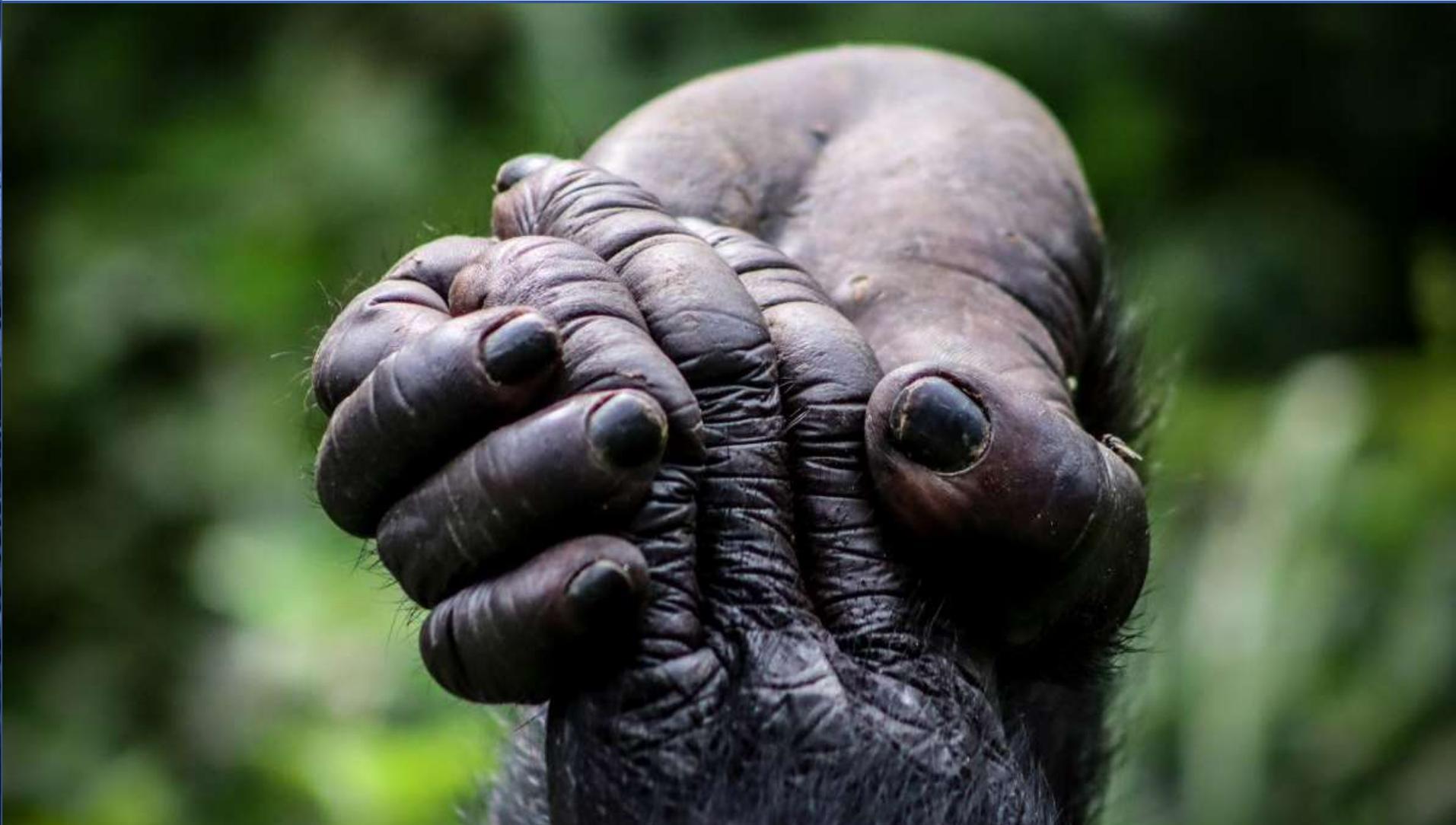


## Cooperação e Parentesco



BIZ5737 – Comportamento Animal



## Cooperação e Parentesco



Porque animais cooperam?



Altruísmo



Reciprocidade

## Cooperação e Parentesco



Porque animais cooperam?



Altruísmo



Réciprocidade

Porque animais cooperam?



BIZ5737 – Comportamento Animal



A vida em grupo aumenta o potencial de interações entre indivíduos. As interações sociais variam com respeito às recompensas para cada participante de uma interação

	Benefício para o receptor (+)	Custo para o receptor(-)
Benefício para o executor (+)	<b>Ato cooperativo (+/+)</b>	<b>Ato egoísta (+/-)</b>
Custo para o executor (-)	<b>Ato altruísta (-/+)</b>	<b>Ato maldoso (-/-)</b>

A vida em grupo aumenta o potencial de interações entre indivíduos. As interações sociais variam com respeito às recompensas para cada participante de uma interação

Entre as interações sociais se destacam as interações cooperativas e altruístas devido ao benefício do receptor



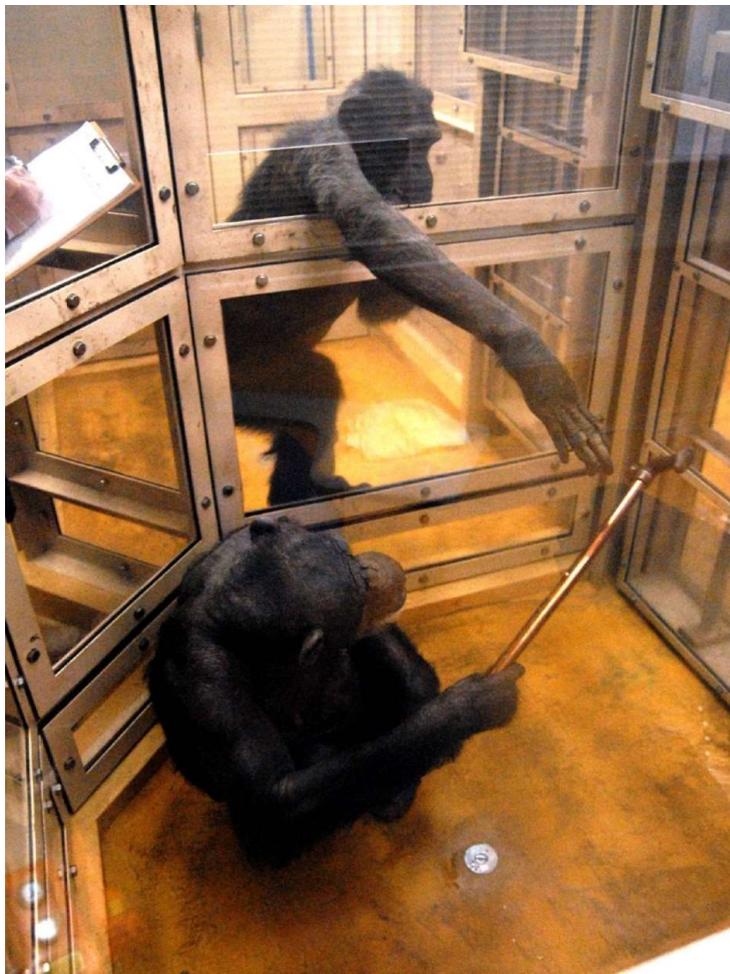
Yamamoto et al. (2009) Proc Natl Acad Sci USA 109:3588–3592 DOI:10.1073/pnas.1108517109

Entre as interações sociais se destacam as interações cooperativas e altruístas devido ao benefício do receptor

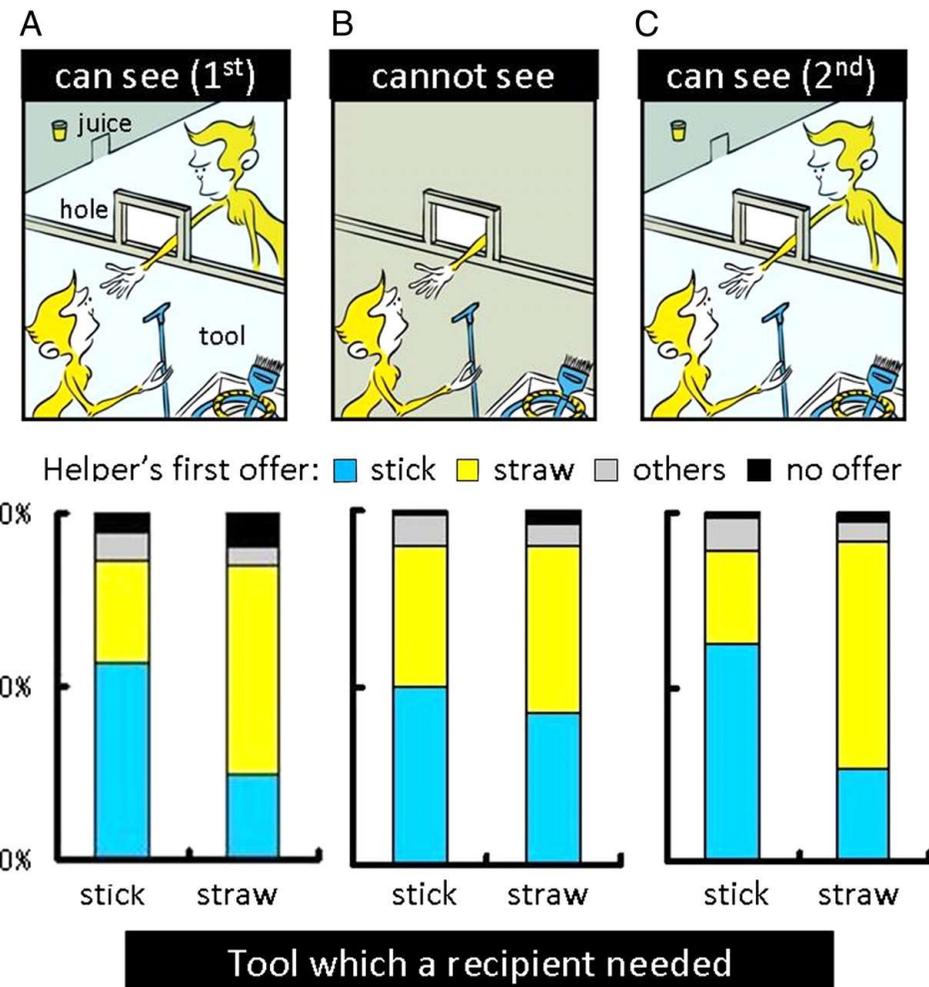


Yamamoto et al. (2009) Proc Natl Acad Sci USA 109:3588–3592 DOI:10.1073/pnas.1108517109

Entre as interações sociais se destacam as interações cooperativas e altruístas devido ao benefício do receptor



