OECOLOGIA BRASILIENSIS
Fonseca, C. R. 2000. Cooperação, conflitos e razão sexual em himenópteros sociais: a perspectiva de uma formiga amazônica. pp. 131-148. **In** Martins, R. P., Lewinsohn, T. M. & Barbeitos, M. S. (eds). *Ecologia e comportamento de Insetos*. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VIII. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.

COOPERAÇÃO, CONFLITOS E RAZÃO SEXUAL EM HIMENÓPTEROS SOCIAIS: A PERSPECTIVA DE UMA FORMIGA AMAZÔNICA

CARLOS ROBERTO FONSECA

Resumo

Em colônias de formigas, as operárias, os soldados e as rainhas cooperam para a execução de uma série de funções. Segundo a teoria de seleção de parentesco, esta cooperação é possível devido ao alto grau de relacionamento genético entre os indivíduos. Quando a colônia atinge a idade reprodutiva, parte dos seus recursos serão alocados para a produção de fêmeas e machos reprodutivos. Em contraste com muitos organismos nos quais a razão sexual é de 1:1, em formigas, fêmeas e machos reprodutivos frequentemente não são produzidos nesta proporção, gerando razões sexuais assimétricas. O objetivo central deste artigo é rever seis modelos que explicam as causas destas razões sexuais assimétricas, ressaltando suas diferentes premissas e predições. Dados sobre a estrutura das colônias de *Pheidole minutula* (Myrmecinae), e de seus padrões de alocação reprodutiva, ilustram como estes modelos podem ser testados. Os resultados trazem subsídios para reforçar as hipóteses de Competição Local por Acasalamento, Razão Sexual Repartida e Disponibilidade de Recursos, mas falham em corroborar as hipóteses de Competição Local por Recursos e da Dominância Numérica.

Abstract

In ant nests, workers, soldiers and queens cooperate in accomplishing a range of tasks. According to the kin selection theory, this cooperation is possible due to the high degree of genetic relatedness between individuals. When a colony reaches reproductive age, part of the colony resources will be allocated to the production of female and male reproductives. In contrast with many organisms in which the sex ratio is 1:1, on ants, female and male reproductives frequently are not produced in equal numbers, generating asymmetrical sex-ratios. The main aim of this paper is to briefly review six existing models dealing with asymmetrical sex ratios, highlighting their different assumptions and predictions. Data on the structure of *Pheidole minutula* (Myrmecinae) colonies, and their reproductive allocation pattern, illustrate how these models can be tested. The results support the hypotheses of Local Mating Competition, Split Sex-ratio and Resource Availability, but fail to corroborate both the Local Resource Competition and the Numerical Dominance hypotheses.

"Sem dúvida muitos instintos, de difícil explicação, poderiam se opor a minha teoria de seleção natural, - casos, nos quais nós não podemos ver como o instinto poderia possivelmente ter se originado. ...Eu não irei aqui abordar estes vários casos, mas eu irei confinar-me a uma dificuldade especial, a qual de início pareceu-me insuperável, e realmente fatal a toda minha teoria. Eu me refiro aos neutros ou fêmeas estéreis em comunidades de insetos: porque estes neutros frequentemente diferem amplamente, em instinto e em estrutura, de ambos machos e fêmeas férteis, e ainda, por serem estéreis, eles não podem propagar o seu tipo... Esta dificuldade, apesar de aparentemente insuperavel, é diminuida ou, como acredito, desaparece, quando é lembrado que seleção pode ser aplicado a família, assim como que a indíviduos... "
Charles R. Darwin (1859)

"Com animais estritamente sociais, como abelhas e formigas, que produzem um grande número de fêmeas estéreis e férteis, e nos quais esta preponderância é de importância fundamental, nós podemos ver que as comunidades que iriam florescer melhor seriam aquelas que contivessem fêmeas com tendência intrínsica forte para produzir mais e mais fêmeas; e nestes casos uma tendência desigual na produção dos sexos seria finalmente ganho por Seleção Natural. ...Eu originalmente pensei que quando a tendencia de produzir os dois sexos em número igual fosse vantajoso para a espécie, isto se seguiria por Seleção Natural, mas eu agora vejo que o problema todo é tão intrincado que é mais seguro deixar sua solução para o futuro."
Charles R. Darwin (1871)

A evolução da socialidade

No *Origem das Espécies*, Darwin (1859) reconhece que a evolução dos comportamentos dos insetos sociais representa um dos maiores desafios a serem enfrentados por qualquer Teoria de Evolução. Em seu dia-a-dia, operárias de formigas ajudam umas as outras, defendem outros membros da colônia com risco da própria vida e, em muitos casos, se abstém de produzir descendentes; função exercida pela rainha. A questão é clara. Como é que comportamentos prejudiciais ao indivíduo, tal como a agressividade quase suicida das operárias, podem evoluir? Como podem seres não reprodutivos manter alguma aptidão? Ou melhor, como estes comportamentos puderam evoluir por seleção natural? Conforme vimos na primeira epígrafe, para responder a este questionamento, Darwin supôs que o princípio da seleção natural não agiria somente ao nível do indivíduo, mas que ele poderia ser extendido a níveis *superiores* da organização biológica. No caso, o formigueiro funcionaria como um super-organismo, e então seria a aptidão relativa dos formigueiros que estaria em jogo. Formigueiros mais aptos acabariam produzindo mais "descendentes" do que os demais. Durante um século, poucos iriam discordar da veracidade desta explicação, no entanto, Weismann (1893) já reconhecia a possibilidade de conflitos entre forças seletivas inter-grupo e intra-grupo na determinação de características evolutivas.

