

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA

DANIEL DE ASSIS RODRIGUES

**Evolução do comportamento social:
dinâmica evolutiva
dos animais eussociais**

BELO HORIZONTE

2020

Daniel de Assis Rodrigues

**Evolução do comportamento social: dinâmica evolutiva
dos animais eussociais**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Física do Instituto de Ciências Exatas da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências.

Orientador: Lucas Lages Wardil

Belo Horizonte

2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

R696e Rodrigues, Daniel de Assis.
Evolução do comportamento social: dinâmica evolutiva dos animais
eussociais / Daniel de Assis Rodrigues. – 2020.
155f., enc. : il.

Orientador: Lucas Lages Wardil.
Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais,
Departamento de Física.
Bibliografia: f. 129-141.

1. Teoria dos jogos, teses. 2. Sistemas complexos.
I. Título. II. Wardil, Lucas Lages. III. Universidade Federal de Minas Gerais,
Departamento de Física.

CDU – 519.713 (043)



Universidade Federal de Minas Gerais
Instituto de Ciências Exatas
Programa de Pós-Graduação em Física
Caixa Postal 702
30.123-970 Belo Horizonte - MG - Brasil

Telefone (xx) (31) 3499 5637
(xx) (31) 3499 5633
Fax (xx) (31) 3499 5688
(xx) (31) 3499 5600
e-mail pgfisica@fisica.ufmg.br

ATA DA SESSÃO DE ARGUIÇÃO DA 635ª DISSERTAÇÃO DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA DEFENDIDA POR DANIEL DE ASSIS RODRIGUES, orientado pelo professor Lucas Lages Wardil para obtenção do grau de **MESTRE EM FÍSICA**. Às 09:00 horas de dez de março de 2020, na sala 4129 do Departamento de Física da UFMG, reuniu-se a Comissão Examinadora, composta pelos professores **Lucas Lages Wardil** (Orientador - Departamento de Física/UFMG), **José Marcos Andrade Figueiredo** (Departamento de Física/UFMG) e **Paulo Enrique Cardoso Peixoto** (Departamento de Genética, Ecologia e Evolução/UFMG) para dar cumprimento ao Artigo 37 do Regimento Geral da UFMG, submetendo o bacharel **DANIEL DE ASSIS RODRIGUES** à arguição de seu trabalho de dissertação, que recebeu o título de **"Evolução do comportamento social: dinâmica evolutiva dos animais eussociais"**. Às 14:00 horas do mesmo dia o candidato fez uma exposição oral de seu trabalho durante aproximadamente 50 minutos. Após esta, os membros da comissão prosseguiram com a sua arguição e apresentaram seus pareceres individuais sobre o trabalho, concluindo pela aprovação do candidato.

Belo Horizonte, 10 de março de 2020.

Prof. Lucas Lages Wardil
Orientador do estudante

Departamento de Física/UFMG

Prof. José Marcos Andrade Figueiredo
Departamento de Física/UFMG

Prof. Paulo Enrique Cardoso Peixoto
Departamento de Genética, Ecologia e Evolução/UFMG

Candidato

Agradecimentos

Primeiramente agradeço a Deus, no íntimo do meu ser. Minha companhia constante, meu acaento e minha inspiração.

Agradeço aos meus pais Fábio e Adelina pelo amor, compreensão e pela autonomia. Além de me ensinarem a ser perseverante com meus objetivos e sonhos.

Ao meu irmão Ezequiel pelo amor fraterno, e por me ajudar na revisão dessa dissertação.

Agradeço a minha avó Veneranda pelo amor e carinho, por ser um pilar da minha vida.

Agradeço a tia Andreia pelo amor e carinho, por ter me dado atenção e suporte.

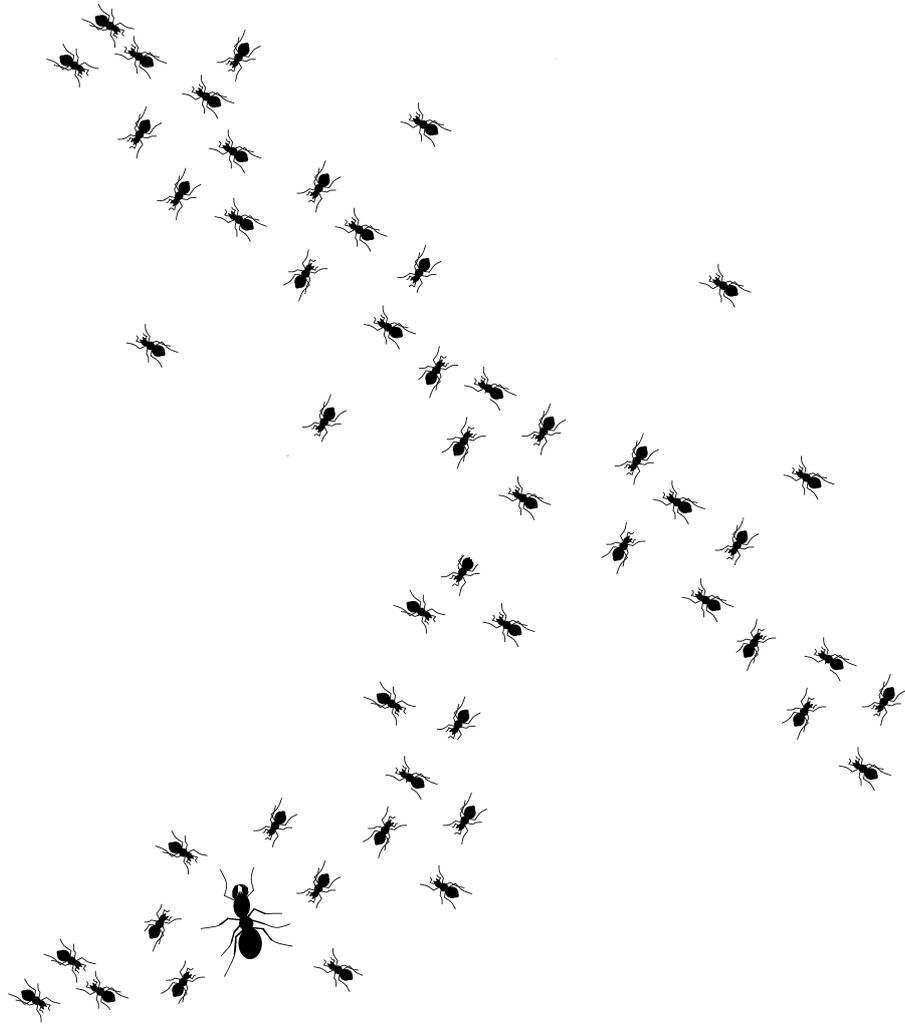
Agradeço profundamente meu orientador Prof. Lucas pela sua compreensão, dedicação e paciência. Por ser um entusiasta da ciência e também por me apresentar novas perspectivas. Sua orientação foi imprescindível para essa dissertação, não somente por direcionar e revisar, mas por me permitir confiar nas minhas intuições.

Agradeço ao prof. Leo por ter me incentivado aos estudos de pós-graduação, e que durante a minha graduação foi além de orientador um amigo.

Aos amigos e professores da UFMG e da UFV-CAF por propiciarem a construção de etapas únicas da minha vida, não somente, necessárias para obtenção de conhecimento, mas de laços que vou levar sempre na minha memória.

Agradeço as minhas plantas, pois, por me dedicar a elas esvazio o meu stress.

Por fim, agradeço ao CNPq pelo apoio financeiro.



*"In science, new ideas are at first completely neglected,
later fiercely attacked, and finally regarded as well known."*

(Konrad Lorenz)

Resumo

A seleção natural é o processo através do qual características melhor adaptadas ao ambiente que são hereditárias tornam-se mais comuns numa população devido à maior probabilidade de sobrevivência e reprodução dos indivíduos portadores da característica melhor adaptada. Portanto, quando uma certa característica é observada numa população, pressupõe-se que um dos efeitos dessa característica é o aumento, por exemplo, da taxa de reprodução dos indivíduos portadores dessa característica. Entretanto, um conjunto particular de espécies animais, ditos eussociais, exibem a presença de castas estéreis. Ou seja, a seleção natural favoreceu o surgimento de animais, como as formigas, por exemplo, em que um grande contingente de indivíduos não têm potencial reprodutivo. Portanto, as condições para a evolução das espécies eussociais são um tanto quanto intrigantes. Atualmente, duas vertentes de formalização matemática da evolução da eussocialidade se destacam: a seleção natural padrão, que se baseia na noção de aptidão reprodutiva direta, e a seleção de parentesco, que se baseia na noção de aptidão inclusiva. Neste sentido, o presente trabalho teve como primeiro objetivo descrever os conceitos das aptidões sociais, bem como a regra de Hamilton, e analisar suas limitações através de modelos matemáticos da seleção natural padrão. A análise empregada permitiu evidenciar que a aptidão inclusiva é válida somente sob certas condições, como limites de baixa seleção e de baixa mutação, aditividade e condição de população com estrutura especial. Já na abordagem da seleção natural padrão, nenhum desses requisitos são necessários. Essas duas formalizações servem de base para analisar as principais hipóteses para a evolução da eussocialidade: hipótese da haplodiploidia, a hipótese da monogamia ancestral, hipótese ecológica e a hipótese de seleção de grupos. Essas duas últimas são as mais promissoras, não somente por evitarem as limitações da aptidão inclusiva, mas também por possibilitarem uma análise simples de população estruturada sujeita a seleção natural. Além disso, o fenômeno da transição de comportamentos sociais primitivos para a eussocialidade, por meio das rotas evolutivas parassocial e subsocial, foi explorado através de duas operações matemáticas construtivas: se-agrupar (S-A) e ficar-junto (F-J). O estudo dessas duas operações de construção possibilitaram o princípio de uma abordagem, através de simulações computacionais, para explorar qual das duas rotas foi a mais provável, e sob quais condições elas são possíveis, para alguns dos principais grupos de animais eussociais.

Palavras-chave: Teoria evolutiva de jogos, Aptidão Inclusiva, Regra de Hamilton, Eussocialidade, Evolução da eussocialidade, Rotas para a eussocialidade.

Abstract

Natural selection is the process by which characteristics best adapted to the environment that are hereditary become more common in a population due to the greater probability of survival and reproduction of individuals with the best adapted characteristic. Therefore, when a certain characteristic is observed in a population, it is assumed that one of the effects of that characteristic is the increase, for example, in the reproduction rate of individuals with this characteristic. However, a particular set of animal species, called eusocial, exhibit the presence of sterile castes. In other words, natural selection favored the appearance of animals, such as ants, for example, in which a large number of individuals have no reproductive potential. Therefore, the conditions for the evolution of eusocial species are somewhat intriguing. Currently, two aspects of mathematical formalization of the evolution of eusociality stand out: standard natural selection, which is based on the notion of direct reproductive fitness, and kin selection, which is based on the notion of inclusive fitness. In this sense, the present work had as its first goal to describe the concepts of social fitness as well as Hamilton's rule and to analyze its limitations through the evolutionary game theory. The analysis employed showed that there are limitations for the validity of inclusive fitness theory such as: low selection and low mutation limits, additivity and condition population with a special structure, while the usual approach to standard natural selection remains promising since none of the previous requirements are present. So, this comparison serves as a basis to analyze the main hypotheses for the evolution of eusociality: the haplodiploidy hypothesis, the ancestral monogamy hypothesis, ecological hypothesis and the group selection hypothesis. The latter being the most promising, not only because it avoids the limitations of social fitness concepts, but also because it yields a simple analysis of structured population subject to natural selection. In addition, the phenomenon of the transition from primitive social behaviors to eusociality through the Parasocial and Subsocial evolutionary routes was explored through two constructive mathematical operations: coming-together (C-T) and stay-together (S-T). The study of these two construction operations enabled the principle of an approach, through computer simulations, to explore which of the two routes was the most likely, and under what conditions they are possible, for some of the main groups of eusocial animals.

Keywords: Evolutionary Game Theory, Inclusive fitness, Hamilton's rule, Eusociality, Evolution of eusociality, Routes for eusociality.

Sumário

1	INTRODUÇÃO	15
2	APTIDÃO REPRODUTIVA E COMPORTAMENTO SOCIAL	19
2.1	Evolução	19
2.2	Aptidão Darwiniana	20
2.3	Aptidão Modulada por Vizinho	22
2.3.1	Aptidão Direta	23
2.4	Aptidão Inclusiva	24
2.4.1	Aptidão Indireta	27
3	REGRA DE HAMILTON	29
3.1	Uma regra para o altruísmo?	29
3.2	Genótipos e fenótipos	30
3.2.1	Gambito fenotípico	31
3.3	Equação de Price	33
3.3.1	Dedução da equação de Price	34
3.4	Aplicações da Equação de Price	38
3.4.1	Exemplo em genética de populações	38
3.4.2	Teorema fundamental de Fisher	40
3.5	Regra de Hamilton: método de regressão linear	40
3.6	Regra de Hamilton: método da aptidão inclusiva	45
4	SELEÇÃO NATURAL E APTIDÃO INCLUSIVA	49
4.1	Processos de mutação-seleção	49
4.2	Limites de validade da aptidão inclusiva	55
4.2.1	Seleção fraca	55
4.2.2	Aditividade	61
4.2.3	Estrutura populacional especial	62
4.3	Exemplo: população em um arranjo unidimensional	63
4.4	A regra de Hamilton vale sempre?	67
4.5	Seleção natural, seleção de parentesco e a regra de Hamilton	69
5	EUSSOCIALIDADE: UM DOS MAIS ALTOS NÍVEIS DE ORGANIZAÇÃO SOCIAL	73
5.1	A definição de eussocialidade	73
5.1.1	História	74

5.1.2	Critérios	76
5.2	Exemplos de animais eussociais	79
5.2.1	Abelhas	79
5.2.2	Besouro da ambrosia	84
5.2.3	Camarões-de-estalo	88
6	EVOLUÇÃO DA EUSSOCIALIDADE	93
6.1	Hipótese da haplodiploidia	93
6.2	Hipótese da monogamia ancestral	97
6.3	Hipótese ecológica	99
6.4	Hipótese de seleção de grupos	103
6.4.1	Exemplo - População Hymenoptera haplodiplóide	105
6.4.2	Conclusões	113
7	ROTAS PARA EUSSOCIALIDADE	115
7.1	Rotas parassocial e subssocial	115
7.2	Mecanismos de construção de agregados sociais	117
7.2.1	Ficar-junto (F-J)	119
7.2.2	Se-agrupar (S-A)	122
7.3	Modelo e seguimentos preliminares	124
8	CONCLUSÃO	127
	REFERÊNCIAS	129
	APÊNDICES	143
	APÊNDICE A – MÉTODO DOS MÍNIMOS QUADRADOS	145
A.1	Método dos Mínimos Quadrados Ordinário	145
A.2	Regressão linear múltipla	148
	APÊNDICE B – RESULTADOS COMPLEMENTARES	151
B.1	Equivalência entre Aptidão Inclusiva e Aptidão Modulada por Vizinhos	151

1 Introdução

A aproximadamente 170 anos atrás, a forma de se analisar os seres vivos iria mudar, pois Charles Darwin estava revolucionando a ciência ao propor a teoria da seleção natural [1]. Esta teoria prevê que os organismos vivos sofrem mudanças e se diversificam com o passar do tempo. Entretanto, tais mudanças estão associadas à transmissão das características hereditárias dos pais aos filhos, que podem sofrer processos como mutação, recombinação, deriva genética, dentre outros. Como o ambiente regula o desenvolvimento dos indivíduos, dependendo de suas características fenotípicas, como a morfologia e o comportamento, os mesmos serão mais ou menos aptos a sobreviverem e se reproduzirem. Conseqüentemente, os mais aptos terão maiores chances de transmitirem suas características às gerações futuras [2].

Inicialmente, a teoria da seleção natural proposta por Darwin se centrava na aptidão como função das características intrínsecas do indivíduo. No entanto, o desenvolvimento da genética no início do século XX trouxe a tona o papel fundamental dos genes sobre os fenótipos, assim como a influência da seleção natural em ambos [3]. Estava evidente a possibilidade de se fazer descrições genotípicas e fenotípicas dos indivíduos e de se estudar a evolução a partir de então. Seguidamente, em 1964, Hamilton propõe uma abordagem revolucionária ao tratar modelos para a evolução do comportamento altruísta a partir da contabilização dos efeitos das interações sociais na aptidão dos indivíduos [4]. Em sua análise genética, Hamilton concluiu que o altruísmo seria favorecido caso uma regra simples fosse satisfeita. Tal regra foi chamada de regra de Hamilton, em homenagem ao mesmo. Esta regra estabelece, para um par de indivíduos, uma desigualdade do tipo $b/c > r$, ou seja, envolvendo apenas três quantidades básicas: o benefício, o custo do altruísmo e o grau de parentesco entre o ator e o receptor de tal benefício [5].

A abordagem de Hamilton foi inovadora não somente por propor a relevância das interações sociais para compor a aptidão dos indivíduos, mas também por propor uma forma alternativa e aparentemente inovadora de se estudar a dinâmica evolutiva. Tanto que, baseado nessa análise, anos depois, um novo mecanismo de seleção foi proposto: a seleção de parentesco [4].

Em meados da década de 1970, a pesquisa de John Maynard Smith e George R. Price uniu a teoria de jogos às teorias evolutivas, dando origem à teoria evolutiva de jogos [6,7], uma teoria que agregaria ainda mais possibilidades de se estudar a dinâmica e a evolução das populações. Dessa maneira, foi possível abordar questões enigmáticas, como o altruísmo e os dilemas sociais, através da parceria de diversas áreas como matemática, teoria de jogos, biologia, e até mesmo a física [2,8].

A Teoria Evolutiva dos Jogos fornece ferramentas para o estudo dos processos evolutivos, na escala fenotípica, onde a aptidão dos indivíduos depende da frequência dos fenótipos na população. Os fenótipos são representados por estratégias, as interações entre os indivíduos são representadas por jogos e a aptidão, que quantifica o sucesso reprodutivo dos fenótipos, é determinada pelo ganho obtido nos jogos. Em populações de tamanho finito, a dinâmica populacional pode ser modelada por processos estocásticos de nascimento e morte [2]. Por exemplo, considere uma população com dois tipos de indivíduos, os cooperadores e os desertores. Em linhas gerais, o cooperador fornece um benefício reprodutivo para os demais, a um custo para ele próprio, e os desertores somente usufruem os benefícios, sem se sujeitarem a custo algum. Um bom exemplo concreto é dos suricatos, no qual os indivíduos cooperadores emitem alarme quando avistam predadores, ajudando todos os demais e atraindo a atenção do predador para si próprios [9]. Diante desse quadro adverso para o cooperador, que parece estar sempre em desvantagem na competição inerente à seleção natural, um dos objetivos de pesquisa na área de Teoria Evolutiva de Jogos é investigar os mecanismos capazes de promover a cooperação.

A eussocialidade caracteriza um conjunto particular de animais, distribuídos em ordens e até mesmo em clados distintos, que possuem casta estéril. Isto é, esses animais se organizam em sociedades que possuem indivíduos incapazes de se reproduzirem e, no entanto, essa característica foi selecionada por seleção natural. Em geral, os animais eussociais vivem em comunidades numerosas, estruturadas em hierarquias reprodutivas e laborais, onde cada indivíduo executa tarefas específicas, dando manutenção ao grande “corpo” da colônia [10]. Por exemplo, algumas espécies de abelhas vivem em colônias e organizam-se na forma de castas. Podendo ser estéreis, as castas operárias abdicam de seu próprio potencial reprodutivo para que outros indivíduos, o rei e a rainha, reproduzam-se.

Atualmente, os modelos matemáticos para a evolução da eussocialidade se estruturaram em duas vertentes principais: abordagem de seleção natural padrão, que se baseia na noção de aptidão reprodutiva direta, e a seleção de parentesco, que se baseia na noção de aptidão inclusiva. Basicamente, a diferença entre elas é que na abordagem da aptidão direta considera-se o número de descendentes do ator¹. Já na abordagem da aptidão inclusiva considera-se o número de descendentes do ator, supondo-se que ele estivesse isolado de qualquer interação social, acrescido do número de descendente dos parceiros que foram gerados como consequência da ajuda do ator multiplicado pelo grau de parentesco. A abordagem da aptidão inclusiva necessita de condições matemáticas especiais que restringe os processos estocásticos que regulam a dinâmica evolutiva [11].

Associadas às duas vertentes, seleção natural padrão e aptidão inclusiva, existem quatro hipóteses principais para a evolução do comportamento eussocial: a hipótese haplodiplóide, a hipótese da monogamia ancestral, a hipótese ecológica e a hipótese de

¹ Nesse contexto, o ator é o indivíduo focal que assume protagonismo nas interações sociais.

seleção de grupos. As duas primeiras hipóteses baseiam no direcionamento do benefício dos cooperadores aos parentes, uma vez que os parentes possuem alta probabilidade de carregarem os mesmos alelos causadores do comportamento eussocial, ajudar os parentes é equivalente a se ajudar, pensando que o gene prescritor da cooperação é o grande interessado em se propagar [12,13]. Ou seja, são vertentes derivadas do formalismo da aptidão inclusiva. Na hipótese haplodiplóide, a interação entre parentes é decorrente do mecanismo de determinação sexual haplodiplóide, típico dos Hymenopteras (abelhas, por exemplo), no qual facilmente é possível empregar a desigualdade da regra de Hamilton. Na hipótese da monogamia ancestral, a interação entre parentes é decorrente de seus ancestrais praticantes de monogamia, o que maximizaria o grau de parentesco entre seus descendentes [14]. Por outro lado, a hipótese ecológica e a hipótese de seleção de grupos baseiam-se na abordagem da seleção natural padrão, através, inclusive, da teoria evolutiva de jogos, integrando diversos elementos ecológicos como, por exemplo, formação de grupos, pré-adaptações, mutações, fenótipos emergentes e seleção em vários níveis [11,15].

Nas últimas décadas, com o aumento do número observado de espécies portadoras do comportamento eussocial, destacam-se os estudos sobre a transição dos comportamentos primitivos para a eussocialidade [16]. Principalmente os estudos feitos para os camarões eussociais do gênero *Synalpheus* [16]. Esses novos estudos servem de base para comparar as transições evolutivas que se caracterizam pela construção de unidades menores em complexos maiores. A exemplo disso temos a transição de organismos unicelulares para pluricelulares [17]. Não obstante, o estudo desses processos evolutivos geram uma rica descrição matemática, auxiliando na consolidação de estudos científicos cada vez mais interdisciplinares.

Essa dissertação segue a seguinte ordem. No capítulo 2 será abordado os conceitos fundamentais de aptidão para o estudo da evolução das interações sociais. Tais conceitos serão recorrentes em toda a sequência de capítulos posteriores. No capítulo 3 será deduzida a regra de Hamilton, cujo conceito é intimamente ligado à seleção de parentesco e à aptidão inclusiva. O capítulo 4 trás a abordagem, através da descrição formal, das expressões da aptidão inclusiva através da metodologia da teoria evolutiva dos jogos, alcançando assim as limitações e restrições da aptidão inclusiva e da regra de Hamilton. No capítulo 5 são discutidas as características que definem os animais eussociais. Já no capítulo 6 é dada ênfase às quatro principais teorias evolutivas para a eussocialidade: hipótese haplodiploide, hipótese da monogamia ancestral, hipótese ecológica e a hipótese da seleção de grupos. As rotas evolutivas possíveis para a transição entre os comportamentos primitivos até o comportamento eussocial será apresentada no capítulo 7. Nesse mesmo capítulo serão expostos alguns resultados preliminares obtidos através de simulações dessas transições e sua dinâmica. Por fim, no último capítulo, são apresentadas as conclusões desse trabalho e as perspectivas abertas por ele.

Tal sequência é essencial para abarcar dois propósitos fundantes dessa dissertação. O primeiro, analisar as limitações e implicações dos diferentes conceitos de aptidão social (aptidão inclusiva e aptidão modulada por vizinho) para estudos de dinâmica evolutiva. Essa parte compreende os três primeiros capítulos teóricos: capítulos 2, 3 e 4. Por sua vez, o segundo objetivo, que compreende os quatro últimos capítulos, será abordar a eussocialidade em seus conceitos e diversidades, mostrando as principais teorias evolutivas e como as mesmas estão relacionadas aos conceitos de aptidão formalizados nos capítulos anteriores. Vinculada a esse segundo objetivo, apresentaremos alguns resultados preliminares obtidos através de simulação.

2 Aptidão reprodutiva e comportamento social

Nesse capítulo introduziremos as ideias básicas sobre evolução biológica e os conceitos de aptidão reprodutiva. O objetivo é fornecer expressões matemáticas para os conceitos, os quais serão usados nos capítulos subsequentes. Ao passo que algumas medidas de aptidão são facilmente entendidas em termos de números de descendentes, chamamos a atenção do leitor para a definição de aptidão inclusiva, que se baseia numa perspectiva analítica diferente. Essencialmente, o leitor deverá terminar esse capítulo com duas ideias claras sobre a medida de aptidão reprodutiva de um dado indivíduo: (1) em um tipo de análise, contabiliza-se o número de descendentes gerados pelo próprio indivíduo, mesmo que isso tenha sido influenciado por interações sociais e, (2) na análise baseada na aptidão inclusiva, contabiliza-se, junto ao número de descendentes que o próprio indivíduo geraria caso não estivesse interagindo, o número de descendentes do parceiro da interação social que forma gerados devido à interação.

2.1 Evolução

A evolução é a transformação da frequência genética de populações ao longo dos vários eventos reprodutivos. As condições essenciais para a evolução são a replicação, a mutação e a recombinação do DNA, assim como a existência de fenótipos emergentes da interação entre o DNA e o ambiente [18,19]. A influência do ambiente na composição genética das populações origina o fenômeno da **adaptação** ao ambiente, no qual os indivíduos possuidores das características adaptadas ao ambiente aumentam a sua capacidade de produzir descendentes com essas mesmas características [18].

Inicialmente, a formulação de aptidão reflete-se na célebre expressão de Herbert Spencer de 1864, "*survival of the fittest*", que pode ser traduzida como "sobrevivência do mais apto" [20]. Entretanto, atualmente as definições de aptidão e suas aplicações são indissociáveis do contexto das características (estrutura da população, genótipos, efeitos sociais, contexto ecológico etc) particulares do modelo em que estão sendo empregadas [21].

A formulação quantitativa da aptidão, ou sucesso reprodutivo, de um indivíduo é crucial para se analisar de forma precisa a descrição matemática da seleção natural [2]. A medida quantitativa da aptidão pode ser influenciada por diversos fatores, tais como seleção de parentesco, estrutura da população, população de tamanho finito, entre outros [22]. Por vezes, o tratamento empírico que quantifica a aptidão necessita da medida de alguma componente causal que carregue conexão entre a característica de interesse e a seleção

natural, ao invés da medida direta da aptidão [3]. Por hora, vamos iniciar definindo aptidão em conexão com a medida da mudança no número de indivíduos de um tipo após um episódio de seleção [22].

Em posse da medida quantitativa de aptidão é possível estudar o efeito da seleção natural nas características da população. De forma mais precisa, uma vez medida a variação na aptidão, que está sobre influência de seleção, pode ser aferida maior ou menor frequência de uma característica dos indivíduos nos próximos episódios de seleção. Portanto, torna-se possível estudar a evolução da característica em questão.

Essencialmente, no estudo da evolução de comportamentos sociais pode ser útil evidenciar certas quantidades como o grau de parentesco entre os indivíduos e os benefícios e prejuízos de ações sociais, de forma que essas quantidades estejam explícitas na definição de aptidão [5]. Isto se faz através das definições de Aptidão Darwiniana, Aptidão Modulada por Vizinho, aptidão inclusiva e Aptidão Indireta. O emprego errôneo de um conceito de aptidão no estudo do comportamento social pode trazer conclusões inválidas [11]. Por isso, é necessário conhecer os conceitos, suas limitações e diferenças. Para tanto, a formulação matemática associada às aptidões se faz conveniente, explicitando o domínio de validade das mesmas.

2.2 Aptidão Darwiniana

Na visão Darwiniana sobre a evolução, as características dos seres vivos de uma mesma espécie podem expressar variações nos níveis: individual e ontogênico¹. Ao mesmo tempo, os indivíduos vivem num meio externo, o ambiente, que é capaz de influenciar a distribuição das variedades de características individuais. Nesse contexto, podemos associar a aptidão do indivíduo ao grau de resposta – correspondência – a um fator preexistente e determinante: o ambiente. Nesse cenário, os mais aptos irão sobreviver e reproduzir o seu tipo – sua característica fenotípica – mais frequentemente do que os menos aptos, caracterizando o processo de *seleção natural* [21].

A medida da Aptidão Darwiniana – em referência a teoria da seleção natural proposta por Charles Darwin [1] – representa o sucesso reprodutivo do indivíduo, como uma resposta do indivíduo ao ambiente, sem considerar as interações com os demais indivíduos e outros fatores externos não correlacionados com os fatores sociais [3,5].

Quando um indivíduo chega à idade adulta e se reproduz, ele terá descendentes. Se, por sua vez, seus descendentes também chegam à idade adulta e se reproduzem, o indivíduo terá perpetuado sua linhagem. Vários fatores fenotípicos do indivíduo podem influenciar a quantidade de filhos que serão produzidos e quantos deles chegarão a idade adulta. Se N_i é o número total de filhos do indivíduo i e N_i^d é o número de filhos que

¹ A ontogenia diz respeito à origem e ao desenvolvimento de um organismo.

morreram antes de chegar a idade adulta, então a **Aptidão Darwiniana**², denotada por W_i^D , é dada por

$$W_i^D \equiv N_i - N_i^d \quad (\text{Aptidão Darwiniana}).$$

A Aptidão Darwiniana representa uma grandeza fundamental para se analisar modelos de evolução, principalmente no contexto da Teoria Evolutiva de Jogos. Ela representa as componentes da aptidão mais intrínsecas ao indivíduo, ou seja, sem os efeitos de natureza social. Mesmo que essa aptidão represente uma definição abstrata e bem simplificada dos efeitos físicos (abióticos) e sociais ao qual os indivíduos estão sujeitos, ela se mostra uma quantidade fundamental para os modelos de evolução dos comportamentos sociais (eussocialidade) [11]. Podemos visualizar esquematicamente na Figura 1 a representação da Aptidão Darwiniana de um indivíduo.

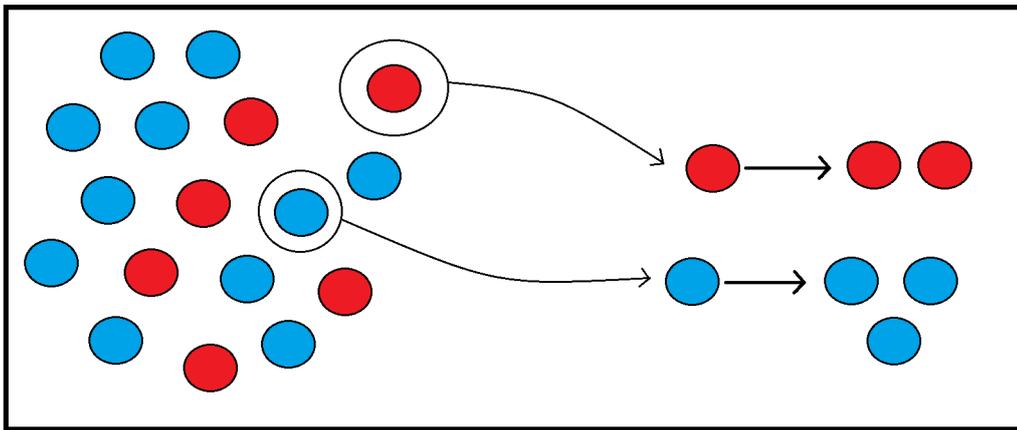


Figura 1 – Ilustração do conceito de Aptidão Darwiniana numa população constituída por dois tipos de indivíduos: azul e vermelho. A Aptidão Darwiniana é simplesmente uma medida da quantidade descendentes. Nesse exemplo, ao longo da vida, os indivíduos do tipo vermelho produzem um único filho e os indivíduos do tipo azul produzem dois filhos. Supondo que a linhagem de ambas as cores chegam a idade adulta, a Aptidão Darwiniana das cores serão simplesmente: ($W_i^D = 1$) para um indivíduo da cor vermelha e ($W_i^D = 2$) para um indivíduo da cor azul. Nesse exemplo a população é de indivíduos não interagentes, haploides e com reprodução assexuada.

Daqui em diante, quando nos referirmos aos filhos de um indivíduo, estará implícito o fato de que foram os filhos férteis que chegaram a idade reprodutiva, pois a descendência que não chegar a idade adulta, ou sendo incapaz de reproduzir, não terá o potencial de transmitir as características de seus genitores para as gerações seguintes.

² Do inglês "*Darwinian-fitness*". A nomenclatura dessa forma de aptidão pode variar, tendo por sinônimo os nomes: Aptidão Clássica, Aptidão Padrão e Aptidão Direta.

2.3 Aptidão Modulada por Vizinho

O panorama diverso e enigmático das complexas redes da natureza não se resume somente a populações em que cada indivíduo se reproduz, gerando descendentes por conta própria, sem interações com os demais membros da população. O estudo dos sistemas compostos por interações sociais carrega grande diversidade e riqueza de detalhes, como é caso da cooperação em sistemas sociais, que circunda questões enigmáticas e fundamentais para a teoria evolutiva, questões como o altruísmo e o comportamento eussocial [1, 23].

Seria interessante analisar como se comporta a dinâmica evolutiva na presença de termos de interação social agregados à Aptidão Darwiniana, de forma que as influências sociais na transmissão das características às próximas gerações estejam computadas de forma explícita. O primeiro passo, de caráter inovador em direção a acrescentar os termos de efeitos sociais na aptidão foi dado por Hamilton em 1964. Hamilton não só propôs esse passo, como também analisou o altruísmo e as interações sociais de forma única e elegante [5, 24]. Portanto, a análise seguinte se baseia no modelo de Hamilton.

Suponhamos, então, uma população de N indivíduos, em que qualquer indivíduo possa interagir socialmente com os demais. Se o indivíduo i , com $i = 1, \dots, N$, não interagir socialmente com ninguém, ele terá apenas uma aptidão basal, denotada por W_i^{bMV} . Se o indivíduo i , o recipiente, interagir socialmente com o indivíduo j , o ator, isso trará um efeito aditivo sobre o sucesso reprodutivo do indivíduo i , efeito esse denotado por S_{ij} . Para que o indivíduo possa compor essa rede de interações, ele deve dispor de características comportamentais –fenótipos– que favoreçam as interações sociais. Vamos também supor que, ao interagir socialmente, o indivíduo sofre um auto-efeito, denotado por S_{ii} . Por exemplo, o auto-efeito na aptidão pode ser um custo debitado da aptidão do indivíduo, consequência de seu genótipo, que o predispõe às interações sociais. De posse dessas hipóteses, podemos definir a **Aptidão Modulada por Vizinho**, denotada por W_i^{MV} , como

$$W_i^{MV} \equiv W_i^{bMV} + \sum_{j \in \{\text{vizinhos de } i\}} S_{ij} + S_{ii}. \quad (2.1)$$

A expressão Aptidão Modulada por Vizinho é derivada do inglês "*Neighbour-Modulated Fitness*", pois contabiliza os efeitos sociais dos vizinhos na aptidão do indivíduo focal.

A Figura 2 ilustra a definição da Aptidão Modulada por Vizinho num exemplo específico. Suponha, baseado nessa mesma Figura, que os indivíduos de cor vermelha proporcionem aos vizinhos de mesma cor um benefício B e que os indivíduos de cor azul proporcionem um benefício b , com $b < B$, aos vizinhos de cor diferente. Suponha também um auto-efeito associado ao vínculo social do indivíduo com seus vizinhos, refletido na

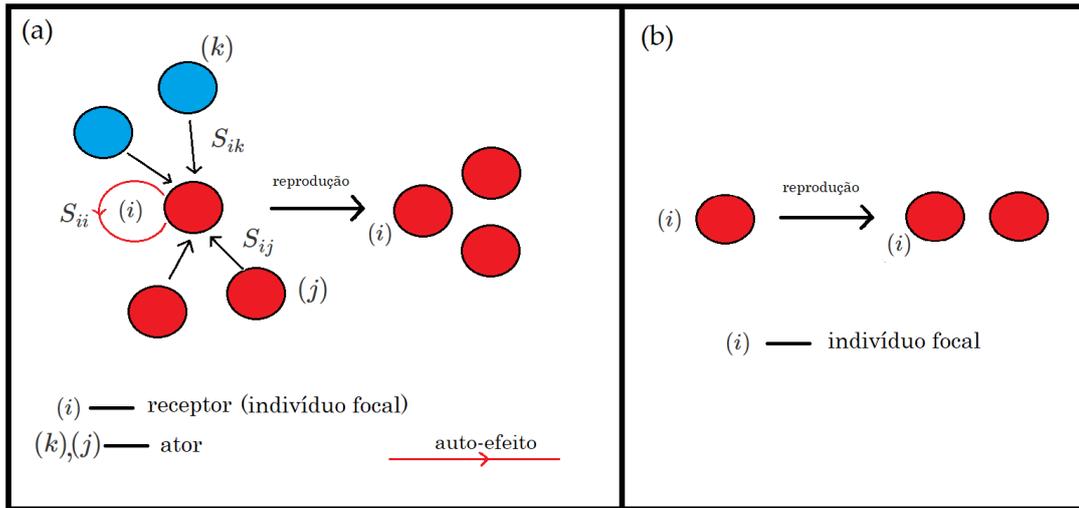


Figura 2 – (a) Esquema de como é a Aptidão Modulada por Vizinhos para o indivíduo focal i , em uma população constituída por dois tipos de indivíduos (azul e vermelho) que interagem socialmente, os indivíduos das duas cores podem ou não ter grau de parentesco em comum. (b) Reprodução basal do indivíduo focal i que representa sua Aptidão Darwiniana alcançada sem interação social com os vizinhos.

forma de um custo, $-C$. Conforme os índices definidos na Figura, tem-se

$$\begin{aligned}
 W_i^{MV} &= W_i^{bMV} + S_{i,k-1} + S_{i,k} + S_{i,j} + S_{i,j+1} + S_{ii} \\
 &= 1 + b + b + B + B - C \\
 &= 1 + 2(b + B) - C.
 \end{aligned}$$

Nesse mesmo exemplo (veja a parte (b) da Figura 2), o indivíduo vermelho sem ajuda alguma produz apenas um filho, veja que na parte esquerda da seta temos um indivíduo de cor vermelha e na parte direita temos dois, ou seja o indivíduo produziu um descendente. Então, $W_i^D = W_i^{bMV} = 1$. Uma vez que o indivíduo não participa da rede social da população, não será relevante o auto-efeito, já que ele reflete a mudança na aptidão quando há interações sociais.

2.3.1 Aptidão Direta

Na definição da Aptidão Modulada por Vizinho, existe a decomposição dos efeitos no sucesso reprodutivo em duas partes: uma componente basal e uma componente social, que leva em consideração a variação na aptidão causada pela interação do indivíduo em questão com os demais da população. Desse modo, mesmo se o indivíduo não tiver nenhum ganho nas interações sociais, ainda será possível que ele tenha potencial de produzir filhos. Por sua vez, esse potencial é muitas vezes chamado de Aptidão Direta [3]. Note que na definição de Aptidão Direta exclui-se do indivíduo o benefício e ou prejuízo das interações

sociais. Portanto, essa aptidão é um potencial intrínseco ao indivíduo, ou, em outras palavras, é exatamente a medida da Aptidão Darwiniana do indivíduo [4].

Na definição da Aptidão Modulada por Vizinho, é possível ver as duas componentes: componente basal e a componente dos efeitos sociais. Denotando por ADI a aptidão direta, vê-se que

$$W_i^{MV} = \overbrace{W^{bMV}}^{ADI} + \overbrace{\sum_{j \in \{\text{vizinhos de } i\}} S_{ij}}^{\text{efeitos sociais}} + \overbrace{S_{ii}}^{\text{auto-efeito}}. \quad (2.2)$$

O uso do termo Aptidão Direta surge no contexto das definições de Hamilton. Pois, na análise dos comportamentos sociais, Hamilton decompôs a aptidão em uma componente dependente de efeitos sociais e outra componente basal, unicamente devida as características do indivíduo em si, que afeta diretamente a aptidão do indivíduo. No entanto, A Aptidão Direta é usada como base de composição tanto do conceito de Aptidão Modulada por Vizinho quanto para o conceito de aptidão inclusiva, que será o próximo conceito de aptidão a ser discutido (veja a seção [2.4]).

Podemos fazer uma pergunta que ajudará a entender uma das limitações da Aptidão Modulada por Vizinho: "E se não for possível decompor todos os efeitos sociais das interações do indivíduo como aditivos?". Percebemos então que um dos requisitos para que a Aptidão Modulada por Vizinho contabilize com sucesso os efeitos sociais é a propriedade de aditividade, de forma que os efeitos sociais possam ser decompostos em pelo menos uma soma linear de valores positivos e negativos, que em geral serão os custos e benefícios, como na expressão da equação [2.2].

Quando houver desvios de aditividade, uma tentativa de manter a expressão da aptidão de forma semelhante à definição de Aptidão Modulada por Vizinho, na forma da equação [2.1], é dada por

$$W_i = \overbrace{W_i^D + \sum_{j=1}^N S_{ij}}^{AMV} + \epsilon_i. \quad (2.3)$$

Note que os desvios são contabilizados pela variável ϵ_i , como prescrito pelo método dos mínimos quadrados descrito no Apêndice A.

2.4 Aptidão Inclusiva

Na seção anterior foi dado o primeiro passo em direção a estabelecer o estudo dos efeitos sociais na composição da aptidão dos indivíduos. Esse primeiro passo resume-se a dividir o sucesso reprodutivo do indivíduo em uma parte social e outra parte basal. Nessa decomposição, a influência das interações sociais na aptidão do indivíduo é delimitada pelo protagonismo da ação social dos demais membros da população, os vizinhos. De forma

específica, o indivíduo é o receptor da ação social dos vizinhos, que podem ou não ter parentesco com o indivíduo focal.

Porém, um dos maiores dilemas sociais, advindo da eussocialidade, reside no fato de existirem sociedades animais em que alguns indivíduos contribuem socialmente para o aumento da aptidão dos outros indivíduos ao ponto de abrirem mão de seu próprio potencial reprodutivo, caracterizando claramente um ato altruísta [1]. Esse indivíduo altruísta transmite a impressão de não estar se beneficiando diretamente de seu comportamento: o seu número de filhos não seria aumentado e, no pior dos cenários, ele poderia nem sequer produzir descendência, como é o caso de muitos eussociais³ [10, 26].

Mas, então, o que justificaria esse comportamento? A resposta ainda prossegue em discussão, mas, em alguns casos, o ato altruísta do indivíduo, mesmo que não aumentando a sua descendência diretamente, poderia aumentar a descendência média dos parentes e, com isso, certas características em comum desse indivíduo com os seus parentes aumentaria via seleção natural, estando mais presente em média nos descendentes. Essa característica aumentaria em maior proporção com os atos altruístas do que se cada indivíduo por si só reproduzisse, sem fornecer tal ajuda aos demais [5]. Esse mecanismo é comumente conhecido como **seleção de parentesco**.

Nesse caso, faz sentido contabilizar na aptidão do indivíduo focal o efeito social que esse indivíduo faz aos demais vizinhos, e não o que recebe dos mesmos. Perceba que, agora, o indivíduo focal é o ator e os demais serão os receptores. Essa interação social em que o indivíduo focal i proporciona um benefício/custo reprodutivo ao vizinho j será quantificada por s_{ij} . Para se definir a grandeza denominada aptidão inclusiva (com origem no termo inglês "*Inclusive Fitness*"), é necessário contabilizar a variação na aptidão do indivíduo focal i , os custos e benefícios da ação social que o indivíduo i faz para os demais indivíduos, ponderado pelo coeficiente de parentesco entre o ator i e o receptor j .

A medida do coeficiente de parentesco entre dois indivíduos i e j , denotada por $r_{i,j}$, é tal que $0 \leq r_{i,j} \leq 1$. O caso $r_{i,j} = 1$ significa que ambos os indivíduos i e j são completamente idênticos, isto é, o mesmo que o grau de parentesco do indivíduo com ele próprio, ou também, com seu gêmeo idêntico [4]. Portanto, a **aptidão inclusiva** do indivíduo i , denotada por W_i^I , é dada por

$$W_i^I = W_i^{bI} + \sum_{j=1}^N s_{ij} r_{i,j}, \quad (2.4)$$

onde W_i^{bI} é a componente basal que independe das interações sociais.

Podemos ter uma ideia esquemática do que representa a aptidão inclusiva numa população com dois tipos de indivíduos (vermelho e azul), em que só existe grau de parentesco dentre os indivíduos de mesma cor, conforme ilustrado na Figura 3. A parte (b)

³ Nos eussociais, os altruístas são tipicamente os ocupantes das castas: operária e soldado [25].

da Figura 3 ilustra o cálculo da Aptidão Darwiniana do indivíduo i que, sem ajuda alguma produz, um filho. Nesse caso, $W_i^D = W_i^{bI} = 1$. A parte (a) da Figura 3 ilustra o cálculo da aptidão inclusiva do indivíduo focal i , que interage com quatro vizinhos. Mas antes, vamos nos ater a algumas definições da rede de interações entre o indivíduo focal e seus parentes. Considere os quatro parentes indexados por $\{1, 2, 3, 4\}$ e seus respectivos coeficientes de parentesco em relação ao indivíduo i como sendo dados por $\{r_{i,1}, r_{i,2}, r_{i,3}, r_{i,4}\}$. Supondo também que o custo da ação social para o indivíduo i seja $-C$, e sua ação social nos parentes seja B , então a aptidão inclusiva do indivíduo i , W_i^I , será:

$$\begin{aligned} W_i^I &= W_i^{bI} + s_{ii}r_{i,i} + s_{i1}r_{i,1} + s_{i2}r_{i,2} + s_{i3}r_{i,3} + s_{i4}r_{i,4} \\ &= 1 + (-C) * 1 + Br_{i,1} + Br_{i,2} + Br_{i,3} + Br_{i,4} \\ &= 1 - C + B(r_{i,1} + r_{i,2} + r_{i,3} + r_{i,4}). \end{aligned}$$

Supondo que o coeficiente de parentesco entre o indivíduo i e o indivíduo $k \in \{1, 2, 3, 4\}$, de mesma cor é dado pela regra $r_{i,k} = 1/\lambda$ –tipicamente o grau de parentesco entre irmãos é $(1/2)$ ou entre sobrinhos é $(1/4)$ – teremos então

$$W_i^I = 1 - C + \frac{4}{\lambda}B.$$

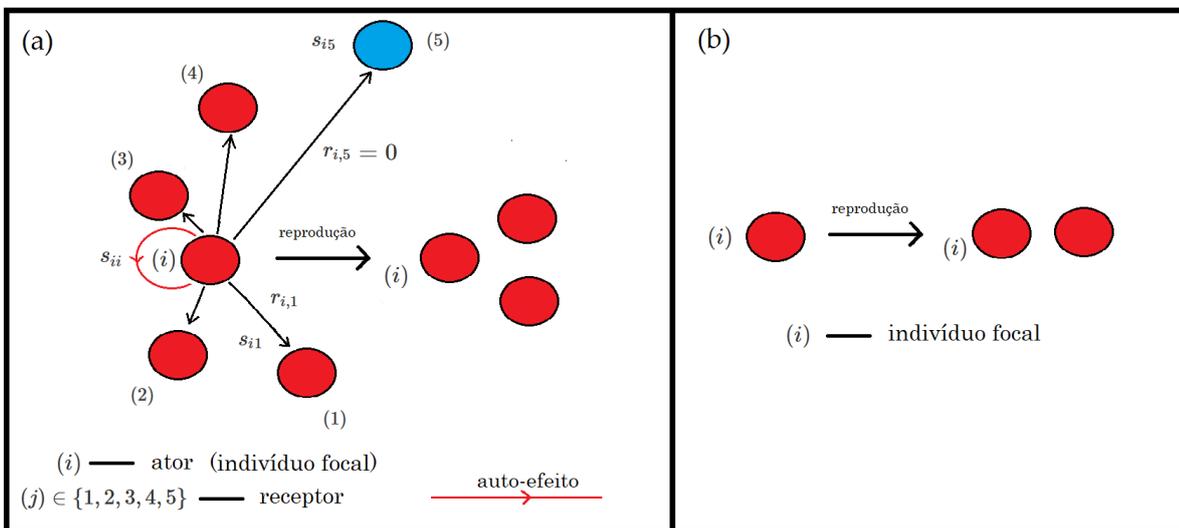


Figura 3 – (a) Esquema de como é a aptidão inclusiva, numa população constituída por dois tipos de indivíduos (azul e vermelho) que interagem socialmente, no qual só existe grau de parentesco os indivíduos de mesma cor. Mesmo que haja ação social do indivíduo de cor vermelha (focal) para com o indivíduo de cor azul (5) (receptor) a mesma não será contabilizada para a aptidão inclusiva do indivíduo focal, pois, não há parentesco entre os indivíduos de cores distintas. (b) Reprodução basal do indivíduo focal i , que representa sua Aptidão Darwiniana, alcançada sem interação social com os vizinhos.

2.4.1 Aptidão Indireta

Conforme descrito nas sessões anteriores, tanto a aptidão inclusiva como a Aptidão Modulada por Vizinho podem ser decompostas em uma componente direta, que leva em conta o número de filhos produzidos pelo indivíduo por conta própria, sem fatores sociais, e outra componente social que considera os efeitos das interações com os demais indivíduos na população. O que irá distinguir o valor das duas medidas de aptidões é a componente social, pois na aptidão inclusiva o protagonismo social é do indivíduo e na Aptidão Modulada por vizinho o protagonismo é dos vizinhos [5].

