado. A partir da observação das danças dessas abelhas treinadas, ele notou que seu comportamento mudava de maneira altamente previsível dependendo da distância e direção de uma estação. O mais importante é que as abelhas dançarinas eram capazes de direcionar outras abelhas a uma estação que tivessem encontrado (Figura 7.21), levando o pesquisador a acreditar que as abelhas usam a informação passada através das danças de suas companheiras de colmeia para achar bons locais de forrageio. Muitos anos depois, Jacobus Biesmeijer e Thomas Seeley foram capazes de mostrar que mais da metade das abelhas em começo de carreira como coletoras de pólen ou néctar passavam algum tempo seguindo as abelhas dançarinas antes de começarem seus voos de coleta.<sup>119</sup> Além disso, esses especialistas em abelhas mostraram que abelhas experientes também seguiam as dançarinas, particularmente quando voltavam a forragear após uma interrupção de algum tipo (como uma parada devido a uma tempestade). Esses resultados sugerem que as abelhas que seguem as operárias recebem informações úteis das colegas dançarinas de sua colônia.



Abelha melífera



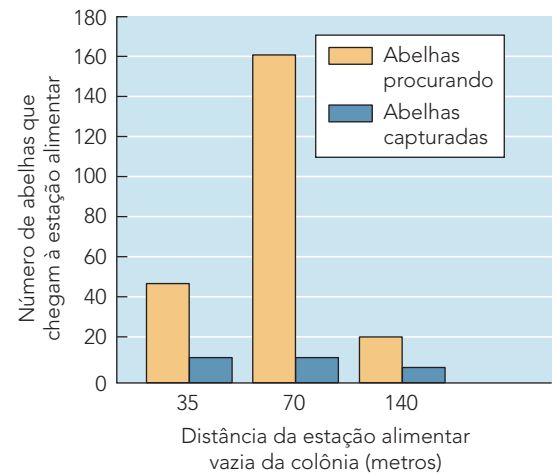
**FIGURA 7.22** A resposta de uma abelha melífera forrageando à remoção de uma fonte de alimento familiar é de voltar ao local e então começar a andar em círculos em volta do local onde estava o alimento. A figura mostra o caminho trilhado por uma operária em busca de alimento ao redor de um local onde havia alimento no passado. Adaptada de Reynolds e colaboradores.<sup>1213</sup>

### Para discussão

**7.14** Abelhas que aprenderam a localização de uma boa fonte de néctar retornarão a ela. Mas a fonte pode se esgotar rapidamente, ou a abelha pode perder o alvo por algum erro. A Figura 7.22 mostra um padrão de voo típico feito por uma abelha treinada para chegar a uma estação de alimento especial que havia sido removida.<sup>1213</sup> (O padrão de voo foi gravado com o uso de radar, graças a um pequeno transmissor carregado pelo sujeito experimental.) Como você aplicaria a teoria de forrageio ótimo para determinar se esse tipo de resposta à falta da fonte de néctar é de fato adaptativa?

Apesar do apelo da ideia de que os movimentos das abelhas dançantes contêm informações que guiam as forrageadoras para as fontes de alimento, alguns cientistas argumentaram que as operárias ignoram os movimentos da dança em si e, em vez disso, baseiam-se no odor das flores presentes no corpo das abelhas dançantes para guiar suas buscas.<sup>1536</sup> Ao contrário dessa hipótese alternativa, entretanto, quando as forrageadoras de uma colmeia treinadas a duas estações de alimento providas com cheiros iguais, mas localizadas em direções opostas da colônia anunciaram apenas uma estação por meio de danças do requebrado (porque apenas essa estação continha uma solução concentrada de açúcar), as abelhas recrutadas chegaram principalmente à estação demonstrada pelas dançarinas. Esses resultados indicam que as operárias aprendem algo assistindo aos movimentos das dançarinas em sua colmeia.<sup>1300</sup>