William Hamilton (1963, 1964) foi o primeiro a construir uma alternativa teórica para explicar a evolução do comportamento social em formigas e outros organismos. Sua teoria baseia-se no conceito de "aptidão inclusiva". Segundo Hamilton, a aptidão biológica de um indivíduo não deve ser medida apenas pelo sucesso com que seus genes são passados à próxima geração através de seus descendentes diretos. Ele reconhece que a passagem dos genes de um organismo para as futuras gerações pode se dar de forma indireta. Ao ajudarmos um familiar a alimentar, criar e defender seu filho, estariamos também contribuindo positivamente para a nossa aptidão, já que o grau de parentesco entre indivíduos é proporcional a sua similaridade genética. Assim sendo, a aptidão inclusiva de um indivíduo seria proporcional às suas contribuições genéticas diretas e indiretas à próxima geração. Mais especificamente, para se calcular o valor seletivo de um gene, calcula-se seus efeitos no sucesso reprodutivo do indivíduo que o carrega, e adiciona-se a este valor, seu efeito no sucesso reprodutivo de indivíduos relacionados, pesando-os conforme o devido grau de parentesco. A solução encontrada por Hamilton é oposta à proposta por Darwin, pois enfatiza que a seleção natural estaria agindo a um nível *inferior*, e não *superior*, ao do organismo. A seleção natural estaria agindo ao nível do gene.

A teoria de seleção de parentesco, proposta por Hamilton, sugere que vários comportamentos sociais de himenópteros são compreendidos quando une-se o conceito de aptidão inclusiva às grandes assimetrias de relacionamento

genético causadas pelo seu peculiar sistema haplodiplóide de determinação sexual. Em formigas, abelhas e vespas, as fêmeas são produzidas pela fertilização de óvulos e espermatozóides, sendo assim diplóides (2n). No entanto, os machos são produzidos pelo desenvolvimento de óvulos que não sofreram fertilização, sendo, desta forma, haplóides (n). Vejamos as consequências deste sistema de determinação sexual para o grau de relacionamento genético entre os indivíduos dentro do formigueiro. Suponhamos que uma colônia de formiga possui uma única rainha responsável pela produção de ovos, e que esta rainha foi inseminada por um único macho. Como a rainha sempre contribui com metade de seu genes para a produção de filhos de ambos os sexos, o grau de relacionamento genético (r) da rainha com seus filhos e filhas é o mesmo ($r = 1/2$). No entanto, todas as operárias recebem os genes paternos em sua integridade, enquanto os machos alados são gerados apenas com material genético materno. Desta forma, operárias acabam, em média, apresentando uma similaridade genética bastante alta com suas irmãs ($r = 3/4$), mas relativamente baixa com seus irmãos ($r = 1/4$) e filhos ($r = 1/2$). Aplicando o conceito de aptidão inclusiva, Hamilton concluiu que uma dada operária poderia passar um maior número de cópias de seus genes para a próxima geração ajudando sua mãe a produzir mais filhas do que produzindo sua própria prole. Colocando este princípio um pouco mais formalmente, Hamilton demonstrou que a evolução da cooperação é possível quando $rB - C \quad 0$. Sendo, r o coeficiente de relacionamento genético entre os indivíduos, B o benefício em termos de aptidão recebido pelo indivíduo "alvo" do ato altruístico e C o custo sofrido pelo indivíduo "doador". Ou seja, segundo este princípio, a evolução da cooperação é possível mesmo em situações extremas em que o ato altruistico do indivíduo possa causar a sua morte!

A teoria de parentesco de Hamilton tornou-se, com o tempo, o paradigma moderno para a evolução de comportamentos sociais. Seu conceito básico, o da aptidão inclusiva, foi popularizado com a publicação de obras como "O gene egoísta" (Dawkins, 1976) e atualmente encontra-se no cerne de inúmeros modelos evolutivos.

Evolução da razão sexual

No *Descendente do Homem*, Darwin (1871) reconhece que a proporção relativa entre os sexos é um parâmetro populacional importante que deve ser controlado por seleção natural. Darwin apresentou uma compilação das informações disponíveis na época e chegou a conclusão que na maioria das espécies, machos e fêmeas ocorrem em igual número. Contudo, também observou que em algumas espécies há um predomínio significante de machos ou de fêmeas sobre o sexo oposto. Darwin (1871) inicialmente propôs, como a segunda epígrafe demonstra, que a razão sexual de um macho para uma fêmea poderia evoluir para

o benefício da espécie. Em relação a formigas e outros himenópteros, em que há um predomínio de fêmeas, Darwin sugeriu que esta distorção poderia surgir por seleção natural entre formigueiros, assumindo que aqueles contendo mais fêmeas seriam mais eficientes e tenderiam a produzir uma prole maior. Assim sendo, os modelos evolutivos de Darwin para razão sexual novamente assumem que a seleção natural estaria agindo ao nível do grupo, e não do indivíduo. No entanto, Darwin reconheceu que o problema era extremamente complexo, que os dados eram incompletos, e que melhores explicações deveriam surgir no futuro.

Fisher (1930) foi o primeiro a reconhecer que a evolução da razão sexual necessitava de uma explicação evolutiva baseada no indivíduo. Que processos seletivos estariam gerando esta proporção sexual de 1:1? Segundo o modelo verbal proposto por Fisher, uma razão sexual simétrica (1:1) poderia ser atingida por seleção dependente de freqüência que favorecesse a disseminação de genes que aumentassem a alocação dos recursos reprodutivos para o sexo menos frequente. Imagine que numa população o nascimento de machos seja menos frequente que o de fêmeas, gerando uma razão sexual deslocada para fêmeas. Neste ambiente, apesar de menos frequentes, os machos teriam maiores oportunidades reprodutivas, apresentando, em média, maior aptidão do que as fêmeas. Assim sendo, pais que tivessem uma predisposição genética para produzir uma prole dominada por machos, tenderiam a ter uma aptidão superior aos demais indivíduos. Com o tempo, os genes que favorecessem uma maior alocação reprodutiva em machos se espalhariam pela população, tendendo a equilibrar a razão sexual em 1:1. O mesmo raciocínio se aplica à populações com dominância numérica de machos. O "Princípio de Fisher", como este modelo ficou conhecido, é amplamente aceito. Recentemententente, o registro de trajetórias da razão sexual de populações experimentais de *Drosophila*, durante várias dezenas de gerações, permitiu uma das mais claras demonstrações da eficiência do mecanismo proposto por Fisher (Carvalho *et al.* 1998).