A componente indireta da aptidão inclusiva contabiliza um acréscimo para cada interação social cujo coeficiente de parentesco não seja nulo. Sabemos que a aptidão inclusiva pode ser separada em duas componentes, uma componente de base, que é medida pela número de filhos que o indivíduo tem sem nenhuma interação social, que é simplesmente a Aptidão Direta ou Aptidão Darwiniana, e uma componente social inerente aos benefícios que o indivíduo proporciona aos indivíduos da população que tenham o coeficiente de parentesco não nulo. Essa segunda componente recebe o nome de Aptidão Indireta. Na equação abaixo podemos ver esquematicamente como a aptidão inclusiva pode ser separada em Aptidão Direta (ADI) e Aptidão Indireta (AID):

$$W_i^I = \overbrace{W_i^{bI}}^{ADI} + \overbrace{\sum_{j=1}^N s_{ij}r_{ij}}^{AID}. \quad (2.5)$$

As interações sociais de um indivíduo com os demais membros da população podem não ser contabilizadas como efeitos aditivos. Novamente, assim como no caso da Aptidão Modulada por Vizinho, a hipótese da aditividade é implicitamente uma condição para a validade da aptidão inclusiva [27]. Nesse caso, uma das estratégias empregadas é usar a técnica dos mínimos quadrados (veja o Apêndice A) e tratar o desvio da aditividade como o resíduo— que não está correlacionado com os efeitos aditivos—. Será abordado uma maior discussão sobre as limitações da aptidão inclusiva nos capítulos [2] e [4].

É importante ressaltar que a Aptidão Modulada por Vizinho incorpora os efeitos sociais dos indivíduos da população independente do parentesco envolvido. Portanto, diferentemente da aptidão inclusiva, a Aptidão Modulada por Vizinho não só leva em consideração os indivíduos cujo parentesco é zero, como também não se refere explicitamente à ação social promovida pelo indivíduo em si, mas pelos demais membros da população.

A decomposição da aptidão numa componente social centrada no indivíduo, a aptidão inclusiva, é mais frequentemente utilizada como base de análise dos comportamentos sociais. Por isso, as aplicações da aptidão inclusiva são extensas e complexas [27][28]. Um desses principais resultados, conhecido como regra de Hamilton, será abordado com detalhes no próximo capítulo [2].

3 Regra de Hamilton

A análise baseada na aptidão inclusiva fornece, sob certas condições, uma regra para que o comportamento altruísta se estabeleça na população. A regra é usualmente apresentada na seguinte forma: se b é o benefício, c é o custo e r é uma medida de parentesco, então o altruísmo é favorecido pela seleção se $r > c/b$. Essa regra será deduzida nesse capítulo através do formalismo da equação de Price. Para tanto, apresentaremos a equação de Price, seguida de algumas aplicações da mesma, e finalizaremos com a dedução da regra de Hamilton de duas formas diferentes.

3.1 Uma regra para o altruísmo?

Durante algumas décadas no fim do século XX, perpetuou-se uma tradição no emprego de uma regra, de expressão simples e forte apelo visual, para justificar a evolução do comportamento altruísta [3,4]. Essa regra é chamada de regra de Hamilton. Em suma, a regra de Hamilton expressa a condição para o altruísmo prevalecer através do balanço entre o custo e o benefício do ato altruísta. Outro ingrediente fundamental da regra é o grau de parentesco entre o par de indivíduos interagentes, pois, se não houver parentesco entre os indivíduos, a regra não se aplica.

Da regra de Hamilton também deriva parte importante da teoria de seleção de Parentesco [4,11]. Inclusive, aspectos importantes da evolução dos comportamentos sociais, como a hipótese haplodiplóide e a hipótese da monogamia ancestral, que propõem explicações para a evolução e estabilidade do comportamento eussocial (essas duas hipóteses serão tratadas com detalhes no Capítulo 6), são baseados na regra de Hamilton e na seleção de parentesco. Portanto, a análise detalhada da regra e suas implicações são indispensáveis para analisar concretamente a dinâmica evolutiva do comportamento eussocial, assim como outras interações sociais.

Para se obter a regra de Hamilton é usual duas abordagens teóricas: a do próprio Hamilton e a de Queller. A abordagem de Hamilton data de 1964 e é feita através da aptidão inclusiva [5]. Uma forma alternativa de derivar a regra, com o uso conjunto da aptidão inclusiva e da equação de Price, também foi feita pelo próprio Hamilton em 1970, e será essa uma das análises feitas nesse capítulo, (veja a seção 3.6). A segunda abordagem, intitulada de abordagem de Queller, foi derivada por David Queller em meados da década de 1990. Essa abordagem utiliza princípios bem estabelecidos da genética de populações, como leis de herança, valor de criação, regressão linear múltipla e a equação de Price. Essa análise será abordada nesse capítulo na seção 3.5.

No entanto, alguns conceitos e técnicas deverão ser expostos afim de alcançar os pré-requisitos para obtenção da regra de Hamilton por ambas abordagens. Para tanto, apresentaremos os conceitos de genótipos e fenótipos e também a formulação do gambito fenotípico. Em posse desses conceitos, podemos deduzir e analisar as implicações da Equação de Price.

3.2 Genótipos e fenótipos

Para o estudo da evolução dos seres vivos, faz-se indispensável dois conceitos: genótipo e fenótipo. Ambos conceitos foram cunhados por Wilhelm Johannsen, um botânico e geneticista dinamarquês, em 1911 [29].

O **genótipo** (a etimologia vêm do grego *genos*=nascimento e *typos*=marca : marcas de nascença) é o conjunto de alelos que prescrevem uma determinada característica do indivíduo [30]. O arranjo preciso de nucleotídeos – cada um composto de um grupo fosfato, açúcar e base – em um gene pode diferir entre cópias do mesmo gene. Portanto, um gene pode existir em diferentes formas entre os organismos. Essas diferentes formas são conhecidas como alelos. A posição fixa exata no cromossomo que contém um gene específico é conhecida como locus. Nesse contexto, a combinação dos alelos que um indivíduo possui para um gene específico é o seu genótipo.

Os **fenótipos** (a etimologia vêm do grego *phainein*=mostrar e *typos*=marca : marcas mostradas) são as características observadas no indivíduo, ou na população, que podem ser, por exemplo, a morfologia do organismo, sua forma física e estrutura, seu processo de desenvolvimento, suas propriedades fisiológicas e bioquímicas, seu comportamento, ou os produtos do seu comportamento (cultura) [3, 30]. O fenótipo pode ser definido de uma forma sintética, que será a forma adotada ao longo de todos os capítulos dessa dissertação, como sendo o resultado da expressão dos genes do indivíduo (genótipos) e dos fatores ambientais. Existe uma outra formulação, proposta por Dawkins, conhecida como "fenótipo estendido", que propõe a inclusão de todos os efeitos do genótipo nos arredores, o que inclui os efeitos sobre outros organismos [31].

É comum associar o fenótipo dos indivíduos com as suas características externas, mas isso não é geral, pois nem sempre os fenótipos estão nas configurações externas do indivíduo. Podemos ter em algumas moléculas codificadas no material genético do indivíduo, ainda que, não estando visíveis externamente, uma composição dos seus fenótipos. Um exemplo desse tipo de fenótipo são os tipos sanguíneos [30].

Os genótipos geralmente têm muita flexibilidade na modificação e na expressão dos fenótipos. Em muitos organismos, os fenótipos são muito diferentes sob condições ambientais variáveis [32]. Como exemplo, algumas espécies de plantas, quando se espalham numa mesma microrregião, com alguns clones vegetando em terrenos pobre em nutrientes

e com maior, ou menor, exposição a luz podem apresentar não somente modificações nas folhas, mas também nas inflorescências [33].

A distinção entre fenótipo e genótipo é indispensável para estudar a herança das características dos indivíduos e sua evolução. As características do indivíduo – seus fenótipos – determinam diretamente sua chance de sobrevivência através da seleção natural e, ao mesmo tempo, são dependentes da herança dos genes (genótipo). Basicamente, a diferença é que o genótipo é herdado, mas o fenótipo nem sempre se reproduz nas gerações subsequentes, pois a totalidade dos fatores bióticos e abióticos que compõe o ambiente não estarão completamente reproduzidos na população dos descendentes do indivíduo, ou seja, não é possível herdar os fatores ambientais [3].

A diversidade dos fenótipos, que, dentre outros fatores, depende diretamente da variação genética hereditária subjacente, é um pré-requisito fundamental para a evolução por seleção natural, através da qual o organismo vivo contribui para a composição genotípica da próxima geração. A seleção natural, portanto, afeta indiretamente a estrutura genética de uma população, por meio da contribuição dos fenótipos. Sem variação fenotípica não haveria evolução por seleção natural [34].

A interação entre genótipo e ambiente é frequentemente sintetizada pelo seguinte diagrama:

genótipo (G) + ambiente (A) + interações genótipo e ambiente (GA) → fenótipo (P).

Basicamente, o esquema sintetiza que o fenótipo é, pelo menos em primeira instância, o produto de três fatores: os genótipos que são herdados, o meio ambiente, que não é correlacionado com as componentes de herança do indivíduo e possivelmente dos efeitos combinados entre os genótipos e o ambiente.

3.2.1 Gambito fenotípico

O processo evolutivo só é conhecido quando os dados fenotípicos e genotípicos são conhecidos [35]. Porém, muitas vezes, em populações naturais, os dados fenotípicos estão disponíveis, mas não os genotípicos, o que favorece uma abordagem evolutiva baseada nos dados fenotípicos apenas [36]. A abordagem fenotípica justifica-se não apenas pela falta de dados genotípicos, mas também por uma questão simplificadora, pois, se a análise genética detalhada de cada característica dos indivíduos da população fosse necessária para construir um modelo genético, haveria um dispêndio imenso de tempo e de técnica, principalmente se o foco for o estudo do indivíduo e seu comportamento no contexto da ecologia comportamental [3, 37].

Por exemplo, temos a relação entre os genes e o comportamento, no qual muitos dos comportamentos estudados são regulados por múltiplos genes, os quais, simultaneamente, são influenciados por fatores ambientais [9]. Sendo assim, dada uma distribuição de dados

fenotípicos, é recorrente adotar a visão – ecológica/etológica – centralizada nas pressões seletivas que modelam o comportamento, assumindo que os mecanismos genéticos não vão inibir a trajetória evolutiva [37]. Essa premissa pode ser uma das formas de se ver o princípio do gambito fenotípico [37]. Por isso, a alusão ao termo gambito. No jogo de xadrez gambito é uma jogada no qual se sacrifica peças para ganhar vantagem. Analogamente, o gambito fenotípico envolve sacrificar o realismo por um ganho em tratabilidade [38].

Também é possível ver o gambito fenotípico como a suposição simplificadora de que as características complexas [1], tal como características comportamentais, podem ser modeladas se consideradas como controladas por um conjunto de alelos distintos, cada qual representando estratégias distintas [40]. No contexto da teoria evolutiva de jogos, o gambito fenotípico pode ser definido através do conceito de conjunto de estratégias e das regras que determinam o sucesso das estratégias.

O **conjunto de estratégias** é uma lista de possíveis estados de uma característica de interesse. Por exemplo, ao analisar o comportamento de nidificação de algumas vespas é possível concluir que elas podem construir os ninhos ou podem entrar em um já construído [41]. Brockmann e seus colaboradores pesquisaram a proporção dessas duas formas de adquirir um ninho e concluíram, nesse caso, que o conjunto de estratégias eram simplesmente todas as possíveis proporções de construção em vez de entrar, sendo essa medida de proporção em números de 0 à 1.

O **sucesso de uma estratégia** será o número de descendentes deixado pelo indivíduo que a esta adotando. Para exemplificar, vamos apresentar um jogo típico da teoria evolutiva de jogos, que é chamado de jogo Gavião-Pombo (da expressão inglesa "*Hawk-Dove game*") [2,42]. Basicamente, o jogo Gavião-Pombo consiste em analisar os embates, entre dois tipos de comportamentos para animais da mesma espécie, pela fonte de comida: o comportamento gavião (denotado por G) e o comportamento pombo (denotado por P). Ambos representam dois comportamentos possíveis em uma mesma população de pombos. O tipo gavião é mais agressivo que o tipo pombo. Portanto, quando houver embate entre ambos, o gavião ganha o recurso (alimento). Mas, se dois gaviões se enfrentam pelo recurso, o ganho irá depender do dano causado pela briga de ambos. Quando dois pombos disputam, eles acabam dividindo o recurso.

O conjunto de estratégias possíveis a um jogador será simplesmente $\{G, P\}$, que é a estratégia gavião (G) e a estratégia pombo (P). A regra para determinar o sucesso da estratégia é dada pela matriz de ganho [1], no qual R representa o benefício de se acessar a fonte de alimento e D o dano, quando houver.

A título de curiosidade, o jogo Gavião-Pombo a primeira representação de uma interação social na forma de jogo, feita por John Maynard Smith e George Price em

¹ Características que não se comportam de acordo com as leis simples de herança Mendeliana [39].

		Jogador 2	
		G	P
Jogador 1	G	$((R-D)/2, (R-D)/2)$	$(R, 0)$
	P	$(0, R)$	$(R/2, R/2)$

Tabela 1 – Quando ambos jogadores 1 e 2 adotam simultaneamente a estratégia gavião, G , o ganho de ambos será a diferença entre o benefício e o dano dividido por 2, ou seja, $(R - D)/2$ para ambos jogadores. No entanto, se o jogador 1 adota a estratégia gavião, G , e o jogador 2 adota a estratégia pombo, P , o ganho será inteiramente do jogador 1, ou seja, R para o jogador 1 e 0 para o jogador 2. Perceba que a situação se inverte quando o jogador 1 adota P e o jogador 2 adota G , pois, nesse caso o par de ganhos será $(0, R)$. Por fim, quando ambos jogadores adotarem simultaneamente a estratégia pombo, P , o ganho de ambos será a metade do benefício para cada, ou seja, $(R/2, R/2)$.

1973 [42].

O **gambito fenotípico** consiste em avaliar a base evolutiva de uma característica como se o mais simples dos sistemas genéticos estivesse controlando o processo evolutivo. No caso de um locus haploide, no qual cada estratégia distinta é representada por um alelo distinto, a matriz de ganho determina o número de filhos para cada alelo. Na presença de um número suficiente de mutações, a população pode ser invadida pela estratégia mais bem sucedida [37].

Por sua vez, se o sistema genético – subjacente à característica de interesse – não reproduzir os efeitos fenotípicos do sistema genético mais simples as conclusões serão inválidas. Esta falha será um indício de que a regra de ganho ou que o conjunto de estratégias estão errados, não o gambito [37].

A proposta do gambito é muito útil, porém não é universal. Podem haver algumas características dos indivíduos da população que não são compreendidas somente com a técnica do gambito. Nesse casos será necessário o entendimento da genética subjacente à distribuição dos fenótipos. Os casos em que as características dos sistemas genéticos podem trazer diferenças dramáticas na aptidão, como o exemplo do caso da sobredominância nas células falciformes, não são muito comuns [37]. De fato, diversos sistemas genéticos suportam a simplificação do gambito fenotípico, motivando assim o seu uso. [6].

3.3 Equação de Price

Características da população, como o pelo, as presas, a absorção de nutrientes, dentre outras, podem mudar ao longo do tempo, conforme os membros da população forem convivendo com as diferentes mudanças no ambiente. Essas mudanças podem ser

de natureza abiótica ou biótica, como, por exemplo, a ausência de alimentos, competição entre os membros da população, mudanças climáticas etc. Portanto, estudar como uma característica evolui sobre influência da seleção natural não é tarefa fácil. Porém, existe uma equação que viabiliza o entendimento de como uma característica da população² evolui sob um processo de seleção.

Essa equação não somente pode ser aplicada a populações e características biológicas, no contexto genético ou populacional, mas também a áreas distintas, como a economia, por exemplo [43]. Alguns resultados de grande importância biológica, principalmente no estudo da evolução do comportamento social, como o teorema fundamental de Fisher e a regra de Hamilton, podem ser obtidos a partir da equação de Price [4, 44]. Portanto, nas próximas seções serão abordados a dedução da equação de Price, um exemplo no contexto de genética de populações e a dedução do teorema fundamental de Fisher.

3.3.1 Dedução da equação de Price

Uma população de M indivíduos é um conjunto com M elementos. Podemos particionar os elementos desse conjunto através de uma característica comum entre os elementos. Seja N o número de grupos formados e seja n_i o número de elementos no grupo i , com $1 \leq i \leq N$. A Figura 4 ilustra essa partição.

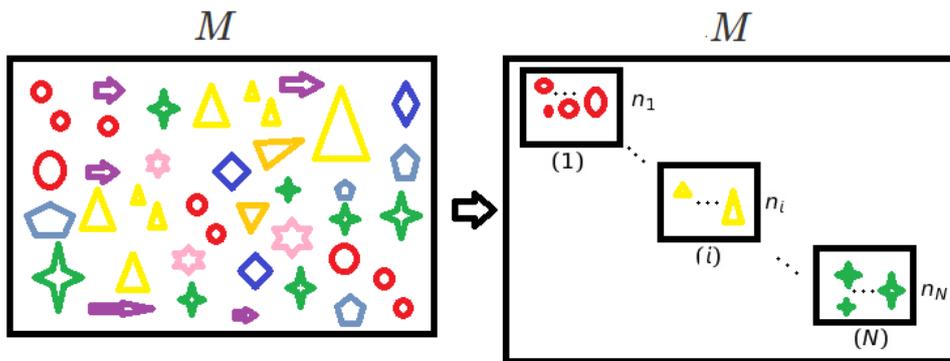


Figura 4 – Podemos particionar os elementos de uma população através de uma característica comum entre eles.

Suponha que a característica usada para agrupar os elementos possa ser quantificada numericamente. Seja z o valor dessa característica e z_i o valor médio dessa característica no grupo i . Se q_i é a fração de elementos que está no grupo i ($q_i = n_i/M$), a característica média na população será dada por

$$\bar{z} = \sum_{i=1}^N q_i z_i. \quad (3.1)$$

² Aqui, "característica" e "população" são variáveis com grande liberdade de generalização.

Vamos, agora, analisar a evolução temporal da característica média da população. No instante de tempo t , o tamanho da população é M . Cada elemento da população no tempo t possui sua própria aptidão, esta, por sua vez, irá determinar o número de descendentes produzidos por cada elemento. Os filhos produzidos irão compor a próxima população do instante $t + 1$. A população no tempo t é comumente chamada de população dos pais e a no tempo $t + 1$ de população de filhos. O número de descendentes deixados pelos pais depende da característica z dos pais. Nesse tipo de modelo considera-se que não há sobreposição de gerações. Seja w_i a aptidão média (número médios de descendentes gerados e que comporão a população no tempo $t + 1$) dos pais do grupo i . Como todos os membros do grupo i possuem a mesma característica z , que é o determinante do processo evolutivo, todos do mesmo grupo i gerarão, em média, a mesma contribuição para a próxima geração. O tamanho da população de filhos será M^* e o número de grupos na população de filhos N^* . Usaremos o sub-índice “*” para designar as grandezas da população de filhos. Portanto, q_i^* será a fração da população de filhos que pertencem ao grupo i ($q_i^* = n_i^*/M^*$). É razoável supor que essa fração dependa da aptidão da população de pais w_i de forma que

$$q_i^* = q_i \frac{w_i}{\bar{w}}, \quad (3.2)$$

no qual \bar{w} é a aptidão média da população de pais. É possível expressar a diferença da característica média no grupo i entre a população de pais e de filhos por

$$\Delta z_i = z_i^* - z_i, \quad (3.3)$$

e a diferença da característica média na população por

$$\Delta \bar{z} = \bar{z}^* - \bar{z}. \quad (3.4)$$

Partindo da expressão [3.4](#) acima e dos resultados [3.2](#) e [3.3](#) podemos obter

$$\begin{aligned} \Delta \bar{z} &= \sum_{i=1}^{N^*} q_i^* z_i^* - \sum_{i=1}^N q_i z_i \\ &= \sum_{i=1}^{N^*} q_i \frac{w_i}{\bar{w}} (z_i + \Delta z_i) - \sum_{i=1}^N q_i z_i \\ &= \sum_{i=1}^{N^*} q_i \left(\frac{w_i}{\bar{w}} - 1 \right) z_i + \sum_{i=1}^{N^*} q_i \left(\frac{w_i}{\bar{w}} \Delta z_i \right) - \sum_{i=N^*+1}^N q_i z_i. \end{aligned} \quad (3.5)$$

O resultado [3.5](#) acima pode ser reescrito como

$$\bar{w} \Delta \bar{z} = \sum_{i=1}^{N^*} q_i (w_i - \bar{w}) z_i + \sum_{i=1}^{N^*} q_i (w_i \Delta z_i) - \bar{w} \sum_{i=N^*+1}^N q_i z_i. \quad (3.6)$$

Lembrando que o valor esperado da variável w , denotado por $E[w]$, e a covariância das variáveis w e z , denotada por $\text{Cov}(w, z)$, são definidos respectivamente por

$$E[w] = \sum_{i=1}^{N^*} q_i w_i \text{ e} \quad (3.7)$$

$$\text{Cov}(w, z) = E[(w - \bar{w})(z - \bar{z})], \quad (3.8)$$

podemos reescrever a variância como

$$\begin{aligned} \text{Cov}(w, z) &= E[(w - \bar{w})(z - \bar{z})] \\ &= E[wz - w\bar{z} - \bar{w}z + \bar{w} * \bar{z}] \\ &= E[wz] - E[w]\bar{z} - \bar{w}E[z] + \bar{w} * \bar{z} \\ &= E[wz] - \bar{w} * \bar{z} - \bar{w} * \bar{z} + \bar{w} * \bar{z} \\ &= E[wz] - \bar{w} * \bar{z}. \end{aligned} \quad (3.9)$$

De posse do resultado 3.9 e da definição de valor esperado 3.7 podemos reescrever a equação 3.6 como

$$\bar{w}\Delta\bar{z} = \text{Cov}(w, z) + E[w\Delta z] - C_0, \quad (3.10)$$

onde o termo C_0 , que é uma constante, é definido por

$$C_0 = \bar{w} \sum_{i=N^*+1}^N q_i z_i. \quad (3.11)$$

Se for assumido que o número de grupos da população de filhos for igual ao número da população de pais, isto é $N = N^*$, o termo C_0 será identicamente zero. Assim, é possível reescrever a equação 3.6 na forma que é usualmente chamada de equação de Price:

$$\bar{w}\Delta\bar{z} = \text{Cov}(w, z) + E[w\Delta z]. \quad (3.12)$$

Cada um dos dois termos do lado direito da equação de Price tem um significado especial 3.4. O primeiro, $\text{Cov}(w, z)$, representa a influência da seleção sobre a característica de interesse. Nesse termo é possível ver o quanto a aptidão média do grupo, na presença de seleção, influenciará a característica da próxima geração. Já o segundo termo, $E[w\Delta z]$, contabiliza a influência na transmissão da característica dos pais pros filhos. Nota-se, além disso, que esse termo funciona como uma medida da fidelidade da característica, isto é, o quão semelhante são os filhos em relação aos pais em vista da transmissão da característica em questão. Portanto, sempre que os pais transmitirem fielmente, em média, sua característica para seus filhos teremos que $E[w\Delta z] = 0$, pois $\Delta z = 0$.

Para afirmar que uma característica foi favorecida sob seleção, assumindo fidelidade, é necessário que:

$$\text{Cov}(w, z) \geq 0.$$

Por exemplo, considere uma população de orquídeas na qual a característica de estudo é a semelhança das flores com a fêmea de uma determinada espécie de inseto polinizador e considere que esta característica é favorecida sob seleção. Então, na média, a

população das orquídeas descentes terão as flores mais parecidas com a fêmea do inseto polinizador. A covariância $\text{Cov}[w, z]$ pode ser positiva por dois motivos. No primeiro caso, $w \leq \bar{w}$ e $z \leq \bar{z}$, o que claramente não corresponde ao caso em que a característica é favorecida sob seleção, pois a aptidão é menor do que a aptidão média da população. No segundo caso, $w > \bar{w}$ e $z > \bar{z}$, que é o caso de interesse, pois a característica de interesse será maior que a característica média da população.

A equação de Price [3.12](#) pode ser também aplicada para analisar o efeito da seleção sobre a característica dentro de um único grupo [4, 45](#). A Figura [5](#) ilustra as variáveis de interesse na seleção da característica entre os elementos do mesmo grupo. Cada elemento

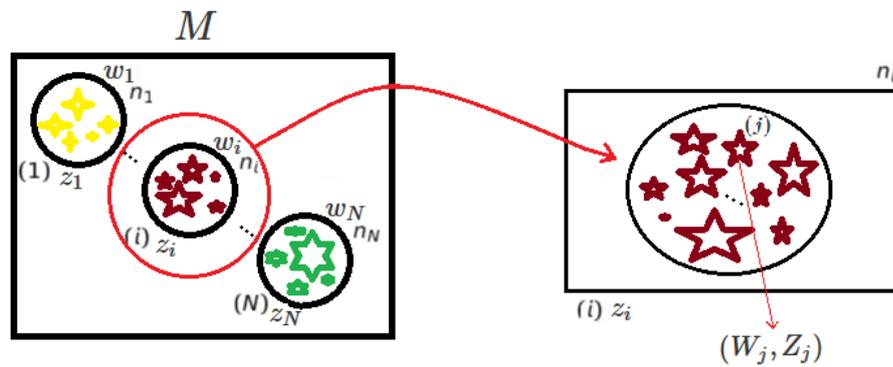


Figura 5 – Podemos aplicar a equação de Price para estudar os efeitos da seleção sobre a característica de um único grupo.

j do grupo i tem sua característica Z_j e sua própria aptidão W_j . Procedendo de maneira inteiramente análoga a dedução anterior [3.12](#), é justificável escrever uma equação de Price para a evolução da diferença na característica média do grupo i , dada por \bar{Z} , entre os instantes t e $t + 1$:

$$\bar{W} \Delta \bar{Z} = \text{Cov}(W, Z) + E[W \Delta Z]. \quad (3.13)$$

Implicitamente é necessário supor que $n_i(t) = n_i(t + 1)$, juntamente com a aptidão média da população de elementos no instante t sendo dada por \bar{W} . De posse dessas conclusões é possível conectar os resultados da equação de Price aplicada nos grupos [3.12](#) com a equação de Price aplicada aos elementos [3.13](#), percebendo que $z_i = \bar{Z}$.

A título de curiosidade, o nome da equação é em homenagem a George R. Price, um importante cientista estadunidense, que veio a ter seu pioneirismo no estudo da genética das populações décadas após sua morte [46, 47](#). Apesar de existem discussões sobre a originalidade na formulação da equação, o nome que ganhou terreno na literatura é a usual homenagem a Price.

Para que a equação possa ser usada adequadamente deve se verificar com cuidado como a característica a ser evoluída sob seleção pode ser quantificada. E mesmo tendo

grande generalidade, a equação de Price fornece a evolução da característica apenas na próxima unidade de tempo, ou seja, uma espécie de imagem instantânea do efeito da seleção [4].

A equação de Price necessita de medidas feitas na população antes e depois da evolução da característica, uma vez que é necessário o conhecimento da aptidão média da população de pais (\bar{w}) assim como a medida da mudança nas características entre as duas populações ($E[w\Delta z]$) [3,4].

3.4 Aplicações da Equação de Price

Para ilustrar as aplicações da equação de Price, vamos nos ater aqui a três casos interessantes: um exemplo específico de aplicação em uma população com mutação, o teorema fundamental de Fisher e a regra de Hamilton.

3.4.1 Exemplo em genética de populações

Imagine uma população de N bactérias cujo alelo residente é d , mas que seja possível se manifestar a presença de um alelo mutante c que se caracteriza pela cooperação. Os membros dessa população possuem dois tipos de aptidão: w_d , quando tiverem o alelo residente e uma aptidão w_c , quando possuírem o alelo mutante. A aptidão média da população dos pais é \bar{w} e os pais transmitem em média fielmente o seu alelo para os filhos. Dado que o número de descendentes da população se mantém igual ao da população de pais, como evolui a fração do gene cooperador (manifestado pela presença do alelo c)?

Para solucionar a dinâmica evolutiva precisamos identificar e nomear quais serão as variáveis da equação de Price. Uma vez que a população é haploide, podemos particionar a população em dois grupos: o primeiro contendo apenas os portadores do alelo cooperador c , que terá n_c membros, e o segundo grupo de portadores do alelo d , que terá n_d integrantes. Essa partição está esquematizada na Figura 6.

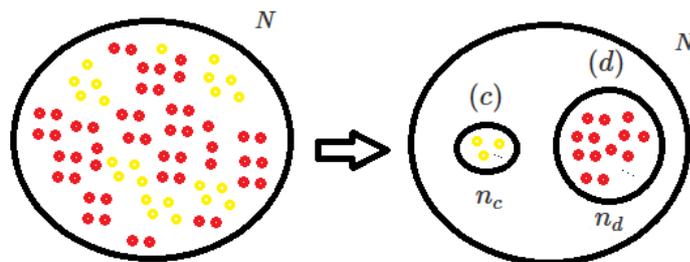


Figura 6 – Podemos particionar a população de bactérias em dois grupos: um de portadores do alelo mutante c e outro de portadores do alelo residente d .

A característica a ser evoluída é a presença do gene cooperador. Para essa característica será designada a variável z , tal que

$$z = \begin{cases} 1 & \text{caso tenha o alelo } c \\ 0 & \text{caso contrário} \end{cases}$$

Uma vez que a característica dos pais é fielmente transmitida aos filhos, $E[w\Delta z] = 0$, logo, é possível reescrever equação de Price (3.12) como

$$\bar{w}\Delta\bar{z} = \text{Cov}(w, z).$$

Utilizando a forma da covariância apresentada na equação 3.8, teremos que

$$\begin{aligned} \text{Cov}(w, z) &= \sum_{i \in \{c, d\}} q_i (w_i - \bar{w}) z_i \\ &= q_d (w_d - \bar{w}) z_d + q_c (w_c - \bar{w}) z_c \\ &= q_c (w_c - \bar{w}). \end{aligned}$$

Em posso do valor da fração de portadores do alelo cooperador,

$$q_c = \frac{n_c}{N},$$

e do cálculo da covariância acima, obteremos a mudança no valor do gene cooperador:

$$\Delta\bar{z} = \frac{n_c}{\bar{w}N} (w_c - \bar{w}).$$

Para que o alelo cooperador c esteja mais presente na população de filhos é necessário que $\Delta\bar{z} > 0$. Dessa condição decorre que

$$n_c (w_c - \bar{w}) > 0.$$

Substituindo $N\bar{w} = w_c + w_d$ na desigualdade acima, obtém-se

$$\begin{aligned} w_c &> \bar{w} \\ w_c &> \frac{w_c}{N} + \frac{w_d}{N}, \end{aligned}$$

e, portanto,

$$\begin{aligned} Nw_c &> w_c + w_d \text{ e} \\ w_c(N - 1) &> w_d, \end{aligned}$$

isto é,

$$w_c > \frac{w_d}{(N - 1)}.$$

Portanto, para garantir a expansão do alelo c , seus portadores devem ter a aptidão maior que razão da aptidão das bactérias residentes pela quantidade total de indivíduos menos uma unidade.

3.4.2 Teorema fundamental de Fisher

Um resultado conhecido como teorema fundamental de Fisher, proposto por R. Fisher em 1930 [48], que diz que "A taxa de aumento na aptidão de qualquer organismo a qualquer momento é igual à sua variância genética na aptidão naquele momento"³. Esse teorema se caracteriza como um dos importantes resultados sobre seleção natural obtidos das últimas décadas [50]. Sua prova pode ser obtida através da equação de Price. Vale ressaltar que a relação entre o Teorema de Fisher e a equação de Price foi estudada pelo próprio Price [7]. O demonstração segue abaixo.

Primeiramente, é possível tomar como a característica a aptidão como sendo a característica sujeita ao processo evolutivo, pois a aptidão é uma característica usualmente quantitativa. Em outras palavras, consideremos $z_i = w_i$. Com isso, poderemos escrever da equação de Price [3.12] como

$$\bar{w}\Delta\bar{w} = \text{Cov}(w, w) + E[w\Delta w].$$

Usando a expressão [3.8] para variância obtêm-se

$$\begin{aligned} \text{Cov}(w, w) &= E[(w - \bar{w})(w - \bar{w})] \\ &= E[(w - \bar{w})^2] \\ &= \text{Var}(w). \end{aligned}$$

Supondo que a aptidão é transmitida com fidelidade dos pais para os filhos, ou seja, $E[w\Delta w] = 0$, conclui-se que

$$\Delta\bar{w} = \frac{\text{Var}(w)}{\bar{w}}.$$

A expressão matemática acima caracteriza o teorema de Fisher. Esse resultado assegura que, quanto maior for a variância na aptidão, sobre efeito da seleção natural, maior será o incremento na aptidão média entre a população de pais e filhos. Obter o teorema de Fisher da equação de Price é uma forma também de obter informações sobre sua aplicabilidade e até mesmo sobre seu domínio de validade, visto que a equação de Price assume como pré-requisito certas restrições sobre a dinâmica evolutiva da população⁴.

3.5 Regra de Hamilton: método de regressão linear

Na dedução da equação de Price que fizemos na sessão anterior, utilizamos o valor fenotípico z do indivíduo. Porém, o valor de z é muitas vezes difícil de ser medido devido

³ Podemos também enunciá-lo como: "A taxa de aumento na aptidão média de qualquer organismo a qualquer momento, atribuível à seleção natural que atua através de mudanças nas frequências gênicas, é exatamente igual à sua variância genética na aptidão naquele momento" [49].

⁴ Veja as colocações assinaladas na seção [3.3] anterior.

a, por exemplo, efeitos ambientais aleatórios, que não serão transmissíveis para o próximo período de tempo. Assim, Δz , para fins empíricos, será irregular e difícil de entender [4]. Uma solução é focar nos preditores da característica z . Para tanto, seja $\{x_1, \dots, x_n\}$ o conjunto de potenciais preditores, os quais irão compor o vetor $\vec{X} \equiv (x_1, \dots, x_n)^T$. É possível usar o método de regressão linear de múltiplas variáveis (veja a equação (A.19) do Apêndice A) para escrever a característica z , como

$$z = \vec{\beta} \cdot \vec{X} + \lambda, \quad (3.14)$$

no qual o vetor $\vec{\beta}$ é composto pelos coeficientes de regressão parcial da característica z com todos os seus possíveis preditores – que compõem o vetor \vec{X} – e λ é o resíduo da regressão, que não é correlacionado com os preditores.

Os preditores da característica serão simplesmente os alelos (as partículas hereditárias). Então, a característica z_i do indivíduo de índice i será dada por

$$z_i = \sum_{j=1}^n b_j x_{ij} + \lambda_i = g_i + \lambda_i, \quad (3.15)$$

em que x_{ij} é o número de cópias de um alelo específico no i -ésimo indivíduo. Nessa notação, o alelo é denotado pelo índice j . A grandeza conhecida como **valor de criação**⁵, g_i , é definida por

$$g_i \equiv \sum_{j=1}^n b_j x_{ij}. \quad (3.16)$$

Seguindo os padrões da genética quantitativa, podemos particionar a característica de interesse em duas componentes: uma de herança e outra ambiental. Portanto, uma característica qualquer, denotada por z , será particionada em uma componente herdável, ou fração da característica transmitida do pai aos filhos, quantificada na forma do valor de criação g , e outra componente independente dos genótipos, relacionada a fatores ambientais, δ [51]. A componente do valor reprodutivo e a componente ambiental não são relacionadas, o que se expressa por $\text{Cov}(g, \delta) = 0$, e a média da componente ambiental será nula, como pode ser visto abaixo.

O valor médio da componente ambiental, independente da componente de herança, será simplesmente

$$\bar{\delta} = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N \delta_k. \quad (3.17)$$

Da proposição (1) do Apêndice A (a soma de todos os resíduos é nula) e da expressão 3.17 acima, temos que

$$\sum_{k=1}^N \delta_k = 0 \Rightarrow \bar{\delta} = \frac{1}{N} * 0 = 0. \quad (3.18)$$

⁵ O valor de criação têm muitas implicações importantes, principalmente na genética aplicada, particularmente nesta seção ele será usado para obter a regra de Hamilton [4, 51].

Do resultado [3.18](#) decorre que o valor médio da característica de interesse, \bar{z} , só depende do valor de criação, $\bar{z} = \bar{g} + \bar{\delta} = \bar{g}$. Ao aplicar a equação de Price (veja a equação [3.12](#)) para a característica g , teremos que

$$\bar{w}\Delta\bar{z} = \bar{w}\Delta\bar{g} \Rightarrow \bar{w}\Delta\bar{z} = \text{Cov}(w, g) + E[w\Delta g]. \quad (3.19)$$

No entanto, se a característica é transmitida fielmente dos pais aos filhos, isto é, a frequência da característica é herdada sem alterações, teremos que $\Delta z = 0$ e, portanto, $E[w\Delta z] = 0$. Essa suposição raramente é válida, porém funciona como uma boa aproximação para muitos casos [4](#).

É possível expressar o coeficiente da regressão linear entre uma variável dependente w e uma independente g (veja a equação [A.13](#) do Apêndice A) na forma

$$g_i = \alpha^* + \beta_{w,g} w_i + \epsilon_i^*, \quad \text{no qual} \quad \beta_{w,g} = \frac{\text{Cov}(w, g)}{\text{Var}(g)}. \quad (3.20)$$

Note que o par de índices subscritos no coeficiente da regressão se refere, respectivamente, ao par de variáveis dependente e independente ao qual a regressão foi feita.

Juntando o resultado da equação [3.20](#) com a hipótese de fidelidade na transmissão da característica dos pais aos filhos, poderemos reescrever a equação de Price (veja equação [3.19](#)) na forma

$$\bar{w}\Delta\bar{z} = \beta_{w,g}\text{Var}(g). \quad (3.21)$$

Conforme explicado na sessão sobre a equação de Price, sabemos que a característica será favorecida sobre os efeitos da seleção se $\text{Cov}(w, g) > 0$. Como $\text{Var}(g)$ e \bar{w} são positivos, podemos ver que a condição do aumento da característica de interesse é simplesmente $\beta_{w,g} > 0$, o que decorre diretamente da equação [3.20](#).

Vamos agora decompor a aptidão em duas componentes: uma componente que é diretamente afetada pela característica transmitida do indivíduo em si, e outra que é dependente das interações sociais do indivíduo com o grupo, ou seja, dependente de como os demais indivíduos do grupo transmitem suas características. Portanto, podemos escrever que

$$w = \alpha_w + (\beta_{w,g})_G g + (\beta_{w,G})_g G + \epsilon_w, \quad (3.22)$$

no qual g é o valor de criação do indivíduo em questão, G é o valor de criação médio do grupo no qual o indivíduo em questão interage, $(\beta_{w,g})_G$ é o coeficiente de regressão linear múltiplo entre a aptidão e o valor de criação do indivíduo e, por fim, $(\beta_{w,G})_g$ é o coeficiente de regressão linear múltiplo entre a aptidão e o valor de criação médio do grupo (para maiores detalhes veja a seção [A.2](#) do Apêndice A). Tipicamente, não teremos relação entre o resíduo ϵ_w e as variáveis independentes da regressão (g e G), ou seja, $\text{Cov}(\epsilon_w, g) = \text{Cov}(\epsilon_w, G) = 0$.

Podemos também expressar a relação entre o valor de criação médio do grupo G e o valor de criação do indivíduo g através de uma regressão linear (nesse caso G fará papel de variável dependente e g de variável independente):

$$G = \alpha_G + \beta_{G,g}g + \epsilon_G. \quad (3.23)$$

Juntando o resultado de G expresso na equação [3.23](#) com a equação da aptidão [3.22](#), teremos:

$$\begin{aligned} w &= \alpha_w + (\beta_{w,G})_g g + (\beta_{w,G})_g [\alpha_G + \beta_{G,g}g + \epsilon_G] + \epsilon_w \\ &= \underbrace{(\alpha_w + (\beta_{w,G})_g \alpha_G)}_{\alpha} + \underbrace{[(\beta_{w,g})_G + (\beta_{w,G})_g \beta_{G,g}]}_{\beta_{w,g}} g + \underbrace{((\beta_{w,G})_g \epsilon_G + \epsilon_w)}_{\epsilon} \\ &= \alpha + \beta_{w,g}g + \epsilon. \end{aligned} \quad (3.24)$$

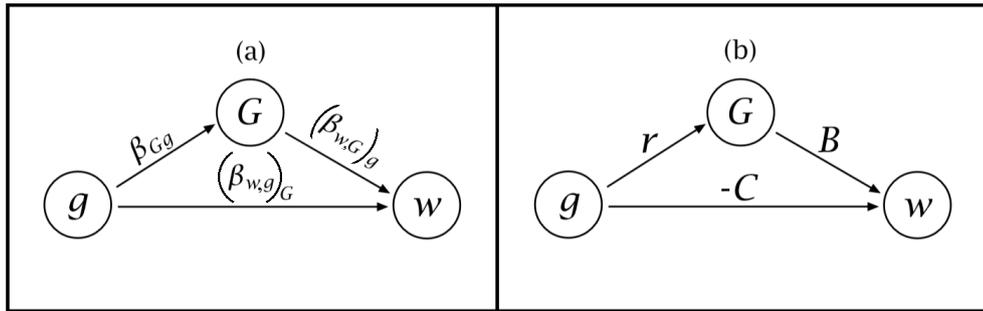


Figura 7 – (a) A relação entre os coeficientes de regressão linear múltipla e as três grandezas de relevância para a dinâmica evolutiva: a aptidão do indivíduo focal w , o valor de criação do indivíduo focal g e o valor de criação médio do grupo G . (b) O esquema que relaciona a interpretação social com os coeficientes de regressão especificados na parte (a). Figura extraída e adaptada de [4](#)

Podemos ver esquematicamente as relações da expansão dos coeficientes de regressão, através do diagrama (a) na Figura [7](#), entre a aptidão direta do indivíduo e o seu o valor de criação $(\beta_{w,g})_G$ e entre a componente social da aptidão, dependente das características herdadas pelos demais indivíduos do grupo $(\beta_{w,G})_g$.

O efeito direto do valor de criação do indivíduo na sua própria aptidão $(\beta_{w,g})_G$ determina o empenho reprodutivo do fenótipo. Por sua vez, para um indivíduo portador do comportamento altruísta, isso representaria um custo, medido em unidades de aptidão. Esse custo irá reduzir a aptidão do indivíduo de um montante de módulo C ou simplesmente, $(\beta_{w,g})_G = -C$. Entretanto, o efeito direto do valor de criação médio do grupo sobre a aptidão do indivíduo $(\beta_{w,G})_g$, mede o benefício B do fenótipo para a aptidão dos demais integrantes da população, então $(\beta_{w,G})_g = B$. Veja a Figura [7](#).

Se utilizarmos o conceito de coeficiente de grau parentesco r e o compararmos com o valor o coeficiente $\beta_{G,g}$, concluiremos que

$$r = \beta_{G,g} = \frac{\text{Cov}(G, g)}{\text{Var}(g)}. \quad (3.25)$$

Ao juntar o resultado acima [3.25](#) com a interpretação dos coeficientes $(\beta_{w,g})_G$ e $(\beta_{w,G})_g$ (veja a Figura [7](#)), é possível reescrever a expressão para $\beta_{w,g}$ da equação [3.24](#), da seguinte forma:

$$\begin{aligned} \beta_{w,g} &= (\beta_{w,G})_g \beta_{G,g} + (\beta_{w,g})_G \\ &= Br - C. \end{aligned} \quad (3.26)$$

Para que a característica de interesse possa crescer sobre efeito de seleção, precisamos (veja as equações [3.21](#) e [3.20](#)) que $\beta_{w,g} > 0$, ou seja,

$$Br - C > 0. \quad (3.27)$$

A desigualdade $Br - C > 0$ é a famosa regra de Hamilton [4,5](#). Essa desigualdade, salvo suas limitações e suposições, garante a condição necessária para o gene altruísta se espalhar na população. Da mesma forma que é possível especificar a característica como sendo o comportamento altruísta, muitas outras características também podem ser especificadas e analisadas segundo a regra de Hamilton.

A hipótese de fidelidade na transmissão da característica dos pais aos filhos simplifica o resultado da equação de Price [3.12](#) e permite obter a forma usual da regra de Hamilton $Br - C > 0$. Porém, a condição de fidelidade é bem restrita. Para que seja possível ampliar um pouco mais a regra de Hamilton, deve-se considerar a possibilidade de alteração na transmissão da característica dos pais aos filhos, isto é, $E[w\Delta g] \neq 0$. Portanto, utilizando o resultado [3.26](#), a equação de Price [3.12](#) será escrita como

$$\bar{w}\Delta\bar{g} = \beta_{w,g}\text{Var}(g) + E[w\Delta g]. \quad (3.28)$$

Nesse caso, a condição para que a característica aumente sobre efeito de seleção é dada por

$$\bar{w}\Delta\bar{g} > 0 \Rightarrow \beta_{w,g} > -\frac{E[w\Delta g]}{\text{Var}(g)} \quad (3.29)$$

Se utilizarmos o resultado obtido anteriormente para o coeficiente $\beta_{w,g}$ advindo da equação [3.26](#), poderemos obter uma extensão da regra de Hamilton, que é conhecida como regra de Hamilton exata [4](#):

$$Br - C > -\frac{E[w\Delta g]}{\text{Var}(g)} \quad (3.30)$$

3.6 Regra de Hamilton: método da aptidão inclusiva

A Regra de Hamilton assenta-se sobre algumas hipóteses simplificadoras, conforme mencionado pelo próprio Hamilton: regime de seleção fraca; sistemas não consanguíneos⁶; aditividade dos custos e benefícios que compõem a aptidão; e uma definição especial do grau de parentesco, que usa medida de correlação estatística entre a frequência alélica de dois indivíduos para descrever similaridade [5, 24].

Consideremos uma população finita, composta de N indivíduos que podem interagir socialmente entre si. Quando os indivíduos dessa população se reproduzirem e alguns morrerem, teremos uma nova população: a população dos filhos. Por simplicidade, será suposto que a população dos filhos seja de tamanho constante, N , igual ao da população de pais. Seja q_j a frequência do alelo A em um indivíduo do tipo j . Portanto, no caso de um locus diploide (um alelo devido a mãe e outro devido ao pai, para cada gene do indivíduo), tem-se $q_j \in \{0, \frac{1}{2}, 1\}$. Podemos, então, usar a equação de Price 3.12 para calcular a mudança na frequência desse alelo entre a população dos pais e dos filhos sob efeito de seleção [4].

A equação de Price para a mudança na frequência média do alelo A , $\Delta\bar{q}$, entre a população dos pais e a dos filhos, é dada por

$$\bar{w}\Delta\bar{q} = \text{Cov}(w, q) + E[w\Delta q]. \quad (3.31)$$

O termo Δq_j é a medida da mudança na frequência alélica transmitida por um indivíduo focal, j , aos filhos. Suponha, seguindo o padrão em genética de populações [4], que a frequência alélica transmitida por um indivíduo, em seus gametas bem sucedidos, é igual a q_j , que é a frequência alélica no próprio indivíduo adulto. Se a frequência do alelo A no indivíduo j é $q_j = 1$, isso significa que ele transmitirá o alelo A a todos os seus filhos, mas se $q_j = \frac{1}{2}$, ele transmitirá o alelo A para metade dos seus filhos. No entanto, como foi assumida a fidelidade na transmissão dos alelos, será implicado que $\Delta q = 0$ e, então $E[w\Delta q] = 0$. Consequentemente, é possível reescrever a equação 3.31 como:

$$\bar{w}\Delta\bar{q} = \text{Cov}(w, q). \quad (3.32)$$

A aptidão que será utilizada para determinar a regra evolutiva da frequência gênica do alelo A será a aptidão inclusiva. Portanto, fazendo uso do resultado do cálculo da $\text{Cov}(W^I, q)$, que advém da equação B.12 do Apêndice B.1, teremos

$$\text{Cov}(W^I, q) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N W_i^I (q_i - \bar{q}). \quad (3.33)$$

⁶ Consanguinidade significa que há acasalamento de indivíduos que são relacionados entre si por ancestralidade [51].

Para que a frequência média do alelo A aumente na população dos filhos, isto é, que ela aumente sobre efeito de seleção, devemos ter $\Delta\bar{q} > 0$. Portanto, é necessário que

$$\text{Cov}(W^I, q) > 0. \quad (3.34)$$

Se comportamento social – a cooperação – for determinado pela presença do alelo A , teremos que, quando um indivíduo k tiver frequência gênica nula, $q_k = 0$, ele não proporcionará efeitos sociais aditivos aos demais indivíduos. Com isso teremos que $(q_k - \bar{q}) = -\bar{q}$ e, como esse indivíduo k não pratica atos sociais, sua aptidão inclusiva será simplesmente a aptidão basal, W_k^{bI} . Mas a covariância da aptidão basal será identicamente nula. Portanto, os indivíduos do tipo “ k ” não irão compor efeito na soma da equação 3.33 sobre o índice i (índice que percorre todos os indivíduos da população). Ao supor que o conjunto de todos os indivíduos do tipo “ k ” formam um subconjunto θ , $\theta \subset \{1, \dots, N\} = u$, teremos que o conjunto de indivíduos que interagem socialmente (ou em outras palavras, que carregam pelo menos um alelo A), denotado por l , será simplesmente $l = u - \theta$. Então,

$$\begin{aligned} \text{Cov}(W^I, q) &= \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N W_i^I (q_i - \bar{q}) \\ &= \frac{1}{N} \sum_{\{i \in l\}} W_i^I (q_i - \bar{q}). \end{aligned} \quad (3.35)$$

Agora, percebemos que, quando $i \in l$, a condição da equação 3.34 será satisfeita quando $W_i^I > 0$. Entretanto, é possível escrever a componente indireta de W_i^I , que será denotada por w_i^I , de forma que fique explícito os efeitos sociais e o auto-efeito (uma vez que a componente basal não trará contribuição a covariância):

$$w_i^I = \sum_{j=1}^N s_{ij} r_{i,j} = \sum_{\substack{j \\ j \neq i}} s_{ij} r_{ij} + s_{ii}. \quad (3.36)$$

Se o efeito social aditivo que o indivíduo i faz na aptidão do indivíduo j trazer um benefício, que denotaremos por B , e se o custo da ação social do indivíduo i (auto-efeito) debitar de seu próprio sucesso reprodutivo um custo, que denotaremos por $-C$, poderemos, então, reescrever a equação 3.37, como

$$w_i^I = \sum_{j=1}^N B r_{i,j} - C = B \sum_{j=1}^N r_{ij} - C = B R_i - C, \quad (3.37)$$

em que R_i é soma de todos os coeficientes de parentescos entre indivíduos com comportamento social que se relacionem com o indivíduo focal i . Da condição $W_i^I > 0$, ou seja, para que o alelo A esteja em média mais presente nas próximas populações, segue que

$$B R_i - C > 0 \quad (3.38)$$

A desigualdade $BR_i - C > 0$ é uma das formas da famosa "regra de Hamilton". Em particular, para uma interação social entre um par de indivíduos i e j , denotando-se $r_{i,j}$ por r , teremos $Br - C > 0$, que é a forma mais usual de se escrever a regra. Vale salientar que, além das suposições feitas pela teoria da aptidão inclusiva, é necessário supor a fidelidade na transmissão da frequência gênica, para obtermos a regra de Hamilton, ou seja, a regra de Hamilton têm validade para um conjunto bem restrito de eventos evolutivos [4, 11].