Evidências adicionais sobre esse ponto vêm de um experimento em que as abelhas recrutadoras foram treinadas para coletar alimento no final de um túnel de 8 metros de comprimento localizado a 3 metros da colmeia. Quando as recrutadoras demonstravam o que encontraram, realizaram uma dança do requebrado, não uma dança circular – fato surpreendente, uma vez que a fonte de alimento estava a apenas 11 metros de distância, bem dentro de uma faixa que normalmente desencadearia uma dança circular. A razão para o erro das recrutadoras tem relação com o mecanismo proximal pelo qual as abelhas determinam a distância que voaram, baseado não no cálculo direto da distância absoluta percorrida, mas no total de imagem em movimento que o sistema visual gravou durante o vôo a um local de forrageio. Uma vez que os pesquisadores forçaram as forrageadoras a viajar por um túnel estreito, a quantidade de imagem em movimento gravada pela retina das abelhas foi muito maior que se as exploradoras tivessem viajado em área aberta com os objetos distantes delas. Desse modo, quando voltavam para anunciar sua descoberta, dançavam como se tivessem achado comida a 70 metros de distância, a julgar pela duração média de componentes “requebrado” nas danças, que durou cerca de 350 milissegundos. Quando os cientistas disponibilizaram três estações vazias, a 35, 70 e 140 metros da colmeia, as operárias recrutadas apareceram principalmente na de 70 metros, embora a estação não contivesse nem alimento nem essência floral (Figura 7.23).<sup>446</sup> O fato de as recrutadas se dirigirem a esse local mostra que puderam “ler” a dança de suas companheiras de colmeia que haviam sido induzidas a passar a informação incorreta sobre a localização da fonte de néctar.

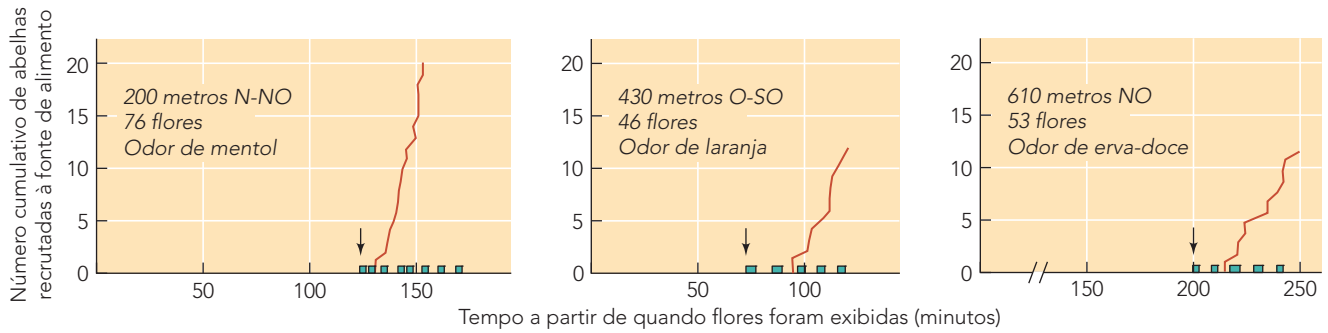


**FIGURA 7.23** Abelhas melíferas recrutadas realmente “lêem” a informação simbólica nas danças, como demonstrado por sua prontidão em voar para estações alimentares vazias se mal orientadas por exploradoras enganadas a dançar como se a fonte de alimento estivesse mais longe do que realmente estava. Quando operárias responderam a exploradoras cujas danças anunciaram (falsamente) que comida poderia ser encontrada a 70 metros da colmeia, mais abelhas recrutadas apareceram (barras laranjas) perto de uma estação vazia do que de duas outras em outros lugares. Qualquer recrutada que pousava na estação era coletada (barras azuis) para evitar que esses indivíduos recrutassem outras abelhas para aquele local. Adaptada de Esch e colaboradores.<sup>446</sup>

