

Capítulo 13

Comportamento antipredatório

Capítulo 13: Comportamento antipredatório

<i>I. Ocultação</i>	3
A. EVITANDO A DETECÇÃO PELAS CORES E MARCAS	3
1. Quebrando os contornos.....	3
2. Contra-sombreamento	3
3. Transparência	4
4. Mudanças de cor	5
5. Polimorfismo de cores.....	6
B. EVITANDO A DETECÇÃO PELO COMPORTAMENTO.....	8
1. A mariposa pintada: um caso exemplar	8
2. Seleção do fundo apropriado.....	10
3. Movimento e a ausência de movimento.....	12
4. Modificação do ambiente	13
C. OUTRAS FUNÇÕES DA COR.....	14
<i>II. Polimorfismo como defesa</i>	15
<i>III. Coloração de alerta</i>	18
<i>IV. Mimetismo Batesiano</i>	20
<i>V. Coloração, estruturas e comportamento despistadores</i>	24
A. OLHOS	24
B. CABEÇAS FALSAS.....	24
C. AUTOTOMIA.....	25
D. FINGINDO FERIMENTO OU MORTE.....	28
<i>VI. Anúncio da vigilância</i>	30
<i>VII. Mecanismos de susto</i>	32
<i>VIII. A intimidação e o revide</i>	34
A. A ACENTUAÇÃO DO TAMANHO CORPORAL E A EXIBIÇÃO DE ARMAS	34
B. REPELENTES QUÍMICOS.....	35
<i>IX. Defesa grupal</i>	36
A. SINAIS DE ALARME.....	37
B. DETECÇÃO APRIMORADA.....	38
C. EFEITO DILUIÇÃO	40
D. BANDO EGOÍSTA	42
E. EFEITO CONFUSÃO.....	43
F. ATAQUE GRUPAL (“MOBBING”).....	44
<i>X. Sumário</i>	45

Os animais nunca estão a salvo dos predadores e as borboletas monarca (*Danaus plexippus*) não são nenhuma exceção disso, pois são vítimas de aves e pequenos mamíferos. Frente à constante ameaça de predação essas borboletas desenvolveram uma variedade impressionante de dispositivos para superarem a astúcia de seus inimigos, e sua estratégia protetora parece funcionar pelo menos parte do tempo.

Assim como muitos animais as borboletas monarca podem usar uma combinação de padrões de cores e comportamentos para evitar serem comidas. Seu padrão laranja, preto e branco das asas avisa os potenciais predadores que elas tem gosto ruim. Sua impalatibilidade é devida à assimilação de substâncias nocivas das plantas que comem. Em específico as larvas das monarca se alimentam de um capim leitoso (Asclepiadaceas) e incorporam as toxinas denominadas glicosídeos cardíacos nos seus próprios tecidos (Brower e col. 1968). Aves predatórias que comem um desses insetos, mesmo quando adultos, tem vômitos severos e tendem a evitar borboletas semelhantes no futuro. No entanto, pode-se pensar, qual a vantagem de estar cheio de toxinas nocivas se o indivíduo tem que ser comido antes do veneno funcionar. A vantagem é que os predadores libertam ilesas as presas muito coloridas e com gosto ruim. Venenos, roubados das plantas, podem então deter alguns predadores. No entanto, nem todas as plantas leitosas possuem os glicosídeos cardíacos. Borboletas criadas em plantas que não contém essa substância são bastante palatáveis, mesmo assim são evitadas por alguns predadores que experimentaram os membros nocivos da espécie. Até mesmo as borboletas de outras espécies tentam se aproveitar do sistema de defesa das *D. plexippus*. Por se parecerem com a freqüentemente impalatável monarca, membros de outras espécies enganam os predadores que as evitam. Tais enganos são componentes comuns das estratégias antipredador.

