

Seleccção parental e altruísmo

TERESA. M. AVELAR (*)
MARGARIDA MATOS (**)

INTRODUÇÃO

A teoria clássica da selecção natural, como foi proposta por Darwin (1859), baseava-se na noção de que os indivíduos tentam ter o número máximo de descendentes viáveis, numa dada situação ecológica. Dentro desta perspectiva certos comportamentos constituem um problema, na medida em que alguns indivíduos parecem sacrificar a sua reprodução e favorecer, pelo contrário, a reprodução de outros indivíduos. Definiremos como *altruísmo* este tipo de comportamento, em que um animal parece sofrer um prejuízo ao beneficiar outro animal, sendo o prejuízo e o benefício medidos em termos de número de descendentes. Darwin foi de facto o primeiro a tentar solucionar este problema, e examinou o caso extremo das castas estéreis de insectos sociais: como é que a selecção natural podia produzir indivíduos estéreis e que além disso diferiam morfológicamente dos indivíduos sexuais? Darwin apontou para o facto de que a selecção pode agir sobre a família tanto como sobre o indivíduo, e que a unidade de selecção no caso

de abelhas ou formigas é de facto a colmeia ou o formigueiro. O que está em jogo é a capacidade de uma colmeia em produzir colmeias descendentes, e neste caso a selecção poderá favorecer colmeias com obreiras estéreis que trabalhem para o «bem» da colmeia.

Mais tarde, Fisher (1930), que também apoiava a noção de selecção individual, solucionou problemas semelhantes do mesmo modo. No entanto os fenómenos altruístas foram relativamente ignorados até há cerca de vinte anos, porque as explicações para muitos actos altruístas se faziam em termos do «bem» da espécie. Vemos isso por exemplo em Lorenz (1966). A exposição mais detalhada da noção do bem da espécie ou, mais precisamente neste caso, do bem do grupo, foi feita por Wynne-Edwards em 1962. Em certa medida a sua apresentação despoletou uma nova abordagem ao problema, quando vários autores tentaram explicar os mesmos comportamentos em termos de selecção individual. Assim surgiu, em 1964, o importante trabalho de Hamilton, onde ele desenvolveu a noção de *inclusive fitness*, demonstrando que um comportamento altruísta geneticamente determinado podia ser seleccionado desde o momento em que beneficiasse parentes do indivíduo altruísta, os quais por definição mais pro-

(*) Bolseiro do INIC.

(**) Departamento de Zoologia e Antropologia da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa.

vavelmente partilhariam com ele o gene ou genes determinando tal comportamento. Este tipo de selecção foi denominado *kin selection* (selecção parental) por Maynard Smith (1964).

A TEORIA DE HAMILTON

Numa espécie diplóide cada progenitor contribui exactamente com metade dos seus genes para cada descendente: isto é, a probabilidade de um progenitor e o seu filho partilharem um gene por descendência é de 1/2, numa espécie com acasalamentos cruzados (*outbreeding*). Esta quantidade designa-se *coeficiente de parentesco* de Wright (r). Mas os filhos não são os únicos parentes a partilharem cópias do mesmo gene por descendência. Podemos calcular a probabilidade que uma cópia de um gene esteja presente, por descendência, em irmãos, netos, primos, etc., de um dado indivíduo. Para calcular o coeficiente de parentesco entre dois indivíduos é necessário estabelecer quantos elos de geração existem entre eles: em cada elo ocorre uma meiose, isto é, uma probabilidade de 1/2 que um dado gene seja transmitido. Para n elos haverá uma probabilidade de $(1/2)^n$ que o gene seja transmitido. Como o gene pode ser herdado por várias vias (paterna e materna, etc.) é necessário somar todos os percursos possíveis de transmissão, sendo o valor final do coeficiente de parentesco $r = \Sigma (1/2)^n$.

Hamilton definiu as condições pelas quais um acto altruísta se poderá difundir por selecção parental. Consideremos uma interacção entre um altruísta (ou dador) e um receptor, em que os custos e os benefícios da interacção podem ser quantificados em termos de probabilidade de sobrevivência de ambos. O custo do acto altruísta para o dador é C , e o benefício para o receptor é B . O gene determinando o acto altruísta aumentará de frequência se: $B/C > 1/r$ ou $B/C > 1/r$. Esta é a *regra de Hamilton*.

Num caso extremo suponhamos que o gene «programa» o seu portador em sacrificar-se pelos seus parentes: isto é, perde-se uma cópia do gene devido à morte do altruísta. No entanto, o gene aumentará em frequência se o acto altruísta salva a vida de mais de 2 irmãos ($r=1/2$), 8 primos ($r=1/8$), etc.