Hamilton (1967) foi o primeiro a reconhecer que razões sexuais assimétricas (com predomínio de machos ou fêmeas) não podem ser explicadas pelo Princípio de Fisher e que tais fenômenos requerem uma explicação evolutiva. Tais assimetrias têm sido registradas principalmente em himenópteros, mas ocorrem também em outros organismos como cupins, moscas, carrapatos, aranhas, répteis e mamíferos (Clark, 1978; Hamilton, 1967; Trivers & Hare, 1976).

No decorrer deste capítulo irei 1) rever brevemente alguns modelos teóricos que tratam da razão sexual em himenópteros, 2) explicitar algumas de suas predições e 3) utilizar dados sobre a estrutura das colônias de uma espécie de formiga Amazônica para ilustrar como estes modelos podem ser testados. Como o objetivo principal deste capítulo é o de apresentar o desenvolvimento teórico do campo, nenhum esforço foi feito para revisar os testes empíricos existentes.

No entanto, uma revisão geral do tópico pode ser encontrado em Hölldobler & Wilson (1991). Para aqueles interessados em se aprofundar neste aspecto, diversos testes envolvendo predições interespecíficas (Trivers & Hare 1976, Herbers, 1979; Nonacs, 1986a,b; Bourke, 1988; Boomsma, 1989; Boomsma & Grafen, 1990) e intraespecíficas (Herbers, 1984; Sundström, 1994; Tsuji & Yamauchi, 1994) encontram-se disponíveis.

A História de vida de *Pheidole minutula*

Pheidole minutula (Myrmicinae) é uma formiga que nidifica exclusivamente em domácias foliares de plantas mirmecófitas da família Melastomataceae, sendo, na Amazônia Central, a principal espécie associada à *Maieta guianensis* (Fonseca & Ganade, 1996). A fundação da colônia se dá por uma ou mais fêmeas aladas recém-fecundadas que descobrem uma plântula desocupada de *Maieta* (Vasconcelos, 1993). Como a probabilidade de colonização de uma plântula é inversamente proporcional a sua distância da fonte de produção de alados (Vasconcelos, 1993) e como a distribuição de *Maieta* é agregada, poder-se-ia argumentar que a aparente convivência pacífica entre estas rainhas fundadoras possivelmente pode ser facilitada por um alto grau de parentesco. Contudo, a similaridade genética entre elas ainda é desconhecida.

As colônias maduras de *Pheidole minutula* podem conter de uma a 18 rainhas, sendo classificada como poligínica facultativa. Além disto, a distribuição das rainhas dentro de uma única planta é bastante agregada, com até sete rainhas dividindo uma única domácia (Fig. 1). Normalmente, cada colônia de *Pheidole* ocupa uma única planta de *Maieta* (exceto quando várias plantas ocorrem em grande proximidade), e o número de indivíduos na colônia é limitado pelo espaço de nidificação oferecido pela hospedeira (Fig. 2). Este fenômeno foi descrito em *Pseudomyrmex concolor* (Pseudomyrmecinae) vivendo em plantas de *Tachigali* (Caesalpinaceae), mas também foi observado em diversos outros sistemas mutualísticos de formigas e mirmecófitas (Fonseca 1993, 1995).

Pheidole minutula apresenta uma casta de operárias e uma casta de soldados, que podem ser facilmente diferenciados pelas dimensões corporais. As operárias patrulham e forrageam na superfície da planta durante 24 horas diárias, apenas diminuindo drasticamente suas atividades durante períodos de chuva intensa (Vasconcelos, 1991). Quando algum inseto é encontrado na superfície foliar, um grupo de operárias e soldados são chamados para participar da captura e partilha do recurso. Pequenos insetos são capturados, esquartejados e transportados para dentro das domácias em menos de 20 minutos, enquanto ítens maiores podem requerer várias horas. Esta eficiência na predação de herbívoros de *Maieta*, faz com que *Pheidole* seja um eficiente mecanismo anti-herbivoria. Um experimento de remoção das colônias de formiga demonstrou

claramente que plantas sem formigas sofrem uma alta taxa de herbivoria, o que causa uma diminuição de 45 vezes na sua produção de frutos (Vasconcelos, 1991). Assim sendo, a interação ecológia entre *Pheidole* e *Maieta* é claramente benéfica para ambas as espécies, podendo ser classificada como mutualística.

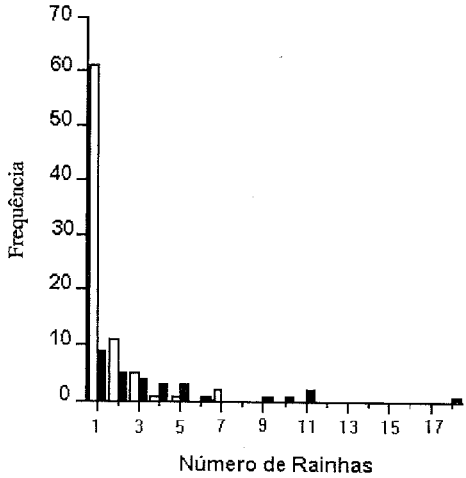

Fig. 1. Distribuição de freqüência de rainhas de *Pheidole minutula* por planta de *Maieta guianensis* (barra preta) e por domácia (barra branca). A cauda longa das distribuições, a direita, denota um certo grau de agregação das rainhas tanto ao nível das plantas quanto ao nível das domácias.