Nenhum sistema de defesa funciona o tempo todo. Mesmo com a borboleta monarca a efetividade de estratégias reprodutivas freqüentemente varia com a espécie de

predador, estação do ano e contexto do encontro presa-predador. A cada outono as borboletas monarca migram para as montanhas do centro do México onde passam os invernos nas aglomerações densamente compactadas de dezenas de milhões de indivíduos. Os meses passados no México no entanto, estão longe de serem férias de verão (figura 13.1). Duas espécies de aves, os orioles da costa preta (*Icterus galbula abeillei*) e o bicudo da cabeça preta (*Pheuctitus melanocephalus*) penetraram na defesa química da borboleta monarca. Essas duas espécies comem cerca de 4550 a 34300 borboletas por dia em algumas colônias de inverno (Brower e Calvert 1985). O oriole seletivamente retira as porções palatáveis do corpo da borboleta (por exemplo, seus músculos torácicos e conteúdo abdominal) e o bicudo parece ser insensível aos glicosídeos cardíacos (Fink e Brower 1981). No entanto, nem tudo está perdido para a monarca. A cada inverno, com a perspectiva de uma festa alimentar, as borboletas reforçam seu sistema antipredatório surgindo em grandes números (Calvert, Hedrick e Brower 1979), Formando agregações densas o risco de predação de um único indivíduo é dramaticamente diluído. Adicionalmente, como a predação é mais intensa nas bordas da colônia as posições centrais são muito procuradas e rapidamente assumidas pelos primeiros indivíduos que surgem. Na vida da borboleta monarca não é vantajoso chegar tarde aos locais de inverno.

Como a predação é um tema predominante no concurso da vida, podemos perguntar como outros animais lidam com sua ameaça constante. Que dispositivos auxiliam na detecção de um predador (mecanismo primário de defesa) e quais funcionam uma vez que o animal foi detectado e a captura se torna iminente (mecanismo secundário de defesa)? A participação num grupo sempre traz privilégios antipredatórios?

I. Ocultação

Animais camuflados para se confundirem com o ambiente são chamados crípticos; a mensagem da espécie críptica é “não estou aqui”. A ocultação pode variar desde uma simples marca que quebra o contorno do corpo, até dispositivos que tornam o animal invisível. Existem muitos exemplos bastante conhecidos de ocultação, que incluem pássaros que se aninham no capim de mangues, que permanecem imóveis com os bicos para cima, mariposas que parecem desaparecer na casca das árvores e rãs quase invisíveis contra as folhas do chão da floresta (figura 13.2). Combinando com o fundo esses animais podem escapar do olho do predador em caça.

A. EVITANDO A DETECÇÃO PELAS CORES E MARCAS

1. Quebrando os contornos

Muitos animais evitam ser vistos simplesmente se igualando à cor do fundo, mas às vezes tal coloração não é o suficiente porque predadores que caçam visualmente podem reconhecer a presa pelos seus contornos. Alguns animais quebram esse contorno desenvolvendo projeções bizarras que ocultam esses contornos. Outras espécies possuem marcas distintas que quebram o delineamento do corpo. Chamadas descolorações disjuntivas, esse dispositivo antipredatório talvez seja melhor ilustrado nas listras verticais da zebra (figura 13.3).

2. Contra-sombreamento

O contra-sombreamento é outra opção para evitar a atenção indesejável por parte dos predadores. Como a luz normalmente vem de cima, a superfície ventral do corpo tipicamente está na sombra e os predadores podem se orientar pelos ventres escurecidos. Muitos animais parecem obscurecer a sombra ventral sendo mais pálidos no ventre e mais escuros no dorso (figura 13.4). Esperaríamos o padrão contrário de cores nos animais que descansam de costas. Isso é, a superfície dorsal seria mais pálida e a superfície ventral mais escura.

As evidências diretas do contra-sombreamento como uma adaptação críptica são vergonhosamente poucas. Até que tais evidências sejam obtidas, não podemos descartar a possibilidade de que a combinação de costas escuras e ventres mais claros seja totalmente desvinculada da ocultação, e que outras funções biológicas como a regulação térmica ou a proteção contra a radiação ultravioleta (Kiltie 1988).

3. Transparência

Alguns animais são crípticos simplesmente por serem transparentes. Mesmo que nenhum animal seja completamente transparente, organismos como os cnidarianos (por exemplo, hidras e águas vivas), ctenóforos e vários peixes oceânicos na sua fase larval, conseguem a quase-transparência por meio do conteúdo de água nos seus tecidos, seu pequeno tamanho e número reduzido de moléculas que absorvem luz ou pigmentos (McFall-Ngai 1990).

