



6

Adaptações Comportamentais para Sobrevivência

É

difícil transmitir seus genes quando você está morto. Não é de se surpreender, dessa forma, que a maioria dos animais faça o melhor possível para viver tempo suficiente para reproduzir. No entanto, sobreviver pode ser um desafio na maior parte dos ambientes, repletos de predadores mortais. Você deve se lembrar que morcegos armados com sofisticados sistemas de sonar vagueiam no céu noturno perseguindo mariposas, esperanças, cigarras, crisopídeos e louva-a-deus. Durante o dia, esses mesmos insetos correm sério risco de serem encontrados, capturados e devorados por pássaros de visão aguçada. A vida é curta para muitas mariposas, crisopídeos e semelhantes.

Em função dos predadores serem tão competentes na localização de alimento, eles submetem as presas a pressões seletivas intensas, favorecendo aqueles indivíduos com atributos que adiam a morte até terem reproduzido pelo menos uma vez. Os traços hereditários de longevidade desses sobreviventes podem então se dispersar na população por meio da seleção natural, resultado que cria pressões recíprocas sobre predadores, favorecendo aqueles indivíduos que se organizam a fim de superar as defesas aprimoradas de suas presas. Por exemplo, a habilidade auditiva de certas mariposas e outros insetos noturnos voadores podem ter conduzido à evolução de morcegos com sonares de alta frequência atípica que suas presas são incapazes de detectar com facilidade.^{500, 1266}

Mas agora alguns mantídeos de voo noturno ouvem sons de alta frequência atípicos, presumivelmente como reação ao sonar inovador



◀ Rãs da espécie *Hyla arenicolor* confiam na camuflagem para se proteger de predadores, o que significa que precisam escolher as pedras corretas, nas quais permanecem sem se mover. Fotografia do autor.

de alta frequência usada por seus caçadores.³²⁵ Esse vaivém entre caçadores e caça constitui uma corrida armamentista evolutiva.

Com este capítulo, que aborda os resultados dessa disputa contínua entre caçadores e caça, o foco do livro desloca-se das causas proximais para as causas distais do comportamento. Os principais objetivos deste capítulo são estabelecer o significado das adaptações e mostrar de que forma alguém pode usar a abordagem custo-benefício na produção de hipóteses a respeito do possível valor adaptativo de um traço comportamental ao mesmo tempo em que usa o método comparativo para testar essas hipóteses.

Comportamento de enfrentamento ou de mobilização (*mobbing behavior*) e a evolução de adaptações

Há alguns anos quando eu estava na Nova Zelândia, visitei uma reserva natural litorânea rica em vida selvagem. Caminhando ao longo da costa, cheguei a um local onde centenas de pares de gaivota-prata (*Larus novaehollandiae*) haviam construído ninhos em uma área de pedras. Enquanto eu observava as gaivotas à distância, uma jovem pesquisadora veio em direção à praia, trazendo uma balança para pesar os filhotes de gaivota e uma prancheta para registrar os dados. Conforme ela caminhava em direção à colônia, as gaivotas perceberam e, rapidamente, aquelas que se encontravam mais próximas dela levantaram voo, gritando asperamente. No momento em que ela se aproximou a poucos metros do primeiro ninho, a colônia se alvoroçou, e muitas das gaivotas adultas arremeteram, algumas mergulhando em direção à intrusa, outras soltando grasnidos ruidosos (Figura 6.1).

Nas colônias de gaivotas ao redor do mundo, sempre que um humano, falcão, corvo ou algum outro consumidor potencial de ovos ou filhotes se aproxima dos ninhos dessas aves, as gaivotas em geral reagem intensamente. No meio de um aglomerado de gaivotas grasnando, algumas podem se lançar em ataques kamikazes sobre o intruso. Ninguém gosta de ser atingido na cabeça pelas patas de uma gaivota em meio a um mergulho com asas vibrantes; e nem os visitantes a uma colônia de gaivotas apreciam ser atingidos em cheio pelos excrementos líquidos liberados por gaivotas agitadas que sobrevoam suas cabeças.



FIGURA 6.1 Comportamento de enfrentamento ou mobilização (*mobbing*) de uma colônia de gaivotas em território de nidificação. Gaivota-prata reagindo a um invasor em sua colônia de reprodução na Nova Zelândia. Fotografia do autor.



FIGURA 6.2 Uma colônia de nidificação do guincho-comum.

Podemos facilmente imaginar por que as gaivotas ficam estressadas quando predadores potenciais se aproximam de seus ninhos. O ataque dos pais provavelmente mantém intrusos famintos longe dos animais jovens, auxiliando na sua sobrevivência. Se isso estiver correto, então a mobilização grupal realizada pelas gaivotas poderia aumentar o sucesso reprodutivo, passando adiante as bases hereditárias que promovem a união das gaivotas, soltando grasnidos, defecando e batendo naqueles que poderiam comer seus ovos e os animais jovens. Essa hipótese rapidamente veio à mente de Hans Kruuk, um orientando de Niko Tinbergen, quando ele decidiu investigar o **comportamento de enfrentamento ou mobilização** no guincho-comum (*Larus ridibundus*), outra espécie formadora de colônias com nidificação terrícola (Figura 6.2), que vive na Europa e não na Nova Zelândia.⁸¹⁴

Kruuk estava interessado em estudar as causas evolutivas distais do comportamento de mobilização, não as causas proximais, que teriam demandado avaliação das bases genéticas, ontogênicas, hormonais e neurais desse comportamento, questões interessantes e úteis, mas fora das metas de Kruuk. A fim de esclarecer as bases evolutivas do comportamento em questão, Kruuk empregou o que hoje é chamado de abordagem **adaptativa**. De fato, ele queria saber se a resposta de mobilização grupal do guincho-comum era um produto adaptativo da seleção natural. Sua hipótese de pesquisa era que a mobilização grupal distraía certos predadores, reduzindo a chance de eles encontrarem a prole dos mobilizadores, o que poderia aumentar a aptidão de gaivotas genitoras com comportamento antipredação.

Kruuk utilizou suas hipóteses para fazer predições testáveis a respeito do comportamento de mobilização grupal de gaivotas.⁸¹⁴ Ele sabia que a seleção natural ocorre quando indivíduos variam em suas características hereditárias de maneira a afetar a quantidade de filhotes vivos que contribuirão para a próxima geração (*ver* Capítulo 1). Imagine uma população de gaivotas onde alguns de seus membros confrontam predadores de ninhos enquanto outros não. Essa população irá certamente evoluir se a diferença entre esses dois tipos de indivíduos for hereditária e se um tipo consistentemente deixar mais filhotes sobreviventes do que o outro. Se, por exemplo, o **fenótipo de mobilização grupal se sobrepõe reprodutivamente a um tipo não mobilizador geração após geração, então o comportamento de mobilização eventualmente se tornará a norma, enquanto o tipo não mobilizador desaparecerá (sempre assumindo que as diferenças entre esses dois tipos sejam hereditárias)**. Depois disso, qualquer mudança hereditária na natureza da resposta de mobilização grupal que aumentar o sucesso individual na passagem de seus genes também se espalhará por toda a espécie, dado um tempo suficiente.

TABELA 6.1 Restrições à perfeição adaptativa**RESTRIÇÃO 1: Falha na ocorrência da mutação apropriada**

Restrições evolutivas a uma perfeita adaptação podem surgir pela falha na ocorrência de mutação apropriada, o que impedirá que a seleção caminhe no mesmo ritmo que as mudanças ambientais. Assim, traços não adaptativos podem persistir, principalmente em ambientes recém-invadidos por uma espécie. Por exemplo, algumas mariposas árticas vivem em regiões sem morcegos, mantendo, no entanto, o cessar voo em resposta a um estímulo ultrassônico.¹²⁶⁵ Da mesma forma, esquilos terrícolas no ártico (*Spermophilus paryii*) reagem defensivamente quando em exposição experimental a cobras, ainda que não existam cobras vivendo no Ártico.³⁰¹

Mudanças ambientais feitas pelo homem apresentam especial probabilidade de conduzirem a uma expressão inapropriada de traços previamente adaptativos.¹²⁸⁶ Algumas mariposas são tão fortemente atraídas pela luz artificial que morcegos visitam áreas iluminadas com o propósito de fazer algumas vítimas fáceis.⁵⁰³ Da mesma forma, machos de buprestídeos minadores (ver Figura 4.8) podem morrer enquanto realizam esforços persistentes para acasalar com garrafas de cerveja,⁵⁹⁹ enquanto tartarugas-marinhas algumas vezes morrem após consumirem sacos plásticos confundidos com suculentas águas vivas.^{205,831} A atual epidemia de obesidade nas sociedades ocidentais pode ter sido causada em parte por um desejo “uma vez” adaptativo para humanos de consumo de alimentos ricos em calorias em um ambiente moderno “não natural” em que é totalmente possível comer uma quantidade excessiva de alimentos altamente calóricos.¹⁰¹⁰

RESTRIÇÃO 2: Pleiotropia

Limitações ontogênicas à perfeição adaptativa podem ocorrer como resultado de **pleiotropia** (efeitos desenvolvimentais múltiplos apresentados pela maior parte dos genes). Nem todos os efeitos de um dado gene são positivos. Se a consequência negativa de um gene se sobrepõe à consequência positiva, ocorrerá seleção contrária a esse gene. Por outro lado, uma vez que alguns genes apresentam efeitos muito valiosos, consequências menos significativas e levemente negativas daquilo que de outra forma seria um mecanismo proximal adaptativo podem ser mantidas na população por seleção. Por exemplo, cuidado parental mal orientado não é incomum na natureza, resultado da intensa motivação para cuidar da prole, em geral adaptativo, mas que em exemplos relativamente raros pode levar um adulto a prover assistência a um jovem de genética diferente da sua (ver também Figura 14.5).⁶³⁸

RESTRIÇÃO 3: Coevolução

Coevolução (tipo de evolução que ocorre quando diferentes espécies interagem de maneira a afetar a aptidão dos membros de cada uma delas) significa que a estabilidade evolutiva pode nunca ser alcançada. Em vez disso, cada espécie muda em resposta a pressões seletivas impostas por outra espécie, então, inicialmente uma espécie e em seguida a outra ganham força, como em uma corrida armada coevolutiva entre predador e presa. A inabilidade do processo seletivo em gerar uma solução efetiva imediata para um problema ambiental significa que traços menos que perfeitos podem persistir dentro de uma espécie.

Então, que tipo de mobilização grupal antipredação Kruuk esperava observar em gaivotas-de-cabeça-preta? Uma mobilização grupal absolutamente perfeita, com 100% de eficácia que sempre salvasse os ovos e os jovens de mobilizadores? Não, por várias razões (Tabela 6.1).^{313,1038} **A seleção não consegue criar o melhor de todos os possíveis genes para uma tarefa particular; precisa esperar que mutações ocorram ao acaso. Só então a seleção pode eliminar os alelos menos eficazes, deixando aquele que melhor promove reprodução em seu lugar. Se um alelo “melhor” não surgir, não há nada que a seleção possa fazer a respeito disso, uma vez que a seleção é consequência da confluência de certas condições (variações hereditárias que causam diferenças no sucesso reprodutivo individual) não delineadas com o objetivo de agir em benefício da espécie. Além disso, ainda que um alelo mutante ocorra**



FIGURA 6.3 Uma corrida armamentista com um vencedor? Embora esta salamandra seja extremamente tóxica, a serpente-de-garter (*Thamnophis sirtalis*) é capaz de consumir, em segurança, até mesmo o membro mais venenoso desta espécie de presa. Fotografia de Edmind D. Brodie III.

ao mesmo tempo que um efeito desenvolvimental particularmente positivo sobre o comportamento de mobilização, o novo alelo pode muito bem danificar a criação de outros traços. Quase todos os genes possuem consequências ontogênicas múltiplas. Um alelo com efeito líquido negativo sobre o sucesso reprodutivo nunca se espalharia, não importando o quanto útil fosse seu efeito sobre o traço comportamental de mobilização. Por fim, as gaivotas estão presentes no ambiente há muito tempo, assim como os seus predadores, e a seleção opera de ambos os lados da equação predador/presa. Como verificamos desde o início, qualquer aperfeiçoamento na habilidade de gaivotas em driblar algum predador tenderia a selecionar o aperfeiçoamento da habilidade desse predador em quebrar as defesas da ave. Como resultado dessa corrida armamentista, podemos verificar que nem a presa nem o predador possuem controle total da situação a cada momento,⁴⁴⁴ embora pareça que em alguns casos específicos, o predador (a serpente-de-garter *Thamnophis sirtalis*) vença a corrida contra uma espécie de presa (salamandra tóxica) uma vez que a cobra consegue consumir com segurança até a mais mortal das salamandras (Figura 6.3).⁶¹⁷

Considerando os impedimentos que usualmente previnem a evolução da perfeição adaptativa, o que evolui? Como acabamos de notar, se existirem fenótipos hereditários alternativos em uma população, o melhor deles se espalhará, ou seja, aquele que conferir maior **aptidão** (definida como maior sucesso reprodutivo ou maior sucesso genético) aos organismos que porventura possuírem essa alternativa superior. Em outras palavras, **adaptação** é um traço hereditário que tanto (1) se espalhou na população no passado e tem sido mantido pela seleção natural até o presente quanto (2) está atualmente se espalhando em comparação a traços alternativos em função da seleção natural. Em todos esses casos, o traço em questão conferiu e continua a conferir (ou está apenas começando a conferir) maior sucesso genético, em média, sobre indivíduos que possuem esse traço em comparação com outros indivíduos que apresentam traços alternativos. Existem outras definições de adaptação,^{627,845} mas aquela que usaremos nos permite testar hipóteses sobre possíveis adaptações colocando o foco nos benefícios atuais de um certo traço, o que apresenta algumas vantagens práticas importantes comparando-se com a tentativa de testar se determinados traços ofereceram benefícios genéticos a indivíduos no passado.¹²⁰⁷

Para discussão

6.1 Muitas pessoas pensam que uma adaptação é um traço que aumenta as chances de sobrevivência de um organismo. Sob que circunstâncias esse traço seria considerado uma adaptação? Sob quais outras circunstâncias este traço, que aumenta as chances de sobrevivência, poderia ser na verdade contra-selecionado?

6.2 Stephen Jay Gould e Richard Lewontin afirmam que os adaptacionistas cometem o erro elementar de acreditar que todas as características de seres vivos sejam um produto perfeito da seleção natural,⁵⁵⁷ quando na realidade, muitos atributos não representam adaptações (ver Tabela 6.1). Além disso, na ânsia de explicar tudo em termos de adaptações, esses adaptacionistas tem, segundo Gould e Lewontin, criado fábulas tão absurdas quanto as fictícias *Just so stories*, de Rudyard Kipling, que inventou explicações divertidas para as pintas dos leopardos e a corcunda do camelo. De que forma os adaptacionistas podem se defender dessas críticas? Os adaptacionistas possuem meios de descobrir se suas tentativas de explicar a existência de traços particulares estão erradas?