## Para discussão

**7.15** Wolfgang Kirchner e Andreas Grasser avaliaram a performance das abelhas melíferas recrutadoras de uma colmeia especial que podia ser virada de lado ou manter sua posição padrão.<sup>775</sup> Eles verificaram que, quando a colmeia estava de lado, as abelhas continuaram a dançar no escuro, mas em uma superfície horizontal ao invés da vertical. Sob essas condições, estações de alimento localizadas a mais de 100 metros da colmeia receberam raras visitas das abelhas dançantes. Porém, quando a colmeia era colocada na posição padrão e a superfície na qual as dançarinas realizavam sua dança estava na vertical (como seria em colmeias naturais), a maioria das recrutadoras apareceu nas estações que as exploradoras visitaram. Como você interpretaria esses resultados? Que suporte eles oferecem para definir o modo pelo qual as recrutadoras deduzem as informações dadas pelos outros membros da colônia? Que previsão você consegue fazer sobre as faixas relativas de recrutamentos a locais menos distantes do que 50 metros da colmeia quando a colmeia está virada de lado, em comparação a quando está na posição padrão?





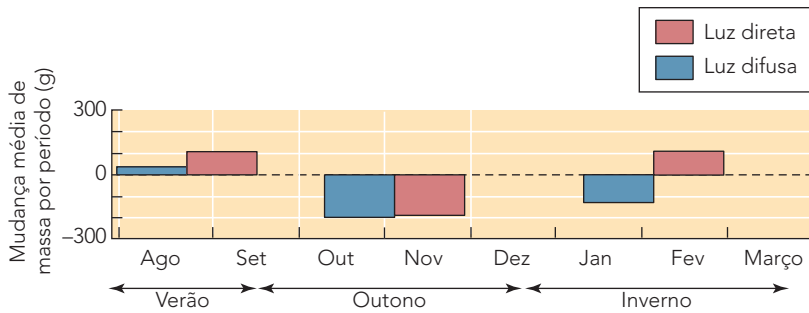
**FIGURA 7.24** Rápido aumento no número de forrageadoras recrutadas em conjuntos de flores experimentais após sua descoberta por abelhas exploradoras. Pesquisadores colocaram potes de flores, tratados com odores diferentes, em três locais diferentes em uma ilha. Em cada um dos três locais, um tempo considerável passou antes de uma exploradora encontrar as flores, mas pouco tempo depois várias outras abelhas chegaram às flores. As barras verde-azuladas indicam a presença da abelha exploradora no local contendo alimento. Adaptada de Seeley e Visscher.<sup>1302</sup>

### O valor adaptativo da dança das abelhas melíferas

Tom Seeley e Kirk Visscher examinaram como o tempo e os custos energéticos da dança podem ter sua origem pelo benefício de aptidão para a rainha cujas filhas realizem esse comportamento.<sup>1302</sup> Uma vez que as operárias são fêmeas estéreis, suas atividades não podem promover o próprio sucesso reprodutivo, mas esse comportamento poderia ajudar parentes capazes de se reproduzir, especialmente sua mãe (*ver* páginas 488-494). Por exemplo, se as dançarinas da colmeia podem contribuir para o rápido recrutamento de uma grande força-trabalho a uma fonte de alimento, então a colônia poderia coletar mais recursos nesse local antes que outra colônia de abelhas ou competidores chegasse e esgotasse o alimento. Se a dança tem esse efeito, então o aumento do número de abelhas em determinada área com flores após a sua descoberta e a divulgação do achado deveria ser mais rápida do que se cada abelha tivesse que descobrir as flores sem a indicação de suas parceiras de colônia.

Para testar essa previsão, Seeley e Visscher moveram uma colônia de abelhas para uma ilha na costa de Maine, nos Estados Unidos, juntamente com muitos vasos de plantas com flores. Eles então mudaram esses conjuntos portáteis de flores de um local a outro na ilha e mediram quanto tempo demorou para as abelhas exploradoras os localizarem. Exploradoras vieram na taxa de aproximadamente uma abelha a cada três horas. Mas assim que uma exploradora retornava à colmeia e dançava, as abelhas recrutadas rapidamente encontravam a fonte de alimento. Mesmo que uma ou outra recrutada demorasse em média 2 horas para achar uma nova fonte de alimento previamente encontrada por outro indivíduo, algumas das muitas abelhas, seguindo as instruções da dança da exploradora, chegavam com rapidez ao local divulgado, resultando no aumento razoavelmente rápido de abelhas recrutadas em determinado local (Figura 7.24).

