

INSETOS EUSOCIAIS E O DESAFIO PARA A IDÉIA DE SELEÇÃO NATURAL

Pedro Leite Ribeiro

Departamento de Fisiologia, Instituto de Biociências, USP
Recebido 26mar09 / Aceito 24nov09 / Publicação inicial 24nov09
Pedro Leite Ribeiro

Resumo. Este texto versa sobre a clássica discussão a respeito da dificuldade que a teoria da Seleção Natural tem em explicar o surgimento de indivíduos não férteis. Para tanto é apresentado o conceito de eusocialidade, as idéias de seleção de parentesco, altruísmo, altruísmo forçado e seleção de grupo.

Palavras-chave. Seleção natural, Seleção de parentesco, Hamilton

EUSOCIAL INSECTS AND THE CHALLENGE TO THE IDEA OF NATURAL SELECTION

Abstract. This article is about the classic debate about the difficulty that the theory of natural selection has in explaining the emergence of non-fertile individuals. Therefore, it is presented the concept of eusociality, the ideas of kin selection, altruism, enforced altruism and group selection.

Keywords. Natural Selection, Kin selection, Hamilton

Darwin, ao propor a teoria da Seleção Natural em seu livro *Origem das Espécies*, questiona a abrangência de sua teoria quando, por exemplo, menciona os insetos sociais: “há que se admitir a existência de casos que apresentam especial dificuldade com relação à teoria da seleção natural. Um dos mais curiosos é o da existência de duas ou três castas definidas de formigas-operárias ou fêmeas estéreis na mesma comunidade de insetos” (Darwin, 1859).

Wilson, em 1971, estipula três critérios, que têm a pretensão de classificar todas as espécies animais com relação aos níveis de socialidade, a saber: 1) que indivíduos da mesma espécie ajudam de forma cooperativa na criação dos jovens; 2) que há uma divisão de tarefas reprodutivas em uma sociedade em que um grupo de indivíduos é infértil e colabora com a criação dos filhos dos indivíduos férteis da colônia, além de desempenharem outras funções de manutenção da colônia; e 3) a existência de uma sobreposição de pelo menos duas gerações, de forma que os filhos possam ajudar seus pais. Sob a perspectiva de Wilson, os animais ditos eusociais são apenas aqueles que exibem os três critérios por ele estipulados (Wilson, 1971). Então, é importante notar que existem também vários estágios considerados intermediários, como, por exemplo, os seres humanos, que são capazes de comportamentos solidários com a prole alheia, sem, no entanto, abdicarem de sua própria capacidade reprodutiva.

Portanto, a idéia de que a seleção natural agiria exclusivamente sobre o indivíduo traz uma dificuldade para a explicação de como teriam sido selecionadas as relações altruísticas das castas inférteis de uma colônia de formigas. Afinal, nesse caso, como a esterilidade de um indivíduo pode ter sido selecionada? Se um indivíduo é estéril, jamais poderá deixar descendentes e não terá qualquer aptidão, (capacidade de deixar descendentes diretos) algo que, pensando sob o olhar clássico da evolução, torna-se paradoxal. A

dificuldade torna-se ainda maior se considerarmos que estas castas inférteis apresentam marcadas diferenças morfológicas: como essas diferenças poderiam ser selecionadas num sistema no qual não há reprodução (Darwin, 1859)?

Hamilton em 1964 publicou dois trabalhos que procuravam explicar, sob a luz da seleção natural, o comportamento eusocial nas diferentes espécies animais (Hamilton, 1964a; Hamilton, 1964b) Sob essa perspectiva, ambas as pesquisas introduziram uma nova e importante idéia no contexto da evolução, a idéia da seleção de parentesco. Para entendermos a concepção desta idéia, temos, antes de tudo, que explanar outro conceito fundamental, a saber, o conceito de aptidão abrangente (*fitness* inclusivo, ou *fitness* total), que é a base da teoria de Hamilton ao definir aptidão (*fitness*) como a capacidade de um indivíduo transmitir seus genes para as gerações futuras.