Definido o conceito de adaptação, podemos identificar uma adaptação selecionada naturalmente se pudermos estabelecer que essa é melhor do que outras alternativas surgidas no passado. Mas como fazemos isso? Adaptacionistas abordam esse problema por meio de uma ferramenta muito útil emprestada dos economistas, mais especificamente, a **abordagem custo-benefício**, que lhes possibilita analisar fenótipos em função de seus benefícios e custos à aptidão (na biologia evolutiva, **benefícios à aptidão** se referem ao efeito positivo de um traço sobre o tamanho da prole sobrevivente produzida por um indivíduo ou ao número de cópias de alelos desse indivíduo que contribuem para a próxima geração, enquanto **custos à aptidão** se referem ao efeito devastador de um traço sobre essas medidas de sucesso genético individual). Por exemplo, Kruuk sabia que o comportamento de mobilização grupal trazia consigo desvantagens significativas para os indivíduos em termos de suas oportunidades reprodutivas. Esses custos incluem o tempo e a energia que esses mobilizadores gastam quando estão soltando grânulos, mergulhando e se agitando em resposta a um visitante indesejado próximo aos ninhos. Além disso, mobilizadores podem perder não apenas calorias, mas também a própria vida. Mais de uma gaivota cometeu um erro letal de cálculo quando mergulhou sobre uma raposa capaz de girar, saltar e capturar a gaivota na passagem. E, também, todo o ruído feito por um mobilizador quando se encontra com um predador pode atrair outros predadores para o local, e um desses inimigos adicionais pode capturar a prole que o mobilizador está tentando proteger.⁸⁰¹

Dado o elevado custo real à aptidão, associado ao comportamento de mobilização, Kruuk soube que o traço não poderia ser uma adaptação a menos que houvesse benefícios igualmente óbvios e substanciais para o mobilizador. **Apenas quando, em média, os benefícios extraídos do comportamento de mobilização excedem seus custos, um traço pode considerado uma adaptação.**

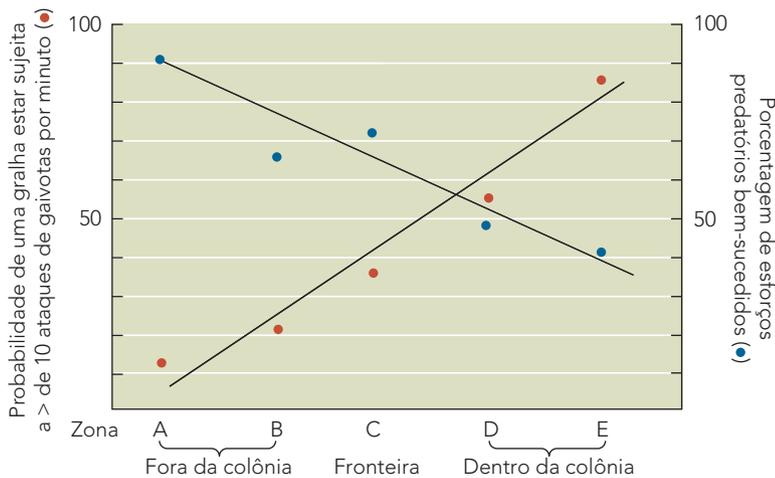
Dessa forma, Kruuk predisse que gaivotas mobilizadoras forçariam predadores saqueadores de ninho a despenderem mais esforços de busca do que despenderiam de outra forma, predição simples que pode ser testada com a observação de interações gaivota-predador.⁸¹⁴ Kruuk observou que gralhas que se alimentam de ovos continuamente precisam enfrentar ataques inesperados de gaivotas e, enquanto são mobilizadas, não podem procurar confortavelmente na redondeza por ninhos e ovos. Uma vez que gralhas entretidas têm menor probabilidade de encontrar sua presa, Kruuk estabeleceu a existência de um provável benefício à adaptação. Além disso, o benefício em atacar gralhas provavelmente excede os custos, levando em conta que esses predadores não atacam nem ferem gaivotas adultas.

Contudo, a hipótese de distração do predador produz predições muito mais exigentes. Em função das adaptações serem melhores do que os traços que elas substituem, podemos prever que os benefícios experimentados por gaivotas mobilizadoras ao protegerem seus ovos seriam diretamente proporcionais à extensão em que os predadores



Gaiivota-de-cabeça-preta

FIGURA 6.4 A mobilização protege os ovos? Quando ovos de galinha foram colocados fora de uma colônia de nidificação de guinchos, gralhas à procura de ovos dentro da colônia estiveram sujeitas a mais ataques por parte de guinchos mobilizadores (círculos vermelhos), resultando em menor descoberta de ovos de galinha (círculos azuis). Adaptada de Kruuk.⁸¹⁴



são verdadeiramente mobilizados. Kruuk utilizou um delineamento experimental para testar essa predição.⁸¹⁴ Ele colocou dez ovos de galinha a cada dez metros, de um contínuo que ia desde a área externa até a área interna de uma colônia de nidificação de guinchos. Os ovos colocados do lado de fora da colônia, onde as pressões de mobilização eram baixas, tinham maior probabilidade de serem encontrados e consumidos por gralhas-pretas e gaiivotas-argêntas do que os ovos colocados dentro da colônia, onde os predadores eram molestados comunitariamente pelos muitos genitores cujas proles estavam sendo ameaçadas (Figura 6.4).

Com isso, Kruuk reuniu algumas evidências observacionais e experimentais que ofereceram suporte à hipótese de que a mobilização é uma adaptação que auxilia os guinchos a protegerem seus ovos e seus jovens. Observe que esses testes não envolveram a mensuração do sucesso reprodutivo das gaiivotas pela contagem do número de filhotes sobreviventes produzidos por um indivíduo ao longo de sua vida. Em vez disso, Kruuk observou o número de ovos de galinha que não foram devorados, em uma suposição razoável de que, se eles fossem ovos de gaiivota em ninhos de gaiivota, teriam tido a chance de se tornarem prole sobrevivente para as gaiivotas genitoras, situação na qual poderiam representar parte da contribuição genética realizada por essas gaiivotas à próxima geração.

Ecologistas comportamentais com frequência precisam definir um indicador ou correlato de sucesso reprodutivo ou sucesso genético quando buscam medir aptidão.

Nos capítulos seguintes, *aptidão* ou *sucesso reprodutivo* são frequentemente usados mais ou menos de forma alternada com coisas do tipo sobrevivência dos ovos (medida de Kruuk), jovens que sobrevivem até emplumarem, número de parceiros inseminados ou, ainda mais indiretamente, a quantidade de alimento ingerido por unidade de tempo, a habilidade em adquirir um território de reprodução e assim por diante.

Para discussão

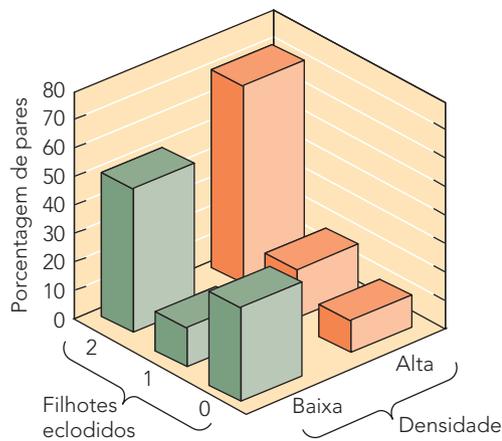
6.3 Para muitos biólogos evolucionistas, o termo “adaptação” deve ser reservado a características que ofereçam “utilidade atual ao organismo e tenham sido geradas historicamente por meio da ação da seleção natural para seu papel biológico atual.”⁸⁴ O que poderia significar “utilidade atual” e o que você acha que isso deveria significar? Faça uso dos termos “benefícios à aptidão” e “custos à aptidão” em sua resposta. Se uma característica originada para a função X mais tarde assume um papel biológico diferente Y mas ainda assim adaptativo, isso significa que essa função não é uma adaptação? Situe a história evolutiva das penas de voo das asas de aves modernas (ver, Prum¹¹⁷²). De onde vieram essas penas e qual função essas penas predecessoras exibiam? Se você voltar no tempo o suficiente, a forma ancestral de qualquer traço atual terá a mesma função que esse traço tem agora?

6.4 O moleiro ártico parasita, parente próximo da gaivota, também nidifica no solo e ataca invasores de colônia, incluindo o moleiro grande, predador de grande porte que come muitos ovos e filhotes de moleiro parasita. Em um estudo, o sucesso no processo de chocar e a sobrevivência juvenil, foi maior para moleiros parasitas que nidificaram em densas colônias do que para os grupos com baixa densidade (Figura 6.5). O número de vizinhos próximos estava, no entanto, negativamente correlacionado com a taxa de crescimento de seus filhotes.¹¹³³ Reescreva essas descobertas em termos dos custos e benefícios à aptidão associados ao comportamento de mobilização de moleiro parasita. Se adaptação significa uma característica perfeita, a mobilização comunitária de moleiro parasita deveria ser rotulada como “adaptação”?

O método comparativo para testar hipóteses adaptacionistas

Experimentos são extremamente valiosos na ciência, tanto que muitas pessoas acreditam que a pesquisa científica só pode ser desenvolvida em laboratórios de alta tecnologia por pesquisadores de jaleco branco. Contudo, como mostra o trabalho realizado por Kruuk, uma boa ciência experimental pode ser feita em campo. O experimento via manipulação é apenas uma de muitas formas por meio das quais previsões feitas a partir de hipóteses podem ser testadas. Outra técnica poderosa para testar hipóteses adaptativas é o **método comparativo**, que envolve o teste de previsões a respeito da evolução de uma característica de interesse a partir da observação de espécies diferentes daquela cujas características estão sob investigação.²⁷⁹ Utilizamos o método comparativo anteriormente de maneira informal quando consideramos a evolução do infanticídio (ver página 23) e novamente quando lidamos com a resposta de mariposas e outros insetos ao chamado ultrassônico de morcegos (ver página 117). A ideia era de que se um determinado traço, como o infanticídio, é adaptativo para uma espécie, como langures hanuman, então isso deveria também evoluir em outras espécies, como leões, sujeitas às mesmas pressões seletivas que os

FIGURA 6.5 Benefícios da elevada densidade de ninhos para o moleiro parasita. Em uma população estudada em 1994, moleiros nidificando com quantidade relativamente alta de vizinhos próximos tinham maior probabilidade de criar dois filhotes do que indivíduos nidificando em áreas com baixa densidade de pares reprodutivos. Adaptada de Phillips, Furness e Stewart.¹¹³³



Moleiro ártico

langures. Aqui usaremos o método comparativo para testar as explicações adaptativas do comportamento de mobilização grupal realizado por guinchos. Essa técnica, da forma aplicada nesse caso, produz a seguinte predição: se o comportamento de mobilização grupal realizado por guinchos com nidificação terrícola for uma resposta evoluída à predação em ovos e filhotes de guincho, então outras espécies de gaivota cujos ovos e jovens têm baixos riscos de predação não deveriam exibir comportamento de mobilização.

A lógica por trás dessa predição é a seguinte: o custo na mobilização pode ser superado apenas pelo benefício derivado da distração de predadores. Se predadores não fossem o maior problema para uma espécie, então os benefícios na mobilização grupal seriam reduzidos, aumentando as chances de que a relação custo-benefício total do comportamento de mobilização fosse negativa, conduzindo a prejuízos para a espécie cujos ancestrais possuíam o traço.

Existem boas razões para acreditarmos que a gaivota ancestral fosse uma espécie com nidificação terrícola com grande número de predadores caçadores de ninho contra os quais o comportamento de mobilização grupal de defesa deveria ter sido de grande ajuda. Se olharmos para as cerca de 50 espécies de gaivotas hoje existentes, verificaremos que a maior parte nidifica no solo e exibe comportamento de mobilização comunitário contra inimigos que caçam seus ovos e filhotes.¹⁴⁴⁷

Acredita-se que essas semelhanças entre as gaivotas, que também possuem muitas outras características em comum, existam em parte devido ao fato de que todas as gaivotas descendem de um ancestral comum relativamente recente, de quem todas herdaram o pacote genético que as predispõem a desenvolver um grupo de características semelhantes. Contudo, algumas das espécies de gaivotas encontradas atualmente nidificam em penhascos, em vez de nidificarem no solo. Talvez essas espécies de gaivotas sejam descendentes de uma gaivota mais recente, com nidificação em penhascos que evoluiu de um ancestral com nidificação terrícola. A possibilidade alternativa, de que a gaivota original nidificasse em penhascos, requer que o traço de nidificação em penhascos tenha sido perdido e depois recuperado, o que produz um cenário evolutivo que requer mais mudanças do que a alternativa concorrente (Figura 6.6). Muitos biólogos evolucionistas, embora nem todos, acreditam que cenários mais simples envolvendo menos transições são mais prováveis do que alternativas mais complexas. A maioria aceita um princípio filosófico comumente defendido, conhecido como a navalha de Occam ou o princípio da parcimônia, que afirma que, em situações equivalentes, as explicações mais simples têm maior probabilidade de estarem corretas do que as explicações complexas. A visão contrária é

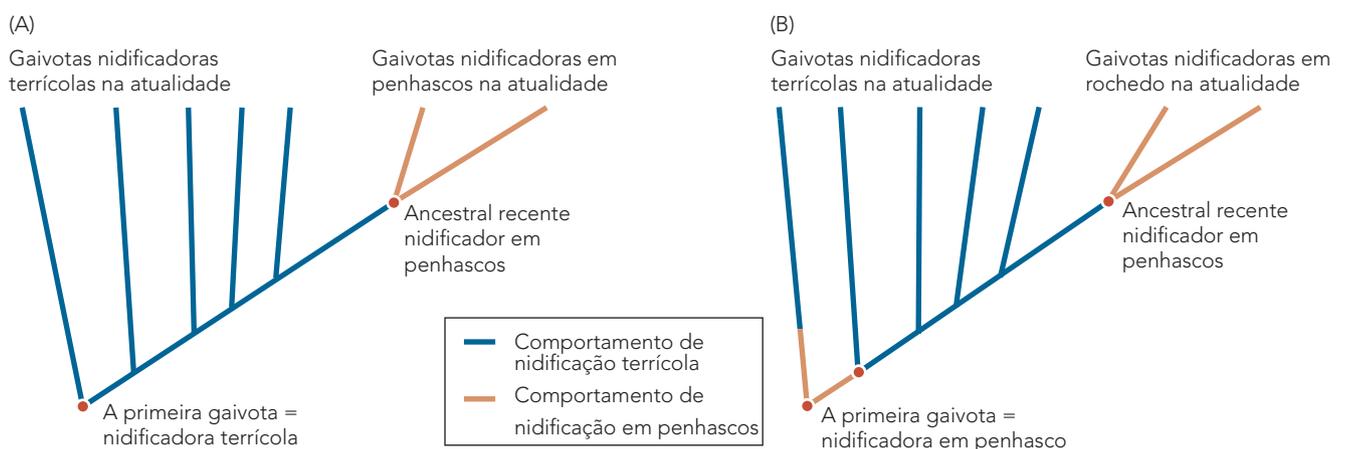


FIGURA 6.6 Filogenia de gaivotas e dois cenários para a origem do comportamento de nidificação em penhascos. (A) Hipótese A requer apenas uma mudança comportamental: de nidificação terrícola para nidificação em penhascos. (B) Hipótese B requer duas mudanças comportamentais: nidificação em penhascos ancestral para nidificação em solo e então outra mudança de volta à nidificação em penhascos.



FIGURA 6.7 Nem todas as gaivotas nidificam no solo. (A) Rochedos escarpados são utilizados para a nidificação de gaivotas tridáctilas, que aparece na metade mais baixa desta fotografia. (B) Tridáctilas são capazes de nidificar em reentrâncias extremamente estreitas, e seus filhotes se encolhem no ninho, de costas para a extremidade do precipício. A, fotografia do autor; B, fotografia de Bruce Lyon.

que, em função dos muitos eventos ao acaso que influenciam o curso da evolução, trilhas históricas podem com frequência ser totalmente convolutas, com características perdidas, então recuperadas e perdidas novamente, violando as expectativas baseadas na Navalha de Occam.¹²⁰⁷

Em todo caso, gaivotas que nidificam em penhascos atualmente possuem relativamente poucos predadores de ninho por ser difícil para pequenos mamíferos predadores escalar penhascos em busca de presas, enquanto aves predatórias passam por momentos difíceis realizando manobras próximas a penhascos fustigados por turbulentos ventos costeiros. A mudança no ambiente de nidificação significou mudança na pressão predatória, o que deve ter alterado a seleção sobre essas gaivotas. O resultado evolutivo deveria ter sido um movimento de mudança no padrão ancestral do comportamento de mobilização. Por meio da descoberta desses casos de **evolução divergente** e da identificação das razões seletivas para a mudança, alguém pode, a princípio, determinar por que uma característica ancestral tem sido mantida em algumas espécies mas modificada ou perdido em outras espécies.