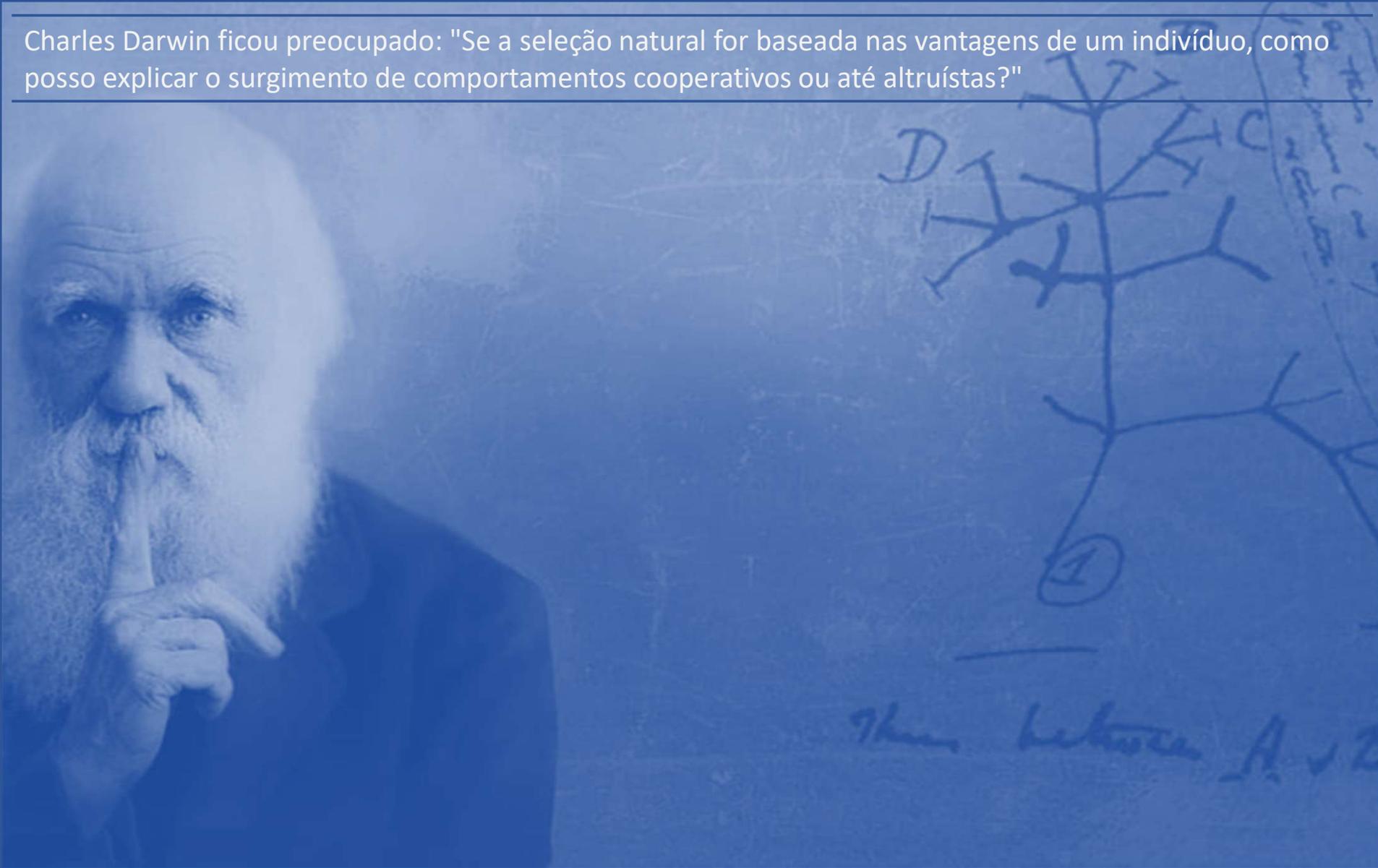
BIZ5737 – Comportamento Animal



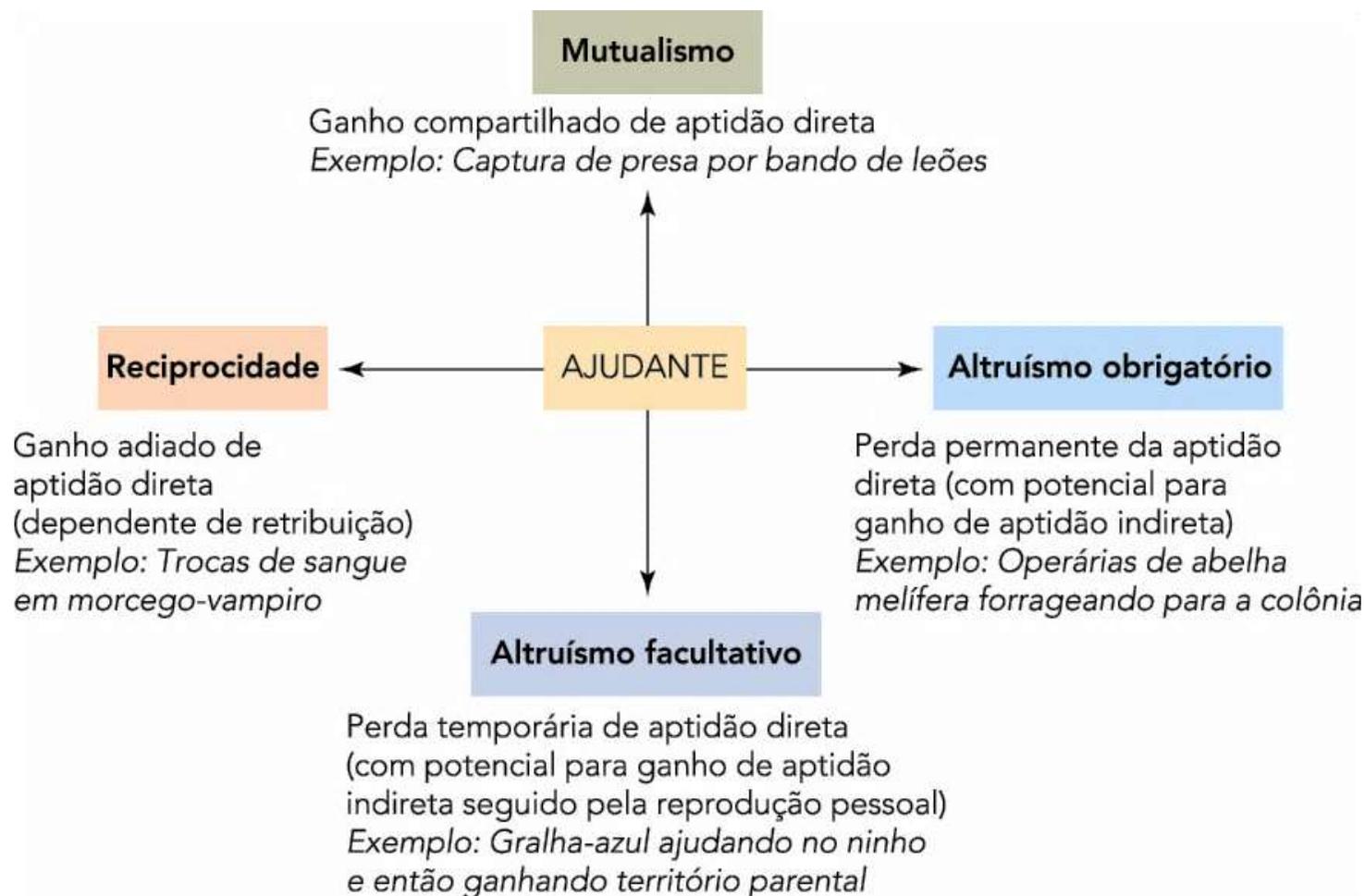
Porque animais cooperam?

Charles Darwin ficou preocupado: "Se a seleção natural for baseada nas vantagens de um indivíduo, como posso explicar o surgimento de comportamentos cooperativos ou até altruístas?"

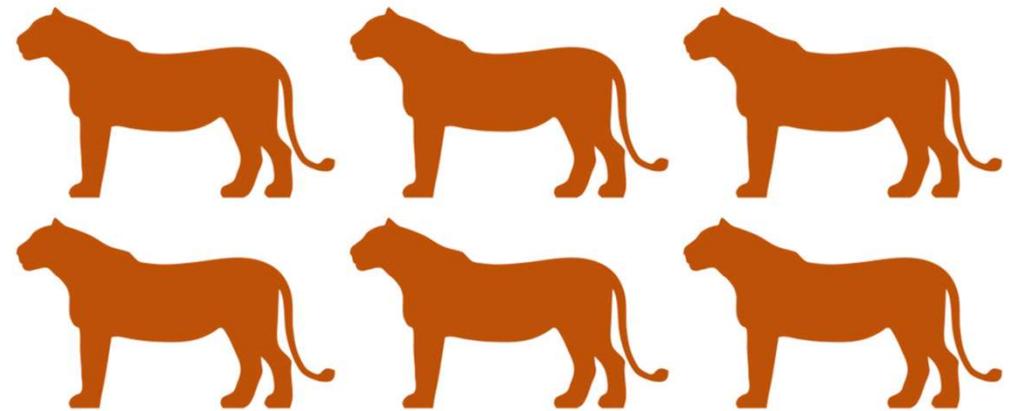
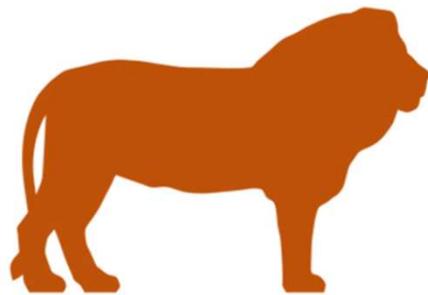
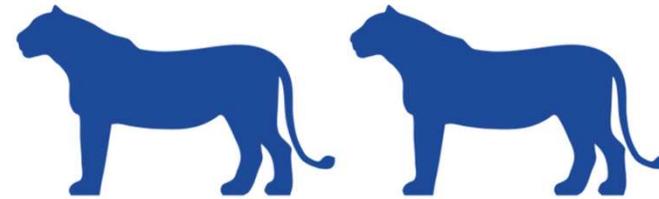
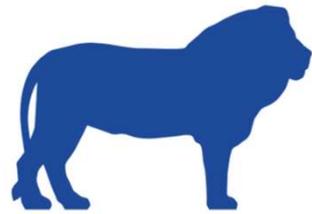
BIZ5737 – Comportamento Animal



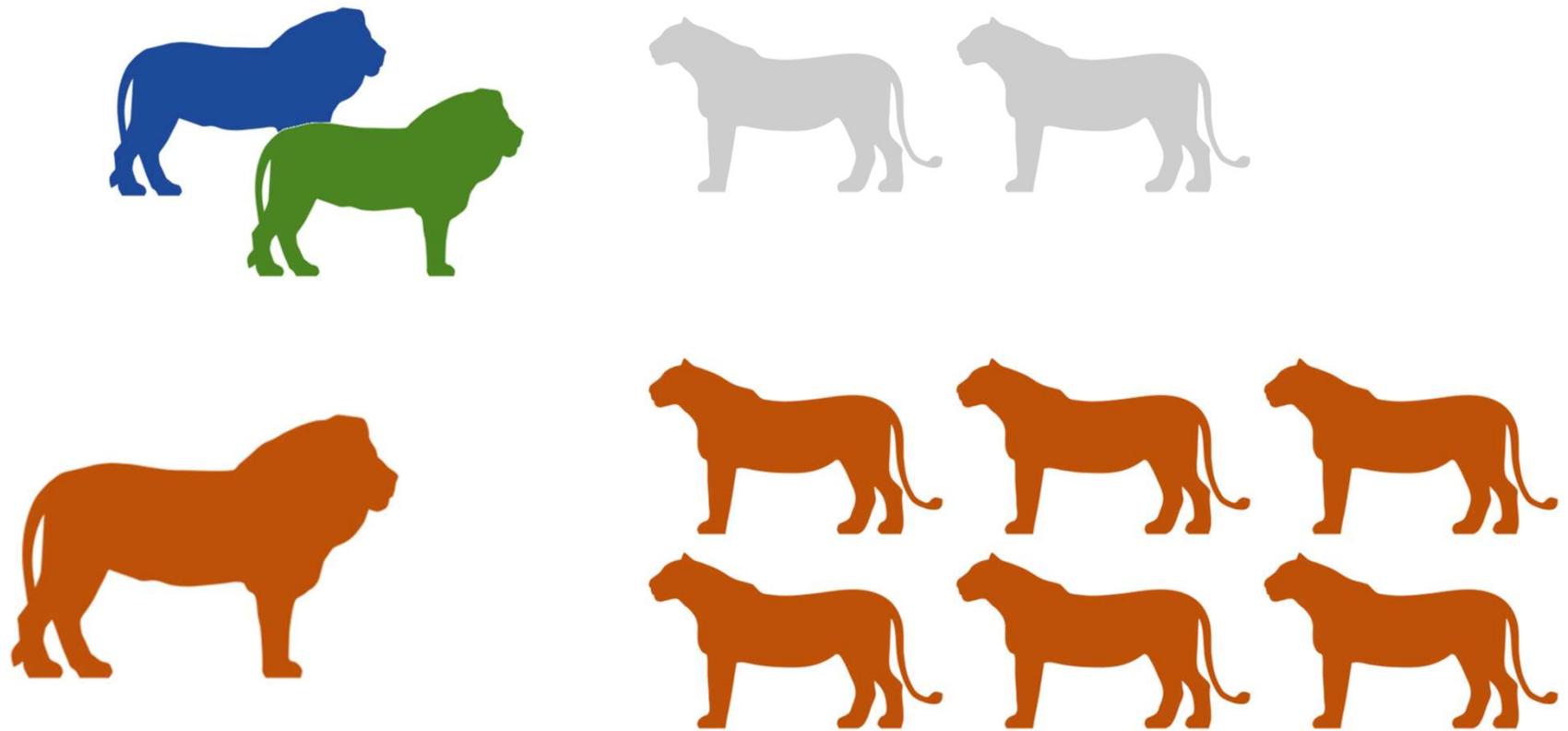
Comportamentos de cooperação e ajuda têm vantagens pelo menos para um dos participantes (ator ou receptor) em termos de aumento de fitness



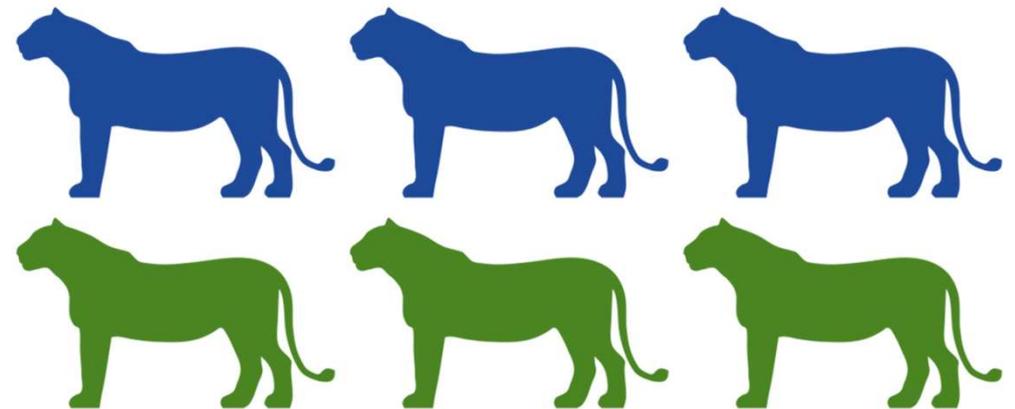
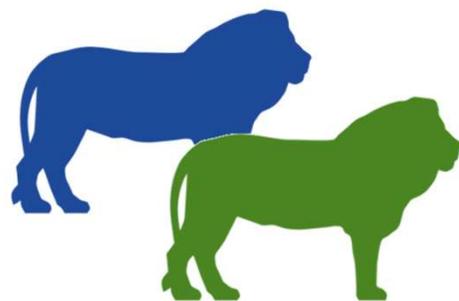
No caso de interações mutualistas, ambos os atores têm benefícios em termos de aptidão direta (descendentes próprios)



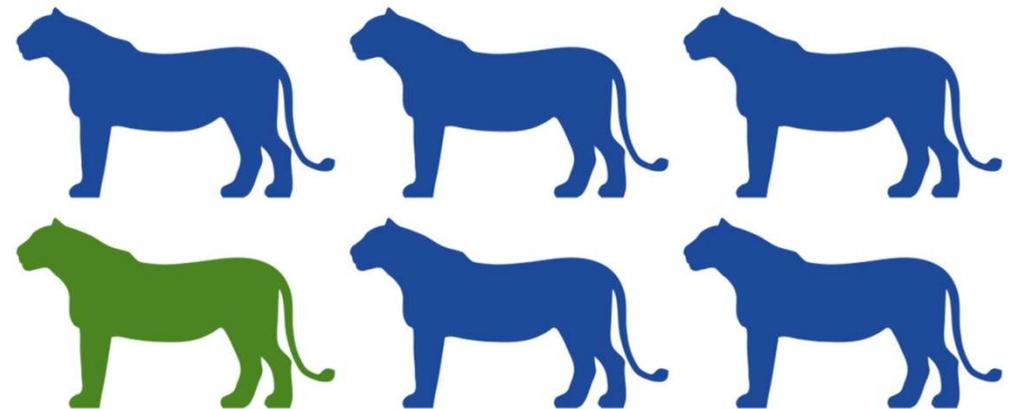
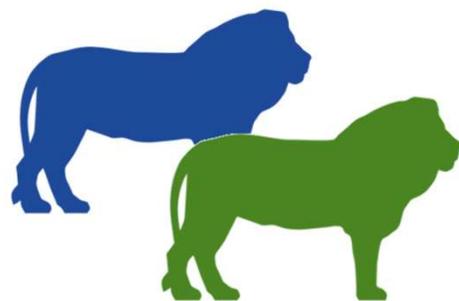
No caso de interações mutualistas, ambos os atores têm benefícios em termos de aptidão direta (descendentes próprios)



No caso de interações mutualistas, ambos os atores têm benefícios em termos de aptidão direta (descendentes próprios)



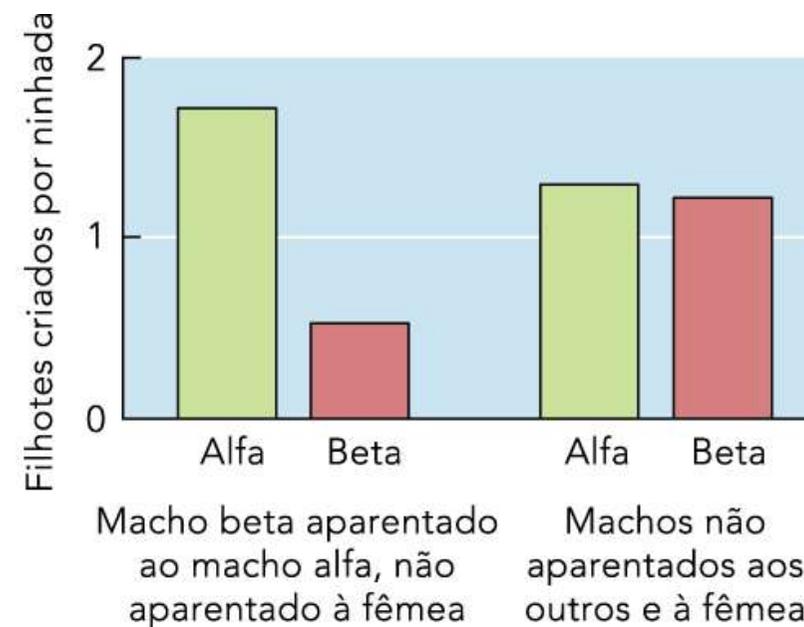
Na maioria das vezes, o ganho de aptidão direta (descendentes próprios) não é igual para todos os atores, principalmente quando são aparentados



Na maioria das vezes, o ganho de aptidão direta (descendentes próprios) não é igual para todos os atores, principalmente quando são aparentados