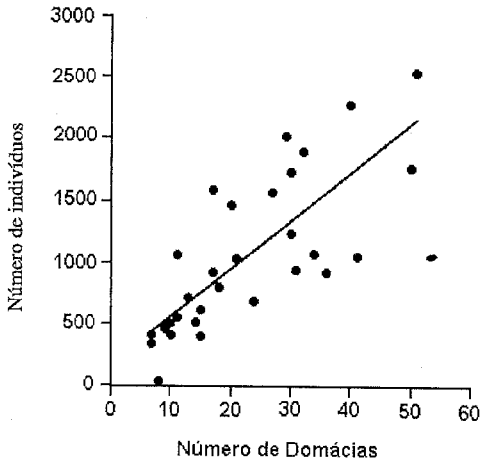

Fig. 2. O tamanho da colônia de *Pheidole minutula* tende a ser limitado pelo espaço de nidificação oferecido pela planta hospedeira *Maieta guianensis* ($y = 38.586x + 177.148$, $r^2 = 0.603$, $F_{[1,28]} = 42.44$, $P < 0.001$).

Uma medida alternativa para razão sexual

Razões sexuais, a nível da colônia e da população, são tradicionalmente expressas como razões entre o número (ou biomassa) de fêmeas em relação ao número total (ou biomassa) de alados. Neste estudo, no entanto, adoto uma abordagem distinta no qual parâmetros provenientes de regressões lineares são usados para caracterizar a "razão sexual" (Fig. 3). A razão sexual da população é estimada pelo coeficiente da regressão (b) entre biomassa de fêmeas e biomassa total de alados (fêmeas e machos) produzidos por colônia. Deve-se notar que esta regressão é forçada a passar pela origem. Na situação hipotética em que todas as colônias estariam produzindo somente fêmeas, este índice de razão sexual da população indicaria b = 1. Se somente machos são produzidos, b = 0. Quando fêmeas e machos são produzidos em igual número, b = 0.5. Nesta nova abordagem, a razão sexual da colônia é estimada pelo resíduo desta regressão. Assim sendo, este novo índice mede o desvio da estratégia da razão sexual apresentada pela colônia em relação a razão sexual da população. Colônias com resíduos positivos ou negativos evidenciam que elas estão alocando mais ou menos recursos em fêmeas, respectivamente, do que seria esperado pela média populacional.

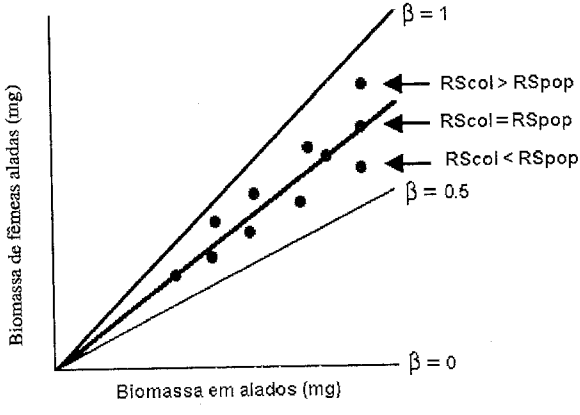

Fig. 3. Uma nova medida de razão sexual. A razão sexual da população é estimada pelo coeficiente da regressão (b), forçada pela origem, entre a biomassa alocada em fêmeas aladas e a biomassa alocada em alados (fêmeas e machos). A razão sexual populacional pode variar teoricamente entre zero (somente machos) e um (somente fêmeas). Quando a alocação em machos é idêntica à alocação em fêmeas, o coeficiente b é igual a 0.5. Os dados para algumas colônias hipotéticas estão apresentados por círculos fechados. O coeficiente da regressão desta população é maior do que 0.5, indicando um predomínio de fêmeas. A razão sexual das colônias é estimada pelo resíduo desta regressão, que representa a diferença entre a alocação apresentada pela colônia e o previsto pela média populacional. Colônias acima da reta, com resíduos positivos, estão alocando mais em fêmeas do que o esperado pelo padrão populacional (RScol RSpop). Colônias abaixo da reta, com resíduos negativos, estão alocando mais em machos do que previsto pelo padrão populacional. Colônias com resíduos nulos apresentam uma alocação sexual idêntica à da média populacional.

Seis hipóteses concorrentes

Diversos modelos sobre razões sexuais assimétricas em himenópteros sociais serão apresentados a seguir. A ordem em que serão apresentados segue, na maioria das vezes, a ordem cronológica de sua proposição, porém, algumas inversões foram necessárias para tornar mais evidente a ligação lógica entre eles.

Hipótese 1. Competição local por acasalamento

Hamilton (1967) foi o primeiro a propor um modelo teórico considerando a causa das assimetrias na razão sexual. Hamilton notou que o funcionamento do Princípio de Fisher depende da suposição básica de que as populações são panmíticas, ou seja, que acasalamentos ocorrem randomicamente. Ele argumentou que, em situações onde a estrutura de acasalamento da população força os indivíduos a competirem por parceiros reprodutivos com os seus próprios familiares, os genótipos que geram uma maior alocação reprodutiva no sexo que sofre menor intensidade de competição deveriam ser favorecidos.

O modelo de "Competição Local por Acasalamento" (Local Mate Competition) considera que fêmeas movimentam-se livremente à procura de um recurso essencial e raro, por exemplo, um hospedeiro. Cada hospedeiro seria capaz de sustentar um certo número de fêmeas e as suas proles. A sub-população de adultos produzidos em um determinado hospedeiro acasalam-se randomicamente entre sí, e não com adultos criados em outros hospedeiros. Após serem inseminadas, as fêmeas novamente se dispersam para tomar parte de uma competição, a nível da população total, por novos hospedeiros. Este cenário levaria a uma competição local, entre machos geneticamente relacionados, por acasalamento. Assim sendo, genótipos que tendessem a alocar o seu investimento reprodutivo mais em fêmeas do que em machos, seriam favorecidos, levando a uma razão sexual assimétrica estável da população com predomínio de fêmeas. A nível do hospedeiro, este modelo prevê a produção de um número reduzido e constante de machos independente do esforço reprodutivo da colônia. Como corolário, o número de fêmeas produzidas deveria aumentar proporcionalmente ao esforço reprodutivo da colônia.