Freqüentemente negligenciados nas discussões sobre ocultação a transparência é provavelmente a forma dominante de ocultação nos ambientes aquáticos. É mais comum nos ambientes aquáticos do que nos terrestres por duas razões. A primeira é baseada nos índices de refração (o ângulo pelo qual a luz se dobra quando passa de um meio para outro)

da água e do ar. Como os corpos animais são em grande parte compostos de água, quando a luz passa da água que os cerca para os tecidos o ângulo da luz praticamente não muda; e na ausência de elementos que absorvem a luz, o animal parece transparente (a água basicamente passa de água para água). Em contraste, num ambiente terrestre, a luz deve passar do ar para os tecidos cheios de água dos animais. A diferença nos índices refratários do ar e dos tecidos dos animais terrestres criam um claro delineamento do corpo que diminui a transparência. A segunda razão pela qual a transparência é raramente usada como mecanismo de camuflagem pelos animais terrestres tem a haver com os efeitos deletérios da radiação ultravioleta na terra. Nos ambientes aquáticos muita da radiação ultravioleta é filtrada a poucos metros da superfície da água. Assim, os animais os animais que vivem abaixo disso não estão sujeitos aos mesmos danos de radiação que os animais terrestres.

4. Mudanças de cor

Normalmente os animais crípticos são camuflados em alguns ambientes mas não em outros, assim sua ocorrência é freqüentemente restrita àquelas áreas particulares onde estão mais ocultas. Uma forma pela qual algumas espécies contornam essas restrições é pela mudança de cor à medida que o fundo muda. Mesmo que o camaleão talvez seja o exemplo mais familiar disso, a siba (*Sepia officinalis*) é o verdadeiro mestre da mudança de cor. (a lula é um molusco cefalópode aparentado a criaturas como o polvo, a lula e o náutilo. Talvez você já tenha visto parte do suporte esquelético branco desse animal pendurado dentro de uma gaiola de passarinho. Também chamados de sibas, esse material não é um verdadeiro osso mas ajuda os periquitos e outras aves a manter seus bicos afiados). Entre os naturalistas a siba é melhor conhecida pela velocidade com que muda de cor para combinar com o fundo, cada padrão o tornando virtualmente invisível, tanto para o

predador quanto para a presa. William Holmes (1940) trabalhando no laboratório na Inglaterra, documentou as mudanças magníficas de cor e padrão (figura 13.5). De acordo com Holmes, a siba em nado adota uma coloração marrom e branca semelhante à da zebra em forma. No entanto, quando está descansando no fundo, os sibas ajustam sua cor à do substrato. Numa questão de segundos a cor dorsal pode mudar de marrom escuro para quase branco, quando a siba se acomoda em um ou outro fundo. Sem surpresa, a siba também exibe o contra-sombreamento. Tipicamente mais escura no dorso do que no ventre a siba obscurece a sombra ventral criada pela luz que vem de cima. Quando virado de costas na água sua superfície ventral escurece e a dorsal clareia.

5. Polimorfismo de cores

Muitos insetos possuem a habilidade de mudar de cor. Tipicamente, a transição de uma cor para outra não ocorre instantaneamente enquanto o indivíduo se move de um fundo para o outro (como a siba), mas em momentos específicos de sua história natural, com na troca de pelo. Joy Grayson e Malcolm Edmunds (1989) examinaram as causas das cores e das mudanças de cores em lagartas da mariposa (*Laothoe populi*), uma espécie que normalmente passa por quatro estágios larvais. Lagartas dessa espécie no estágio final podem ser amarelo esverdeado, verde fosco ou branco. A cor verde fosco é determinada geneticamente enquanto o amarelo esverdeado e o branco são polimorfismos determinados pelo ambiente (i.e, diferentes formas ou “morfos” cujas cores dependem do ambiente imediato). Aparentemente, o principal fator que determina se a lagarta fica branca ou amarela esverdeada é a superfície sobre a qual ela descansa e se alimenta durante os dois ou três primeiros estágios. Nem a cor (comprimento de onda de luz) nem as qualidades nutritivas da folha são críticas. Ao invés disso, é a intensidade da luz refletida da folha e

percebida pela jovem lagarta: se a larva vê branco, se torna branca; mas se vir verde, cinza ou preto, se torna amarelo-esverdeado.

Polimorfismos na coloração corporal induzidos pelo ambiente também ocorrem em grilos que habitam as savanas da África (Hocking 1964). Incêndios, quer naturais ou postos pelos humanos, varrem essas áreas anualmente e às vezes a cada dois ou três anos. Depois de um incêndio alguns grilos mudam de cor em uma questão de dias para se misturarem com o fundo enegrecido da vegetação. Outros grilos lidam com as queimas periódicas da vegetação usando duas formas de cores, uma verde e uma preta, cada uma das quais busca seu fundo queimado ou não.