Apesar disso, esse trabalho não estabelece definitivamente que foram as danças simbólicas em si e não os cheiros das flores que levaram ao recrutamento de operárias a fontes valiosas de alimento. Uma maneira mais direta de examinar as consequências da dança à aptidão seria pesar colônias durante períodos em que tivessem acesso à dança de recrutamento e quando não o tivessem. Se dançar fosse adaptativo, as colônias deveriam ganhar mais peso (pela coleta de pólen e néctar) quando informações exatas fossem passadas na dança. Para testar essa previsão, Gavin Sherman e Kirk Visscher desenvolveram um experimento no qual usaram quatro colmeias equipadas com plataformas de dança horizontais. Metade das colmeias tinha sua plataforma de dança iluminada por uma luz difusa enquanto a outra metade era equipada com fonte de luz unidirecional. Sob as condições de luz difusa, as exploradoras continuaram a dançar, mas seus movimentos eram desorientados, uma vez que não tinham um ponto de referência para orientar suas danças. Sob as condições de luz unidirecional,



**FIGURA 7.25** O valor adaptativo do sistema de comunicação por dança. Comparação da mudança média das massas de quatro colônias em determinados períodos durante o verão, outono e inverno, quando as abelhas tiveram acesso à informação precisa transmitida por dança (condição de luz direta) e quando não tiveram (condição de luz difusa). As colônias ganharam um peso significativo durante o inverno apenas quando puderam usar seu sistema de comunicação por dança. Adaptada de Sherman e Visscher.<sup>1313</sup>

as recrutadoras dançarinas usaram o bulbo da lâmpada como substituto do sol, de maneira que suas danças eram orientadas em relação a ele, possibilitando às recrutadoras passarem informações úteis aos demais membros da colônia.

Ao alternar períodos em que a colônia estava sob condições de luz difusa ou luz unidirecional, Sherman e Visscher puderam adicionar os ganhos ou perdas em massa durante os dois tratamentos experimentais. Os resultados (Figura 7.25) indicam que, durante o verão e o outono, a ocorrência das danças orientadas não teve efeito estatisticamente significativo no peso da colônia. Entretanto, durante o inverno, as colônias ganharam massa nos períodos que houve dança orientada e perderam massa nos períodos de dança desorientada.<sup>1313</sup> A habilidade das recrutadoras de fornecer informação direcional sobre a localização de alimento das outras abelhas na colmeia aparentemente não tem efeito em alguns períodos do ano, mas tem efeito positivo, um aumento de aptidão, em outros períodos. Como Sherman e Visscher mostraram, se as colônias de abelhas melíferas estão presas a uma economia de prosperidade ou miséria, então a habilidade de tirar total vantagem da abundância de recursos (via forrageio orientado pela dança) em curtos períodos pode ser altamente vantajosa.

### Origem e modificação das danças das abelhas melíferas

Tendo descrito as danças das abelhas melíferas e mostrado que elas são quase certamente adaptativas, podemos agora tentar entender como um comportamento tão complexo pode ter se originado e se modificado ao longo do tempo. Martin Lindauer foi o primeiro a estudar sobre a história das danças.<sup>871</sup> Esse pesquisador começou observando três outros membros do gênero *Apis* nos quais encontrou demonstrações de dança idênticas aos da conhecida abelha melífera (*Apis mellifera*), exceto que em uma das espécies, *A. florea*, as abelhas dançam na superfície horizontal de um favo construído sobre o galho de uma árvore (Figura 7.26). Para indicar a direção da fonte de alimento, uma operária dessa espécie simplesmente orienta o trecho requadrado na direção da localização do alimento. Devido a essa manobra ser menos sofisticada que a transposição feita na escura superfície vertical pela *A. mellifera*, parece que a dança da *A. florea* é uma forma de comunicação que precede a dança da *A. mellifera*.