Basicamente, dentro de seu regime de validade, podemos enunciar a regra de Hamilton como: O comportamento social irá expandir na população quando o benefício B do ato altruísta, feito pelo indivíduo que é denominado ator, for maior que o módulo do custo da ação altruísta C , dividido pela medida do grau de parentesco r entre o indivíduo que recebe o benefício (receptor) e o indivíduo que proporciona (ator), ou seja, quando $B > C/r$.

4 Seleção natural e aptidão inclusiva

Para evidenciar as limitações da aptidão inclusiva é necessário abordá-la formalmente através dos modelos de população estruturada, especificando os processos estocásticos a serem usados. O procedimento para essa abordagem consiste em especificar matematicamente as condições necessárias para que a dinâmica evolutiva satisfaça as hipóteses da teoria da aptidão inclusiva. Dessa forma, é possível obter formalmente os pré-requisitos necessários para que a teoria geral alcance a forma das expressões matemáticas da aptidão inclusiva. Uma vez alcançado esses pré-requisitos, ficará ressaltado o domínio de validade da teoria de aptidão inclusiva.

O objetivo desse capítulo é mostrar, matematicamente, as condições sob as quais se consegue obter o formalismo de aptidão inclusiva. Esse capítulo é um pouco denso. Caso o leitor não se sinta à vontade com o formalismo matemático, a mensagem principal desse capítulo é a de que a teoria de aptidão inclusiva baseia-se em hipóteses que restringem o seu escopo de validade, ao passo que a abordagem da teoria de seleção padrão é muito mais geral. A sessão [4.5](#) resume as ideias expostas nesse capítulo de forma palatável.

Nas próximas sessões, desenvolveremos o formalismo matemático a partir da seleção natural padrão e estabeleceremos a conexão com o formalismo da aptidão inclusiva. O conteúdo desse capítulo é baseado principalmente no material suplementar do artigo “The Evolution of Eusociality” [\[52\]](#).

4.1 Processos de mutação-seleção

A dinâmica evolutiva é determinada por processos estocásticos tipicamente de nascimento e morte. Suponha que os indivíduos da população possam manifestar apenas dois tipos de comportamentos: cooperar (A) e o não cooperar (B). O conjunto de estratégias, representando os fenótipos, é $\{A, B\}$. O ganho é determinado pelo forma na qual os indivíduos da população interagem. O ganho, por sua vez, determina o sucesso reprodutivo do indivíduo, ou seja, sua aptidão. O que acabamos de descrever será a abordagem denominada de “*seleção natural padrão*”. O termo padrão se refere ao fato da dinâmica evolutiva da população ser delimitada pela seleção natural somente, sem outros tipos de seleção envolvida, como seleção sexual ou seleção de parentesco [\[11\]](#).

A reprodução está sujeita a **mutação**. Com probabilidade μ , o filho produzido por um indivíduo qualquer irá adotar uma estratégia aleatória ente A e B e, com probabilidade $(1 - \mu)$, o filho irá adotar a mesma estratégia de seu pai. Portanto, um pai do tipo A , ou seja altruísta, irá produzir um filho também altruísta com probabilidade $(1 - \frac{\mu}{2})$ e, com

probabilidade $\frac{\mu}{2}$, irá produzir um filho não altruísta.

De uma forma abstrata, um estado genérico S da população é descrito pelas estratégias de todos os indivíduos da população juntamente com toda informação necessária para se determinar os ganhos dos indivíduos naquele estado. Será suficiente considerar o espaço de estados finito, apesar da análise feita poder ser estendida para espaços de dimensão infinita [52]. Dentro do espaço de estados, trataremos apenas os **processos markovianos**¹. Em suma, o que faremos pode ser resumido em comparar a abordagem da *seleção natural padrão* com a abordagem de aptidão inclusiva e, conseqüentemente, comparar *seleção natural padrão* com a "*seleção de parentesco*". Os resultados necessários para essa comparação advêm da resposta da seguinte pergunta: "Quando, em média, uma estratégia é mais abundante do que a outra no regime estacionário?"

Devido ao processo de seleção e mutação, o sistema irá evoluir. Ao longo de sua evolução, irá percorrer estados no qual os jogadores que fazem uso da estratégia A terão melhor ganho, assim como outros estados em que terão o pior ganho. Como só existem duas possíveis estratégias, A e B , a condição para que a estratégia A se sobressaia é que sua frequência média seja maior do que $\frac{1}{2}$. Então, se x_S representar a frequência da estratégia A num estado S qualquer, a condição para que A seja favorecida sobre B é

$$\langle x \rangle = \sum_{\{S\}} x_S \pi_S > \frac{1}{2}, \quad (4.1)$$

em que $\{S\}$ denota o conjunto de todos os estados possíveis ao sistema, $\langle x \rangle$ representa a média da frequência da estratégia A , feita sobre a distribuição estacionária, e π_S representa a probabilidade de encontrar o sistema no estado S , ou seja, o tempo gasto pelo sistema no estado S .

Para descobrir como a frequência de A muda ao longo dos estados, devemos analisar a influência das forças que moldam as estratégias: a seleção e a mutação. Como na distribuição estacionária os efeitos de mutação e seleção vão equilibrar-se em média [52], a mudança total na frequência de A será nula. Portanto, a média, quando calculada sobre a distribuição estacionária, obedece

$$\langle \Delta x^{tot} \rangle = 0. \quad (4.2)$$

Ao longo desse capítulo será convencionado duas notações para diferenciar as grandezas relevantes da distribuição estacionária das grandezas relevantes do estado S . Quando uma quantidade qualquer estiver entre os símbolos de colchetes angulares, esta será a notação da média sobre a distribuição estacionária daquela grandeza, ou seja, a grandeza $\langle (1-x) \rangle$ representa a média da frequência da estratégia B sobre a distribuição

¹ Um processo markoviano é um caso particular de processo estocástico, com a propriedade de que a distribuição de probabilidade do próximo estado depende apenas do estado atual e não na sequência de eventos que o precederam. [53]

estacionária. Mas, quando for referido as quantidades no estado S , vamos omitir por comodidade o sub-inscrito S , ou seja, a grandeza $(1-x)_s = (1-x)$ representa a frequência da estratégia B no estado S .

Seja w_i a aptidão esperada do indivíduo i . Note que a aptidão, assim definida, é uma grandeza do estado. Por conveniência, a aptidão esperada será decomposta em duas partes, uma parte sendo o número esperado de filhos, denotado por b_i , e outra parte sendo a chance do indivíduo genitor sobreviver ao evento de seleção, $(1-d_i)$, ou seja, d_i representa a probabilidade do indivíduo i morrer durante um passo de seleção. Então, a aptidão esperada do indivíduo i é dada por

$$w_i = 1 - d_i + b_i. \quad (4.3)$$

Note que a aptidão esperada, dada pela expressão [4.3](#), permite que filhos de um mesmo indivíduo nascidos em diferentes episódios reprodutivos coexistam, ou seja, é possível haver sobreposição de gerações.

Será considerado uma população de tamanho fixo N . Como a soma da aptidão de todos os indivíduos é o próprio tamanho da população, $\sum_{i=1}^N w_i = N$, temos que

$$\begin{aligned} N &= \sum_{i=1}^N w_i \\ &= \sum_{i=1}^N 1 + \sum_{i=1}^N b_i - \sum_{i=1}^N d_i \\ &= N + \sum_{i=1}^N b_i - \sum_{i=1}^N d_i, \end{aligned}$$

isto é,

$$\sum_{i=1}^N b_i = \sum_{i=1}^N d_i. \quad (4.4)$$

A mudança total esperada na frequência de A no estado S , Δx^{tot} , pode ocorrer de duas formas. Existem duas formas de se produzir indivíduos do tipo A , como mostrado na Figura [8](#): (1) os indivíduos do tipo A geram filhos que não mudam de estratégia, ou seja, filhos que não sofrem mutação; (2) os indivíduos do tipo B geram filhos que sofrem mutação, passando assim a adotar a estratégia A . Só há uma forma de perder indivíduos do tipo A , que é os pais do tipo A morrerem durante o episódio de seleção. Portanto, para o estado S , a mudança total na frequência total do tipo A , devido aos efeitos de seleção e de mutação, é dado por

$$\Delta x^{tot} = \frac{1}{N} \left(1 - \frac{\mu}{2}\right) \sum_{i=1}^N s_i b_i + \frac{\mu}{2} \sum_{i=1}^N (1 - s_i) b_i - \sum_{i=1}^N s_i d_i,$$

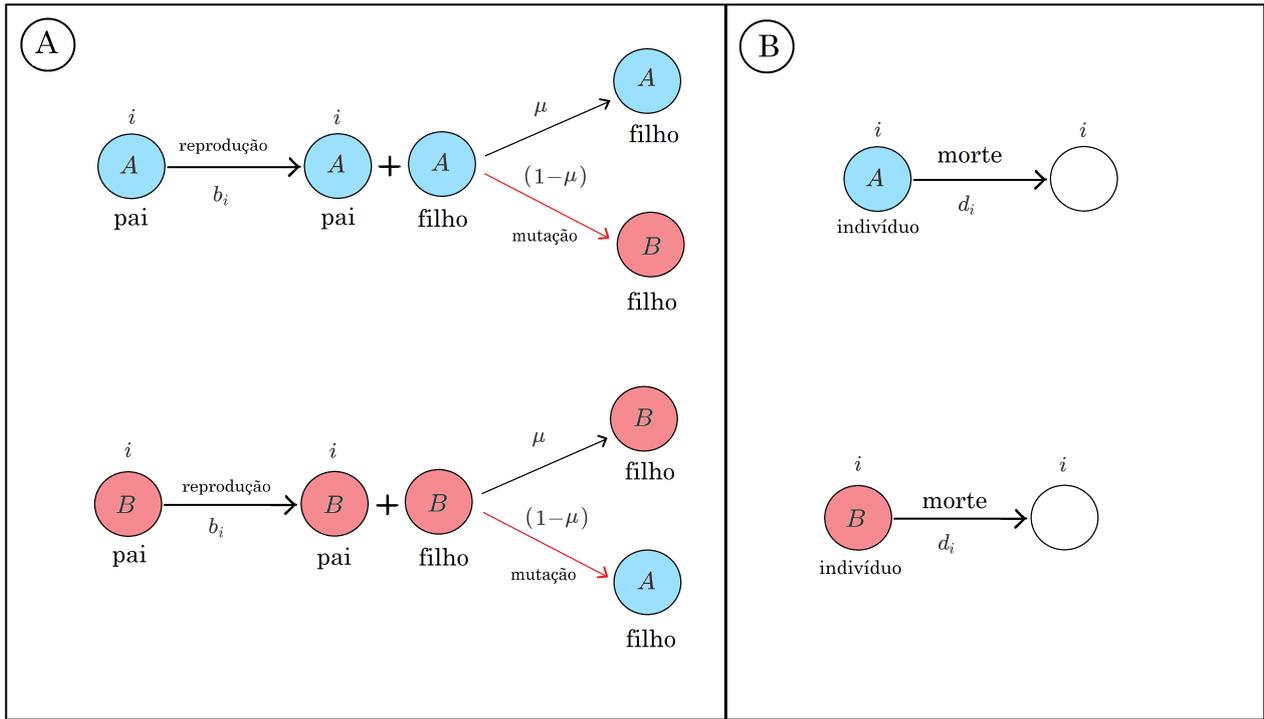


Figura 8 – Basicamente, existem dois processos que aumentam a frequência do tipo A, como pode ser visto na parte (A) da Figura. Por reprodução, quando indivíduos do tipo A reproduzem e o filho não sofre mutação. Por mutação, quando indivíduos do tipo B reproduzem e o filho sofre mutação. Mas, em compensação só há uma forma de diminuir indivíduos dos tipos A e B, como pode ser visto na parte (B), que é quando o indivíduo morre.

no qual s_i é tal que

$$s_i = \begin{cases} 1, & \text{se } i \text{ adotar } A \\ 0, & \text{se } i \text{ adotar } B \end{cases} \quad (4.6)$$

Por sua vez, o efeito da seleção sobre a mudança da frequência de A é a diferença entre o número esperado de filhos dos indivíduos do tipo A no próximo estado e número de indivíduos do tipo A no estado atual, ou seja,

$$\begin{aligned} \Delta x^{sel} &= \frac{1}{N} \left[\sum_{i=1}^N s_i w_i - \sum_{i=1}^N s_i \right] \\ &= \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N s_i (w_i - 1) \\ &= \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i). \end{aligned} \quad (4.7)$$

A frequência da estratégia A no estado S , x , pode ser obtida segundo a relação [4.6](#) por $x = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N s_i$. Portanto, substituindo o resultado expresso na equação [4.7](#) na equação

4.5, teremos que

$$\begin{aligned}
\Delta x^{tot} &= \Delta x^{sel} - \frac{\mu}{N} \sum_{i=1}^N s_i b_i + \frac{\mu}{2N} \sum_{i=1}^N b_i \\
&= \Delta x^{sel} + \frac{\mu}{2N} \sum_{i=1}^N b_i - \frac{\mu}{N} x + \frac{\mu}{N^2} \sum_{i=1}^N s_i - \frac{\mu}{N} \sum_{i=1}^N s_i b_i \\
&= \Delta x^{sel} + \frac{\mu}{2N} \sum_{i=1}^N b_i - \frac{\mu}{N} x - \frac{\mu}{N} \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right). \tag{4.8}
\end{aligned}$$

Portanto, é conveniente calcular a média sobre a distribuição estacionária da expressão da equação **4.8** como

$$\langle \Delta x^{tot} \rangle = \langle \Delta x^{sel} \rangle + \frac{\mu}{2N} \left\langle \sum_{i=1}^N b_i \right\rangle - \frac{\mu}{N} \langle x \rangle - \frac{\mu}{N} \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle. \tag{4.9}$$

Ao retornar à equação **4.2** tem-se que

$$\langle \Delta x^{tot} \rangle = 0 \Rightarrow \langle \Delta x^{sel} \rangle + \frac{\mu}{2N} \left\langle \sum_{i=1}^N b_i \right\rangle - \frac{\mu}{N} \langle x \rangle - \frac{\mu}{N} \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle = 0 \tag{4.10}$$

$$\tag{4.11}$$

isto é,

$$\langle x \rangle = \frac{1}{2} \left\langle \sum_{i=1}^N b_i \right\rangle + \frac{N}{\mu} \langle \Delta x^{sel} \rangle - \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle. \tag{4.12}$$

Com o resultado expresso na equação **4.10**, podemos comparar a frequência média de A , feita no estado estacionário, com o valor de $1/2$ e, então, concluir as implicações do efeito da seleção sobre o sucesso da estratégia A . Para continuar, vamos fazer algumas suposições.

Suposição (1): A taxa de nascimento total, ou equivalentemente, a taxa de mortalidade total, é a mesma em qualquer estado.

Em outras palavras, temos que $\sum_{i=1}^N b_i = \alpha$ em todos os estados $\{S\}$, em que α é alguma constante. Mesmo que essa restrição pareça ser bem limitante, muitos dos processos analisados na literatura se baseiam nessa suposição, como o processo de Wright-Fisher, de Moran, de nascimento-morte (N-M) e de morte-nascimento (M-N) **[2, 52]**.

As contas que seguem valem para qualquer constante α mas, por simplicidade, vamos tomar $\alpha = 1$. Nesse caso, segue que $\sum_{i=1}^N b_i = 1$ e, portanto, $\left\langle \sum_{i=1}^N b_i \right\rangle = 1$. Então, a equação **4.9**, torna-se

$$\langle x \rangle = \frac{1}{2} + \frac{N}{\mu} \langle \Delta x^{sel} \rangle - \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle. \tag{4.13}$$

Para que a estratégia A seja favorecida sobre a estratégia B , devemos ter que $\langle x \rangle > \frac{1}{2}$, no qual podemos inferir um importante resultado, expresso pelo teorema seguinte.

Teorema 1: Para qualquer processo que satisfaça a suposição (1), e para qualquer intensidade de seleção, a estratégia A é favorecida sobre a estratégia B no equilíbrio entre seleção e mutação, se e somente se,

$$\left\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \right\rangle > \mu \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle. \quad (4.14)$$

Demonstração: Da equação 4.7 decorre que

$$\langle \Delta x^{sel} \rangle = \frac{1}{N} \left\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \right\rangle. \quad (4.15)$$

Se, então juntarmos a equação 4.13, com a condição necessária a estratégia A sobressair sobre a estratégia B , teremos

$$\langle x \rangle > \frac{1}{2} \Rightarrow N \langle \Delta x^{sel} \rangle > \mu \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle. \quad (4.16)$$

Comparando o resultado da equação 4.16, com a equação 4.15, concluímos que

$$\left\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \right\rangle > \mu \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle.$$

Partindo da expressão 4.14 e da expressão 4.16, temos que

$$\begin{aligned} \kappa &= \frac{N}{\mu} \langle \Delta x^{sel} \rangle - \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle \\ &> \frac{N}{\mu} \left(\frac{\mu}{N} \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle \right) - \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle \\ &= 0. \end{aligned} \quad (4.17)$$

Então, a equação 4.13 pode ser escrita como $\langle x \rangle = \frac{1}{2} + \kappa$, e como $\kappa > 0$, concluímos que a estratégia A será favorecida sobre a estratégia B , o que conclui a prova.

Corolário 1: Para taxa de nascimento, ou de morte, constante, ou considerando o limite de baixa mutação, a estratégia A é favorecida sobre a estratégia B se

$$\langle \Delta x^{sel} \rangle > 0. \quad (4.18)$$

Demonstração: Sabemos que, $\sum_{i=1}^N b_i = 1$, por hipótese temos que $b_i = \lambda$, sendo λ alguma constante, no qual seque que, $\sum_{i=1}^N b_i = \lambda \sum_{i=1}^N 1 = \lambda N$, e então, $\lambda = \frac{1}{N}$. Usando a desigualdade do Teorema (1), e substituindo o valor da taxa de nascimento $b_i = \frac{1}{N}$, teremos que, $\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \rangle > \mu \langle \sum_{i=1}^N s_i (\frac{1}{N} - \frac{1}{N}) \rangle = 0$, comparando esse resultado com a equação 4.15, podemos concluir que, $\langle \Delta x^{sel} \rangle > 0$. Supondo agora que a taxa de mortalidade seja constante, teremos $d_i = \lambda^*$, e então $\lambda^* = \frac{1}{N}$, ao substituir esse resultado na equação 4.15, obteremos que $\langle \Delta x^{sel} \rangle = \frac{1}{N} \langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - \frac{1}{N}) \rangle$, usando a desigualdade expressa pelo teorema (1), é possível obter que $\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - \frac{1}{N}) \rangle > \mu \langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - \frac{1}{N}) \rangle$, portanto $0 < \mu < 1$, em consequência $\frac{1}{N} \langle \sum_{i=1}^N s_i \rangle > 0$ e $\langle \sum_{i=1}^N s_i b_i \rangle > 0$, no qual concluímos que $\langle \Delta x^{sel} \rangle > 0$. Por sua vez, no regime de baixa mutação, teremos que o fator $\mu \rightarrow 0$, o que também reduz o termo do lado direito da desigualdade (4.14) a zero, e com isso, o corolário (1) está provado.

4.2 Limites de validade da aptidão inclusiva

4.2.1 Seleção fraca

A teoria da aptidão inclusiva funciona apenas no regime de seleção fraca [5,37]. No limite de seleção fraca é esperado que a frequência de ambas as estratégias A e B estejam em torno do valor $\frac{1}{2}$, a menos de uma pequena diferença de valor ϵ , que irá determinar o vencedor. Por sua vez, a intensidade de seleção pode ser definida de diversas formas, mas usaremos a abordagem na qual a intensidade de seleção regula a contribuição do ganho obtido pelo jogador para sua aptidão. Sendo assim, a intensidade de seleção δ será um parâmetro tal que $0 \leq \delta \leq 1$, de forma que, a aptidão do indivíduo i é dada por $w_i = 1 + \delta G_i$, em que G_i é o ganho do jogador i . Note que, no regime neutro, ou seja, sem nenhuma intensidade de seleção ($\delta = 0$), a aptidão dos indivíduos será simplesmente a aptidão basal, que convencionamos ter o valor da unidade 1. Mas, para seleção forte, no qual $\delta = 1$, o ganho afetará diretamente a aptidão dos indivíduos. Nesse cenário, o procedimento que permite obter informações relevantes sobre os limites da aptidão inclusiva consiste em impor o limite de seleção fraca, ou seja, analisar os resultados da seção 4.1 anterior quando $\delta \rightarrow 0$.

A desigualdade 4.14 vale para qualquer intensidade de seleção e de mutação e, portanto, vale no limite de seleção fraca. Em nossas derivações seguintes, vamos supor que não há descontinuidade entre neutralidade e seleção, ou seja, estamos supondo que todas as quantidades que dependem de δ são diferenciáveis em $\delta = 0$.

Como as taxas de nascimento b_i e de morte d_i são naturalmente afetadas pela intensidade de seleção, temos que ambas taxas são funções do parâmetro δ . Para o limite

de seleção fraca $\delta \rightarrow 0$, podemos expandir ambos os lados da desigualdade [4.14](#) através de uma série de Taylor em $\delta=0$ [54](#) e, então, desprezar os termos acompanhados por fatores do tipo δ^n com $n > 1$. Portanto, podemos expandir o lado esquerdo da condição [4.14](#), como segue

$$\left\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \right\rangle = \left\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \right\rangle \Big|_{\delta=0} + \delta \frac{\partial}{\partial \delta} \left\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \right\rangle \Big|_{\delta=0} + \mathcal{O}(\delta^n). \quad (4.19)$$

No limite $\delta \rightarrow 0$, os termos que compõem a soma $\mathcal{O}(\delta^n)$ são desprezíveis. Então, temos que

$$\left\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \right\rangle \cong \left\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \right\rangle \Big|_{\delta=0} + \delta \frac{\partial}{\partial \delta} \left\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \right\rangle \Big|_{\delta=0}. \quad (4.20)$$

Expandindo o termo do lado direito da equação [4.14](#) em torno de $\delta=0$ e, da mesma forma, truncado a série no segundo termo, temos

$$\left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle \cong \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle \Big|_{\delta=0} + \delta \frac{\partial}{\partial \delta} \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle \Big|_{\delta=0}. \quad (4.21)$$

Lembre que, de acordo com nossa notação, uma grandeza ξ qualquer (por exemplo, a fração de indivíduos que adotam a estratégia A) está definida no estado S . Sendo assim, o valor médio de ξ é sobre a distribuição estacionária representado por $\langle \xi \rangle$, dado pela expressão $\langle \xi \rangle = \sum_{\{S\}} \xi \pi_S$, em que $\{S\}$ representa o conjunto de todos os estados possíveis ao sistema. É possível, então, reescrever as médias sobre a distribuição estacionária da expressão [4.20](#) como

$$\left\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \right\rangle = \left\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \right\rangle \Big|_{\delta=0} + \delta \frac{\partial}{\partial \delta} \left\{ \sum_{\{S\}} \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \pi_S \right\} \Big|_{\delta=0}. \quad (4.22)$$

Logo,

$$\begin{aligned} \left\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \right\rangle = & \left\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \right\rangle \Big|_{\delta=0} + \delta \sum_{\{S\}} \left\{ \frac{\partial}{\partial \delta} \left\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \right\rangle \Big|_{\delta=0} \pi_S \Big|_{\delta=0} \right\} + \\ & \delta \sum_{\{S\}} \left\{ \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \Big|_{\delta=0} \frac{\partial \pi_S}{\partial \delta} \Big|_{\delta=0} \right\}. \end{aligned} \quad (4.23)$$

Da mesma forma, podemos expandir as médias sobre a distribuição estacionária da expressão [4.21](#) e obter

$$\begin{aligned} \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle = & \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle \Big|_{\delta=0} + \delta \sum_{\{S\}} \left\{ \frac{\partial}{\partial \delta} \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle \Big|_{\delta=0} \pi_S \Big|_{\delta=0} \right\} + \\ & \delta \sum_{\{S\}} \left\{ \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \Big|_{\delta=0} \frac{\partial \pi_S}{\partial \delta} \Big|_{\delta=0} \right\}. \end{aligned} \quad (4.24)$$

Em geral, é possível obter médias sobre a distribuição estacionária neutra, ou seja, quando $\delta = 0$. O problema surge ao analisar os termos que envolvem o fator $\left. \frac{\partial \pi_S}{\partial \delta} \right|_{\delta=0}$. Pois, para se obter esse fator, é necessário obter a derivada da atual distribuição estacionária para qualquer intensidade de seleção e, só então, avaliar o caso neutro, no qual $\delta=0$. Portanto, é conveniente fazer uma suposição que simplifique os termos que envolvam $\left. \frac{\partial \pi_S}{\partial \delta} \right|_{\delta=0}$.

Suposição (2): Na neutralidade, $\delta=0$, todas as taxas de nascimento, assim como as taxas de mortalidade, serão iguais em qualquer estado.

Com os resultados das equações 4.23 e 4.24, podemos reescrever a desigualdade da equação 4.14, como

$$\begin{aligned} & \langle \mathcal{H} \rangle|_{\delta=0} + \delta \sum_{\{S\}} \left\{ \left. \frac{\partial \mathcal{H}}{\partial \delta} \right|_{\delta=0} \pi_S \right|_{\delta=0} \right\} + \delta \sum_{\{S\}} \left\{ \mathcal{H}|_{\delta=0} \left. \frac{\partial \pi_S}{\partial \delta} \right|_{\delta=0} \right\} \\ & > \mu \langle \mathcal{M} \rangle|_{\delta=0} + \mu \delta \sum_{\{S\}} \left\{ \left. \frac{\partial \mathcal{M}}{\partial \delta} \right|_{\delta=0} \pi_S \right|_{\delta=0} \right\} + \mu \delta \sum_{\{S\}} \left\{ \mathcal{M}|_{\delta=0} \left. \frac{\partial \pi_S}{\partial \delta} \right|_{\delta=0} \right\} \end{aligned} \quad (4.25)$$

no qual

$$\mathcal{H} = \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i), \quad \mathcal{M} = \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right). \quad (4.26)$$

Sabe-se que, como consequência da condição das taxas de nascimento e morte serem iguais em qualquer estado, juntamente com a suposição (1), é possível concluir que, $(b_i = \frac{1}{N} = d_i) \forall i$ e $\forall S$. O que permite apresentar um segundo importante resultado, na forma de teorema.

Teorema 2: Para qualquer processo que satisfaça as suposições (1) e (2), no regime de seleção fraca, a estratégia A é favorecida sobre a estratégia B no equilíbrio entre seleção e mutação se, e somente se,

$$\left\langle \left. \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial (b_i - d_i)}{\partial \delta} \right|_{\delta=0} \right\rangle|_{\delta=0} > \mu \left\langle \left. \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial b_i}{\partial \delta} \right|_{\delta=0} \right\rangle|_{\delta=0}. \quad (4.27)$$

Demonstração: Perceba que como consequência de, $(b_i = \frac{1}{N} = d_i) \Big|_{\delta=0} \forall i$ e $\forall S$, $\langle \Delta x^{sel} \rangle|_{\delta=0} = 0$, assim como, $\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - \frac{1}{N}) \rangle|_{\delta=0} = 0$. E também, usando o fato de que a função de estratégia não depende da intensidade de seleção, ou seja, $(\frac{\partial s_i}{\partial \delta}) = 0$

$\forall i$, podemos avaliar os termos de cálculo abaixo

$$\begin{aligned}
\gamma_1 &= \delta \sum_{\{S\}} \left\{ \frac{\partial}{\partial \delta} \left\langle \sum_{i=1}^N s_i (b_i - d_i) \right\rangle \right\} \Big|_{\delta=0} \pi_S \Big|_{\delta=0} \\
&= \delta \sum_{\{S\}} \sum_{i=1}^N s_i \left\{ \frac{\partial (b_i - d_i)}{\partial \delta} \right\} \Big|_{\delta=0} \pi_S \Big|_{\delta=0} \\
&= \delta \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial (b_i - d_i)}{\partial \delta} \right\rangle \Big|_{\delta=0} .
\end{aligned} \tag{4.28}$$

E por sua vez,

$$\begin{aligned}
\gamma_2 &= \mu \delta \sum_{\{S\}} \left\{ \frac{\partial}{\partial \delta} \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle \right\} \Big|_{\delta=0} \pi_S \Big|_{\delta=0} \\
&= \mu \delta \sum_{\{S\}} \sum_{i=1}^N s_i \left\{ \frac{\partial b_i}{\partial \delta} \right\} \Big|_{\delta=0} \pi_S \Big|_{\delta=0} \\
&= \delta \mu \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial b_i}{\partial \delta} \right\rangle \Big|_{\delta=0} .
\end{aligned} \tag{4.29}$$

Se fizermos uso da desigualdade expressa em [4.25](#), concluiremos que, $\gamma_1 > \gamma_2$, e então teremos que $\left\langle \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial (b_i - d_i)}{\partial \delta} \right\rangle \Big|_{\delta=0} > \mu \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial b_i}{\partial \delta} \right\rangle \Big|_{\delta=0}$.

Partindo resultado expresso pela desigualdade [4.27](#), e tomando o limite de seleção fraca na equação [4.13](#), no qual podemos usar a expansão em série de Taylor em torno de, $\delta=0$, teremos que

$$\langle x \rangle \Big|_{\delta=0} = \frac{1}{2} + \frac{N}{\mu} \langle \Delta x^{sel} \rangle \Big|_{\delta=0} - \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle \Big|_{\delta=0} . \tag{4.30}$$

E por sua vez,

$$\langle \Delta x^{sel} \rangle \Big|_{\delta=0} \cong \frac{1}{N} \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial (b_i - d_i)}{\partial \delta} \right\rangle \Big|_{\delta=0} . \tag{4.31}$$

Assim como,

$$\left\langle \sum_{i=1}^N s_i \left(b_i - \frac{1}{N} \right) \right\rangle \Big|_{\delta=0} \cong \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial b_i}{\partial \delta} \right\rangle \Big|_{\delta=0} . \tag{4.32}$$

Finalmente usando o resultado expresso em [4.27](#), obteremos

$$\langle x \rangle \Big|_{\delta=0} = \frac{1}{2} + \omega, \tag{4.33}$$

no qual,

$$\begin{aligned} \omega &= \frac{1}{\mu} \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial (b_i - d_i)}{\partial \delta} \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0} - \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial b_i}{\partial \delta} \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0} \\ &> \mu * \frac{1}{\mu} \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial b_i}{\partial \delta} \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0} - \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial b_i}{\partial \delta} \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0} = 0 \end{aligned} \quad (4.34)$$

Como ($\omega > 0$), teremos que $(\langle x \rangle)_{\delta=0} > \frac{1}{2}$, o que conclui a demonstração.

Corolário 2: Para taxa de nascimento, ou de morte, constante, ou considerando o limite de baixa mutação, a estratégia A é favorecida sobre a estratégia B, se:

$$\left\langle \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial (b_i - d_i)}{\partial \delta} \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0} > 0. \quad (4.35)$$

Demonstração: Se a taxa de nascimento ou de morte forem constante, teremos que, $b_i = \beta = d_i$, em que β é uma constante que não depende de δ . Portanto, $(\frac{\partial b_i}{\partial \delta}) = (\frac{\partial \beta}{\partial \delta}) = 0$. Então o fator do lado direito da desigualdade 4.27, que é o resultado do teorema (2), será identicamente nulo, então $\left\langle \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial (b_i - d_i)}{\partial \delta} \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0} > 0$. Por sua vez, no regime de baixa mutação, teremos que o fator $\mu \rightarrow 0$, o que também reduz o termo do lado direito da desigualdade 4.27 a zero, e com isso, o corolário (2) está provado.

O resultado expresso pelo teorema (1) é válido para qualquer intensidade de seleção, enquanto que o resultado do teorema (2) vale apenas no regime de seleção fraca. Mas, ainda não alcançamos todas as condições necessárias para obter as expressões matemáticas na forma da aptidão inclusiva. Seguramente, considerando que os indivíduos da população interagem socialmente, podemos definir a aptidão inclusiva de um indivíduo focal como: "quantidade de filhos produzida por conta própria acrescida da soma dos benefícios concedidas pelo indivíduo focal para a aptidão dos demais indivíduos, multiplicada pelo grau de parentesco entre indivíduo focal e o indivíduo receptor de tal ajuda".

A expressão da aptidão inclusiva, conforme enunciada acima, não é muito útil para comparar com os resultados dos teoremas anteriores. É necessário expressar a aptidão inclusiva de forma que fique explícito a influência dos fenótipos² dos membros da população na aptidão do próprio indivíduo. Essa formulação é menos complicada e mais

² As estratégias são A para cooperador e B para o desertor. Elas caracterizam os fenótipos da população, pois quantificam a expressão do comportamento dos indivíduos.

fácil de interpretar [55]. Para obtermos tal expressão, primeiramente é preciso conhecer a equivalência entre a aptidão inclusiva e a Aptidão Modulada por Vizinhos. Essa relação de equivalência, bem como seus requisitos formais, estão dispostos no Apêndice (B.1).

Na população, cada interação social deve envolver um único indivíduo ator e um único receptor. Esse par interagente tem diferenças marcantes, visto que o ator é caracterizado pelo seu fenótipo enquanto o receptor é caracterizado pelo seu genótipo. No contexto do nosso capítulo, o fenótipo dos indivíduos é quantificado pela sua estratégia. Inicialmente, denotaremos por \mathcal{G}_i o valor genotípico do indivíduo i e $\bar{\mathcal{G}}$ o valor genotípico médio da população. Adotaremos o indivíduo i como indivíduo focal. Com isso, as condições que delimitam sua dinâmica evolutiva representarão as condições amostrais da população (conforme foi feito na seção (3.6) do Capítulo anterior).

A aptidão na forma $w_i = 1 - d_i + b_i$ é uma medida direta da própria capacidade do indivíduo de se reproduzir. Como o termo b_i é modulado pela vizinhança, podemos classificar w_i como sendo uma aptidão modulada por vizinhos. Para estabelecermos a conexão com a aptidão inclusiva, é preciso estabelecer uma conexão entre as aptidões inclusiva e a aptidão $w_i = 1 - d_i + b_i$. O formalismo dessa conexão é um tanto quanto convoluto. Por isso, limitamo-nos a apresentar os resultados. No limite de seleção fraca e mutação baixa, a aptidão inclusiva de um indivíduo focal i adotando estratégia A , o qual terá suas grandezas identificadas pelo símbolo \bullet (nessa notação a aptidão do i -ésimo focal será $w_{\bullet}^{(i)}$ e sua estratégia será denotada por s_{\bullet}), é dada por

$$W^I = \sum_{j=1}^N \left. \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial w_j}{\partial s_{\bullet}} \right|_{\delta=0} R_{i,j}. \quad (4.36)$$

Na expressão (4.36), $R_{i,j}$ representa o coeficiente de parentesco entre o indivíduos focal i e o j . Para o sistema de reprodução assexuado, $R_{i,j}$ é definido como [56]:

$$R_{i,j} = \frac{Q_{i,j} - \bar{Q}}{Q_{i,i} - \bar{Q}}. \quad (4.37)$$

onde $Q_{i,j}$ é a probabilidade de que o indivíduo focal i e o indivíduo j sejam idênticos por descendência e \bar{Q} é a identidade por descendência média da população. Note que $Q_{i,i} = 1$, pois, logicamente, o indivíduo focal é idêntico por descendência com ele próprio. Uma vez que os fenótipos são representados pelo conjunto de estratégias $\{s_k\}$, no qual $k \in \mathbb{N} : 1 \leq k \leq N$, é viável representar a probabilidade de que o indivíduo i seja idêntico por descendência com o indivíduo j por $Q_{i,j} = \Pr(s_i = s_j)$, ou seja, $Q_{i,j}$ é o mesmo que a probabilidade dos dois indivíduos i e j compartilharem a mesma estratégia tendo ambos vindos de um mesmo ancestral comum e não sofrido mutação desde então.

Nesse mesmo limite de seleção fraca e mutação baixa, é possível mostrar que a aptidão modulada por vizinhos pode ser escrita como

$$W^{MV} = \sum_{j=1}^N \left. \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial w_{\bullet}^{(i)}}{\partial s_j} \right|_{\delta=0} R_{i,j}. \quad (4.38)$$

Segundo a teoria da aptidão inclusiva, a estratégia A é favorecida em detrimento da B se $W^I > 0$ [4,5]. Pode-se mostrar que a condição da aptidão inclusiva ser estritamente positiva é equivalente a situação $W^{MV} > 0$ (veja o apêndice (B.1)). Portanto, convém usar a equação 4.38, que permite uma conexão direta com a medida $w_i = 1 - d_i + b_i$ presente no formalismo da seleção natural padrão (veja que $w_i = w_i^{(i)}$).

4.2.2 Aditividade

Para que os resultados da seção (4.2.1) derivem a expressão da aptidão inclusiva da equação 4.38, mais suposições serão necessárias. A primeira delas é que exista aditividade entre as interações dos indivíduos.

Suposição (I): O jogo é aditivo.

Isso significa que todas as interações entre indivíduos ocorrem em pares e os efeitos de todas essas interações em pares podem ser adicionados para determinar o ganho total de um indivíduo. Portanto, ao considerar a aptidão de um indivíduo, pressupondo que ele interaja socialmente, podemos escrever que,

$$w_i = w_i \frac{\partial s_j}{\partial s_j} = \frac{\partial(w_i s_j)}{\partial s_j} - \frac{\partial w_i}{\partial s_j} s_j. \quad (4.39)$$

Ao derivar a expressão 4.39 com relação a intensidade de seleção δ , e somar sobre todos os possíveis pares de interação do indivíduo i , teremos

$$\begin{aligned} \sum_{\{j\}} \frac{\partial}{\partial \delta} w_i &= \sum_{\{j\}} \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial(w_i s_j)}{\partial s_j} - \sum_{\{j\}} \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial w_i}{\partial s_j} s_j \\ &= - \sum_{\{j\}} \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial w_i}{\partial s_j} s_j. \end{aligned} \quad (4.40)$$

Na segunda igualdade da expressão 4.40 usamos que $\sum_{\{j\}} \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial(w_i s_j)}{\partial s_j} = 0$. Esse resultado é obtido pois a soma sobre o conjunto $\{j\}$ do produto $w_i s_j$ só será diferente de zero quando ambos indivíduos compartilharem a mesma estratégia A , e nesse caso, teremos contribuição apenas de indivíduos cooperadores. Portanto, a aptidão de todos os indivíduos contribuintes para a soma será constante, com valor igual a unidade. Logo, a derivada com relação a intensidade de seleção será nula. Denotando o número total de indivíduos cooperadores no estado S por n_C , teremos que $n_C = \sum_{\{j\}} 1$, com isso o resultado 4.40 terá a forma de

$$\frac{\partial w_i}{\partial \delta} = -n_C \sum_{\{j\}} \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial w_i}{\partial s_j} s_j. \quad (4.41)$$

Com o resultado 4.41 é possível reescrever a desigualdade do corolário 2 4.35 como

$$\left\langle \sum_{i=1}^N s_i \sum_{\{j\}} \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial w_i}{\partial s_j} \Big|_{\delta=0} s_j \right\rangle_{\delta=0} = \left\langle \sum_{i=1}^N \sum_{\{j\}} \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial w_i}{\partial s_j} \Big|_{\delta=0} s_i s_j \right\rangle_{\delta=0} > 0. \quad (4.42)$$

Escolhendo um único indivíduo focal i , podemos, a partir da desigualdade [4.42](#), obter

$$\left\langle \sum_{\{j\}} \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial w_{\bullet}^{(i)}}{\partial s_j} \Big|_{\delta=0} s_i s_j \right\rangle_{\delta=0} > 0. \quad (4.43)$$

Porém, o lado esquerdo da desigualdade [4.43](#) ainda não é a expressão [4.38](#) que caracteriza a aptidão inclusiva. A desigualdade [4.43](#) é mais geral, pois ela assume que a aptidão dos indivíduos depende da estrutura das interações, que pode variar ao longo dos estados $\{S\}$. Portanto mais uma suposição deverá ser feita para alcançarmos a expressão matemática característica da aptidão inclusiva.

4.2.3 Estrutura populacional especial

A estrutura da população determina quem interage com quem. É necessário que a estrutura seja especial. Para clareza, identifiquemos essa suposição como

Suposição (II): a estrutura da população deve especial.

Por especial entende-se

IIa: a estrutura é estática ou **IIb:** se a estrutura for dinâmica, então dois indivíduos ou interagem ou não interagem e a atualização é global.

Se a suposição IIa for satisfeita, então a derivada $\frac{\partial w_{\bullet}^{(i)}}{\partial s_j}$ é independente do estado $\forall j$, e a desigualdade [4.43](#) se torna

$$\sum_{\{j\}} \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial w_{\bullet}^{(i)}}{\partial s_j} \Big|_{\delta=0} \langle s_i s_j \rangle_{\delta=0} > 0. \quad (4.44)$$

Acima temos o fator $\langle s_i s_j \rangle_{\delta=0}$ que representa a probabilidade dos indivíduos i e j serem idênticos por descendência, ou seja, $\langle s_i s_j \rangle_{\delta=0} = Q_{ij}$. Mas se retomarmos o resultado da equação [4.37](#), é possível obter que,

$$\begin{aligned} \sum_{\{j\}} \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial w_{\bullet}^{(i)}}{\partial s_j} \Big|_{\delta=0} Q_{ij} &= \sum_{\{j\}} \left\{ \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial w_{\bullet}^{(i)}}{\partial s_j} \Big|_{\delta=0} [(1 - \bar{Q})R_{i,j} - (1 - \bar{Q})] \right\} \\ &= (1 - \bar{Q}) \left\{ \sum_{\{j\}} \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial w_{\bullet}^{(i)}}{\partial s_j} \Big|_{\delta=0} R_{i,j} + \sum_{\{j\}} \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial w_{\bullet}^{(i)}}{\partial s_j} \Big|_{\delta=0} \right\} \\ &= (1 - \bar{Q}) \sum_{\{j\}} \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial w_{\bullet}^{(i)}}{\partial s_j} \Big|_{\delta=0} R_{i,j}. \end{aligned} \quad (4.45)$$

A última igualdade da expressão [4.45](#) é válida porque em um jogo aditivo $\sum_{\{j\}} \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial w_{\bullet}^{(i)}}{\partial s_j} \Big|_{\delta=0} = 0$. Essa expressão de soma dos efeitos de todos os indivíduos da população (inclusive o efeito do próprio ator) sobre o indivíduo i ator, é feita considerando que todos os indivíduos

do conjunto $\{j\}$ sejam cooperadores. Mas se todo mundo é cooperador, a aptidão de qualquer indivíduo é precisamente $w_i = 1$, e conseqüentemente, a derivada parcial de w_i em relação a δ é zero. Podemos mostrar de forma semelhante a condição imposta pela suposição IIb.

Podemos, então, mostrar a equivalência entre a expressão [4.44](#) e a expressão [4.37](#), através do resultado [4.45](#), como segue,

$$(1 - \bar{Q}) \sum_{\{j\}} \left. \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial w^{(i)}}{\partial s_j} \right|_{\delta=0} R_{i,j} > 0 \Leftrightarrow \sum_{\{j\}} \left. \frac{\partial}{\partial \delta} \frac{\partial w^{(i)}}{\partial s_j} \right|_{\delta=0} R_{i,j} > 0. \quad (4.46)$$

Por fim, mostramos que no limite de seleção fraca em conjunto com o limite de baixa mutação nossa abordagem geral, pode fornecer as expressões de cálculo da aptidão inclusiva, se as suposições (I) e (II) forem satisfeitas.

4.3 Exemplo: população em um arranjo unidimensional

A fim de exemplificar os conceitos e resultados das seções anteriores, vamos analisar um modelo unidimensional simples, mas com riqueza de detalhes, que são capazes de expor algumas limitações da regra de Hamilton. Vamos considerar uma população finita com N indivíduos, dispostos numa estrutura unidimensional. A estrutura da população é um grafo em forma de anel, pois assim é possível evitar os efeitos de borda. Nesse arranjo, cada vértice poderá ser ocupado por um único indivíduo. Se esse indivíduo adotar a estratégia A , ele será do tipo **cooperador**, que é capaz de promover o altruísmo. Se ele adotar a estratégia B , ele será do tipo **desertor**, que apenas usufrui do comportamento altruísta. Os indivíduos cooperadores pagam um custo c para que um de seus vizinhos recebam um benefício b . Note que por causa do arranjo de anel um indivíduo qualquer têm conexão direta apenas com os seus primeiros vizinhos, o vizinho da esquerda e o da direita. Já os indivíduos desertores, não distribuem benefícios, nem pagam custo, apenas usufruem dos benefícios recebidos pelos cooperadores. Por exemplo, se um desertor tiver dois cooperadores como vizinhos, então o ganho do desertor será igual a $2b$. Se um cooperador i tiver como vizinhos um cooperador e um desertor, então o ganho de i será igual a $b - 2c$, pois ele ajuda os dois vizinhos mas só recebe benefício do vizinho cooperador.

O processo regulador da dinâmica evolutiva, será o processo de **Morte-Nascimento (M-N)**: inicialmente o anel têm todos os seus vértices ocupados, seja por cooperadores, ou por desertores, e em cada passo de tempo reprodutivo um indivíduo é escolhido aleatoriamente para morrer, esvaziando seu vértice. Então os primeiros vizinhos do vértice vazio competem entre si e, com probabilidade proporcional ao ganho obtidos nas interações, preenchem o vértice vazio com seu descendente. A estrutura da população pode ser vista na Figura [9](#).

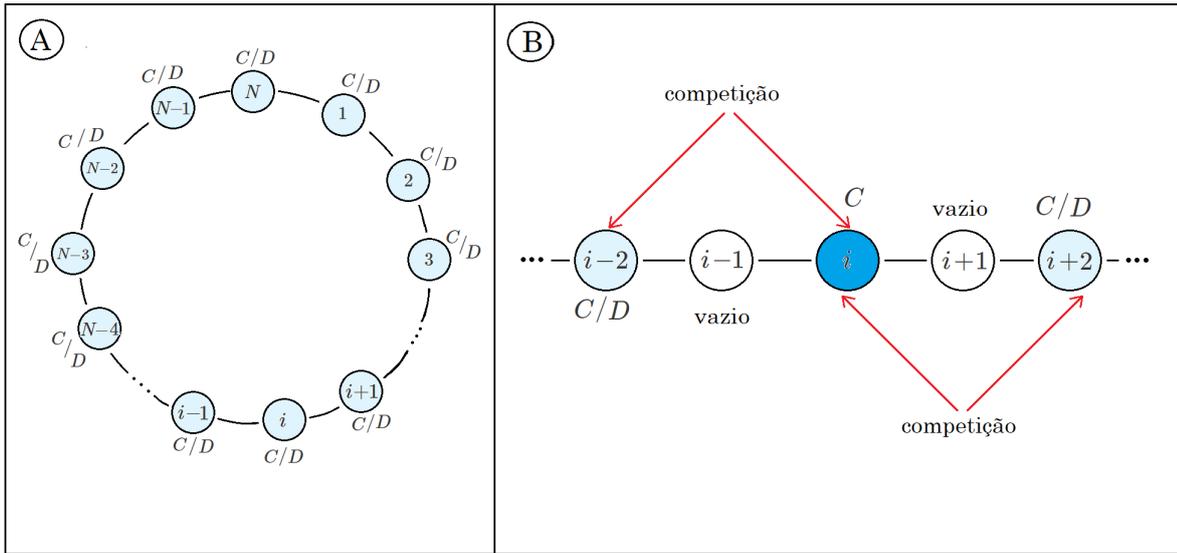


Figura 9 – Parte (A): a população está estruturada em um grafo circular, com forma de anel. Cada um dos N vértices fixos pode ser ocupado por um único indivíduo, que poderá adotar a estratégia A , ou seja, um cooperador C . De outra forma, poderá adotar a estratégia B , ou seja, um desertor D . Parte (B): para que um indivíduo i do tipo A possa reproduzir, primeiramente, é necessário que um de seus vértices vizinhos ($i - 1, i + 1$) esteja vazio. Então, inicia-se a competição do indivíduo i com seus segundos vizinhos ($i - 2, i + 2$), a vitória é determinada proporcionalmente ao ganho dos competidores, no qual o vencedor irá produzir um filho que ocupará o vértice vazio ao lado.

Como a morte ocorre aleatoriamente, qualquer vértice é equiprovável de ser escolhido para morrer. Portanto, a taxa de morte é $d_i = \frac{1}{N}, \forall i \in \{1, \dots, N\} = \mathcal{V}$. A taxa de reprodução é proporcional ao ganho, porém um indivíduo irá reproduzir apenas se um dos seus primeiros vizinhos morrer e ele ganhar a competição pela reprodução, como ilustrado na Figura 9. Cada indivíduo i poderá gerar descendentes que poderão ocupar os vértices ($i - 1$) e ($i + 1$),³ casos esses sejam desocupados pela morte de seus ocupantes. Se o vértice $i - 1$ for desocupado, então o indivíduo i irá competir com o indivíduo $i - 2$; se o vértice $i + 1$ for desocupado, então o indivíduo i irá competir com o indivíduo $i + 2$. Portanto, a taxa de natalidade do indivíduo i será

$$b_i = \frac{1}{N} \left(\frac{g_i}{g_i + g_{i-2}} + \frac{g_i}{g_i + g_{i+2}} \right). \quad (4.47)$$

no qual $g_i = 1 + \delta G_i$, G_i é o ganho obtido pelo indivíduo i na interação com seus dois vizinhos e δ é a intensidade de seleção. Retomando a notação $s_i = 1$ se i for cooperador e $s_i = 0$ se i for desertor, tem-se

$$g_i = 1 + \delta(-2cs_i + bs_{i-1} + bs_{i+1}). \quad (4.48)$$

³ Como a rede é um anel, os vizinhos dos vértice 1 são os vértices N e 2 e os do vértice N são os $N - 1$ e 1.