*Sericornis frontalis*

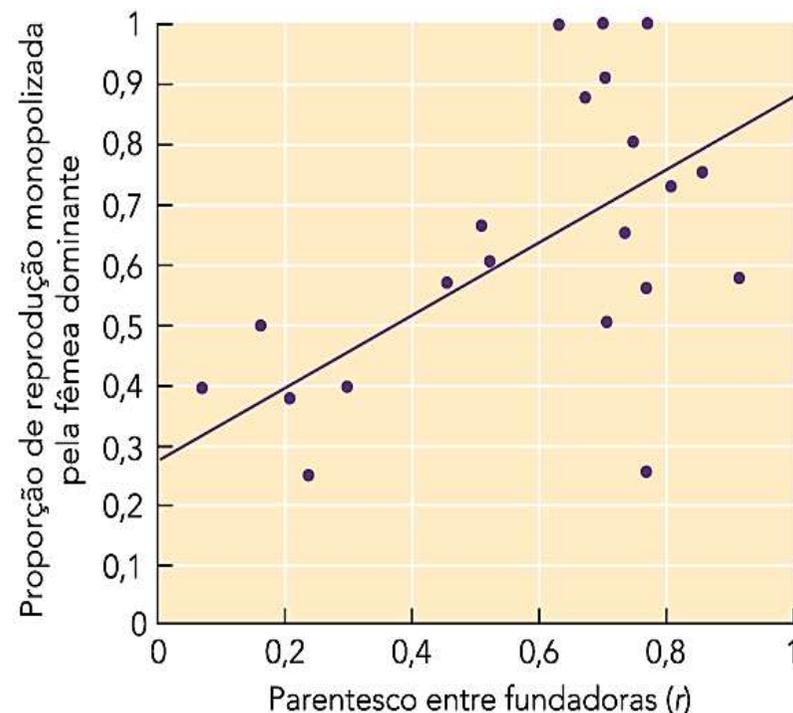


**FIGURA 13.31** O efeito do parentesco sobre a igualdade de oportunidades reprodutivas em *Sericornis frontalis* que reproduzem cooperativamente. Adaptada de Whittingham, Dunn e Macgrath.<sup>1560</sup>

Na maioria das vezes, o ganho de aptidão direta (descendentes próprios) não é igual para todos os atores, principalmente quando são aparentados



*Polistes fuscatus* rainha



**FIGURA 13.30** Teste de uma hipótese baseada na teoria transacional. Quando uma rainha de *Polistes fuscatus* não é intimamente aparentada a outras fêmeas fundadoras que se associam a ela para iniciar uma colônia, ela aparentemente concede algumas chances reprodutivas às suas companheiras, reduzindo o grau de monopólio que a fêmea dominante tem sobre a reprodução no ninho. Adaptada de Reeve e colaboradores.<sup>1206</sup>

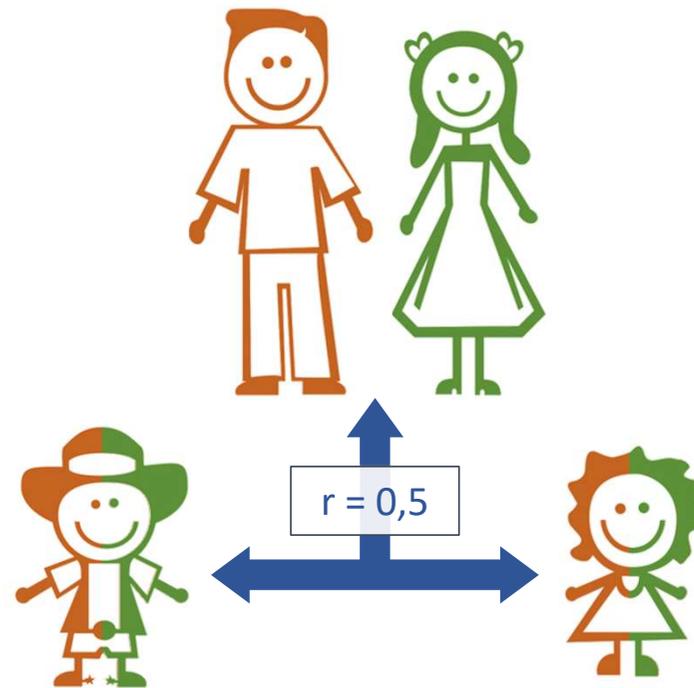
Por que?



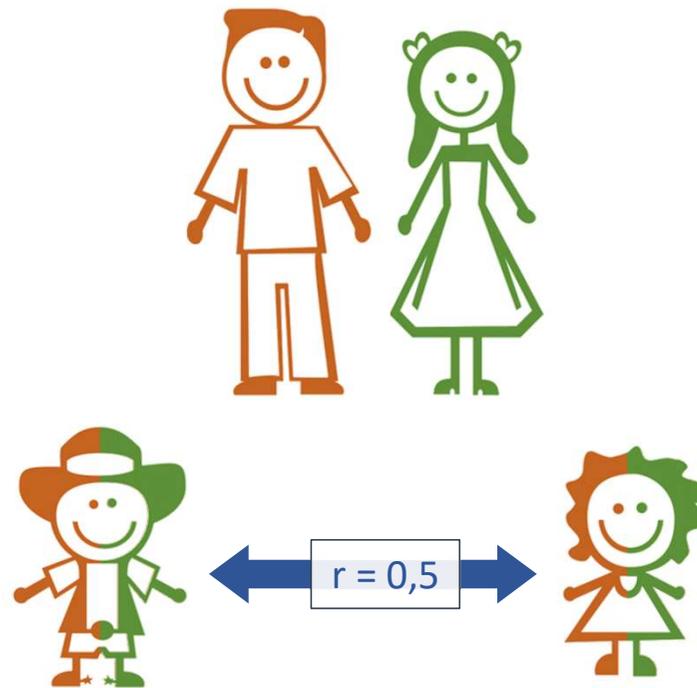
É tudo uma questão da probabilidade de compartilhar os mesmos genes com outro indivíduo



Em sistemas diploides, filh@s compartilham 50% do material genético com cada um dos pais (grau de parentesco  $r = 0,5$ )



Em sistemas diploides, irm@s também compartilham 50% do material genético (grau de parentesco  $r = 2 \cdot 0,5^2 = 0,5$ )



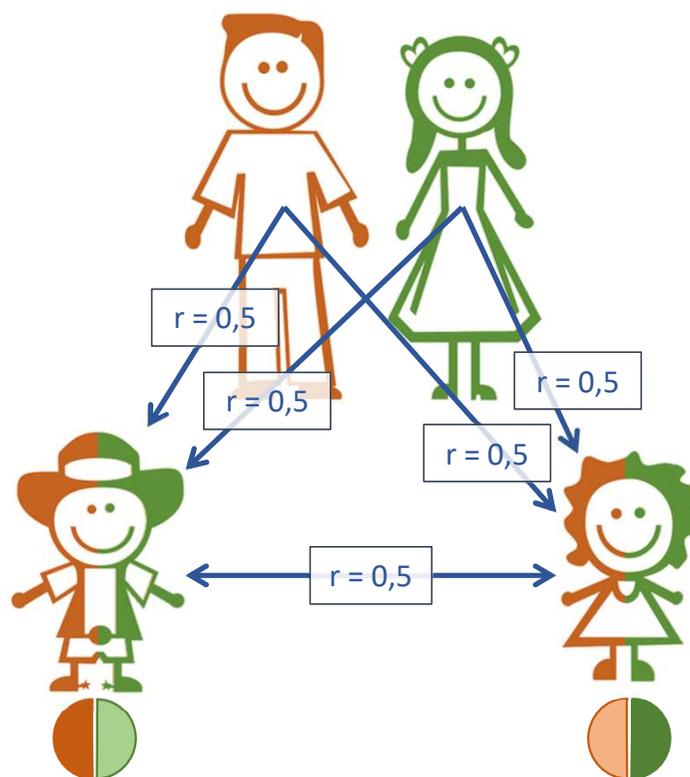
Em sistemas diploides, irm@s também compartilham 50% do material genético (grau de parentesco  $r = 2 \cdot 0,5^2 = 0,5$ )

Fórmula para calcular o parentesco

$$r = \sum (0,5)^L$$

$L$  = número de conexões entre gerações

$\sum$  = soma de todos possíveis caminhos entre dois indivíduos



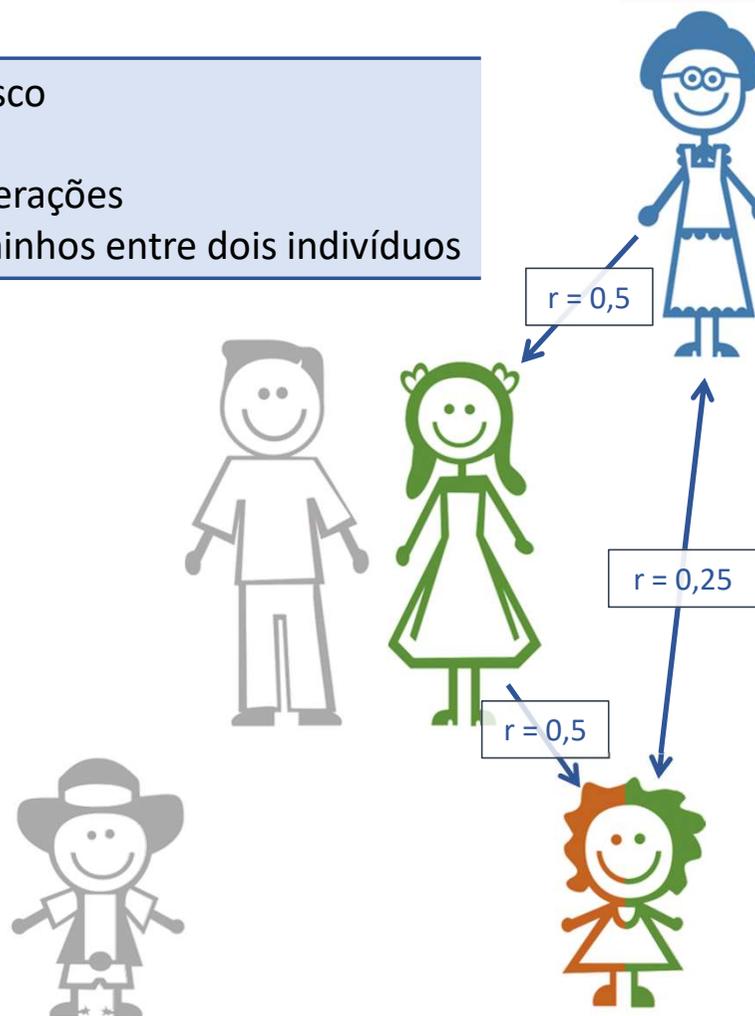
Indivíduos compartilham 25% do material genético com os avós (grau de parentesco  $r = 1 \cdot 0,5^2 = 0,25$ )

Fórmula para calcular o parentesco

$$r = \sum (0,5)^L$$

$L$  = número de conexões entre gerações

$\sum$  = soma de todos possíveis caminhos entre dois indivíduos



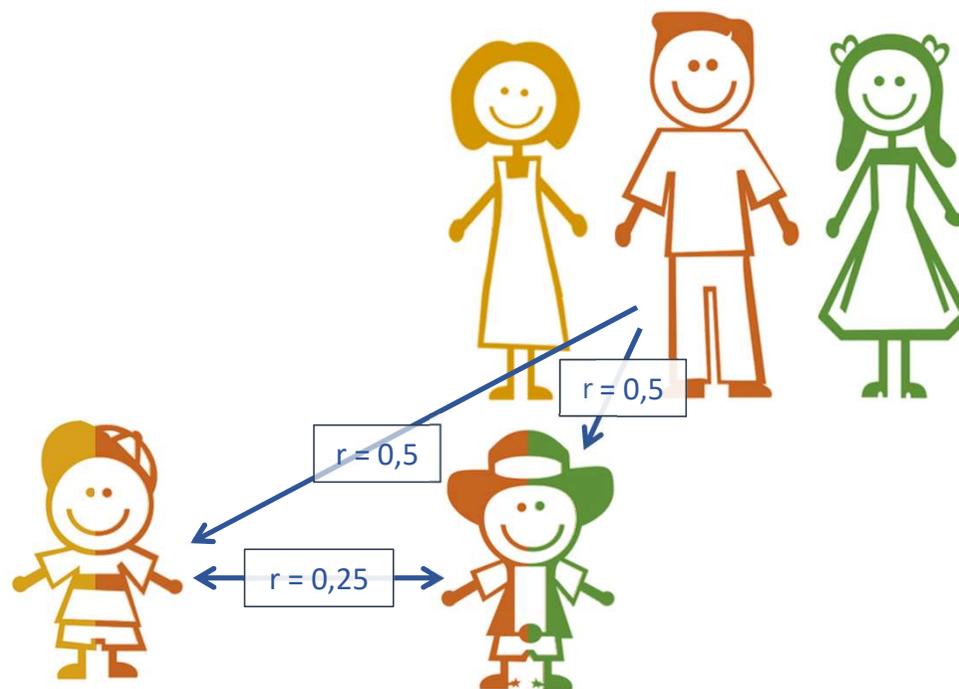
Indivíduos compartilham 25% do material genético com meio-irma@s (grau de parentesco  $r = 1 \cdot 0,5^2 = 0,25$ )

Fórmula para calcular o parentesco

$$r = \sum (0,5)^L$$

$L$  = número de conexões entre gerações

$\sum$  = soma de todos possíveis caminhos entre dois indivíduos



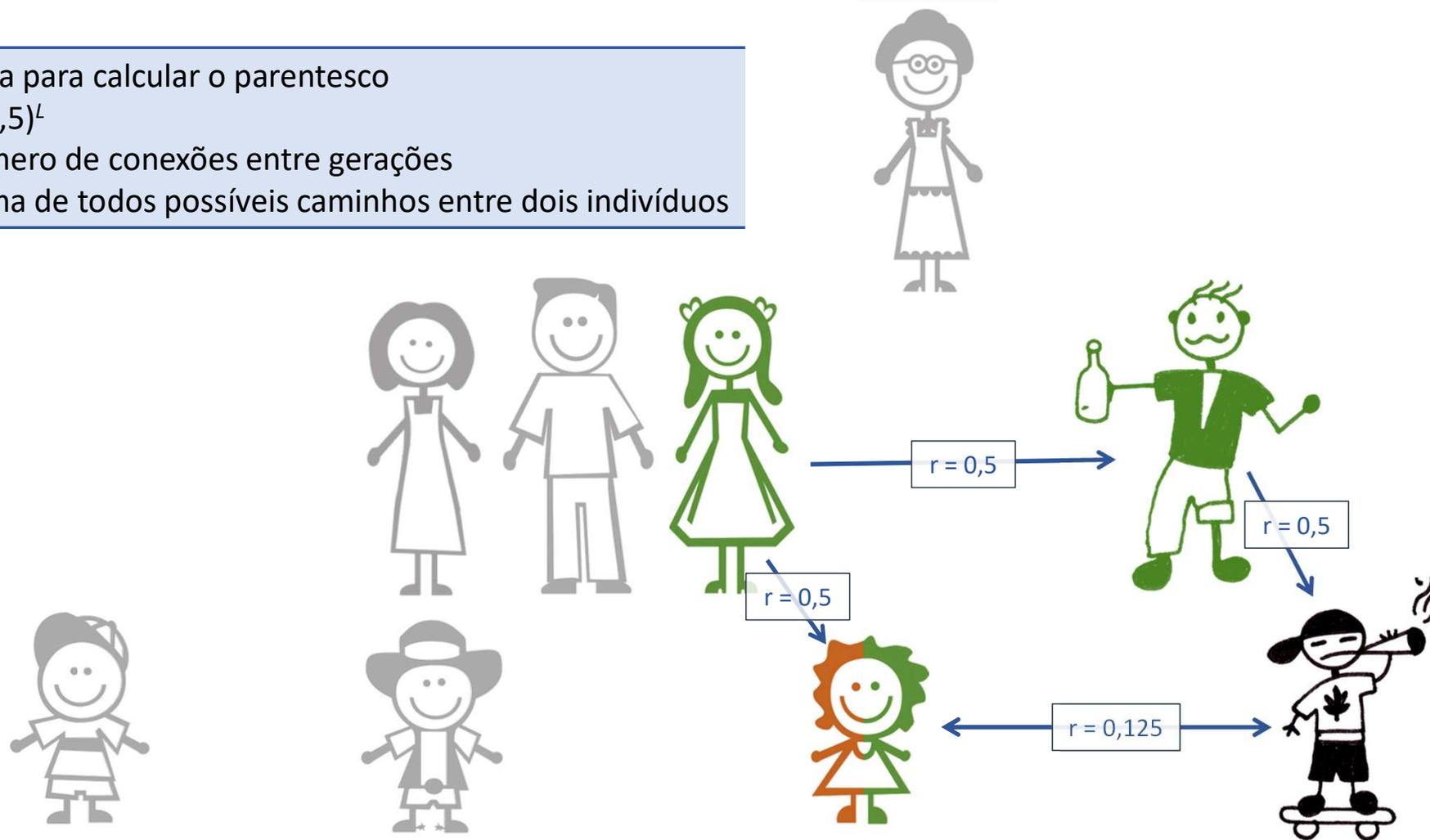
Indivíduos compartilham 12,5% do material genético com prim@s (grau de parentesco  $r = 1 \cdot 0,5^3 = 0,125$ )