Colônias de *Pheidole minutula* são geralmente fundadas por uma ou poucas rainhas que conseguiram se estabelecer em plântulas de *Maieta*. Pouco se sabe sobre o comportamento de acasalamento de machos e fêmeas de *Pheidole*, mas se o acasalamento ocorrer a uma distância pequena da planta hospedeira, as condições básicas para o modelo de Competição Local por Acasalamento estariam presentes. Vejamos o que os resultados sobre o esforço reprodutivo de *Pheidole minutula* podem nos dizer em relação às previsões do modelo. A razão sexual da população de alados de *Pheidole minutula* foi estimada a partir de

uma amostra de 30 colônias de formiga. No total, 279 fêmeas e 173 machos alados foram coletados, dando uma proporção numérica de 62% de fêmeas na população. No entanto, os alados de *Pheidole* apresentam um dimorfismo sexual acentuado. As fêmeas (0.442g) pesam, em média, quatro vezes mais do que os machos (0.111). Corrigindo-se para este dimorfismo, e aplicando-se o método de regressão explicado acima, pode-se estimar uma razão sexual populacional (baseada em biomassa) de 0.913. Ou seja, a razão sexual populacional é altamente deslocada para as fêmeas, estando de acordo com a hipótese de Competição Local por Acasalamento.

O investimento reprodutivo total de uma colônia de formiga pode ser estimado pelo peso seco de todos os alados produzidos pela colônia, incluindo machos e fêmeas. Além disto, este investimento reprodutivo total pode ser decomposto por sexo. Conforme previsto pelo modelo de Competição Local por Acasalamento, o investimento reprodutivo em machos é relativamente baixo e não se altera significamente com o aumento do investimento reprodutivo total da colônia, funcionando aproximadamente como uma constante (Fig. 4, círculo aberto). Por outro lado, o investimento em fêmeas aumenta proporcionalmente ao investimento total (Fig. 4, círculo fechado). Assim sendo, estes padrões reprodutivos de *Pheidole minutula* tendem a corroborar o modelo de Competição Local por Acasalamento.

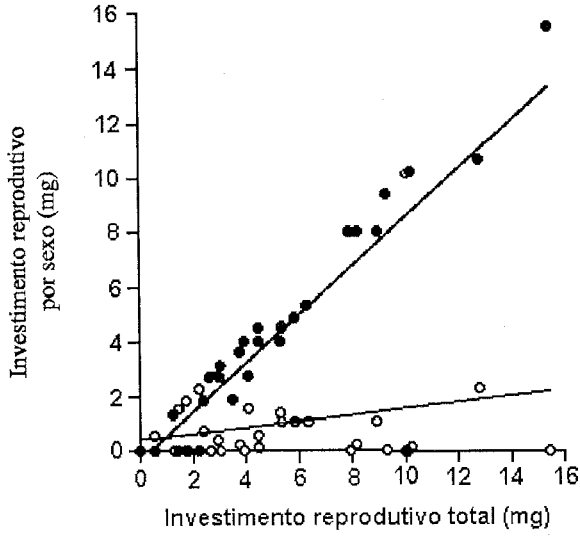

Fig. 4. Colônias de *Pheidole minutula* que apresentam um maior investimento reprodutivo total, medido em peso seco (mg), tendem a investir mais em fêmeas (círculo fechado, $y = 0.886x - 0.398$, $F_{[1,28]} = 97.15$, $P < 0.001$, $r^2 = 0.776$), enquanto o investimento em machos parece ser aproximadamente constante (círculo aberto, $y = 0.114x + 0.398$, $F_{[1,28]} = 1.601$, $P < 0.05$, $r^2 = 0.054$).

Hipótese 2. Competição local por recurso

Clark (1978) sugeriu que a competição entre fêmeas relacionadas genéticamente, por recusos alimentares essenciais (distribuidos de forma agregada), poderia explicar o maior nascimento de machos em uma população de primatas. O modelo de "Competição Local por Recurso" (Local Resource Competition) assume que a seleção natural maximiza o número de fêmeas e machos que atingem a idade reprodutiva. Se apenas fêmeas competem por um determinado recurso limitante, a aptidão de um macho provavelmente não dependeria da razão sexual de seus irmãos, enquanto a aptidão de uma fêmea seria inversamente relacionada ao número de irmãs competindo com ela na mesma mancha de recursos. Nesta situação, preve-se que genótipos que tendam a produzir uma maior proporção de machos na prole seriam selecionados favoravelmente em relação à genótipos determinando um investimento equivalente entre os sexos.

Frank (1987) propôs um método para se analisar alocações de razão sexual baseado no conceito de valor genético. Este método analisa as taxas nas quais alelos são transmitidos a futuras gerações em retorno a uma unidade de investimento em machos, relativo a uma unidade de investimento em fêmeas. Este modelo é capaz de analisar os efeitos de Competição Local por Acasalamento e Competição Local por Recursos em um único arcabouço teórico, permitindo ainda variações em termos de níveis de poliginia, acasalamentos múltiplos, e conflitos entre operárias e rainhas. Em situações onde a competição local por acasalamento é uma força menos intensa do que a competição local por recursos, prevê-se a produção de um número pequeno e constante de fêmeas, independentemente do investimento reprodutivo da colônia. Como corolário, o número de machos produzidos deveria aumentar proporcionalmente ao investimento reprodutivo da colônia. Ou seja, exatamente o oposto do que previsto pelo modelo de Competição Local por Acasalamento.