Lindauer estudou abelhas tropicais sem ferrão que não pertencem ao gênero *Apis*, atrás de comportamentos de recrutamento que pudessem dar pistas sobre os passos que precederam a primeira dança do requadrado. Apesar do debate sobre o fato de abelhas sem ferrão não serem parentes próximas de abelhas melíferas,<sup>1047</sup> as diferentes abelhas sem ferrão apresentam diferentes sistemas de comunicação, organizados por Lindauer na seguinte hipótese evolutiva.



**FIGURA 7.26** O ninho de uma abelha melífera asiática, *Apis florea*, é construído em local aberto em volta de um galho de árvore. Operárias dançarinas na superfície plana de um ninho (dois ninhos são mostrados aqui) podem orientar o trecho requadrado diretamente para a fonte de alimento quando realizam a dança do requadrado. Fotografia de Steve Buchmann.

**FIGURA 7.27** Comunicação por marcação olfativa em abelhas sem ferrão. Nessa espécie, operárias que encontraram comida no lado oposto do lago à sua colmeia não conseguiam recrutar novas forrageadoras ao local até que Martin Lindauer colocou uma corda cruzando o lago. As exploradoras então marcaram a vegetação pendurada na corda com pistas olfativas e rapidamente levaram as outras ao alimento. Fotografia de Martin Lindauer.

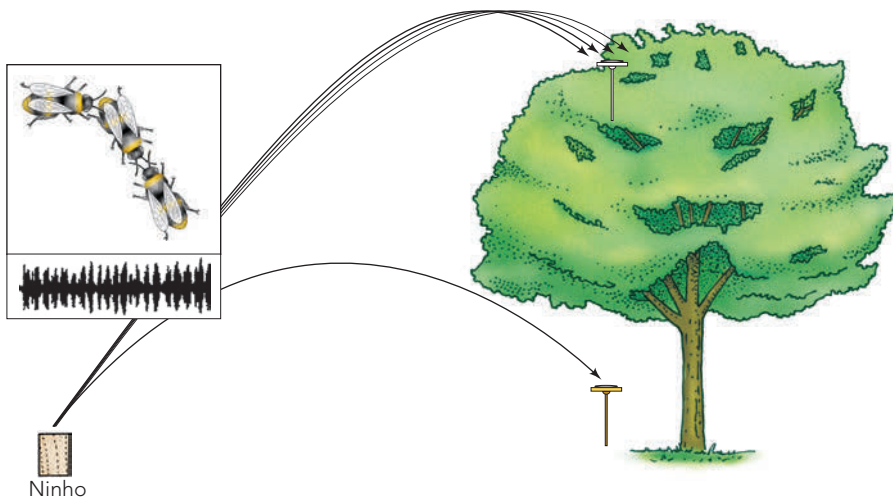


*Possível primeiro estágio:* operárias de algumas espécies de abelhas sem ferrão do gênero *Trigona*, ao retornarem ao ninho vindas das flores ricas em néctar ou pólen, movimentam-se com entusiasmo, produzindo um zunido agudo com suas asas. Esse comportamento estimula os demais membros da colônia, que detectam o odor das flores nos corpos das dançarinas, e, com essa informação, as recrutadas deixam o ninho e buscam odores semelhantes. O ato de dançar não provoca nenhum sinal específico indicativo da direção ou distância do alimento desejado. O mesmo tipo de comportamento também ocorre na mamangaba, que forma colônias pequenas com exploradoras “dançarinas” que não fornecem sinais contendo informações de direção ou distância.<sup>406</sup>

*Possível estágio intermediário:* operárias de outras espécies de *Trigona* fornecem informação sobre a localização da fonte de alimento. Nessas espécies, uma operária que encontra algo substancial marca a área com um feromônio produzido por suas glândulas mandibulares. Ao retornar à colmeia, a abelha deposita feromônio em tufo de grama e pedras aproximadamente a cada metro. Na entrada da colmeia, outras abelhas esperam para serem recrutadas, e então a forrageadora de sucesso entra e produz zumbidos que estimulam suas companheiras a sair da colmeia e seguir a trilha de odor deixada por ela (Figura 7.27).