De acordo com as idéias de Hamilton aptidão abrangente é o resultado da soma da aptidão direta com a aptidão indireta. A aptidão direta é oriunda da capacidade reprodutiva do indivíduo em questão, enquanto que a aptidão indireta é dada pela capacidade reprodutiva dos outros membros da comunidade em que o animal vive, e que guardam algum tipo de parentesco com o indivíduo de referência. Como o cálculo da aptidão indireta leva em conta, necessariamente, a consideração do grau de parentesco dos outros membros da comunidade com o indivíduo em questão, quanto maior o grau de parentesco com os parentes reprodutivamente ativos, maior seria, então, a aptidão indireta desse indivíduo. Assim, a capacidade reprodutiva de membros geneticamente relacionados (parentes) de um determinado indivíduo tem uma importante participação na aptidão abrangente (total) do indivíduo. Dessa forma, temos a aptidão abrangente de um indivíduo parcialmente desvinculada da capacidade do indivíduo de gerar

filhos, pois os seus genes podem ser transmitidos para as gerações futuras, por exemplo, pelos seus irmãos, através dos sobrinhos, consistindo, nisso, o principal argumento sobre o qual Hamilton teceu a sua teoria. Portanto, do ponto de vista de Hamilton, comportamentos altruísticos poderiam ser justificados pelo aumento da aptidão indireta, desde que este aumento seja maior do que o prejuízo na aptidão direta que o comportamento altruístico possa provocar no indivíduo que faz a generosidade. Ou seja, trate-se, nesse caso, de um aumento na aptidão total. Assim, em situações particulares em que exista um alto grau de parentesco entre os membros de uma comunidade, pode ser mais vantajoso, do ponto de vista da transmissão de genes para gerações futuras, abdicar da aptidão direta em prol da aptidão indireta. É em sociedades partenogênicas que este raciocínio ganha força, afinal, as irmãs compartilham, em média, 75% dos genes umas com as outras, enquanto que mães e filhas compartilham apenas 50% dos genes, o que torna a aptidão indireta potencializada. Quanto à transmissão gênica, pode tornar-se mais interessante que se tenha maior cuidado com as irmãs do que com os próprios filhos. Estas idéias parecem, portanto, acalmar as críticas com relação à espetacular contradição de que a seleção natural teria levado ao surgimento de indivíduos que não têm qualquer capacidade de transmitir os seus genes diretamente, algo que, à primeira vista, pode parecer improvável de ser selecionado. Afinal, a teoria da seleção natural versa: os indivíduos que são selecionados são aqueles que têm maior capacidade de deixar descendentes.

Desse modo, uma vez que temos uma explicação lógica e coerente sobre o *status quo* dos sistemas biológicos que nos propusemos a estudar, por que não tentarmos explicar o surgimento dos sistemas biológicos eusociais? Podemos, com isso, nos perguntar: quais eram – ou deveriam ser – as condições ecológicas dos ancestrais desses animais eusociais que hoje conhecemos? De fato há artigos de autores consagrados que lidam com essas questões, por exemplo, Arillo (2007) e Wilson e Holldobler (2005).

Dessa forma, a descoberta de características comuns aos ancestrais destes grupos pode ser de grande valor para o entendimento de quais são as condições necessárias ou pelo menos favoráveis ao surgimento de animais eusociais. Infelizmente, o estudo de fósseis é pouco revelador com relação ao comportamento e às condições ecológicas de um determinado momento da história evolutiva. Como há poucas informações extraídas das estruturas morfológicas que podem evidenciar algum tipo de comportamento, torna-se necessário recorrer aos estudos sobre a fossilização de grupos de insetos, que, ocorrida

em único evento, pôde eternizar um momento da vida social de uma determinada espécie. As fossilizações de formigas aladas e de outras ápteras podem revelar a existência de indivíduos tanto férteis como estéreis, o que seria um indicativo de eusocialidade. Infelizmente, as condições ecológicas em que estes animais vivem são de difícil fossilização, e os estudiosos do assunto devem construir inferências teóricas para demonstrar como deveriam ser as condições ecológicas dos ancestrais dos animais eusociais que conhecemos hoje. Tais inferências, por sua vez, podem estar apoiadas nas poucas evidências fósseis, como também nas características comportamentais e ecológicas dos animais que hoje se encontram em estágios intermediários de socialidade, ou, ainda, no próprio estudo dos animais eusociais da atualidade.