Se $\delta = 0$, a seleção é neutra. Se $\delta = 1$, então o ganho obtido nas interações determina totalmente a seleção. Note que a equação 4.48 cobre todas as situações possíveis para o indivíduo do vértice i e seus vizinhos, pois, se o indivíduo do sítio i for um cooperador $s_i = 1$ então ele pagará um custo $-c$ para cada vizinho, ou seja, um total de $-2c$ para proporcionar um benefício b a cada um dos dois vizinhos. Mas, se o indivíduo i for desertor ele não terá custo algum, pois, $s_i = 0$. Quanto aos vizinhos, se ambos forem cooperadores, $s_{i-1} = 1 = s_{i+1}$, e portando o indivíduo i receberá benefício $2b$. Se apenas um for cooperador, $s_{i-1} = 0$ ou $s_{i+1} = 0$, de forma que o ganho para o indivíduo i será b . Por fim, se ambos os vizinhos forem desertores o indivíduo i não terá ganho algum, pois, $s_{i-1} = 0 = s_{i+1}$.

De posse das equações 4.47 e 4.48, podemos escrever a aptidão do indivíduo i , $w_i = 1 + b_i - d_i$ no limite de seleção fraca fazendo uma expansão em série de Taylor em torno de $\delta = 0$:

$$w_i \cong 1 + \frac{\delta}{4N} \{-4cs_i - bs_{i-3} + 2cs_{i-2} + bs_{i-1} + bs_{i+1} + 2cs_{i+2} - bs_{i+3}\}. \quad (4.49)$$

Uma vez que

$$\left\langle \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial (b_i - d_i)}{\partial \delta} \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0} = \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial (b_i - d_i + 1)}{\partial \delta} \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0} = \left\langle \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial (w_i)}{\partial \delta} \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0}$$

a desigualdade 4.35 pode ser reescrita como

$$\left\langle \sum_{i=1}^N s_i \frac{\partial w_i}{\partial \delta} \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0} > 0. \quad (4.50)$$

Como

$$\frac{\partial w_i}{\partial \delta} \Big|_{\delta=0} = \frac{1}{4N} \{-4cs_i - bs_{i-3} + 2cs_{i-2} + bs_{i-1} + bs_{i+1} + 2cs_{i+2} - bs_{i+3}\}$$

teremos que

$$\left\langle \sum_{i=1}^N s_i \{-4cs_i - bs_{i-3} + 2cs_{i-2} + bs_{i-1} + bs_{i+1} + 2cs_{i+2} - bs_{i+3}\} \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0} > 0 \quad (4.51)$$

e, então,

$$\begin{aligned} & -4c \left\langle \sum_{i=1}^N s_i^2 \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0} - b \left\langle \sum_{i=1}^N s_i s_{i-3} \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0} + 2c \left\langle \sum_{i=1}^N s_i s_{i-2} \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0} + b \left\langle \sum_{i=1}^N s_i s_{i-1} \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0} + \\ & -b \left\langle \sum_{i=1}^N s_i s_{i+3} \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0} + 2c \left\langle \sum_{i=1}^N s_i s_{i+2} \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0} + b \left\langle \sum_{i=1}^N s_i s_{i+1} \right\rangle_{\delta=0} \Big|_{\delta=0} > 0. \quad (4.52) \end{aligned}$$

As médias que compõem a desigualdade 4.52 são feitas sobre a condição de neutralidade, ou seja, quando a intensidade de seleção δ é zero. Nesse cenário, esperamos que

o número médio de cooperadores seja igual ao de desertores, até porque, quando $\delta = 0$, a aptidão de ambos os tipos são iguais. Como a função das estratégias s_i é 1 quando a estratégia adotada for A , mas é zero caso contrário, tem-se que a mesma propriedade valerá para $(s_i)^2$. Portanto, esperamos que a média de $(s_i)^2$ será justamente o número esperado de cooperadores na neutralidade, ou seja, $\langle \sum_{i=1}^N s_i^2 \rangle \Big|_{\delta=0} = \frac{N}{2}$. Por sua vez, os termos com produto de funções de estratégias para índices diferentes, $(s_i s_j)$ com $j \neq i$, só serão diferentes de zero quando ambos os indivíduos i e j forem cooperadores, ou seja, quando ambos adotarem a estratégia A . Portanto, se $\Pr(s_i = s_j)$ representar a probabilidade de que ambos os indivíduos i e j adotem a mesma estratégia, A , podemos reescrever a média do produto $(s_i s_j)$, na neutralidade, como $\langle \sum_{i=1}^N s_i s_j \rangle \Big|_{\delta=0} = \frac{N}{2} \Pr(s_i = s_j)$. Portanto, a desigualdade expressa em (4.52), após a simplificação dos fatores $\frac{N}{2}$, se reduz em

$$\begin{aligned} & b\Pr(s_i = s_{i+1}) - b\Pr(s_i = s_{i-3}) - b\Pr(s_i = s_{i+3}) - 4c + \\ & + b\Pr(s_i = s_{i-1}) + 2c\Pr(s_i = s_{i-2}) + 2c\Pr(s_i = s_{i+2}) > 0. \end{aligned} \quad (4.53)$$

Até o momento, todos os nossos resultados são válidos para qualquer intensidade de mutação, ou seja, para qualquer valor de μ . Mas, como o objetivo é comparar as abordagens de seleção padrão com a abordagem de aptidão inclusiva, é necessário impor o limite de baixa mutação, isto é, $\mu \rightarrow 0$. Nesse caso, a probabilidade de dois indivíduos i e j compartilharem a mesma estratégia na distribuição estacionária é o mesmo que a probabilidade dos indivíduos i e j serem idênticos por descendência, ou seja, $\Pr(s_i = s_j) = Q_{ij}$, em que a probabilidade Q_{ij} representa a probabilidade de que dois indivíduos i e j sejam descendentes de um mesmo ancestral comum e que não tenham mudado de estratégia desde então. Portanto, no limite de baixa mutação, podemos trocar $\Pr(s_i = s_j)$ por $R_{i,j}$. Assim, a desigualdade (4.53) pode ser reescrita como

$$bR_{i,i+1} - bR_{i,i-3} - bR_{i,i+3} - 4c + bR_{i,i-1} + 2cR_{i,i-2} + 2cR_{i,i+2} > 0, \quad (4.54)$$

ou seja,

$$\frac{b}{c} > \frac{4 - 2R_{i,i-2} - 2R_{i,i+2}}{R_{i,i+1} - R_{i,i-3} - R_{i,i+3} + R_{i,i-1}}. \quad (4.55)$$

Portanto, com o uso das técnicas de seleção natural padrão, temos a condição necessária para que os indivíduos cooperadores, ou altruístas, sejam favorecidos.

Por último, será aplicada a abordagem da aptidão inclusiva a fim de comparar os resultados de ambas as abordagens (seleção padrão/ aptidão inclusiva). Pela teoria de aptidão inclusiva, a condição para que o comportamento altruísta se espalhe na população é $W_i^I > 0$. A aptidão inclusiva é dada pela equação (4.38), a qual reescrevemos aqui:

$$W_i^I = \sum_{j=1}^N \left[\frac{\partial}{\partial \delta} \left(\frac{\partial w^{(i)}}{\partial s_j} \right) \right] \Big|_{\delta=0} R_{ij} > 0. \quad (4.56)$$

Como $w_{\bullet}^{(i)} = w_i$, podemos usar a equação 4.49 para efetuar as derivadas parciais da desigualdade 4.56. Como a soma sobre o índice j percorre todos os indivíduos do anel, podemos simplificar a soma vendo que as derivadas parciais só serão diferentes de zero para os indivíduos dos índices $(i-3, i-2, i-1, i, i+1, i+2, i+3)$:

$$\begin{aligned} \sum_{j=1}^N \left[\frac{\partial}{\partial \delta} \left(\frac{\partial w_{\bullet}^{(i)}}{\partial s_j} \right) \right] \Big|_{\delta=0} R_{i,j} = & -\frac{c}{N} \Big|_{\delta=0} R_{i,i} - \frac{b}{4N} \Big|_{\delta=0} R_{i,i-3} + \frac{c}{2N} \Big|_{\delta=0} R_{i,i-2} + \\ & + \frac{b}{4N} \Big|_{\delta=0} R_{i,i-1} + \frac{b}{4N} \Big|_{\delta=0} R_{i,i+1} + \frac{c}{2N} \Big|_{\delta=0} R_{i,i+2} - \frac{b}{4N} \Big|_{\delta=0} R_{i,i+3} > 0. \end{aligned} \quad (4.57)$$

Multiplicando ambos os lados da desigualdade 4.57 por $\frac{N}{4}$, podemos escrever a razão benefício-custo como

$$\frac{b}{c} > \frac{4 - 2R_{i,i-2} - 2R_{i,i+2}}{R_{i,i+1} - R_{i,i-3} - R_{i,i+3} + R_{i,i-1}},$$

que é o mesmo resultado alcançado pela abordagem da seleção natural nos limites de baixa seleção e baixa mutação. Portanto, no domínio de validade da aptidão inclusiva ambas abordagens alcançam os mesmos resultados.

4.4 A regra de Hamilton vale sempre?

O exemplo discutido na seção anterior não satisfaz a regra de Hamilton, pois o lado esquerdo da desigualdade 4.55 não é da forma $[\sum_{j,j \neq i} R_{i,j}]^{-1}$, como seria esperado pelo resultado da equação 3.37 do capítulo anterior. Nesse exemplo obtemos como condição uma desigualdade que envolve uma função quociente entre os graus de parentesco dos primeiros, segundos e terceiros vizinhos apenas. Essa situação em que a fração benefício-custo não conduz a desigualdade da regra de Hamilton não é um caso particular do grafo de ciclo. O que acontece em geral é que são poucos e simples os modelos em que o resultado da fração-benefício custo conduz a regra de Hamilton 52. Para os modelos gerais de população estruturada no limite de seleção fraca, a fração benefício-custo fornece uma condição da forma

$$b \times (\text{"alguma coisa"}) > c. \quad (4.58)$$

Porém, uma condição da forma expressa acima 4.58 não é uma regra de Hamilton, pois nem sempre "alguma coisa" é a soma dos graus de parentesco. Aliás, nem necessariamente pode ser interpretada como tal. As condições da forma 4.58 somente podem ser obtidas em estruturas espaciais simples no regime de seleção e mutação fraca 52, 57. Pois, nesse regime, é possível obter condições lineares entre os ganhos dos indivíduos. Porém, estruturas espaciais, mesmo simples, que não estejam no regime de seleção fraca, levam a condições não lineares para os ganhos dos indivíduos, de forma que, uma condição da forma 4.58 não é possível 52.

Na tentativa de recuperar o poder sintético da regra de Hamilton, alguns teóricos de aptidão inclusiva tentam contornar o problema da não linearidade de duas formas. Uma é reinterpretar a desigualdade [4.58](#) como sendo $B(R)R > C(R)$, em que R é a soma dos graus de parentesco entre o indivíduo focal e os demais membros da população, assim como a regra de Hamilton usual. Já $B(R)$ e $C(R)$ são respectivamente o benefício efetivo e o custo efetivo, que agora dependem dos graus de parentesco dos integrantes da população. Entretanto, esses custos e benefícios efetivos são confusos e difíceis de se interpretar [52](#). A outra forma é redefinir a regra de Hamilton não mais como $bR > C$, mas sim como $W_i^I > 0$ [58](#), ou seja, para que o altruísmo possa ser promovido na população é necessário que a aptidão inclusiva seja estritamente positiva. Porém, essa mudança não é somente uma questão de reinterpretação dos custos e benefícios, mas sim uma redefinição da regra de Hamilton original. Não somente para manter coerência histórica, mas também para evitar confusões, será convencionado que a regra de Hamilton é a tradicional desigualdade $bR > c$ e o nosso objetivo é abordar as limitações da sua forma usual.

Um outro problema é o uso recorrente da medida de parentesco nas teorias sobre a evolução dos comportamentos sociais [9](#), em particular para as conclusões baseadas em seleção de parentesco, a medida de parentesco é indispensável [3,5](#). Entretanto, o uso da medida de parentesco deve ser feito com cautela, pois como mostrado no exemplo a seguir, considerar uma medida de parentesco sem explicitar o modelo de população estruturada subjacente pode levar a conclusões enganosas.

Considere três populações. A primeira população, denominada "população 1" será bem misturada, ou seja, dois indivíduos quaisquer, independente do tipo, são igualmente prováveis de interagirem. As outras duas populações, "população 2" e "população 3", são ambas estruturadas em um arranjo unidimensional, assim como o arranjo discutido na seção [\(4.3\)](#). A população 2 será regulada pelo processo de **Nascimento-Morte (N-M)**: em cada passo um indivíduo reproduz-se com probabilidade proporcional ao seu ganho e o descendente substitui aleatoriamente um dos dois vizinhos do pai. A população 3 será regulada pelo processo de **Morte -Nascimento(M-N)**: indivíduos morrem aleatoriamente, os seus vizinhos competem proporcionalmente ao seu ganho pela reprodução e o vencedor irá produzir um descendente para substituir a posição vizinha vazia. Suponha que os coeficientes de parentesco nas três populações sejam obtidos de forma experimental, mas nenhuma outra informação sobre a dinâmica evolutiva é conhecida. De posse das medidas dos graus de parentesco, os empiristas, baseados em seleção de parentesco, vão concluir que não há como o comportamento altruísta evoluir na população 1, pois a medida do parentesco médio entre dois indivíduos interagentes é baixa. Mas, para as populações 2 e 3, os empiristas vão concluir que é possível o comportamento altruísta expandir, sendo favorecido sobre o comportamento não altruísta, pois, ambos sistemas de regulação (N-M) e (M-N) [59](#) fornecem exatamente as mesmas medidas de alto parentesco relativo, conforme ilustrado na Figura [10](#). Porém, as conclusões para as populações 2 e 3 estão incorretas.

Apesar do processo (M-N) da população 3 favorecer a evolução da cooperação, como visto inclusive na seção (4.3), a população 2 cujo processo é (N-M) não favorece a evolução da cooperação. Mais especificamente, para populações de tamanho grande, a cooperação é favorecida no processo (M-N) se $b/2 - c > 0$ e, no processo (N-M) se $c < 0$. Como, por definição, temos $b > 0$ e $c > 0$, é impossível que a cooperação seja favorecida no processo (N-M) [59,60]. Consequentemente, a medida empírica dos graus de parentesco, sem o conhecimento da dinâmica evolutiva subjacente, pode levar a conclusões enganosas. Detalhes desses resultados podem ser vistos na Figura 10.

4.5 Seleção natural, seleção de parentesco e a regra de Hamilton

O debate em torno da seleção de parentesco é bastante extenso. O artigo “The Evolution of Eusociality”, escrito por Martin A. Nowak, Corina E. Tarnita e Edward O. Wilson e publicado na revista Nature em 2010 deu origem a uma série de réplicas contestando as afirmativas do artigo, as quais foram firmemente rebatidas por Martin Nowak e seus colegas [11].

No artigo “The Evolution of Eusociality”, os autores definem o que eles chamam de “abordagem da seleção natural”. Essa abordagem consiste matematicamente em uma dinâmica evolutiva estocástica (com mutação e seleção), na qual os indivíduos adotam estratégias A ou B (duas estratégias por simplicidade). Os indivíduos obtêm o ganho interagindo entre si e esse ganho determina o sucesso reprodutivo do indivíduo. Nessa abordagem padrão, a aptidão reprodutiva considera todos os efeitos que o comportamento do indivíduo gera em si mesmo e todos os efeitos recebidos pelo indivíduo nas suas interações. É uma abordagem baseada na medida direta de aptidão. Em outras palavras, quando um indivíduo interage socialmente, a abordagem da seleção natural atribui uma medida de sucesso reprodutivo ao indivíduo em termos do número de descendentes que ele gerará na próxima geração.

A teoria da aptidão inclusiva decompõe a aptidão reprodutiva em componentes diretas e indiretas. Ao fazê-lo, assume-se algumas hipóteses, como a de que a aptidão pode ser dividida em componentes aditivas causadas por ações individuais. Em alguns casos, a partir da aptidão inclusiva, pode-se chegar a desigualdades como a regra de Hamilton, $r > c/b$. Essa regra, quando r possui o significado de parentesco, diz que quanto maior o parentesco, maior é o grau de altruísmo que pode ser sustentado (custos altos e benefícios baixos). Assim, o mecanismo de seleção de parentesco seria o responsável pela sustentação do altruísmo. De qualquer forma, tal mecanismo se assenta em mecanismos subjacentes, como o reconhecimento de parentes ou dispersão limitada de descendentes [61].

A seleção de parentesco possui interpretação de forte apelo intuitivo. Se é o gene o grande interessado na sua própria replicação, então não importa se o gene determina um

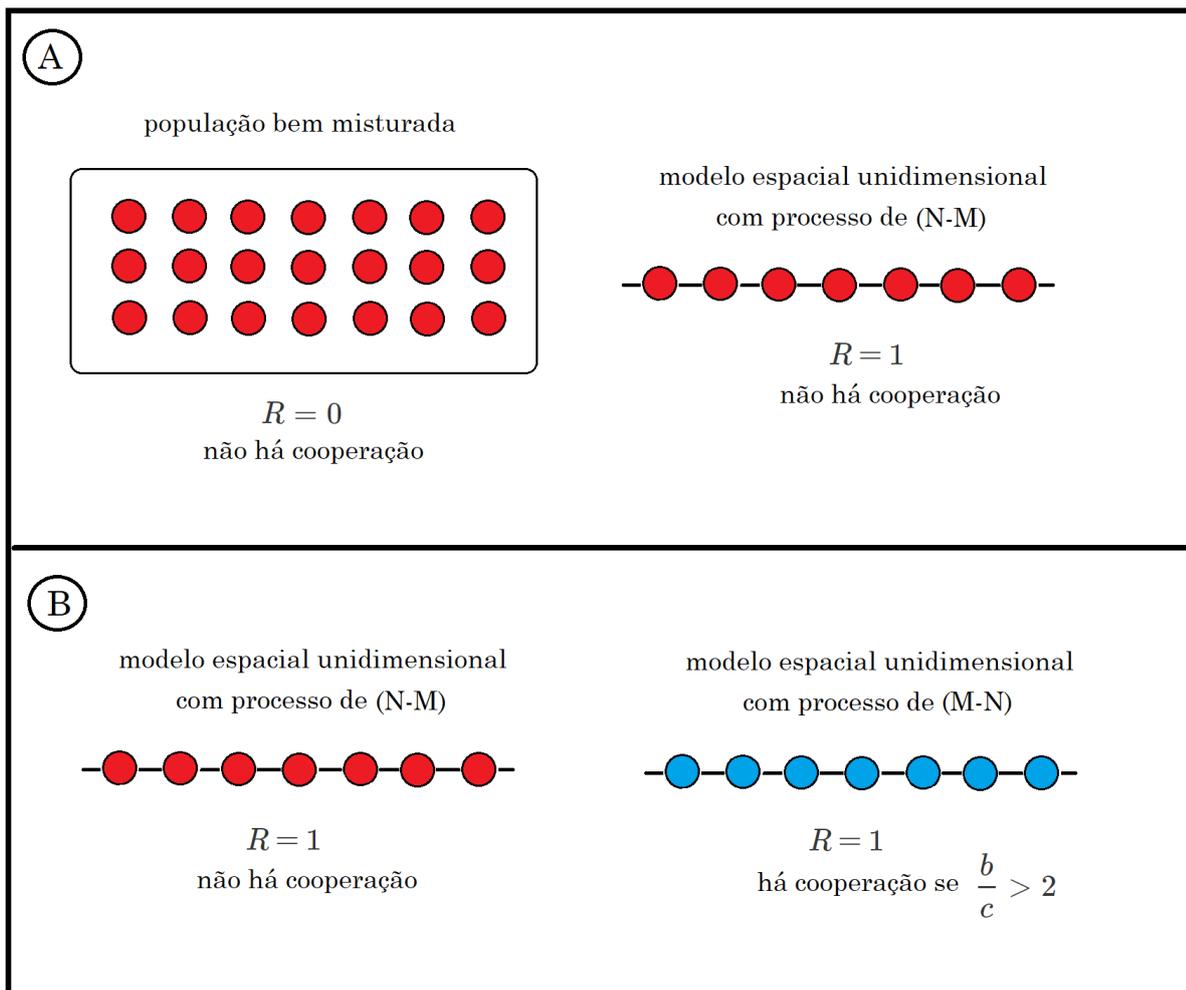


Figura 10 – A medida isolada de parentesco não é capaz de concluir se uma população pode suportar a evolução da cooperação. (A) Uma população bem misturada tem a medida mínima de parentesco médio entre dois indivíduos interagentes $R = 0$, enquanto que uma população estruturada espacialmente num arranjo unidimensional com processo de nascimento-morte (N-M) pode ter o máximo valor fator parentesco médio $R = 1$. Entretanto, nenhuma das duas populações consegue promover a evolução da cooperação. (B) Ao comparar duas populações distintas estruturadas no mesmo arranjo unidimensional, é possível obter conclusões diferentes mesmo que a medida de parentesco médio seja igualmente alta $R = 1$. Pois, a população sujeita ao processo de nascimento-morte (N-M) não pode promover a evolução da cooperação, mas, a população condicionada ao processo de morte-nascimento (M-N) pode, desde que $\frac{b}{c} > 2$. Perceba também o contraste entre as conclusões e as respectivas medidas de parentesco médio comparadas. Na parte (A) para duas populações distintas temos dois extremos na medida de parentesco médio $R = 0$ e $R = 1$, porém, não há evolução da cooperação. Por sua vez, na parte (B) para populações distintas temos a mesma medida de parentesco médio $R = 1$, mas só uma das duas pode promover a cooperação.

aumento na taxa de reprodução do próprio organismo ou de outros organismos portadores do mesmo gene. Desde que o gene altruísta esteja ajudando um outro gene altruísta, o resultado final poderá ser a seleção dos organismos portadores do gene altruísta⁴. No entanto, a formalização matemática dessa teoria se dá através da aptidão inclusiva e é comumente apresentada como de validade totalmente geral. Porém, conforme discutido nas sessões anteriores, a validade da teoria da aptidão inclusiva não é tão geral assim. Se, dentro do limite de validade da teoria de aptidão inclusiva, os mesmos resultados podem ser obtidos através da abordagem padrão da seleção natural, é possível inferir a abordagem padrão uma maior generalização.

É importante lembrar que, mesmo no regime de validade dos cálculos da aptidão inclusiva, nem sempre é possível obter a regra de Hamilton. Isso pode ser visto claramente na seção (4.3). Portanto, é necessário cuidado ao aplicar a regra, pois o seu domínio de validade é ainda mais restritivo que os limites da aptidão inclusiva. Como a Seleção de Parentesco muito se baseia nas conclusões da regra de Hamilton [11], não podemos dizer que sempre essa forma de seleção estará amparada pelos cálculos advindos da aptidão inclusiva.

A análise feita nesse capítulo permite enfatizar os seguintes pontos:

- **Aptidão inclusiva têm muitas limitações.** Para adentrar no regime de validade das expressões que caracterizam a aptidão inclusiva, são necessárias suposições como: limite de baixa seleção e baixa mutação, aditividade e supor condições de estrutura populacional especiais e simplistas [5, 37, 52]. Porém, nenhuma dessas suposições são requisitadas para a abordagem padrão de seleção natural. E no domínio de validade dos cálculos da aptidão inclusiva, é possível obter os mesmos resultados com a abordagem de população estruturada sujeita a seleção natural padrão.
- **Aptidão inclusiva é frequentemente definida de forma errada.** A aptidão inclusiva não é a soma dos filhos de um indivíduo com os filhos de seus parentes. Ela apenas contabiliza os filhos que um indivíduo obtém por conta própria, por suas próprias ações, não como resultado da ajuda dos outros. Por exemplo, minha aptidão inclusiva seria corretamente definida como: (*"os filhos que eu produzir por minhas próprias ações, e não pela ajuda que recebi de meus parentes"*) + $\sum_{\{j\}} R_j \times$ (*"filhos que o j -ésimo parente produziu com a minha ajuda"*). Essa definição causa confusões significativas na prática, por isso, é necessário ter segurança de seu conceito, para não utilizá-lo erroneamente [37, 52].

⁴ É curioso que essa abordagem receba o nome de "gene egoísta". Como o resultado final é a replicação de si próprio, o gene é "chamado" de egoísta. O altruísmo se dá no nível em que a seleção atua, que é o nível do organismo.

- **A regra de Hamilton nem sempre vale.** Para o limite de seleção fraca, frequentemente é obtido como condição para que o comportamento altruísta aumente, sobressaindo-se sobre o comportamento desertor, desigualdades em que a fração benefício-custo é maior do que uma função dos graus de parentesco, tipicamente, $\frac{b}{c} > f(R)$. Mas, esse resultado não é consequência da aptidão inclusiva, ele é obtido porque o limite de seleção fraca fornece condições lineares para os ganhos dos indivíduos [57, 62]. Nem sempre a função $f(R)$, obtida pela condição do altruísmo se ampliar na população, é a soma dos graus de parentesco, mesmo se análise for feita na situação especial em que a aptidão inclusiva possa ser formulada [52].
- **A medida de parentesco sem um modelo de dinâmica de populações adjacente é inconclusiva.** Mesmo que a medida de parentesco na prática fornece informações úteis sobre a estrutura da população, ela não pode prover uma informação imediata sobre a evolução do altruísmo. A medida de parentesco deve ser interpretada no contexto de um modelo de dinâmica evolutiva, pois, de outra forma pode levar a conclusões enganosas [52].
- **Seleção de parentesco não é Seleção de Grupos.** A seleção de parentesco se baseia na regra de Hamilton para aferir conclusões sobre a evolução do comportamento social [3]. Já a seleção de Grupos se baseia em modelos de competição tanto entre indivíduos quanto entre os grupos de indivíduos [52]. Enquanto que a seleção de parentesco carece de mais suposições do que a aptidão inclusiva, a Seleção de Grupos pode ser formulada para qualquer intensidade de seleção [52].

5 Eussocialidade: um dos mais altos níveis de organização social

Sabe-se que poucas vezes na história evolutiva os animais alcançaram tamanha sociabilidade como nos animais eussociais [15]. No entanto, dada a diversidade de interações sociais é possível classificar os animais em níveis crescentes da forma como se organizam socialmente, começando com os indivíduos solitários, caracterizados por praticamente nenhuma interação social com outros indivíduos, chegando até o nível de maior organização social, ao qual pertencem os animais eussociais. Os animais eussociais compõem redes de interações através de funções laborais específicas e interdependentes, compondo sociedades hierárquicas sustentadas por castas altruístas e por vezes estéril. Portanto, antes de discutir o problema evolutivo da origem da eussocialidade, vamos, nesse capítulo, discutir os critérios que definem a eussocialidade e apresentar alguns exemplos de animais eussociais.

5.1 A definição de eussocialidade

As espécies eussociais compõe sociedades numerosas. Tais sociedades são arquitetadas através da mão-de-obra operária altamente organizada. Parte dessa organização provém das formas de comunicação sensorial, que auxilia na execução de tarefas pelo reconhecimento e transmissão de informação [15]. É necessário reconhecer que a eussocialidade alcançou níveis de interações entre seus indivíduos que, em escala global, compõe as características típicas do fenômeno de emergência. As distintas funções e características morfológicas que os integrantes da colônia possuem são específicas e interdependentes e, ao mesmo tempo, uma pequena porção desses indivíduos exercem a reprodução. Esse comportamento é similar ao das células do corpo humano, se imaginarmos o corpo humano como uma grande colônia de células. Somente as células germinativas (espermatozoide e óvulo) geram um novo indivíduo, ao passo que as células somáticas (demais células) sacrificam-se ao contribuir exclusivamente para a manutenção do corpo. Nessa visão, a colônia de animais comporta-se como um superorganismo.

Para distinguir os animais eussociais dos demais, é necessário estabelecer critérios de organização social e comportamental que os separe dos demais animais sociais. Critérios capazes, inclusive, de abrigar espécies de clados distintos. Entretanto, estabelecer tais critérios não é tarefa fácil, já que os animais eussociais estão distribuídos de forma ímpar no reino animal. Ademais, são milhares de espécies que apresentam esse comportamento comum [63]. É possível ver evidenciado a diversidade das espécies eussociais, na tabela (2), que apresenta uma síntese de todas as espécies atualmente consideradas eussociais e

outras com fortes indícios.

Filo	Subfilo	Classe	Ordem	Família	Detalhes
Artrópodes		Insecta	Isoptera		(Cupins) - todos são eussociais, com formas avançadas de eussocialidade. Aproximadamente 3000 espécies.
			Hemiptera		(Pulgões) - aproximadamente 50 espécies são eussociais.
			Thysanoptera		(Tripes) - aproximadamente 6 espécies são eussociais.
			Hymenoptera		(Abelhas) - uma faixa entre 300 até 400 espécies são eusociais. (Formigas) - a menos de possivelmente o pequeno grupo da subfamília <i>Poneriae</i> todas as demais são eussociais, aproximadamente 14 mil espécies. (Vespas) - aproximadamente 900 espécies são eusociais.
	Crustacea		Coleoptera		(Bessouros) - apenas uma única espécie é eussocial, <i>Austroplatypus incompertus</i> .
					(Camarão-de-estalo) - aproximadamente 7 espécies são eusociais, todas do gênero <i>Synalpheus</i> .
Cordados		Mammalia		Bathyergidae	(Ratos-toupeira) - apenas 2 espécies são eusociais: o rato-toupeira-pelado <i>Heterocephalus glaber</i> e o rato-toupeira da Damaralândia <i>Cryptomys damarensis</i> .

Tabela 2 – Uma síntese de todas espécies dos seres vivos consideradas eussociais atualmente [64].

5.1.1 História

Para que seja entendido o conceito de eussocialidade, percorrer o desenvolvimento histórico das idéias é bastante instrutivo. O termo eussocial, que têm etimologia no radical grego "eu" que quer dizer "bem" e no radical social: eus+social = "bem social", foi cunhado pela entomologista estadunidense Suzanne Batra em 1966 [65]. Batra estudava abelhas, em

especial as abelhas da família Halictidae, que abriga cerca de 2400 espécies, distribuídas amplamente pelo mundo [66].

Inicialmente, Batra usou a palavra eussocial para se referir à classificação do comportamento de nidificação¹ das espécies da família Halictidae. Logo, perceber-se que o comportamento cooperativo era importante nessas espécies, com a divisão do trabalho criando funções específicas, tais como forrageamento, construção de células na colônia, ovoposição e outras. Consequentemente, Batra analisou como a divisão das tarefas estava relacionada com o desempenho dos membros, pois a divisão de tarefas coloca indivíduos exercendo atividades próprias que afetam diretamente a função dos outros [65, 67].

Batra empregou a palavra eussocial para se referir ao comportamento das abelhas na qual o genitor fundador do ninho sobrevive para cooperar com o grupo de filhas maduras, havendo nessa socialização divisão do trabalho [65].

Embora, no princípio, a palavra eussocial refiria-se apenas à organização social de um grupo específico de abelhas, em 1969 o entomólogo estadunidense Charles D. Michener ampliou ainda mais esse conceito (este que foi o orientador de doutorado de Suzane Batra [68]). Michener analisou um grupo ainda maior dos Hymenoptera, os Apoidea² [69]. Além disso, ele procurou comparar o comportamento social das abelhas com os graus de socialidade dos outros animais, buscando encontrar os principais estágios pelos quais as colônias de abelhas deveriam passar. Portanto, segundo Michener, a eussocialidade, que seria o maior grau de sociabilidade que uma espécie de abelha poderia alcançar, teria três características capazes de a distinguir dos demais níveis de organização social [70]:

1. Presença de castas³ e divisão do trabalho;
2. Colônias com 2 gerações de adultos (matrifiliais⁴)/(Mãe e filhos adultos);
3. Trabalho cooperativo das abelhas nas células⁵ da colônia.

Embora a caracterização feita por Michener possa ter comparado os comportamentos sociais entre animais, ele estabeleceu critérios específicos para abelhas. A responsabilidade por estabelecer os critérios gerais para a eussocialidade recai sobre Edward O. Wilson [10].

E. O. Wilson é um biólogo⁶ que trabalhou principalmente no estudo da ecologia e do comportamento das formigas [63]. Em 1971, ele comparou a organização social entre formigas, abelhas, vespas (Hymenoptera) e cupins (Isoptera). À época, era sabido que essas espécies exibiam um comportamento social bastante saliente.

¹ Nidificação é a ação de construção de ninhos.

² Apoidea denomina-se uma superfamília.

³ Grupo com diferenças principalmente: fisiológicas e comportamentais.

⁴ Coexistência da mãe com as filhas.

⁵ Repartições próprias das colônias de abelhas.

⁶ Entomologista, etologista e também teórico da evolução.

Wilson estabeleceu três critérios, que sintetizam o comportamento eussocial. Esses critérios, conhecidos como "critérios de Wilson", são [10]:

1. Há divisão reprodutiva do trabalho, podendo apresentar casta estéril ou não;
2. Sobreposição de gerações, de pelo menos duas gerações distintas, capazes de contribuir com as atividades laborais da colônia;
3. Indivíduos da mesma espécie cooperam nos cuidados para com os jovens.

A sobreposição de gerações é um fenômeno onde gerações de filhos produzidos em períodos distintos coexistem e convivem no mesmo ambiente dos pais. No caso das abelhas, quer dizer que as operárias, filhas da rainha, com faixas etárias diferentes, irão conviver juntas [71]. A faixa etária inclusive é um dos critérios que pode separar as funções, especificando tarefas na colônia [72].

O próprio Wilson, a princípio, acreditava que somente os invertebrados exibiriam esse tipo de comportamento, tipicamente os insetos. Entretanto, isso não se confirmou, pois anos depois os vertebrados também foram integrados ao grupo dos animais eussociais [73].

Com os critérios de Wilson estabelecidos, a partir da década de 1970, várias espécies de Ordens e até de Filos diferentes foram descritas como eussociais. Por exemplo, em 1981, temos o primeiro animal vertebrado a ser considerado eussocial, o rato-toupeira-pelado⁷ [73]. Também, entre o final da década de 1980 e o começo dos anos 90, vários outros insetos, como os tripses e os pulgões, tiveram o seu comportamento eussocial comprovado [74-76].

5.1.2 Critérios

A partir da década de 1970 um contingente de diversas espécies foram classificadas como eussociais, possibilitando que algumas características sobre a própria evolução do comportamento eussocial começassem a ser analisadas com maior capacidade amostral [26]. Entretanto, no começo da década 1990, os critérios de Wilson foram questionados. Então, para que um maior entendimento sobre os critérios da eussocialidade possa ser alcançado, é necessário analisar as críticas e sinalizar os conceitos que precisam ser formalizados com maior segurança.

Tendo em mente que a definição de um animal eussocial precisa ser mais explícita e precisa possível, Crespi e Yanega propuseram em 1994 uma revisão dos conceitos dos graus de socialização [26]. Segundo essa revisão, o problema mais sério com a definição de Wilson

⁷ O rato-toupeira-pelado é um mamífero que vive em colônias sociais, nos desertos do Quênia, com organização social típica dos insetos eussociais.

é a frase: "Divisão reprodutiva do trabalho", pois essa frase admite várias interpretações⁸ diferentes mas igualmente razoáveis, inclusive como será exemplificado, permitindo que sistemas sociais sem a hierarquia característica dos eussociais sejam tidos como sinônimos dos tais, o que não é verdade.

Por exemplo, de acordo com alguns critérios, todas as espécies de formigas e algumas (ou todas) espécies de vespas Stenogastrinae são eussociais [77]. Porém, muitas formigas Poneriae não têm rainha, nem uma hierarquia de dominância entre seus membros, como é o caso da da formiga *Pristomyrmes pungens* [78-80]. Logo, se uma organização social com essas características for sinônimo de um animal eussocial, também seriam alguns vertebrados sociais sem hierarquia definida. De forma semelhante, muitas vespas Stenogastrine exibem comportamento cooperativo com os jovens do grupo apenas como um estágio ontogenético temporário e, portanto, assemelham-se às aves e aos mamíferos que ajudam os pais no ninho durante algum período de tempo [81]. Em outras palavras, a caracterização de Wilson permitiu que vários animais fossem considerados eussociais por alguns autores e não eussociais por outros.

Para remover a imprecisão dos critérios de Wilson, é preciso recorrer a uma definição de animal eussocial que tenha dois atributos. O primeiro é que seja precisa, evitando interpretação ambígua. O segundo é que seja capaz de categorizar tais sociedades através de parâmetros significativos [26]. Consequentemente, Crespi e Yanega propuseram dois critérios para a eussociedade:

1. Presença de cuidado aloparental e
2. Presença de castas.

Primeiramente, perceba que, diferentemente dos critérios anteriores, não há preocupação com o critério de sobreposição de gerações. Ainda assim, nesses critérios estão subentendidos três conceitos-chaves, que são, inclusive, redefinidos por esses mesmos autores. Esses conceitos são: cuidado aloparental, totipotência e casta.

O **cuidado aloparental** é o cuidado prestado por um indivíduo para alimentar e, ou, defender os filhos que não de sua descendência direta. Desprezando, é claro, os cuidados prestados às paternidades e maternidades equivocadas (indivíduos que não partilham ancestralidade direta em comum com quem presta a assistência social), assim como os cuidados acidentais induzidos por efeitos de outros comportamentos⁹.

⁸ A começar, o próprio conceito de reprodução pode ser medido num dado tempo, ou sobre episódios reprodutivos e, até mesmo, ao longo de vidas inteiras, podendo inclusive envolver efeitos de aptidão inclusiva [26].

⁹ Como acontece, por exemplo, de formigas cuidarem de inquilinos intraespecíficos disfarçados através de manipulação por feromônio, como a borboleta *Maculinea rebeli*, que apenas se beneficiam do cuidado parental da colônia, inclusive, por vezes se alimentando das larvas das formigas [82].

Para entender o conceito de casta, antes é necessário lançar mão do conceito de totipotência. A **totipotência**¹⁰ é um potencial, que o animal têm de ao longo da vida expressar todo o repertório comportamental da população (mesmo que nunca expresso) e, ao mesmo tempo, a capacidade de produzir descendência como a si mesmo [26].

Por sua vez, a **casta** é um grupo comportamental assumido pelo indivíduo, dentro da colônia, sendo essa fixação comportamental dada no mesmo ponto etário antes da maturidade reprodutiva, de modo que as transições de um grupo comportamental para outro não podem e não ocorrem. Conseqüentemente, o conceito de casta é de natureza irreversível e também não é necessariamente vinculado a reprodutividade dos indivíduos [26].

Segundo os critérios de Crespi e Yanega, em algumas sociedades eussociais os indivíduos de uma casta serão totipotentes e se especializarão na reprodução, enquanto que os indivíduos da(s) outra(s) casta(s), que não são totipotentes, ajudarão os indivíduos da casta mais reprodutiva a reproduzirem. Entretanto, haverá outras sociedades eussociais no qual os comportamentos das castas são complementares, mutualmente dependentes e nenhuma casta é totipotente, como é o caso das *Apis* (abelhas).

É possível dividir os animais eussociais em dois grupos: facultativos e obrigados. Os **eussociais facultativos** serão caracterizados quando a totipotência for apenas da casta mais reprodutiva. Exemplos de eusociais facultativos são algumas vespas da família Encyrtidae, alguns tripes com soldados, alguns afídeos com soldados, muitas abelhas Halictinae, detre outros. Já os **eussociais obrigados** são aqueles em que nenhuma casta é totipotente, isto é, existe complementaridade obrigatória e dependência mútua das castas. Exemplos de eussociais obrigados são algumas abelhas da família Halictinae, todas as abelhas da família Apinae e Meliponinae, todas as abelhas não parasitas da família Bombinae, todas as formigas com exceção de algumas Poneriae e a espécie *Pristomyrmex pungens*, todos os cupins (Isoptera), e alguns besouros do gênero *Austroplatypus* [26].

Ainda que não entraremos em maiores detalhes, existe outra proposta de classificação do comportamento eussocial, chamada de "o continuum da eussocialidade" proposta em 1995 [83]. Essa vertente sintetiza o termo eussocial a todo sistema social com presença de cuidado aloparental, no qual as variações entre as diferentes organizações sociais serão quantificadas por uma única variável, o "índice de desvio reprodutivo" (do inglês *index of reproductive skew*). O principal motivo de omitirmos os detalhes essa vertente é a sua controvérsia, por dois motivos. Primeiro, o índice de desvio reprodutivo usado na teoria de Sherman é uma medida pobre da variação no nível social, isto porque, as variações na reprodução são devidas tanto a muitos fatores não sociais como também por causas sociais.

¹⁰ Do inglês *totipotent*, que é uma alusão ao emprego do termo homônimo, que se refere a capacidade de uma única célula, geralmente uma célula tronco, se dividir e produzir todas as células diferenciadas no organismo.

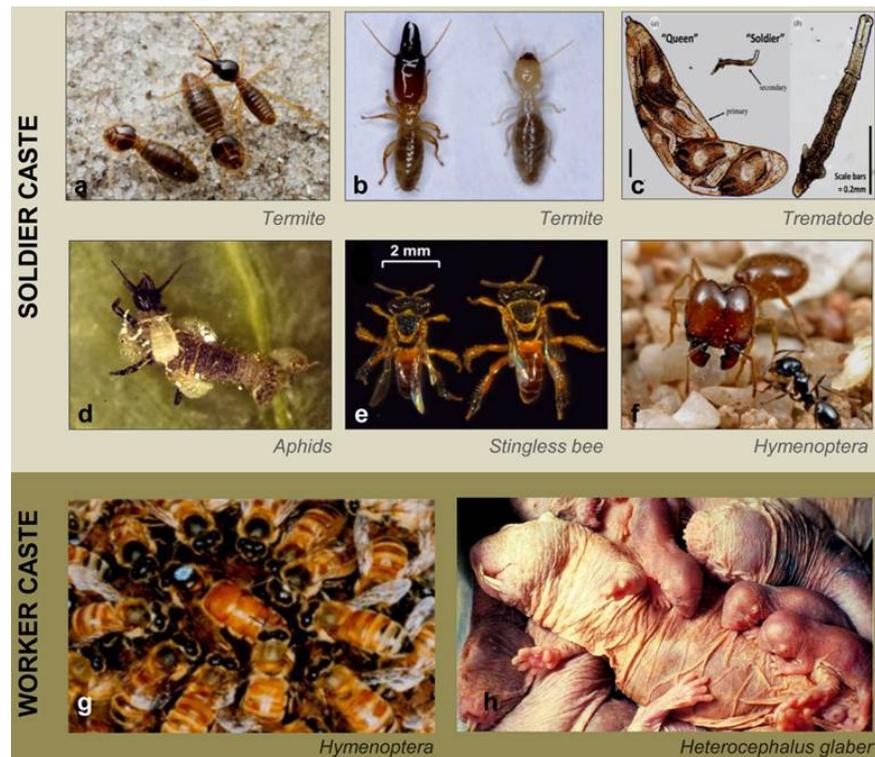


Figura 11 – Os animais eussociais com relação a defesa podem ser distribuídos em dois grupos: os que possuem a casta própria para defesa, com características morfológicas e fisiológicas distintas ("soldier caste"), e os que a defesa é desempenhada pela própria casta operária ("worker caste"), portanto apresentam mudança comportamental, mas, não necessariamente mudanças fisiológicas e morfológicas. Figura extraída de [25].

Em segundo, distribuições de frequências de reprodução (ao longo da vida) profundamente diferentes podem render a mesma medida de desvio reprodutivo [26].

Apesar de ter sido apresentado as diferentes criterizações de eussocialidade, é importante deixar evidenciado que os critérios adotados pela presente dissertação serão os critérios de Wilson.

5.2 Exemplos de animais eussociais

5.2.1 Abelhas

São muitas as importâncias das abelhas, pois diversas espécies de plantas não existiriam sem a sua atividade de polinização, inclusive, a domesticação de algumas espécies proporcionou a capacidade de polinizar espécies frutíferas que antes eram polinizadas por outros animais. As abelhas proporcionam ao homem o mel, o própolis e a geleia real e até mesmo o veneno. Portanto, essas pequeninas têm a sua relevância notável na agricultura, nas indústrias: farmacêutica e alimentícia e em outras mais [71, 84].

Mesmo que exista uma diversidade enorme de espécies de abelhas, cerca de 16000, têm-se que nem todas são eussociais, aliás, as abelhas eussociais são a minoria dentre elas [71]. No entanto, algumas características comportamentais são universais entre as espécies eussociais, como regência matriarcal da rainha, e o enorme contingente de mão operária feminina [10]. Particularmente, iremos especificar o ciclo de vida e as características particulares das abelhas do gênero *Apis*, não só pela riqueza das mesmas, mas também, pela grande associatividade com as atividades humanas.

O ambiente da colônia é o lar de centenas de milhares de operárias, que executam uma série de tarefas simultaneamente, de uma única rainha, que realizará a postura de centenas de ovos num único dia, e dos zangões, os machos reprodutores. Na colônia o que determina o tipo e a casta que cada abelha irá ocupar são dois fatores: o primeiro deles é a origem dos ovos, pois os ovos não fecundados originam os zangões (machos) e os fecundados podem originar tanto operárias quanto rainhas; já o segundo fator é a alimentação, pois as larvas que são alimentadas por maior tempo com geleia real se transformam em rainhas, enquanto que, aquelas que são alimentadas pela geleia das operárias serão operárias [10,71].

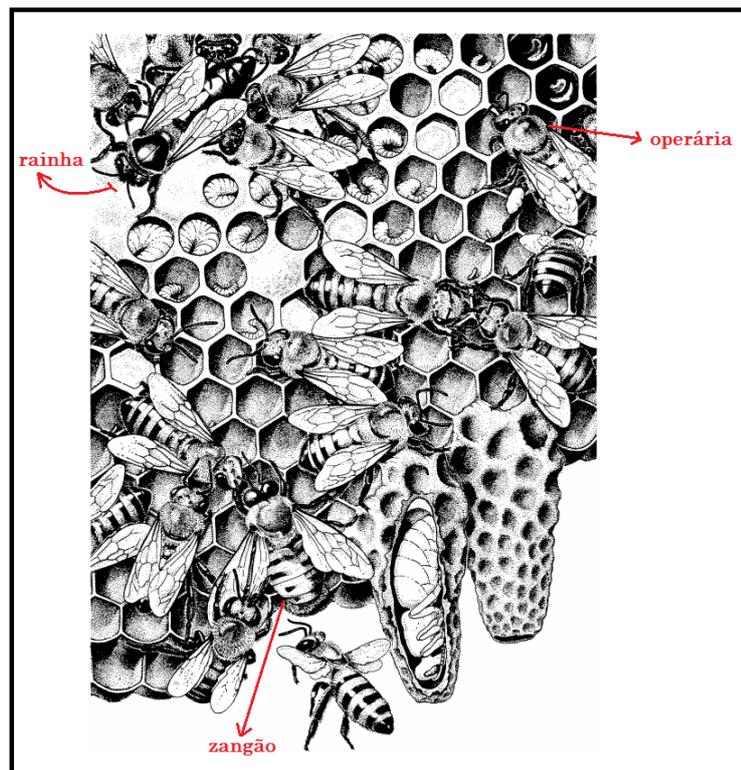


Figura 12 – Seção de uma colônia de abelhas do gênero *Apis* e seus integrantes. [10]

Na casta operária as tarefas são distribuídas de acordo com a faixa etária, até mesmo, conforme a idade diferentes performances serão possíveis e outras não, como por exemplo a produção de cera, que só ocorre, nas fases iniciais da abelha [72]. Por isso, quando uma operária sai da sua célula, após a metamorfose da pupa, logo no primeiro

dia já começa a trabalhar, iniciando-se, com as tarefas de alimentação. Essa tarefa é extremamente penosa, dado que, cada larva pode fazer até 1300 refeições ao dia.

Após o período inicial, em que a operária produz cera e transporta o alimento, ela passará a construir novas células. E também fará a limpeza e montará guarda nas entradas da colônia. Na atividade de guarda, caso seja necessário, as operárias poderão se sacrificar ao atacar, com seus ferrões, quem ousar entrar nos domínios da colônia. A morte da operária, que se defende com ferrão, é consequência das farpas dos ferrões, pois, elas impedem a retirada do ferrão após penetrar, e no ato do voo na tentativa de escapar, as operárias perdem a parte posterior do abdômen, então a abelha morre em consequência do ferimento. Entretanto, a parte do abdômen que fica presa em quem recebeu a picada continuará injetando veneno, assim, mesmo depois da partida da abelha a ferida ainda estará sendo bombeada com veneno.

Cerca de 3 semanas após sair do estágio de pupa a abelha operária inicia o seu último período de existência, a velhice^[11]. Nessa última fase as abelhas operárias participam do forrageamento, entrando assim para o parte mais perigosa do seu ciclo de vida. Já que ao sair da colônia estão sujeitas a todo tipo de intempéries e também a toda sorte de predadores. Por isso, esse é o último estágio, em partes pela morte eminente, mas também pela maturidade e experiência alcançadas ao performar os estágios anteriores ^[72].

As abelhas que saem para fora da colônia buscam: néctar, pólen, a água e também outras substâncias como a resina das árvores. A água é essencial para regular a temperatura, aumentar a umidade e também para diluir o mel que estiver muito concentrado. Já a resina serve para envernizar o interior das células da colmeia antes da postura e também para ajudar em alguns reparos e vendagens. Na colônia, até mesmo as operárias ociosas são importantes, porque elas representam o contingente reserva que poderá ser convocado a qualquer instante para defender e também para climatizar a colônia ao baterem suas asas.

No forrageamento as abelhas trazem bolas de pólen de até quase 6 mm de diâmetro nas sextas das suas patas traseiras, por sua vez, o néctar^[12] é sugado e armazenado no órgão denominado saco de mel. Para enchê-lo uma operária deve visitar até mais de mil flores num único dia. Para se ter ideia, cerca de 60 carregamentos completos de néctar produzem apenas um dedal de mel, mesmo assim a colônia é capaz de armazenar até 1 kg de mel por dia, o que representa aproximadamente 5 milhões de viagens para as operárias.