*Padrão ainda mais complexo:* diversas abelhas sem ferrão do gênero *Melipona* fornecem informações de distância e direção separadamente. Uma forrageadora dançarina comunica as informações sobre distância até uma fonte de alimento por pulsos de som; quanto mais longos os pulsos, mais distante o alimento. Para transmitir informações de direção, a abelha sai do ninho com algumas seguidoras e realiza um voo em ziguezague que as orienta até a fonte de alimento. A exploradora volta e repete esse voo algumas vezes antes de voar na direção (até a fonte) do alimento, com as recrutadas que a seguem.

Perceba que quando, por exemplo, dizemos que uma abelha *Trigona* exibe um “estágio intermediário” na evolução da comunicação sobre a localização do alimento, não queremos dizer que essa espécie falhou em elaborar um “estágio final”, mais complexo e mais adaptativo. Para essa *Trigona* em seu ambiente natural, a marcação da trilha pode perfeitamente ser superior a qualquer outra opção. A existência de uma marcação de trilha nessa espécie moderna simplesmente nos dá uma pista sobre



**FIGURA 7.28** Comunicação acústica sobre a altura da fonte alimentar pela abelha *Melipona panamica*. Quando uma exploradora treinada para coletar alimento de uma estação alimentar no alto de uma árvore interage com outros membros de sua colônia (quadro a esquerda), ela produz um tipo específico de sinal acústico (mostrado como sonograma preto na faixa sob as abelhas) enquanto descarrega o alimento. Depois de ouvir esses sons, as abelhas recrutadas têm probabilidade bem mais alta de localizar a estação alimentar no alto da árvore do que uma outra controle colocada na base da árvore. Adaptada de Nieh.<sup>1046</sup>

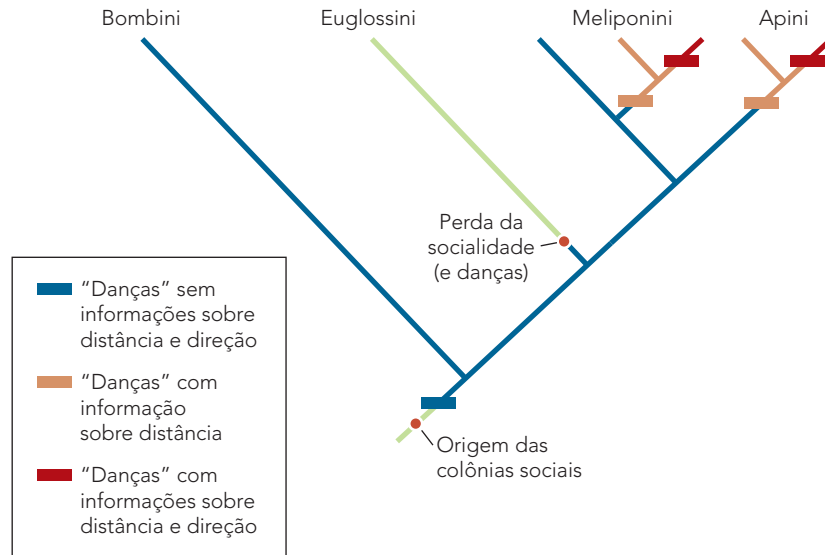
o comportamento possível de uma abelha atualmente extinta cujo comportamento de marcar a trilha foi modificado nas espécies mais recentes derivadas dessa abelha ancestral.