De maneira geral, acredita-se que algumas condições devam ser satisfeitas para que exista a possibilidade do surgimento da eusocialidade. Em primeiro lugar, é preciso que exista uma situação ecológica tal que grupos de indivíduos da mesma espécie sejam obrigados a viver juntos. Tanto por viverem em ninhos, ou pela necessidade de manutenção de um território que, dificilmente, possa ser mantido por um único indivíduo. Em segundo lugar, devido às necessidades alimentares restritas, a procura por alimento torne-se demasiado intensa, que acabe por inviabilizar o cumprimento das outras tarefas que este indivíduo precisa executar, como, por exemplo, o seu cuidado com a prole (Wilson, 2008). Portanto, dados todos esses fatores, parece existir uma situação em que as condições ecológicas adversas obriguem o trabalho coletivo por meio da imposição de dificuldades à vida solitária.

A idéia de seleção de parentesco pode parecer, às vezes, insuficiente, por exemplo, quando se leva em consideração o surgimento da eusocialidade em cupins (diplobiontes), como também em formigas, cujas fêmeas foram fecundadas por vários machos. Afinal, nesses casos a relação de parentesco entre os irmãos deixa de ser de 75% e pode passar para menos de 30%. Nesse contexto a aptidão indireta nunca será maior que a aptidão direta – pois cuidar da própria prole seria sempre mais vantajoso do que abdicar dos próprios filhos em favor dos irmãos. Surge, então, uma idéia alternativa ou, pelo menos, complementar às idéias de Hamilton (seleção de parentesco). Esta idéia – inicialmente apresentada por Richard Alexander (1974) e que ganha apoio mais de 20 anos depois (Foster e col., 2002; Foster e Ratnieks, 2000; Foster e Ratnieks, 2001; Ratnieks e Reeve, 1992; Ratnieks e Visscher, 1989; Ratnieks e Wenseleers, 2005; Ratnieks e Wenseleers, 2008) – introduz um novo conceito dentro do contexto

da evolução da eusocialidade: o altruísmo forçado.

Idéias e concepções como essas ganham suporte em recentes estudos que descrevem uma série de comportamentos agressivos dentro da sociedade de insetos (Boomsma e Ratnieks, 1996; Chaline e col., 2004; Foster e Ratnieks, 2000; Foster e col., 2001; Foster e col., 2006; Ratnieks, 1988; Ratnieks, 1991; Wenseleers e col., 2005; Wenseleers e Ratnieks, 2006; Wenseleers e col., 2003) que podem ser resumidos em três tipos: 1) Coerção – comportamento social agressivo, que pune e policia o comportamento individual egoísta. 2) Manipulação parental – comportamento exibido pelos pais, que visa à persuasão dos filhos para que cuidem dos irmãos. 3) Policiamento – comportamento de inibição da atividade de reprodução de determinados operários (formas não reprodutivas presentes em colônias de insetos sociais) que pode acontecer pela destruição dos ovos postos ou agressão física a ela (Ratnieks e Wenseleers, 2008). Foi a descrição de tais comportamentos que levou os estudiosos do assunto a acreditarem que os comportamentos tidos como altruístas poderiam não ser voluntários como Hamilton supunha. Há, a partir desse posicionamento, uma sutil e importante diferença na compreensão de como se deu o surgimento do comportamento eusocial, já que a questão permissiva e causal do surgimento de castas inférteis não mais estaria pautada somente nas relações genéticas entre os indivíduos que vivem conjuntamente; mas, preponderantemente, esse surgimento consistiria no comportamento agressivo de membros dominantes dentro do grupo, o que levaria à esterilidade de alguns indivíduos que a ele pertencem. É claro que essas descobertas não necessariamente são contrárias às idéias de seleção de parentesco, e podem inclusive servir de substrato para uma nova classe de argumentação que suporte as idéias de Hamilton.

É evidente que as idéias de Hamilton não podem ser desconsideradas ou totalmente substituídas, afinal, a razão pela qual se deu a origem do comportamento eusocial é um assunto que ainda não está totalmente elucidado. Poderíamos argumentar do ponto de vista evolutivo que, por exemplo, a manutenção das relações altruísticas pacíficas em animais eusociais pode ter como explicação parcial – ou até mesmo total – as idéias de seleção de parentesco. De qualquer modo, uma idéia que permanece válida, com relação ao comportamento social das diferentes espécies animais, é a de que, dentro do grupo, o comportamento altruísta parece ser prejudicial para o indivíduo que pratica a generosidade, enquanto que, quando há uma comparação entre grupos, parece-nos que o grupo que exibe comportamento altruísta entre os seus membros

angaria alguma vantagem (Wilson e Wilson, 2007).