Ao chegarem na entrada da colônia as abelhas forrageadoras transmitem o néctar para as outras operárias, essas por sua vez, através de órgãos específicos, movimentam o néctar na língua evaporando a parte aquosa e concentrando o néctar cada vez mais, até se

¹¹ Tendo em mente que uma abelha operária vive em média 4 a 5 semanas.

¹² É colhido de uma grande variedade de flores embora cada espécie de abelha pode se especializar em um tipo particular de flor.

transformar, numa substância densa que é conhecida como mel.

Somente entre o sexto e o décimo quarto dia depois de tornar-se adulta a operária é capaz de segregar da boca a geleia real. O que é imprescindível para nutrição e formação de novas rainhas e zangões. No entanto, mais tarde essas glândulas degeneram e então as abelhas alcançam as glândulas produtoras de cera, com a qual passará a construir novos favos na colônia. Entretanto, as atividades podem sofrer alteração conforme a colmeia atravessar crises, como períodos de inverno, falta de recursos de forrageamento, dentre outros fatores. Não somente as glândulas, mas também, e principalmente, as condições de demanda da colônia são responsáveis por regular o comportamento das abelhas. Consequentemente, conforme a colônia atravessar períodos de crise, abelhas jovens podem se tornar forrageadoras e até mesmo interromper a atividade de cuidado parental para obter nutrição das próprias larvas.

No quesito informação e comunicação as abelhas apresentam performances incríveis, visto que, uma única abelha forrageira pode revelar as demais a localização precisa da fonte de alimento a até centenas de metros de distância da colônia. Isso se faz através de uma dança que varia de acordo com a distância na qual se encontra a fonte de alimento. Quando o alimento se encontra a uma distância inferior a 100 metros a operária que encontrou a fonte de alimento absorve o néctar suficiente para encher sua bolsa (saco de mel), e traz para colônia. Ao chegar, a mensageira regurgita uma gota do néctar e começa a dançar em movimentos circulares no sentido horário e depois alternando para sentido anti-horário, conforme pode ser visto na Figura 13 [9,10].

A mensagem de dança irá sensibilizar algumas das abelhas operárias que estão próximas da mensageira, mas, não obstante ela irá para outros pontos da colônia e novamente irá repetir a dança, até que o néctar que ela trouxe acabe por completo. Através da mensagem várias operárias serão sensibilizadas¹³ e irão à procura da fonte de alimento, as que encontrarem irão regressar, e então sensibilizar novas operárias até que toda região de recursos seja explorada pelas operárias. Entretanto, essa busca nos arredores não acontece ao acaso. As abelhas forrageadoras serão guiadas não somente pelo perfume das flores, que a abelha mensageira transportou, como também pelo perfume deixado na flor pela própria mensageira¹⁴ [9,88].

Contudo, se a fonte de alimento estiver a uma distância maior ou igual a 100m a operária mensageira irá mudar os movimentos da dança. Agora, ela irá fornecer a direção e a distância da fonte de comida. Assim, conforme a orientação da posição do sol em relação a colônia, a mensageira irá traçar uma dança segundo a linha de orientação do ângulo que aponta a direção da comida. Então a dança perfaz dois laços circulares que completam a

¹³ Nem todas entenderão corretamente a mensagem, podendo ir para outros locais. Mas, até esse engano pode ser fortuito para a colônia, pois novas fontes de comida poderão ser descobertas nesse processo.

¹⁴ A abelha possui uma glândula na extremidade do abdômen que segrega um perfume próprio, deixando assim, a sua marca pessoal.

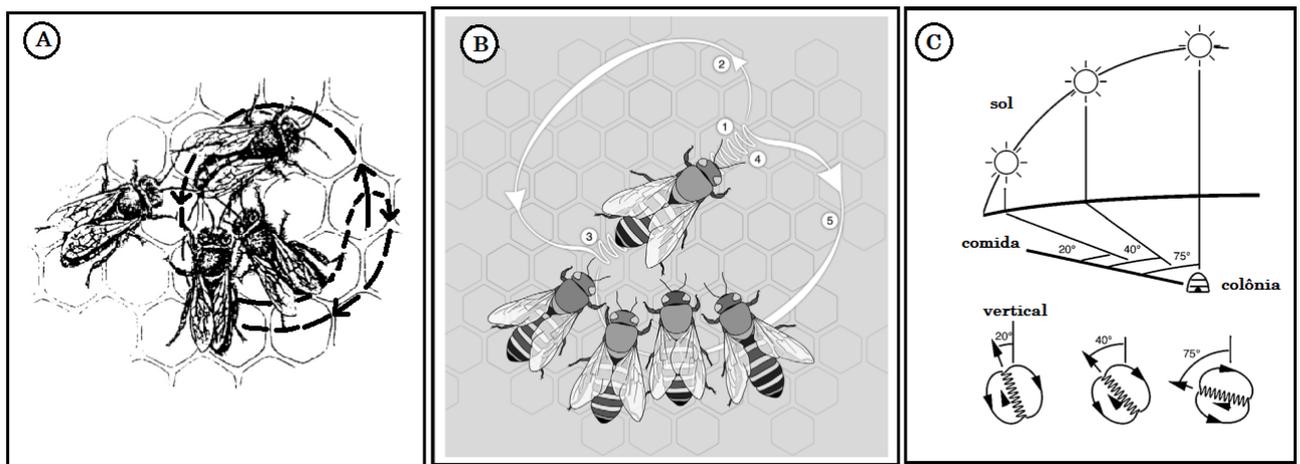


Figura 13 – (A) Quando a fonte de alimento está a uma distância inferior a 100 m, a abelha operária mensageira avisará as demais através de uma dança ("dança em círculo") que repete movimentos circulares ora no sentido horário e depois alternando para o sentido anti-horário. (B) Quando o alimento se encontra em distâncias iguais ou superiores a 100 m a operária mensageira irá informar precisamente a distância e a direção do alimento. Para tanto ela performa uma dança ("dança do balanço") que começa pelo movimento vibratório do abdômen ao longo de uma linha reta que aponta para a fonte de alimento (1), então ela completa a alça superior do "oito" (2) retornando ao ponto inicial da reta (3) ao qual voltará a balançar o abdômen, após completar a dança ao longo da reta (4) ela irá completar a alça inferior do "oito" (5), e então começará a repetir a dança. (C) As abelhas inclinam a linha reta da "dança do balanço" conforme a angulação entre a reta formada pela sombra do sol e a colônia, que será a referência da vertical, e reta formada pela fonte de alimento e a colônia, essa orientação é tal que, quando a fonte de alimento estiver exatamente sobre a sombra do sol a linha reta da "dança do balanço" seria ao longo da vertical, porém se a fonte estiver a 20 graus isso refletirá uma inclinação de 20 graus da linha reta da dança. Figura adaptada a partir de [85-87]

forma de um 8 (veja a Figura [13] [9,88]. A execução da dança informa a distância através de dois fatores: a vibração do abdômen e a velocidade de execução dos laços superiores e inferiores.

Essas danças, além de indicarem a localização de comida, também são úteis para informar a disponibilidade de novos sítios no qual a colônia poderá ser realocada. Nesse contexto, o que irá determinar o sucesso do possível ambiente é o entusiasmo com que a dança é executada. Dado que, em geral, as abelhas que encontram um local promissor dançam entusiasmadas, enquanto que, se o local não for ideal elas dançam lentamente e com menos entusiasmo. O consenso vem conforme algumas operárias, forem tendo contato com a dança, partirem para visitar o novo sítio, e então ao voltar transmitirem as demais uma mensagem de aprovação ou reprovação.

Por fim, outra característica importante das *Apis* é a formação de novas colônias. Uma nova colônia pode surgir quando a rainha eventualmente migrar, de sua colônia natal, com algumas operárias deixando algumas operárias e ovos para trás. Nesse caso, os ovos serão convertidos em uma nova rainha pelas operárias que permaneceram na colônia antiga, originando assim duas colônias diferentes. Uma nova colônia pode ser formada quando uma colônia já estabelecida tiver crescimento excessivo. Pois, a influência da inibição da rainha sobre comportamento de produção de células reais, por parte das operárias, poderá ficar tão diluído que algumas operárias poderão nutrir larvas até se tornarem novas rainhas. O que poderá dividir a colônia em partes diferentes. Por último, existe a possibilidade de migração de rainhas jovens, que durante o voo nupcial¹⁵ poderão ser fertilizadas e iniciar uma nova colônia. Quando a rainha está para acasalar, durante o voo nupcial, ela é assediada por até milhares de zangões, no qual advém a variedade genética desses animais. Neste evento, o órgão genital do zangão (endófalo) fica preso no corpo da rainha e rompe-se ocasionando a morte do mesmo. Entretanto ela poderá armazenar o esperma do macho, na espermateca, e durante toda a sua vida permanecer capaz de produzir ovos fertilizados sem a necessidade de acasalar novamente [10,71].

5.2.2 Besouro da ambrosia

São incontáveis as características e manutenções dos ecossistemas de todo o mundo que dependem da presença dos besouros (ordem Coleoptera). Sua importância se estende tanto na polinização de diversas espécies de plantas como na decomposição de várias árvores, assim como na manutenção e aeração do solo [89,90]. Entretanto, existem espécies de besouros que causam prejuízos na agricultura e no manejo florestal [91]. Dentre essas espécies se destacam os besouros da ambrosia (Curculionidae: subfamílias: Platypodinae e Scolytidinae).

Os besouros da ambrosia são popularmente conhecidos como brocas. Esses animais, que ao todo somam mais de 3000 espécies, estão presentes em diversos continentes, sendo bem diversificados nas regiões tropicais [92]. Tais besouros são categorizados como pragas florestais e sua relevância se estende não somente pelo dano causado na silvicultura, mas também pela dificuldade de controle [91,93]. Particularmente, os besouros da ambrosia vivem em simbiose com vários micro-organismos, em especial com o fungo *Ambrosia* – por isso o nome – que eles carregam numa cavidade corporal específica que recebe o nome de micângia. Cada espécie pode apresentar a cavidade da micângia em parte diferente do corpo, inclusive em algumas espécies os fungos são carregados exclusivamente pela fêmea [94,95]. Podemos ver um exemplo dessa adaptação – micângia – do besouro da ambrosia na Figura 14.

Os fungos carregados na micângia são essenciais para a sobrevivência desses be-

¹⁵ O voo no qual a rainha irá se acasalar com os zangões.

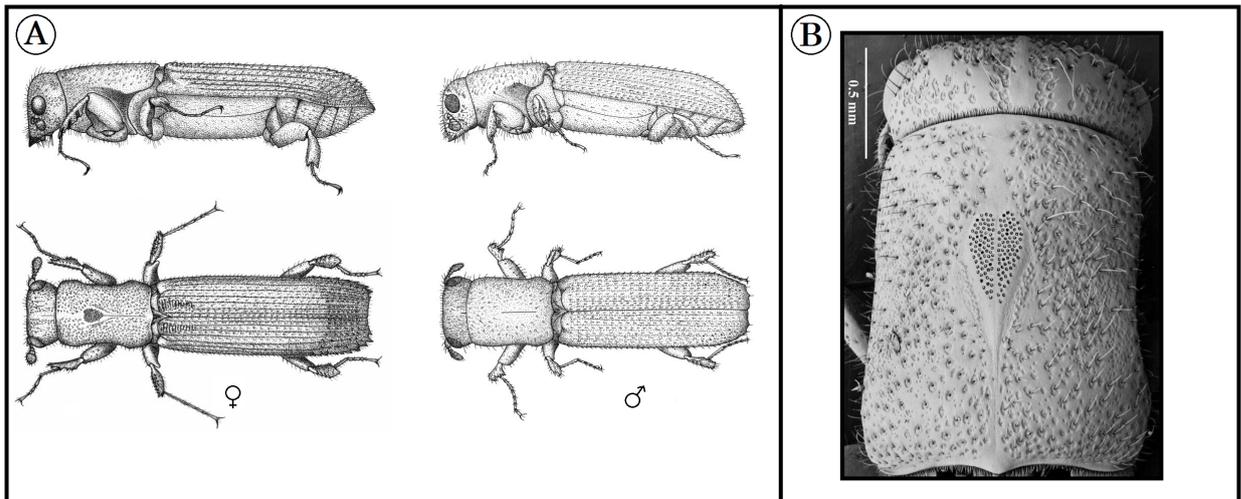


Figura 14 – Morfologia dos machos e fêmeas do besouro eussocial *Austroplatypus incompertus*. Nessa espécie apenas as fêmeas carregam o fungo ambrosia. No lado direito é possível ver em detalhes as cavidades da micângia das fêmeas. [96]

souros, pois a dieta desses animais é exclusiva de fungos. Por isso, são denominados de micetófagos, assim como as formigas [97,98]. Cada espécie de besouro tem necessidade de uma árvore hospedeira específica, assim como condições climáticas próprias, principalmente no que diz respeito à umidade e à temperatura, para que o fungo ambrosia possa se desenvolver¹⁶ [99].

Para o levantamento das espécies eussociais, os besouros da ambrosia desempenham um papel ímpar, já que apenas uma única espécie deles é eussocial. De forma mais significativa dentre todos os Coleópteros, que são a ordem animal com o maior número de espécies cerca de 350 mil, o *Austroplatypus incompertus*, que pode ser visto na Figura 14, tem ocorrência no cerne dos eucaliptos da Austrália e é a única espécie eussocial [100,101].

No entanto, será especificado agora o ciclo de vida específico do *A. incompertus*, que em partes é partilhado com os demais besouros da ambrosia [94]. Tal ciclo começa com o macho atraindo a fêmea para o acasalamento, pelo uso de feromônios, em uma árvore hospedeira. Após a fêmea ser fertilizada, ela irá perfurar o tronco do eucalipto [102]. Nessa espécie em particular, a fêmea escolhe uma árvore viva e saudável para começar uma galeria de túneis. Este comportamento expõe características importantes, pois, se a hospedagem fosse em uma árvore doente ou débil, como acontece em grande parte dos demais besouros da ambrosia [94], seria difícil acontecer o fenômeno de sobreposição de gerações (lembre-se que esse é um dos critérios para eussocialidade), já que provavelmente a árvore seria decomposta pela atividade de cultivo dos fungos ambrosia. A hospedagem numa árvore saudável também possibilita que a colônia se desenvolva por mais tempo possível, alcançando mais de 3 décadas de existência. No entanto, em contrapartida, outras

¹⁶ Cada espécie pode ter seu próprio fungo específico.

dificuldades se tornam presente, como os sistema defensivo da própria árvore, que produz seiva e outros defensivos que prejudicam o desenvolvimento dos besouros.

São nos túneis escavados no eucalipto que o fungo ambrosia, que a fêmea carrega, irá se desenvolver, formando posteriormente jardins de fungos. Vale destacar que esses besouros da ambrosia estão entre os primeiros seres vivos agrícolas, domesticando fungos já a milhões de anos [103]. A estrutura da colônia pode ser visualizada na Figura 15.



Figura 15 – O *Austroplatypus incompertus*, que ocorre na região sul e sudeste da Austrália, se hospeda no cerne dos eucaliptos. A colônia, que começa com um único duto escavado pela rainha, ao longo de décadas irá se estender por uma ampla região no cerne da árvore hospedeira. O empreendimento da colônia pode passar dos 30 anos de execução. Figura extraída e traduzida de [102].

Após cavar alguns centímetros de túneis, a fêmea fertilizada irá colocar alguns ovos, aproximadamente 7 meses após ter entrado na árvore. Quando esses ovos eclodirem, e as larvas se desenvolverem até a fase adulta, os machos irão deixar a colônia antes das fêmeas, de forma que, na média, pelo menos 5 fêmeas fiquem para trás nesse processo [100,104]. As fêmeas que ficaram irão se empenhar em ajudar a mãe nas tarefas de manutenção da colônia. Devido a essas tarefas de rotina na colônia, elas perdem alguns segmentos do tarso¹⁷, das pernas traseiras. Porém, a limitação física, perda do tarso e das garras, irá encerrar essas fêmeas numa clausura que irá definir sua hierarquia e função social: escavação, proteção dos túneis, guarda real e cuidado fraternal [104]. É possível ver ilustrado na Figura 16 como fêmeas férteis e não férteis compõem e originam novas colônias.

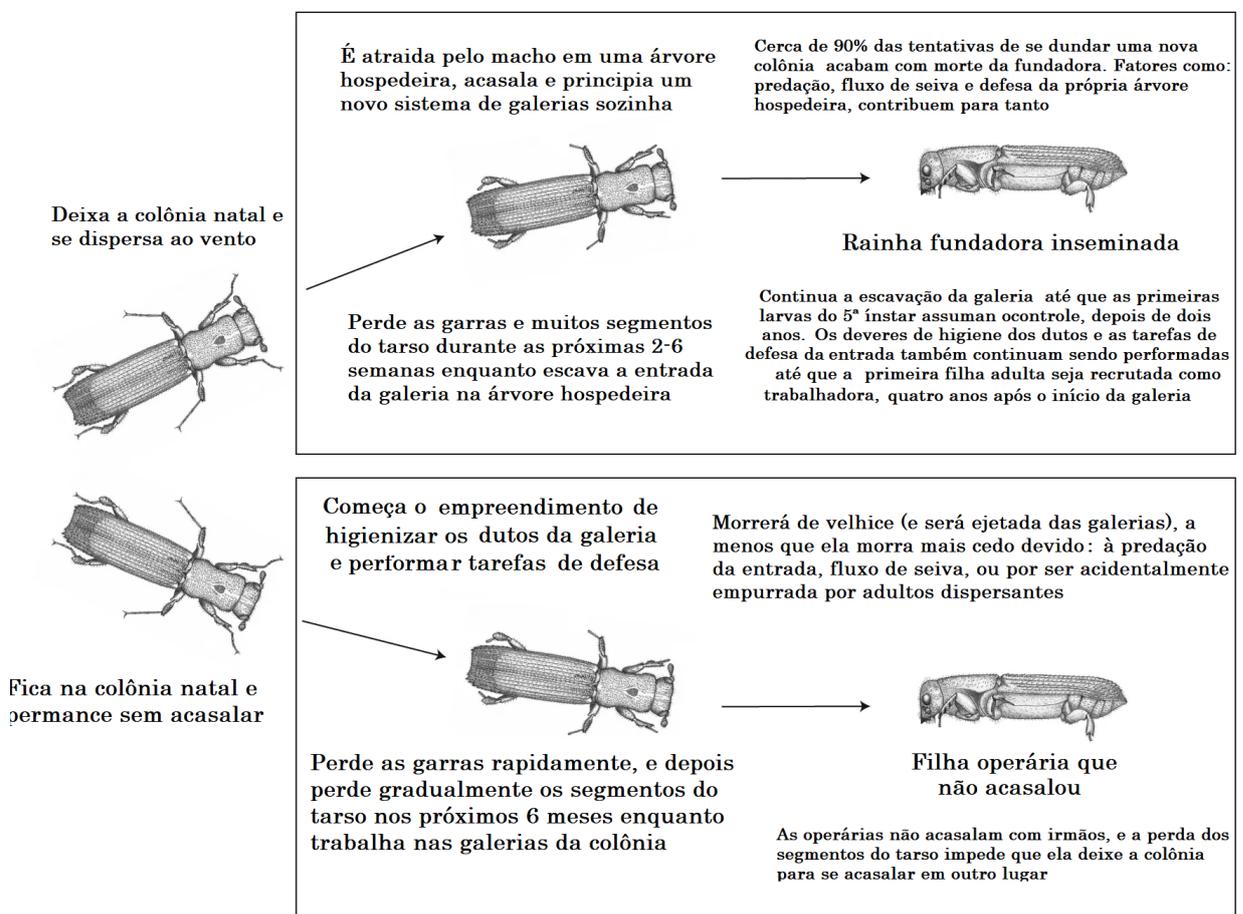


Figura 16 – O papel matriarcal do *Austroplatypus incompertus* na criação e manutenção de novas colônias, assim como a importância da mão de obra das filhas altruístas da rainha. Figura extraída e traduzida de [102].

Outra característica marcante do *A. incompertus* é a longevidade da rainha que pode se estender numa faixa etária de 10 a 30 anos, sendo assim, possivelmente, uma das espécies com maior longevidade dentre os coleópteros [102]. Essa espécie também possui

¹⁷ O tarso é um segmento que compõe a perna desses insetos.

reprodução diplóide e a fêmea consegue armazenar o esperma do macho. Portanto, ela poderá reproduzir por vários anos consecutivos sem a necessidade de um macho para a fecundar [105]. Alguns estudiosos dessa espécie destacaram que uma possibilidade para o comportamento altruísta das fêmeas na clausura – filhas da rainha – talvez seja a possibilidade de herdar a colônia já estabelecida, pois a construção de uma nova colônia é uma tarefa muito dispendiosa e desgastante, demora-se anos para escavar as galerias de túneis, custando a perda dos tarsos, e os índices de fêmeas férteis bem sucedidas na construção de novos ninhos é muito baixa. Cerca de 90% das fêmeas falham ao estabelecer uma nova colônia, tanto por serem vítimas de predadores quanto da seiva da própria árvore que vão escavar [105].

De certa forma, a composição da colônia eussocial dessa espécie compartilha semelhanças com os demais eussociais. O fato de ser fundada por uma única fêmea fertilizada, como são as abelhas e formigas, também por ter um porcentual marcante de operárias fêmeas, como são as abelhas. Similarmente, tem-se a ocorrência de machos que naturalmente abandonam a colônia, como acontece com as abelhas, e cultivo de jardins de fungos da mesma forma que as formigas e os cupins fazem [106]. Entretanto, os *A. incompertus* são diploides, ao contrario dos Hymenopteras, que possuem com comportamento similar mas que são haplodiplóides.

5.2.3 Camarões-de-estalo

Os camarões-de-estalo ou camarões-pistola são camarões que pertencem a família Alpheidae. Tipicamente, esses camarões possuem as garras assimétricas, no qual uma delas possui um sistema mecânico altamente desenvolvido que dispara bolhas de água, com efeito similar ao de uma arma de fogo – pistola – por isso o nome popular de camarão-pistola [107]. Como esse disparo é bem ruidoso ele também é chamado de camarão-de-estalo.

O mecanismo presente na garra desses camarões é impressionante, pois pode ter várias funcionalidades: serve para defesa, para caça e também comunicação. O mecanismo de disparo funciona através da altíssima velocidade com que ele fecha a garra, que possui um encaixe específico que, ao fechar, irá expulsar a água com tamanha rapidez e velocidade, cerca 100km/h, levando a água ao processo de cavitação¹⁸. O disparo gera uma pressão acústica absurda, uma pressão de cerca de 80kPa à 4cm da garra. Tal pressão é suficiente para matar pequenos animais [108]. O colapso dessas bolhas em cavitação podem produzir picos de luz, fenômeno que é conhecido como sonoluminescência, e também alcançar temperaturas de até 5000K¹⁹ [109]. Outra particularidade é que as colônias desses camarões podem ser tão barulhentas ao ponto de causarem interferência em sonares

¹⁸ A cavitação é um fenômeno no qual mudanças rápidas de pressão em um líquido levam à formação de pequenas cavidades cheias de vapor, tal formação ocorre em locais onde a pressão é relativamente baixa.

¹⁹ Para se ter ideia, a temperatura da superfície do sol é de cerca de 5800K.

e na comunicação subaquática [110]. É possível ver o mecanismo de disparo da garra esquematizado na Figura 17.

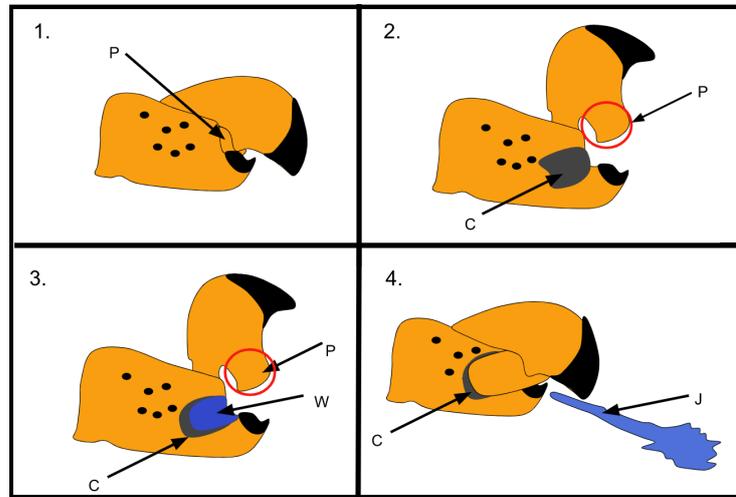


Figura 17 – Ação da garra assimétrica do camarão-pistola: 1. garra de camarão de pistola fechada com êmbolo oculto (P). 2. garra aberta, preparando o disparo, com exposição do êmbolo (P) e da câmara (C), que retêm água. 3. após a encher a câmara de água (W) será flexionado o êmbolo, de forma extremamente rápida, para entrar na cavidade da câmara (C). 4. o êmbolo (P) ao ser empurrado para dentro da câmara (C) irá forçar uma corrente de jato (J), com altíssima pressão, para fora da garra. Figura extraída de [111].

De forma distinta, dentre as espécies de camarões-de-estalo, o gênero *Synalpheus* é o único gênero que apresenta espécies eussociais. Os animais desse gênero vivem nas cavidades das esponjas em recifes de corais que estão situados na região oeste do oceano atlântico [112, 113]. Especialmente na faixa tropical do caribe [112]. São 7 espécies do gênero *Synalpheus* que representam, até então, o único exemplo de eussocialidade na vida aquática marinha. Apenas recentemente é que se descobriu o comportamento eussocial em algumas dessas espécies (por exemplo *Synalpheus regalis* foi descoberto em 1996, e teve o comportamento eussocial comprovado somente anos depois [114] [115]). As espécies eussociais são as mais presentes nas esponjas e nelas alcançam um número abundante de indivíduos, o que aponta o sucesso evolutivo desses espécimens em relação aos congêneres que não apresentam esse comportamento social sofisticado [114, 116].

Os camarões eussociais em geral se hospedam em espécies específicas de esponjas. Essas esponjas são um abrigo propício para seu desenvolvimento, já que oferece proteção externa, com pequenas aberturas e, internamente, possuem várias cavidades similares a túneis (galerias). Nas entradas e nos lugares mais propícios à invasão, ficam os indivíduos maiores, mais desenvolvidos – possivelmente os mais antigos da colônia – que são os soldados. Na parte mais interna residem os indivíduos mais jovens (ninfas) e a rainha. Esses operários – que não se reproduzem – executam diversas funções, como manutenção das cavidades, forrageamento e alguns cuidados fraternais com as proles jovens. O processo

de como uma nova colônia se origina ainda permanece em debate, possivelmente deve se iniciar com uma fêmea fertilizada ao encontrar uma esponja vazia que apresente recursos propícios de forrageamento e proteção [114, 115]. A colônia pode ser vista esquematizada na Figura 18 seguinte:

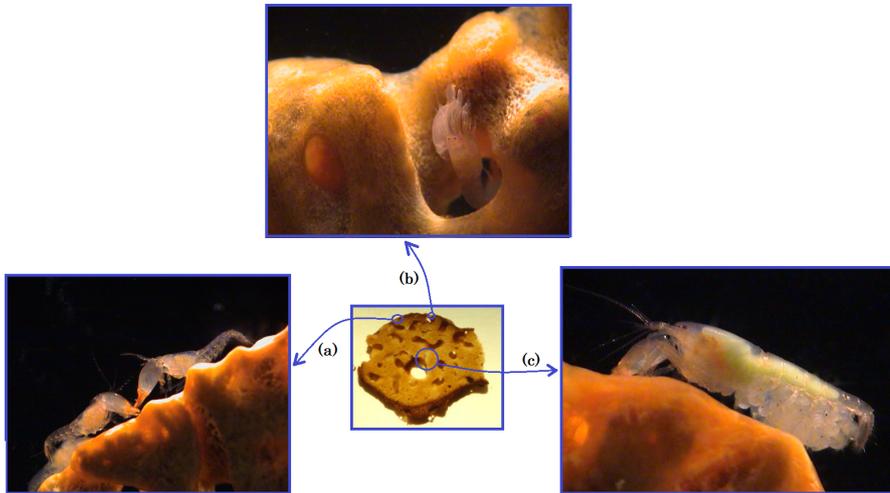


Figura 18 – Colônia do camarão eussocial: *Synalpheus regalis*. Nas cavidades e galerias da esponja hospedeira é possível obter alimento e abrigo. Nesse ambiente propício a rainha (c) irá reproduzir constantemente novos indivíduos. Para garantir a guarda os soldados ficam de prontidão nas entradas das galerias (b). Os operários (a) são altamente sociáveis, não somente entre os adultos mas com as ninfas também. A colônia pode chegar a centenas de indivíduos, entretanto a reprodução será performada apenas pela casta reprodutiva. Figuras extraídas e adaptadas a partir de [117].

Para manter a colônia segura, alguns operários dessas espécies de camarões se organizam na defesa. Primeiramente, ameaçam com estalos das garras e, na persistência do invasor, eles se organizam em um arranjo de atacantes que pode acabar por liquidar o intruso (lembre-se que esses camarões são dotados de uma arma de bolhas poderosa). As colônias de algumas dessas espécies, *Synalpheus sp.*, pode ultrapassar 300 indivíduos.

Algumas adaptações marcantes estão presentes nas 7 espécies de *Synalpheus* atualmente reconhecidas como eussociais em relação aos demais congêneres. A começar pelo sistema de castas – não reprodutoras – que exercem funções laborais e defensivas na colônia. Uma vez que nesses camarões eussociais a rainha é a única fêmea que ocupa a função de reprodução, é perceptível a sua distinção morfológica e fisiológica dos demais. Tais fêmea(s) desenvolveram uma produção muito maior de ovos do que as fêmeas de espécies que não são eussociais, como pode ser visto na Figura 18.

Mesmo entre as rainhas dos *Synalpheus* eussociais, a rainha da espécie *Synalpheus filidigitus* alcançou uma especificidade reprodutiva ainda maior que as demais, pois, na sua morfologia, diferentemente das demais rainhas, apresenta as garras – quelípodo –

simétricas. Entretanto, as demais rainhas, das outras espécies, possuem os quelípodos assimétricos, sendo um deles modificado para defesa.

O fato do comportamento eussocial se manifestar em algumas espécies do gênero *Synalpheus* mostra diversidades e adaptações impressionantes, pois as demais espécies desse gênero podem ser divididas em categorias menos organizadas de comportamento social, como vida comunal e vida em pares.

6 Evolução da Eussocialidade

A evolução da eussocialidade representa um dilema para evolução, pois essas sociedades se fundamentam no comportamento altruísta, inclusive ao ponto de existirem castas de animais completamente estéreis [1]. Nesse capítulo, apresentaremos as principais hipóteses evolutivas da eussocialidade: hipótese da haplodiploidia, hipótese da monogamia ancestral, hipótese ecológica e a hipótese de seleção de grupos. As duas primeiras hipóteses baseiam-se fortemente nos conceitos da teoria da aptidão inclusiva, a qual sustenta a idéia de seleção de parentesco. Já as duas últimas hipóteses, baseiam-se mais na abordagem padrão da seleção natural.

6.1 Hipótese da haplodiploidia

Durante algumas décadas do final do século passado, a principal teoria sobre a evolução da eussocialidade embasava-se no sistema de reprodução dos Hymenoptera, a haplodiploidia. Portanto, essa seção irá tratar a teoria conhecida como "hipótese da haplodiploidia".

A haplodiploidia é um sistema de determinação sexual em que os machos são formados a partir de ovos não fertilizados, sendo haplóides. As fêmeas, por sua vez, são formadas a partir dos ovos fecundados e são diploides [118]. Esse sistema domina a reprodução de todas as espécies da ordem Hymenoptera, que compreende as abelhas, formigas e vespas, e também da ordem Thysanoptera, ao qual pertence os tripses [119,120]. Essas duas ordens são grandes expoentes de animais cujo comportamento os classifico como eussociais. A Figura 19 mostra como funciona o sistema haplodiplóide em abelhas.

Esse sistema reprodutivo carrega uma série de peculiaridades, como o fato do zangão ser um filho sem pai e não poder ter filhos machos. Mas, ao mesmo tempo, ele têm avô e também pode ter netos. Já as fêmeas da casta reprodutiva, as rainhas, podem ter filhos de ambos os sexos.

Se a colônia for fundada por uma rainha que possui um genótipo heterozigoto XY e que tenha sido fecundada por um zangão do tipo X , poderemos ter as seguintes linhagens: produção de fêmeas dos tipos XX e XY , que poderão ser operárias ou rainhas¹, assim como a produção de machos dos tipos X e Y . Não somente a rainha poderá produzir zangões, mas também, eventualmente, alguma operária poderá por ovos, que, não fecundados, irão se converter em machos. As operárias do tipo XX podem produzir machos do tipo X e

¹ A principal diferença é a nutrição da larva. Se a mesma receber geleia real irá se converter em rainha, mas caso contrário irá se converter em operária.

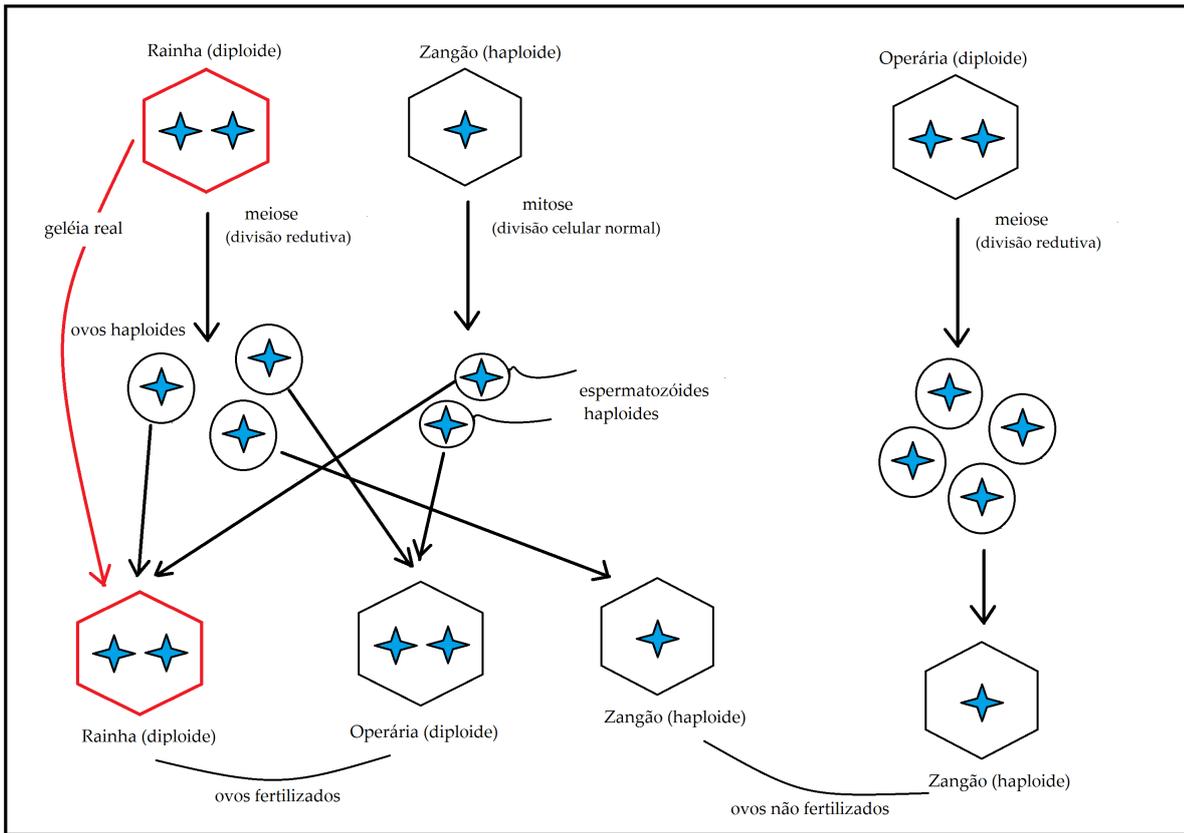


Figura 19 – Sistema de determinação sexual haplodiploide em abelhas.

as operários do tipo XY podem produzir machos dos tipos X e Y . Podemos ver essas diferentes heranças alélicas nos três tipos de filhos que a rainha fundadora pode ter, como ilustrado na Figura 20.

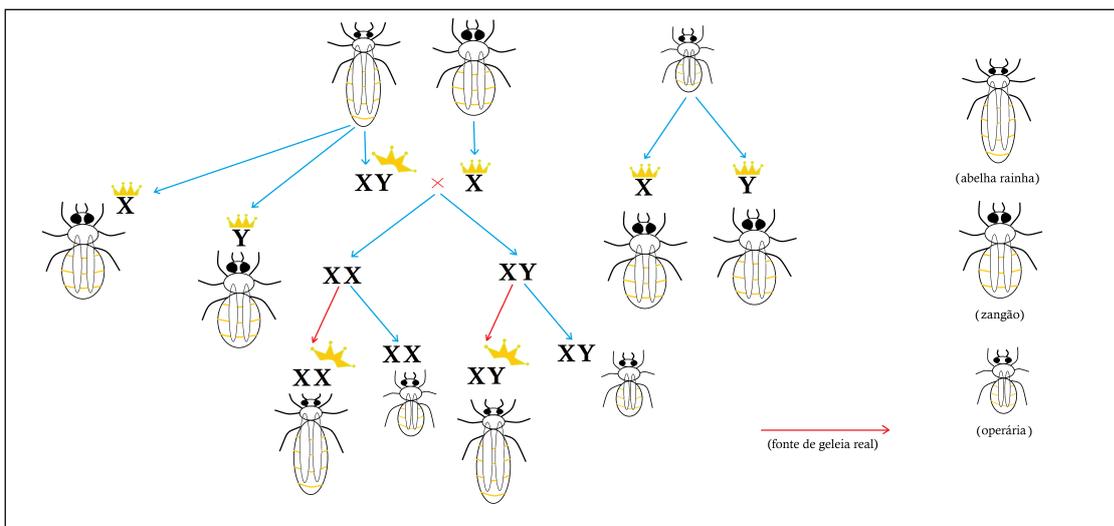


Figura 20 – Possibilidades de heranças de genótipo numa colônia fundada por uma rainha do tipo XY fecundada por um zangão do tipo X .

Partindo do esquema de heranças da Figura 20, supondo que a rainha acasale

apenas uma vez, é simples calcular a proporção em média de genes que serão herdados pelas operárias. Suponha que os possíveis genótipos da rainha sejam $\{AA, Aa, aa\}$. Como os machos podem ser do tipo A ou a , haverá 6 possibilidades de cruzamento. Podemos calcular a proporção de alelos herdada em cada uma das seis possibilidades e, ao final, calcular a proporção média. Por exemplo, uma rainha do tipo Aa , que cruza com um zangão do tipo a , terá dois tipos de filhas: com probabilidade 50% as filhas serão do tipo Aa , herdando 100% do genótipo da mãe, e com probabilidade 50% as filhas serão do tipo aa , herdando 50% do genótipo da mãe. Assim, a probabilidade dessa rainha transmitir seus genes para as filhas nesse tipo de cruzamento será de $\frac{1}{2} * 1 + \frac{1}{2} * \frac{1}{2} = \frac{3}{4}$. Denotemos esse cruzamento por $Aa - a$, onde o par refere-se ao genótipo da rainha e o termo isolado ao genótipo do esperma do macho que fecundou a rainha. Fazendo os cálculos para os seis tipos de cruzamento, teremos:

$$\begin{aligned} \langle AA - A \rangle &\Rightarrow \frac{1}{2} * 1 + \frac{1}{2} * 1 = 1 \\ \langle AA - a \rangle &\Rightarrow \frac{1}{2} * \frac{1}{2} + \frac{1}{2} * \frac{1}{2} = \frac{1}{2} \\ \langle Aa - A \rangle &\Rightarrow \frac{1}{2} * \frac{1}{2} + \frac{1}{2} * 1 = \frac{3}{4} \\ \langle Aa - a \rangle &\Rightarrow \frac{1}{2} * 1 + \frac{1}{2} * \frac{1}{2} = \frac{3}{4} \\ \langle aa - A \rangle &\Rightarrow \frac{1}{2} * \frac{1}{2} + \frac{1}{2} * \frac{1}{2} = \frac{1}{2} \\ \langle aa - a \rangle &\Rightarrow \frac{1}{2} * 1 + \frac{1}{2} * 1 = 1 \end{aligned}$$

Supondo que os cruzamentos são aleatórios, a probabilidade da rainha transmitir os seus genes para sua filha é dado por

$$\frac{(\langle AA - A \rangle + \langle aa - a \rangle)}{6} = \frac{3}{4}$$

Por causa do parentesco das operárias com a rainha ser de $\frac{3}{4}$, a hipótese da haplodiploidia também é chamada de "hipótese dos $\frac{3}{4}$ de parentesco" [13].

Definindo o grau de parentesco entre dois indivíduos como a medida da fração de genes compartilhados entre eles, é possível calcular os graus de parentesco de uma operária com suas irmãs, sua mãe, seu pai etc. O mesmo é possível para um zangão. Os graus de parentesco obtidos assim são mostrados na tabela (24). Nesse cálculo não foi levado em consideração que as operárias irão por ovos, pois, uma vez que mesmo não fertilizados, os ovos irão se desenvolver em zangões. Em geral são raras as condições em que ocorre o nascimento de zangões filhos de operárias, pois as outras operárias e a rainha podem se alimentar desse ovo em desenvolvimento. Essa situação é uma forma de controle exercido pela rainha [13].

Sexo	Filha	Filho	Mãe	Pai	Irmãs	Irmãos
Operária	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$
Zangão	1	não aplicável	1	não aplicável	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$

Tabela 3 – Possíveis graus de parentesco de operárias e zangões, ambos filhos de uma rainha que acasalou uma única vez.

A associação entre seleção de parentesco e haplodiploidia para explicar a evolução do comportamento eussocial é feita da seguinte maneira. O parentesco, conforme expresso na tabela (24), entre a operária e suas irmãs é maior do que o parentesco entre a operária e suas próprias filhas. Em outras palavras, as operárias estão mais fortemente correlacionadas geneticamente com a rainha do que com suas próprias filhas. Se b é o benefício envolvido no ato altruísta, c é o custo² do altruísmo e r é a medida de parentesco entre o agente e o beneficiário, então o altruísmo seria favorecido, para o par ator e receptor, se $W^I = rb - c > 0$. Como o parentesco entre as irmãs, r_I , é maior do que o parentesco entre as operárias e suas próprias filhas, r_F , isto é, $(r_I = \frac{3}{4}) > (r_F = \frac{1}{2})$, então a aptidão inclusiva será maior quando as operárias cuidarem das filhas da rainha – que são suas jovens irmãs – ao invés de cuidar das suas próprias filhas. Esse argumento fundado na medida de parentesco é muitas vezes usado como explicação para o comportamento altruísta das operárias, que abdicam-se de produzir sua própria descendência para cuidar das filhas da rainha. Porém, vale salientar que a regra de Hamilton têm muitas limitações e seu emprego deve ser feito com cautela conforme amplamente discutido nos capítulos (3 e 4).

Apesar de o próprio Hamilton, autor da teoria de aptidão inclusiva e um grande estudioso de genética e comportamento social [5,121], juntamente com Wilson³, responsável por estabelecer os critérios base para caracterizar os animais eussociais [63], não acreditassem que a hipótese da haplodiploidia fosse suficiente para explicar a eussocialidade, mesmo dentro dos Hymenoptera, entendeu-se durante muito tempo que a seleção de parentesco e a hipótese da haplodiploidia eram a chave para entender a evolução da eussocialidade.

Quando os critérios para eussocialidade foram estabelecidos, durante o início da década de 1970, havia comprovação do comportamento eussocial em apenas duas ordens de insetos: Isoptera (cupins) e Hymenoptera (abelhas, vespas e formigas) [10]. Uma vez que só as espécies de formigas somam um total quase que cinco vezes maior que todas as espécies de cupins [13], não era difícil pensar que o sistema de reprodução haplodiplóide seria o sistema dominante entre os eussociais conhecidos na época. Porém, a partir 1980, novas

² O custo c , representa o cuidado que a operária teria para criar ou as novas filhas da rainha, ou suas próprias filhas, e este cuidado seria debitado do seu próprio sucesso reprodutivo.

³ Até mesmo alguns fragmentos de textos escritos por Wilson davam a entender que a seleção de parentesco tinha protagonismo na evolução da eussocialidade [10].

ordens de animais, não só de insetos, tiveram o comportamento eussocial comprovado. Atualmente, com o grande número de espécies de ordens diversas que são classificadas como animais eussociais, não é possível dizer que o sistema reprodutivo haplodiplóide é dominante. Assim, esse sistema de reprodução distancia-se de ser um parâmetro de explicação universal [13].

Não somente esses dados são um forte contraexemplo para a hipótese haplodiplóide, mas também o fato de que, dentre os Hymenoptera, somente entre 6% e 8% são eussociais [13,122]. Sabe-se que o sistema reprodutivo haplodiplóide não é sinônimo de eussocialidade, uma vez que mesmo os hymenopteras hapodiploides não são todos eussociais, muito menos os outros animais que compartilham esse sistema reprodutivo. Finalmente, devemos pontuar que a evolução da eussocialidade não pode ser reduzida a uma única característica capaz de sintetizar toda a sua diversidade evolutiva. Essa evolução é uma combinação de muitos fatores. Sabemos que duas características são cruciais para compreender sua evolução: cuidado parental, que inclui a defesa e a alimentação dos filhos no ninho situado provavelmente em uma cavidade protegida, e o baixo sucesso dos jovens adultos e casais solitários de tentar reproduzir e estabelecer novos ninhos [13].

6.2 Hipótese da monogamia ancestral

A seleção de parentesco, que se baseia em aptidão inclusiva como princípio da evolução do comportamento eussocial, trás como paradigma uma evolução condicionada ao recipiente do ato altruísta ser geneticamente similar ao doador. Espera-se que o benefício altruísta torne a aptidão inclusiva dos indivíduos do grupo maior do que a aptidão inclusiva alcançada através de um estilo de vida solitário. Assim, é justificada a presença das castas – operária e soldado – que abdicam de seu sucesso reprodutivo para benefício direto da casta reprodutiva [5,123-125].

Para entender quais etapas estiveram presentes na evolução do comportamento eussocial, é importante analisar o relacionamento entre os machos e as fêmeas da casta reprodutiva dessas espécies [12]. Para uma fêmea pertencente à casta reprodutiva – tipicamente denominada de rainha – poderá haver duas possibilidades de relacionamento com o(s) macho(s): uma relação de **monandria**, em que a fêmea irá se relacionar com um macho apenas, ou pode ser uma relação de **poliandria**, em que a fêmea se relacionará com vários machos (mais do que dois) [12]. Poliandria reduz o parentesco entre os filhos [5].

Se a seleção de parentesco desempenhar um papel crucial para evolução da eussocialidade, então, devemos considerar que a monandria seria o comportamento ancestral mais provável desses animais, pois a monandria maximiza o parentesco [123-125]. Análises experimentais recentes mostram que a monandria é o estado ancestral de oito origens de eussocialidade independentes dentre os Hymenoptera [12]. De modo geral, é possível

estender esse resultado sintetizando que a monandria e os altos graus de parentesco são a norma para a formação ancestral não só nos Hymenoptera, mas nos demais eussociais também [114, 124, 126–129].

Porém, os dados experimentais obtidos até então não permitem fazer inferência a respeito dos ancestrais solitários de alguns animais eussociais. Portanto, não é possível saber se os mesmos já praticavam monandria. Dessa forma, esses dados não permitem analisar se a eussocialidade e a monandria evoluíram concorrentemente [12]. Contudo, esses dados evidenciam a **ancestralidade monogâmica** nos eussociais, suportando a teoria de seleção de parentesco como um processo importante na história evolutiva desses animais [14].

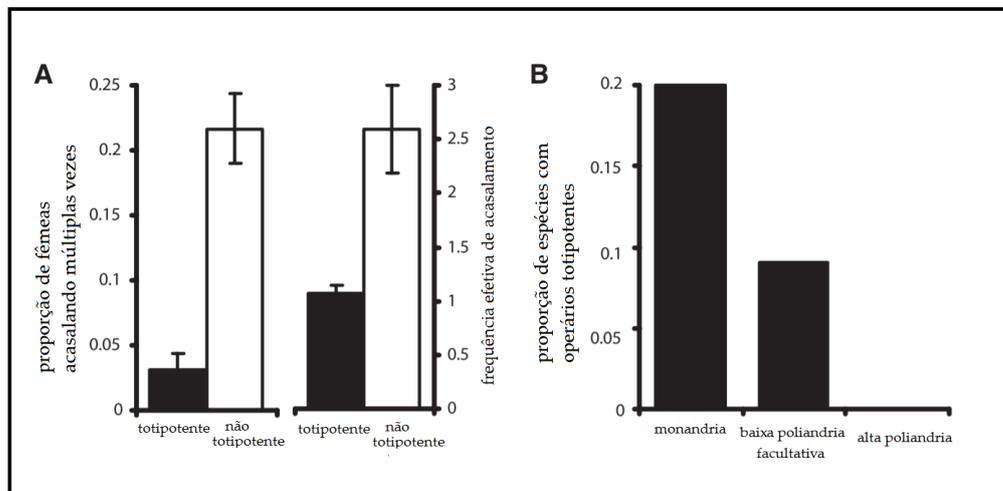


Figura 21 – Parte A: relações de poliandria com acasalamentos frequentes apontam para perda de totipotência. Enquanto que as espécies com totipotência apontam para relações de monandria com baixa frequência de acasalamento. Parte B: A proporção de operários totipotentes nas espécies praticantes de monandria é maior que o dobro da proporção de operários totipotentes nas espécies praticantes de baixa poliandria. Para espécies praticantes de alta poliandria a proporção de operários totipotentes é nula. Figura extraída e traduzida de [12].