De um modo mais geral, os benefícios e custos do acto altruísta reflectem-se em termos de maior ou menor reprodução directa do altruísta, e a regra de Hamilton pode ser expressa do seguinte modo (Krebs & Davies, 1987):

$$\frac{B}{C} > \frac{r_1 \text{ entre o dador e os seus filhos}}{r_2 \text{ entre o dador e o receptor}}$$

Por exemplo renunciar à reprodução ($r_1=1/2$ com os filhos) numa dada estação reprodutora, para criar irmãos ($r_2=1/2$, portanto $B/C > 1$) compensa desde que tal acto resulte na produção de mais irmãos do que o número de filhos «sacrificado». Se a renúncia fôr a favor de criar sobrinhos ($r_2=1/4$), então o acto só compensará se forem criados 2 sobrinhos por cada filho perdido.

Deste modo o conceito clássico de *fitness* individual foi alargado por Hamilton para o conceito de *inclusive fitness*, o qual cobre não só os processos pelos quais um gene aumenta em frequência por reprodução directa, mas também aqueles que levam a um aumento da sua frequência por ajuda a indivíduos portadores do mesmo gene. Hamilton definiu a *inclusive fitness* do seguinte modo: é igual à *fitness* individual (número de filhos) menos o acréscimo resultante da ajuda de parentes ao indivíduo, mais uma fracção correspondente à acção do indivíduo sobre os parentes (ponderada pelo coeficiente de parentesco).

Este método de cálculo é necessário para contabilizar sem repetições o número de cópias do gene do altruísmo. A *inclusive fitness* é muitas vezes definida de modo errado

(Krebs & Davies, 1981) ao somar simplesmente o número de descendentes dos parentes à *fitness* directa de um indivíduo. Na realidade, a reprodução de um parente só conta para a *inclusive fitness* de um indivíduo na medida em que este contribuiu para ela. De outro modo conta apenas para a *fitness* directa do parente. Finalmente é importante ter em conta que a *inclusive fitness* é um parâmetro populacional, visto que o resultado de actos altruístas será eventualmente medido em termos de aumento de frequências génicas ao longo de gerações.

APLICAÇÃO DA NOÇÃO DE SELECÇÃO PARENTAL

Um exemplo de acto altruísta explicável por selecção parental é o de gritos de alarme (*alarm calls*). Muitos animais soltam gritos de alarme ao avistarem um predador, permitindo que outros indivíduos possam escapar mas tornando-se eles próprios mais conspicuos. Existem muitas hipóteses para explicar tal comportamento, sendo uma delas a selecção parental. No caso de esquilos terícolas da espécie *Spermophilus beldingi*, a importância da selecção parental foi verificada por Sherman (1977). Estes esquilos vivem em pequenas colónias, em que cada família tem a sua toca. As fêmeas são em geral sedentárias e os machos dispersam para longe da área natal.

Sherman mostrou que: 1) As fêmeas avisam mais frequentemente do que os machos. 2) Em geral as fêmeas avisam tanto mais frequentemente quanto maior é o número de parentes próximos presente (mães, irmãs e descendentes destas). Este autor mostrou igualmente que o grito de alarme traz riscos para o emissor.

É claro que, para que a selecção parental funcione, é necessário que um indivíduo se

comporte diferencialmente consoante o seu grau de parentesco com os outros indivíduos com quem interacciona. Muitos dados mostram que os indivíduos de facto agem deste modo. Há vários mecanismos que podem explicar este reconhecimento dos elos de parentesco (Hepper, 1986):

1) Distribuição espacial, isto é, uma regra do tipo: «ajudar quem está no território ou ninho». Muitas aves aplicam esta regra, tratando como filhos todos os indivíduos que se encontram dentro do ninho, e ignorando os outros. Este tipo de regra só poderá funcionar se a população for sedentária.

2) Familiaridade entre indivíduos, isto é, uma regra do tipo: «ajudar quem cresceu ou foi criado com o indivíduo». Esta regra parece funcionar nos esquilos de Belding e em muitos casos de *imprinting*.

3) Parecência física, isto é, uma regra do tipo: «ajudar quem é fisicamente semelhante». A parecência pode ser visual, olfactiva, etc. e o partilhar do traço comum pode ser de origem ambiental e/ou genética. Greenberg (1979) mostrou que uma espécie de abelha (*Lasioglossum zephyrum*) em que existem «abelhas guardiãs», há uma relação linear entre a probabilidade da guardiã permitir a entrada de outra abelha e o grau de parentesco entre elas. O olfacto parece ser o sentido implicado.