Bibliografia:

- Alexander, R. (1974). The evolution of social behaviour. *Annual Review of Ecology and Systematics*.
- Arillo, A. (2007). Paleoethology: fossilized behaviours in amber. *Geologica Acta* 5, 159-166.
- Boomsma, J. J. e Ratnieks, F. L. W. (1996). Paternity in eusocial Hymenoptera. *Philosophical Transactions Of The Royal Society Of London Series B-Biological Sciences* 351, 947-975.
- Chaline, N., Martin, S. J. e Ratnieks, F. L. W. (2004). Worker policing persists in a hopelessly queenless honey bee colony (*Apis mellifera*). *Insectes Sociaux* 51, 113-116.
- Darwin, C. (1859). *The origin of species (By Means of Natural Selection)*. London: John Murray.
- Foster, K. R., Gulliver, J. e Ratnieks, F. L. W. (2002). Worker policing in the European hornet *Vespa crabro*. *Insectes Sociaux* 49, 41-44.
- Foster, K. R. e Ratnieks, F. L. W. (2000). Social insects - Facultative worker policing in a wasp. *Nature* 407, 692-693.
- Foster, K. R. e Ratnieks, F. L. W. (2001). Convergent evolution of worker policing by egg eating in the honeybee and common wasp. *Proceedings Of The Royal Society Of London Series B-Biological Sciences* 268, 169-174.
- Foster, K. R., Wenseleers, T. e Ratnieks, F. L. W. (2001). Spite: Hamilton's unproven theory. *Annales Zoologici Fennici* 38, 229-238.
- Foster, K. R., Wenseleers, T. e Ratnieks, F. L. W. (2006). Kin selection is the key to altruism. *Trends In Ecology & Evolution* 21, 57-60.
- Hamilton, W. D. (1964a). Genetical Evolution Of Social Behaviour 2. *Journal of Theoretical Biology* 7, 17-8.
- Hamilton, W. D. (1964b). Genetical Evolution Of Social Behaviour I. *Journal of Theoretical Biology* 7, 1-8.
- Ratnieks, F. L. W. (1988). Reproductive Harmony Via Mutual Policing By Workers In Eusocial Hymenoptera. *American Naturalist* 132, 217-236.
- Ratnieks, F. L. W. (1991). Evolution Of Discriminatory Aggression In Marine-Invertebrates. *Journal of Theoretical Biology* 152, 557-565.
- Ratnieks, F. L. W. e Reeve, H. K. (1992). Conflict In Single-Queen Hymenopteran Societies - The Structure Of Conflict And Processes That Reduce Conflict In Advanced Eusocial Species. *Journal of Theoretical Biology* 158, 33-65.
- Ratnieks, F. L. W. e Visscher, P. K. (1989). Worker Policing In The Honeybee. *Nature* 342, 796-797.
- Ratnieks, F. L. W. e Wenseleers, T. (2005). Policing insect societies. *Science* 307, 54-56.
- Ratnieks, F. L. W. e Wenseleers, T. (2008). Altruism in insect societies and beyond: voluntary or enforced? *Trends In Ecology & Evolution* 23, 45-52.
- Wenseleers, T., Badcock, N. S., Erven, K., e col. (2005). A test of worker policing theory in an advanced eusocial wasp, *Vespula rufa*. *Evolution* 59, 1306-1314.
- Wenseleers, T. e Ratnieks, F. L. W. (2006). Enforced altruism in insect societies. *Nature* 444, 50-50.
- Wenseleers, T., Ratnieks, F. L. W. e Billen, J. (2003). Caste fate conflict in swarm-founding social Hymenoptera: an inclusive fitness analysis. *Journal Of Evolutionary Biology* 16, 647-658.
- Wilson, D. S. e Wilson, E. O. (2007). Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *Quarterly Review of Biology* 82, 327-348.
- Wilson, E. O. (1971). *The insect societies*. Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press.
- Wilson, E. O. (2008). One giant leap: How insects achieved altruism and colonial life. *Bioscience* 58, 17-25.
- Wilson, E. O. e Holldobler, B. (2005). *Eusociality: Origin and consequences* (vol 102, pg 13367, 2005). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 16119-16119.