Alguns eussociais alcançaram um ponto de evolução social extremo em que os operários perderam a capacidade de acasalar e de reproduzir, ou seja, não exibem **totipotência** [26]. Logicamente, podemos concluir que tais operários são incapazes de fundar novas colônias, e não podem nem sequer substituir a rainha e ou o rei caso esses morram, compondo assim uma sociedade com castas não-renováveis. Esses eussociais são ditos irreversíveis [12, 26]. A teoria da aptidão inclusiva prevê que a poliandria deve evoluir somente após os eussociais chegarem ao ponto irreversível, em que os operários perdem a totipotência, pois, nesse caso, o comportamento eussocial já estaria estabelecido através do alto grau de parentesco [5, 12, 124].

Análises feitas nos Hymenopteras da relação entre totipotência e poliandria trazem resultados que apontam para a raridade da totipotência em operários das espécies poliândricas em relação as espécies monândricas. Esses dados podem ser vistos no gráfico (21). Eles mostram que a totipotência dos operários está relacionada com a monandria. Os altos níveis de poliandria são derivados de estados evolutivos de monandria e ocorrem somente em espécies na qual os operários perderam a capacidade de ocupar a casta reprodutiva, ou seja, perda de totipotência (14).

Mesmo que pareça simples associar monandria com aptidão inclusiva, isso não implica que a seleção de parentesco seja capaz de explicar todos os estágios evolutivos da eussocialidade (11). A seleção de parentesco, baseada na aptidão inclusiva, carrega muitas limitações que restringem a modelagem matemática da dinâmica evolutiva (52). Por isso, a ligação entre hipótese da monogamia ancestral e a teoria da aptidão inclusiva não são suficientes para encerrar toda a amplitude de questões que circundam o assunto. De qualquer forma, a monogamia ancestral e as relações entre totipotência e monandria formam uma base sólida na qual os modelos para evolução da eussocialidade devem se embasar, delimitando as possíveis histórias evolutivas (12).

6.3 Hipótese ecológica

A hipótese ecológica, como o próprio nome indica, analisa os fatores ecológicos que influenciam na evolução da eussocialidade. Em particular, a estrutura populacional de grupos e certas pré-adaptações. Apresentar tais fatores ecológicos não é tarefa fácil, pois a adaptação dos animais eussociais às adversidades ambientais ocorreram nos mais diferentes ecossistemas ao longo dos milhares de anos de evolução (15). Mas, algumas características marcantes motivam uma proposta teórica nova em que a seleção natural padrão assume o protagonismo que antes era exclusivamente condicionado pela seleção de parentesco. O esquema do modelo se encontra da Figura (22).

Como a Figura (22) sugere, a vertente da hipótese ecológica propõe dois modelos concorrentes para explicitar a sequência evolutiva de organizações sociais simples até a eussocialidade. A princípio ambos os modelos pressupõem que existe um gene capaz de promover o altruísmo, que será denominado gene eussocial (representado na Figura (22) pelo círculo com um ponto). Duas questões chaves entre esses dois modelos são: até que ponto o grau de parentesco é um fator discriminante para a dinâmica evolutiva, e o outro é sobre a importância da seleção de parentesco como uma força de indução e manutenção da eussocialidade.

Modelo A. Nesse modelo o altruísmo surge como produto da seleção atuando em seus alelos prescritores (gene eussocial) através de uma rede de parentesco. Nesse ambiente a seleção de parentesco é uma força fortemente associativa, enquanto que a seleção

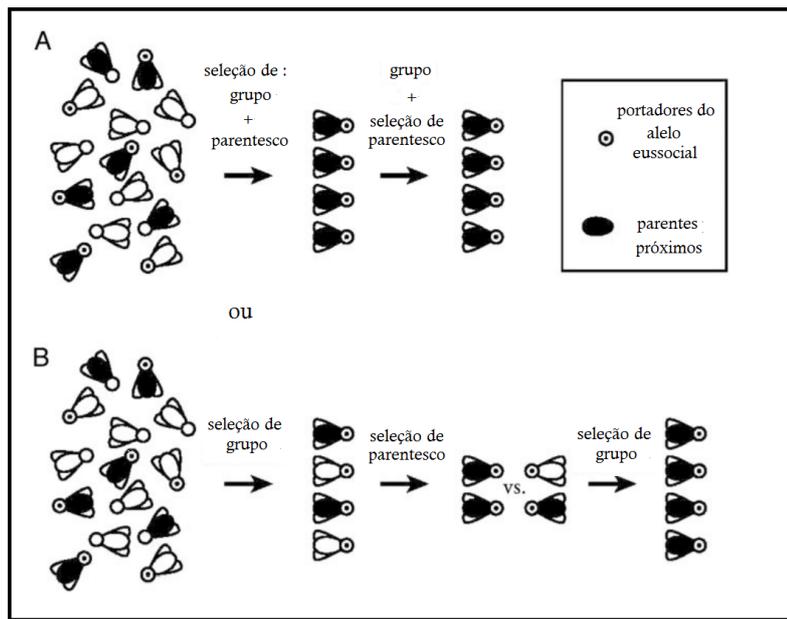


Figura 22 – Surgimento da eussocialidade em um modelo com genética haplodiploide. Resultados para a competição entre um alelo do tipo residente, A , e um alelo mutante recessivo, a , que prescreve o comportamento eussocial. Existem três tipos de fêmeas: AA (vermelho), Aa (verde) e aa (azul); as fêmeas do tipo aa ficam com o ninho com probabilidade q . Existem dois tipos de machos: A (vermelho). A segunda hipótese (B) ainda mantém o mecanismo da Seleção de Grupos como um precursor essencial da junção dos indivíduos em grupos, indivíduos portadores do alelo eussocial. Nessa sequência evolutiva a seleção de parentesco pode ou não se manifestar como uma força diretiva da coerção dos indivíduos dos grupos, porém, a sua influência para a dinâmica evolutiva é fraca. O parentesco na hipótese (B), diferentemente da hipótese (A), surge através da supressão causada pela própria Seleção de Grupos. Figura extraída e traduzida de [15].

padrão ao nível individual é uma força dissolutiva. Após essa junção o sistema evolui dirigido pelas pressões ambientais através de dois fatores: a Seleção de Grupos e a seleção de parentesco. No modelo A o alto grau de parentesco precede a origem da eussocialidade.

Modelo B. Nesse modelo alternativo o altruísmo surge como produto da Seleção de Grupos atuando sobre o gene eussocial (alelos prescritores do comportamento altruísta). Pressupõe-se que esses alelos possuem flexibilidade na manifestação dos fenótipos, ou seja, eles direcionam os indivíduos a ocuparem as diferentes funções da colônia – reprodutores ou operários – de acordo com suas características fisiológicas e ou comportamentais. Dependendo do estágio evolucionário do modelo B a seleção de parentesco pode ser: ausente, fracamente associativa ou fracamente dissolutiva. Mas, nessa hipótese a seleção de parentesco não é capaz de direcionar a dinâmica evolutiva, esse

papel advém exclusivamente da Seleção de Grupos através das pressões ambientais. No modelo B o alto grau de parentesco surge da eussocialidade em si, mas não é um pré-requisito para que ela seja alcançada.

O principal objetivo da hipótese ecológica é motivar a sequência do modelo B, já que este modelo propõe uma abordagem alternativa aos modelos anteriores. Para tanto será evidenciado alguns aspectos sobre a seleção de parentesco que justificam o papel reduzido que esse tipo de seleção tem no modelo B.

Primeiramente, o alto parentesco que surge no decorrer das etapas do modelo acelera a concentração dos genes eussociais, entretanto não funciona como uma força seletiva, pois o alto parentesco em si não é uma forma de seleção, apesar de poder ser favorecido pela Seleção de Grupos. Neste contexto, a seleção de parentesco seria o favorecimento preferencial de parentes colaterais dentro dos grupos de acordo com o seu grau de relacionamento e parentesco [15].

Em segundo, a seleção de parentesco é entendida, muitas vezes, como uma força associativa. Isso se deve pelo fato do benefício da ação altruísta do indivíduo, para com os parentes, produzir um aumento da frequência de características fenotípicas que os parentes tenham em comum. Dessa forma, a concentração do alelo altruísta promove o comportamento social nas próximas gerações [4]. Porém, existem evidências de que a seleção de parentesco pode atuar como uma força dissolutiva. Por exemplo, as abelhas carpinteiras, que pertence à subfamília Xylocopinae⁴, frequentemente se agrupam e se organizam em uma hierarquia similar a de rainha e operária. Mas, nesse caso, se não há parentesco, as subordinadas preferem ficar e, caso haja parentesco, as mesmas deixam o grupo. Portanto, esse exemplo é consistente com a seleção de parentesco, mas o efeito é dissolutivo [130]. Inclusive, alguns conjuntos de estudos concluíram que a seleção de parentesco age de forma fracamente dissolutiva, pois ela pode surgir de nepotismos e conflitos entre os membros da colônia [131,132].

Em terceiro, existe um crescente corpo de evidências mostrando que a seleção de parentesco não é um fator crucial para a evolução da eussocialidade. Como, por exemplo, têm-se a rara produção de machos por operárias em colônias dos Hymenopteras, com uma única rainha fecundada, contrariando a previsão dos modelos baseados em seleção de parentesco [133]. O fato de que colônias com baixo grau de parentesco entre os operários tem crescimento esmagador e taxa de reprodução maior do que aquelas com alto grau de parentesco [134]. Mesmo que a seleção de parentesco tenha sido empregada para analisar o comportamento das vespas eussociais, está crescendo, recentemente, o uso da Seleção de Grupos para analisar a evolução da eussocialidade em abelhas [135] e em diversos grupos das subfamílias de formigas Ponerinae e Formicinae [136-138].

⁴ Essas abelhas são semi-sociais facultativas, sendo um possível exemplo de um estágio anterior a evolução da eussocialidade [15].

Ao pensarmos que a sequência necessária para evolução da eussocialidade passa pelo cenário do modelo B (esquematizado pela Figura 22), é necessário evidenciar alguns pontos. É fato que as condições favoráveis para a evolução da organização eussocial são raras na natureza [15], pois, dentre os cerca de mais de 2600 famílias taxonômicas (vivas) de insetos e outros artrópodes atualmente conhecidos, somente 15 contém insetos eussociais, ou seja, menos de 0,58% dessas famílias [63,69,139]. Porém, quando essas raras condições existem, não é difícil conceber que a plasticidade de um único genoma, que é conhecida como plasticidade fenotípica, poderia ser modificada através da Seleção de Grupos. Num primeiro momento, cria-se um sistema de reprodução cooperativo e, depois, um sistema de castas, o que então definiria a eussocialidade [15], uma vez que a adaptação programativa da plasticidade fenotípica, como resposta as contingências ambientais, é um princípio bem estabilizado da genética [140].

Conceitualmente, a **plasticidade fenotípica** é caracterizada pelo fato de um único gene estar associado a múltiplos fenótipos [141,142]. Portanto, se o alelo eussocial possuir plasticidade fenotípica, teremos propriedades como, por exemplo, rainhas e operários com morfologias distintas compartilhando um único gene – ou um conjunto deles – em comum. A plasticidade fenotípica é condicionada pelas mudanças abióticas e bióticas do ambiente, como, por exemplo, a resposta à densidade de predadores, mudanças de temperatura, pluviosidade etc. Geralmente, os percussores da plasticidade são fatores intensos e estressantes [142,143]. Entretanto, o repertório de fenótipos que a plasticidade fenotípica exhibe pode representar alto custo de manutenção que será debitado da aptidão do indivíduo [144]. Afinal, como a eussocialidade evoluiu sob condições ímpares, supor um gene eussocial com plasticidade não representa necessariamente uma adversidade.

Por fim, para entender as condições que viabilizaram a evolução dos animais eussociais segundo o modelo B, é interessante propor uma analogia: a colônia eussocial como uma fábrica dentro de um forte. A fábrica é a rainha junto aos operários do berçário que cuidam das proles até a maturidade. Já o forte, é o conjunto de duas partes: uma é o abrigo no qual a colônia foi estabelecida e a outra parte são os operários que fazem guarda, reparam e ampliam as dimensões do forte [88,145]. Para que esse sistema complexo, composto de divisões interdependentes, denominado de fábrica, surja, primeiro é necessário algumas **pré-adaptações** que direcionem esses animais para o comportamento coletivo⁵. Principalmente caso esses animais tenham se desenvolvido em ambientes adversos no qual a **formação de grupos** era a melhor forma de sobrevivência. Uma segunda regra chave para a transição da organização social de grupos para à eussocialidade, consistente com a primeira, é a **defesa contra os inimigos**, especificamente contra predadores, parasitas e competidores [126,146].

⁵ Já que a princípio, esses animais tinham uma organização social mais primitiva, podendo ser de casais, comunais, ou até mesmo serem solitários.

Uma vez que as fábricas – colônias eussociais – estão centradas em um forte bem estabelecido, a possibilidade de se desenvolver, cada vez mais, é eminente. Esse desenvolvimento se manifesta através da divisão diversificada do trabalho, com funções específicas para cada indivíduo, da alta numerosidade de indivíduos não reprodutores e também da comunicação através de linguagens químicas [15]. Assim, colônias como a sociedade dos cupins, das formigas e de outros Hymenopteras, possuindo uma linguagem química sofisticada baseada em feromônios, podem alcançar até dezenas de milhões de indivíduos [133].

6.4 Hipótese de seleção de grupos

A última hipótese a ser tratada será denominada de hipótese de seleção de grupos, pois sua dinâmica evolutiva é formulada matematicamente pelo uso da seleção de grupos. A hipótese de seleção de grupos, diferentemente da hipótese ecológica, não se baseia no mecanismo da seleção de parentesco [11]. A hipótese da seleção de grupos é composta de cinco etapas, das quais quatro já são suficientes para consolidar a evolução da eussocialidade.

Primeira etapa, "formação de grupos": Existem vários motivos que podem fazer com que as espécies se agrupem. Grupos podem ser formados quando certas disposições de comida e abrigo estão em uma região específica do ambiente, quando os filhos ficam próximos dos pais etc [147]. Os indivíduos, por sua vez, podem ou não permanecer juntos e, quando permanecem juntos, isso pode ser em razão do benefício mútuo ou por outros mecanismos, como, sinergismo ou manipulação [148].

Segunda etapa, "a ocorrência da combinação mínima e necessária de características pré-adaptativas" (uma combinação que provavelmente inclua um valioso e defensivo ninho): Uma vez que os indivíduos estão agrupados, para que o grau de organização social aumente, é necessário acumular características que deem manutenção ao grupo. Exemplos dessas características são a defesa, um abrigo seguro e recursos de forrageamento. Essas pré-adaptações, que se desenvolveram elevando o grau de socialização dos membros do grupo, são consequências da radiação adaptativa [11]. Exemplos de tais pré-adaptações estão fortemente evidenciados nos Hymenopteras. Temos, por exemplo, o caso de abelhas solitárias⁶ que, induzidas a ficar juntas em experimentos, comportam-se de forma a dividir o trabalho de guarda, de escavação de túneis e de forrageamento [149, 150]. Em pelo menos duas espécies das abelhas *lasioglossum*, as fêmeas se engajam em um esquema de hierarquia em que o comando é feito por uma abelha, sendo essa uma característica compartilhada com os animais eussociais primitivos. Outra pré-adaptação importante exibida pelos Hymenopteras é o **provisionamento progressivo**. Para entender o conceito de provisionamento progressivo é interessante salientar os três estágios de socialização

⁶ Abelhas: *Ceratina* e *Lasioglossum*.

seguintes. O primeiro deles é a provisão de comida para a prole, como fazem certas espécies de vespas parasitas que colocam um ovo no abdômen da aranha, o ovo irá se desenvolver em uma larva que aos poucos irá consumir o corpo da aranha. Mesmo que a vespa não tenha cuidado parentais com a proteção do ovo, ela teve o empenho de depositá-lo sobre sua fonte de alimento [151]. O segundo estágio é caracterizado pela construção de um ninho seguro com provisão de comida, a exemplo disto, temos algumas espécies de vespas que constroem ninhos de barro com formas arquitetônicas engenhosas e antes de sela-los depositam em seu interior uma presa, sendo essa, geralmente uma larva ou uma aranha que irá proporcionar o desenvolvimento e nutrição da prole da vespa [152]. Já no terceiro e mais completo estágio, além da presença dos dois estágios anteriores, temos o comportamento de guarda do ninho e o cuidado parental de alimentar as larvas ao longo de seu desenvolvimento, compondo um estado em que há provisionamento de comida, abrigo, cuidado parental e guarda. Esse estado é chamado de provisionamento progressivo [11].

Terceira etapa, "a aparição do gene eussocial": Com as condições favoráveis, é possível o surgimento do gene eussocial, portador da plasticidade fenotípica. Esse estágio é ainda enigmático, pois, as condições para o surgimento desse alelo não são claras. Particularmente, a natureza do processo que originou o alelo eussocial poderia ser de mutação ou recombinação, dado que os alelos eussociais ainda não estão identificados. O surgimento do gene eussocial prescreveria o fenótipo do comportamento altruísta. Este, por sua vez, regularia a persistência e a coesão dos membros do grupo. Muito provavelmente, o comportamento cooperativo, condicionado pelo alelo eussocial, faria com que a dispersão se tornasse escassa. Em outras palavras, surgiria o fenômeno da filopatria. Outro fator relevante dessa etapa é a durabilidade⁷ do ninho, que se torna um elemento chave para a manutenção do grupo [11].

Quarta etapa, "as características emergentes": Uma vez que as etapas anteriores são sequenciadas temos um cenário de indivíduos convivendo em um grupo, tipicamente uma colônia, portando um gene eussocial. Como os indivíduos do grupo interagem entre si, as características fenotípicas derivadas desse gene comum, o gene eussocial, começam a se modificar através das forças ambientais e da seleção natural, assim como, pela seleção de grupos [11]. Seguidamente, a diversidade de funções e organização dos indivíduos – como a composição de castas – decorrentes da flexibilidade do alelo eussocial, promovem a composição de um sistema com características emergentes, com alto grau de organização social, comunicação e abundância de integrantes. O grupo então exhibe integração dos indivíduos que executam tarefas específicas e inter-dependentes.

Quinta etapa, "eussocialidade avançada": Mesmo que as quatro etapas anteriores sejam uma sequência capaz de detalhar um modelo de evolução do comportamento

⁷ Para que haja persistência dos filhos nos agregados familiares é necessário que o ninho tenha os recursos básicos renovados constantemente.

eussocial, para a maioria das espécies eussociais, ainda existem aqueles que possuem uma sociedade ainda mais complexa e organizada que os demais. Como exemplo, algumas espécies de formigas e cupins [10]. Mesmo que as colônias eussociais estejam estabelecidas, a seleção natural ainda poderá fazer com que algumas destas sociedades sejam mais frequentes que outras [11,15]. Esse nível de evolução ainda carece de modelos e análises, mas acredita-se que as mudanças nesse cenário sejam derivadas das seções de multinível [11]. Essas mudanças modificam o ciclo de vida da colônia, estabelecendo redes sociais cada vez mais complexas e frequentemente elaborando extremos, como a presença de casta operária estéril [26]. Assim, esses seres eussociais avançados, com auxílio da numerosa⁸ casta operária estéril e de apenas alguns poucos indivíduos reprodutores, que compõem a casta reprodutiva, formam uma estrutura similar a de um superorganismo. A Figura 23 ilustra as etapas para a evolução da eussocialidade.

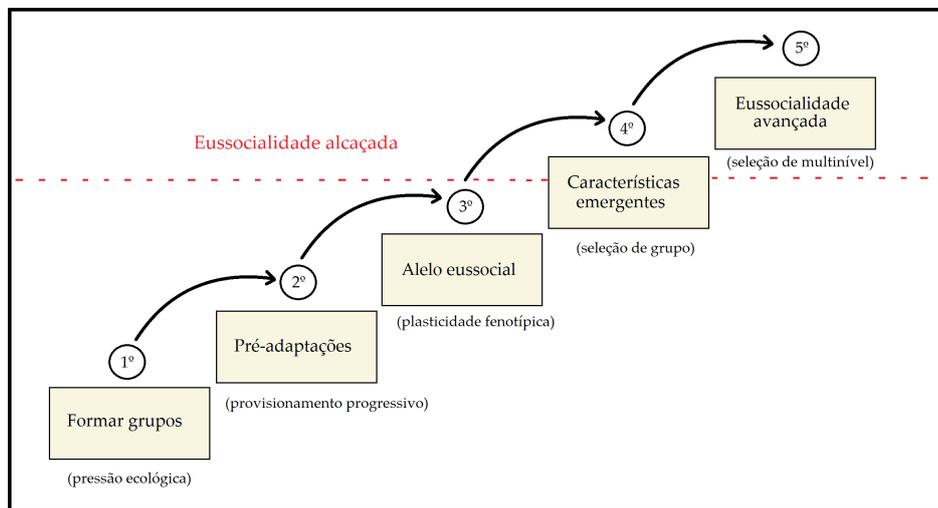


Figura 23 – Sequência necessária para evolução da eussocialidade segundo a hipótese de seleção de grupos.

6.4.1 Exemplo - População Hymenoptera haplodiplóide

Para ilustrar a aplicação da seleção de grupos no estudo da eussocialidade, consideremos um caso específico dos Hymenoptera. Apesar de apresentarem o mecanismo de reprodução haplodiplóide, que não é compartilhado por todos os demais eussociais [26], esse modelo é bastante instrutivo.

Suponha uma população de insetos haplodiploides com a presença de dois alelos: *A* dominante e *a* recessivo. Nessa população, as fêmeas fecundadas do tipo solitário constroem um ninho, põe os ovos, criam as larvas e a prole deixa o ninho quando se desenvolve. Será assumido que o comportamento de dispersão pode ser afetado por mutações gênicas.

⁸ E esses indivíduos completamente estéreis com diferenças morfológicas marcantes podem chegar a um número de composição na casa de dezenas de milhões de integrantes em numa única colônia [153].

Dessa forma, postula-se que o alelo mutante a induz as filhas do tipo solitário a ficarem no ninho. Dado os dois alelos, teremos três possibilidades para as fêmeas: filhas com AA e Aa certamente deixarão o ninho -uma vez que possuem o alelo dominante que induz a migração- e filhas com aa ficarão no ninho com certa probabilidade, tornando-se operárias. Por causa da genética haplodiplóide que, no caso específico das abelhas, faz com que os óvulos não fecundados se convertam em machos e os fecundados se convertem em fêmeas, os machos terão apenas um alelo: A ou a . Diferente das fêmeas, os machos com os alelos de ambos os tipos deixam o ninho, como acontece na maioria dos eussociais pertencentes aos Hymenoptera.

Sequencialmente, através do cruzamento do macho com a fêmea, teremos seis tipos de fêmeas fecundadas: $AA - A$, $aa - a$. Essa notação é tal que as duas primeiras letras denotam o genótipo da fêmea e a terceira letra denota o genótipo do esperma que ela recebeu. Apenas as mães dos tipos $Aa - a$ e $aa - a$ poderão estabelecer colônias, pois, nos demais casos, as outras mães não terão filhos que ficarão ao seu lado.

A ideia do modelo é analisar a competição entre dois alelos: o residente A e o mutante a . Esse alelo mutante é responsável por induzir o comportamento de permanecer no ninho com a mãe. Sejam q_1 , q_2 e q_3 as probabilidades de que as fêmeas dos tipos AA , Aa e aa , respectivamente, fiquem no ninho, sendo assim operárias. Uma vez que existe a probabilidade das filhas ficarem junto de suas mães, poderão ser feitas colônias de tamanhos variáveis. Por isso, introduziremos uma grandeza que quantificará a abundância das colônias, sendo notacionado que $X_{jk-l,i}$ em que $j, k, l \in \{A, a\}$ e $1 \leq i \leq \infty$ será a medida da abundância das colônias com i operárias fundada por uma rainha do tipo $jk - l$. Por exemplo: $X_{Aa-a,7}$ se refere a abundância de colônias com sete operárias fundadas por uma rainha do tipo $Aa - a$.

A rainha numa dada colônia terá taxa de natalidade e mortalidade dependente do tamanho i , b_i e d_i , respectivamente. As operárias só terão taxa de mortalidade, denotada por α , pois, nesse modelo eussocial, elas compõem uma casta que não reproduz.

A rainha também pode produzir novas rainhas. Essa totipotência é representada no modelo pelas filhas que deixam a colônia em busca de se acasalarem e formar novas colônias. Uma vez que existem as probabilidades q_1 , q_2 e q_3 , também existem as probabilidades $(1 - q_1)$, $(1 - q_2)$ e $(1 - q_3)$, que denotam respectivamente as probabilidades de que as filhas dos tipos AA , Aa e aa deixem a colônia. Seguidamente, a abundância de rainhas virgens - que deixaram a colônia para tentar acasalar - será caracterizada por x_{AA} , x_{Aa} e x_{aa} . Os filhos por sua vez, no caso dos Hymenoptera, não exibem uma probabilidade de ficar ao lado de suas mães. Eles sempre deixam o ninho. A abundância dos machos do tipo A é dada por y_A e abundância dos machos do tipo a é dada por y_a . O parâmetro β caracteriza a taxa dos acasalamentos bem sucedidos.

Poderemos quantificar a dinâmica da abundância das colônias através de seis sistemas de equações diferenciais, um sistema para cada um dos 6 tipos de rainha fundadora. Os elementos, a princípio, que irão compor a variação da abundância das colônias de um dado tipo e tamanho serão:

1. **Acasalamentos bem sucedidos:** uma vez que uma rainha deixa sua colônia natal e sai para acasalar ela estará sujeita a predadores e a fatores abióticos que podem impedir de se acasalar [71]. O mesmo vale para o zangão. Portanto os acasalamentos bem sucedidos são fundamentais para a composição de novas colônias.
2. **Produção e mortalidade das operárias:** o aumento das operárias é um dos principais fatores que eleva a quantidade de indivíduos da colônia. Quanto mais operárias forem produzidas, mais a colônia poderá crescer e, uma vez que as operárias não reproduzem, elas serão controladas pelas sua taxa de mortalidade.
3. **Produção de rainhas:** a produção de filhas que deixam a colônia (rainhas) afeta indiretamente a abundância das colônias, aumentando a abundância de rainhas virgens. Dessa forma, a relevância para a abundância das colônias não está com a produção das filhas rainhas em si, mas, com o fato delas serem bem sucedidas no acasalamento fundando novas colônias.
4. **Abundância de zangões:** esse fator é importante para que as rainhas virgens passem a ser contabilizadas como possíveis fundadoras de novas colônias. Tanto esse fator, quanto os dois anteriores, estão intimamente relacionados com a taxa de natalidade das rainhas.
5. **Taxa de mortalidade:** assim como podemos associar a rainha fundadora a uma taxa de natalidade, também teremos a sua taxa de mortalidade. Nesse sentido, teremos um controle da colônia, pois, a morte da rainha fundadora representa o fim da colônia.

Na Figura 24 podemos ver o esquema de como os cinco fatores acima controlam a abundância das colônias.

De posse das especificações acima, podemos equacionar os fatores que alteram a abundância das colônias de um dado tipo e tamanho. Para começar, a variação na abundância das colônias com apenas uma operária e fundada por uma rainha do tipo $AA - A$ será:

$$\dot{X}_{AA-A,1} = \underbrace{\beta x_{AA} y_A}_{\text{novas rainhas}} - \underbrace{b_1 q_1 X_{AA-A,1}}_{\text{novas operárias}} - \underbrace{d_1 X_{AA-A,1}}_{\text{mortalidade interna}} + \underbrace{\alpha X_{AA-A,2}}_{\text{mortalidade externa}} \quad (6.1)$$

O primeiro termo do lado direito refere-se às rainhas virgens que se acasalam e fundam uma nova colônia. O segundo refere-se às colônias já estabelecidas com uma única

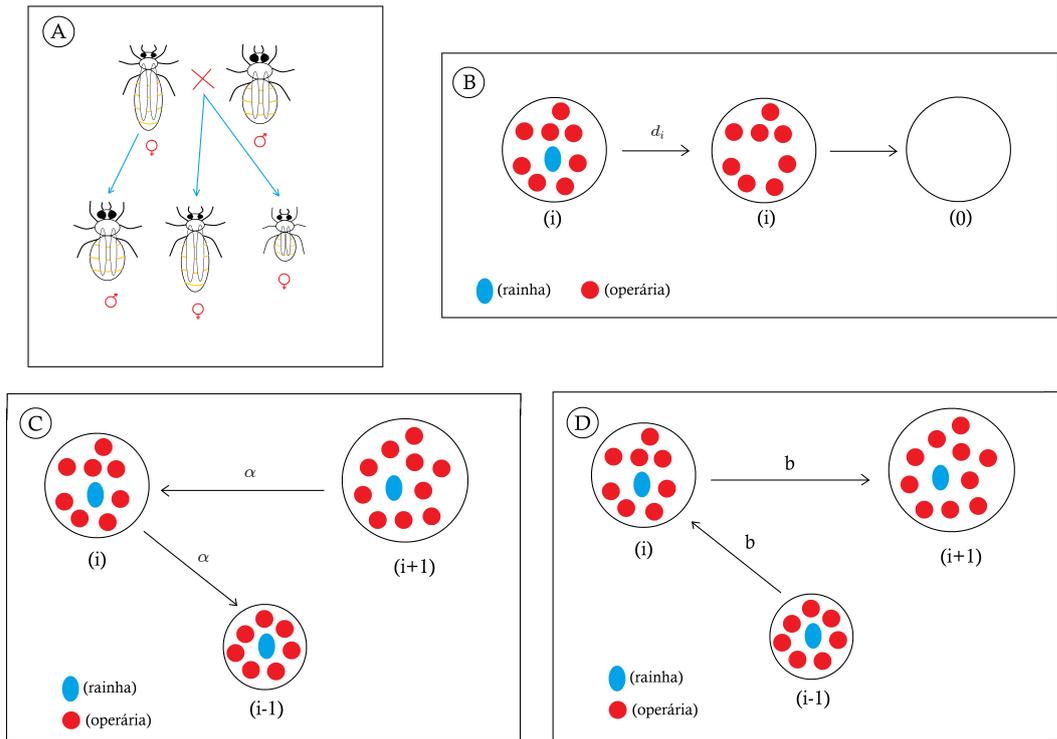


Figura 24 – Fatores que controlam a abundância das colônias: (A) os acasalamentos bem sucedidos; (B) a mortalidade da rainha fundadora; (C) a taxa de mortalidade das operárias; (D) a taxa de natalidade da rainha fundadora.

operária em que houve reprodução, aumentando mais uma operária, passando então a compor a abundância das colônias de duas operárias⁹. O terceiro termo refere-se às colônias que perderam sua rainha (taxa de mortalidade interna) e o quarto ao contingente das colônias que possuíam duas operárias mas uma morreu (taxa de mortalidade externa).

No caso da variação na abundância das colônias com um número genérico de operárias, ou seja, $2 \leq i \leq \infty$, e que é fundada por uma rainha do tipo $AA - A$, a dinâmica é dada por

$$\dot{X}_{AA-A,i} = q_1(b_{i-1}X_{AA-A,i-1} - b_iX_{AA-A,i}) - d_iX_{AA-A,i} - \alpha(i-1)X_{AA-A,i} + \alpha iX_{AA-A,i+1} \quad (6.2)$$

A dinâmica das colônias fundadas pelas rainhas dos tipos $AA - a$, $aa - A$ e $aa - a$

⁹ Se a rainha produzir uma nova operária, a colônia, que antes compunha a abundância das colônias de uma operária, agora irá compor as de duas operárias.

é similar:

$$\begin{cases} \dot{X}_{AA-a,1} = \beta x_{AA}y_a - b_1q_2X_{AA-a,1} - d_1X_{AA-a,1} + \alpha X_{AA-a,2} \\ \dot{X}_{AA-a,i} = q_2(b_{i-1}X_{AA-a,i-1} - b_iX_{AA-a,i}) - d_iX_{AA-a,i} - \alpha(i-1)X_{AA-a,i} + \alpha iX_{AA-a,i+1} \\ \dot{X}_{aa-A,1} = \beta x_{aa}y_A - b_1q_2X_{aa-A,1} - d_1X_{aa-A,1} + \alpha X_{aa-A,2} \\ \dot{X}_{aa-A,i} = q_2(b_{i-1}X_{aa-A,i-1} - b_iX_{aa-A,i}) - d_iX_{aa-A,i} - \alpha(i-1)X_{aa-A,i} + \alpha iX_{aa-A,i+1} \\ \dot{X}_{aa-a,1} = \beta x_{aa}y_a - b_1q_3X_{aa-a,1} - d_1X_{aa-a,1} + \alpha X_{aa-a,2} \\ \dot{X}_{aa-a,i} = q_3(b_{i-1}X_{aa-a,i-1} - b_iX_{aa-a,i}) - d_iX_{aa-a,i} - \alpha(i-1)X_{aa-a,i} + \alpha iX_{aa-a,i+1} \end{cases} \quad (6.3)$$

Os casos em que a rainha fundadora for portadora do genótipo heterozigótico apresentarão uma pequena modificação nas equações, pois ela poderá produzir filhas portando dois genótipos diferentes. De qualquer forma, a estrutura das equações permanecerá idêntica à do casos anteriores. A começar, nos casos em que uma rainha fundadora for do tipo $Aa - A$ e tiver apenas uma filha operária, a dinâmica da abundância de colônias será dada por

$$\dot{X}_{Aa-A,1} = \beta x_{Aa}y_A - b_1 \left(\frac{q_1 + q_2}{2} \right) X_{Aa-A,1} - d_1X_{Aa-A,1} + \alpha X_{Aa-A,2}, \quad (6.4)$$

pois a filha operária da rainha $Aa - A$ será com probabilidade $\frac{1}{2}$ uma filha do tipo AA , ficando no ninho com probabilidade q_1 , e com a mesma probabilidade $\frac{1}{2}$ a filha será Aa , ficando no ninho com probabilidade q_2 . Não é difícil ver que para o caso $2 \leq i \leq \infty$ teremos

$$\dot{X}_{Aa-A,i} = \left(\frac{q_1 + q_2}{2} \right) (b_{i-1}X_{Aa-A,i-1} - b_iX_{Aa-A,i}) - d_iX_{Aa-A,i} - \alpha(i-1)X_{Aa-A,i} + \alpha X_{Aa-A,i+1} \quad (6.5)$$

Da mesma forma, podemos equacionar a dinâmica da abundância das colônias fundadas pela rainha do tipo $Aa - a$:

$$\begin{cases} \dot{X}_{Aa-a,1} = \beta x_{Aa}y_a - b_1 \left(\frac{q_2+q_3}{2} \right) X_{Aa-a,1} - d_1X_{Aa-a,1} + \alpha X_{Aa-a,2} \\ \dot{X}_{Aa-a,i} = \left(\frac{q_2+q_3}{2} \right) (b_{i-1}X_{Aa-a,i-1} - b_iX_{Aa-a,i}) - d_iX_{Aa-a,i} - \alpha(i-1)X_{Aa-a,i} + \alpha X_{Aa-a,i+1} \end{cases} \quad (6.6)$$

Com essas equações esgotamos as possibilidades para a dinâmica da abundância dos seis tipos possíveis de colônia. Mesmo que nessas equações tenha sido sintetizada a dinâmica relativa as colônias em si, ainda podemos escrever os sistemas de equações diferenciais que afetam a dinâmica das rainhas virgens. Essas, por sua vez, na medida em que acasalarem, poderão compor novas colônias. Portanto, os sistemas de equações que descrevem a abundância das colônias também está relacionado com o sistemas de equações que descrevem a abundância das rainhas virgens. Não podemos esquecer que a dinâmica das colônias é afetada pela dinâmica da população de machos (zangões). A taxa

de mortalidade das rainhas virgens e dos zangões serão, respectivamente, medidas pelos parâmetros g e h . Para a abundância de rainhas virgens teremos que

$$\begin{cases} \dot{x}_{AA} = (1 - q_1) \sum_{i=1}^{\infty} b_i (X_{AA-A,i} + \frac{1}{2} X_{Aa-A,i}) - x_{AA} (g + \beta(y_A + y_a)) \\ \dot{x}_{Aa} = (1 - q_2) \sum_{i=1}^{\infty} b_i (X_{AA-a,i} + \frac{1}{2} X_{Aa-A,i} + \frac{1}{2} X_{Aa-a,i} + X_{aa-A,i}) - x_{Aa} (g + \beta(y_A + y_a)) \\ \dot{x}_{aa} = (1 - q_3) \sum_{i=1}^{\infty} b_i (\frac{1}{2} X_{Aa-a,i} + X_{aa-a,i}) - x_{aa} (g + \beta(y_A + y_a)) \end{cases} \quad (6.7)$$

Note que são três fatores que afetam a abundância das rainhas virgens: a produção de novas rainhas virgens^[10]; a taxa de mortalidade das mesmas, assim como o contingente de rainhas virgens que estão acasalando e foram bem sucedidas nisso.

Uma vez que os zangões não compõem colônias, após acasalarem, um certo número desses sobrevivem^[11]. No modelo será considerado um curto tempo de vida útil para eles, mas, não será descartada a possibilidade de acasalarem repetidas vezes. Portanto, a abundância dos machos será regulada por dois fatores, a produção de novos machos pelas diferentes rainhas e pela sua taxa de mortalidade h . A dinâmica da abundância dos zangões será dada por

$$\begin{cases} \dot{y}_A = \sum_{i=1}^{\infty} b_i (X_{AA-A,i} + X_{AA-a,i} + \frac{1}{2} X_{Aa-A,i} + \frac{1}{2} X_{Aa-a,i}) - h y_A \\ \dot{y}_a = \sum_{i=1}^{\infty} b_i (\frac{1}{2} X_{Aa-A,i} + \frac{1}{2} X_{Aa-a,i} + X_{aa-A,i} + X_{aa-a,i}) - h y_b \end{cases} \quad (6.8)$$

Note que apenas o genótipo da rainha importa, pois, na reprodução haplodiplóide os machos são produzidos pelos ovos não fertilizados.

Para analisar computacionalmente as equações acima é conveniente introduzir uma densidade limitante, ϕ , multiplicando as taxas de nascimento. A escolha dessa densidade será tal que $\phi = 1/(1 + \eta X)$, no qual η é uma constante (um parâmetro que pode dar escala ao tamanho da população) e X é o tamanho total da população, ou seja, $X = X_0 + \sum_{i=1}^{\infty} i X_i$. No entanto, para comparar a performance das abelhas eussociais com as abelhas do tipo solitário, que são portadoras do alelo A , podemos convencionar o regime de que o alelo eussocial, a , é recessivo. Consequentemente, teremos que $q_1 = q_2 = 0$ e $q_3 = q > 0$, então sempre que as fêmeas forem portadoras do alelo residente A , AA e Aa , elas deixarão o ninho. Apenas as fêmeas aa permanecem como operárias na sua colônia natal.

Portanto, o contingente das abelhas solitárias, cuja abundância será X_0 , terá sua dinâmica regulada pela simples equação diferencial:

$$\dot{X}_0 = (b_0 \phi - d_0) X_0 \quad (6.9)$$

No entanto, só será possível existir dois tipos de colônias, as fundadas pelas rainhas do tipo $Aa - a$, que terá um grupo menor de filhas operárias, pois, haverá a presença de

¹⁰ Que advêm da taxa de natalidade e da abundância dos diferentes tipos de colônias.

¹¹ Na natureza morrem após o acasalamento, sendo muito baixa a chance ocorrer acasalamentos reincentes ^[71].

descendência heterozigótica Aa . E haverá também colônias fundadas pelas rainhas do tipo $aa - a$, esta por sua vez, com o maior contingente em média, pois, têm toda a descendência homozigótica sa . Assim, o sistema de equações diferenciais, que regule a dinâmica das colônias, será:

$$\begin{cases} \dot{X}_{Aa-a,1} = \beta x_{Aa} y_a - b_1 \frac{q}{2} X_{Aa-a,1} - d_1 X_{Aa-a,1} + \alpha X_{Aa-a,2} \\ \dot{X}_{Aa-a,i} = \frac{q}{2} (b_{i-1} X_{Aa-a,i-1} - b_i X_{Aa-a,i}) - d_i X_{Aa-a,i} - \alpha(i-1) X_{Aa-a,i+1} + \alpha X_{Aa-a,i+1} \\ \dot{X}_{aa-a,1} = \beta x_{aa} y_a - b_1 q X_{aa-a,1} - d_1 X_{aa-a,1} + \alpha X_{aa-a,2} \\ \dot{X}_{aa-a,i} = q (b_{i-1} X_{aa-a,i-1} - b_i X_{aa-a,i}) - d_i X_{aa-a,i} - \alpha(i-1) X_{aa-a,i+1} + \alpha X_{aa-a,i+1} \end{cases} \quad (6.10)$$

Os benefícios para a eussocialidade só começam a aparecer quando a colônia alcança o tamanho crítico de $m = 3$, para todos os tamanhos de colônias tal que $i \geq m$ foi assumido que a taxa de mortalidade da rainha é $d = 0.01$ e a taxa de natalidade é $b = 4$. As análises feitas pelo artigo possibilita mostrar que $q \approx 0.7$ há uma reversão repentina. Já para $0.7 < q < 0.88$ o alelo eussocial supera o solitário: todas as fêmeas são aa e todos os machos são a . Entretanto, para $q > 0.88$ as fêmeas heterozigóticas Aa podem se tornar abundantes, ou seja, temos um contingente de muitas colônias fundadas por rainhas do tipo $Aa - a$. Os gráficos da Figura 25 mostram a condição de equilíbrio estável alcançado para a condição inicial no qual o alelo a (eussocial) é raro. Essa condição é pertinente para analisar as condições que viabilizaram a origem da eussocialidade.

A análise do modelo do exemplo (6.4.1) induz que a eussocialidade é selecionada quando a fecundidade da rainha cresce rapidamente, mesmo que o tamanho da colônia ainda seja pequeno. Assim como a necessidade da redução da taxa de mortalidade da rainha, quando a mesma esta na presença de operárias¹². Mas, a análise do modelo leva a conclusões interessantes como: reduzir somente a taxa de mortalidade não é suficiente para evolução da eussocialidade, também é necessário aumentar a taxa de fecundidade da rainha.

Os resultados do modelo também apontam para a dificuldade da eussocialidade evoluir. Pois, a mesma precisa de parâmetros bem favoráveis. Para exemplificar essa dificuldade, segundo os resultados das simulações, uma rainha com apenas duas operárias precisaria aumentar oito vezes a taxa de fecundidade e reduzir dez vezes a taxa de mortalidade, pois, se fosse assumido uma taxa de fecundidade aumentada em sete vezes, ainda não seria suficiente para a eussocialidade evoluir [11]. Por isso, a probabilidade de uma espécie solitária alcançar tamanho provisionamento que viabilize o surgimento do comportamento eussocial é baixa.

¹² Na presença de operárias a rainha pode se dedicar a função de reprodução, sendo assistida pelo esforço das filhas, que lhe provém alimento, segurança, e cuidam da sua prole.

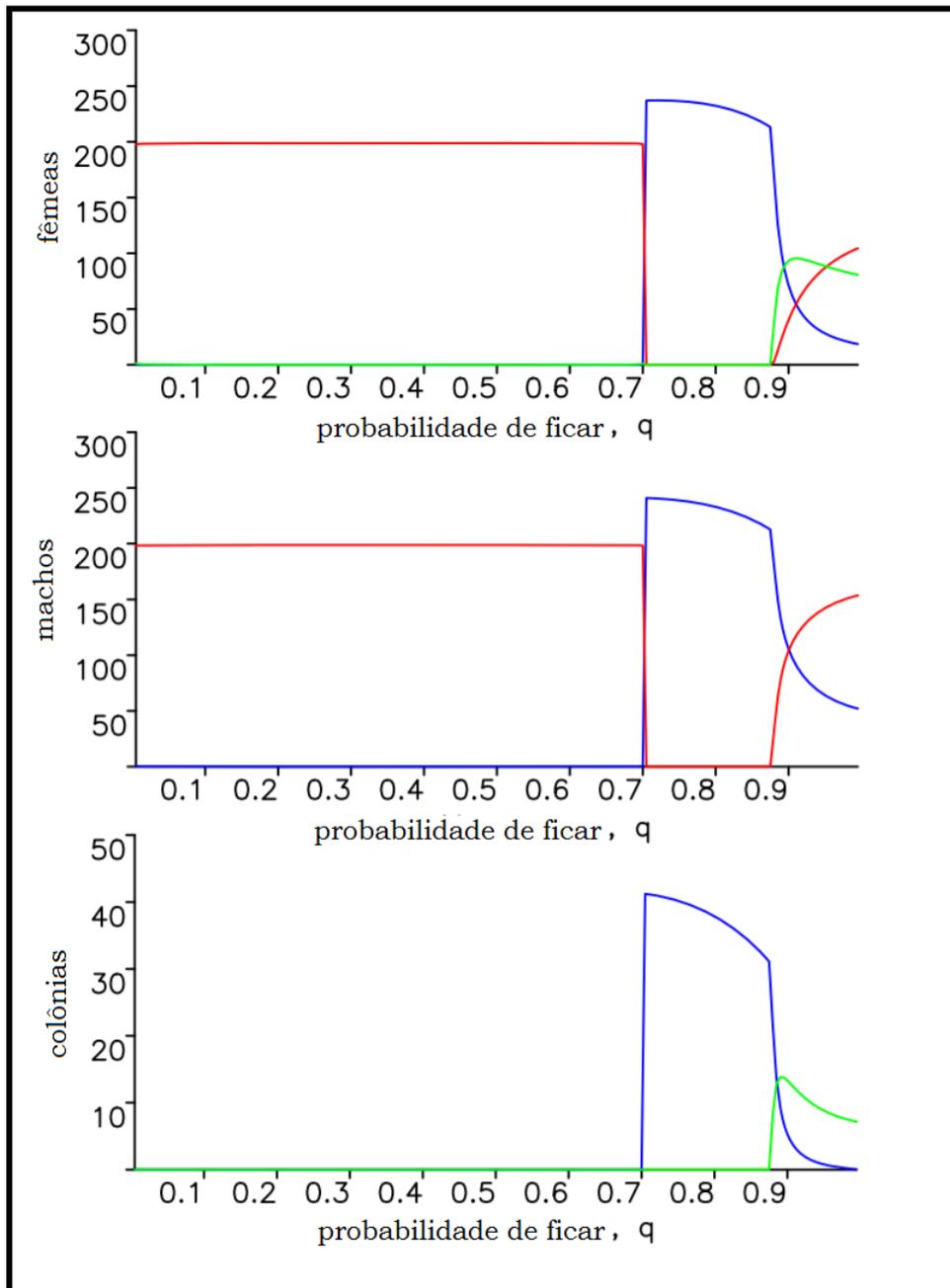


Figura 25 – Surgimento da eussocialidade em um modelo com genética haplodiploide. Resultados para a competição entre um alelo do tipo residente, A , e um alelo mutante recessivo, a , que prescreve o comportamento eussocial. Existem três tipos de fêmeas: AA (vermelho), Aa (verde) e aa (azul); as fêmeas do tipo aa ficam com o ninho com probabilidade q . Existem dois tipos de machos: A (vermelho) e a (azul). As simulações do sistema mostram o equilíbrio alcançado a partir de uma condição inicial em que o alelo solitário A domina a população. No entanto, para $0.7 < q < 0.88$, o alelo eussocial substitui o solitário. Para $0.88 < q < 1$ existe coexistência. Valores dos parâmetros: $b_0 = 0.5$, $m = 3$, $b = 4$, $\beta = 0.1$, $\eta = 0.01$; taxas de mortalidade: $d_0 = \alpha = g = h = 0,1$ e $d = 0.01$. Figura extraída de [52]

6.4.2 Conclusões

Finalmente, podemos expor as 5 principais conclusões que fazem desse modelo uma base mais completa e menos complicada que os demais apresentados, pois, não é necessário confrontar dilemas sociais – como o altruísmo dos operários – nem fazer manobras de cálculo e de teoria exaustivas para incorporar aptidão inclusiva, parentesco e seleção de parentesco como algo fundamental [11,52]. As conclusões são:

(I) **O modelo não utiliza a seleção de multinível.** Há apenas um nível de seleção que opera sobre a colônia. A colônia é tratada como uma extensão da rainha cujos os genes são as unidades de seleção. A seleção, por sua vez, atuará entre as rainhas e fêmeas solitárias ou entre as diferentes rainhas.

(II) **Parentesco não é um parâmetro.** Algo que talvez seja uma das grandes vantagens desse modelo é que o parentesco não é um fator decisivo para a evolução da eussocialidade. O fato da eussocialidade evoluir depende dos padrões demográficos da rainha, e não do parentesco.

(III) **Parentesco é uma consequência.** Uma vez que a eussocialidade evoluir, as colônias serão constituídas de indivíduos com alto grau de parentesco, pois as filhas da rainha ficam ao seu lado ajudando a produzir novos descendentes.

(IV) **O modelo direciona as medidas empíricas de interesse.** Como exemplo de medida, tem-se o efeito do tamanho da colônia nos parâmetros demográficos da rainha, como a taxa de ovoposição e a longevidade média. Esse modelo também destaca a importância de um gene eussocial na transição “solitário-eussocial”. Identificando o código genético, bem como a flexibilidade fenotípica dos genes envolvidos e as pressões ambientais que derivarão essas seleções, um melhor entendimento dessa transição poderá ser feito.

(V) **Realocação do foco evolutivo.** A teoria de aptidão inclusiva não é útil para ver a socialidade como um jogo entre operários e rainhas, pois essa teoria fornece uma abordagem centrada nos operários e não no gene (alelo eussocial). Uma vez que o operário é colocado como centro de análise, é inevitável deparar com questões do tipo: "Por que os operários sacrificam sua aptidão reprodutiva em prol da reprodução de outro indivíduo (rainha)?" Mas, uma vez que centralizamos a análise no gene e não no operário, essa questão altruísta não aparecerá. Operários e rainhas não são agentes independentes, suas características são determinadas pelos mesmos alelos, podemos até pensar que os operários são uma parte da estratégia da rainha para reproduzir.

7 Rotas para eussocialidade

Os animais compõe sociedades com diversos níveis de organização, que vai do nível menos interagente, ao qual pertencem os animais solitários, até o nível de maior organização social, ao qual pertencem os animais eussociais. Nesse capítulo discutiremos duas hipóteses de rotas evolutivas para conectar os extremos solitário e eussocial: a rota parassocial e a rota subssocial. Para se analisar a viabilidade evolutiva dessas rotas, iremos estudar a evolução a partir de operações de construção, em que unidades se juntam para formar grupos. Essa análise baseia-se fortemente na hipótese de seleção de grupos, discutida no capítulo anterior. Para finalizar, apresentaremos o esboço de um modelo que será investigado futuramente.