O caso em que a teoria de Hamilton foi inicialmente aplicada com mais sucesso foi o dos himenópteros sociais, entendendo como sociais aqueles com castas estéreis. Os himenópteros são haplodiplóides, isto é, os machos desenvolvem-se a partir de ovos haplóides (não fertilizados), e as fêmeas desenvolvem-se de ovos normais diplóides. Isto significa que todas as filhas do mesmo pai recebem todos os genes deste, sendo a outra metade dos seus genes de origem materna. Assim temos:

$$\begin{aligned}
 \text{Probabilidade de 2 irmãs =} & \left(\begin{array}{l} \text{Probabilidade do gene ter sido} \\ \text{partilharem o mesmo gene} \end{array} \right. & \begin{array}{l} \times \\ \\ + \\ \times \end{array} & \left. \begin{array}{l} \text{Probabilidade de transmissão} \\ \text{do gene paterno a ambas: 1} \\ \\ \text{Probabilidade de transmissão} \\ \text{do gene materno a ambas: 1/2} \end{array} \right) \\
 & = (1/2 \times 1) + (1/2 \times 1/2) = 3/4
 \end{aligned}$$

Deste modo uma irmã transmitirá mais genes às gerações futuras ao ajudar a criar uma irmã do que se criar uma filha, desde o momento em que a irmã ajudada se reproduza com eficiência. Para os machos pelo contrário é mais eficiente ter filhas do que ajudar irmãs. Na realidade a situação é mais complexa, visto que uma rainha pode acasalar várias vezes e assim irmãs poderão ter pais diferentes. No entanto, com a excepção das térmitas, todos os insectos são himenópteros (Wilson, 1975), e a haplodiplóidia foi possivelmente um factor importante.

Não podemos aqui detalhar a imensa quantidade de dados acumulados sobre insectos sociais, mas apenas referiremos uma das previsões da teoria de Hamilton. Uma rainha tem o mesmo interesse em produzir filhos e filhas, visto que o seu parentesco com ambos é de $1/2$. No entanto o parentesco das obreiras com as filhas da rainha, suas irmãs, é de $3/4$, enquanto que com os machos, seus irmãos, é apenas de $1/4$ (apenas $1/2$ dos genes da mãe são transmitidos aos irmãos, e desse $1/2$, em média, cada irmã terá $1/2$ em comum). As obreiras têm pois mais vantagem em criar rainhas do que criar machos, mais precisamente criar rainhas na proporção 3:1 em relação a machos. Assim, se a rainha «controlar» a colónia, haverá a mesma proporção de machos e fêmeas; se as obreiras controlarem a colónia haverá 3 fêmeas para cada macho criado. Foram encontradas duas espécies de vespas em que foi possível testar essa previsão. Em *Polistes metricus* a proporção de machos e fêmeas criados é de 1:1 — a rainha «ganha» porque os machos são produzidos antes de haver muitas obreiras. Em *P. apachus* a proporção de fêmeas para machos criados é quase 3:1. Nesta espécie a estação reprodutora é mais longa, os machos são produzidos mais regularmente e as obreiras têm mais oportunidade para controlar a produção de irmãs.

No entanto a haplodiplóidia não é uma condição obrigatória para a evolução de cas-

tas estéreis. Para Alexander (1974) o factor mais importante é a possibilidade da mãe poder manipular os filhos. Alexander sugeriu que castas estéreis poderiam evoluir desde que 3 factores existissem: (1) comida abundante para alimentar uma forte concentração de indivíduos sedentários, (2) «ninho» protegido para poder ser eficazmente defendido, (3) possibilidade da fêmea reprodutora poder manipular os outros membros do grupo. Nestas condições seria possível a existência de um mamífero com castas estéreis. De facto tal mamífero foi encontrado: *Heterocephalus glaber*, um roedor africano que vive em tocas e se alimenta de raízes (Jarvis, 1981; Gamlin, 1987). Em cada colónia apenas uma fêmea se reproduz. Os outros indivíduos colaboram em escavar tocas, trazer alimento, manter as crias quentes e defender a colónia. Há uma certa diferenciação de castas, na medida em que alguns indivíduos são pequenos e activos e outros maiores e menos activos, ficando no ninho central. Estes últimos passam ao crescer por uma fase activa, mas crescem mais depressa do que os seus companheiros e por isso atingem um tamanho maior. A rainha impede as outras fêmeas de se tornarem férteis, tanto pelo seu comportamento dominante como por via feromonal. Se ela é retirada apenas as fêmeas maiores podem eventualmente substituí-la.

ALTRUÍSMO SEM SELECÇÃO PARENTAL

Nem todos os actos altruístas provêm da selecção parental. Alguns resultam de uma «manipulação», em que o indivíduo manipulado é de certo modo obrigado ou enganado de modo a praticar um acto que favorece o manipulador. É o caso das aves que alimentam cucos, por exemplo, ou de animais subordinados, forçados a abandonar o seu pedaço de comida, ou ficar na periferia do grupo a vigiar. Tal tipo de altruísmo não poderá ser seleccionado.