Uma situação semelhante tem sido relatada para os esquilos raposa (*Sciurus niger*) no leste dos Estados Unidos. Esquilos raposa tem sido descrito como os mamíferos norte-americanos que mais variam de cor (e.g., Cahalane 1961). As cores variam tanto dentro quanto entre as populações. A coloração dorsal pode variar de cinza ou bronze até preto, e a coloração da cabeça e região da orelha freqüentemente é distintas (figura 13.6). Mesmo dentro de uma mesma ninhada pode-se encontrar filhotes melanísticos (pretos) e não melanísticos. Intrigados pela variação na coloração da pelagem dos esquilos raposa, Richard Kiltie (1989) examinou cerca de 2000 espécimes de museus. Ele determinou o percentual de preto dorsal para cada pele e compilou informações sobre a ocorrência de incêndios no leste dos Estados Unidos. Os dados de incêndios e coloração de pelagem juntos mostram que a incidência de indivíduos melanísticos se correlaciona com a freqüência de incêndios ao longo da área de ocorrência total da espécie. Tanto os esquilos melanísticos quanto os incêndios são mais comuns no sudeste dos Estados Unidos (figura 13.7).

Nos esquilos raposa o polimorfismo melanístico na cor da pelagem deve então ser mantido pelo escurecimento periódico do solo ou porções inferiores dos troncos inferiores

pelos incêndios. Deveria-se imaginar que esquilos escuros são menos conspícuos para os gaviões do que os indivíduos claros ou com cores variadas contra o fundo escuro. A vantagem no entanto não permanece com os esquilos escuros por muito tempo. À medida que as chuvas e o crescimento da vegetação transformam uma área enegrecida num substrato menos uniformemente negro, os esquilos com variações e padrões de coloração dorsal estariam mais crípticos do que indivíduos uniformemente negros contra os pontos de fundo claro e escuro. Finalmente, quando o período de crescimento dos pinheiros e carvalhos está quase completo a vantagem pode virar a favor dos esquilos com coloração mais uniformemente clara. Assim, a pelagem de coloração mais variada poderia resultar da superioridade críptica alternante entre indivíduos claros e escuros num ambiente que periodicamente se queima e se regenera. O desenvolvimento de uma coloração negra em resposta ao fogo é chamada de melanismo.

B. EVITANDO A DETECÇÃO PELO COMPORTAMENTO

A grande maioria dos animais não possui a habilidade de ajustarem as cores e os padrões rapidamente ao ambiente. Como os indivíduos que não podem mudar de cor serão mais conspícuos se descansarem no local errado, a seleção do fundo apropriado e a orientação correta naquele fundo são críticas.

1. A mariposa pintada: um caso exemplar

Na Europa a mariposa pintada (*Biston betularia*) surge nas formas típica e melânicas (figura 13.8). A forma típica (conhecida como *typica*) é cinza clara salpicada de manchas pretas e se torna críptica quando está descansando em árvores cobertas de líquens. A forma melânica mais extrema, conhecida como *carbonaria*, é quase completamente

negra quando se oculta na casca de árvores escuras. Antes de 1850 menos de um por cento das mariposas apimentadas ao redor de Manchester, Inglaterra, eram melânicas, mas em 1895 as mariposas melânicas formavam 98 por cento da população de Manchester (Howlett e Majerus 1987).

O incrível sucesso da forma preta e a relativamente fraca aparição da forma branca tem sido correlacionadas com a extrema industrialização da Inglaterra. Em meados da década de 1880 na Inglaterra, que se convertia numa economia industrial, começava-se a queimar carvão nas indústrias. Os líquens que cobriam os troncos das árvores foram destruídos e o verde da zona rural inglesa silenciosamente submetido a uma camada de fuligem. A mesa virou, agora as mariposas melânicas se escondiam na vegetação coberta de fuligem e a forma típica se tornou conspícua aos predadores.