7.1 Rotas parassocial e subssocial

O nível mais avançado de organização social, a eussocialidade, é o resultado da evolução a partir do modo de vida solitário. Os animais solitários vivem grande parte de sua vida sem interagir socialmente com quaisquer outros indivíduos de sua espécie. Essa interação só acontece para a reprodução no ato do acasalamento, compondo assim o nível menos organizado socialmente. Já os animais eussociais, conforme foi abordado no capítulo 5, são tão dependentes das interações sociais, que dificilmente um indivíduo sobrevive caso seja levado a uma vida solitária.

Na rota **parassocial**, a organização social que sucede a vida solitária inicia-se com uma vida comunal, na qual os animais da mesma espécie, sem necessariamente terem grau de parentesco, convivem em um ninho em comum (um abrigo). Porém, cada par cria seus filhos separadamente, exibindo comportamento cooperativo apenas para construção do abrigo. O próximo nível é chamado de quassisocial. Nesse nível, além de compartilharem o mesmo ambiente, as várias fêmeas, que reproduzem simultaneamente, prestam cuidados maternos cooperativos entre si. Por fim, o último estágio antes da organização eussocial é chamado de semissocial. Nesse nível, em adição às características dos estágios anteriores, existem indivíduos que não reproduzem, compondo uma casta operária. É importante salientar que, conforme mostrado na Tabela 4, nos estágios intermediários da sequência parassocial não existem sobreposições de gerações.

A segunda rota é chamada de **subssocial**, cuja principal característica é a crescente proximidade da prole com os pais, geralmente manifestando-se através do crescente cuidado maternal. Já o segundo nível da sequência subssocial, que sucede os animais solitários, é chamado de subssocial primitivo. Nesse nível, as fêmeas, após a postura dos ovos, cuidam diretamente da prole por um tempo antes de se tornarem adultas, quando então se afastam,

	Atributos da sociabilidade		
Níveis de socialização	Cuidados parentais cooperativos	Castas reprodutivas	Sobreposição de gerações
Sequência Parassocial			
Solitário	×	×	×
Comunal	×	×	×
Quasissocial	✓	×	×
Semissocial	✓	✓	×
Eussocial	✓	✓	✓
Sequência Subssocial			
Solitário	×	×	×
Subssocial Primitivo	×	×	×
Subssocial Intermediário I	×	×	✓
Subssocial Intermediário II	✓	×	✓
Eussocial	✓	✓	✓

Tabela 4 – As duas sequências de evolução de organização social: a Sequência Parassocial e a Sequência Subssocial [10].

não havendo, assim, sobreposições de gerações. O próximo nível é chamado de subssocial intermediário I. Nesse nível, a fêmea permanece com a cria mesmo após os filhos atingirem a idade adulta, assegurando assim maiores interações entre a mãe e os filhos. Agora é possível haver sobreposições de gerações. No penúltimo nível que precede o nível eussocial, chamado de subssocial intermediário II, os filhos mais velhos ajudam a mãe em cuidados cooperativos com as proles mais jovens, podendo haver filhos ou filhas dedicando seu tempo aos cuidados parentais dos irmãos, o que representaria o surgimento da casta operária.

A principal diferença entre as duas hipóteses é que a hipótese subssocial têm como aspecto chave o alto grau de parentesco entre os membros do grupo, enquanto que para a hipótese parassocial o parentesco não é um fator discriminante [16]. Existe um intenso debate sobre qual das duas rotas evolutivas é a mais provável para explicar a evolução do comportamento social ao nível eussocial [154, 155]. Portanto, testar se a forma de organização social comunal representa um provável estágio evolutivo intermediário na evolução da eussocialidade continua sendo uma questão central da evolução da sociabilidade animal [16].

Certas características dos eussociais, como a perda da totipotência reprodutiva, ou seja, castas com performances comportamentais e morfológicas distintas, suportam a hipótese subssocial [14, 26]. Mas, a maior evidência a favor da hipótese subssocial é o fato de que todos os insetos eussociais avançados conhecidos atualmente evoluíram de espécies que eram monogâmicas em seu tempo de vida [14, 124]. Atualmente, para os insetos, é geralmente aceito que a provável rota evolutiva é a rota subssocial, mas, para os demais animais eussociais fora da classe Insecta, ainda permanecem lacunas sobre as rotas evolutivas [16].

7.2 Mecanismos de construção de agregados sociais

A natureza apresenta diversos níveis de organização. Partículas elementares, moléculas, células, organismos multicelulares, colônias e sociedades mais complexas formam o tecido no qual unidades menores compõem as unidades maiores. Para se analisar a construção no nível eussocial, convém analisar dois mecanismos construtivos: ficar-junto (F-J) e se-agrupar (S-A). Como o nome sugere, a operação (F-J) é caracterizada por compor grupos através da inibição da migração dos filhos, aumentando, assim, o número de indivíduos do complexo. Já a operação (S-A) é evidenciada quando indivíduos¹, partindo de origens distintas, se agrupam, formando um complexo temporário. Os dois mecanismos construtores² podem ser vistos esquematizados na Figura 26.

O mecanismo se-agrupar (S-A), caracterizado pela junção dos indivíduos em um grupo, surge quando a união dos indivíduos garantem vantagens sobre a vida individual. Exemplos desses benefícios são a maior atenção e a melhor defesa contra predadores, como visto em grupos de suricatos, no qual alguns indivíduos fazem o papel de vigia contra predadores enquanto demais executam as tarefas diárias do grupo e, quando sofrem ameaça, juntam-se numa defesa performada em grupo. Outro benefício é a maior capacidade de detecção e de colheita de recursos alimentares de difícil localização, como pode ser visto nas alcateias de lobos que se organizam em grupos para separar, encurralar e atacar as presas, inclusive, com estratégias próprias de caça [156]. Por sua vez, o mecanismo ficar-junto (F-J) também pode ocorrer quando os filhotes atrasam a dispersão e permanecem com o grupo natal. Um exemplo de um fator restringe a migração dos filhos, ocasionando a dispersão atrasada, pode ocorrer porque os filhotes são incapazes de encontrar seus próprios locais de nidificação [156]. Também pode ocorrer quando mutações ou modificações comportamentais impedem que os filhotes deixem o ninho.

É possível, por meio das operações (F-J) e (S-A), decodificar as principais etapas das hipóteses parassocial e subsocial (veja a Tabela 4). Uma vez que o mecanismo (F-J) já expressa a permanência do(s) filho(s) com o seu genitor, definiremos o mecanismo pré-(F-J) como sendo uma permanência dos filhos com os pais, mas por tempo limitado. Um exemplo claro de pré-(F-J) são as espécies subsociais primitivas, pois elas alimentam a prole durante partes de seu desenvolvimento e, ao alcançarem o desenvolvimento adulto, ambos, pais e filhos, dispersam-se. Por sua vez, definiremos o mecanismo pré-(S-A) como sendo uma agregação de unidades não interagentes, isto é, um grupo que é composto de unidades com alta proximidade. Portanto, a primeira etapa social da rota parassocial, a organização comunal, será simplesmente decodificada pela operação pré-(S-A). O nível quasisocial, em que há interação entre os integrantes do grupo, inclusive com cuidados

¹ Inclusive sem parentesco comum.

² As operações ficar-junto (F-J) e se-agrupar (S-A) aparentemente estão envolvidas nas maiores transições evolutivas da vida na terra [17].

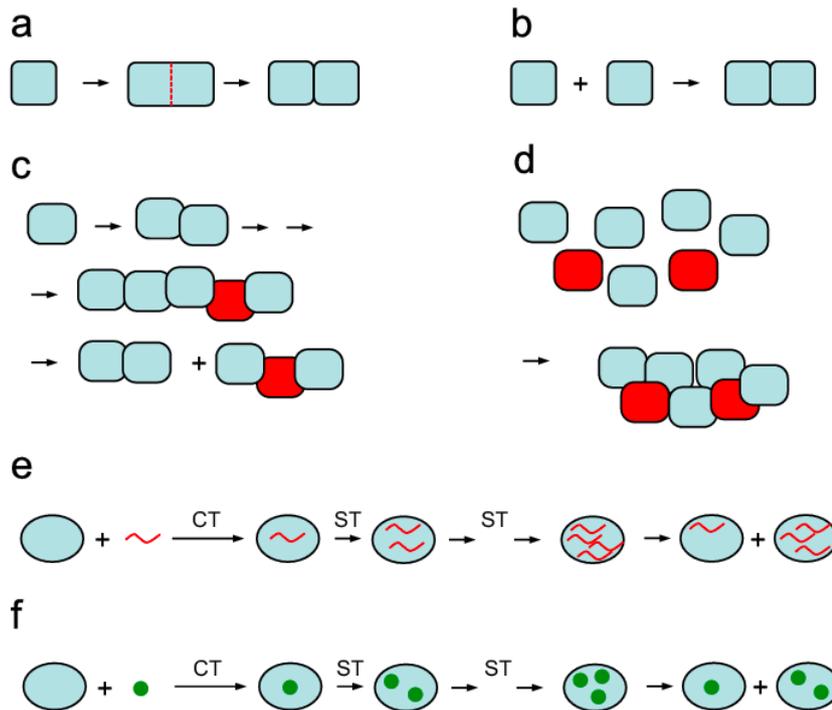


Figura 26 – Duas operações construtivas aparentemente simples dão origem a complexos diversos. (a) A operação ficar-junto (F-J) se caracteriza quando um indivíduo reproduz e seu filho permanece ao seu lado, formando uma junção. (b) A operação se-agrupar (S-A) se caracteriza quando dois indivíduos se juntam, formando um agrupamento. Se considerarmos dois tipos de indivíduos: o tipo cinza e o tipo vermelho. O tipo vermelho representa os filhos dos indivíduos do tipo cinza que sofreram mutação. (c) Através do mecanismo (F-J) é possível formar dois complexos distintos, entretanto dois processos adjacentes também são necessários: mutação e fragmentação. (d) Através do mecanismo (S-A) um complexo heterogêneo, composto pelos tipos residente e mutante, pode ser formado rapidamente. (e)/(f) É possível haver combinação tanto de indivíduos distintos, representado por unidades distintas, quanto dos dois mecanismos ficar-junto (F-J) e se-agrupar (S-A). Por exemplo, a sequência (f) representa a teoria endossimbiótica, que se baseia no mecanismo (S-A) de diferentes bactérias e no mecanismo (F-J) dos endossimbiontes após a reprodução no hospedeiro. Figura extraída de [17].

aloparentais, manifesta-se pela presença de dois mecanismos combinados: (S-A) + pré-(F-J). O penúltimo nível da rota parassocial é marcado pelo surgimento da divisão do trabalho. Portanto, essa etapa é decodificada pelos mecanismos construtores (S-A) + pré-(F-J) + divisão do trabalho. Conseqüentemente, podemos sintetizar a rota parassocial pela seguinte transição de mecanismos: (solitário) \rightarrow pré-(S-A) \rightarrow (S-A) + pré-(F-J) \rightarrow (S-A) + pré-(F-J) + divisão do trabalho \rightarrow (eussocial). Já a rota subsocial terá como acréscimo ao nível subsocial primitivo a permanência da prole adulta com o genitor, caracterizando assim o nível subsocial intermediário I, portanto essa nova etapa pode ser decodificada como: (F-J). E como penúltimo nível, anterior a eussocialidade, têm-se a

etapa subsocial Intermediária II, com divisão do trabalho entre os filhos que permanecem com os genitores, logo, essa etapa poderá ser associada com a presença dos mecanismos: (F-J)+ divisão do trabalho. Sendo assim, é possível sintetizar a rota parassocial pela seguinte transição de mecanismos: (solitário) \rightarrow pré-(F-J) \rightarrow (F-J) \rightarrow (F-J)+ divisão do trabalho \rightarrow (eusocial).

Portanto, ficar-junto (F-J) é o principal mecanismo que conduz os animais da organização da vida solitária à vida eussocial através da rota subsocial [11, 157], enquanto o mecanismo se-agrupar (S-A) pode levar da vida solitária à vida eussocial através da rota parasocial [139]. Dada essa motivação, podemos analisar modelos simples, em que as duas operações de construção podem ser evidenciadas e diferenciadas.

Level of Sociality	Cooperative Brood Care	Overlapping generations	Division of labor	ST/CT framework
Solitary	-	-	-	solitary
Subsocial	-	-	-	preST
Communal	-	-	-	preCT
Quasisocial	+	-	-	CT+preST
Semisocial	+	-	+	CT + preST + division of labor
Eusocial (subsocial route)	+	+	+	preST \rightarrow ST + division of labor
Eusocial (parasocial route)	+	+	+	CT+preST \rightarrow CT+ST + division of labor

Figura 27 – Podemos ver como os mecanismos (F-J) e (S-A) podem ser empregados nas principais etapas das hipóteses Parassocial e Quasisocial. Figura extraída de [17].

7.2.1 Ficar-junto (F-J)

Consideremos dois tipos de unidades: A e B . As unidades do tipo A podem se agrupar formando complexos de tamanhos variáveis e as unidades do tipo B se comportam como indivíduos solitários. O tamanho dos complexos formados por unidades do tipo A será quantificado pelo índice i , com $1 \leq i < \infty$, ou seja, A_i denota os complexos do tipo A com tamanho i . Os complexos A_i produzem novas unidades a uma taxa a_i . As unidades do tipo B reproduzem-se a uma taxa b . O tipo A forma complexos através da permanência dos filhos, os quais podem permanecer junto da unidade genitora com probabilidade q . Também existe a probabilidade $(1 - q)$ do filho se desprender do agregado e, assim, em futuros episódios reprodutivos, compor seu próprio agregado. Nesta população, os agregados A_i possuem taxa de mortalidade d_i , enquanto que os indivíduos do tipo B , que

não compõem agregados, possuem taxa de mortalidade d . Como a população é regulada pelo mecanismo ficar-junto (F-J), podemos esquematizar a dinâmica da população pelas seguintes reações [17]:



É conveniente introduzir a variável x_i para denotar a abundância dos agregados do tipo A_i e a variável y para denotar abundância dos indivíduos solitários do tipo B . Destarte, é possível representar as reações (7.1) através de um sistema de equações diferenciais. A primeira equação é a seguinte:

$$\dot{x}_1 = \underbrace{(1-q) \sum_{\substack{\{i\} \\ i>1}} a_i x_i}_{\text{migração dos agregados}} - \overbrace{qa_1 x_1}^{\text{unidades que reproduziram}} - \overbrace{d_1 x_1}^{\text{unidades que morreram}} - \phi x_1. \tag{7.2}$$

Conforme está evidenciado na equação diferencial (7.2), são três fatores que controlam a abundância das unidades do tipo A . O primeiro fator é a migração dos filhos, pois as novas unidades produzidas pelos agregados podem deixar o convívio do grupo com probabilidade $(1-q)$. Já o segundo fator contabiliza as unidades que tiveram agregamento de filhos, visto que cada nova unidade ficará com o genitor com probabilidade q . O terceiro fator é simplesmente a taxa de mortalidade que reduz o contingente de unidades do tipo A . O termo adicional ϕ é escolhido de modo que a abundância total de unidades seja constante, ou seja, $y + \sum_{\substack{\{i\} \\ i>1}} ix_i = C$ onde C é uma constante. Para um agregado de tamanho $i \in \{2, 3, \dots\}$, a dinâmica evolutiva é dada por:

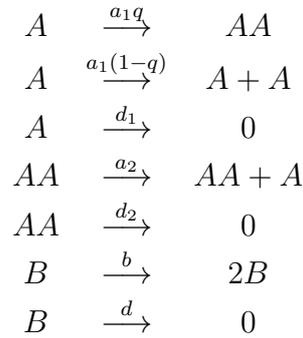
$$\dot{x}_i = \underbrace{qa_{i-1} x_{i-1}}_{\text{novos agregados de tamanho } i} - \overbrace{qa_i x_i}^{\text{novos agregados de tamanho } i+1} - \overbrace{d_i x_i}^{\text{unidades que morreram}} - \phi x_i. \tag{7.3}$$

Como as unidades do tipo B não compõem agregados a dinâmica da abundância do tipo B será simplesmente:

$$\dot{y} = (b-d)y - \phi y. \tag{7.4}$$

É possível sem perda de generalidade assumir que $y + x_1 + \sum_{\substack{\{i\} \\ i>1}} ix_i = 1$, pois, a constante escolhida não altera as conclusões da dinâmica. Como consequência, podemos obter uma expressão para a densidade limitante, ϕ , através da equação (7.4), ao perceber que $-\dot{y} = \dot{x}_1 + \sum_{\substack{\{i\} \\ i>1}} i\dot{x}_i$ e pelo uso das equações (7.2) e (7.3). Portanto é possível obter que $\phi = (b-d)y + \sum_i (a_i - id_i)x_i$.

Podemos, então, analisar o caso particular no qual número máximo de unidades por agregado seja $i = 2$. Nesse caso as reações possíveis para a população serão:



Ao conjunto de reações acima podemos associar o seguinte sistema de equações diferenciais, que especifica a dinâmica da abundância do agregado AA e as duas formas de unidades A e B :

$$\begin{cases}
 \dot{x}_1 = (1 - 2q)a_1x_1 + a_2x_2 - (\phi + d_1)x_1 \\
 \dot{x}_2 = qa_1x_1 - (\phi + d_2)x_2 \\
 \dot{y} = (b - (d + \phi))y
 \end{cases} \quad (7.5)$$

O termo $(1 - 2q)$ na equação de x_1 é o resultado da soma de dois fatores: o fator $(1 - q)a_1$, que representa os filhos das unidades A que migraram, e o fator $-qa_1$, que quantifica os novos agregados do tipo AA . Portanto, somando os fatores $(1 - q)a_1 - qa_1$ teremos que $(1 - 2q)a_1x_1$. Dado o vínculo $i_{max} = 2$, os filhos do agregado AA que migram contribuem com o fator a_2x_2 . Por sua vez, a dinâmica dos agregados AA será afetada diretamente pela permanência dos filhos do tipo A com seus pais, ou seja, o fator qa_1x_1 contribui positivamente para que novos agregados AA surjam. Para finalizar, inclui-se as taxas de morte.

Se assumirmos que os dois tipos, solitário e (F-J), competem pelo mesmo nicho, teremos que o sistema será caracterizado por exclusão competitiva. Nas análises feitas a seguir será adotado, por simplicidade, que $d_i = d = 0$, além disso, esse caso preserva as conclusões de exclusão competitiva. Então, obteremos dois vínculos $y + x_1 + 2x_2 = 1$ e $\phi = by + a_1x_1 + a_2x_2$. Ao utilizarmos os vínculos e a condição de que equilíbrio em x_i , agregados, seja estável contra a invasão por parte do tipo solitário, y , será fornecido a desigualdade

$$b^2 - ba_1(1 - 2q) - qa_1a_2 < 0. \quad (7.6)$$

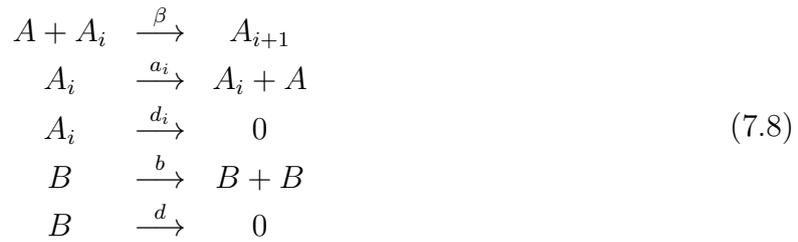
Por exemplo, no caso particular de $b = a_1$ a desigualdade [7.6](#) acima conduz a um simples resultado: $a_2 > 2a_1$. Entretanto, como o sistema está sujeito ao vínculo da densidade limitante, ϕ , é possível adotar, sem perda de generalidade, $b = 1$. Essa escolha é conveniente para obtermos o seguinte resultado:

$$q > \frac{1 - a_1}{a_1(a_2 - 2)}. \quad (7.7)$$

Portanto, é perceptível que a capacidade dos agregados (F-J) sobressaírem sobre os indivíduos solitários dependem de que a probabilidade da permanência dos filhos seja alta. No entanto, como a probabilidade é delimitada pela unidade, $q \leq 1$, é possível obter a seguinte condição: $a_2 > 1 + 1/a_1$. Conseqüentemente, existem valores de a_i que não são grandes o suficiente para que o mecanismo construtor (F-J) seja favorecido.

7.2.2 Se-agrupar (S-A)

Novamente vamos considerar dois tipos de unidades básicas: A e B . As unidades do tipo A podem se agrupar formando complexos de tamanhos variáveis e as unidades do tipo B se comportam como indivíduos solitários. Se restringirmos nossa análise apenas aos complexos homogêneos³ teremos como diferenciar o mecanismo ficar-junto (F-J) do mecanismo se-agrupar (S-A), pois o mecanismo (S-A) requer a presença de unidades diferentes para formar complexos, enquanto que o mecanismo (F-J) pode desenvolver complexos a partir de uma única unidade. Podemos esquematizar o mecanismo (S-A) pelas seguintes reações:



No qual, β denota a taxa com o qual um agregado de tamanho i qualquer sofre o agregamento de uma unidade do tipo A .

Da mesma forma que fizemos para o mecanismo (F-J), se x_i denota a abundância dos agregados A_i e y denota a abundância das unidades do tipo B , a dinâmica das reações (7.8) será dada por um sistema de equações diferenciais:

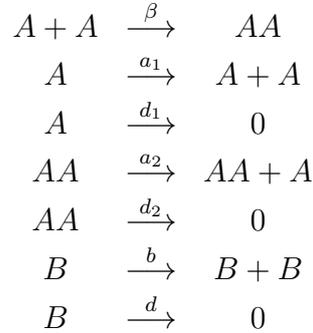
$$\dot{x}_1 = \underbrace{\sum_{\substack{\{i\} \\ i>1}} a_i x_i}_{\text{reprodução dos agregados}} - \overbrace{\beta x_1 \sum_{\substack{\{i\} \\ i>1}} x_i - \beta x_1^2}_{\text{unidades que agregaram}} - \overbrace{d_1 x_1}_{\text{unidades que morreram}} - \phi x_1. \tag{7.9}$$

$$\dot{x}_i = \underbrace{\beta x_1 x_{i-1}}_{\text{novos agregados de tamanho } i} - \overbrace{\beta x_1 x_i}_{\text{novos agregados de tamanho } i+1} - \overbrace{d_i x_i}_{\text{unidades que morreram}} - \phi x_i. \tag{7.10}$$

$$\dot{y} = (b - d)y - \phi y. \tag{7.11}$$

³ Evitando assim os complexos mistos entre os dois tipos.

Para exemplificar, podemos então analisar o caso particular cujo número máximo de unidades por agregado seja $i = 2$. Nesse caso as reações possíveis para a população são dadas por



A dinâmica da abundância do agregado A_2 e as duas formas de unidades A e B é dada por

$$\begin{cases}
 \dot{x}_1 = a_1x_1 + a_2x_2 - 2\beta x_1^2 - (\phi + d_1)x_1 \\
 \dot{x}_2 = \beta x_1^2 - (\phi + d_2)x_2 \\
 \dot{y} = (b - (d + \phi))y
 \end{cases} \quad (7.12)$$

A condição de equilíbrio $y = 0$ fornece que:

$$x_1 = \frac{a_1 + \sqrt{a_1^2 + 4a_2\beta}}{4\beta + a_1 + \sqrt{a_1^2 + 4a_2\beta}}, \quad (7.13)$$

$$x_2 = \frac{2\beta}{4\beta + a_1 + \sqrt{a_1^2 + 4a_2\beta}}. \quad (7.14)$$

Para que o equilíbrio $y = 0$ seja estável é necessário que $\phi > b$. Conseqüentemente,

$$\frac{\left(a_1 + \sqrt{a_1^2 + 4a_2\beta}\right)^2}{2\left(4\beta + a_1 + \sqrt{a_1^2 + 4a_2\beta}\right)} > b. \quad (7.15)$$

Considerando o caso particular de $b = a_1$, a desigualdade [7.15](#) conduz novamente a um simples resultado: $a_2 > 2a_1$. Entretanto, se $b = 1$ é conveniente analisar a condição $a_1 < 1$ e $a_2 > 2$. Nesse caso, obtêm-se

$$\beta > \frac{(1 - a_1)(a_2 - 2a_1)}{(a_2 - 2)^2}. \quad (7.16)$$

Portanto, vê-se que o sucesso dos agregados do tipo (S-A) depende da capacidade de junção dos unidades do tipo A , β , seja alta. Agora, ao contrário do mecanismo (F-J), sempre existe um valor de b grande o suficiente para prevalecer o mecanismo (S-A), desde que $a_2 > 2$.

7.3 Modelo e seguimentos preliminares

Uma das formas de se estudar a evolução em populações finitas é através de simulações baseadas em "modelos evolucionários de base individual" (MEBI (do inglês "*individual-based evolutionary models*") [158]). Esses modelos (MEBI) permitem um alto grau de complexidade para os indivíduos e também para as interações entre os mesmos. Esses modelos simulam populações como sendo compostos por organismos individuais distintos. Cada indivíduo tem um conjunto de variáveis de estado, que representam os atributos e comportamentos dos indivíduos. No entanto, diferentemente dos modelos tradicionais populacionais através de equações diferenciais, que são descritos em termos de parâmetros populacionais impostos na escala da população, os modelos evolucionários de base individual são modelos na escala individual, nos quais os comportamentos no nível de população emergem das interações entre os indivíduos autônomos e deles com seu ambiente (abiótico) [159].

Portanto, uma vantagem dos modelos individuais em relação aos modelos tradicionais é que eles podem incorporar qualquer número de mecanismos no nível individual. Particularmente, os MEBI representam uma abordagem contemporânea da genética de populações, os quais fornecem uma estrutura mais rica e realista para descrever a demografia e mudança evolutiva [158]. Especialmente os métodos de Monte Carlo são convenientes para tratar da análise de tais processos, visto que o método é amplamente empregado para estudar processos estocásticos.

O modelo de simulação adotado consiste de uma rede quadrada ($L \times L$) com condições periódicas de contorno. Cada sítio possui uma capacidade populacional máxima de k indivíduos. Os indivíduos de um dado tipo serão selecionados para reproduzir ou morrer aleatoriamente com taxas de nascimento, b , e de morte, d . Quando um indivíduo for sorteado para reproduzir, o seu descendente poderá ocupar o sítio natal ou então um dos 4 sítios vizinhos. O que irá regular o processo de migração dos filhos é o tipo de seu pai. Entretanto, se um indivíduo é escolhido para morrer, a população total será decrescida de uma unidade e o seu sítio apresentará uma nova disponibilidade de ocupação.

Para representar as rotas evolutivas foi adotado que a população pode ter três tipos de unidades: os indivíduos solitários, designados por S ; os indivíduos comunais, designados por Co ; e os indivíduos subsociais, designados por Su . Como o nome sugere, os indivíduos do tipo S não interagem com quaisquer outros indivíduos, de forma que o seu sítio só poderá ser ocupado por apenas um único indivíduo. Caso esse indivíduo venha a ser sorteado aleatoriamente para morrer o seu sítio poderá ser ocupado pelos descendentes dos outros indivíduos. No entanto, quando um indivíduo do tipo S é sorteado para reproduzir seu filho só irá ocupar um dos 4 sítios vizinhos caso ele esteja vazio. Esse procedimento representa a dispersão limitada que pode ocorrer com as espécies solitárias e, também, representa o estilo de vida dos mesmos, que não convivem em coexistência

com seus descendentes ou com os descendentes dos outros.

Os indivíduos do tipo comunal, Co , coexistem em grupos. Por isso, o sítio de um indivíduo Co poderá alocar os descendentes dos demais. Entretanto, foi suposto que cada sítio possui uma capacidade populacional limitada. Portanto, teremos uma condição limitante sobre a reprodução do tipo Co pois, ao reproduzir, um indivíduo comunal terá seu filho alocado apenas num dos 4 sítios que não tenha alcançado a ocupação máxima. Naturalmente, estamos supondo o comportamento de dispersão dos filhos, como acontece nos animais que se organizam comunalmente.

Por sua vez, os indivíduos do tipo subssocial, Su , tem a formação de seu grupo a partir da permanência de seus descentes. Por isso, a menos que a capacidade (k) do sítio seja esgotada, quando um indivíduo do tipo Su reproduzir, seu filho permanecerá no sítio de seu pai. Caso a capacidade do sítio natal seja alcançada o filho deverá buscar por um dos 4 sítios vizinhos que esteja vazio. Note que se um sítio qualquer abrigasse dois ou mais indivíduos do tipo Su de origens distintas isso caracterizaria o comportamento comunal e não o subssocial.

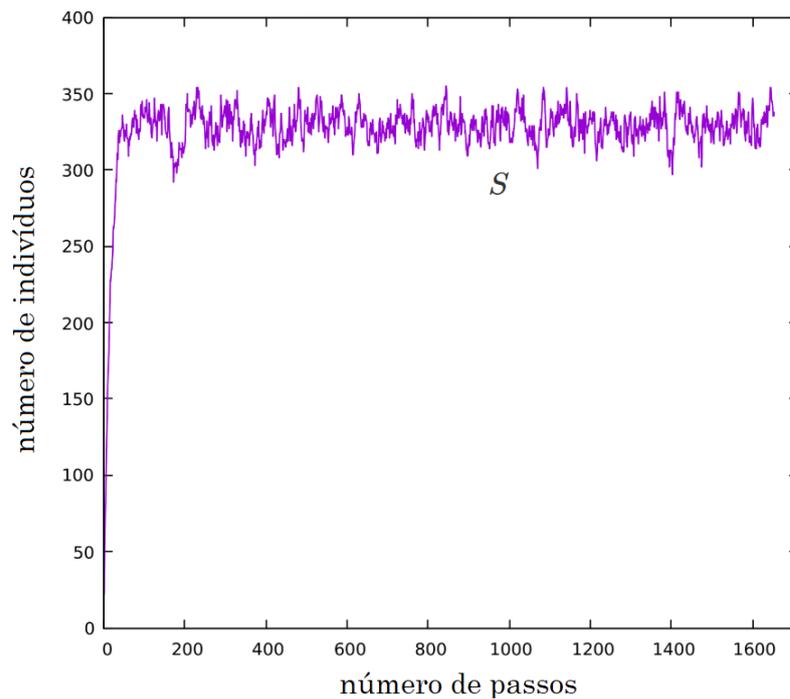


Figura 28 – É possível ver a distribuição do número de indivíduos do tipo S em função da quantidade de passos de Monte Carlo. É perceptível ver que a distribuição estacionária é alcançada rapidamente. Valores dos parâmetros: $b = 0.1$, $d = 0.05$, $k = 30$, $L = 20$.

Os resultados para o caso de população homogênea, composta por um único tipo, são mostrados nos gráficos das Figuras [28](#) e [29](#). O tipo solitário S é tal que cada sítio só pode ser ocupado por um único indivíduo, portanto o número máximo de indivíduos

ocupantes é L^2 . Dada a distribuição da Figura 28, é perceptível que o tipo S alcança uma distribuição estacionária a partir de cerca de 100 passos de Monte Carlo. Entretanto, os indivíduos do tipo Co , que podem alcançar o número máximo de indivíduos, L^2k , só alcançam a distribuição estacionária a partir de 800 Monte Carlo. Por sua vez, os indivíduos do tipo Su , que também pode alcançar o contingente máximo de indivíduos, começam a atingir a distribuição estacionária a partir de 1600 passos de Monte Carlo, ou seja, o dobro dos passos para o tipo Su . Essa diversidade aponta para a riqueza de uma futura análise para uma população mista entre os três tipos: S , Su , Co .

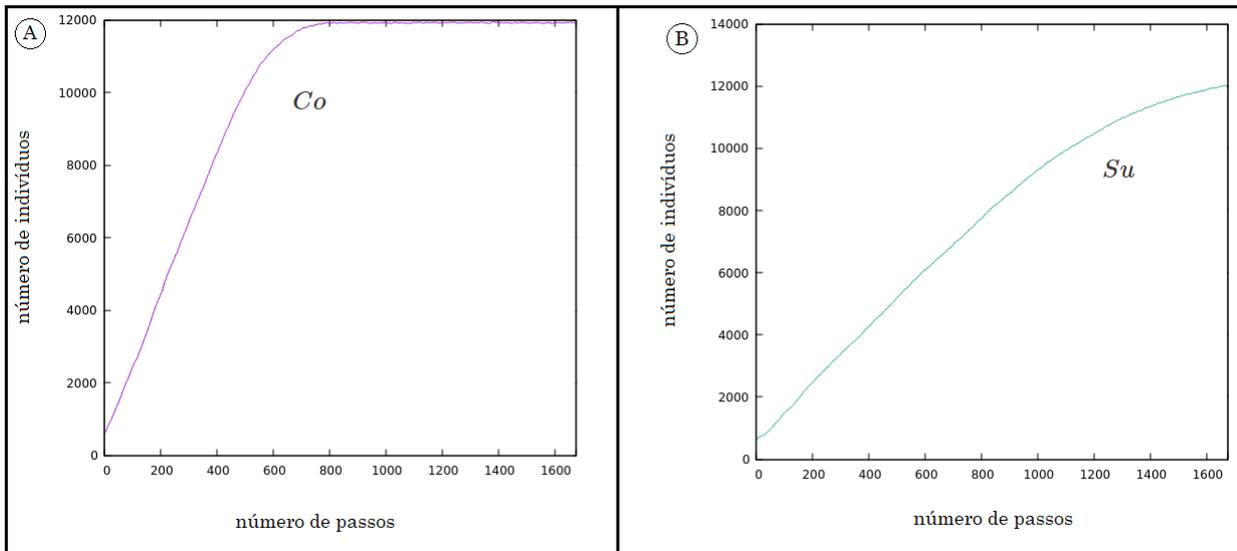


Figura 29 – (A) É possível ver a distribuição do número de indivíduos do tipo Co em função da quantidade de passos de Monte Carlo. (B) Temos a distribuição do número de indivíduos do tipo Su em função da quantidade de passos de Monte Carlo. Diferentemente do tipo S , os tipos Co e Su exigem, conseqüentemente, uma quantidade maior de passos de Monte Carlo até alcançar a distribuição estacionária. Valores dos parâmetros: $b = 0.1$, $d = 0.05$, $k = 30$, $L = 20$.

A competição em populações mistas irá proporcionar, inclusive, o poder comparativo das rotas sociais, um dos objetivos futuros de pesquisa. A princípio, no caso de população heterogênea a dinâmica reprodutiva de ocupação dos sítios dependerá também de qual tipo está reproduzindo. Por exemplo, apenas os filhos do tipo Co serão capazes de ocupar sítios que não estejam vazios, entretanto, o sítio deverá ser do tipo Co e não ter alcançado sua capacidade máxima. Por sua vez, os filhos dos demais tipos (S e Su) só poderão migrar para sítios vazios.

Para finalizar, é importante deixar claro que o objetivo de apresentar esses resultados preliminares é apenas o de indicar o tipo de problema e a metodologia a ser usada nas atividades de pesquisa que darão continuidade à presente dissertação. Dada as limitações de tempo, não foi possível avançar no estudo desse modelo.

8 Conclusão

É recorrente encontrar na literatura explicações sobre a evolução dos comportamentos sociais, como o altruísmo, baseados na seleção de parentesco e aptidão inclusiva. Por isso, nos capítulos 2 e 3 foi feita uma abordagem detalhada sobre os diferentes conceitos de aptidões sociais e a regra de Hamilton. Contudo, a análise matemática desenvolvida no capítulo 4 aponta para as limitações, assim como o domínio de validade dessas teorias. Para tal análise, foi empregada a Teoria Evolutiva de Jogos estruturada em populações finitas e seus processos estocásticos subjacentes. Além das limitações, foi possível comparar a abordagem baseada na aptidão inclusiva com a abordagem de seleção natural padrão, através de resultados matemáticos formais. A riqueza desses resultados se manifesta principalmente ao estabelecer a generalidade da técnica de seleção natural padrão em relação a técnica de aptidão inclusiva, pois a aptidão inclusiva requer limites de baixa seleção e de baixa mutação, assim como a condição de aditividade e de população com arranjo especial, sendo que nenhuma dessas limitações são necessárias para o emprego da seleção natural padrão.

Com os fundamentos teóricos desenvolvidos nos capítulos iniciais, é possível abordar diversas transições importantes para a história evolutiva. Nessa dissertação analisamos a evolução do comportamento eussocial. Primeiramente, foi apresentado no capítulo 5 uma descrição geral dos animais que compartilham essa alta organização social, que representa o maior nível de organização social entre os animais. Em tal abordagem, considerou-se os diversos critérios para eussocialidade: Batra, Michener, Wilson e Crespi/Yanega, obtendo, assim, um detalhamento que auxilia tanto no entendimento histórico da eussocialidade quanto na sua relevância para comparação das organizações sociais de diversos animais.

Tendo discutido os diferentes critérios que definem a eussocialidade, discutimos no capítulo 6 as principais hipóteses evolutivas da eussocialidade. Estas 4 hipóteses podem ser divididas em duas vertentes principais. A primeira vertente se baseia nas teorias de Aptidão Inclusiva: hipótese haplodiploide e hipótese da monogamia ancestral. A segunda vertente se baseia na seleção natural padrão: hipótese ecológica e hipótese de seleção de grupos. A análise matemática feita nos capítulos iniciais motivou, principalmente, a sequência e as conclusões da hipótese de seleção de grupos.

No capítulo 7 discutimos as duas principais sequências evolutivas para explicar a transição de organizações sociais simples, animais solitários, até as organizações sociais avançadas, animais eussociais. Estas sequências são: parassocial e subssocial. A Hipótese parassocial passa por uma organização intermediária em que diversos indivíduos de origens diferentes convivem em um grupo comum cooperando entre si. Já a Hipótese subssocial

percorre uma organização intermediária no qual o grupo é formado a partir de um par de indivíduos, ou seja, uma formação cooperativa com alto grau de parentesco comum, na qual os filhos tendem a permanecer junto aos pais. Mostrou-se também que é possível representar essas passagens intermediárias em duas operações matemáticas: ficar-junto (F-J) e se-agrupar (S-A). O estudo do efeito desses dois mecanismos na rotas evolutivas podem ser feitos através de simulações de Monte Carlo, viabilizando a comparação das rotas parassocial e subsocial. Inclusive, os resultados desse estudo podem ser comparados com dados experimentais fornecidos para alguns grupos de animais eussociais, como: as abelhas/vespas e o gênero de camarões *Synalpheus*. Dessa forma, objetiva-se estudar qual das duas rotas é a mais provável e quais mecanismos tornaram essa viabilidade possível. No capítulo 7 esboçamos alguns modelos iniciais, analisados através de simulação de Monte Carlo, os quais servirão de ponto de partida para investigações futuras.

Por fim, deseja-se pontuar algumas questões que poderão ser abordadas posteriormente dando continuidade ao desenvolvimento feito nessa dissertação:

- Análise de modelos e simulações de Monte Carlo baseados na Hipótese de seleção de grupos para entender as etapas evolutivas dos animais eussociais não somente baseados na reprodução haplodiplóide;
- Investigar, através de simulações, baseadas nas operações matemáticas ficar-junto (F-J) e se-agrupar (S-A), a competição entre populações mistas compostas de três tipos diferentes de indivíduos: solitários, comunais e subsociais. Cada qual representando os principais estágios que caracterizam as hipóteses parassocial e subsocial;
- Desenvolver modelos e simulações, especialmente através de seleção de multinível, para analisar a transição entre os eussociais primitivos para os eussociais avançados, através da condição do ponto de não-retorno, que foi descrito através da transição entre a quarta e quinta na hipótese de seleção de grupos.

Referências

- [1] Darwin, Charles: *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Murray, London, 1859. or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life. Citado 5 vezes nas páginas [15](#), [20](#), [22](#), [25](#) e [93](#).
- [2] Nowak, Martin A.: *Evolutionary Dynamics: Exploring the Equations of Life*. Belknap Press: An Imprint of Harvard University Press, sep 2006. Citado 5 vezes nas páginas [15](#), [16](#), [19](#), [32](#) e [53](#).
- [3] Marshall, James A.R.: *Social Evolution and Inclusive Fitness Theory: An Introduction*. Princeton University Press, 2015. Citado 10 vezes nas páginas [15](#), [20](#), [23](#), [29](#), [30](#), [31](#), [36](#), [38](#), [68](#) e [72](#).
- [4] Frank, Steven A.: *Foundations of Social Evolution*. Princeton University Press, jul 1998. Citado 18 vezes nas páginas [15](#), [24](#), [25](#), [29](#), [34](#), [36](#), [37](#), [38](#), [41](#), [42](#), [43](#), [44](#), [45](#), [47](#), [61](#), [101](#), [152](#) e [154](#).
- [5] Hamilton, W.D.: *The genetical evolution of social behaviour. I*. Journal of Theoretical Biology, 7(1):1–16, julho 1964. Citado 17 vezes nas páginas [15](#), [20](#), [22](#), [25](#), [27](#), [29](#), [44](#), [45](#), [55](#), [61](#), [68](#), [71](#), [96](#), [97](#), [98](#), [152](#) e [154](#).
- [6] Smith, John Maynard: *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, 1982. Citado 2 vezes nas páginas [15](#) e [33](#).
- [7] Price, George R.: *Fishers ?fundamental theorem? made clear*. Annals of Human Genetics, 36(2):129–140, novembro 1972. Citado 2 vezes nas páginas [15](#) e [40](#).
- [8] Dawes, R M: *Social Dilemmas*. Annual Review of Psychology, 31(1):169–193, janeiro 1980. Citado na página [15](#).
- [9] Alcock, John: *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. Sinauer Associates is an imprint of Oxford University Press, jan 2013, ISBN 0878939660. Citado 5 vezes nas páginas [16](#), [31](#), [68](#), [82](#) e [83](#).
- [10] Wilson, Edward O.: *Sociobiology: The New Synthesis, Twenty-Fifth Anniversary Edition*. Belknap Press: An Imprint of Harvard University Press, mar 2000. Citado 10 vezes nas páginas [16](#), [25](#), [75](#), [76](#), [80](#), [82](#), [84](#), [96](#), [105](#) e [116](#).
- [11] Nowak, Martin A., Corina E. Tarnita e Edward O. Wilson: *The evolution of eusociality*. Nature, 466(7310):1057–1062, agosto 2010. Citado 16 vezes nas páginas [16](#), [17](#), [20](#), [21](#), [29](#), [47](#), [49](#), [69](#), [71](#), [99](#), [103](#), [104](#), [105](#), [111](#), [113](#) e [119](#).

- [12] Hughes, W. O. H., B. P. Oldroyd, M. Beekman e F. L. W. Ratnieks: *Ancestral Monogamy Shows Kin Selection Is Key to the Evolution of Eusociality*. *Science*, 320(5880):1213–1216, maio 2008. Citado 4 vezes nas páginas [17](#), [97](#), [98](#) e [99](#).
- [13] Anderson, M: *The Evolution of Eusociality*. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15(1):165–189, 1984. Citado 4 vezes nas páginas [17](#), [95](#), [96](#) e [97](#).
- [14] Boomsma, Jacobus J.: *Lifetime monogamy and the evolution of eusociality*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1533):3191–3207, novembro 2009. Citado 4 vezes nas páginas [17](#), [98](#), [99](#) e [116](#).
- [15] Wilson, Edward O. e Bert Hölldobler: *Eusociality: Origin and consequences*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(38):13367–13371, 2005, ISSN 0027-8424. Citado 8 vezes nas páginas [17](#), [73](#), [99](#), [100](#), [101](#), [102](#), [103](#) e [105](#).
- [16] al., Solomon Tin Chi Chak et: *Evolutionary transitions towards eusociality in snapping shrimps*. *Nature Ecology & Evolution*, 1(4), março 2017. Citado 2 vezes nas páginas [17](#) e [116](#).
- [17] Tarnita, Corina E., Clifford H. Taubes e Martin A. Nowak: *Evolutionary construction by staying together and coming together*. *Journal of Theoretical Biology*, 320:10–22, março 2013. Citado 5 vezes nas páginas [17](#), [117](#), [118](#), [119](#) e [120](#).
- [18] Templeton, Alan R.: *Population Genetics and Microevolutionary Theory*. Wiley-Liss, sep 2006. Citado na página [19](#).
- [19] Ridley, Mark: *Evolution*. Blackwell; 3rd edition, Nov 2003, ISBN 978-1405103459. Citado na página [19](#).
- [20] Spencer, Herbert: *The Principles of Biology*, volume 1. William and Norgate. Citado na página [19](#).
- [21] Ariew, André e R. C. Lewontin: *The Confusions of Fitness*. *The British Journal for the Philosophy of Science*, 55(2):347–363, junho 2004. Citado 2 vezes nas páginas [19](#) e [20](#).
- [22] Hansen, Thomas F.: *Fitness in Evolutionary Biology*. 2018. Citado 2 vezes nas páginas [19](#) e [20](#).
- [23] Schultner, Eva, Jan Oettler e Heikki Helanterä: *The Role of Brood in Eusocial Hymenoptera*. *The Quarterly Review of Biology*, 92(1):39–78, 2017. Citado na página [22](#).
- [24] Hamilton, W. D.: *Selfish and Spiteful Behaviour in an Evolutionary Model*. *Nature*, 228(5277):1218–1220, dezembro 1970. Citado 3 vezes nas páginas [22](#), [45](#) e [151](#).

- [25] Tian, Li e Xuguo Zhou: *The Soldiers in Societies: Defense, Regulation, and Evolution*. International Journal of Biological Sciences, 10(3):296–308, 2014. Citado 2 vezes nas páginas 25 e 79.
- [26] Crespi, Bernard e Doug Yanega: *The definition of eusociality*. Behavioral Ecology, 6:7, janeiro 1995. Citado 8 vezes nas páginas 25, 76, 77, 78, 79, 98, 105 e 116.
- [27] Birch, Jonathan: *Hamilton's Two Conceptions of Social Fitness*. Philosophy of Science, 83(5):848–860, 2016. Citado 3 vezes nas páginas 27, 152 e 154.
- [28] al., Patrick Abbot et: *Inclusive fitness theory and eusociality*. Nature, 471(7339):E1–E4, março 2011. Citado na página 27.
- [29] Johannsen, W: *The genotype conception of heredity*. International Journal of Epidemiology, 43(4):989–1000, abril 2014. Citado na página 30.
- [30] Klug, William S.: *Concepts of Genetics (12th Edition)*. Pearson, jan 2018, ISBN 0134604717. Citado na página 30.
- [31] Dawkins, Richard: *Replicator Selection and the Extended Phenotype*³. Zeitschrift für Tierpsychologie, 47(1):61–76, abril 2010. Citado na página 30.
- [32] Stearns, Stephen C.: *The Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity*. BioScience, 39(7):436–445, julho 1989. Citado na página 30.
- [33] Turesson, Göte: *The genotypical response of the plant species to the habitat*. Hereditas, 3(3):211–350, julho 2010. Citado na página 31.
- [34] Lewontin, R C: *The Units of Selection*. Annual Review of Ecology and Systematics, 1(1):1–18, novembro 1970. Citado na página 31.
- [35] Roff, Derek: *Life History Evolution*. Sinauer Associates is an imprint of Oxford University Press, nov 2001. Citado na página 31.
- [36] Hadfield, J. D., A. Nutall, D. Osorio e I. P. F. Owens: *Testing the phenotypic gambit: phenotypic, genetic and environmental correlations of colour*. Journal of Evolutionary Biology, 20(2):549–557, março 2007. Citado na página 31.
- [37] Grafen, A.: *Natural selection, kin selection and group selection*. Behavioural ecology: An evolutionary approach, 2:62–84, 1984. Citado 5 vezes nas páginas 31, 32, 33, 55 e 71.
- [38] Houston, Alasdair I.: *Evolutionary games and gambits*. Behavioral Ecology, 24(1):12–12, julho 2012. Citado na página 32.

- [39] Griffiths, Anthony J.F.: *Introduction to Genetic Analysis*. W. H. Freeman, dec 2010. Citado na página [32](#).
- [40] Smith, Eric e Bruce Winterhalder: *Natural Selection and Decision-Making: Some Fundamental Principles*, páginas 25–60. janeiro 1992. Citado na página [32](#).
- [41] Brockmann, H. Jane, Alan Grafen e Richard Dawkins: *Evolutionarily stable nesting strategy in a digger wasp*. *Journal of Theoretical Biology*, 77(4):473–496, abril 1979. Citado na página [32](#).
- [42] Smith, J. Maynard e G. R. Price: *The Logic of Animal Conflict*. *Nature*, 246(5427):15–18, novembro 1973. Citado 2 vezes nas páginas [32](#) e [33](#).
- [43] Knudsen, Thorbjørn: *General selection theory and economic evolution: The Price equation and the replicator/interactor distinction*. *Journal of Economic Methodology*, 11(2):147–173, junho 2004. Citado na página [34](#).
- [44] Frank, S. A.: *Natural selection. IV. The Price equation*. *Journal of Evolutionary Biology*, 25(6):1002–1019, abril 2012. Citado na página [34](#).
- [45] Veelen, Matthijs van: *On the use of the Price equation*. *Journal of Theoretical Biology*, 237(4):412–426, dezembro 2005. Citado na página [37](#).
- [46] Frank, Steven A.: *George Price's contributions to evolutionary genetics*. *Journal of Theoretical Biology*, 175(3):373–388, agosto 1995. Citado na página [37](#).
- [47] Harman, Oren: *The Price of Altruism: George Price and the Search for the Origins of Kindness*. W. W. Norton Company, jun 2011. Citado na página [37](#).
- [48] Fisher, Ronald Aylmer: *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, 1930. Citado na página [40](#).
- [49] Edwards, A. W. F.: *The fundamental theorem of natural selection*. *Biological Reviews*, 69(4):443–474, novembro 1994. Citado na página [40](#).
- [50] Grafen, Alan: *Fisher the evolutionary biologist*. *Journal of the Royal Statistical Society: Series D (The Statistician)*, 52(3):319–329, outubro 2003. Citado na página [40](#).
- [51] Falconer, Douglas S.: *Introduction to Quantitative Genetics (4th Edition)*. Pearson, feb 1996, ISBN 0582243025. Citado 2 vezes nas páginas [41](#) e [45](#).
- [52] Nowak, Martin A., Corina E. Tarnita e Edward O. Wilson: *Supplementary Information for “ The evolution of eusociality ”*. página 43, 2010. Citado 10 vezes nas páginas [49](#), [50](#), [53](#), [67](#), [68](#), [71](#), [72](#), [99](#), [112](#) e [113](#).