Fórmula para calcular o parentesco

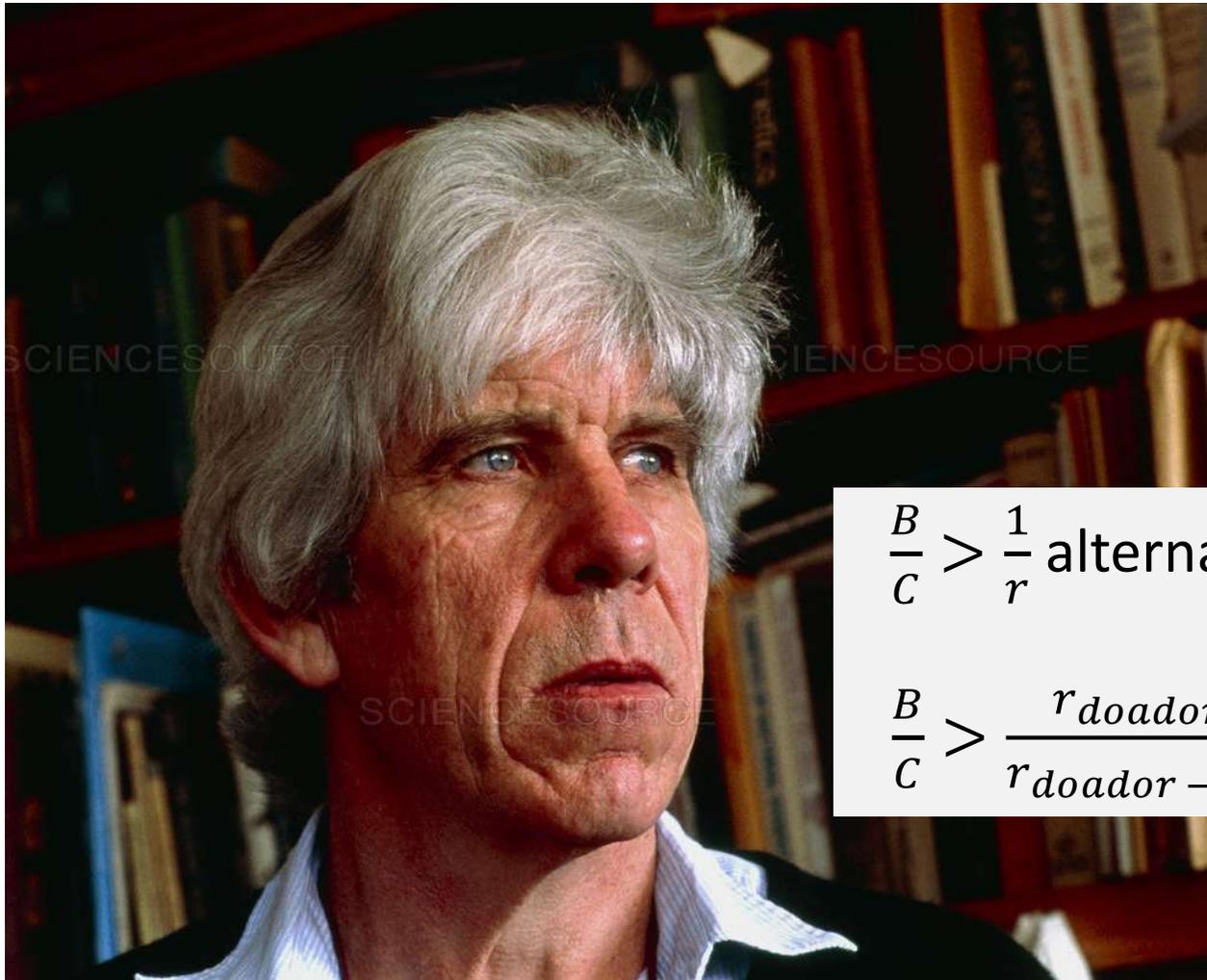
$$r = \sum (0,5)^L$$

$L$  = número de conexões entre gerações

$\sum$  = soma de todos possíveis caminhos entre dois indivíduos



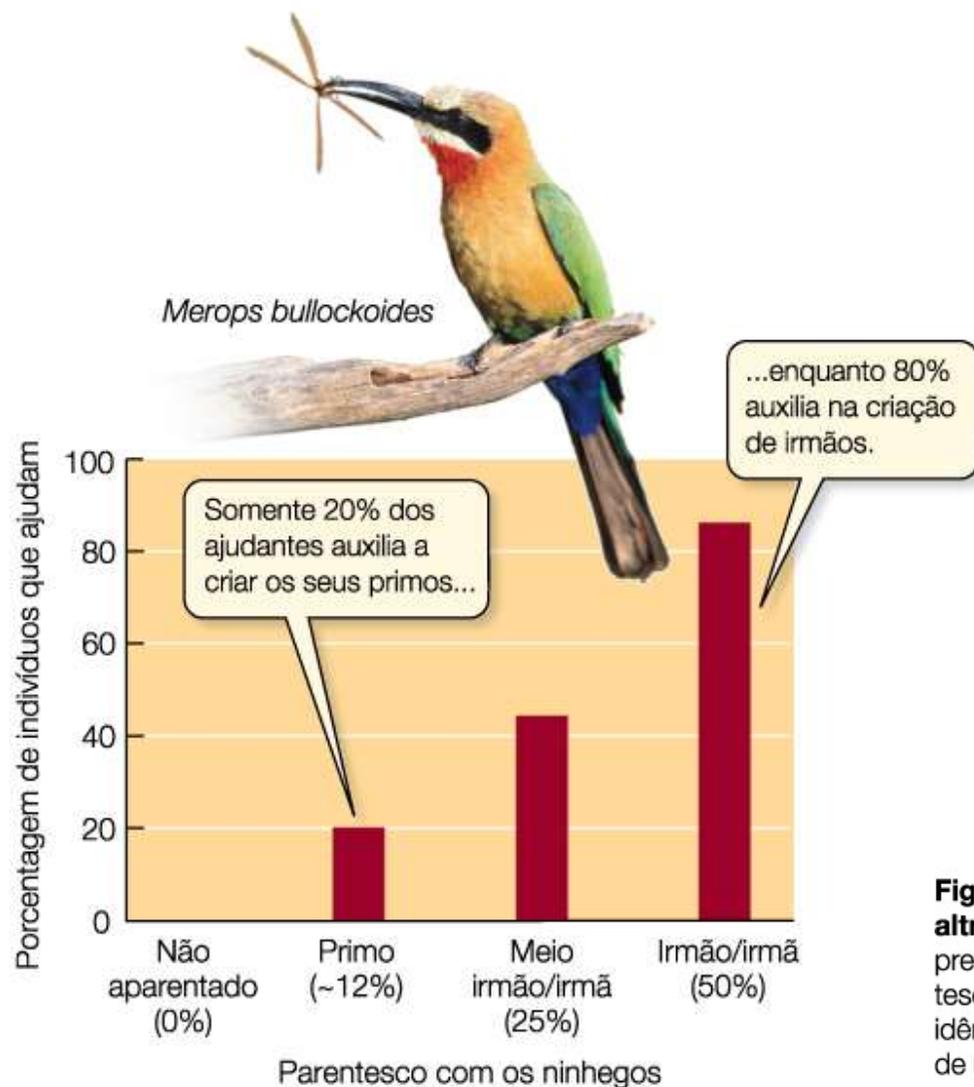
A Regra de Hamilton (1964; William D. Hamilton, 1936-2000) inclui o grau de parentesco ( $r$ ) nas estimativas dos benefícios e custos de um comportamento



$$\frac{B}{C} > \frac{1}{r} \text{ alternativamente: } rB - C > 0$$

$$\frac{B}{C} > \frac{r_{\text{doador} - \text{descendent} \text{ pr\u00f3prios}}}{r_{\text{doador} - \text{descendentes do recipiente}}}$$

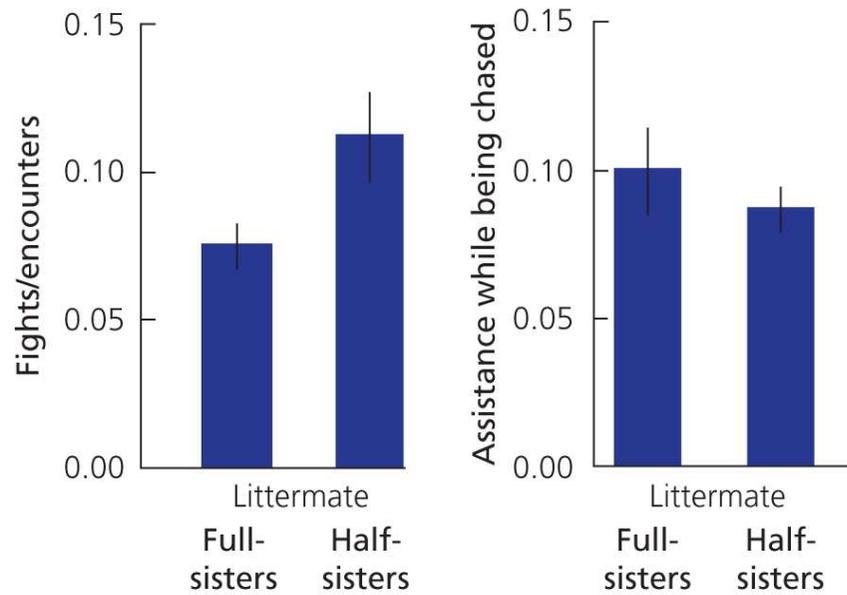
O aumento dos atos cooperativos com o grau de parentesco pode ser explicado pela Regra de Hamilton



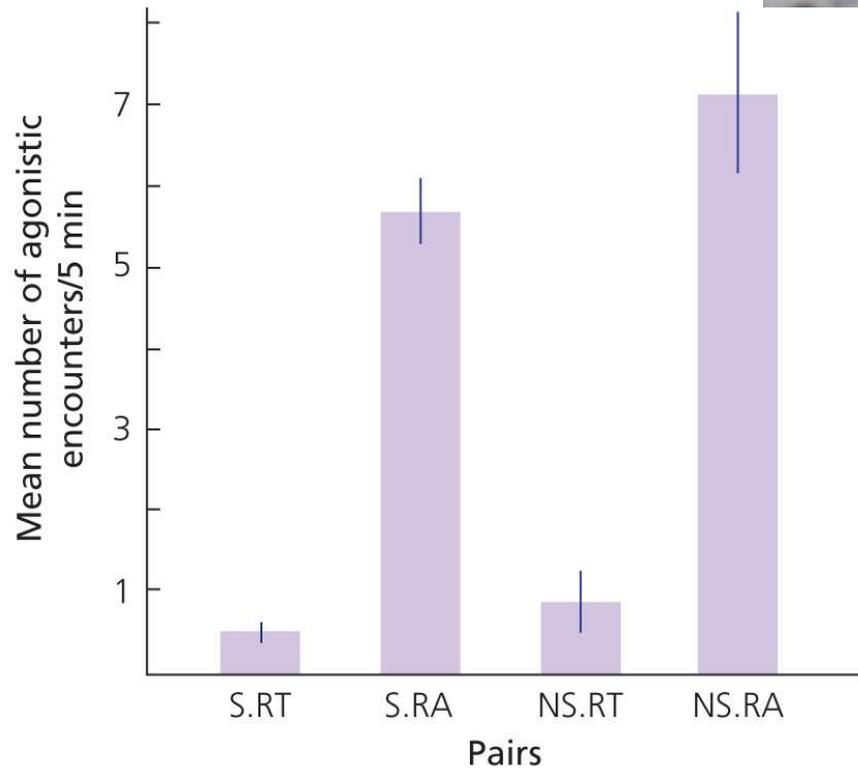
**Figura 35.21 Os abelheiros (“white-fronted bee-eaters”) são altruístas discriminadores** Os abelheiros ajudam a criar a prole, preferencialmente, dos parentes mais próximos. O eixo do parentesco apresenta a porcentagem aproximada dos alelos que seriam idênticos entre os parentes. Como alguns indivíduos auxiliam mais de um ninho, a soma das porcentagens é maior do que 100%.

Como animais sabem quem é parente e quem não é?