Noutros casos um indivíduo pode ajudar outro indivíduo, não aparentado; mais tarde, no entanto, o indivíduo ajudado retribui o favor. Trivers (1971) chamou a este fenómeno altruísmo recíproco (*reciprocal altruism*). Ele ocorre por exemplo em babuínos da espécie *Papio anubis*. Nesta espécie os machos dominantes formam uma relação estreita com as fêmeas em estro, acompanhando-as por todo o lado. Um macho que não tenha fêmea «pede ajuda» a outro macho, e este último provoca o macho consorte, permitindo ao macho que solicitou ajuda retirar-se com a fêmea. Packer (1977) mostrou que os machos ajudam preferencialmente aqueles machos que os ajudaram previamente, tendo cada macho um parceiro favorito. Na maioria dos casos observados os machos não eram aparentados. No entanto é possível que o altruísmo recíproco seja combinado com selecção parental.

A reciprocidade só poderá compensar se não existirem «batoteiros», isto é, indivíduos que recebem favores mas não os retribuem. Se as interações forem frequentes os indivíduos poderão discriminar contra tais batoteiros. As situações em que o benefício e o custo dependem fortemente daquilo que os outros estão a fazer são analisáveis através da Teoria dos Jogos e da noção de Estratégias Evolutivamente Estáveis (*Evolutionarily Stable Strategies, ESS*), trazidas à Biologia do Comportamento por Maynard Smith (1974). Mas este é outro domínio, demasiado vasto para ser abordado aqui.

BIBLIOGRAFIA

- ALEXANDER, R. (1974). «The evolution of social behaviour». *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5:325-383.
 DARWIN, C. (1859). *The origin of species*. Penguin Books, 1968.
 FISHER, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press.
 GAMLIN, L. (1987). «Rodents join the commune». *New Scientist*, 115 (1571):40-47.

- GREENBERG, L. (1979). «Genetic component of bee odour in kin recognition». *Science*, 206:1095-1097.
 HAMILTON, W. D. (1964). «The genetical evolution of social behaviour. I, II». *J. Theor. Biol.*, 7:1-52.
 HEPPER, P. G. (1986). «Kin recognition: functions and mechanisms. A review». *Biol. Rev.*, 61:63-93.
 KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. (1981). *An introduction to behavioural ecology*. 1st. Oxford: Ed. Blackwell Scientific Publications,
 KREBS, J. R. & DAVIES N. B. (1987). *An introduction to behavioural ecology*. 2nd. Oxford: Ed. Blackwell Scientific Publications.
 JARVIS, J. U. M. (1981). «Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole rat colonies». *Science*, 212:571-573.
 LORENZ, K. (1966). *On aggression*. London: Methuen.
 MAYNARD SMITH, J. (1964). «Group selection and kin selection». *Nature*, 201:1145-1147.
 MAYNARD SMITH, J. (1974). «The theory of games and the evolution of animal conflicts». *J. Theor. Biol.*, 47:209-221.
 PACKER, C. (1977). «Reciprocal altruism in *Papio anubis*». *Nature*, 265:441-443.
 SHERMAN, P. W. (1977). «Nepotism and the evolution of alarm calls». *Science*, 197:1246-1253.
 TRIVERS, R. L. (1971). «The evolution of reciprocal altruism» *Q. Rev. Biol.*, 46:35-57.
 WILSON, E. O. (1975). *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge, Mass: Harvard University Press.
 WYNNE-EDWARDS, V. C. (1962). *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Edinburgh: Oliver & Boyd.

RESUMO

Os comportamentos altruístas, em que um animal parece sofrer um prejuízo ao beneficiar outro, põem um problema para a teoria da selecção natural a nível individual. Hamilton, introduzindo o conceito de *inclusive fitness*, mostrou que um comportamento altruísta geneticamente determinado pode ser seleccionado se beneficiar parentes do altruísta, os quais partilham com ele os mesmos genes. Este tipo de selecção é a Selecção Parental, a qual permite explicar vários fenómenos, tais como os gritos de alarme, as castas estéreis, etc., mas pode por vezes ser completada ou substituída por outras forças, como o Altruísmo Recíproco, o qual não envolve indivíduos aparentados.

SUMMARY

Altruistic behaviour, in which one animal seems to incur a cost in helping another, constitutes a problem for the theory of natural selection at the individual level. Hamilton introduced the concept of Inclusive Fitness and showed that a genetically determined

altruistic behaviour could be selected for if it benefited relatives of the altruist, sharing with him the relevant genes. This type of selection is called Kin Selection and it can explain several phenomena, such as alarm calls, sterile castes, etc. It can occasionally be completed or replaced by other forces, such as Reciprocal Altruism, which does not involve related individuals.