- [53] Tânia Tomé, Mário José de Oliveira: *Dinâmica Estocástica e Irreversibilidade*. Edusp, 2014. Citado na página [50](#).
- [54] Stewart, James: *Calculus*. Cengage Learning, may 2015. Citado na página [56](#).
- [55] Taylor, P. D., G. Wild e A. Gardner: *Direct fitness or inclusive fitness: how shall we model kin selection?* *Journal of Evolutionary Biology*, 20(1):301–309, 2007. Citado na página [60](#).
- [56] Taylor, Peter D., Troy Day e Geoff Wild: *From inclusive fitness to fixation probability in homogeneous structured populations*. *Journal of Theoretical Biology*, 249(1):101–110, novembro 2007. Citado na página [60](#).
- [57] Tarnita, Corina E., Hisashi Ohtsuki, Tibor Antal, Feng Fu e Martin A. Nowak: *Strategy selection in structured populations*. *Journal of Theoretical Biology*, 259(3):570–581, agosto 2009. Citado 2 vezes nas páginas [67](#) e [72](#).
- [58] West, S. A. e A. Gardner: *Altruism, Spite, and Greenbeards*. *Science*, 327(5971):1341–1344, março 2010. Citado na página [68](#).
- [59] Grafen, A.: *An inclusive fitness analysis of altruism on a cyclical network*. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(6):2278–2283, novembro 2007. Citado 2 vezes nas páginas [68](#) e [69](#).
- [60] Ohtsuki, Hisashi e Martin A Nowak: *Evolutionary games on cycles*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1598):2249–2256, maio 2006. Citado na página [69](#).
- [61] Waldman, Bruce: *Mechanisms of kin recognition*. *Journal of Theoretical Biology*, 128(2):159–185, setembro 1987. Citado na página [69](#).
- [62] Wild, Geoff e Arne Traulsen: *The different limits of weak selection and the evolutionary dynamics of finite populations*. *Journal of Theoretical Biology*, 247(2):382–390, julho 2007. Citado na página [72](#).
- [63] Wilson, Edward O.: *The Insect Societies (Belknap Press)*. Belknap Press: An Imprint of Harvard University Press, jan 1971, ISBN 0674454901. Citado 4 vezes nas páginas [73](#), [75](#), [96](#) e [102](#).
- [64] Plowes, Nicola: *An Introduction to Eusociality*, 2010. <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/an-introduction-to-eusociality-15788128/>, acesso em 2020-01-15. Citado na página [74](#).
- [65] Batra, Suzanne W.T: *Nests and social behavior of halictine bees of India (Hymenoptera Halictidae)*. *The Indian Journal of Entomology*, 28, 1966. Citado 2 vezes nas páginas [74](#) e [75](#).

- [66] Schwarz, Michael P., Miriam H. Richards e Bryan N. Danforth: *Changing Paradigms in Insect Social Evolution: Insights from Halictine and Allodapine Bees*. Annual Review of Entomology, 52(1):127–150, janeiro 2007. Citado na página [75](#).
- [67] Batra, Suzanne W. T.: *Behavior of Some Social and Solitary Halictine Bees within Their Nests: A Comparative Study (Hymenoptera: Halictidae)*. Journal of the Kansas Entomological Society, 41(1):120–133, 1968. Citado na página [75](#).
- [68] Batra, Suzanne: *Batra Suzanne - Biography*. página 2, março 2000. Citado na página [75](#).
- [69] Michener, Charles D.: *The Social Behavior of the Bees (Belknap Press)*. Belknap Press: An Imprint of Harvard University Press, jan 1974, ISBN 9780674811751. Citado 2 vezes nas páginas [75](#) e [102](#).
- [70] Michener, Charles D.: *Comparative Social Behavior of Bees*. Annual Review of Entomology, 14(1):299–342, 1969. Citado na página [75](#).
- [71] Michener, Charles D.: *The Bees of the World*. Johns Hopkins University Press, may 2007, ISBN 0801885736. Citado 6 vezes nas páginas [76](#), [79](#), [80](#), [84](#), [107](#) e [110](#).
- [72] Khoury, David S., Mary R. Myerscough e Andrew B. Barron: *A Quantitative Model of Honey Bee Colony Population Dynamics*. PLoS ONE, 6(4):e18491, abril 2011. Citado 3 vezes nas páginas [76](#), [80](#) e [81](#).
- [73] Jarvis, J.: *Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies*. Science, 212(4494):571–573, maio 1981. Citado na página [76](#).
- [74] Crespi, Bernard J.: *Eusociality in Australian gall thrips*. Nature, 359(6397):724–726, outubro 1992. Citado na página [76](#).
- [75] Aoki, Shigeyuki: *Soldiers and Altruistic Dispersal in Aphids*. Em *The Biology of Social Insects*, páginas 154–158. CRC Press, 1982. Citado na página [76](#).
- [76] Benton, T. G. e W. A. Foster: *Altruistic housekeeping in a social aphid*. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 247(1320):199–202, 1992. Citado na página [76](#).
- [77] Seger, J.: *Cooperation and conflict in social insects*. Behavioural ecology: an evolutionary approach, páginas 338–373, 1991. Citado na página [77](#).
- [78] Tsuji, Kazuki: *Sterility for life: applying the concept of eusociality*. Animal Behaviour, 44:572–573, setembro 1992. Citado na página [77](#).
- [79] Peeters, Christian: *Monogyny and polygyny in ponerine ants with or without queens*, páginas 234–261. janeiro 1993. Citado na página [77](#).

- [80] Peeters, Christian e Ross H. Crozier: *Caste and Reproduction in Ants: Not All Mated Egg-Layers are “Queens”*. *Psyche: A Journal of Entomology*, 95(3-4):283–288, janeiro 1988. Citado na página [77](#).
- [81] Riedman, Marianne L.: *The Evolution of Alloparental Care and Adoption in Mammals and Birds*. *The Quarterly Review of Biology*, 57(4):405–435, 1982. Citado na página [77](#).
- [82] Akino, T., J. J. Knapp, J. A. Thomas e G. W. Elmes: *Chemical mimicry and host specificity in the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1427):1419–1426, julho 1999. Citado na página [77](#).
- [83] Sherman, Paul W., Eileen A. Lacey, Hudson K. Reeve e Laurent Keller: *Forum: The eusociality continuum*. *Behavioral Ecology*, 6(1):102–108, 1995. Citado na página [78](#).
- [84] Brown, Mark J.F. e Robert J. Paxton: *The conservation of bees: a global perspective*. *Apidologie*, 40(3):410–416, maio 2009. Citado na página [79](#).
- [85] Grüter, Christoph e Walter M. Farina: *The honeybee waggle dance: can we follow the steps?* *Trends in Ecology & Evolution*, 24(5):242–247, maio 2009. Citado na página [83](#).
- [86] Dyer, Fred C.: *The Biology of the Dance Language*. *Annual Review of Entomology*, 47(1):917–949, janeiro 2002. Citado na página [83](#).
- [87] Frisch, K. von: *Decoding the Language of the Bee*. *Science*, 185(4152):663–668, agosto 1974. Citado na página [83](#).
- [88] Wilson, E. O.: *The Dance Language and Orientation of Bees. Karl von Frisch. Translated from the German edition (Berlin, 1965) by Leigh E. Chadwick. Belknap Press (Harvard University Press), Cambridge, Mass., 1967. xiv 566 pp., illus. \$15*. *Science*, 159(3817):864–865, fevereiro 1968. Citado 3 vezes nas páginas [82](#), [83](#) e [102](#).
- [89] Buchsbaum, Ralph: *Animals Without Backbones: An Introduction to the Invertebrates (Third Edition)*. University of Chicago Press, jul 1987, ISBN 0226078744. Citado na página [84](#).
- [90] Domingos Gallo, Octavio Nakano, Sinval Silveira Neto et al.: *Entomologia Agrícola*. Fealq, 2002. Citado na página [84](#).
- [91] Gil, L. A.; Pajares, J. A.: *Los escolítidos de las coníferas en la Península Ibérica*. Madrid : Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, 1986. Citado na página [84](#).

- [92] al., Brian D. Farrell et: *The evolution of agriculture in beetles (Curculionidae: Scolytinae and Platypodinae)*. *Evolution*, 55(10):2011, 2001. Citado na página 84.
- [93] Hulcr, Jiri e Lukasz L. Stelinski: *The Ambrosia Symbiosis: From Evolutionary Ecology to Practical Management*. *Annual Review of Entomology*, 62(1):285–303, janeiro 2017. Citado na página 84.
- [94] Batra, Lekh R.: *Ecology of Ambrosia Fungi and Their Dissemination by Beetles*. *Transactions of the Kansas Academy of Science (1903-)*, 66(2):213–236, 1963. Citado 2 vezes nas páginas 84 e 85.
- [95] Flechtmann, Carlos e et al.: *Scolytidae em Reflorestamento com Pinheiros Tropicais*. Citado na página 84.
- [96] Kent, Deborah: *The external morphology of Austroplatypus incompertus (Schedl) (Coleoptera, Curculionidae, Platypodinae)*. *ZooKeys*, 56:141–140, setembro 2010. Citado na página 85.
- [97] Baker, Jocelyn M. e Dale M. Norris: *A complex of fungi mutualistically involved in the nutrition of the ambrosia beetle Xyleborus ferrugineus*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 11(2):246–250, agosto 1968. Citado na página 85.
- [98] Akira, Ueda e Kobayashi Masahide: *Attraction of Platypus quercivorus (Murayama) (Coleoptera: Platypodidae) to logs bored by conspecific silent males*. 2005. Citado na página 85.
- [99] Keen, F. P. (Frederick Paul): *Insect enemies of western forests /*, volume no.273. Washington, D.C. :U.S. Dept. of Agriculture,, 1952. Citado na página 85.
- [100] Kent, D. S. e J. A. Simpson: *Eusociality in the beetle Austroplatypus incompertus (Coleoptera: Curculionidae)*. *Naturwissenschaften*, 79(2):86–87, fevereiro 1992. Citado 2 vezes nas páginas 85 e 87.
- [101] Rafael, José et al.: *Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia*. Holos Editora, fevereiro 2012. Citado na página 85.
- [102] Smith, Shannon M., Deborah S. Kent, Jacobus J. Boomsma e Adam J. Stow: *Monogamous sperm storage and permanent worker sterility in a long-lived ambrosia beetle*. *Nature Ecology & Evolution*, 2(6):1009–1018, abril 2018. Citado 3 vezes nas páginas 85, 86 e 87.
- [103] Vanderpool, Dan, Ryan R. Bracewell e John P. McCutcheon: *Know your farmer: Ancient origins and multiple independent domestications of ambrosia beetle fungal cultivars*. *Molecular Ecology*, 27(8):2077–2094, novembro 2017. Citado na página 86.

- [104] Kent, Deborah: *Biology of the ambrosia beetle *Austroplatypus incompertus* (Schedl)*. Australian Journal of Entomology, 41(4):378–378, outubro 2002. Citado na página [87](#).
- [105] Smith, S. M., A. J. Beattie, D. S. Kent e A. J. Stow: *Ploidy of the eusocial beetle *Austroplatypus incompertus* (Schedl) (Coleoptera, Curculionidae) and implications for the evolution of eusociality*. Insectes Sociaux, 56(3):285–288, junho 2009. Citado na página [88](#).
- [106] *Sociable Beetles*. Nature, 356(6365):111–111, março 1992. Citado na página [88](#).
- [107] Anker, Arthur, Shane T. Ahyong, Pierre Y. Noël e A. Richard Palmer: *Morphological phylogeny of alpheid shrimps: parallel preadaptation and the origin of a key morphological innovation, the snapping claw*. Evolution, 60(12):2507, 2006. Citado na página [88](#).
- [108] Versluis, M.: *How Snapping Shrimp Snap: Through Cavitating Bubbles*. Science, 289(5487):2114–2117, setembro 2000. Citado na página [88](#).
- [109] Lohse, Detlef, Barbara Schmitz e Michel Versluis: *Snapping shrimp make flashing bubbles*. Nature, 413(6855):477–478, outubro 2001. Citado na página [88](#).
- [110] Chitre, M., S. H. Ong e J. Potter: *Performance of coded OFDM in very shallow water channels and snapping shrimp noise*. Em *Proceedings of OCEANS 2005 MTS/IEEE*, volume Vol. 2, páginas 996–1001, Sep. 2005. Citado na página [89](#).
- [111] Wikipedia, the free encyclopedia: *Pistol shrimp claw mechanism*, 2020. https://en.wikipedia.org/wiki/Alpheidae#/media/File:Pistol_shrimp_claw_mechanism.svg, [Online; accessed January 11, 2020]. Citado na página [89](#).
- [112] Kim, Won e Lawrence G. Abele: *The snapping shrimp genus *Alpheus* from the eastern Pacific (Decapoda, Caridea, Alpheidae)*. Smithsonian Contributions to Zoology, (454):1–119, 1988. Citado na página [89](#).
- [113] Chace, Fenner Albert: *Family Stylodactylidae. The caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition, 1907-1910, part 1*. Smithsonian Contributions to Zoology, (381):1–21, 1983. Citado na página [89](#).
- [114] Duffy, J.: *Ecology and Evolution of Eusociality in Sponge-Dwelling Shrimp*. Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems: Crustaceans as Model Organisms, páginas 217–252, janeiro 2003. Citado 3 vezes nas páginas [89](#), [90](#) e [98](#).
- [115] Hultgren, Kristin M., Kenneth S Macdonald III e J. Emmett Duffy: *Sponge-dwelling snapping shrimps (*Alpheidae: Synalpheus*) of Barbados, West Indies, with a descrip-*

- tion of a new eusocial species*. Zootaxa, 2834(1):16, abril 2011. Citado 2 vezes nas páginas 89 e 90.
- [116] Duffy, J. Emmett, Kenneth S. Macdonald III, Kristin M. Hultgren, Tin Chi Solomon Chak e Dustin R. Rubenstein: *Decline and Local Extinction of Caribbean Eusocial Shrimp*. PLoS ONE, 8(2):e54637, fevereiro 2013. Citado na página 89.
- [117] Duffy, J. E.: *Synalpheus regalis*, 2020. <http://www.sarkive.com/invertebrates-marine/synalpheus-regalis/photos.html>, [Online; accessed January 11, 2020]. Citado na página 90.
- [118] King, Robert C.: *A Dictionary of Genetics*. Oxford University Press, aug 2006, ISBN 9780195307627. Citado na página 93.
- [119] Grimaldi, David: *Evolution of the Insects (Cambridge Evolution Series)*. Cambridge University Press, may 2005, ISBN 0521821495. Citado na página 93.
- [120] White, Michael J.D.: *Chromosomal Mechanisms in Animal Reproduction*. Bollettino di zoologia, 51(1-2):1–23, 1984. Citado na página 93.
- [121] Hamilton, W. D.: *Altruism and Related Phenomena, Mainly in Social Insects*. Annual Review of Ecology and Systematics, 3(1):193–232, 1972. Citado na página 96.
- [122] R.R.Snelling: *Systematics of Social Hymenoptera*. Hermann,H.R.(ed.) Social insects, 2:359–463, 1981. Citado na página 97.
- [123] Queller, David C. e Joan E. Strassmann: *Kin Selection and Social Insects: Social insects provide the most surprising predictions and satisfying tests of kin selection*. BioScience, 48(3):165–175, março 1998, ISSN 0006-3568. Citado na página 97.
- [124] Boomsma, Jacobus J.: *Kin Selection versus Sexual Selection: Why the Ends Do Not Meet*. Current Biology, 17(16):R673–R683, agosto 2007. Citado 3 vezes nas páginas 97, 98 e 116.
- [125] Crozier, Ross H: *Advanced eusociality, kin selection and male haploidy*. Australian Journal of Entomology, 47(1):2–8, 2008. Citado na página 97.
- [126] *The Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press, mar 1997. Citado 2 vezes nas páginas 98 e 102.
- [127] Burland, Tamsin M. e et al.: *Eusociality in African mole-rats: new insights from patterns of genetic relatedness in the Damaraland mole-rat (Cryptomys damarensis)*. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 269(1495):1025–1030, maio 2002. Citado na página 98.

- [128] Reeve, H K, D F Westneat, W A Noon, P W Sherman e C F Aquadro: *DNA "fingerprinting" reveals high levels of inbreeding in colonies of the eusocial naked mole-rat*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 87(7):2496–2500, 1990, ISSN 0027-8424. Citado na página [98](#).
- [129] Helanterä, Heikki e Katja Bargum: *Pedigree relatedness, not greenbeard genes, explains eusociality*. Oikos, 116(2):217–220, 2007. Citado na página [98](#).
- [130] Dunn, Tyler e Miriam H. Richards: *When to be social: interactions among environmental constraints, incentives, guarding, and relatedness in a facultatively social carpenter bee*. Behavioral Ecology, 14(3):417–424, maio 2003, ISSN 1045-2249. Citado na página [101](#).
- [131] Chapuisat, Michel e William D. Brown: *Bourke, A. F. G. and Franks, N. R. 1995. Social Evolution in Ants. Princeton University Press, Princeton, New Jersey*. Journal of Evolutionary Biology, 9(6):1032–1034, novembro 1996. Citado na página [101](#).
- [132] Evans, Jay D.: *Evolution of social insect colonies: Sex allocation and kin selection*. Trends in Ecology & Evolution, 12(6):244–245, junho 1997. Citado na página [101](#).
- [133] Holldobler, B. e E. O. Wilson: *The Ants*. Belknap Press: An Imprint of Harvard University Press, mar 1990, ISBN 9780674040755. Citado 2 vezes nas páginas [101](#) e [103](#).
- [134] Cole, B. J.: *The Selective Advantage of Low Relatedness*. Science, 285(5429):891–893, agosto 1999. Citado na página [101](#).
- [135] Pirk, Christian W.W., Peter Neumann e H. Randall Hepburn: *Egg laying and egg removal by workers are positively correlated in queenright Cape honeybee colonies (Apis mellifera capensis)*. Apidologie, 33(2):203–211, março 2002. Citado na página [101](#).
- [136] Liebig, Jürgen, Christian Peeters e Bert Hölldobler: *Worker policing limits the number of reproductives in a ponerine ant*. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 266(1431):1865–1870, setembro 1999. Citado na página [101](#).
- [137] Kikuta, Noritsugu e Kazuki Tsuji: *Queen and worker policing in the monogynous and monandrous ant, Diacamma sp.* Behavioral Ecology and Sociobiology, 46(3):180–189, agosto 1999. Citado na página [101](#).
- [138] al., A. Endler et: *Surface hydrocarbons of queen eggs regulate worker reproduction in a social insect*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 101(9):2945–2950, março 2004. Citado na página [101](#).

- [139] Gadagkar, Raghavendra: *The Social Biology of <i>Ropalidia marginata</i>: Toward Understanding the Evolution of Eusociality*. Harvard University Press, nov 2001, ISBN 0674006119. Citado 2 vezes nas páginas [102](#) e [119](#).
- [140] West-Eberhard, Mary Jane: *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, mar 2003, ISBN 0195122356. Citado na página [102](#).
- [141] West-Eberhard, M J: *Phenotypic Plasticity and the Origins of Diversity*. Annual Review of Ecology and Systematics, 20(1):249–278, 1989. Citado na página [102](#).
- [142] Miner, Benjamin G. e et al.: *Ecological consequences of phenotypic plasticity*. Trends in Ecology Evolution, 20(12):685 – 692, 2005, ISSN 0169-5347. Citado na página [102](#).
- [143] Thomas J. DeWitt, Samuel M. Scheiner: *Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches (Life Sciences)*. Oxford University Press, jan 2004, ISBN 0195138961. Citado na página [102](#).
- [144] Sara, Gomulkiewicz e et al.: *Adaptive Phenotypic Plasticity – Consensus and Controversy*. Trends in Ecology Evolution, 10:212–217, maio 1995. Citado na página [102](#).
- [145] Oster, George F.: *Caste and Ecology in the Social Insects. (MPB-12), Volume 12 (Monographs in Population Biology)*. Princeton University Press, jan 1979, ISBN 9780691023618. Citado na página [102](#).
- [146] Wilson, Edward O: *Success and Dominance in Ecosystems: The Case of the Social Insects: 2 (Excellence in Ecology)*. International Ecology Institute, sep 1990, ISBN 3946729029. Citado na página [102](#).
- [147] Hunt, James H.: *The Evolution of Social Wasps*. Oxford University Press, mar 2007, ISBN 0195307976. Citado na página [103](#).
- [148] Swenson, William, David Sloan Wilson e Roberta Elias: *Artificial ecosystem selection*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 97(16):9110–9114, 2000, ISSN 0027-8424. Citado na página [103](#).
- [149] Jerram L. Brown, Jiro Kikkawa, Yoshiaki Ito: *Animal Societies: Theories and Facts*. Intl Specialized Book Services, sep 1987, ISBN 4762205141. Citado na página [103](#).
- [150] Jeanson, Raphaël, Penelope Kukuk e Jennifer Fewell: *Emergence of division of labour in halictine bees: Contributions of social interactions and behavioural variance*. Animal Behaviour - ANIM BEHAV, 70:1183–1193, novembro 2005. Citado na página [103](#).

- [151] Kloss, Thiago Gechel, Marcelo Oliveira Gonzaga, José Augusto Martins Roxinol e Carlos Frankl Sperber: *Host behavioural manipulation of two orb-weaver spiders by parasitoid wasps*. *Animal Behaviour*, 111:289–296, janeiro 2016. Citado na página [104](#).
- [152] Wcislo, William T., Mary Jane West-Eberhard e William G. Eberhard: *Natural history and behavior of a primitively social wasp, *Auplopus semialatus*, and its parasite, *Irenangelus eberhardi* (Hymenoptera: Pompilidae)*. *Journal of Insect Behavior*, 1(3):247–260, julho 1988. Citado na página [104](#).
- [153] Savolainen, Riitta: *Colony success of the submissive ant *Formica fusca* within territories of the dominant *Formica polyctena**. *Ecological Entomology*, 15(1):79–85, fevereiro 1990. Citado na página [105](#).
- [154] Bourke, Andrew F. G.: *The validity and value of inclusive fitness theory*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1723):3313–3320, setembro 2011. Citado na página [116](#).
- [155] Liao, Xiaoyun, Stephen Rong e David C. Queller: *Relatedness, Conflict, and the Evolution of Eusociality*. *PLOS Biology*, 13(3):e1002098, março 2015. Citado na página [116](#).
- [156] Alexander, R D: *The Evolution of Social Behavior*. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5(1):325–383, novembro 1974. Citado na página [117](#).
- [157] Hunt, J. H.: *A conceptual model for the origin of worker behaviour and adaptation of eusociality*. *Journal of Evolutionary Biology*, 25(1):1–19, novembro 2011. Citado na página [119](#).
- [158] Dercole, Fabio: *Analysis of Evolutionary Processes: The Adaptive Dynamics Approach and Its Applications (Princeton Series in Theoretical and Computational Biology)*. Princeton University Press, mar 2008. Citado na página [124](#).
- [159] DeAngelis, Donald L. e Volker Grimm: *Individual-based models in ecology after four decades*. *F1000Prime Reports*, 6, junho 2014. Citado na página [124](#).

Apêndices

APÊNDICE A – Método dos Mínimos Quadrados

A.1 Método dos Mínimos Quadrados Ordinário

Se existe uma sequência de dados de uma variável independente – denotando a i -ésima variável independente por x_i – relacionados com uma variável dependente (analogamente y_i), muitas vezes é útil pensar que estas variáveis possuem uma relação linear (regressão linear). Mesmo que a técnica discutida aqui não seja somente aplicável a distribuição linear será admitido que seja o caso linear o de interesse. Será admitido também que sejam amostrados N valores da variável independente.

Portanto, dada a distribuição dos pares $\{(y_i, x_i), i = 1, \dots, N\}$, é possível supor que existe uma expressão de regressão linear da forma:

$$Y = \hat{\alpha} + \hat{\beta}x. \quad (\text{A.1})$$

A expressão (A.1) têm coeficientes especiais, eles são os coeficientes associados com o menor soma de resíduos (erros) quadrados. Podemos ver esquematicamente o procedimento da regressão na figura (30) abaixo:

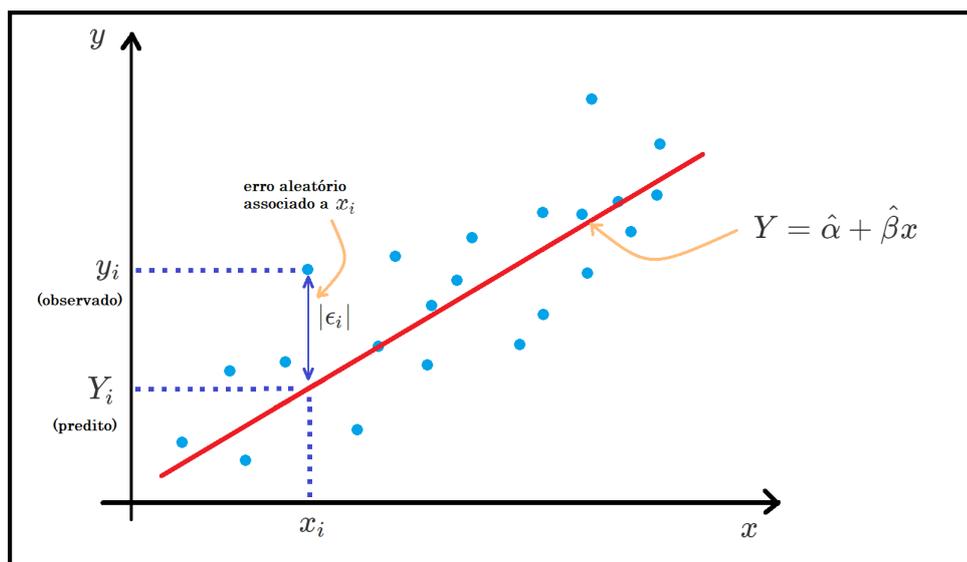


Figura 30 – Regressão linear entre uma sequência de variáveis aleatória independentes x_i e suas variáveis dependentes y_i conjugadas.

O modelo dos Mínimos Quadrados assume que, pelo menos dentro o intervalo de valores da variável independente ($[x_1, x_N]$), a mesma têm a propriedade de linearidade.

Então para cada par de pontos $\{(y_i, x_i), i = 1, \dots, N\}$, podemos pensar na relação entre x_i e y_i , como sendo linear a menos de um resíduo (erro). Erro esse que não está relacionado com a variável independente.

$$y_i = \alpha + \beta x_i + \epsilon_i \quad (\text{A.2})$$

Também é possível associar as variáveis dependentes e independentes os seus valores esperados como segue:

$$\bar{y} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N y_i \quad (\text{A.3})$$

$$\bar{x} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i \quad (\text{A.4})$$

Para a equação (A.2) acima é conveniente associar ao módulo do erro $|\epsilon_i|$ uma interpretação geométrica, ou seja, ele mede a distância entre a coordenada da variável dependente Y_i , associada com a reta de interesse com o mínima soma do erro quadrático, para com a coordenada da variável dependente y_i , como podemos ver na figura (30).

O objetivo então é determinar os coeficientes $\hat{\alpha}$ e $\hat{\beta}$ que minimizam a soma do erro quadrático, técnica que nomeia o método. Consequentemente, segue que:

$$\begin{aligned} S_{\epsilon^2} &\equiv \sum_{i=1}^N \epsilon_i^2 \\ &= \sum_{i=1}^N [y_i - (\alpha + \beta x_i)]^2, \end{aligned} \quad (\text{A.5})$$

$$\min_{\alpha, \beta} S_{\epsilon^2}(\alpha, \beta) \Rightarrow \begin{cases} \frac{\partial S_{\epsilon^2}}{\partial \alpha} = 0 \\ \frac{\partial S_{\epsilon^2}}{\partial \beta} = 0 \end{cases} \quad (\text{A.6})$$

Da condição minimizante relativa a α , vêm:

$$\begin{aligned} \frac{\partial S_{\epsilon^2}}{\partial \alpha} &= \frac{\partial}{\partial \alpha} \left[\sum_{i=1}^N [y_i - (\alpha + \beta x_i)]^2 \right] \\ &= \sum_{i=1}^N \{2[y_i - (\alpha + \beta x_i)](-1)\} \\ &= 2\beta \sum_{i=1}^N x_i + 2 \sum_{i=1}^N \alpha - 2 \sum_{i=1}^N y_i \\ &= 2N[\beta \bar{x} + \alpha - \bar{y}], \end{aligned} \quad (\text{A.7})$$

$$\frac{\partial S_{\epsilon^2}}{\partial \alpha} = 0 \Rightarrow \alpha = \bar{y} - \beta \bar{x}. \quad (\text{A.8})$$

E da condição minimizante relativa a β , vêm:

$$\begin{aligned}\frac{\partial S_{\epsilon^2}}{\partial \beta} &= \frac{\partial}{\partial \beta} \left[\sum_{i=1}^N [y_i - (\alpha + \beta x_i)]^2 \right] \\ &= \sum_{i=1}^N \{2 [y_i - (\alpha + \beta x_i)] (-x_i)\} \\ &= 2\beta \sum_{i=1}^N x_i^2 + 2\alpha \sum_{i=1}^N x_i - 2 \sum_{i=1}^N y_i x_i.\end{aligned}\quad (\text{A.9})$$

Então, substituindo-se na equação (A.9) o valor de α obtido na equação (A.8), obtém-se:

$$\begin{aligned}\frac{\partial S_{\epsilon^2}}{\partial \beta} &= 2\beta \sum_{i=1}^N x_i^2 + 2(\bar{y} - \beta \bar{x}) \sum_{i=1}^N x_i - 2 \sum_{i=1}^N y_i x_i \\ &= 2 \left[\beta \left(\sum_{i=1}^N x_i (x_i - \bar{x}) \right) - \left(\sum_{i=1}^N y_i x_i - \bar{y} \sum_{i=1}^N x_i \right) \right] \\ &= 2 \left[\beta \left(\sum_{i=1}^N x_i (x_i - \bar{x}) \right) - \left(\sum_{i=1}^N x_i (y_i - \bar{y}) \right) \right],\end{aligned}\quad (\text{A.10})$$

e finalmente

$$\frac{\partial S_{\epsilon^2}}{\partial \beta} = 0 \Rightarrow \beta = \frac{\sum_{i=1}^N x_i (y_i - \bar{y})}{\sum_{i=1}^N x_i (x_i - \bar{x})}.\quad (\text{A.11})$$

No entanto, é conveniente utilizar as medidas estatísticas associadas as variáveis dependentes e independentes, \bar{y} e \bar{x} , expressas nas equações (A.3) e (A.4) para reescrever o coeficiente β , como:

$$\beta = \frac{\sum_{i=1}^N x_i (y_i - \bar{y})}{\sum_{i=1}^N x_i (x_i - \bar{x})} = \left(\frac{\sum_{i=1}^N x_i y_i}{N} - \frac{\bar{y}}{N} \sum_{i=1}^N x_i \right) \left(\frac{\sum_{i=1}^N x_i^2}{N} - \frac{\bar{x}}{N} \sum_{i=1}^N x_i \right)^{-1},\quad (\text{A.12})$$

$$\beta = \frac{\text{Cov}(x, y)}{\text{Var}(x)}.\quad (\text{A.13})$$

Na equação acima (A.12) foram utilizadas as definições de covariância $\text{Cov}(x, y)$, e da variância $\text{Var}(x)$, que são:

$$\text{Cov}(x, y) = \overline{xy} - \bar{x}\bar{y},\quad (\text{A.14})$$

$$\text{Var}(x) = \overline{x^2} - \bar{x}^2.\quad (\text{A.15})$$

Podemos também de posse dos resultados anteriores mostrar duas propriedades numéricas importantes. Elas são:

Proposição (1): A soma de todos os resíduos é zero. Isto é

$$\sum_{i=1}^N \epsilon_i = 0$$

É sabido pelas equações (A.2), (A.8) que podemos escrever ϵ_i como $\epsilon_i = y_i - (\bar{y} - \beta\bar{x}) - \beta x_i$, portanto:

$$\begin{aligned}
 \sum_{i=1}^N \epsilon_i &= \sum_{i=1}^N [y_i - (\bar{y} - \beta\bar{x}) - \beta x_i] \\
 &= \sum_{i=1}^N y_i - \sum_{i=1}^N \bar{y} + \beta \sum_{i=1}^N \bar{x} - \beta \sum_{i=1}^N x_i \\
 &= N\bar{y} - \bar{y}N + \beta\bar{x}N - \beta N\bar{x} \\
 &= 0.
 \end{aligned} \tag{A.16}$$

Proposição (2): A soma de cada resíduo multiplicado pela variável independente adjacente é nula. Isto é

$$\sum_{i=1}^N \epsilon_i x_i = 0.$$

Sabemos da Proposição (1) que o produto do resíduo pela variável independente é $\epsilon_i x_i = y_i x_i - (\bar{y} - \beta\bar{x})x_i - \beta x_i^2$, portanto:

$$\begin{aligned}
 \sum_{i=1}^N \epsilon_i x_i &= \sum_{i=1}^N [y_i x_i - (\bar{y} - \beta\bar{x})x_i - \beta x_i^2] \\
 &= \sum_{i=1}^N y_i x_i - \bar{y} \sum_{i=1}^N x_i + \beta\bar{x} \sum_{i=1}^N x_i - \beta \sum_{i=1}^N x_i^2 \\
 &= N(\bar{y}\bar{x} - \bar{y}\bar{x}) + \beta N(\bar{x}^2 - \bar{x}) \\
 &= NCov(x, y) - NCov(x, y) \\
 &= 0.
 \end{aligned} \tag{A.17}$$

A.2 Regressão linear múltipla

Considere agora um modelo com múltiplas variáveis independentes (x_1, x_2, \dots, x_N) associadas a uma variável dependente y . Podemos então supor que:

$$y = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_N x_N + \epsilon. \tag{A.18}$$

É possível simplificar a equação (A.18) acima através da notação vetorial:

$$y = \vec{\beta} \cdot \vec{x} + \epsilon. \tag{A.19}$$

No qual: $\vec{x} = (1, x_1, x_2, \dots, x_N)^T$ e $\vec{\beta} = (\beta_0, \beta_1, \beta_2, \dots, \beta_N)^T$.

Entretanto, se forem feitas (n) observações de valores amostrados da variável dependente, y , será possível construir o seguinte sistema de equações:

$$y_i = \beta_0 + \beta_1 x_{i1} + \beta_2 x_{i2} + \dots + \beta_N x_{iN} + \epsilon_i, \quad i = 1, \dots, n \tag{A.20}$$

O sistema expresso na equação (A.21), pode ser reescrito com o uso da notação matricial da seguinte forma:

$$\vec{y} = \mathbf{X}\vec{\beta} + \vec{\epsilon} \quad (\text{A.21})$$

Onde:

$$\vec{y} = \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \\ \vdots \\ y_n \end{pmatrix}, \quad \mathbf{X} = \begin{pmatrix} 1 & x_{1,2} & \cdots & x_{1,N} \\ 1 & x_{2,2} & \cdots & x_{2,N} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 1 & x_{n,2} & \cdots & x_{n,N} \end{pmatrix} \quad (\text{A.22})$$

$$\vec{\beta} = \begin{pmatrix} \beta_0 \\ \beta_1 \\ \vdots \\ \beta_N \end{pmatrix}, \quad \vec{\epsilon} = \begin{pmatrix} \epsilon_1 \\ \epsilon_2 \\ \vdots \\ \epsilon_n \end{pmatrix} \quad (\text{A.23})$$

Entretanto, a condição de minimizar a soma do erro quadrático, denotada por S , reside em minimizar a expressão matricial abaixo:

$$\begin{aligned} S = \sum_{i=1}^n \epsilon_i^2 &= (\vec{\epsilon})^T \vec{\epsilon} \\ &= (\vec{y} - \mathbf{X}\vec{\beta})^T (\vec{y} - \mathbf{X}\vec{\beta}) \end{aligned} \quad (\text{A.24})$$

Se tomarmos como menor valor possível para a soma do erro quadrático o valor nulo, ou seja, $S = 0$, é possível propor a seguinte solução para o vetor dos coeficientes de regressão ($\hat{\vec{\beta}}$):

$$\begin{aligned} \vec{y} - \mathbf{X}\hat{\vec{\beta}} &= 0 \\ \Leftrightarrow \mathbf{X}^T(\vec{y} - \mathbf{X}\hat{\vec{\beta}}) &= 0 \\ \Leftrightarrow \mathbf{X}^T\vec{y} - \mathbf{X}^T\mathbf{X}\hat{\vec{\beta}} &= 0 \\ \Leftrightarrow \mathbf{X}^T\mathbf{X}\hat{\vec{\beta}} &= \mathbf{X}^T\vec{y} \end{aligned} \quad (\text{A.25})$$

E por fim, o estimador do método dos mínimos quadrados de várias variáveis será:

$$\hat{\vec{\beta}} = (\mathbf{X}^T\mathbf{X})^{-1}\mathbf{X}^T\vec{y} \quad (\text{A.26})$$

A expansão da equação matricial $\mathbf{X}^T\mathbf{X}\hat{\vec{\beta}} = \mathbf{X}^T\vec{y}$ (veja a equação A.25) em forma algébrica, fornece um sistema de equações que é conhecido como **equações normais**.

$$\sum_{i=1}^n \sum_{k=1}^N x_{ij}x_{ik}\hat{\beta}_{ik} = \sum_{i=1}^n x_{ij}y_i, \quad j = 1, \dots, N. \quad (\text{A.27})$$

APÊNDICE B – Resultados complementares

B.1 Equivalência entre Aptidão Inclusiva e Aptidão Modulada por Vizinhos

Será explorada a equivalência formal entre a Aptidão Modulada por Vizinhos e a Aptidão Inclusiva, bem como será analisado as implicações de tal requisito. Essa equivalência advém principalmente da discussão feita por Hamilton em 1970 [24], onde se faz algumas suposições implícitas, no qual daremos ênfase, pois, tais suposições apontam importantes limitações sobre essa equivalência.

Considere uma população finita, com N indivíduos que interagem socialmente. Esses indivíduos podem ser parentes ou não, por isso podemos definir uma grandeza chamada de **coeficiente de parentesco**, designado por $r_{i,j}$, que mede o grau de parentesco entre os indivíduos (i e j), da seguinte forma:

$$r_{i,j} = \frac{\text{Cov}(q_i, q_j)}{\text{Var}(q_j)}. \quad (\text{B.1})$$

No qual q_i é a frequência gênica individual do recipiente para um alelo específico, ou seja, o número total de cópias do alelo dividido por sua ploidia, e q_j , por sua vez, é a frequência gênica individual do ator. Perceba que a expressão de $r_{i,j}$ acima (equação B.1) representa o coeficiente de regressão obtido pelo Método dos Mínimos Quadrados (Veja a equação A.13 do Apêndice A) para as variáveis q_i e q_j .

Primeiramente será suposto que a aptidão de um indivíduo genérico (i), na sua forma total, pode não ser totalmente decomposta em efeitos sociais aditivos (e em geral não pode), com isso será introduzido um resíduo, denotado por ϵ_{W_i} , que irá medir o desvio da aditividade (veja o método dos mínimos quadrados no Apêndice A). Portanto, a aptidão total do indivíduo, denotada por W_i^{tot} , que inclua além dos efeitos sociais, S_{ij} , o desvio da aditividade, será:

$$W_i^{tot} = \alpha_i + \sum_{j=1}^N S_{ij} + \epsilon_{W_i}, \quad (\text{B.2})$$

Então, ao supor, mesmo não sendo genérico, um modelo causal aditivo, ou seja, se considerarmos a aptidão total do indivíduo na forma expressa na equação B.2, teremos ϵ_{W_i} identicamente nulo. Essa hipótese, será denominada como **aditividade**.

Quando um indivíduo genérico, de índice i , que será designado receptor, recebe um efeito social aditivo, tal efeito é medido por S_{ij} , de um indivíduo j , com $j \neq i$, que será designado ator, será acrescida uma variação na sua aptidão, e se então, somarmos sobre

todos os vizinhos – efeito social da vizinhança – e também contabilizarmos o auto-efeito, S_{ii} , é possível escrever a aptidão do indivíduo i como:

$$W_i^{MV} = W_i^{bMV} + \sum_{\{\text{vizinhos}\}} S_{ij} + S_{ii} \quad (\text{B.3})$$

A expressão (B.3) acima é conhecida como Aptidão modulada por Vizinhos. No qual W_i^{bMV} representa a aptidão basal do indivíduo, que é simplesmente a medida do sucesso reprodutivo do indivíduo caso ele não tenha nenhuma interação social. Se o indivíduo i , assumir protagonismo nas interações sociais, dito indivíduo focal, será conveniente avaliar o efeito das interações sociais do indivíduo focal para com os demais membros da população (essa interação causando um efeito aditivo, s_{ij} , na aptidão do indivíduo j). Se tal interação trazer um benefício aditivo s_{ij} para a aptidão do indivíduo j e ponderarmos tal benefício pelo grau de parentesco r_{ij} , entre o receptor e o indivíduo focal, é conveniente escrever a aptidão do indivíduo i da seguinte forma:

$$W_i^I = W_i^{bI} + \sum_{j=1}^N s_{ij} r_{ij} \quad (\text{B.4})$$

A equação acima (B.4), exprime a Aptidão inclusiva do indivíduo (i), no qual W_i^{bI} representa a aptidão basal do indivíduo i . Para testar o regime no qual as quantidades (W_i^{MV}), (W_i^I) (expressas respectivamente, nas equações (B.3) e (B.4)) são equivalentes, vamos primeiro avaliar o valor da covariância de ambas aptidões com a frequência gênica de um alelo qualquer (q_k é frequência gênica do alelo k , onde o conjunto de possíveis alelos se comporta tal que, $k \in \{1, \dots, n\}$).

Uma consequência matemática de analisar a covariância das duas aptidões sociais com a frequência gênica de um alelo especificado, é que para ambas abordagens de aptidão a covariância das componentes basais (que são ambas não relacionadas com os efeitos sociais) serão iguais para o mesmo indivíduo, isto é, $\text{Cov}(W_i^{bI}, q_i) = \text{Cov}(W_i^{bMV}, q_i)$. Por terem o mesmo valor de covariância, quando for comparado os valores de covariância das duas aptidões com a frequência gênica, teremos um cancelamento mútuo. Outra forma de dispensar o efeito basal, que procede da análise de Hamilton [5], é considerar a aptidão basal constante e normalizar a Aptidão inclusiva e a Aptidão Modulada por Vizinhos de forma que a componente basal seja igual a unidade, com isso a covariância será identicamente nula [4,27].

Para a Aptidão Modulada por Vizinhos (veja a equação (B.3)) teremos que:

$$\text{Cov}(W_i^{MV}, q_i) = \text{Cov} \left(\sum_{\{\text{vizinhos}\}} S_{ij}, q_i \right) + \text{Cov}(S_{ii}, q_i). \quad (\text{B.5})$$

Ao fazer uso da definição de covariância (veja a equação [3.9](#)), teremos que:

$$\begin{aligned} \text{Cov} \left(\sum_{\{j\}} S_{ij}, q_i \right) &= \text{E} \left[\sum_{\{j\}} S_{ij} q_i \right] - \text{E} \left[\sum_{\{j\}} S_{ij} \right] \text{E} [q_i] \\ &= \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \sum_{\{j\}} S_{ij} q_i - \left\{ \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \sum_{\{j\}} S_{ij} \right\} \bar{q} \\ &= \sum_{\{j\}} \left\{ \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (q_i - \bar{q}) S_{ij} \right\}. \end{aligned} \quad (\text{B.6})$$

Perceba que a soma sobre os vizinhos foi substituída pela soma sobre o conjunto de $(N - 1)$ índices, cujo índice genérico é j . A soma sobre esse conjunto de índices está denotada por $\{j\}$. Agora observe que, partindo da definição de parentesco (da equação [B.1](#)) como um coeficiente de regressão simples entre (q_i) e (q_j) , segue que:

$$(q_i - \bar{q}) = r_{ij}(q_j - \bar{q}) + \epsilon_{q_i}. \quad (\text{B.7})$$

Ao juntar a equação [B.7](#), na equação [B.6](#), teremos:

$$\begin{aligned} \text{Cov} \left(\sum_{\{j\}} S_{ij}, q_i \right) &= \sum_{\{j\}} \left\{ \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (r_{ij}(q_j - \bar{q}) + \epsilon_{q_i}) S_{ij} \right\} \\ &= \sum_{i=1}^N \left\{ \frac{1}{N} \sum_{\{j\}} (q_j - \bar{q}) r_{ij} S_{ij} \right\} + \sum_{\{j\}} \left\{ \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \epsilon_{q_i} S_{ij} \right\} \end{aligned} \quad (\text{B.8})$$

$$= \sum_{i=1}^N \left\{ \frac{1}{N} \sum_{\{j\}} (q_j - \bar{q}) r_{ij} S_{ij} \right\} + \Omega^{MV}. \quad (\text{B.9})$$

Será suposto que o termo Ω^{MV} , definido na equação acima (veja a equação [B.8](#)), será nulo. Essa hipótese terá uma implicação importante que é conhecida como **controle do ator**. De posse do resultado do valor esperado do resíduo ϵ_{q_i} que é nulo, ou seja, $\text{E}[\epsilon_{q_i}] = 0$, que decorre diretamente da Proposição (1) do Apêndice A, é possível concluir, que:

$$\begin{aligned} \Omega^{MV} &= \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \left\{ \sum_{\{j\}} \epsilon_{q_i} S_{ij} \right\} \\ &= \text{E} \left[\sum_{\{j\}} \epsilon_{q_i} S_{ij} \right] \\ &= \text{Cov} \left(\sum_{\{j\}} S_{ij}, \epsilon_{q_i} \right) + \text{E} \left[\sum_{\{j\}} S_{ij} \right] \text{E} [\epsilon_{q_i}] \\ &= \text{Cov} \left(\sum_{\{j\}} S_{ij}, \epsilon_{q_i} \right), \end{aligned} \quad (\text{B.10})$$

$$\Omega^{MV} = 0 \quad \Rightarrow \quad \text{Cov} \left(\sum_{\{j\}} S_{ij}, \epsilon_{q_i} \right) = 0. \quad (\text{B.11})$$

Já para o cálculo da covariância entre a Aptidão Inclusiva do j -ésimo indivíduo (W_j^I) com a frequência gênica (q_j), teremos que:

$$\begin{aligned}
\text{Cov}(W_j^I, q_j) &= \text{Cov}\left(\sum_{i=1}^N s_{ij}r_{ij}, q_j\right) \\
&= \sum_{j=1}^N \left\{ \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (q_j - \bar{q}) s_{ij}r_{ij} \right\} \\
&= \sum_{i=1}^N \left\{ \frac{1}{N} \sum_{\{j\}} (q_j - \bar{q}) s_{ij}r_{ij} \right\} + \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (q_j - \bar{q}) s_{ii} \\
&= \text{Cov}\left(\sum_{\{j\}} s_{ij}r_{ij}, q_j\right) + \text{Cov}(s_{ii}, q_j). \tag{B.12}
\end{aligned}$$

Será suposto que as interações sociais entre os indivíduos comutam, isto é, supor que a interação social entre o indivíduo i como receptor e o indivíduo j como ator, S_{ij} , seja igual a interação social entre o indivíduo i como ator e o indivíduo j como receptor, s_{ij} , ou seja, ($s_{ij} = S_{ij}$) (claramente estamos referindo a indivíduos cujos índices são distintos)). Tal hipótese, chamada de **comutação de interações**, é crucial para a condição de equivalência entre as aptidões, porém muitas vezes é feita implicitamente [5], [4], [27].

De posse da hipótese da comutação de interações e do resultado da equação (B.11) é possível reescrever a equação (B.8), como:

$$\text{Cov}(W_i^{MV}, q_i) = \text{Cov}\left(\sum_{\{j\}} s_{ij}r_{ij}, q_j\right). \tag{B.13}$$

Como último passo para requerer a igualdade entre as covariâncias das aptidões Inclusiva e Modulada por Vizinhos com a frequência gênica, devemos ver que, os dois termos de covariância entre a componente de auto-efeito (S_{ii} e s_{ii}), e a frequência gênica, se cancelam mutualmente. Isso vêm, tanto da hipótese da comutação de interações, como também de que, a componente de auto-efeito é herdada pelo indivíduo (genótipo), quando o mesmo dispõe papel ativo (produz efeito aditivo nos demais indivíduos), ou papel ativo (recebe os efeitos aditivos dos demais indivíduos). Onde finalmente, temos que :

$$\text{Cov}(W_i^{MV}, q_i) = \text{Cov}(W_j^I, q_j). \tag{B.14}$$

Portanto, obtemos a equivalência formal entre as duas formas de aptidão [27]. Para tanto, é necessário admitir três hipóteses, que estão sintetizadas, abaixo:

- **Aditividade:** Requeremos que, os desvios da aditividade para a aptidão do indivíduo será nula, ou seja, $\epsilon_{W_i} = 0$. Mesmo que não seja identicamente nulo, os desvios da aditividade serão irrelevantes para direcionar a mudança na frequência dos genes;

- **Controle do ator:** O genótipo do indivíduo recipiente prediz mudança na componente social da sua aptidão apenas, por meio da correlação com os genótipos dos indivíduos atores, ou seja, $\text{Cov}(\sum_{\{j\}} S_{ij}, \epsilon_{q_i}) = 0$. De outra forma que não for essa, a predizibilidade será alterada.
- **Comutação de interações:** Dois indivíduos diferentes (i e j), interagem de tal forma que, a ação social gerada pelo indivíduo (j), que é recebida pelo indivíduo (i), (S_{ij} , quando o indivíduo (i), recebe a ação social do indivíduo (j)), é inteiramente igual, a ação social gerada pelo indivíduo (i) que é recebida pelo indivíduo (j), (s_{ij} , quando o indivíduo (j), recebe a ação social do indivíduo (i)), ou seja, $S_{ij} = s_{ij}$.