A predação pelas aves foi a força seletiva mais forte na mudança da população da forma clara para a forma escura. Isso foi demonstrado por uma série de experimentos conduzidos por H.B.D. Kettlewell (1955, 1956). Num local muito poluído e num local menos poluído ele marcou indivíduos escuros e claros, soltou-os e depois recapturou os sobreviventes, registrando o número de sobreviventes de cada tipo. Kettlewell também observou o comportamento de aves insetívoras que se alimentavam nas árvores onde as mariposas haviam sido libertadas. Os resultados, resumidos na tabela 13.1, demonstram que as formas pretas sobreviveram melhor no local muito poluído enquanto a forma clara se deu melhor no local menos poluído. Aparentemente, quando colocados no tronco das árvores cobertas de fuligem as formas escuras são menos conspícuas às aves do que as formas claras e sofrem menos predação. O inverso é verdadeiro nas áreas livres de poluição, onde as formas claras são quase invisíveis contra a casca das árvores cobertas de líquen.

Ao longo dos anos, à medida que a zona rural Inglesa voltou a uma condição menos poluída, muitos pesquisadores tem tentado prever mudanças na frequência dos tipos escuro e claro utilizando modelos de computador. Na maioria das vezes a frequência de mariposas observada não estava de acordo com as previsões; o tipo escuro era mais comum nas áreas pouco poluídas do que o modelo previa. Acontece que *Biston betularia* normalmente não descansa em locais expostos do tronco das árvores, mas em locais mais ocultos na parte posterior dos galhos (Howlett e Majerus 1987). Dada a sua aparência escura, a forma melânica aparentemente tem uma vantagem ao descansar nas sombras das juntas dos galhos do que a forma típica com aparência salpicada. Assim, a sobrevivência da *B. betularia* depende não só da cor mas também do comportamento, a escolha do lugar na árvore.

2. Seleção do fundo apropriado

Muitos animais parecem selecionar o fundo “correto” e, uma vez no local, exibem o comportamento que maximiza sua ocultação. A rã de perna amarela (*Rana muscosa*) habita cursos rápidos de água nas florestas do sul da Califórnia. As pedras de granito cinza claro que forram os córregos parece um lugar conspícuo para a rã de perna amarela. No entanto, sob a água as mesmas rochas são cobertas por uma alga marrom amarelada. Num instante a rã salta para dentro da água e permanece imóvel no fundo com o qual se confunde perfeitamente (Norris e Lowe 1964).

Mesmo que o mecanismo de equiparação de cor entre os animais mais crípticos tenha sido amplamente inexplorado. Através de experimentos com insetos parece que para algumas espécies a escolha do fundo resulta de uma resposta comportamental de comparação (i.é., os animais comparam certas partes do corpo com o fundo; Sargent 1968).

Lembre-se que os animais crípticos não só selecionam fundos de cor apropriada, mas também assumem posições que maximizam a efetividade da sua ocultação. Por exemplo, as mariposas que exibem uma imitação de casca se orientam nos troncos das árvores de forma que suas marcas se alinham com a direção das linhas e ranhuras da casca (figura 13.9). Embora algumas espécies de mariposas pareçam usar indicadores táteis associados com o substrato imediato para determinar a posição adequada de descanso, outras espécies adotam atitudes de descanso com base em indicadores, como a gravidade, que são independentes da casca (Sargent 1969). Agora que temos alguma idéia sobre como a seleção de fundo ocorre em pelo menos duas espécies, nos concentramos em testar o porque isso ocorre.

A combinação de coloração críptica e seleção de fundo é adaptativa? Se for as presas deveriam experienciar menos predação quando estiverem sobre os substratos que tendem a escolher para descanso do que quando estiverem sobre outras superfícies. Blair Feltmate e D. Dudley Williams (1989) testaram essa idéia usando trutas arco-íris (*Salmo gairdneri*) como predadores e ninfas de moscas (*Paragnetina media*) como presa. A preferencia de fundo das moscas, insetos de águas correntes, de coloração marrom escura ou preto, foi primeiro testada colocando cada uma das 24 ninfas no aquário junto com uma cerâmica marrom clara e uma cinza clara no fundo. As ninfas foram permitidas 24 horas para se assentarem, aí então às 14:00 horas os pesquisadores registravam se a ninfa estava no substrato marrom escuro ou no cinza claro. O experimento era então repetido registrando-se a posição da ninfa às 02:00, 06:00, 08:00 e 21:00 horas, para testar se a seleção do substrato variou em função do tamanho do dia (as luzes do laboratório estavam temporizados e as luzes se desligavam das 19:00 às 07:00 horas). Assim, replicações independentes do experimento foram realizadas em cinco horários diferentes do dia, três no escuro (21:00, 02:00 e 06:00) e dois de dia (08:00 e 14:00). Os resultados na figura 13.10

demonstram que essas moscas selecionavam o substrato marrom escuro ao invés do cinza claro às 08:00, 14:00 e 21:00. Nenhuma seleção foi feita às 02:00 ou 06:00 horas. Mesmo que as ninfas das moscas selecionaram a superfície escura ao invés da clara, essa seleção cessou aproximadamente 2 horas depois que as luzes do laboratório se apagaram e retornaram uma hora depois que as luzes foram desligadas.