A tridáctila nidifica em penhascos costeiros quase verticais (Figura 6.7), onde seus ovos ficam relativamente a salvo de predadores. Essas gaivotas pequenas e delicadas possuem pés com garras, conseguindo pousar e nidificar em penhascos. Como resultado, pressões predatórias em ovos e jovens têm sido imensamente reduzidas⁹⁴⁶ comparando-se com aquelas que afetam seus parentes nidificadores terrícolas. O tamanho relativamente pequeno dessas gaivotas também pode tornar os adultos mais vulneráveis ao ataque pessoal por predadores de ninho, tornando a relação custo-benefício da mobilização grupal ainda menos favorável. Grupos de tridáctilas nidificadoras adultos não atacam seus predadores, apesar de compartilharem muitas outras características estruturais e comportamentais com guincho-comum e outras

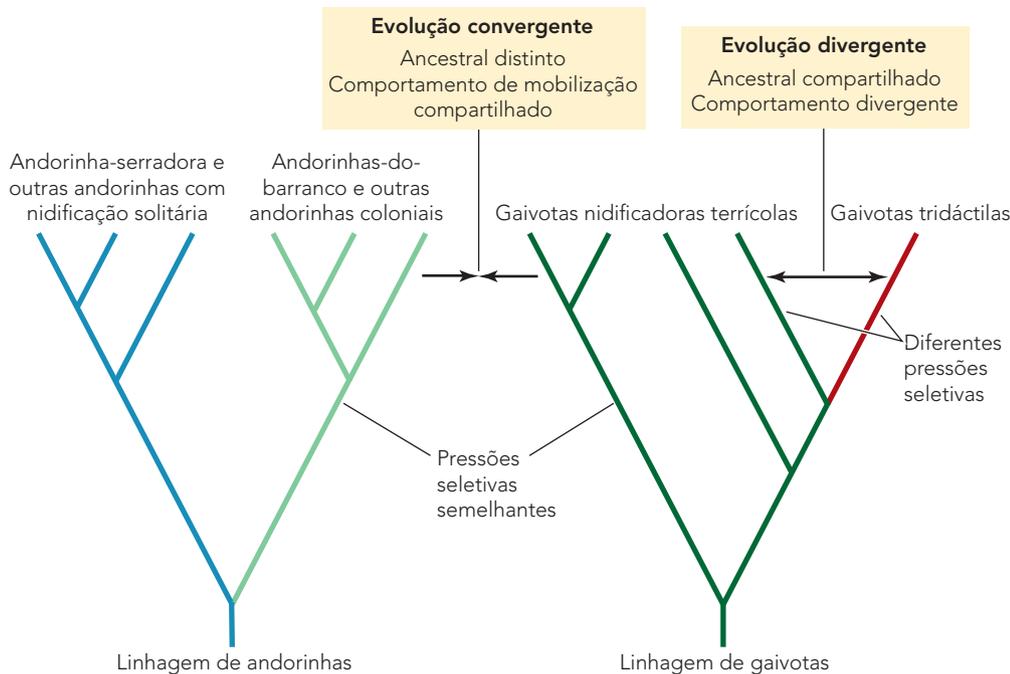


FIGURA 6.8 A lógica do método comparativo. Membros de uma mesma linhagem evolutiva (p. ex., espécies de gaivota da família Laridae) compartilham de um ancestral comum, e, dessa forma, compartilham muitos genes, tendendo a ter características semelhantes, como o comportamento de mobilização. No entanto, o efeito ancestral compartilhado pode ser cancelado por uma nova pressão seletiva. Uma redução na pressão predatória conduziu a evolução divergente de tridáctilas com nidificação em penhascos que não mais atacam inimigos potenciais. As várias gaivotas nidificadoras terrícolas, incluindo os guinchos, atacam predadores de ninho, da mesma forma que algumas andorinhas coloniais, incluindo a andorinha-do-barranco, ainda que andorinhas e gaivotas não sejam aparentadas, vindo de ancestrais diferentes muito tempo atrás. Essas andorinhas coloniais e gaivotas convergiram em um comportamento antipredação similar em resposta a pressões seletivas compartilhadas em função de predadores que possuem acesso bastante fácil às suas colônias de nidificação. Que tipo de evolução é responsável pela diferença entre andorinhas-do-barranco, que atacam seus inimigos, e andorinhas-serradoras, que não o fazem? Essa diferença constitui evidência em apoio a qual hipótese evolutiva a respeito da mobilização?

espécies nidificadoras terrícolas. O comportamento de tridáctilas tem se tornado menos comum do que de seus parentes próximos, oferecendo um caso de evolução divergente em apoio à hipótese de que a mobilização em massa realizada por guinchos evoluiu em resposta a pressões predatórias sobre os ovos e os filhotes de adultos de nidificadores.³²⁴

O outro lado dessa comparação é que espécies vindas de diferentes linhagens evolutivas que vivem em ambientes parecidos e, portanto, experimentam pressões seletivas semelhantes, provavelmente evoluirão características semelhantes, resultando em um caso de **evolução convergente**. Se assim for, essas espécies adotarão a mesma solução adaptativa para um obstáculo ambiental particular ao sucesso reprodutivo, a despeito do fato de que suas diferentes espécies ancestrais tiveram genes e atributos muito diferentes (Figura 6.8). Por exemplo, se a mobilização feita por gaivotas com nidificação terrícola colonial é uma adaptação para distrair predadores de uma ninhada vulnerável, um comportamento similar deveria ter evoluído em outros animais totalmente não aparentados que nidificam ou reproduzem em grupos frequentemente visitados por predadores que querem devorar suas proles.

De acordo com isso, o comportamento de mobilização evoluiu convergentemente em muitas outras espécies de aves apenas distantemente aparentadas às gaivotas (p. ex., Sordahl¹³⁷⁰), incluindo a andorinha-do-barranco. Essas espécies também nidificam em colônias visitadas por predadores, que incluem cobras e gralhas



FIGURA 6.9 Esquilos terrícolas californianos coloniais mobilizam cobras inimigas. Um esquilo atira areia em uma cascavel, enquanto outros emitem uma variedade de sinais de alarme. Cortesia de R.G. Coss e D.F. Hennessy.

azuis que gostam de comer ovos de andorinha e ninhegos.⁶⁷⁷ O ancestral comum de andorinhas-do-barranco e gaivotas ocorreu há muito tempo, com o resultado de que as linhagens dos dois grupos evoluíram separadamente durante eras, fato reconhecido pela localização taxonômica das gaivotas e andorinhas em duas famílias distintas: a Laridae e a Hirundinidae. Apesar de suas diferenças evolutivas e genéticas em relação às gaivotas, as andorinhas-do-barranco se comportam como gaivotas quando estão nidificando. À medida que rodopiam ao redor e mergulham sobre os predadores, elas às vezes distraem gralhas ou cobras caçadoras que podem destruir sua prole.

Mesmo alguns mamíferos que nidificam em colônias evoluíram comportamento de ataque.¹⁰⁸⁸ Esquilos californianos terrícolas adultos, que vivem em grupos e esconderijos subterrâneos, reagem a uma cascavel caçadora, reunindo-se ao redor dela agitando as caudas com vigor, sinal visual para encorajá-la a ir embora antes de ser atacada fisicamente pelos esquilos terrícolas. Para aperfeiçoar a comunicação com as cascavéis, que podem sentir a radiação infravermelha vinda dos corpos quentes das presas potenciais, os esquilos adultos também aumentam a temperatura de suas caudas, para melhor sinalizar a uma cascavel que, agitando as caudas, estão prestes a jogar areia em sua face.¹²⁵⁵ Cascavéis atacadas dessa forma não podem procurar tranquilamente por ninhos subterrâneos para localizar jovens esquilos terrícolas vulneráveis (Figura 6.9).

Embora esquilos adultos possuam um antídoto parcial que reduz os efeitos do envenenamento quando atingidos, não saem ilesos. Considerando o custo de uma picada de cascavel, um grupo de pesquisadores conduzidos por Ronald Swaisgood predisse que esquilos seriam capazes de ajustar seu comportamento em relação ao nível de risco oferecido pela picada da cobra, o que poderia ser estimado por meio da escuta do barulho dos guizos de defesa de cascavéis molestadas por suas presas. Esses sons variam de acordo com o tamanho e a temperatura do corpo da cobra; as cobras volumosas oferecem maior risco para os esquilos, assim como as cobras mais aquecidas, que podem mover-se mais rapidamente. Como previsto, os esquilos foram menos ávidos em abordar alto-falantes que emitiam sons de guizo de cobras volumosas e quentes. Na natureza, essa habilidade em estimar o risco de uma picada de cobra capacitaria os esquilos a reduzirem os custos de seu comportamento de ataque.¹⁴¹³ Nesse mesmo contexto, durante o dia corvos siberianos atacam maquetes de falcão com mais cautela do que maquetes de coruja, resultado que reflete o maior

perigo imposto por falcões diurnos do que por predadores à noite.⁵⁸⁰ Esses resultados sugerem que quando os benefícios líquidos de um comportamento intenso de ataque declinam, os animais apresentam menor probabilidade de se engajarem nessa atividade.

Uma vez que o comportamento de ataque evoluiu de modo independente em muitas espécies não aparentadas nas quais adultos podem, às vezes, proteger suas proles vulneráveis por meio do comportamento de distrair predadores, podemos concluir temporariamente que o ataque (*mobbing*) é uma adaptação antipredação. Mas e se eu tiver apresentado apenas exemplos de apoio, ignorando outras espécies coloniais nas quais os genitores não atacam os predadores de seus filhotes, e não possuem meios alternativos para proteção de sua prole? Se para cada espécie que vive em grupo na qual o comportamento de mobilização ocorre sob uma condição esperada existissem duas nas quais o comportamento estivesse ausente, você se tornaria cético em relação à hipótese de distração do predador, o que seria muito justo. Por essas e outras razões, pesquisadores solicitam cada vez mais que o método comparativo seja usado dentro de um modelo estatisticamente rigoroso.⁶²⁷ Para os nossos propósitos, contudo, o que importa é a possibilidade, a princípio, de testar hipóteses adaptativas pela predição de que casos particulares de evolução convergente ou divergente terão ocorrido; predição sobre o passado que pode ser checada a partir da realização de comparações criteriosas entre espécies que vivem atualmente.

Para discussão

6.5 A habilidade de escutar ultrassom em uma espécie de mariposa noctúidea é considerada uma adaptação antipredação, uma vez que isso aparentemente permite que indivíduos escutem e evitem morcegos noturnos que utilizam ultrassom. Imagine que você desejasse testar essa hipótese por meio do método comparativo. Identifique a utilidade de cada uma das seguintes linhas de evidência quanto à habilidade de escuta em outras espécies de insetos. Especifique se esses casos envolvem evolução convergente, evolução divergente ou nenhuma delas.

1. Quase todas as outras espécies de mariposa noctúidea possuem também ouvidos que reagem ao ultrassom.
2. Quase todas as espécies na linhagem evolutiva que incluem as mariposas noctúideas e muitas outras mariposas pertencentes a uma série de outras superfamílias também possuem ouvidos que reagem a ultrassom.¹⁶²⁵
3. Algumas mariposas noctúideas diurnas possuem ouvidos mas são bastante ou totalmente incapazes de ouvir ultrassons.⁵⁰¹
4. Quase todas as borboletas, que pertencem ao mesmo grande grupo evolutivo das mariposas noctúideas, mas são usualmente ativas durante o dia, são desprovidas de ouvidos não podendo ouvir ultrassons.⁵⁰²
5. Seis espécies de mariposas noctúideas encontradas apenas nas ilhas Taiti e Moróea, no Oceano Pacífico, possuem ouvidos e podem escutar ultrassons sem, no entanto, reagir a esses estímulos com uma resposta antimorcegos.⁵⁰⁵
6. Membros de um pequeno grupo de borboletas noturnas possuem ouvidos em suas asas e podem ouvir ultrassons; eles respondem à estimulação ultrassônica engajando-se em mergulhos, giros e espirais imprevisíveis.¹⁶²⁵
7. Crisopídeos e louva-a-deus voam durante a noite e possuem ouvidos que detectam ultrassom e conduzem a um comportamento defensivo antimorcegos (ver página 118).

6.6 Algumas pessoas diriam que o fato de muitas mariposas noctúideas terem ouvidos sensíveis ao ultrassom é “simplesmente” reflexo de seu ancestral comum, remanescente do passado e, assim, que a sensibilidade ao ultrassom não representa uma adaptação nestas espécies.¹⁸² Outros discordam, argumentando que não faz sentido definir adaptações de forma a limitá-las apenas aqueles traços que tenham divergido do padrão ancestral.¹²⁰³ Quem está certo?

A abordagem custo-benefício para o comportamento antipredação

Utilizamos o comportamento de mobilização grupal para ilustrar de que forma os adaptacionistas podem empregar a teoria de seleção natural na análise do possível **valor adaptativo** de traços comportamentais. Todo comportamento apresenta custos e benefícios para a aptidão, mas apenas aqueles cujos benefícios excedem os custos podem ser diretamente selecionados. Uma demonstração de que um traço possui **benefícios reprodutivos substanciais**, como a mobilização por conta do auxílio prestado aos pais na proteção de sua prole, constitui evidência de que o traço em questão poderia ser um produto evolutivo da seleção natural.

Muitos investigadores têm tentado testar se uma suposta adaptação antipredação, realmente confere benefícios significativos aos indivíduos que empregam o comportamento de interesse. Algumas pessoas, por exemplo, têm interesse nos motivos pelos quais as borboletas se agregam em grupos enormes, densamente aglomerados, ao redor de poças de lama sobre a margem de rios tropicais, em que sugam um fluido que contém nutrientes minerais valiosos vindos do solo (Figura 6.10 A). Enquanto estão “chapinhando na lama”, as borboletas poderiam ser atacadas por várias aves; quanto maior o grupo mais provável de atrair um predador. Mas esse provável custo do chapinhar na lama comunitário poderia ser compensado pela diluição na chance de que qualquer indivíduo fosse o alvo do predador.

Imagine que cinco aves comedoras de insetos inspecionem áreas de chapinhar na lama e que cada ave mate duas presas por dia nesses locais. Nessas condições, o risco de morte para um membro de um grupo de 1.000 borboletas é 1% ao dia, enquanto é dez vezes maior para membros de um grupo de 100 borboletas. Essa vantagem associada ao comportamento de fazer parte de um grande grupo de borboletas que chapinha na lama foi confirmada por Joanna Burger e Michael Gochfeld (Figura 6.10 B). As observações desses pesquisadores em campo mostram que qualquer borboleta chapinhando sozinha na lama ou com apenas poucas companheiras estaria mais segura se migrasse para um grupo, ainda que levemente maior. Na realidade, uma borboleta em um grupo de 20 reduziria significativamente o risco de ser capturada e devorada se migrasse para um grupo de 30 ou mais,²⁰⁹ sugerindo que a tendência de se unir a muitas outras chapinhadoras na lama ofereceu benefícios mais do que custos sobre esse traço.