Como visto anteriormente, o padrão de investimento reprodutivo de *Pheidole minutula* mostra uma relação direta entre o investimento reprodutivo total da colônia e o investimento em fêmeas, enquanto o investimento em machos é aproximadamente constante (Fig. 4) . Além disto, a razão sexual da população é deslocada para as fêmeas. Assim sendo, o modelo de "Competição Local por Recurso", como sugerido por Clark (1978), não se aplica a *Pheidole minutula.*

Hipótese 3. Relacionamento genético

Trivers & Hare (1976) propuseram uma fascinante explicação para o surgimento de razões sexuais assimetricas em himenópteros. Este modelo baseia-se na teoria da razão sexual de Fisher, e no conceito de aptidão inclusiva de

Hamilton, em um contexto de "conflitos entre pais e filhos" proposto por Trivers (1974). A hipótese do "Relacionamento Genético" (Genetic Relatedness) argumenta que as assimetrias nos quais diferentes indivíduos estão relacionados em himenópteros sociais podem explicar a alocação diferencial entre os sexos.

Em espécies monogínicas, na qual a rainha acasalou-se somente uma vez, e as operárias não reproduzem, o grau de relacionamento genético entre a rainha e seus filhos é identico para machos e fêmeas (r = 1/2). Por outro lado, as operárias apresentam um grau de relacionamento genético bastante alto entre sí e com suas irmãs aladas (r = 3/4), mas relativamente baixo com os seus irmãos alados (r = 1/4). Trivers & Hare (1976) argumentam que se operárias são capazes de capitalizar sobre as assimetrias genéticas existentes dentro da colônia, espera-se um investimento três vezes maior em fêmeas do que em machos (3:1). Como as assimetrias de relacionamento são idênticas para todas as colônias, a distribuição da razão sexual em uma população de formigas deveria ser uma curva unimodal com média igual a 0.75 (variância causada por problemas amostrais). Alternativamente, se a alocação dos recursos entre os sexos estiver sobre controle exclusivo da rainha, espera-se uma razão sexual de 0.5 para todas as colônias, assim como para a população em equilíbrio. Em ambas as alternativas, a razão sexual ótima a nível das colônias deve ser refletida ao nível populacional.

As previsões enunciandas acima só serão válidas se as premissas básicas do modelo forem satisfeitas. Em diversos sistemas biológicos isto não ocorre, pois as colônias podem conter mais de uma rainha, as rainhas podem copular com mais de um macho, ou as operárias podem ser reprodutivas. *Pheidole minutula* é um destes casos, por ser uma espécie poligínica facultativa. Assim sendo, a história de vida de *Pheidole minutula* não permite um teste adequado do modelo de Relacionamento Genético na sua forma mais simples (contudo veja Hipótese 5).

Hipótese 4. Dominância numérica

Herbers (1984) argumentou que existindo um conflito entre rainhas e operárias em relação a quem teria o controle sobre a determinação sexual dos alados, o número relativo de indivíduos destas duas castas determinaria a dominância de uma sobre a outra. Este modelo prevê que, em espécies poligínicas, à medida que a dominância numérica das operárias sobre as rainhas aumentam, as operárias ganhariam controle sobre a rainha, impondo a sua proporção sexual preferida (mais fêmeas). No estudo detalhado de Herbers (1984), as colônias de *Leptothorax longispinosus* foram divididas em diferentes classes de número de rainhas. Dentro de cada classe, Herbers (1984) notou que colônias com um maior número de operárias tendiam a produzir razões sexuais deslocadas para fêmeas.

No estudo com *Pheidole minutula*, o resíduo da regressão do número de operárias em relação ao número de rainhas foi utilizado como um índice de dominância numérica das operárias. No entanto, a razão sexual dos alados não foi significativamente afetada pelo índice de dominância numérica das operárias (F = 0.89, P 0.05), ou mesmo pelo número de rainhas ou operárias (P 0.05). Além disto, a razão sexual de investimento (que controla pela diferença de massa entre os sexos) é negativamente relacionada ao índice de dominância númerica das operárias (b = -0.0012, r^2 = 0.308, F = 11.10, P 0.01) e não positivamente, como seria esperado. Assim sendo, estes resultados não corroboram a hipótese da dominância numérica.

Hipótese 5. Razão sexual repartida

Grafen (1986) propõe um modelo matemático bastante sofisticado, partindo da idéia das assimetrias genéticas de Trives & Hare (1976), que chega a predições específicas para uma variedade de sistemas biológicos. No modelo da "Razão Sexual Repartida" (Split Sex-Ratio) a população pode ser considerada finita ou infinita, o que viola uma das suposições básicas do Princípio de Fisher. Além disto, as assimetrias de relacionamento genético podem variar entre as diversas colônias que constituem a população, violando também uma das suposições de Trivers & Hare (1976).

O modelo assume que informações sobre assimetrias de relacionamento genético, entre as fêmeas (f) e os machos (m) alados em relação as operárias (w) que os criam (r_{fw}/r_{mw}), podem ser usadas pelas operárias, que assume-se estarem controlando a colônia, de forma a aumentar as suas aptidões inclusivas. Grafen argumenta que existe um valor médio deste índice de assimetria de relacionamento genético (r_{fw}/r_{mw}) para a população como um todo, mas que algumas colônias irão apresentar valores acima da média, sendo mais relacionadas as fêmeas aladas, enquanto outras irão apresentar valores abaixo da média, sendo mais relacionadas aos machos alados. Grafen (1982) argumenta que, sob estas condições, as operárias de um determinado formigueiro deveriam se especializar na produção de alados do sexo ao qual elas são relativamente mais relacionadas. Em função disto, espera-se que as colônias tendam a produzir alados de somente um dos sexos, gerando, assim, uma distribuição bimodal da razão sexual (daí a designação "repartida"). Em geral, prevê-se razões sexuais repartidas em populações com alto grau de variação do índice de assimetria genética entre colônias.