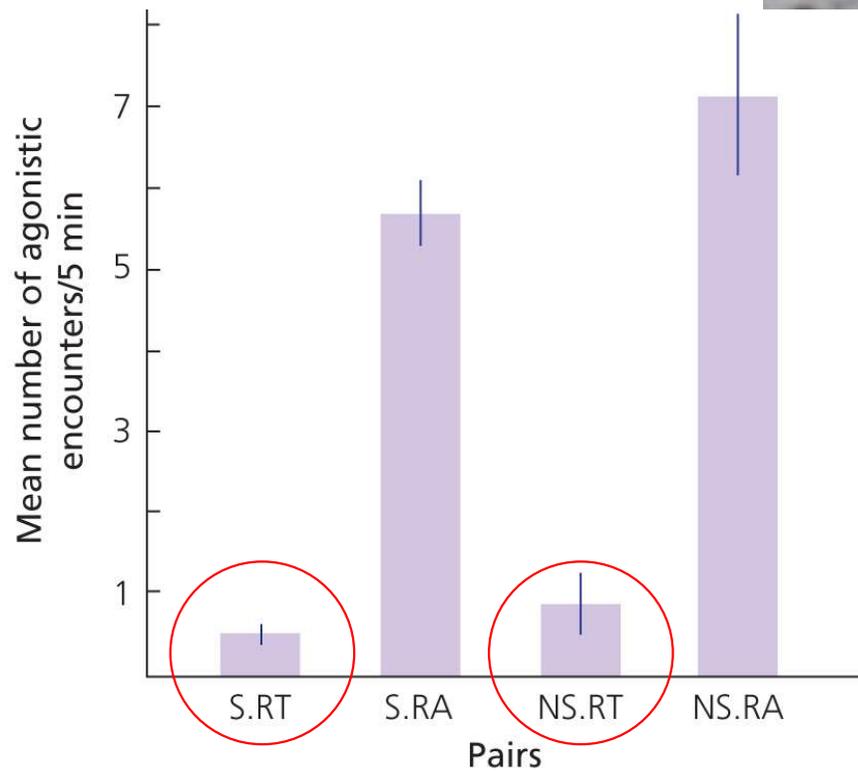
BIZ5737 – Comportamento Animal



Regra simples: Quem cresceu junto comigo é parente

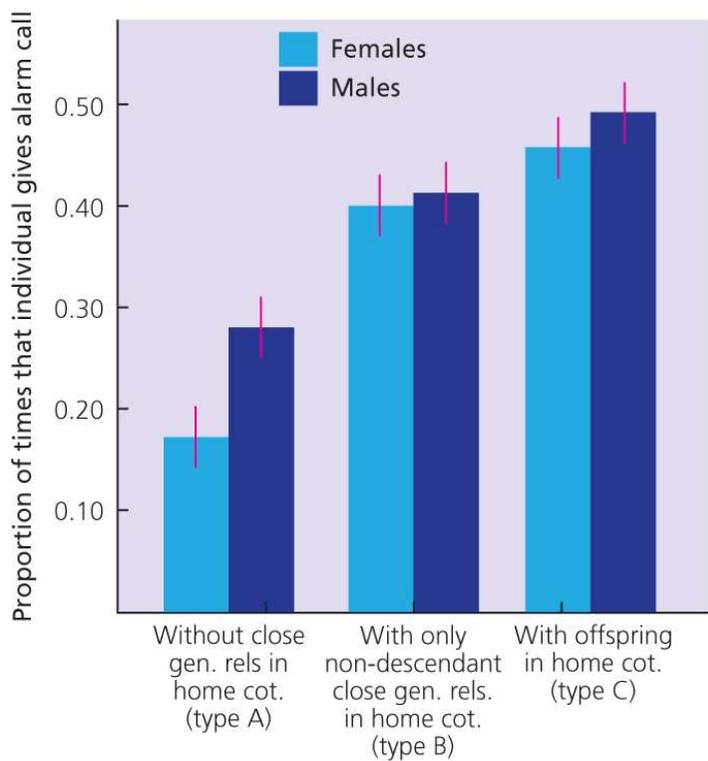


Regra simples: Quem cresceu junto comigo é parente

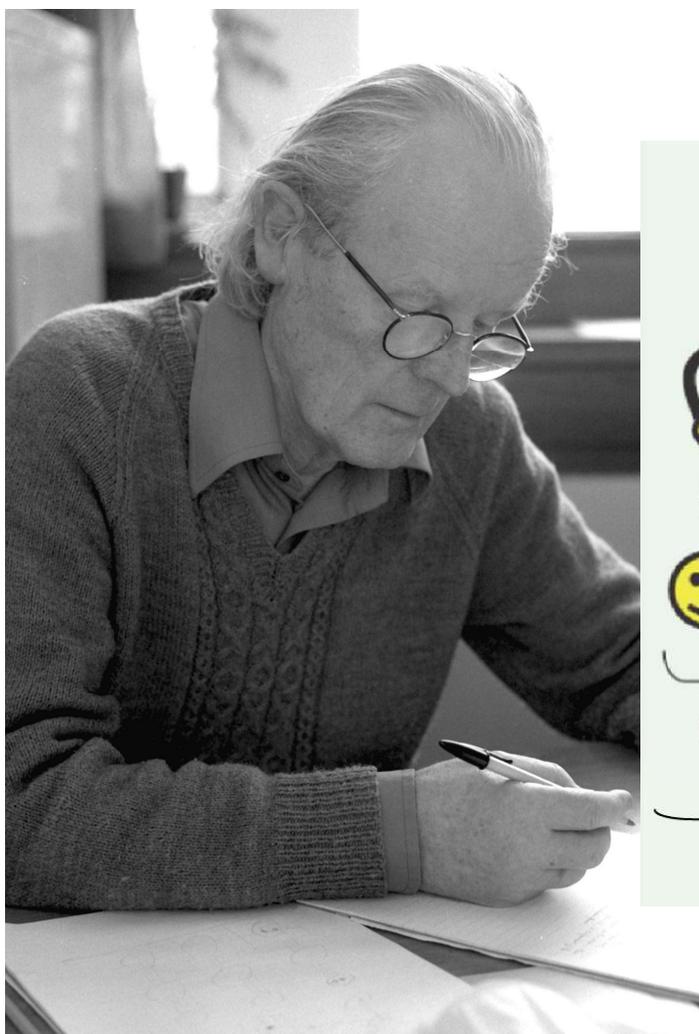


correspondência fenotípica tem importância parcial

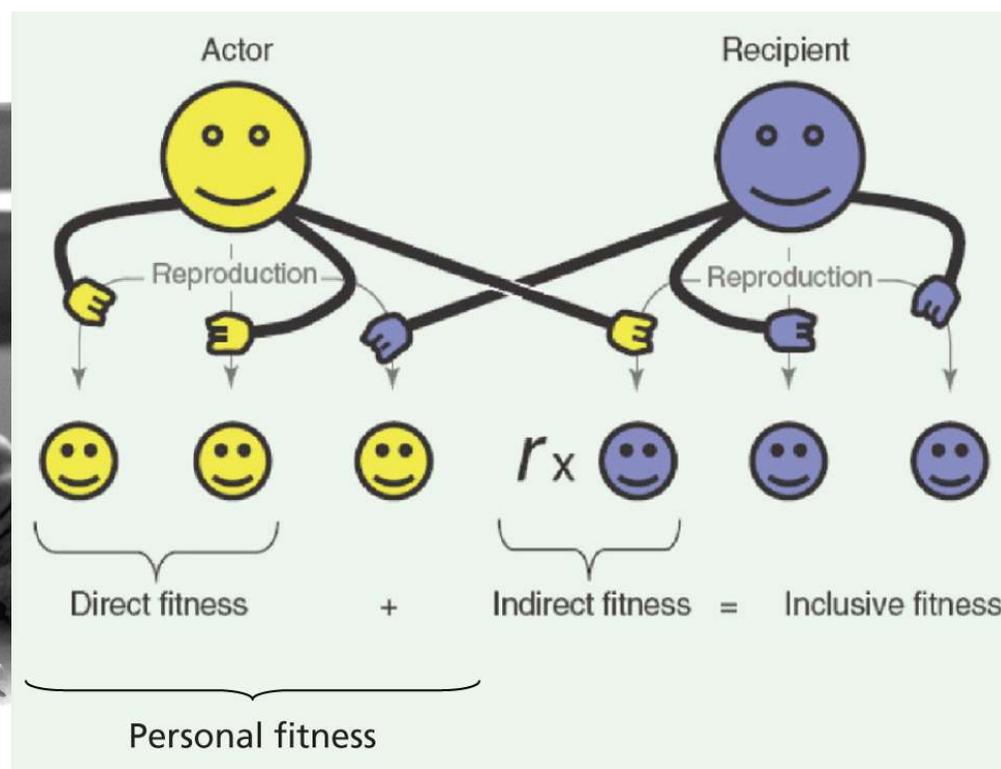
Apesar do aumento dos atos cooperativos na presença de animais aparentados, descendentes próprios são mais relevantes para decisões comportamentais



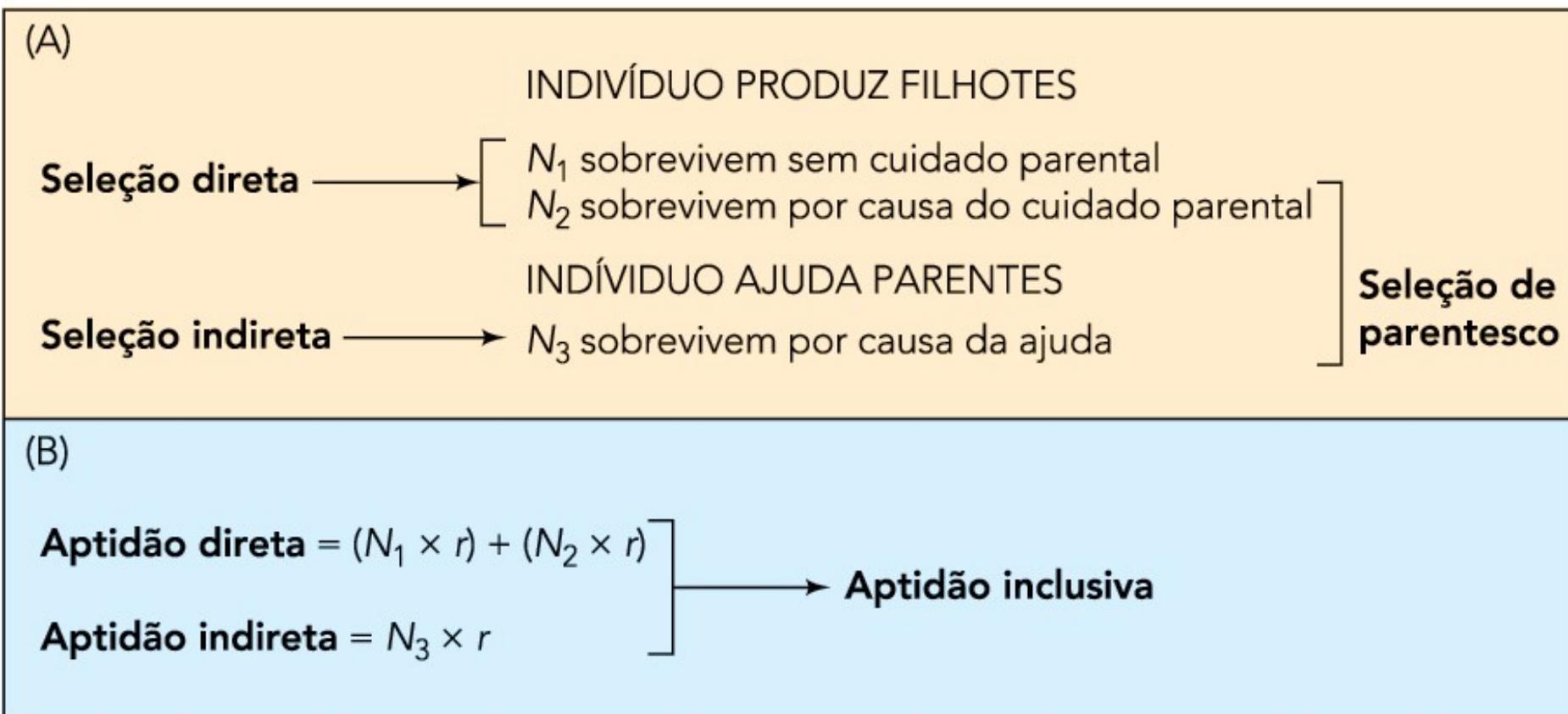
A Teoria do Fitness Inclusivo (1964; John Maynard Smith, 1920-2004) explica a importância de ambos fitness direto e indireto para a seleção de parentesco



BIZ5737 – Comportamento Animal



A Teoria do Fitness Inclusivo (1964; John Maynard Smith, 1920-2004) explica a importância de ambos fitness direto e indireto para a seleção de parentesco



## Cooperação e Parentesco



Porque animais cooperam?



Altruísmo



Réciprocidade

## Cooperação e Parentesco



Porque animais cooperam?