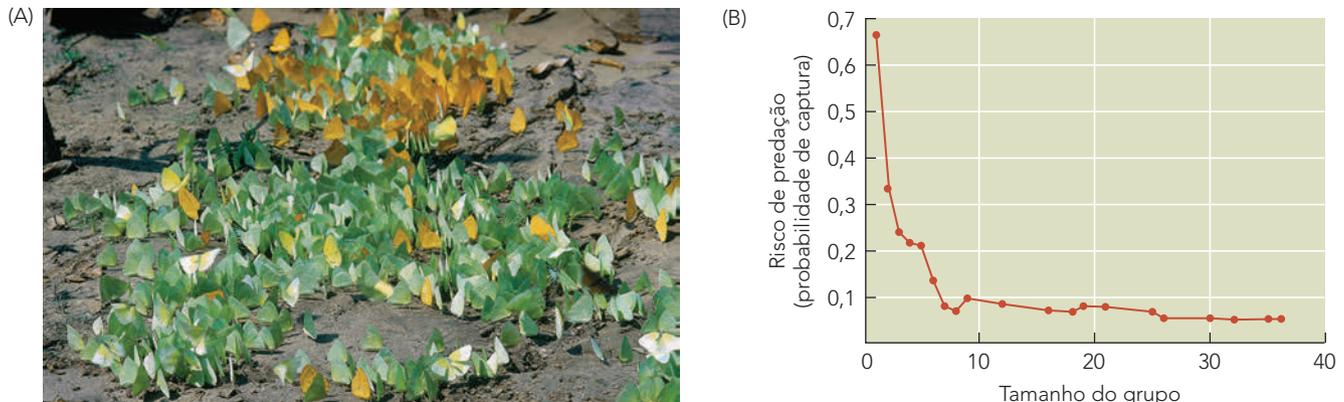


FIGURA 6.10 O efeito de diluição em grupos de borboleta nas margens de um rio brasileiro. (A) Grupos de borboleta nas margens de um rio brasileiro. (B) Borboletas individuais que “chapinham na lama” em grandes grupos correm menor risco de predação do que aquelas que sugam fluidos do solo sozinhas ou em pequenos grupos. A, fotografia de Joanna Burger; B, adaptada de Burger e Gochfeld.²⁰⁹



FIGURA 6.11 Um maçaricão recém-eclodido. Sua mãe voou com parte do ovo de onde o filhote saiu. Este é um comportamento adaptativo? Fotografia de Tex Sordahl.

Para discussão

6.7 A Figura 6.11 mostra um ninho com um filhote de maçaricão (*Himantopus mexicanus*) recém-saído do ovo e mais três ovos. Um dos pais removeu a maior parte, mas não toda a casca do ovo de onde emergiu o filhote. O adulto estará de volta em breve para levar os fragmentos restantes para longe do ninho. Desenvolva pelo menos uma hipótese antipredação que responda por este comportamento. Liste os possíveis benefícios e os prováveis custos da ação dos pais. Sob que circunstâncias os benefícios provavelmente se sobreporão aos custos?

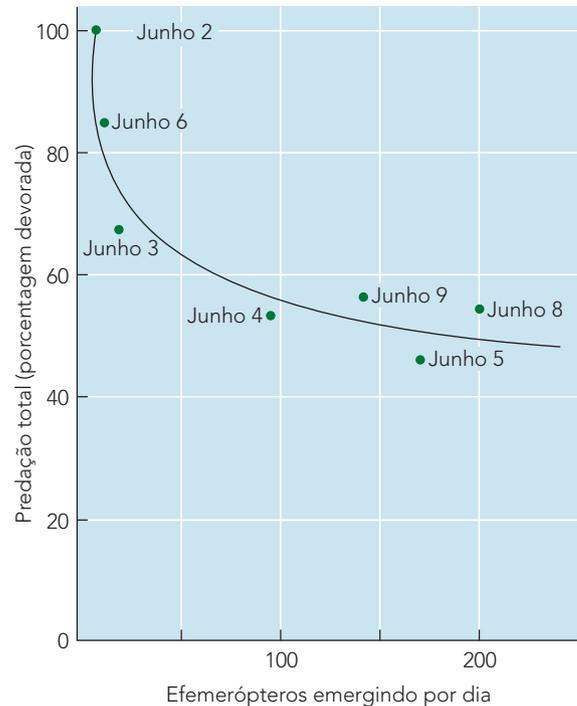
6.8 Em estudos realizados sobre o efeito de um predador introduzido, o crustáceo da espécie *Bythotrephes cederstroemi* em *Daphnia*, um pequeno crustáceo aquático uma vez abundante nos Grandes Lagos (na América do Norte), pesquisadores documentaram um grande número de respostas evolutivas. Por exemplo, *Daphnia*, expostas a *Bythotrephes cederstroemi*, agora apresentam espinhos de defesa maiores, e também tendem a ficar em águas mais profundas distantes de seus inimigos. Mas uma *Daphnia* com espinhos se move mais devagar, e assim garante menos comida por unidade de tempo gasto com forrageamento, enquanto *Daphnia* de águas mais profundas se reproduzem mais lentamente em função da água ser mais fria. Como resultado, as taxas reprodutivas de *Daphnia* declinaram severamente nos Grandes Lagos,¹¹⁰⁰ levando alguns a concluir que as respostas evolutivas, associadas à necessidade de evitar o predador introduzido, fizeram dez vezes mais estragos à população do que teria sido feito se a espécie presa tivesse permanecido imutável e tivesse simplesmente aceitado uma maior taxa de mortalidade em função da predação. Essa conclusão é baseada em uma análise custo benefício do tipo daquela que acabamos de discutir? Defenda sua resposta.

O efeito de diluição também poderia contribuir para a tendência de alguns insetos da ordem Ephemeroptera sincronizarem sua metamorfose de ninfa aquática para adulto voador de forma que a maior parte dos indivíduos venha a emergir das águas durante apenas poucas horas em poucos dias de cada ano?¹⁴¹⁵ Se fosse assim,



Efemerópteros

FIGURA 6.12 O efeito de diluição em efemerópteros. Quanto maior a quantidade de fêmeas de efemerópteros emergindo juntas em uma tarde de junho, menor a probabilidade de qualquer indivíduo efemeróptero ser devorado por um predador. Adaptada de Sweeney e Vannote.¹⁴¹⁵



então quanto maior a densidade de indivíduos emergindo, menor o risco de qualquer efemeróptero ser sugado por uma truta enquanto faz a transição de risco para a vida adulta. Para checar essa predição, Bernard Sweeney e Robin Vannote colocaram redes em riachos para apreenderem os exoesqueletos das ecdises de efemerópteros, que se perdem na superfície da água à medida que elas se transformam em adultas, deixando que a cutícula descartada seja levada pela correnteza. A contagem das cutículas perdidas revelou o número de adultos que emergiram em uma tarde específica, de um segmento particular do riacho. As redes também capturaram os corpos de fêmeas que haviam colocado seus ovos e então morreram de morte natural; a vida de uma fêmea acaba imediatamente após ela fazer a postura dentro da água, desde que um bacurau ou um besouro d'água não a consumam primeiro. Sweeney e Vannote mediram a diferença entre o número de cutículas perdidas por fêmeas que emergiram e o número de cadáveres intactos de fêmeas adultas exaustas que foram capturadas por suas redes em dias diferentes. Quanto maior o número de fêmeas emergindo juntas em um dado dia, maior o efeito de diluição e maior a chance que cada efemeróptero tinha de viver o suficiente para colocar seus ovos antes de morrer (Figura 6.12).¹⁴¹⁵

É lógico que existem outros benefícios possíveis em ficar junto com os outros, incluindo o potencial de ataque em grupo sobre um inimigo comum (Figura 6.13 A). Os insetos sociais (incluindo cupins, formigas, vespas e abelhas) são famosos pela habilidade de irem juntos atrás de um predador, usando ferrões ou dentes para ferir ou mesmo matar invasores (Figura 6.13B e C). A raça de abelha melífera que vive na África, onde suas colônias têm sido severamente exploradas ao longo dos milênios por um grande número de mamíferos predadores, incluindo seres humanos, em busca de mel e larvas, é famosa pela ferocidade de sua resposta a criaturas que ameaçam roubar seus ninhos. De fato, 80 vezes mais abelhas melíferas africanas perseguirão persistentemente apicultores que perturbam suas colmeias comparadas com abelhas melíferas europeizadas, artificialmente selecionadas pela docilidade.⁵⁹⁵ A disposição da raça africana de abelha melífera em ferocar maciçamente predadores potenciais reflete-se no fato de mais de mil pessoas terem morrido em função de seus ataques à medida que as abelhas se espalharam nas Américas após sua liberação por apicultores brasileiros.¹⁶⁶



FIGURA 6.13 Contra-ataque por andorinhas-do-mar e vespas. (A) Um grupo de andorinha-do-mar-real confronta uma gaivota interessada em roubar um ovo. (B,C) Uma colônia de vespa *Polybia* (B) exatamente antes e (C) exatamente após um ninho ter sido tocado por um observador. Estas vespas deixarão seus ninhos para agredir qualquer predador tolo o suficiente para persistir em incomodá-las. A, fotografia de Bruce Lyon; B e C fotografias de Bob Jeanne.

Entre os insetos, ataques defensivos organizados não se encontram limitados a picadas de abelhas e mordidas de cupins. No sudoeste australiano, frequentemente encontram-se larvas de *sínfitas* agrupadas em bolas de dez indivíduos aproximadamente. Esses insetos, parecidos com lagartas, alimentam-se de folhas de eucalipto, que contêm óleos muito resinosos e tóxicos capazes de afastar a maior parte dos herbívoros, mas não as *sínfitas*. Larvas de *sínfitas* não apenas ingerem os óleos de eucalipto em segurança, mas também os armazenam em bolsas especiais, das quais eles podem ser regurgitados para o ataque a formigas e pássaros.¹⁰¹³ Perturbe um grupo de larvas de *sínfitas* que descansa em um círculo defensivo durante o dia e todas vomitarão gotas grandes, pálidas e pegajosas de fluido resinoso (Figura 6.14), que estão preparadas para liberar de forma comunitária sobre qualquer inimigo que as aborde, com o objetivo de se livrar do intruso. Nesse caso, e em outros mencionados anteriormente, uma vez que pesquisadores foram capazes de identificar os benefícios antipredação obtidos por meio do comportamento, agora temos as mínimas evidências necessárias para classificar esses comportamentos como respostas evoluídas à predação.

FIGURA 6.14 Defesa comunitária de larva de um inseto da espécie *Perreyia flavipes*. Estas larvas formam grupos que descansam com as cabeças voltadas para o lado de fora durante o dia. Quando ameaçadas, elas elevam e agitam o abdome sobre as cabeças em sinal de advertência, enquanto regurgitam gotas pegajosas de óleo de eucalipto, que eles retêm nas bocas para lançarem no inimigo. Fotografia do autor.



Para discussão

6.9 Em meu jardim da frente, algumas vezes encontro muitas centenas de machos de abelhas nativas agrupados no final da tarde em alguns ramos nus (Figura 6.15). Um besouro assassino às vezes se aproxima do grupo e mata algumas abelhas enquanto elas estão se acomodando para a noite. Desenvolva pelo menos três hipóteses alternativas quanto ao possível valor de defesa contra besouros predatórios desse comportamento de dormir em grupo e liste as predições que surgem de cada hipótese.



FIGURA 6.15 Um grupo de abelhas adormecidas. Nesta espécie, machos passam a noite agrupados. Fotografia do autor.

Os custos e benefícios da camuflagem

Alguém também pode testar hipóteses sobre os possíveis benefícios anti-predação de comportamentos usados por animais solitários. Por exemplo, muitas pessoas consideram provável que certos animais aparentemente camuflados tenham evoluído a habilidade de selecionar o tipo de ambiente de descanso onde dificilmente serão vistos (Figura 6.16). Um esforço clássico para testar se preferências por locais de descanso realmente aprimoram a camuflagem em uma espécie de presa envolveu a mariposa camuflada, *Biston betularia* (Figura 6.17). Em algumas partes da Grã-Bretanha e dos Estados Unidos, a forma melânica (negra) dessa mariposa, em outras épocas extremamente rara, substituiu quase completamente a forma esbranquiçada e manchada, antigamente abundante, no período de 1850 a 1950.⁵⁶⁴ A maior parte dos biólogos durante a graduação ouviu a explicação padrão para o crescimento inicial da forma melânica (e o alelo especial associado ao modelo de cor mutante): à medida que a fuligem industrial escureceu os troncos das árvores da floresta na região urbana, as mariposas esbranquiçadas vivendo nessa região se tornaram cada vez mais atrativas a aves insetívoras, que comiam a forma esbranquiçada e dessa maneira removiam as bases genéticas para esse padrão de cor. Apesar de recentes alegações contrárias,³⁰⁸ essa história permanece amplamente válida,^{565,1250} especialmente com respeito ao significado dos famosos experimentos de H. B. D. Kettlewell.⁷⁶⁹ Kettlewell colocou as duas formas de mariposa sobre troncos de árvore escuros e claros, verificando que a forma mais visível para humanos era também pega muito mais rapidamente por aves do que a outra forma. Indivíduos claros corriam risco especial de serem atacados quando se encontravam pousados contra fundos escuros.



FIGURA 6.16 Coloração críptica depende da seleção do substrato. O réptil da espécie *Moloch horridus* possui uma camuflagem notável, que funciona apenas quando o lagarto está imóvel em áreas cobertas por pedaços de cascas de árvore e outros detritos de cores variadas, não em estradas. Fotografia do autor.

Na natureza, *B. betularia* parece raramente pousar em troncos de árvore; na verdade, ela tende a pousar em manchas sombreadas logo abaixo das junções dos galhos com o tronco. Se a seleção de um local para empoleirar é uma adaptação, então podemos prever que indivíduos descansando debaixo dos galhos principais da árvore deveriam estar mais protegidos de predadores do que se tivessem escolhido um local alternativo. R. J. Howlett e M. E. N. Majerus fixaram amostras de mariposas congeladas a uma área exposta e a uma área do lado inferior das juntas dos galhos. Seus dados mostraram que as aves apresentavam grande probabilidade de não perceber as mariposas nas junções sombrias dos galhos (Figura 6.18). Essa é outra demonstração de que uma suposta adaptação quase certamente oferece benefícios à sobrevivência.