A ideia de que todas as espécies modernas de abelhas exibem sistemas de comunicação bem adequados para os seus ambientes particulares é sustentada pelos estudos sobre as abelhas tropicais desenvolvidos desde o trabalho pioneiro de Lindauer. Para algumas dessas abelhas a habilidade de comunicar que a fonte de alimento está no no alto da copa das árvores da floresta ou mais para baixo tem alta relevância ecológica, e algumas espécies desenvolveram os sinais para isso. A abelha *Melipona panamica* produz um tipo de zunido acústico quando descarrega alimento em uma entrada com forma afunilada até o ninho e gera outro tipo de sinal por uma dança na entrada do funil. Os sons produzidos enquanto descarrega o alimento informam às recrutadas onde estão os recursos no plano vertical (Figura 7.28),<sup>1046</sup> e a dança fornece informações sobre a distância até a fonte de alimento divulgada pela dançarina; finalmente, para fornecer informações sobre a direção da fonte de alimento, a exploradora deixa o ninho para guiar as recrutadas na direção correta. Apenas as recrutadas com acesso aos três tipos de informação sobre a localização das flores chegarão perto o suficiente para detectar as marcas odoríferas depositadas no local pela abelha exploradora antes dela retornar à colmeia.<sup>1045</sup>

A julgar por *M. panamica*, algumas abelhas sem ferrão têm sistemas de comunicação tão complicados quanto os da abelha melífera. Os vários comportamentos das abelhas sem ferrão sugerem que a comunicação de um ancestral da abelha melífera sobre a distância de uma fonte de alimento envolvia provavelmente apenas movimentos agitados de uma operária carregando muito alimento.<sup>1048</sup> As outras operárias estimuladas pelo retorno da forrageadora poderiam então deixar a colmeia em busca de alimento, talvez ajudadas pela memória olfativa associada ao alimento. Em algumas espécies, a seleção deve ter posteriormente favorecido a padronização dos sons e movimentos feitos pelas forrageadoras de sucesso, assim como em *Melipona*. Essas ações podem ter sido o primeiro passo para mudanças posteriores incorporadas nas danças circulares e do requebrado das abelhas *Apis*, que contêm informações simbólicas informando o quanto o alimento está longe da colmeia.<sup>871, 1587</sup>

Em contraste, a comunicação sobre a direção da fonte de alimento aparentemente se originou com liderança individual, com uma operária guiando um grupo de recrutadas diretamente para a área rica em néctar. A sequência evolutiva envolveu movimentos para guiar cada vez mais incompletos, conforme as gerações de rainhas produziram operárias com cada vez mais tendência para liderar de maneira incom-

**FIGURA 7.29** História evolutiva do sistema de comunicação por dança de abelhas melíferas. Como abelhas de três de quatro grupos com parentesco próximo são sociais, é bem possível que o ancestral dos quatro grupos tenha sido social. Se esse ancestral evoluiu uma forma simples de dançar, a característica pode ter sido perdida em Euglossini juntamente com a capacidade de socialidade, já que abelhas euglossíneas não formam colônias com rainhas e operárias. A retenção das danças em Meliponini e Apini foi o primeiro passo para elaborações evolutivamente mais recentes deste comportamento, permitindo a dançarinas em algumas espécies fornecer informações sobre a distância à fonte de alimento e em seguida informações tanto sobre a distância quanto sobre a direção. A abelha melífera (*Apis mellifera*) possui ainda outra modificação em suas danças, que codificam informações simbólicas com base na gravidade sobre a direção de uma fonte de alimento.



pleta. No início, isso pode ter tomado a forma de uma liderança parcial (assim como em algumas *Melipona*) e depois envolveu apenas o apontamento da direção certa com a dança requebrada em uma superfície horizontal (assim como em *A. florea*). De antecedentes como esse, veio o apontar transposto de *A. mellifera*, no qual a direção de voo relativa ao sol é convertida em um sinal (o trecho requebrado) orientado em relação à gravidade. Essa sequência evolutiva dos eventos pode ser plotada em uma filogenia de quatro grupos relacionados de abelhas, o que inclui as abelhas melíferas (Figura 7.29). Graças ao trabalho de Lindauer e outros pesquisadores, agora sabemos tanto sobre o valor adaptativo da dança das abelhas como da sequência histórica dos eventos que resultaram na manifestação moderna da abelha melífera.