Altruísmo

Réciprocidade

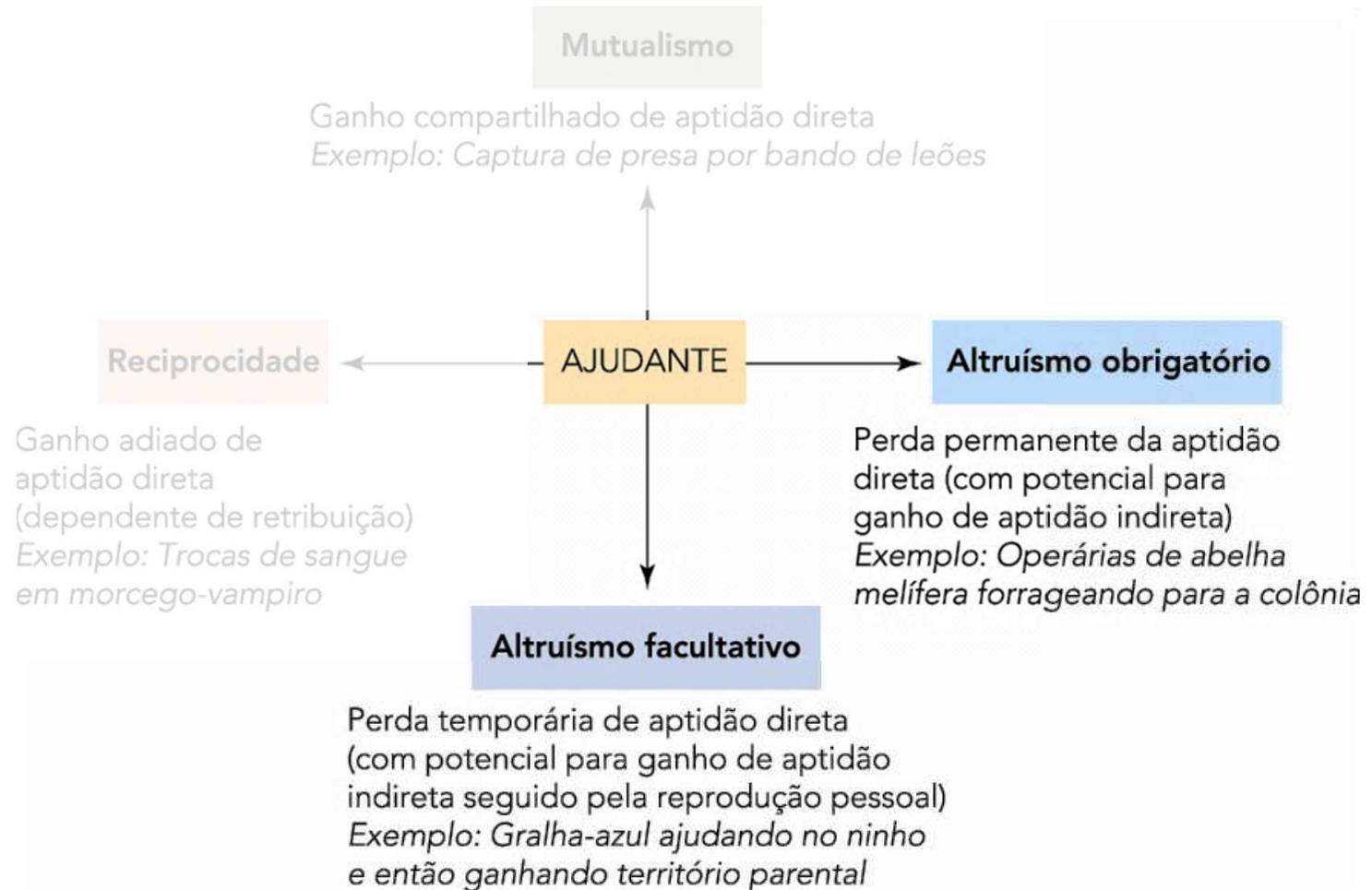
# Altruísmo



BIZ5737 – Comportamento Animal



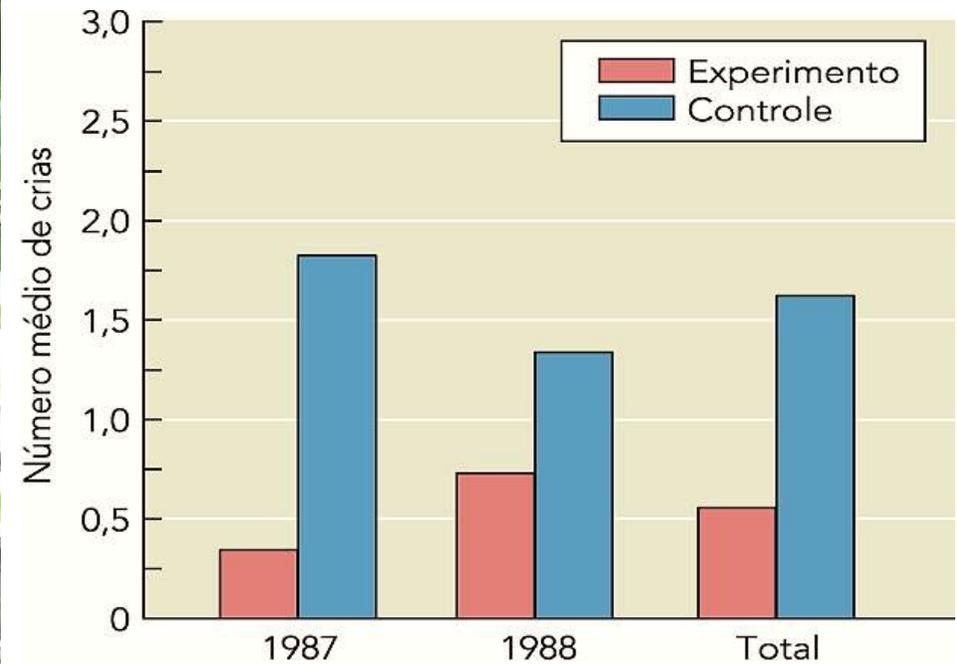
Altruísmo é dividido em altruísmo facultativo e altruísmo obrigatório



Altruísmo facultativo em Gralhas-da-Flórida (*Aphelocoma coerulencens*): os ajudantes do ninho são filhos (machos) do casal reprodutor

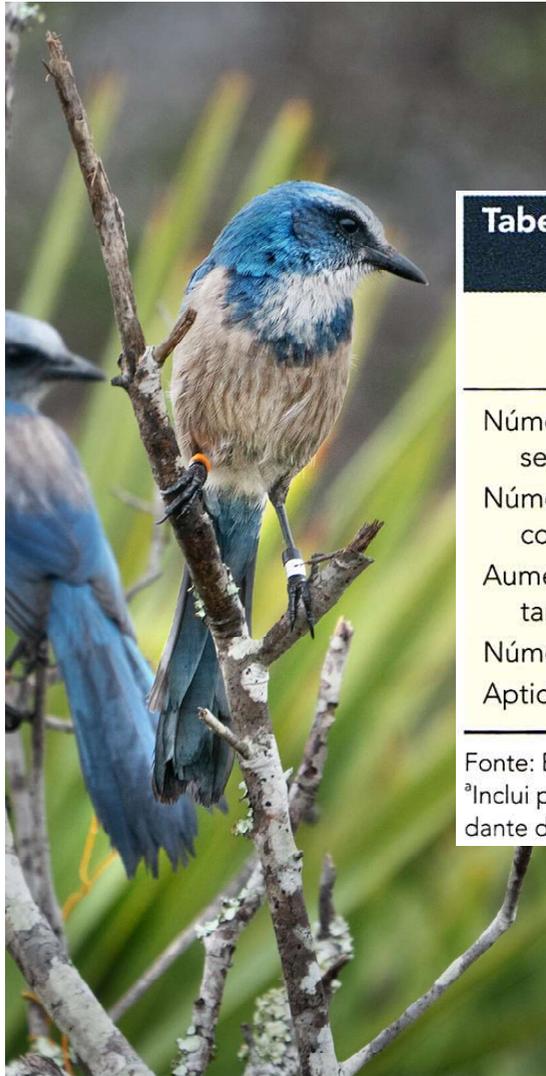


Altruísmo facultativo em Gralhas-da-Flórida (*Aphelocoma coerulencens*): os ajudantes do ninho são filhos (machos) do casal reprodutor



**FIGURA 13.21** Ajudantes de ninho auxiliam pais a criarem mais irmãos na gralha *A. coerulescens*. O gráfico mostra números de filhotes vivos após 60 dias nos ninhos experimentais que perderam seus ajudantes e em ninhos-controle não manipulados durante um experimento de 2 anos. Adaptada de Mumme.<sup>1023</sup>

## O aumento do fitness inclusivo pode explicar esse altruísmo nas Gralhas-da-Flórida



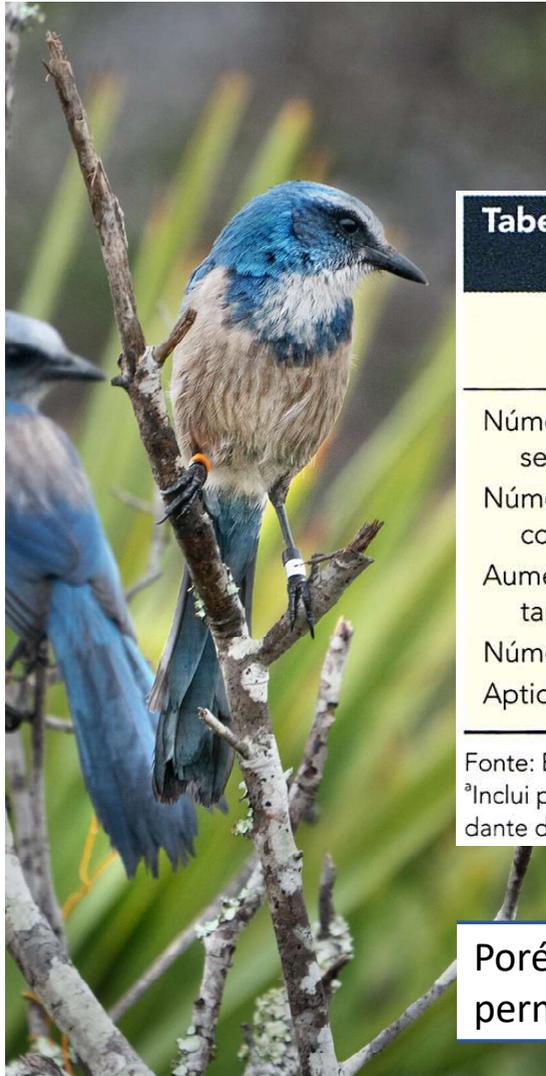
**Tabela 13.4** Efeito dos ajudantes de ninho em *Aphelocoma coerulescens* sobre o sucesso reprodutivo de seus pais e sobre sua própria aptidão inclusiva

	Pais sem experiência reprodutiva <sup>a</sup>	Pais com experiência reprodutiva
Número médio de filhotes produzidos sem ajudantes	1,03	1,62
Número médio de filhotes produzidos com ajudantes	2,06	2,20
Aumento no sucesso reprodutivo resultante da ajuda	1,03	0,58
Número médio de ajudantes	1,70	1,90
Aptidão indireta obtida por ajudante	0,60	0,30

Fonte: Emlen<sup>439</sup>

<sup>a</sup>Inclui pares em que um dos progenitores tenha reproduzido, motivo pelo qual alguns pares dessa categoria adquirem um ajudante de ninho.

## O aumento do fitness inclusivo pode explicar esse altruísmo nas Gralhas-da-Flórida



**Tabela 13.4** Efeito dos ajudantes de ninho em *Aphelocoma coerulescens* sobre o sucesso reprodutivo de seus pais e sobre sua própria aptidão inclusiva

	Pais sem experiência reprodutiva <sup>a</sup>	Pais com experiência reprodutiva
Número médio de filhotes produzidos sem ajudantes	1,03	1,62
Número médio de filhotes produzidos com ajudantes	2,06	2,20
Aumento no sucesso reprodutivo resultante da ajuda	1,03	0,58
Número médio de ajudantes	1,70	1,90
Aptidão indireta obtida por ajudante	0,60	0,30

Fonte: Emlen<sup>439</sup>

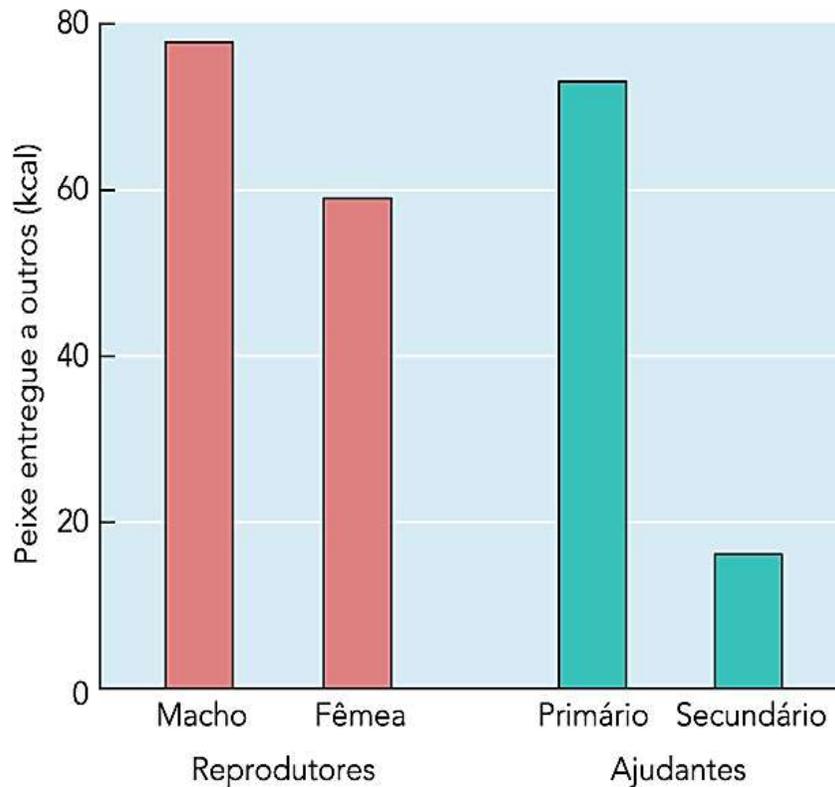
<sup>a</sup>Inclui pares em que um dos progenitores tenha reproduzido, motivo pelo qual alguns pares dessa categoria adquirem um ajudante de ninho.

Porém restrições ecológicas são entre as causas principais que os ajudantes permanecem nos ninhos e não saem em busca de reprodução própria

Altruísmo facultativo em Martins-pescador (*Ceryle rudis*): existem ajudantes primários (filhos) e ajudantes sem parentesco (ajudantes secundários)



Altruísmo facultativo em Martins-pescador (*Ceryle rudis*): existem ajudantes primários (filhos) e ajudantes sem parentesco (ajudantes secundários)



Martim-pescador-malhado

**FIGURA 13.18** Altruísmo e parentesco nos martins-pescadores-malhados. Ajudantes primários fornecem mais calorias por dia em peixe para uma fêmea nidificadora e sua prole do que ajudantes secundários, não aparentados aos reprodutores que recebem a ajuda. Adaptada de Reyer.<sup>1212</sup>

Porque um animal (macho) não aparentado deveria ajudar?

**Tabela 13.3** Cálculos da aptidão inclusiva para machos de martim-pescador-malhado

Tática comportamental	Primeiro ano			Segundo ano				
	$y$	$r$	$f_1$	$o$	$r$	$s$	$m$	$f_2$
Ajudante primário	$1,8 \times 0,32 = 0,58$			$2,5 \times 0,50 \times 0,54 \times 0,60 = 0,41$				
Ajudante secundário	$1,3 \times 0,00 = 0,00$			$2,5 \times 0,50 \times 0,74 \times 0,91 = 0,84$				
Retardatário	$0,0 \times 0,00 = 0,00$			$2,5 \times 0,50 \times 0,70 \times 0,33 = 0,29$				

Fonte: Reyer<sup>1212</sup>

Símbolos:  $y$  = jovens extra produzidos pelos pais ajudados;  $o$  = prole produzida por ex-ajudantes reprodutores e retardatários;  $r$  = coeficiente de parentesco entre o macho e  $y$ , e entre o macho e  $o$ ;  $f_1$  = aptidão no primeiro ano (aptidão indireta para o ajudante primário);  $f_2$  = aptidão direta no segundo ano;  $s$  = probabilidade de sobrevivência no segundo ano;  $m$  = probabilidade de encontrar uma parceira no segundo ano.



Porque um animal (macho) não aparentado deveria ajudar?

**Tabela 13.3** Cálculos da aptidão inclusiva para machos de martim-pescador-malhado

Tática comportamental	Primeiro ano			Segundo ano				
	$y$	$r$	$f_1$	$o$	$r$	$s$	$m$	$f_2$
Ajudante primário	$1,8 \times 0,32 = 0,58$			$2,5 \times 0,50 \times 0,54 \times 0,60 = 0,41$				
Ajudante secundário	$1,3 \times 0,00 = 0,00$			$2,5 \times 0,50 \times 0,74 \times 0,91 = 0,84$				
Retardatário	$0,0 \times 0,00 = 0,00$			$2,5 \times 0,50 \times 0,70 \times 0,33 = 0,29$				

Fonte: Reyer<sup>1212</sup>

Símbolos:  $y$  = jovens extra produzidos pelos pais ajudados;  $o$  = prole produzida por ex-ajudantes reprodutores e retardatários;  $r$  = coeficiente de parentesco entre o macho e  $y$ , e entre o macho e  $o$ ;  $f_1$  = aptidão no primeiro ano (aptidão indireta para o ajudante primário);  $f_2$  = aptidão direta no segundo ano;  $s$  = probabilidade de sobrevivência no segundo ano;  $m$  = probabilidade de encontrar uma parceira no segundo ano.