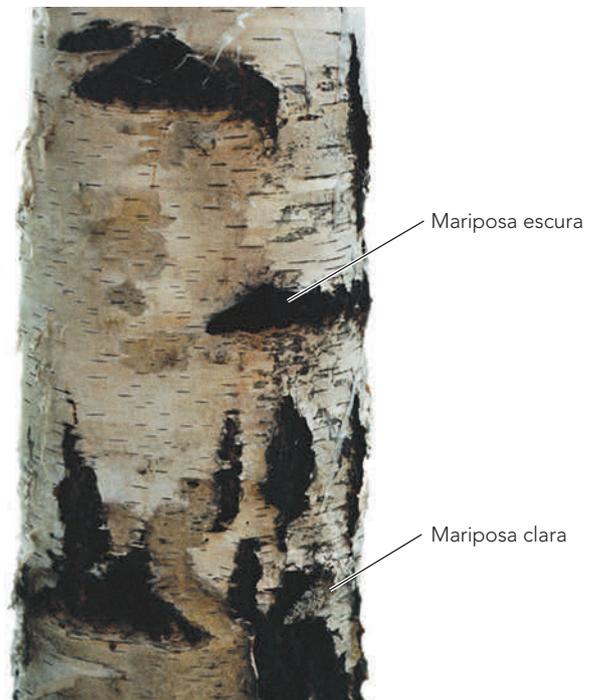
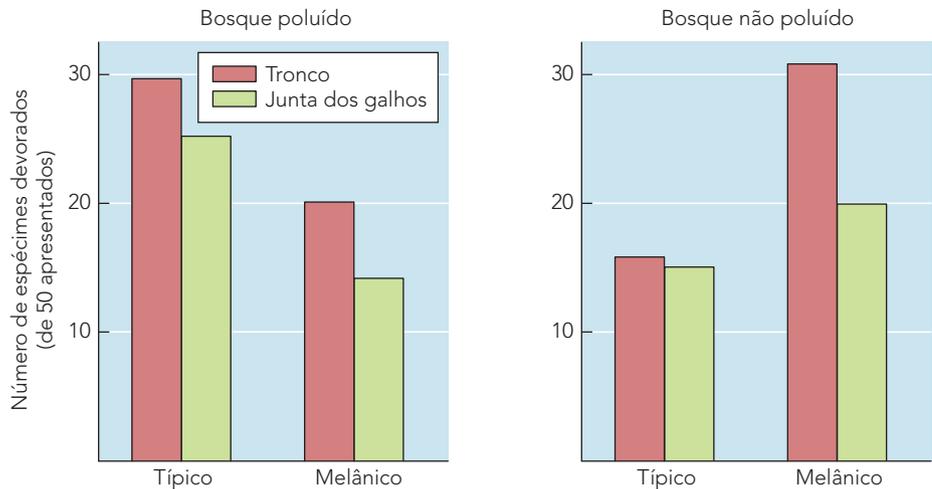


FIGURA 6.17 A mariposa camuflada, *Biston betularia*. Um indivíduo típico (esbranquiçado) e um indivíduo melânico (negro) são mostrados em cada fotografia. À esquerda, fotografias de Michael Tweedie; à direita, fotografia de Bruce Grant.

FIGURA 6.18 Risco de predação e seleção de substrato por mariposas. Espécimes da forma típica e melânica da mariposa *B. betularia* foram colocadas em troncos de árvore ou na parte de baixo das junções dos galhos com o tronco. Mariposas dos dois tipos foram menos frequentemente encontradas e removidas por aves quando nas junções de galhos com o tronco do que quando nos troncos, mas sobretudo, formas melânicas foram frequentemente menos encontradas por aves em florestas poluídas (escuras), enquanto formas típicas “sobreviveram” melhor em florestas não poluídas. Adaptada de Howlett e Majerus.⁶⁸⁶



Para discussão

6.10 Considere a seguinte descoberta: nos anos a partir de 1950, os controles de poluição reduziram a quantidade de fuligem depositada nos troncos de árvore, e a forma melânica de *B. betularia* conseqüentemente se tornou cada vez mais escassa na Europa,^{163, 294} e na América do Norte,⁵⁶⁶ onde a espécie também ocorre. Coloque essa declaração em um contexto de investigação científica em que a típica coloração pintada de alguns membros dessa espécie constitui uma adaptação. Comece com uma pergunta de pesquisa e dê andamento por meio de hipóteses, predições, teste e conclusão.

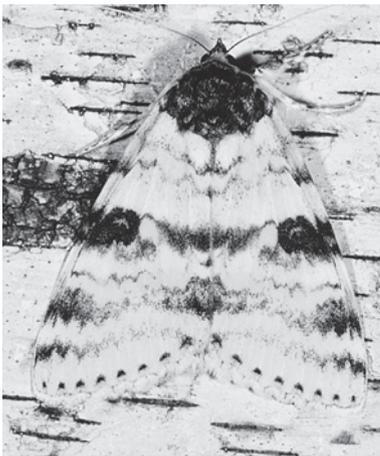


FIGURA 6.19 Coloração críptica e orientação do corpo. A orientação de uma mariposa *Catocala* em descanso determina se as linhas escuras em seu padrão de asas correspondem com as linhas escuras em cascas de videiro. Fotografia de H.J. Vermes, cortesia de Ted Sargent,¹²⁷⁸

Outras mariposas além de *B. betularia* tomam decisões acerca de onde pousar durante o dia. Por exemplo, as mariposas esbranquiçadas *Catocala relictata* usualmente pousam de cabeça para cima com as asas dianteiras esbranquiçadas posicionadas sobre o corpo em vidro branco e outras cascas de árvores claras (Figura 6.19). Quando dada a oportunidade de escolha quanto a um local de repouso, a mariposa seleciona cascas de vidro em vez de fundos mais escuros.¹²⁷⁸ Se esse comportamento for verdadeiramente adaptativo, então as aves não perceberiam mariposas com mais frequência quando esses insetos pousam em seus substratos favoritos. Para avaliar essa predição, Alexandra Pietrewicz e Alan Kamil usaram gralhas-azuis cativas, fotografias de mariposas em diferentes locais e técnicas de condicionamento operante (Figura 6.20).¹¹³⁷ Eles treinaram as gralhas-azuis a responderem a slides de mariposas com cores crípticas posicionadas sobre um fundo apropriado. Quando um slide era apresentado em uma tela, a gralha tinha apenas um curto período de tempo para reagir. Se a gralha detectasse a mariposa, ela bicava uma chave, recebia uma recompensa em alimento e rapidamente lhe era mostrado um novo slide. Mas se a ave bicasse incorretamente quando apresentada uma cena de slide sem mariposa, ela não apenas falhava em assegurar uma recompensa em comida, mas tinha que esperar um minuto pela próxima chance de avaliar um slide e pegar algum alimento. As respostas de gralhas cativas mostraram que elas viram as mariposas com uma frequência 10 a 20% menor quando *C. relictata* estava fixada em cascas pálidas de vidro do que quando estava colocada em cascas mais escuras. Além disso, as aves estavam mais propensas a não perceber mariposas orientadas com a cabeça para cima em cascas de vidro. Desse modo, a preferência das mariposas por vidros brancos como local de descanso e sua típica orientação de pouso parecem ser uma adaptação antidecepção que visualmente frustra predadores caçadores como as gralhas-azuis.

Entre insetos e outras espécies de presa, os muitos tipos diferentes de padrões de cor potencialmente protetores parecem funcionar aproveitando-se de certos aspectos do sistema de processamento visual de seus predadores.^{1389, 1390} Por exemplo,

em muitos predadores vertebrados, interneurônios que transmitem mensagens a partir da retina produzirão uma explosão de sinais quando a pequena área monitorada por essas células transmissoras for estimulada por uma imagem que contenha uma faixa escura delimitada por outra muito mais clara. Esse detector de contornos provavelmente auxilia um pássaro caçador a localizar um inseto empoeirado em um tronco ou folhas, respondendo ao contraste entre o corpo da presa e o substrato em que ele está pousado. Contudo, um inseto cujo corpo contém padrões de cor contrárias, que produzem contornos “falsos” (Figura 6.21) pode viver para reproduzir outro dia por retirar a atenção do predador do contorno de seu corpo, colocando-a nas características distrativas dentro do contorno e o impedindo de reconhecer aquilo que está sendo visto.

Talvez pelo fato de que presas utilizem com frequência estratégias na forma de distração visual, alguns predadores caçadores, ao contrário, confiam nos odores da presa para ajudá-los na captura. Pode ser por isso que esquilos californianos terrícolas mastigam pele de cascavel e então lambem a própria pele, aplicando o cheiro de cobra sobre o odor do próprio corpo. Barbara Clucas e colaboradores testaram essas hipóteses, dando a cobras em cativeiro a chance de investigarem pedaços de filtro de papel, alguns dos quais haviam sido esfregados sobre os corpos de esquilos terrícolas e posteriormente expostos a segmentos de pele de cascavel, enquanto outros haviam adquirido apenas cheiro de esquilos terrícolas. As cobras nesse experimento gastaram aproximadamente o dobro do tempo examinando o alvo com cheiro puro de esquilo, em oposição àqueles que tinham combinação de cheiro de esquilo e cheiro de cascavel.²⁷⁵

A larva da borboleta de uma espécie de hesperídeo evoluiu uma técnica diferente para reduzir sua vulnerabilidade a predadores guiados por odor. Essas lagartas



FIGURA 6.20 Comportamento críptico funciona? Imagens de mariposas em diferentes substratos e em diferentes posições de descanso são mostradas a gralhas azuis cativas, que são recompensadas por detectar as mariposas. Fotografia de Alan Kamil.

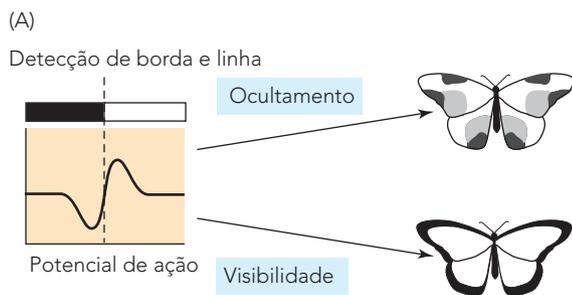
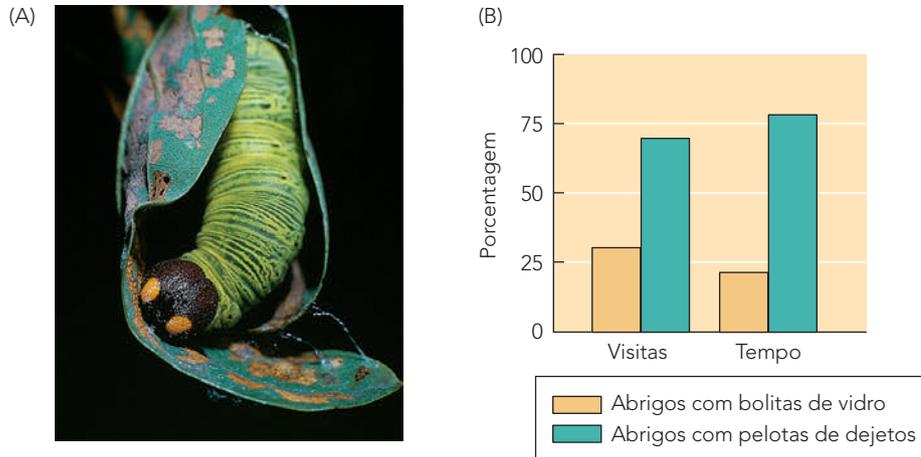


FIGURA 6.21 A segurança está nos contornos falsos para presas que se aproveitam dos detectores de contorno de seus predadores (A). Presas com coloração disruptiva, como o gafanhoto (B) com seus remedos marrons e brancos, criam margens falsas que obscurecem o esboço real do animal (ver também mariposa *Catocala* na Figura 6.19). Presas como os gafanhotos *Taeniopoda* eques, coloridos de forma preventiva (C), enfatizam seus contornos (note a linha amarela sobre o tórax e a coloração especial das asas) tornando-os mais chamativos. Predadores aprendem rapidamente a reconhecer as presas como não comestíveis e evitá-las (ver também borboleta-monarca na Figura 6.23A). Fotografia do autor; A, conforme Stevens.¹³⁹⁰

FIGURA 6.22 Higiene pessoal de larvas de borboleta hesperídea pode ser uma adaptação antipredação. (A) Uma larva de borboleta da família *Hesperiidae* dentro de um abrigo de folha parcialmente aberto. Larvas de borboleta expelem pelotas de dejetos de seus abrigos. (B) Quando pelotas de dejetos são adicionadas experimentalmente a abrigos dos quais as larvas foram removidas, as vespas mantiveram mais foco nesses lugares em relação a abrigos contendo uma quantidade equivalente de bolitas de vidro sem cheiro. São apresentadas as porcentagens de visitas iniciais feitas por dez vespas aos dois tipos de locais e a porcentagem de tempo gasto pelas vespas na investigação dos dois abrigos. A, fotografia do autor; B, adaptada de Weiss.¹⁵³³



se escondem dentro de folhas enroladas (Figura 6.22A) e atiram suas pelotas fecais para longe de seus esconderijos.¹⁵³³ Elas fazem isso utilizando um dispositivo especial que segura uma pelota de dejetos sólidos no ânus até que uma rápida mudança na pressão sanguínea expanda o segmento final do abdome, liberando a pequena bola fecal explosivamente, como uma pedra miniatura de um estilingue. Algumas lagartas hesperídeas regularmente atiram bolas de dejetos a 20 comprimentos de corpo ou mais de onde estão escondidas.

Se essa forma de administrar dejetos é verdadeiramente uma adaptação antipredação, então essas larvas deveriam ser caçadas por inimigos que pudessem usar pistas de odor associadas com bolas fecais para localizar suas presas caso essas pistas estivessem disponíveis. Martha Weiss testou essa predição removendo larvas de hesperídeas de um conjunto de abrigos de folha e então adicionando bolas de dejetos frescos a alguns dos abrigos, enquanto os abrigos restantes receberam o mesmo número de bolitas de vidro sem cheiro com o mesmo tamanho e cor das pelotas. Os abrigos experimentais e de controle foram então colocados em um viveiro com uma colônia de vespas *Polistes*, predadoras conhecidas de larvas de borboletas. As vespas inspecionaram com frequência muito maior abrigos de folhas com dejetos de lagartas do que aqueles com bolitas de vidro (Figura 6.22B). Além disso, quando Weiss ofereceu a uma espécie de *Polistes* forrageadora a possibilidade de escolha entre dois abrigos, ambos contendo uma lagarta escondida, mas um cercado por 25 pelotas de dejetos e a outra acompanhada por 25 bolitas de vidro, as vespas encontraram e mataram primeiro as lagartas associadas com a matéria fecal em 14 de 17 tentativas.¹⁵³³ Essa larva de borboleta faz bem em livrar-se de seus dejetos.

Para discussão

6.11 Weiss também coletou informações sobre a taxa de crescimento de lagartas forçadas a habitar abrigos contaminados com fezes ou que se desenvolveram em abrigos limpos. Ela não verificou diferenças de peso entre as crisálidas que experimentaram essas duas condições diferentes como larvas; além disso, o tempo necessário para as larvas se tornarem crisálidas não diferiu entre indivíduos que cresceram com ou sem as pelotas de dejetos em seus abrigos. Por que Weiss reuniu esses dados?