No próximo experimento Feltman e Williams examinaram se as moscas que descansavam no substrato mais claro era mais vulneráveis a predação pela truta. Da mesma forma que antes, cada mosca foi introduzida no aquário. Dessa vez, no entanto, continha apenas ladrilhos claros ou escuros. Uma truta foi libertada em cada tanque depois que as ninfas tiveram duas horas para se ajustarem ao seu novo ambiente. Vinte e quatro horas depois de haverem solto as ninfas os autores registraram o número de moscas consumidas nos tanques com fundo claro e escuro. O consumo das ninfas pelas trutas foi menor nos tanques que continham o substrato mais escuro (comeram 3 de 24 ninfas) do que nos que continham o substrato mais claro (19 de 24). Esses dados sugerem que a seleção de locais escuros para descanso evoluiu, pelo menos em parte, como meio de reduzir o risco de ser encontrado e comido por peixes que caçam visualmente. A quebra da seleção de fundo durante as horas de escuridão também liga a predação visual à distribuição de ninfas. Afinal, os animais só precisam ser críticos durante o tempo em que estão mais vulneráveis à predação por caçadores visuais (Endler 1978). A escolha do substrato pelas moscas também funciona para ocultá-las de suas próprias presas, como mostrado para outro inseto aquático (Moum e Baker 1990).

3. Movimento e a ausência de movimento

O movimento, e em alguns casos a falta de movimento, é um componente importante da ocultação. Uma vez corretamente orientados no fundo apropriado, muitos animais crípticos permanecem imóveis a maior parte do tempo e, quando se movem o fazem tão lentamente para atrair o mínimo possível de atenção. Em outros casos, movimentos rápidos seguidos de uma parada súbita contribuem para a ocultação. O comportamento de fuga das cobras do norte recém-nascidas (*Natrix sipedon*) ilustra esse ponto. Mesmo que adultos dessa espécie sejam uniformemente coloridos os jovens possuem um padrão listrado e parecem crípticos quando permanecem imóveis na vegetação. No entanto, quando perturbados, os recém-nascidos deslizam pelo chão e param completamente. O movimento rápido ofusca as listras fazendo a cobra parecer possuir uma única cor (figura 13.11). Essa ilusão e a transição abrupta entre movimento e permanecer parado combinam, levando o observador (e presumivelmente o predador) a procurar a cobra mais à frente do que sua posição verdadeira pois os olhos do observador tendem a seguir a trajetória do objeto mesmo que este tenha parado (Fough 1976). Nesse caso a resposta comportamental combinada com a coloração críptica maximiza a camuflagem.

4. Modificação do ambiente

Alguns animais melhoram suas chances de sobrevivência modificando o fundo no qual normalmente descansam. A aranha (*Tetragnatha foliferens*) se esconde sob as folhas que dobra em forma de um tubo e prende o meio à sua teia (Hingston, 1927a). Desse ponto estratégico a aranha não só é inconspícua para os predadores mas está na melhor posição para ganhar acesso rápido às presas enroscadas na sua teia.

Pássaros insetívoros parecem utilizar os danos às folhas como indicadores da localização da lagarta críptica (Heinrich e Collins 1983). Assim, não deveria ser nenhuma