Interespecificamente, este modelo prevê que um maior número de colônias especialistas - colônias que produzem um único sexo - serão produzidas na seguinte ordem: espécies poligínicas espécies monogínicas espécies escravagistas. Além disto, ele prevê mais colônias especialistas em espécies nas quais

as rainhas tendam a ter acasalamentos múltiplos em relação a espécies em que as rainhas acasalam-se com um só parceiro sexual.

Intraespecificamente, este modelo prevê diferentes resultados dependendo dos padrões reprodutivos das diversas espécies. *Pheidole minula* é uma espécie poligínica facultativa, o que determina um alto nível de variação da assimetria genética entre colônias. Nestas circunstâncias, o modelo da razão sexual repartida prevê que colônias monogínicas se especializarão no sexo ao qual elas estejam mais relacionadas. Em contraste, espera-se que colônias com um maior número de rainhas tendam a apresentar uma assimetria de relacionamento "r_{fw}/r_{mw}" bastante próxima da média populacional. Nesta situação, razões sexuais assimétricas não trariam nenhum benefício às operárias (Alan Grafen, comunicação pessoal). Para se testar esta previsão, o valor absoluto da razão sexual da colônia (módulo do resíduo) foi usado como um índice do grau de assimetria da razão sexual da colônia. Conforme esperado, a assimetria da razão sexual das colônias está negativamente relacionada com o grau de poliginia da colônia (Fig. 5). Assim sendo, os resultados de *Pheidole minutula* corroboram o modelo da Razão Sexual Repartida.

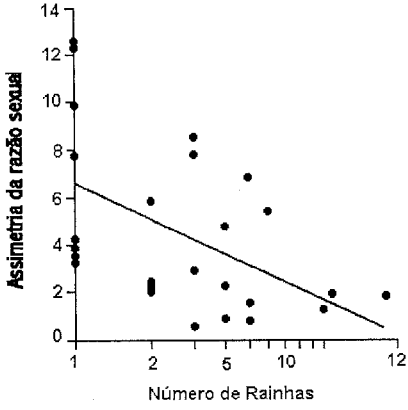

Fig. 5. A assimetria da razão sexual é negativamente relacionada ao número de rainhas no formigueiro de *Pheidole minutula* ($y = -2.124x + 6.628$, $F_{[1,25]} = 9.23$, $P < 0.005$, $r^2 = 0.27$). A assimetria da razão sexual é medida como o valor absoluto (módulo) do resíduo da regressão linear do número de aladas em relação ao número total de alados.

Hipótese 6. Disponibilidade de recurso

Nonacs (1986a,b) argumentou que a disponibilidade de recursos poderia ser um mecanismo fisiológico definindo alocações sexuais em himenópteros sociais. Enquanto ovos haplóides sempre produzirão machos alados, o desenvolvimento ontogenético de ovos diplóides é canalizado para a produção de operá-

rias ou fêmeas aladas dependendo da quantidade e qualidade de comida recebida pelo indivíduo durante o estágio larval (Hölldobler & Wilson, 1991). Nesta circunstância, a abundância de recursos poderia permitir a produção de progênies com dominância de fêmeas, enquanto que em situações de escassez de alimento, a produção de machos seria favorecida. Assumindo que uma maior disponibilidade de recursos se refletiria em um maior esforço reprodutivo, prevê-se que colônias apresentando um alto esforço reprodutivo deveriam produzir uma razão sexual mais deslocada para fêmeas do que as colônias com menor esforço reprodutivo (Nonacs, 1986a).

Um teste adequado para a hipótese da "disponibilidade de recursos" (Resource Availability Hypothesis) é a relação entre esforço reprodutivo e razão sexual. Alguns estudos usaram o número total (ou peso seco) dos alados produzidos por uma colônia como uma estimativa de seu esforço reprodutivo (Nonacs, 1986a,b). No entanto, isto é uma boa estimativa somente quando o tamanho das colônias é aproximadamente constante. Quando o tamanho da colônia é variável, o resíduo da regressão entre o peso seco total dos alados (fêmeas e machos) e o peso seco total das operárias pode ser utilizado como um índice mais adequado, que pode ser denominado "esforço reprodutivo relativo" (Fig. 6). Em *Pheidole minutula*, a razão sexual dos alados é positivamente relacionada ao esforço reprodutivo relativo das colônias, esta relação explicando, sozinha, cerca de 42% da variação na razão sexual (Fig. 7). Assim sendo, colonias que investem fortemente em reprodução tendem a produzir proles dominadas por fêmeas, o que apoia a hipótese da disponibilidade de recursos.

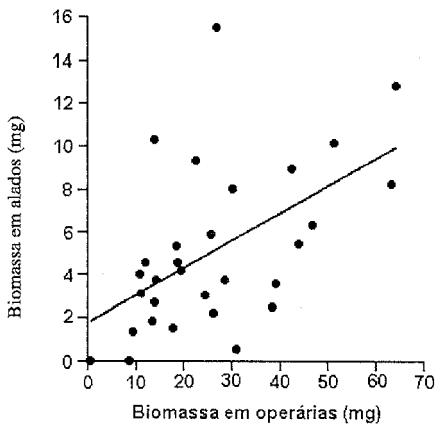

Fig. 6. Em *Pheidole minutula*, a biomassa em alados é positivamente relacionada a biomassa de operárias ($y = 0.127x + 1.176$, $F_{[1,28]} = 11.449$, $P < 0.005$, $r^2 = 0.29$). O resíduo desta regressão pode ser usada como estimativa do esforço reprodutivo relativo das colônias. Colônias acima (resíduos positivos) e abaixo (resíduos negativos) da reta estão investindo, respectivamente, em uma maior e menor quantidade de recurso em alados do que o esperado pelo número de operárias em suas colônias.