Alguns quebra-cabeças darwinistas

Embora muitos insetos possuam características benéficas que reduzem seus riscos de serem identificados ou farejados, outras espécies parecem preferir o caminho oposto: tornam-se óbvios a seus predadores (Figura 6.23). Esse é o tipo de coisa que atrai a atenção dos adaptacionistas em função do custo óbvio à aptidão incorrida pela presa



FIGURA 6.23 Coloração de advertência e toxinas. Animais que apresentam defesas químicas se comportam tipicamente de maneira chamativa. (A) O corpo e as asas da borboleta-monarca podem conter glicosídeos cardíacos letais, que ela isola a partir de sua dieta de serralha. (B) Besouros da família Meloidae cujo sangue tem cantaridina, uma substância química altamente nociva, podem acasalar por horas ao ar livre em plantas florescentes. (C) Esta mariposa chamativa exsuda espuma tóxica das glândulas torácicas quando incomodada. A e B, fotografias do autor; C, fotografia de Tom Eisner.

visível a seu predador. Traços cujos custos parecem provavelmente exceder seus benefícios caracterizam-se como quebra-cabeças darwinistas, uma vez que pareceriam improváveis de evoluir por meio de seleção natural. Tome a borboleta-monarca como exemplo, uma espécie cujo padrão de asa laranja e preto torna fácil sua localização. Colorações brilhantes desse tipo estão correlacionadas com maior risco de ataque em alguns casos.¹³⁹⁹ Como pode ser adaptativo para monarcas se exibirem em frente a aves que devoram borboletas? De forma a superar os custos da coloração atrativa, a característica deveria ter alguns benefícios substanciais, como no caso da monarca, que parecem estar associados à habilidade das larvas de monarca de se alimentarem de asclépias venenosas, de onde elas retiram um veneno de planta extremamente potente para incorporar ao seus tecidos.¹⁸⁵ Ao lidar com essas espécies altamente tóxicas você seria sábio em ignorar a recomendação do especialista em lepidópteros E. B. Ford, que escreveu: “Pessoalmente tenho o hábito, que recomendo a outros naturalistas, de comer espécimes de todas as espécies que eu estudo”.⁴⁷⁶ Qualquer pássaro que comettesse o erro de aceitar o desafio de Ford em relação a monarcas acharia a experiência bastante desagradável, embora extremamente educativa (Figura 6.24). Depois de vomitar uma monarca nociva uma única vez, uma gralha-azul sobrevivente religiosamente evitará essa espécie dali em diante.^{184,185}

Se você absorveu a essência da abordagem custo-benefício, você estará agora se perguntando como uma monarca devorada ganharia aptidão ao induzir vômito, sendo que uma monarca regurgitada raramente sai voando ao pôr do sol. Será que esse caso é uma exceção para a regra segundo a qual animais mortos não conseguem passar para frente seus genes? Provavelmente não, embora exista a possibilidade de que a toxicidade tenha evoluído via seleção indireta (*ver* páginas 470-472), provando que indivíduos mortos educam os predadores potenciais de seus parentes próximos, auxiliando, dessa forma, monarcas geneticamente semelhantes a passarem genes comuns à próxima geração. Outra hipótese, contudo, é que monarcas reciclem o veneno de suas plantas de alimentação para, com isso, passarem a ter um gosto tão ruim que



FIGURA 6.24 Efeito das toxinas de borboleta-monarca. Uma gralha-azul que come uma monarca tóxica vomita logo em seguida. Fotografias de Lincoln P. Brower.

a maior parte das aves soltará qualquer monarca imediatamente depois de agarrá-la pela asa.¹⁸⁵ Na realidade, quando é oferecido a pássaros cativos uma monarca resfriada, mas descongelada, muitos a apanham pela asa e então a soltam imediatamente, evidência de que na natureza as monarcas poderiam se beneficiar pessoalmente por terem sabor desagradável, fato anunciado por seu padrão de cores.

Colorações vibrantes não são o único meio pelo qual uma espécie de presa pode se tornar chamativa. Tome a mosca da família Tephritidae, que agita suas asas listradas como se estivesse tentando chamar a atenção de seus predadores. Esse comportamento incompreensível atraiu dois grupos de pesquisadores, que notaram que as marcações nas asas da mosca se assemelhavam às patas de aranhas saltadoras, importante predador de moscas. Os biólogos propuseram que, quando a mosca agita suas asas, cria um efeito visual semelhante às exhibições agressivas do movimento de patas que as próprias aranhas realizam (Figura 6.25)^{573,951}. A mosca seria um decifrador de código (ver Capítulo 4), cuja aparência e comportamento produzem comportamento de fuga no predador.

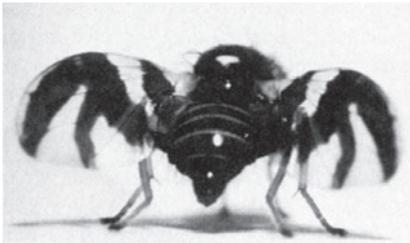


FIGURA 6.25 Por que se comportar chamativamente? Esta mosca da família Tephritidae (superior) habitualmente agita as asas listradas, o que lhe dá a aparência das patas agitadas de uma aranha saltadora (inferior). Quando as aranhas agitam as patas, elas o fazem para intimidarem umas às outras. A mosca imita este sinal para desencorajar o ataque de aranhas. Fotografia de Bernie Roitberg; conforme Mather e Roitberg.⁹⁵¹

A fim de testar a hipótese de engodo, alguns pesquisadores se tornaram exímios cirurgiões de moscas. Armados com tesouras, cola e mãos firmes, trocaram as asas claras de moscas domésticas pelas asas padronizadas de moscas da família Tephritidae e vice-versa. Após a operação, as moscas da família Tephritidae se comportaram normalmente, agitando as asas agora comuns e voando dentro de uma área delimitada. Mas essas moscas modificadas com asas de mosca doméstica foram rapidamente devoradas por aranhas saltadoras em seus cativeiros. Em contraste, moscas Tephritidae cujas próprias asas haviam sido removidas e então coladas de volta repeliram inimigos em 16 de 20 casos. Moscas domésticas com asas de Tephritidae não ganharam proteção em relação às aranhas, mostrando ser a combinação do padrão de coloração na forma de patas e o movimento das asas que permite que moscas da família Tephritidae enganem seus predadores relacionando-se com eles como se fossem oponentes perigosos em vez de uma refeição.⁵⁷³ Pela comparação da proporção de sobreviventes entre aqueles favorecidos com adaptação presumida e aqueles com adaptação alternativa, os pesquisadores mostraram que as asas e o comportamento de moscas da família Tephritidae funcionam melhor que outras opções.

Alguns vertebrados também se comportam de maneira que paradoxalmente os tornam presas fáceis de localizar. Por exemplo, a gazela-de-thomson, antílopes, que quando perseguidos por um guepardo ou leão podem saltar a uma boa altura enquanto exibem sua mancha branca nas ancas (Figura 6.26).



FIGURA 6.26 Um anúncio de ausência de benefício para inibir perseguição? Comportamento de saltitar (*stotting*) de *Antidorcas marsupialis*, pequeno antílope que salta no ar quando ameaçado por um predador, assim como fazem as gazelas de Thomson.

Existe um grande número de explicações possíveis para esse comportamento de saltitar (*stotting*). Talvez uma gazela saltitando sacrifique a velocidade em escapar de um predador detectado de forma a descobrir outros inimigos ainda não vistos posicionados em emboscada (como os leões sempre fazem).¹¹⁴⁸ A hipótese antiemboscada prevê que o comportamento de saltitar não ocorrerá em savanas com grama curta, mas em vez disso será reservado a locais com gramas altas ou a ambientes com mistura de grama e arbusto, onde a descoberta de predadores poderia ser aperfeiçoada por meio de saltos no ar. Mas gazelas se alimentando em ambientes com grama curta saltitam regularmente, o que nos permite rejeitar a hipótese antiemboscada, e nos voltarmos para outras:^{233,234}

- Hipótese do sinal de alerta: o comportamento de saltitar poderia advertir co-específicos, particularmente a prole, que um predador está perigosamente próximo. Essa sinalização poderia aumentar a sobrevivência da prole e dos familiares do sinalizador, aumentando, dessa forma, a aptidão do saltitadores (*ver* página 473).
- Hipótese da coesão social: o comportamento de saltitar poderia capacitar gazelas a formarem grupos e escaparem de forma coordenada, tornando difícil para o predador isolar qualquer um deles do rebanho.
- Hipótese do efeito de confusão: por meio do comportamento de saltitar (*stotting*), indivíduos de um rebanho em fuga poderiam confundir e distrair um predador que os perseguisse, impedindo que esse predador focalizasse seus esforços de caça em um único animal.
- Hipótese inibidora de perseguição: o comportamento de saltitar poderia anunciar a um predador em perseguição que a presa encontra-se em excelentes condições físicas sendo improvável a sua captura, o que, se verdadeiro, favoreceria predadores que deixassem de seguir aquela gazela.

A Tabela 6.2 apresenta uma lista de predições consistentes com essas hipóteses. Às vezes, a mesma predição surge de duas hipóteses diferentes; por isso, temos que considerar predições múltiplas de cada uma a fim de fazer distinção entre elas. Esse estudo ilustra o valor de iniciar com hipóteses múltiplas e então pensar acerca das predições derivadas de cada uma.

Tim Caro aprendeu que uma gazela solitária às vezes saltita quando um guepardo se aproxima, observação que ajuda a eliminar a hipótese do sinal de alerta (se a intenção é comunicar-se com outras gazelas, então gazelas solitárias não deveriam saltitar) e a hipótese de efeito de confusão (uma vez que o efeito de confusão só pode ocorrer quando um grupo de animais pode correr junto). Não podemos rejeitar a hipótese de coesão social com base no fato de que gazelas solitárias saltitam, pois existe

Tabela 6.2 *Predições derivadas de quatro hipóteses alternativas sobre o valor adaptativo do comportamento de saltitar (stotting) de gazelas-de-thomson*

Predição	Hipóteses alternativas			Sinal de ausência de benefício
	Sinal de alerta	Coesão social	Efeito de confusão	
Gazela solitária saltita	não	sim	não	sim
Gazelas agrupadas saltitam	sim	não	sim	não
Saltitadores apresentam as ancas ao predador	não	não	sim	sim
Saltitadores apresentam as ancas a gazelas	sim	sim	não	não

a possibilidade de que indivíduos solitários saltitem de forma a atrair gazelas distantes para perto delas. Mas se o objetivo de saltitar é se comunicar com gazelas companheiras, então indivíduos que saltitam, solitários ou em grupo, deveriam dirigir suas chamativas ancas brancas na direção de outras gazelas. Gazelas que saltitam, contudo, orientam suas garupas na direção do predador. Apenas uma hipótese permanece de pé: gazelas saltitam com o objetivo de anunciar ao predador que elas serão difíceis de capturar. Chitas entendem a mensagem, uma vez que tendem a abandonar com mais frequência sua caçada quando uma gazela saltita do que quando uma vítima potencial não executa a exibição (Figura 6.27).²³³

Gazelas não são as únicas da ordem Artiodactyla a exibir o comportamento de saltitar ou algo similar. Dessa forma, é possível fazer uso do método comparativo para testar a hipótese de que o comportamento de saltitar funciona como sinal desencorajador de perseguição para os predadores. Uma análise comparativa de 200 espécies pertencentes à ordem Artiodactyla mostrou a existência da associação prevista entre saltos durante perseguição para as espécies da família dos bovídeos com predadores que ficavam à espreita, mas que veados (família dos cervídeos) não se comportaram como previsto.²³⁶ Esses resultados confusos oferecem, na melhor das hipóteses, suporte duvidoso para a função de sinalização ao predador do comportamento de saltitar em gazelas.

Apesar disso, se aceitarmos a possibilidade de que gazelas evoluíram um sinal visual com o qual se comunicam com guepardos, temos que assumir que o comportamento honestamente anuncia para seus inimigos sua impossibilidade de ser capturada. Caso contrário, os guepardos levariam vantagem ignorando os sinais oferecidos por gazelas saltitando. A predição de honestidade na sinalização não foi testada em gazelas, mas sim em lagartos *Anolis* que executam flexões (*pushup display*) quando identificam uma cobra devoradora de lagartos se aproximando. Cobras

tendem a interromper sua caçada em resposta a visão de um lagarto fazendo flexões. Uma vez que o número de exibições executado por um lagarto é variável, Manuel Leal percebeu que tinha uma oportunidade de testar a predição de que essas exibições carregavam informações realmente precisas quanto à capacidade de fuga de lagartos.

Para conduzir o teste, Leal e seu assistente inicialmente contaram o número de exibições que cada indivíduo executou em laboratório quando exposto a uma maquete de cobra. Eles então levaram o lagarto para uma pista circular onde ele foi induzido a continuar correndo por meio de ligeiros toques em sua cauda. O tempo total de corrida mantido por tapinhas, foi proporcional ao número de flexões executadas por lagartos em resposta a maquete de seu predador natural (Figura 6.28).⁸⁴⁶ Desse modo, conforme requer a hipótese de ataque inibido, predadores poderiam extrair informações precisas sobre o estado fisiológico de

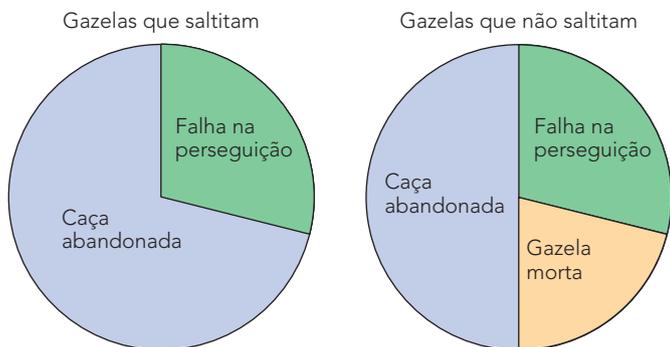


FIGURA 6.27 Guepardos abandonam a caçada mais frequentemente quando gazelas saltitam do que quando não exibem este comportamento, oferecendo suporte à hipótese de que estes predadores tratam o comportamento de saltitar como um sinal de que será difícil capturar a gazela. Adaptada de Caro.²³³

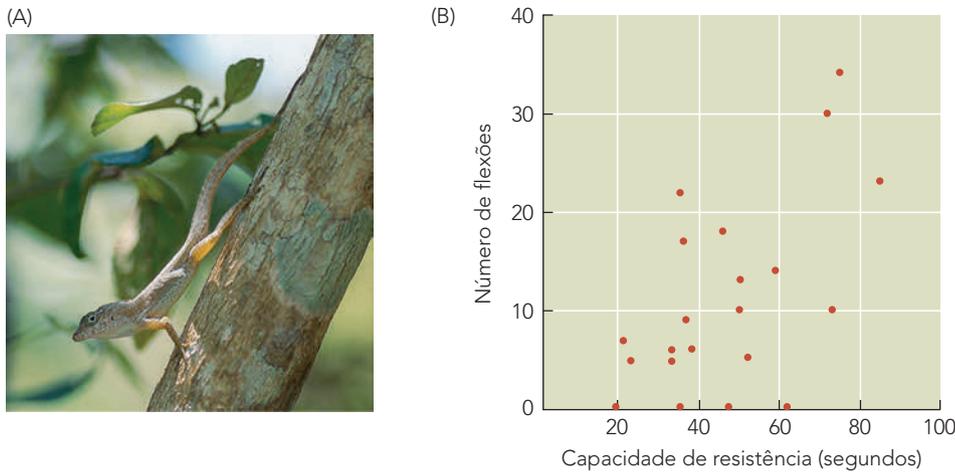


FIGURA 6.28 As exposições de abdome são um sinal honesto das condições fisiológicas de um lagarto? (A) O lagarto *Anolis cristatellus* executa uma exibição de flexões quando reconhece uma cobra se aproximando. (B) O tempo que um lagarto gasta correndo até a exaustão teve correlação positiva com o número de flexões executadas pelo indivíduo diante da ameaça percebida a partir de uma maquete de cobra. A, fotografia de Manuel Leal; B, adaptada de Leal.⁸⁴⁶

uma presa potencial por meio da observação de seu desempenho em flexões. Uma vez que os anólis algumas vezes escapam quando atacados, poderia valer a pena para cobras predadoras tomarem decisões de forrageamento baseadas no comportamento de sinalização de suas possíveis vítimas.

Para discussão

6.12 O lagarto *Cnemidophorus murinus* (Figura 6.29) fica a uma pequena distância de seus predadores potenciais e então ergue a perna dianteira e a agita ostensivamente.²⁹⁶ Esse comportamento de braço ondulante poderia ser outro exemplo de sinal de inibição de perseguição. Quais predições surgem dessa hipótese com respeito a quando o comportamento de braços ondulantes deveria ser executado em resposta a aproximação de seres humanos (predador substituto)? Quer dizer, braços ondulantes deveriam ocorrer com maior frequência quando uma pessoa se aproxima lenta ou rapidamente? Em resposta à aproximação direta ou tangencial? E que braço deveria ser agitado quando o lagarto não está encarando diretamente um humano?

Um último quebra-cabeça darwiniano vem da observação de que algumas espécies de presa produzem sons distintos. Por exemplo, a mariposa noturna da espécie *Euchaetes egle*, um inseto perfeitamente comestível, possui dispositivos (timbales) nas laterais do tórax que podem produzir um estrondoso clique ultrassônico sempre que músculos ativam esse dispositivo e então novamente quando a estrutura é liberada para retornar a sua forma original.⁷⁵ Por que fazer barulhos que tornam a localização das mariposas mais óbvia aos morcegos assassinos, que conseguem ouvir ultrassons maravilhosamente bem?