surpresa que algumas espécies de lagartas palatáveis evitam atrair pássaros derrubando as folhas parcialmente comidas quando terminam de comer (Heinrich 1979). As lagartas da mariposa *Catocala cerogama* comem as folhas da tília americana e sua coloração dorsal se assemelha à cor dos gravetos da tília. No final da alimentação noturna um indivíduo desta espécie sai da folha onde esteve comendo come o talo da folha, se vira, e enquanto a folha comida cai ao solo se coloca sobre um graveto, onde permanecerá durante os período de claridade. O galho onde a lagarta se alimentava parece intocado. Mesmo que as lagartas *Catocala cerogama* sejam cripticamente coloridas elas acentuam suas chances de sobrevivência pela remoção das evidências de sua presença (em contraste as lagartas não palatáveis - aquelas que queimam ou com glicosídeos tóxicos - exibem um comportamento alimentar bastante óbvio, se alimentando tanto de dia quanto de noite e sem demonstrar nenhum padrão de comportamento de ocultação das folhas utilizadas). Finalmente, alguns animais se tornam crípticos carregando partes do ambiente consigo. Muitas espécies de caranguejos aranha (família da Majidae) se decoram com algas, búzios, esponjas e outros objetos se tornando virtualmente indistintos do solo do oceano (figura 13.12). De acordo com Mary Wicksten (1980), que estudou a camuflagem nesses caranguejos, mesmo um naturalista marinho experimentado pode ficar horas por cima de um caranguejo decorado antes de perceber que ele está lá.

C. OUTRAS FUNÇÕES DA COR

A evasão se predadores não é a única função do padrão de cores dos animais. A cor afeta o equilíbrio térmico, exercendo um papel na termorregulação. A cor e o padrão também são importantes em muitos aspectos da comunicação, incluindo o reconhecimento de parceiros, cortejo, competição entre machos e defesa territorial.

As várias funções das cores e dos padrões dos animais podem agir juntos ou em oposição. Consideremos o caso de agirem em oposição. Assumindo que a cor e o padrão são ajustados para a termorregulação, como podem os animais se comunicar efetivamente com seus parceiros e competidores e ao mesmo tempo ser inconspícuo para os predadores? Mesmo que alguns animais crípticamente coloridos tenham evoluído meios de troca de informação (por exemplo, sinais olfativos e auditivos para se comunicar com coespecíficos) muitos ainda se baseiam em indicadores visuais. Como veremos, o padrão de cores exibido por um animal em particular pode ser uma troca entre fatores que favorecem a ocultação e fatores que favorecem a conspicuidade.

O trabalho de John Endler (1978) com guppies (*Poecilia reticulata*) selvagens no norte da Venezuela e Trinidad nos fornece um excelente exemplo de como os padrões de cor podem representar um equilíbrio entre a aquisição de parceiros e a ocultação. Enquanto a escolha feminina de parceiros e a competição entre os machos favorecer as cores mais brilhantes e os padrões mais visíveis nos guppies, a seleção pelos predadores visuais diurnos (pelo menos seis espécies de peixes e uma pitu) favorecem padrões menos conspícuos e menos colorido. É interessante que o risco de predação aumenta em diferentes comunidades, as cores dos guppies e seu padrão se tornam menos óbvios por (1) mudanças para cores menos conspícuas, (2) redução do número de manchas, (3) redução do tamanho das manchas e (4) ligeira redução na diversidade de cores e padrões (figura 13.13). Em áreas onde os guppies encontram baixa pressão de predação, no entanto, as cores e os padrões se tornam mais conspícuos.

II. Polimorfismo como defesa

Como a maioria das coisas, a coloração críptica não é infalível. Mesmo que os indivíduos de espécies crípticamente coloridas se confundam bem com o ambiente, os predadores numa determinada área podem desenvolver uma imagem de busca para aquela espécie em particular (capítulo 12) e sistematicamente buscar e consumir os indivíduos remanescentes. Se os indivíduos da espécie presa são largamente espaçados, no entanto, os predadores raramente os encontrarão e logo esquecerão a imagem de busca. De fato, indivíduos de muitas espécies crípticas ocorrem em locais amplamente espalhados pelo ambiente.

Outras espécies crípticas contornam o problema da formação de imagens de busca por parte dos predadores por ocorrerem em várias formas e/ou cores diferentes, isto é, sendo polimórficos (*poli* significa muitos e *morfos* significa forma). Já discutimos alguns exemplos de polimorfismo com respeito ao melanismo industrial da mariposa e o melanismo de fogo dos esquilos raposa e dos grilos. Em alguns casos, no entanto, as espécies polimórficas não são crípticamente coloridas e dependem somente da diversidade de sua aparência para evitarem a detecção por parte dos predadores. Crípticos ou não, sendo diferentes os indivíduos de espécies presas podem ocorrer em densidades mais altas sem sofrer um aumento de mortalidade por parte dos predadores que buscam indivíduos com um aparência específica. Algumas espécies que ocorrem em altas densidades exibem um polimorfismo extremo, tornando quase impossível encontrar dois indivíduos parecidos (figura 13.14).