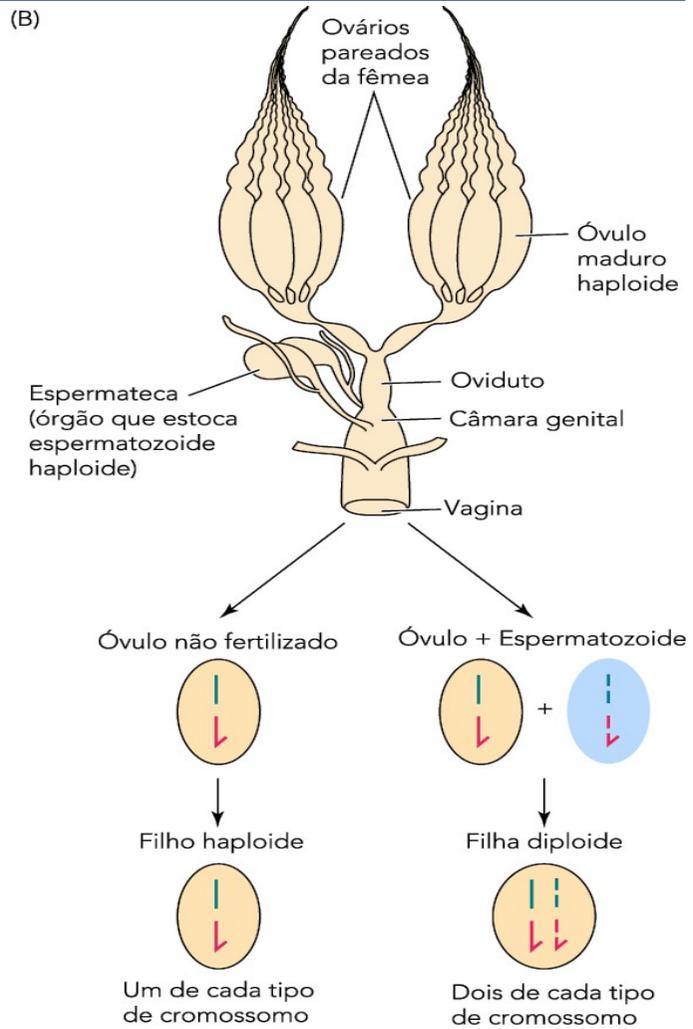


A vantagem da ajuda fica óbvio somente no segundo ano, devido ao fato que ajudantes secundários têm um sucesso reprodutivo próprio maior do que indivíduos que não ajudaram. Neste caso, a restrição ecológica para a reprodução própria é a disponibilidade de fêmeas no ambiente

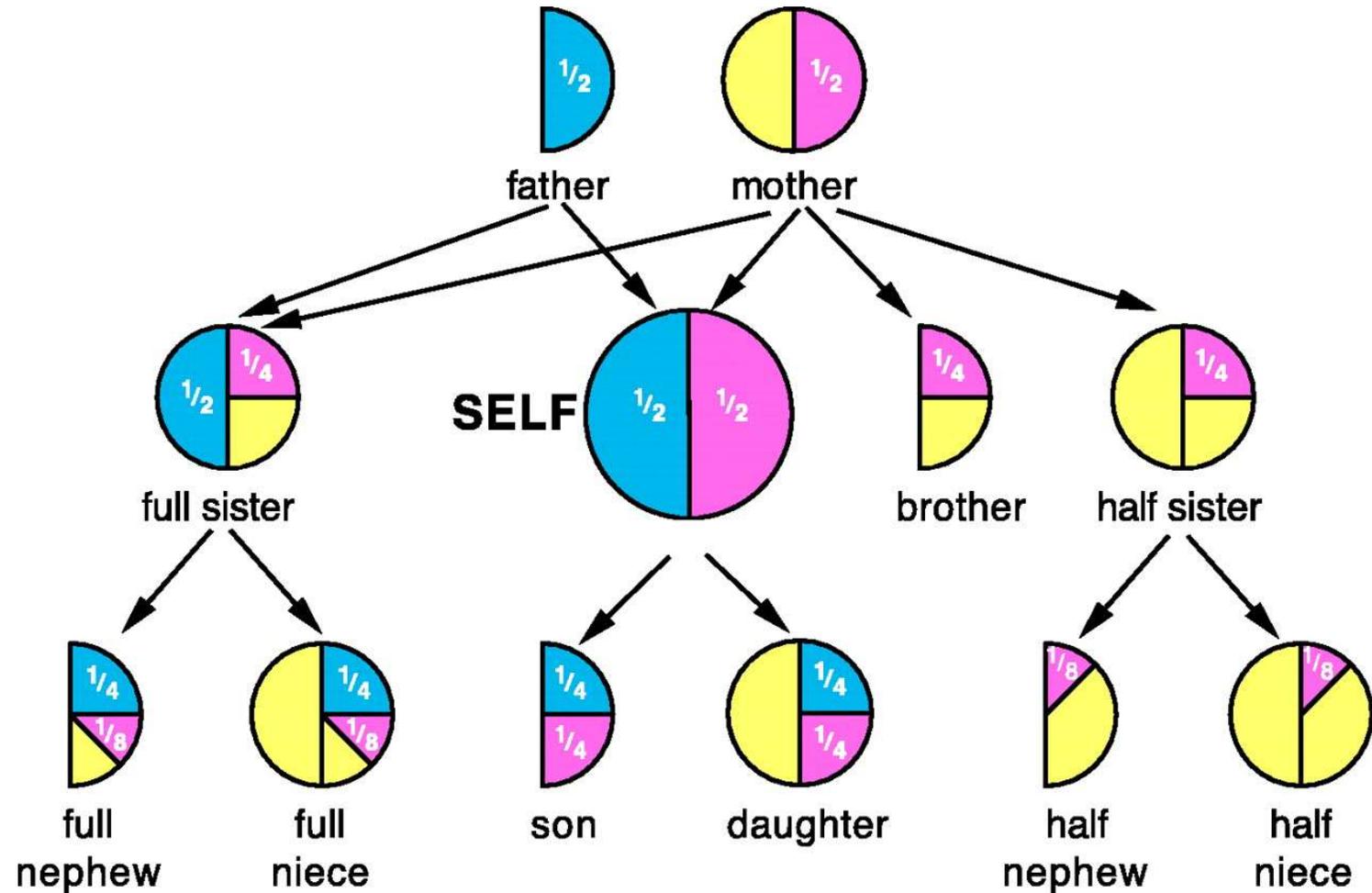
O sistema reprodutivo haplo-diploide dos himenópteros facilitou o surgimento do altruísmo obrigatório nesse grupo de insetos



(B)



Porque recebem 100% do material genético do pai, fêmeas tem um grau de parentesco de  $r = 0,75$  com suas irmãs, mas apenas  $r = 0,5$  com suas mães ou próprias filhas



Porém, altruísmo facultativo existe também em animais diploides, incluindo os ratos-toupeira-pelado (*Heterocephalus glaber*), que têm um casal reprodutor e operários estéreis



Portanto, restrições ecológicas são a causa principal também em casos de altruísmo obrigatório

## Cooperação e Parentesco



Porque animais cooperam?

Altruísmo

Réciprocidade

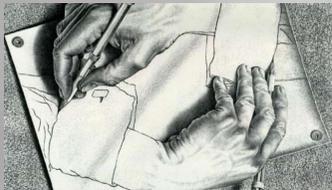
## Cooperação e Parentesco



Porque animais cooperam?

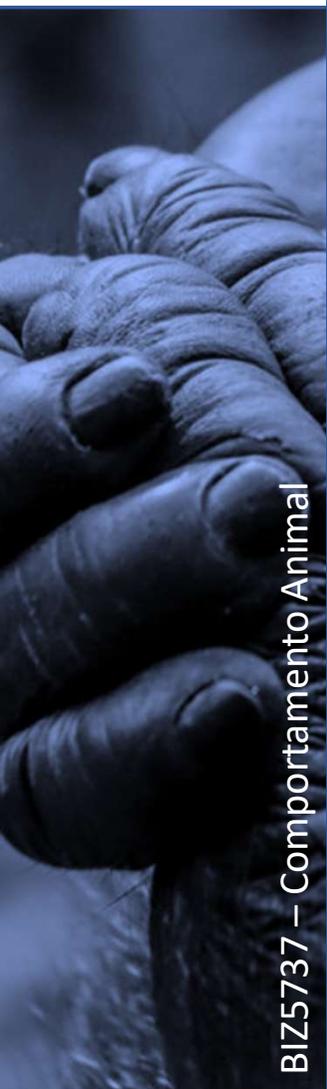


Altruísmo

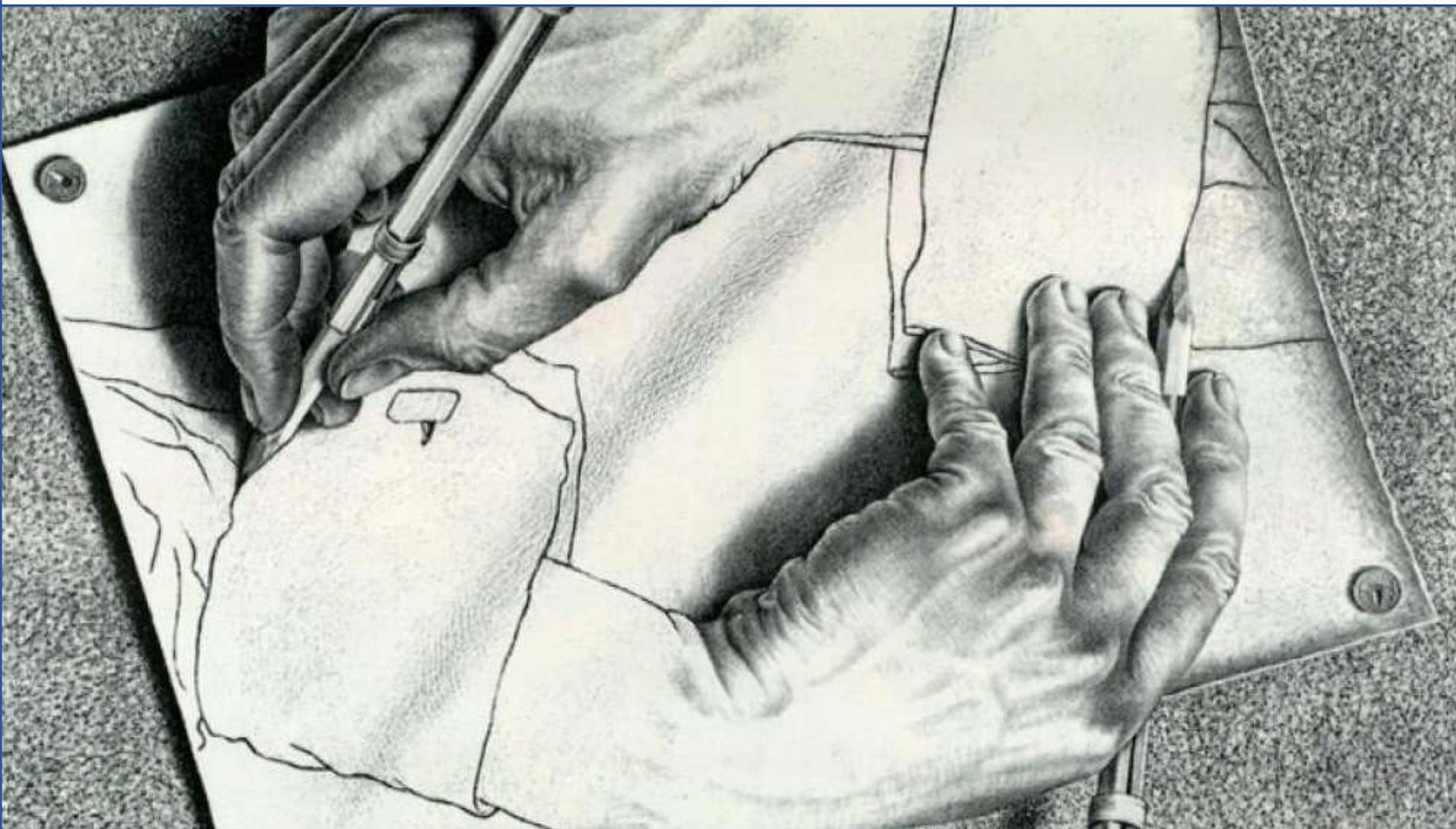


Reciprocidade

## Reciprocidade



BIZ5737 – Comportamento Animal

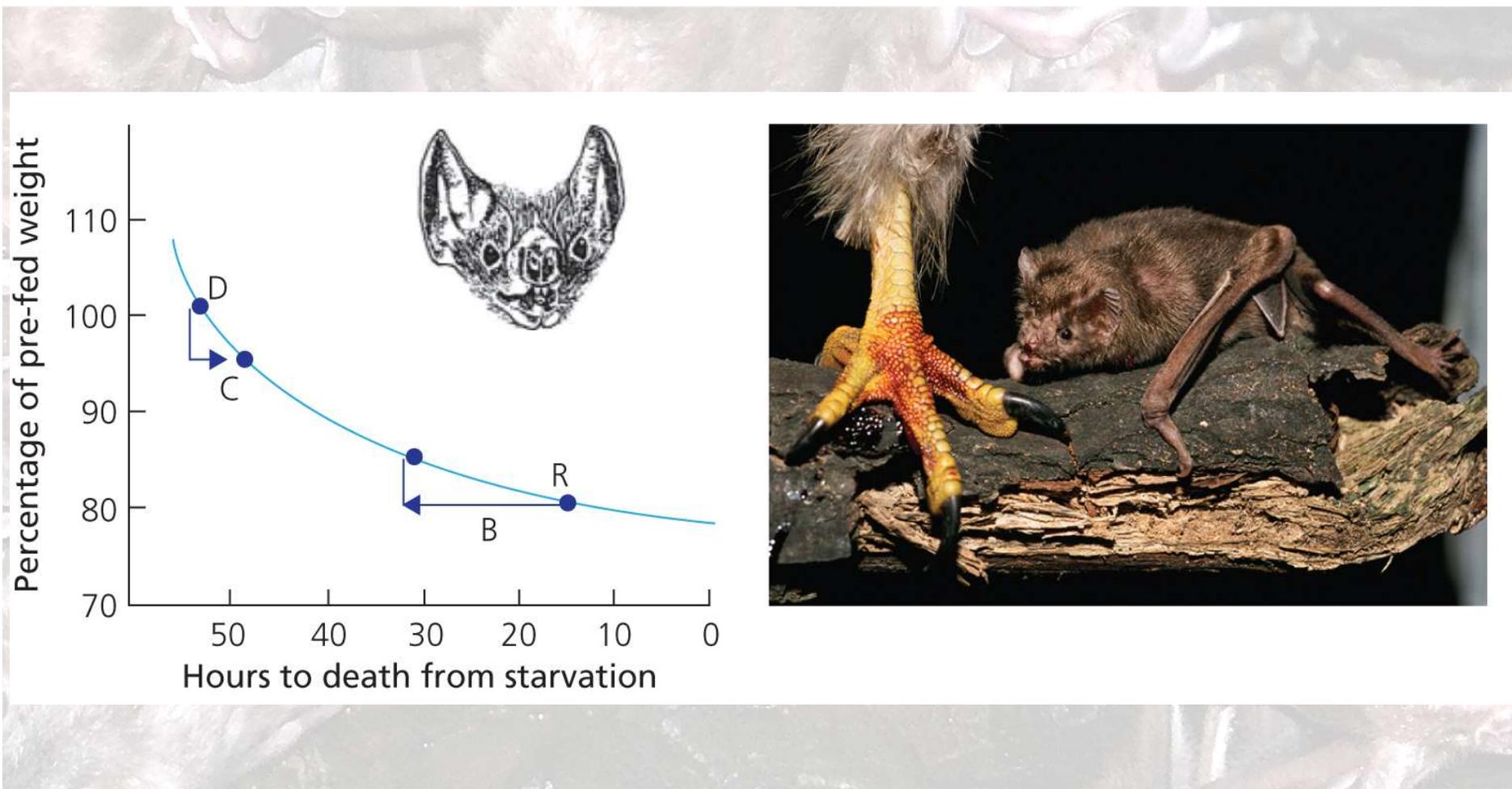


Na reciprocidade há um ganho adiado de fitness direta (descendentes próprios) dependente de retribuição