Conforme mostrado, essa mariposa comestível voa em áreas onde outras mariposas aparentadas, mas completamente impalatáveis, como *Cycnia tenera*, cruzam o céu noturno. Essas outras mariposas alimentam-se como larvas em plantas altamente venenosas, incluindo asclépias que contêm glicosídeos cardíacos, também ingeridas por larvas de borboleta-monarca. Assim como ocorre com as monarcas, as lagartas de *C. tenera* armazenam as combinações venenosas ingeridas por elas para sua própria proteção ao longo da vida. Quando elas se tornam adultas, pressionam seus timbales (*tymbal organs*) todas as vezes que ouvem um morcego se aproximar. Usando um ca-



FIGURA 6.29 O lagarto *Cnemidophorus murinus* frequentemente agita uma perna dianteira em reação a humanos que incomodam. Por quê? Fotografia de Laurie Vitt.

nal auditivo que os morcegos podem escutar, as mariposas ruidosas advertem predadores experientes que aprenderam a associar os cliques ultrassônicos gerados pelas mariposas com o gosto ruim de uma *C. terena* tóxica e outras mariposas ruidosas e venenosas da família Arctiidae.⁶⁸⁹ Uma mariposa *E. eagle* tem o melhor dos dois mundos uma vez que não precisa investir no equipamento metabólico necessário para obter e armazenar o composto tóxico de serrilhas e enganam morcegos educados por meio da armadilha acústica.⁷⁵

O que parece ser um sinal de “venha me pegar” especialmente mal adaptado em uma mariposa se revela como um traço adaptativo de engodo que confere vantagem de sobrevivência para o bem-sucedido imitador. E o que dizer de chamados extraordinariamente ruidosos e agudos que coelhos e alguns pássaros emitem quando são pegos por predadores? Talvez não exista qualquer benefício na gritaria, simplesmente um produto não adaptativo da habilidade das presas de sentirem dor, mas, por outro lado, talvez um grito ruidoso pudesse assustar o predador que libertaria a presa capturada.⁶⁶¹ Goran Högstedt estudou esse fenômeno notando a resposta de pássaros capturados na Suécia durante a remoção deles de uma rede de neblina. Em seu artigo *Adaptação para a Morte*, Högstedt relatou que os chamados de medo de pássaros que gritaram nessa situação foram ruidosos e altos, como requerido pela hipótese do susto. Contudo, os pássaros capturados permaneceram chamando e chamando, o que deveria reduzir sua habilidade em surpreender um predador (*ver* Conover²⁹²).

Högstedt considerou que o grito poderia advertir coespecíficos sobre o perigo do predador ou atrair outros que poderiam distrair o predador. Se assim for, então o pássaro que grita deveria ser fácil de localizar, de forma que os ouvintes saberiam também a localização do predador. As características acústicas dos gritos de medo tornam fácil para outros animais localizarem a fonte do barulho, mas, como apontado por Högstedt, outros membros da espécie da presa ferida geralmente ignoram esses chamados. Essa reação faz bastante sentido, uma vez que um predador com um prisioneiro estará ocupado com a vítima por algum tempo, o que significa que espécimes não capturados nas proximidades têm pouco a temer no momento.

Em um estudo mais recente sobre os chamados emitidos por pássaros capturados em redes na Costa Rica, Diane Neudorf e Spencer Sealy questionaram se espécies em bandos estariam mais propensas a emitir chamados ruidosos e aflitos do que espécies que vivem sozinhas. Eles não encontraram diferenças entre os dois grupos, sugerindo que pássaros costa-riquenhos não gritam para pedir ajuda, ou para advertir parentes do perigo mortal.¹⁰⁴⁰

As evidências de Högstedt apontaram para uma quarta hipótese: os gritos do animal capturado atraem outros predadores para o local. Predadores que podem virar o jogo e atacar aquele predador que capturou a presa, ou pelo menos interferir nisso, algumas vezes possibilitando que a presa escape como resultado da confusão. Essa hipótese demanda que predadores sejam atraídos pelos gritos de medo, o que realmente ocorre, conforme Högstedt demonstrou a partir da transmissão de gritos gravados de um estorninho capturado, que trouxe falcões, raposas e gatos até o gra-

vador. Por outro lado, em outro estudo, quando coiotes atraídos pelo chamado aflito de um estorninho vieram na direção de um companheiro coioote com um estorninho capturado, o atacante intensificou seus esforços para matar o pássaro, o que não foi de forma nenhuma um auxílio para o estorninho.¹⁶⁰⁷

A hipótese da atração de predadores competitivos também produz a predição de que pássaros vivendo em vegetações densas deveriam estar mais propensos a emitir gritos de medo do que pássaros de habitat aberto. Em áreas em que a visão está bloqueada um pássaro capturado não pode contar com outros predadores próximos para vê-lo lutando com seu atacante. Assim, como um esforço final para evitar a morte, ele pode se esforçar para chamar predadores concorrentes até o local. Högstedt verificou que pássaros de espécies que vivem em vegetações densas capturados por redes de fato emitem gritos de medo com mais frequência quando são pegos do que as espécies que ocupam habitats abertos.⁶⁶¹ Sob condições naturais, esses gritos (que atraem outros predadores e sobrevivem como resultado) produzem um benefício a partir de seu comportamento, o que tornaria o comportamento de gritar adaptativo mesmo à beira da morte.

Mais recentemente, uma equipe de ornitólogos espanhóis consideraram uma hipótese fora da lista de explicações alternativas de Högstedt para os intensos chamados aflitos, como a possibilidade de que esses sons informem o predador sobre a saúde e a condição do animal que emite o chamado. Essas informações poderiam presumivelmente influenciar se um predador deveria perseguir um pássaro que conseguiu se soltar depois de ter sido capturado (ou que estava prestes a ser capturado). Se essa hipótese tivesse validade, deveria haver uma conexão entre a “qualidade” do chamado aflito e o estado fisiológico do sinalizador angustiado.

Para ver se essa predição se confirmava, os pesquisadores pegaram pequenas calhandrinhas e as mantiveram em bolsas de algodão durante a noite antes de libertá-las no dia seguinte. Mais cedo, a equipe havia mensurado a massa corpórea e a extensão das asas de cada pássaro, uma vez que essas medidas permitem que se identifique quais animais estão relativamente pesados para o seu tamanho e assim em uma condição relativamente boa. Quando foi comparada a avaliação quantitativa das condições corporais de cada pássaro com a “aspereza” de seu chamado aflito, relacionada ao quão extensivamente uma gama de frequências aparecem no chamado, os pesquisadores verificaram que as aves em melhores condições de fato produziram chamados mais ásperos;⁸³⁰ dessa forma, um predador poderia adequadamente avaliar a probabilidade de recapturar uma calhandrinha fugitiva e usar essa informação para tomar decisões sobre perseguir ou não a presa, tornando o chamado de medo de um pássaro que foge outro exemplo de sinal de inibição da perseguição (*ver páginas 207-209*). Permanece indeterminado se predadores usam ou não a possível informação contida nos gritos de medo dos pássaros.

Teoria da otimização e comportamento antipredação

Pensar em benefícios à aptidão (B) e custos à aptidão (C) tem atraído a atenção de pesquisadores comportamentais a uma variedade de quebra-cabeças evolutivos e motivado a busca pela vantagem reprodutiva que deve ter dirigido a evolução de traços comportamentais que inicialmente pareciam tornar os indivíduos mais vulneráveis a predadores. Aqui introduzirei duas abordagens custo-benefício, ambas derivadas da teoria de seleção natural, que têm o potencial de produzir predições quantitativas precisas, em vez de predições qualitativas mais gerais discutidas até aqui. Ambas as teorias se esforçam para construir hipóteses que levem em consideração o benefício líquido (B-C) de um traço, em vez de meramente focar na oferta ou não de benefícios em um traço. As duas teorias refletem a realidade de que adaptações precisam fazer mais do que meramente conferir um benefício se forem se tornar mais frequentes na população. Uma adaptação, por definição, é melhor que as alternativas, e “melhor” significa que o benefício líquido associado com uma verdadeira adaptação é maior do que aquele associado a alternativas não adaptativas que foram substituídas, ou que estão sendo substituídas, pela seleção natural.

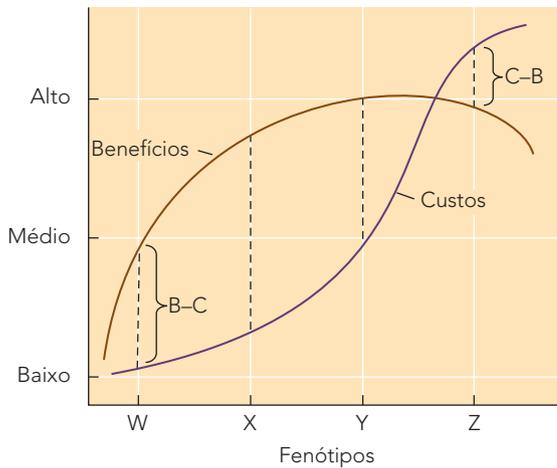


FIGURA 6.30 Modelo de otimização. Se alguém puder medir os custos e benefícios à aptidão associados com quatro fenótipos comportamentais alternativos na população, então é possível determinar que traço confere maior benefício líquido a indivíduos nesta população. Tal traço é uma adaptação – o traço mais adequado que substituiria os alternativos, considerando um tempo evolutivo suficiente.

Podemos ilustrar nossa primeira abordagem, baseada na **teoria de otimização**, olhando para os custos e benefícios de quatro fenótipos comportamentais hereditários alternativos em uma espécie hipotética (Figura 6.30). Desses quatro fenótipos (W, X, Y e Z), apenas um (fenótipo Z) gera uma perda líquida na aptidão ($C > B$) e, dessa forma, é obviamente inferior aos outros. Os outros três fenótipos estão todos associados a ganho líquido à aptidão, mas apenas um, o fenótipo X, é uma adaptação, uma vez que produz o maior benefício líquido dos quatro fenótipos. Os alelos para o fenótipo X se espalharão às expensas dos alelos alternativos responsáveis pelo desenvolvimento de outras formas desse traço comportamental na população. O fenótipo X pode ser considerado aqui o traço mais adequado por ser uma adaptação, por que a diferença entre B e C é notável para esse traço, e por que esse traço se espalhará enquanto todos os outros declinarão em frequência (enquanto as relações entre seus custos e benefícios permanecerem constantes).

Se fosse possível medir B e C para um grupo de alternativas que poderiam ter existido dentro de uma população, alguém poderia prever que o fenótipo com o maior benefício líquido seria aquele observado na natureza. Infelizmente, é sempre difícil assegurar medidas precisas de B e C em uma mesma unidade de aptidão, mas se isso pudesse ser feito, então a teoria da otimização tornaria possível produzir uma hipótese fundamentada na premissa de que traços

observados atualmente na população seriam os mais adequados, e essa hipótese pode gerar previsões quantitativas. A teoria de otimização está mais fortemente associada com a análise do comportamento de busca de alimento (como veremos no próximo capítulo), pois nesse contexto algumas vezes é possível medir tanto benefícios quanto custos em uma mesma ocasião: calorias obtidas a partir dos alimentos coletados (benefícios) e calorias gastas durante a coleta dos alimentos (custos). Porém, a teoria de otimização tem sido aplicada também a alguns comportamentos antipredação.

Por exemplo, codornas da espécie *Colinus virginianus* passam os meses de inverno em pequenos grupos (*coveys*) que variam em tamanho de 2 a 22 indivíduos mas com um pico frequente em torno de 11 indivíduos, no centro-oeste dos Estados Unidos. Esses bandos quase certamente se formam pelos benefícios de antipredação. Em primeiro lugar, membros de bandos maiores estão mais protegidos do ataque, a julgar pelo fato de que a vigilância em grupo (porcentagem de tempo em que pelo menos um membro do bando mantém a cabeça erguida rastreando o perigo) cresce com o aumento de tamanho do grupo e então nivela ao redor de um grupo de 10. Além disso, em experimentos em aviários, membros de grupos maiores reagem mais rapidamente que membros de grupos menores quando expostos à silhueta de um falcão predador.

O benefício antipredação de estar em um grande grupo, contudo, é quase certamente contrabalançado em algum grau pelo aumento da competição por comida que ocorre em grupos maiores.¹⁵⁷⁷ Essa suposição é sustentada pela evidência de que grupos relativamente grandes movem-se mais a cada dia do que bandos de onze componentes; grupos pequenos também se movem mais do que grupos de tamanho médio, provavelmente porque esses pássaros estão procurando por outros grupos a quem se unir. A mistura de benefícios e custos associados com bandos que contêm números diferentes de indivíduos sugere que pássaros em bandos de tamanho intermediário tenham as melhores perspectivas de todas, e, de fato, as taxas de sobrevivência diária são elevadas durante o inverno em bandos desse tamanho. (Figura 6.31) Esse trabalho não apenas demonstra que as codornas formam grupos para detectar seus predadores efetivamente, produzindo benefícios a partir de seu comportamento social, mas que se esforçam para formar grupos de tamanho adequado. Se elas forem bem-sucedidas em juntarem-se a tal grupo, terão um benefício líquido maior em termos de sobrevivência do que unindo-se a grupos de tamanhos diferentes.