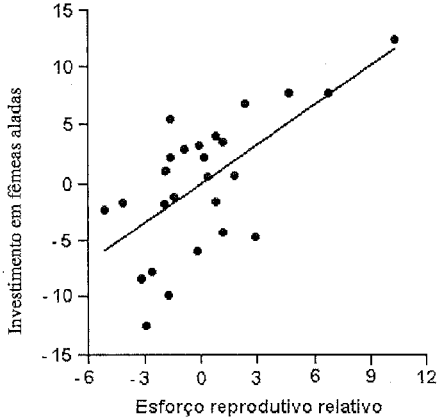

Fig. 7. O investimento em fêmeas aladas é positivamente relacionada ao esforço reprodutivo relativo das colônias de *Pheidole minutula* ($y = 1.147x - 0.121$, $F_{[1,25]} = 18.103$, $P < 0.001$, $r^2 = 0.42$). O esforço reprodutivo relativo foi medido como o resíduo da regressão entre a biomassa total de alados e a biomassa em operárias (veja Fig. 6).

Conclusão

O reconhecimento de uma questão teórica relevante provavelmente é uma das atividades mais importantes de um cientista. Este trabalho apresenta dois dos muitos problemas teóricos reconhecidos por Darwin no final do século passado: a evolução do comportamento social e a evolução da razão sexual. Apesar das respostas preliminares de Darwin terem sido incompletas, ambas as questões se perpetuaram em linhas de pesquisas altamente ativas no campo da ecologia comportamental, com um incrível desenvolvimento teórico e empírico.

Neste trabalho procurei descrever alguns modelos teóricos associados com a evolução da razão sexual. A estrutura da colônia e a alocação sexual de *Pheidole minutula* foram usadas para se exemplificar a conexão entre a teoria e os trabalhos empíricos. Este estudo trouxe apoio às hipóteses de Competição Local por Acasalamento (Hamilton, 1967), Razão Sexual Repartida (Grafen, 1986) e Disponibilidade de Recursos (Nonacs, 1986), mas falhou em corroborar as hipóteses de Competição Local por Recursos (Clark, 1978) e Dominância Numérica (Herbers, 1984).

Como Darwin reconheceu, e a diversidade de modelos teóricos atesta, a evolução da razão sexual é um tópico complexo. Ainda é cedo para decidirmos se somente um ou vários modelos teóricos serão necessários para compreendermos tal complexidade. Enquanto isto, testes empíricos das premissas e previsões dos modelos competidores continuarão a estimular a busca de uma teoria unificada das razões sexuais assimétricas.

Referências bibliográficas

Boomsma, J.J. 1989. Sex-investment ratios in ants: has female bias been systematically overestimated. *American Naturalist* 133:517-532.

Boomsma, J.J. & Grafen, A. 1990. Intraspecific variation in ant sex ratios and the Trivers-Hare hypothesis. *Evolution* 44:1026-1034.

Bourke, A.F.G. 1988. Worker reproduction in the higher eusocial hymenoptera. *Quarterly Review of Biology* 63:291-307.

Carvalho, A.B., Sampaio, M.C., Varandas, F.R. & Klaczko, L.B. 1988. An experimental demonstration of Fisher's principle: evolution of sexual proportion by natural selection. *Genetics* 148:719-731.

Clark, A.B. 1978. Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science* 201:163-165.

Darwin, C.1859. *On the Origins of Species.* John Murray, London.

Darwin, C.1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex.* John Murray, London.

Dawkins, R. 1976. *The selfish gene.* Oxford University Press, Oxford.

Fisher, R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection.* Clarendon, Oxford.

Fonseca, C.R. 1993. Nesting space limits colony size of the plant-ant *Pseudomyrmex concolor. Oikos* 67:437-482.

Fonseca, C.R. 1995. *Evolutionary ecology of Amazonian ant-myrmecophyte mutualisms.* D.Phil., University of Oxford, Oxford.

Fonseca, C.R. & Ganade, G. 1996. Asymmetries, compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology* 65:339-347.

Frank, S.A. 1987. Variable sex ratio among colonies of ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20:195-201.

Grafen, A. 1986. Split sex ratios and the evolutionary origins of eusociality. *Journal of Theoretical Biology* 122:95-121.

Hamilton, W.D. 1963. The evolution of altruistic behaviour. *American Naturalist* 97:354-356.

Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I, II. *Journal of Theoretical Biology* 7:1-52.

Hamilton, W.D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156:477-488.

Herbers, J.M. 1979. The evolution of sex-ratio strategies in hymenoptera societies. *American Naturalist* 114:818-834.

Herbers, J.M. 1984. Queen-worker conflict and eusocial evolution in a polygynous ant species. *Evolution* 38:631-643.

Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1991. *The Ants.* Springer, Berlin.

Nonacs, P. 1986a. Ant reproductive strategies and sex allocation theory. *Quarterly Review of Biology* 61:1-21.

Nonacs, P. 1986b. Sex-ratio determination within colonies of ants. *Evolution* 40:199-204.

Sundström, L. 1994. Sex ratio bias, relatedness asymmetry and queen mating frequency in ants. *Nature* 367:266-268.

Trivers, R.L. & Hare, H. 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science.* 191:249-263.

Trivers, R.L. 1974. Parent-offspring conflict. *American Zoologist* 14:249-264.

Tsuji, K. & Yamauchi, K. 1994. Colony level sex allocation in a polygynous and polydomous ant. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 34:157-167.

Vasconcelos, H. 1993. Ant colonization of *Maieta guianensis* seedlings, an Amazon ant-plant. *Oecologia* 95:439-443.

Vasconcelos, H.L. 1991. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic melastome, and one of its inhabitants: ant protection against insect herbivores. *Oecologia* 87:295-298.

Weismann, A.1893. The all-sufficiency of natural selection. *Contemporane Review* 64:309-338.

Endereço

CARLOS ROBERTO FONSECA
Laboratório de Interações Insetos - Plantas
Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia - Unicamp
CP. 6109
CEP 13081-970 Campinas -SP
e-mail: cfonseca@unicamp.br