## Para discussão

**7.16** Várias pessoas tentaram pensar nas razões de por que as abelhas sociais fizeram a transição de uma forma de comunicação para outra. Baseado nesse tipo de hipótese, qual significado você associa ao fato de que uma abelha social muito agressiva, *Trigona spinipes*, pode sentir marcas de odor colocadas perto da fonte de alimento por outra abelha, *Melipona rufiventris*?<sup>1049</sup>

## Resumo

1. A teoria de otimização e a teoria dos jogos têm as suas regras baseadas no estudo do possível valor adaptativo do comportamento alimentar. A abordagem de otimização geralmente foca no ganho calórico líquido associado a uma decisão alimentar, já a teoria dos jogos considera as vantagens para indivíduos que competem com outros por recursos valiosos.
2. A teoria do forrageio ótimo causou algumas controvérsias, principalmente porque a maximização da taxa de consumo calórico nem sempre maximiza a aptidão, premissa de muitas hipóteses de forrageio ótimo. A afirmação de que uma maior taxa de consumo calórico aumenta a aptidão é falsa para aquelas espécies nas quais existe um custo-benefício entre a maximização de energia durante o forrageio e a redução do risco de ataque por predadores. Entretanto, os testes de hipóteses ótimas são desenvolvidos para ajudar os pesquisadores a identificar os fatores envolvidos na evolução do comportamento animal. As hipóteses com premissas incorretas serão rejeitadas se forem propriamente testadas.

3. Quebra-cabeças darwinianos sobre o comportamento alimentar incluem curiosidades como a concentração de competidores por recursos alimentares limitados em áreas pequenas, a adição de ornamentos de seda muito visíveis às teias de aranhas e o consumo de lama e outros materiais não nutritivos. Todas essas ações parecem ter consequências negativas na aptidão, o que leva os adaptacionistas a procurar benefícios especiais capazes de superar os custos das características em questão.
4. Estudos recentes sobre o comportamento alimentar não se limitam a pesquisar as propriedades adaptativas associadas a conseguir alimento suficiente. Além disso, biólogos evolucionistas tentaram delinear possíveis cenários para a origem e posterior mudança de comportamentos que resultaram em atributos complexos dos organismos vivos, como as espantosas danças das abelhas melíferas. Comparações entre as espécies viventes podem fornecer pistas importantes no desenvolvimento desses tipos de hipóteses históricas.

### Leitura sugerida

Para uma revisão geral sobre decisões de predadores, veja o capítulo do livro de John Krebs e Alejandro Kacelnik.<sup>805</sup> Essa revisão também aborda alguns modelos matemáticos baseados na teoria de otimização, aproximação comumente aplicada para comportamento de forrageio. Os modelos matemáticos de otimização são apresentados em detalhes por Dennis Lendrem<sup>854</sup> e por Marc Mangel e Colin Clark.<sup>922</sup> Reto Zach escreveu sobre forrageio ótimo em corvos em um artigo que é um modelo em clareza.<sup>1634</sup> Para uma crítica sobre os modelos de otimização, veja o artigo de C.J. Pierce e J.C. Ollason,<sup>1135</sup> que pode ser confrontado com a visão de Krebs e Kacelnik.<sup>805</sup> A obra *Bumblebee Economics*<sup>643</sup> de Bernd Heinrich é um bom complemento a esse capítulo, por abordar com clareza e simplicidade a teoria de otimização aplicada às mamangabas. Para ler mais sobre as impressionantes abelhas melíferas, veja a obra *The Wisdom of the Hive*<sup>1300</sup> de Tom Seeley. Para revisões sobre os quebra-cabeças que são as decorações de teias, veja Starks<sup>1381</sup> e Bruce.<sup>201</sup>