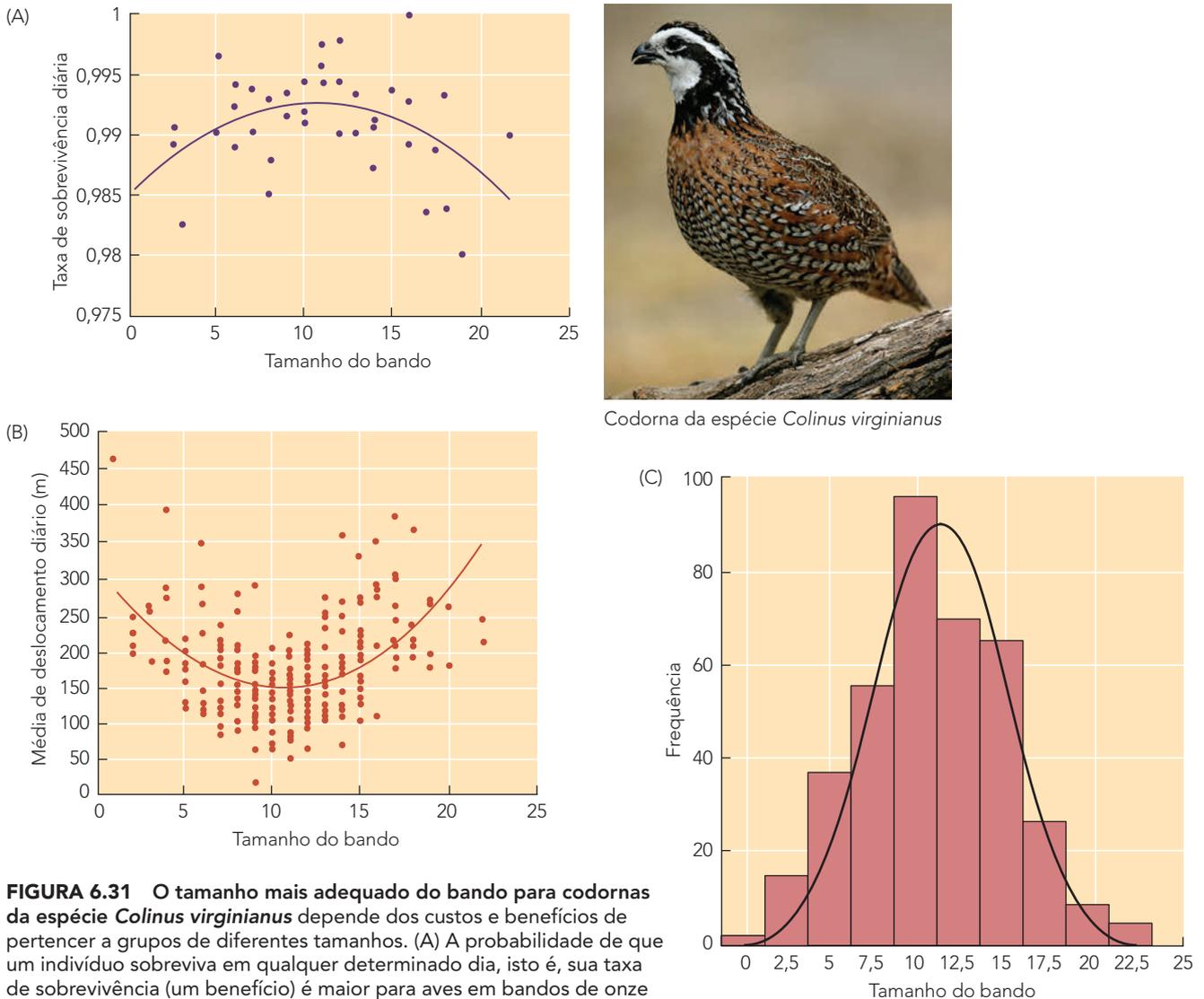
Codorna da espécie *Colinus virginianus*

FIGURA 6.31 O tamanho mais adequado do bando para codornas da espécie *Colinus virginianus* depende dos custos e benefícios de pertencer a grupos de diferentes tamanhos. (A) A probabilidade de que um indivíduo sobreviva em qualquer determinado dia, isto é, sua taxa de sobrevivência (um benefício) é maior para aves em bandos de onze indivíduos. (B) A distância percorrida (um custo) é mais baixa para indivíduos em bandos de aproximadamente onze aves. (C) A maior parte das codornas da espécie *Colinus virginianus* são encontradas em bandos de onze aves. Adaptada de Williams, Lutz e Applegate.¹⁵⁷⁷

Teoria dos jogos aplicada a defesas sociais

Em adição à abordagem da teoria da otimização, podemos olhar a evolução comportamental por meio das lentes da teoria dos jogos. Tanto o custo quanto o benefício das decisões comportamentais são considerados sob a suposição de que indivíduos estejam tentando inconscientemente maximizar seu sucesso reprodutivo. Mas analistas da teoria dos jogos concentram-se em casos nos quais indivíduos estão competindo uns com os outros de maneira que as consequências para a aptidão de uma dada opção comportamental dependam da ação do outro competidor. Sob essa abordagem, a tomada de decisão é tratada como um jogo, exatamente da maneira como isso é feito pelos economistas que inventaram a teoria dos jogos de forma a compreender as escolhas feitas por pessoas à medida que competem umas com as outras pelo consumo de bens e riquezas. Economistas que trabalham com teoria dos jogos têm mostrado que a estratégia que funciona melhor em uma situação pode falhar quando comparada com outro modo de tomar decisões. Compreender qual estratégia vencerá com frequência depende do que o outro jogador está fazendo.

O fato de que todos os organismos, não apenas os humanos interessados em como gastar seu dinheiro ou ir adiante nos negócios, estão engajados em competições de vários tipos, significa que a abordagem da teoria dos jogos é uma repetição natural daquilo que ocorre no mundo natural. A competição fundamental da vida gira ao redor da ideia de se ter mais genes seus presentes na próxima geração do que genes de seus companheiros. Ganhar esse jogo quase sempre depende daquilo que os outros indivíduos estão dispostos a fazer, motivo pelo qual levar esse fato em consideração faz muito sentido para biólogos evolucionistas.

Um dos mais importantes biólogos evolucionistas de todos os tempos, W. D. Hamilton, foi um pioneiro a pensar na evolução como um jogo de competição entre fenótipos. Hamilton argumentou que, sob certas condições, uma estratégia comportamental que levou os indivíduos a serem sociais poderia, com o passar do tempo, se espalhar na população na qual outros indivíduos viviam sozinhos. O resultado final, de acordo com Hamilton, poderia ser um bando egoísta⁶¹⁰ no qual todos os indivíduos estariam tentando se esconder atrás de outros para reduzir a probabilidade de serem escolhidos por um predador. Imagine, por exemplo, uma população de antílopes pastando em uma planície africana na qual os indivíduos ficam bem separados, reduzindo dessa forma sua visibilidade aos predadores. Agora imagine que um indivíduo mutante surja nessa espécie, aproxima-se de outro animal e posiciona-se de forma a usar seu acompanhante como escudo vivo para proteger-se contra o ataque de predadores. O mutante social que emprega essa tática incorreria em alguns custos; por exemplo, dois animais podem ser mais visíveis a predadores do que um e então atrair mais ataques do que indivíduos dispersos, como têm sido demonstrado em alguns casos.¹⁵¹⁶ Mas se esses custos fossem consistentemente menores do que o benefício à sobrevivência adquirido por indivíduos sociais, a mutação social poderia se espalhar pela população. Se isso acontecesse, então por fim todos os membros da espécie se agregariam, com indivíduos competindo pela posição mais segura dentro de seus grupos, se esforçando ativamente para aumentar suas chances às custas de outros. O resultado seria um bando egoísta, cujos membros estariam mais seguros se todos pudessem concordar em se dispersar e não tentar levar vantagem uns sobre os outros. Entretanto, uma vez que populações de indivíduos que empregam uma estratégia solitária estejam vulneráveis às invasões de um mutante social explorador que usa a estratégia de se esconder atrás dos outros para tirar a aptidão de seus companheiros, a tática de exploração poderia se dispersar na espécie, uma clara ilustração do motivo pelo qual definimos adaptações em termos de sua contribuição à aptidão de indivíduos em relação a de outros indivíduos com características alternativas.

A teoria dos jogos, como a teoria da otimização – sua prima –, pode ser usada para gerar modelos matemáticos (hipóteses) dos quais podem ser extraídas previsões quantitativas precisas. Mas agora apliquemos a abordagem geral da teoria a um caso envolvendo pinguins da espécie *Pygoscelis adeliae*. Essas aves com frequência esperam algum tempo sobre o gelo próximo a uma abertura de água até um grupo se reunir, para só então todos pularem dentro da água mais ou menos simultaneamente nadando em direção a sua área de forrageio. O valor potencial desse comportamento social se torna mais claro ao percebermos que uma foca-leopardo pode estar espreitando na água perto do ponto de salto (Figura 6.32).³⁰³ A foca pode capturar e matar em pouco tempo somente um número pequeno de pinguins. Nadando em grupo na zona de perigo, muitos pinguins escaparão enquanto a foca estiver envolvida matando um ou dois de seus companheiros azarados. Se você tivesse que desafiar uma foca-leopardo provavelmente faria o seu melhor não sendo nem o primeiro nem o último na água. Se pinguins se comportam como nós nos comportaríamos, então os grupos formados na margem da água podem ser qualificados como bandos egoístas, cujos membros estão engajados em um jogo em que vencedores são melhores que os outros em avaliar quando mergulhar na água.

A hipótese do bando egoísta cria previsões testáveis que podem ser aplicadas a qualquer espécie de presa que forme grupos. Por exemplo, o perna-vermelha, um maçarico europeu, alimenta-se em grupos. Se esses grupos são bandos egoístas e os



FIGURA 6.32 Bandos egoístas podem evoluir em espécies de presa. Pinguins da espécie *Pygoscelis adeliae* possuem predadores terríveis, como esta foca-leopardo. Enquanto a foca está matando um pinguim, outros podem entrar na água com maior segurança e escapar para o oceano aberto. Fotografia de Gerald Kooyman/Hedgehog House.

indivíduos estão ganhando uma vantagem de sobrevivência se escondendo atrás dos outros, esperaríamos que indivíduos alvejados por falcões devessem estar relativamente distantes da proteção oferecida por seus companheiros. John Quinn e Will Cresswell coletaram dados para avaliar essa predição registrando 17 ataques em pássaros cujas distâncias de seus vizinhos mais próximos eram conhecidas. Tipicamente, um perna-vermelha selecionado por um falcão estava a uma distância aproximada de cinco corpos a mais de seu companheiro mais próximo do que esse companheiro estava de seu vizinho mais próximo (Figura 6.33).¹¹⁸⁹ Pássaros que se afastaram um pouco de seus companheiros pernas-vermelhas (aparentemente para forragear com menos competição por comida) se colocam em risco por renunciarem a participação total em um bando egoísta.

A teoria dos jogos tem muito mais aplicações. Nós lidaremos com algumas delas nos capítulos seguintes. Por enquanto, é suficiente entender que, embora a teoria da otimização e a teoria dos jogos sejam derivadas da teoria de seleção natural, elas oferecem, de alguma forma, ferramentas diferentes para nos ajudar a explicar o comportamento dos animais.



Grupo de pernas-vermelhas

Perna-vermelha

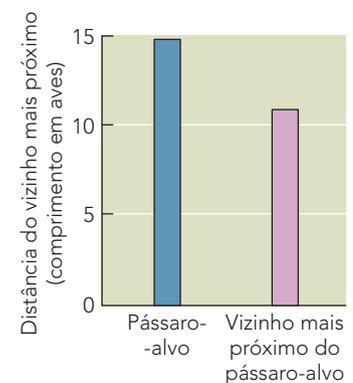


FIGURA 6.33 Pernas-vermelhas formam bandos egoístas. Pernas-vermelhas que são alvos de falcões geralmente permanecem mais distantes de seus vizinhos mais próximos no grupo do que esses pássaros estão de seus vizinhos mais próximos. Adaptada de Quinn e Cresswell.¹¹⁸⁹

		Oponente	
		Solitário	Social
Animal focal	Solitário	P	$P-B$
	Social	$P+B-C$	$P+\frac{B}{2}-\frac{B}{2}-C=P-C$

FIGURA 6.34 Modelo teórico de jogo em que a aptidão obtida por um animal focal solitário ou social depende do comportamento de seu oponente, que pode tanto ser um indivíduo solitário quanto um indivíduo social. Dadas as condições apresentadas no diagrama, que traço é adaptativo: comportamento solitário ou social?

Para discussão

6.13 Considere a Figura 6.34, um diagrama da teoria de jogos com base no conceito de bando egoísta (com agradecimentos a Jack Bradbury). Em uma população de presas, a maior parte dos indivíduos é solitária e permanece distante dos outros. Mas alguns tipos mutantes surgem procurando por outros e usando-os como escudos vivos contra predadores. Os mutantes tiram a aptidão do suposto tipo solitário ao torná-los mais visíveis a seus predadores. Fixaremos o ônus de uma vida solitária em uma população composta apenas por indivíduos solitários em P . Mas quando um indivíduo solitário é encontrado e usado por um tipo social, o animal solitário perde um pouco da aptidão (B) para o tipo social. Existe um custo (C) para indivíduos sociais em função do tempo requerido para encontrar outro indivíduo atrás de quem se esconde, e existe um custo que surge do aumento da visibilidade para predadores de grupos compostos de dois indivíduos em lugar de um. Quando dois tipos sociais interagem, diremos que cada um deles tem uma chance em duas de ser aquele que se esconde atrás do outro quando um predador ataca. Se B for maior que C , que tipo de comportamento irá predominar na população com o passar do tempo? Agora compare o ônus médio para indivíduos em populações inteiramente compostas por tipo solitário versus tipo social. Se a aptidão média de indivíduos na população do tipo social for menor do que aquela de indivíduos em uma população composta por tipos solitários, o comportamento de se esconder atrás dos outros pode ser uma adaptação?

Resumo

1. Uma adaptação é um traço que se espalhou e foi preservado pela seleção natural, o que significa que esse é um traço hereditário que hoje faz um trabalho melhor na promoção de sucesso reprodutivo ou genético individual do que qualquer forma alternativa disponível desse traço. Outra forma de dizer a mesma coisa é que a adaptação tem melhor relação custo-benefício em termos de aptidão do que qualquer característica alternativa que tenha aparecido na história da espécie.
2. A abordagem adaptativa é um procedimento de pesquisa seguido por pessoas que desejam testar hipóteses sobre o possível valor adaptativo de traços de seu interesse. Traços que particularmente intrigam adaptacionistas são aqueles que apresentam custos substanciais à aptidão, custos que precisam então criar benefícios maiores à aptidão para que se espalhem e persistam nas populações. Traços cujos custos parecem exceder seus benefícios constituem quebra-cabeças darwinistas; as soluções para esses quebra-cabeças são valorizadas por adaptacionistas.

3. Para testar hipóteses adaptativas, um cientista deve checar a validade das predições derivadas dessas explicações potenciais. Evidências relevantes a respeito dos custos e dos benefícios à aptidão oferecidas por um traço podem ser reunidas por meio de observações de campo, experimentos de manipulação controlados ou experimentos naturais envolvendo comparações entre espécies vivas. O método comparativo para testar hipóteses adaptativas baseia-se em duas suposições essenciais: (1) espécies aparentadas exibirão diferenças em seus atributos se enfrentarem diferentes pressões seletivas, a despeito de terem um ancestral comum e assim uma herança genética semelhante, e (2) espécies não aparentadas que compartilham de pressões seletivas semelhantes convergirão na mesma resposta adaptativa, a despeito de terem uma herança genética diferente.
4. Duas ferramentas adicionais para o desenvolvimento e teste de hipóteses adaptativas são a teoria da otimização e a teoria dos jogos. A teoria da otimização é mais útil nos casos em que é possível mensurar tanto os benefícios quanto os custos de traços alternativos na mesma “moeda” de aptidão. Se isso puder ser feito, pode-se checar se um indivíduo de fato comporta-se da maneira mais adequada; ou seja, de modo a maximizar seu benefício líquido. A teoria dos jogos entra em ação quando o benefício de uma opção comportamental para um indivíduo depende do que os outros membros dessa população estão fazendo. Essa teoria vê a evolução como um jogo em que os participantes estão armados com estratégias diferentes que competem umas com as outras, com o vencedor criando, com o passar do tempo, uma população que não pode ser invadida por um jogador com uma estratégia alternativa.

Leitura sugerida

Dois livros, um de Wolfgang Wickler¹⁵⁶² e o outro de Rod e Ken Preston-Mafham,¹¹⁶⁶ contêm muitos exemplos maravilhosos de coloração animal e defesas comportamentais. John Endler forneceu uma revisão moderna das inter-relações entre adaptações predatórias e contra-adaptações de presa.⁴⁴⁴ A abordagem custo-benefício do comportamento antipredatório é descrito por Steven Lima e Lawrence Dill.⁸⁶⁷ Os artigos de Tim Caro sobre o comportamento de saltitar (*stotting*) em gazelas^{233,234} ilustram muito bem a abordagem adaptativa, assim como sua revisão sobre como a hipótese de inibição da perseguição tem sido testada.²³⁵ O ataque feito ao adaptacionismo, por S. J. Gould e R. C. Lewontin,⁵⁵⁷ vale à pena ser lido de forma crítica. Bernie Crespi revisou sucintamente as várias definições de adaptação e as várias razões para a ocorrência de má-adaptação na natureza,³¹³ enquanto Rodolph Nesse revisitou esse assunto amplamente no contexto da compreensão da enfermidade humana.¹⁰³⁸ O *Gene Egoísta* (segunda edição) de Richard Dawkins faz um ótimo trabalho na explicação da teoria dos jogos no contexto comportamental.³⁶⁹