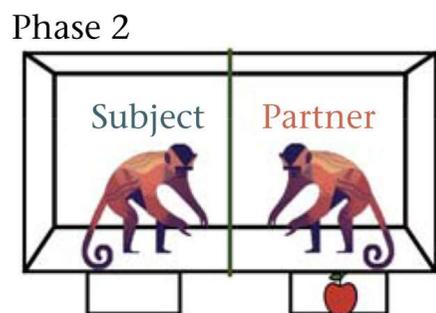
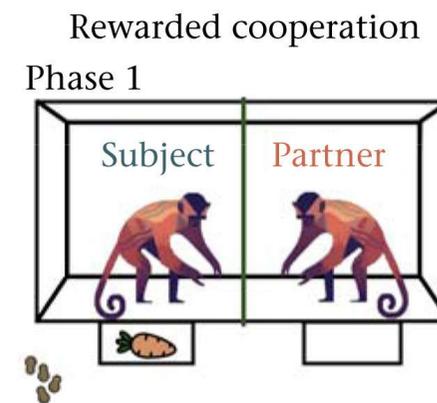
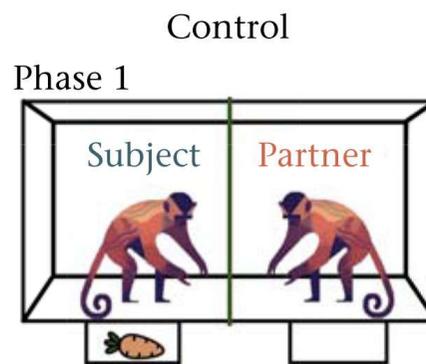
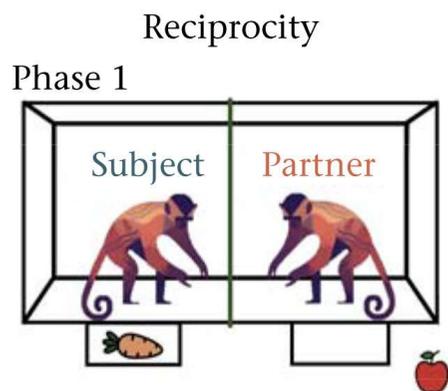


BIZ5737 – Comportamento Animal

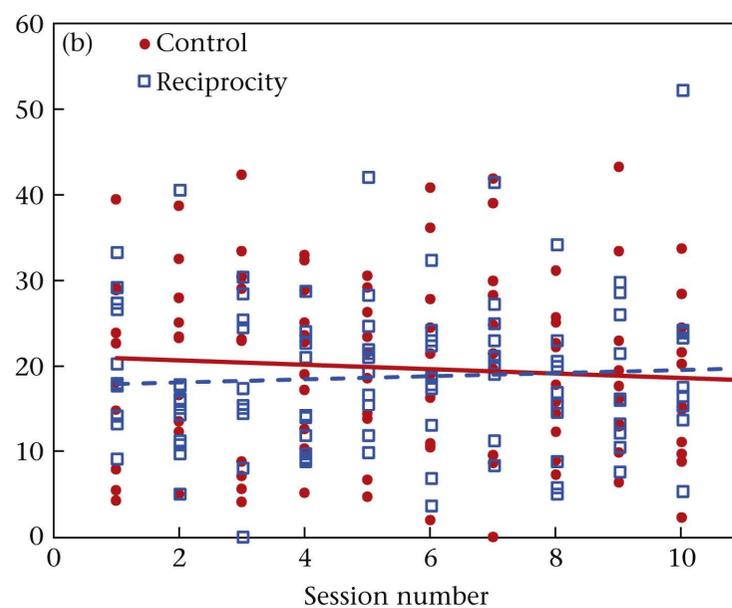
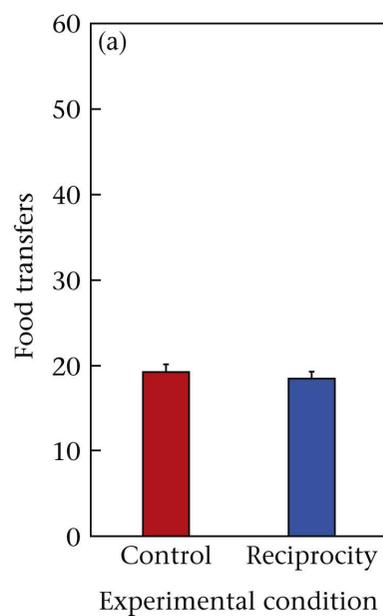
O problema da reciprocidade é a incerteza se uma ajuda dada vai ser retornada no futuro. Reciprocidade, portanto, pode evoluir somente se o custo inicial de ajuda for modesto, mas o benefício de receber o favor devolvido for maior



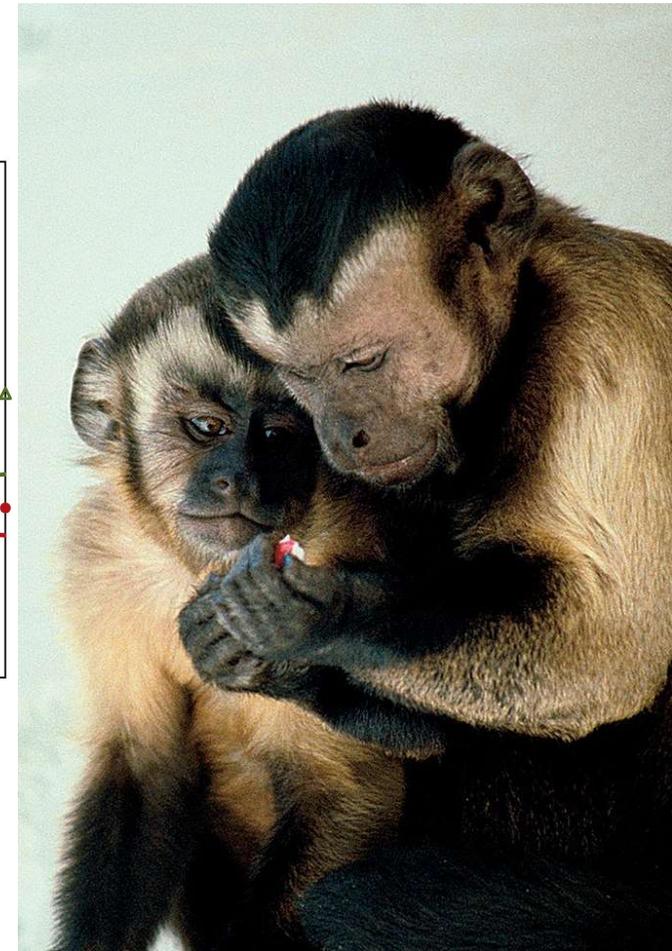
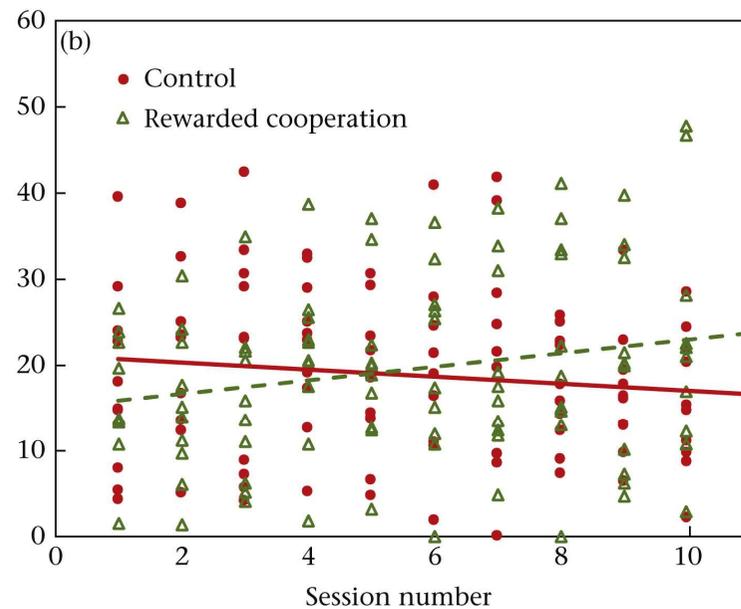
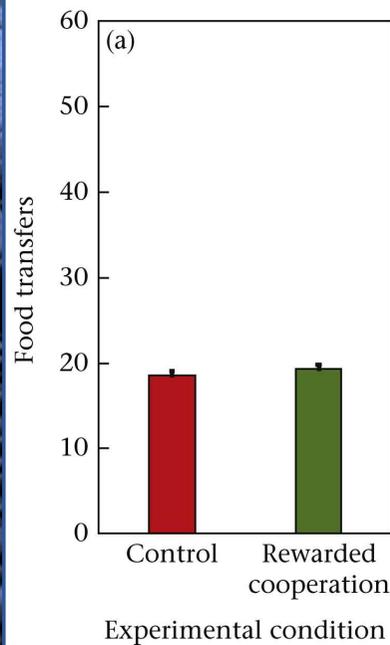
O problema da reciprocidade é a incerteza se uma ajuda dada vai ser retornada no futuro. Reciprocidade, portanto, pode evoluir somente se o custo inicial de ajuda for modesto, mas o benefício de receber o favor devolvido for maior



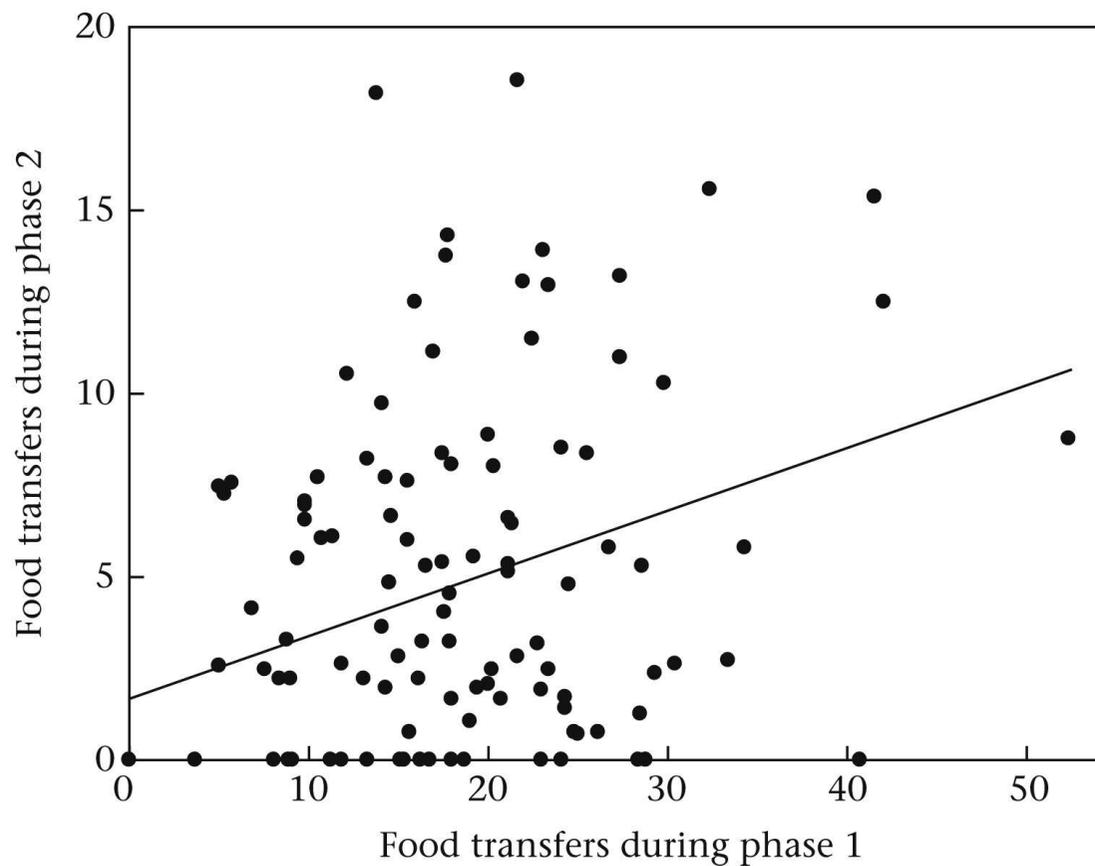
O problema da reciprocidade é a incerteza se uma ajuda dada vai ser retornada no futuro. Reciprocidade, portanto, pode evoluir somente se o custo inicial de ajuda for modesto, mas o benefício de receber o favor devolvido for maior



O problema da reciprocidade é a incerteza se uma ajuda dada vai ser retornada no futuro. Reciprocidade, portanto, pode evoluir somente se o custo inicial de ajuda for modesto, mas o benefício de receber o favor devolvido for maior



O problema da reciprocidade é a incerteza se uma ajuda dada vai ser retornada no futuro. Reciprocidade, portanto, pode evoluir somente se o custo inicial de ajuda for modesto, mas o benefício de receber o favor devolvido for maior



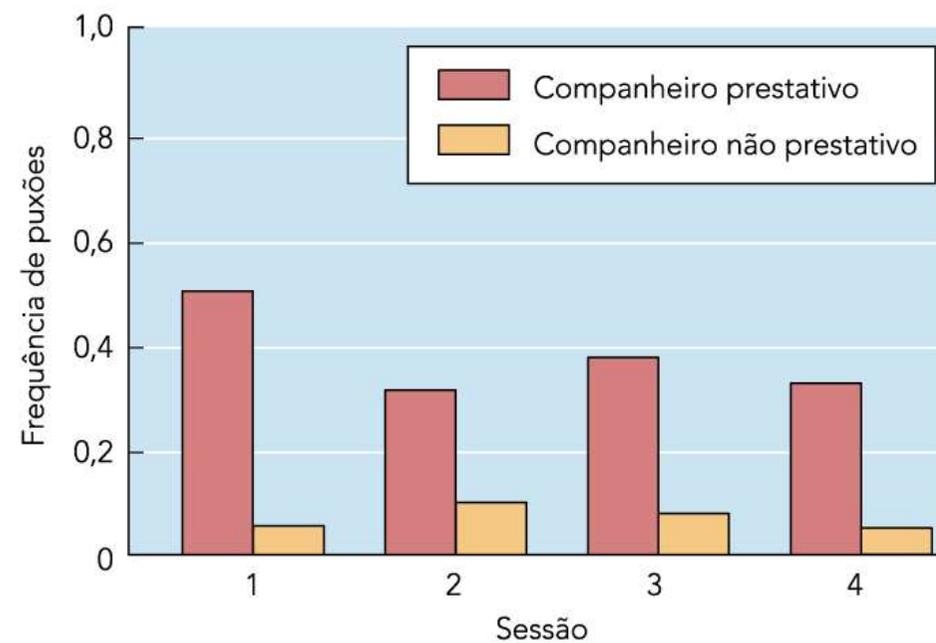
Schino et al. (2021) *Anim Behav* 178:141–148 DOI:10.1016/j.anbehav.2021.06.012

Em alguns animais, um fator importante para reciprocidade é o reconhecimento individual de parceiros e a percepção se o outro indivíduo coopera ou não

(A)



(B)



Em alguns animais, um fator importante para reciprocidade é o reconhecimento individual de parceiros e a percepção se o outro indivíduo coopera ou não

BIZ5737 – Comportamento Animal



## Cooperação e Parentesco

Agradeço a atenção!