Gairdner Moment (1962) descreveu o fenômeno onde membros de uma população parecem tão pouco uns com os outros que quanto possível. Nessas populações a probabilidade de um indivíduo ter uma determinada aparência é inversamente relacionada ao número de outros indivíduos na população que tem aquela aparência. Se uma forma é mais comum do que outra numa população polimórfica os predadores são capazes de

desenvolver uma imagem de busca para a forma mais comum, ao invés da mais rara. O resultado final é que os predadores pegam mais da forma comum em relação à sua frequência na população. Assim, quando duas formas são igualmente crípticas e expostas aos predadores que usam a imagem de busca quando caçam, a forma rara terá uma vantagem seletiva sobre a forma mais comum. Esse tipo de seleção dependente da frequência tem sido chamado de **seleção apostática** (Clarke 1969) ou **seleção reflexiva** (Moment 1962). A força da seleção apostática varia em função de fatores como densidade, palatabilidade e conspicuidade da presa (Allen 1988). Mais ainda, Greenwood (1984) indica que os predadores não precisam caçar usando as imagens de caça para produzirem seleção apostática. Alguns predadores por exemplo, podem simplesmente ter uma aversão a presas raras ou não familiares.

Que evidências experimentais temos de que ser diferente vale a pena? Croze (1970), trabalhando numa península arenosa da Inglaterra, colocou 27 búzios coloridos no chão com um pedaço de carne debaixo e os expôs à predação por um corvo (*Corvus corone*). Em algumas das 14 tentativas os búzios eram monomórficos enquanto em outras eram trimórficos (9 vermelhos, 9 amarelos e 9 pretos). Os resultados resumidos na tabela 13.2 mostram que os corvos pegavam menos presas trimórficas do que monomórficas. O percentual de sobrevivência de cada um dos três tipos na população trimórfica era entre duas e três vezes maior do que na população monomórfica. Assim as formas tiveram uma vantagem seletiva duas ou três vezes maior quando partes de uma população polimórfica. Os resultados de Croze demonstram que quando as populações de presas ocorrem na mesma densidade, os indivíduos nas populações polimórficas experienciam menos predação do que nas populações monomórficas.

Antes de deixarmos o assunto polimorfismo devemos abordar dois assuntos. Primeiro, ao longo da nossa discussão de coloração críptica e divergente temos focado os

predadores que caçam visualmente e ignorado os predadores que detectam as presas pelo cheiro; a formação de imagens olfativas de busca parece bastante razoável. No caso de presas caçadas com base nos indicadores olfativos poderíamos imaginar animais que são crípticos por serem inodoros ou com odores semelhantes aos do fundo, ou até populações onde existe o polimorfismo odorífero (Edmunds 1974).

Segundo, mesmo que o fato de ser diferente para evitar ser comido seja a explicação primária para o polimorfismo numa população, talvez seja menos importante ou totalmente sem importância em outra. Populações do caramujo listrado (*Cepaea nemoralis*) são notoriamente polimórficas na cor e no padrão e explicações para seu polimorfismo freqüentemente tem focalizado a proteção contra aves predadoras através de sua coloração críptica e diversa. No entanto, em algumas localidades existem diferenças fisiológicas entre as várias formas relacionadas à resistência ao calor e tais diferenças parecem ser mais importantes do que a predação na determinação da freqüência de cada forma - apenas um lembrete de que pode haver mais para a cor e o padrão do animal do que parece.

III. *Coloração de alerta*

Muitos animais que possuem atributos perigosos ou desagradáveis anunciam isso com cores fortes e padrões contrastantes. Marcas, tipicamente em branco, preto, vermelho e amarelo, avisam os predadores do mecanismo secundário de defesa da presa e assim desencorajam o ataque. O fenômeno é chamado aposematismo e existem muitos exemplos familiares disso. As marcas preto e branco das jaritatas listradas e pintadas (*Spilogale* e *Mephitis*) são verdadeiramente excepcionais dentre os mamíferos de coloração marrom. As marcas servem, em parte, para avisar o predador do repelente de cheiro horrível que pode ser liberado das glândulas de cheiro da jaratataca se a provocação continuar. Muitos

insetos, como as vespas sociais (*Vespula*) tem um padrão corporal amarelo e preto para avisar da sua picada dolorosa. As cores fortes de várias espécies de borboletas avisar sobre sua impalatabilidade. Rãs do gênero *Dendrobates* e especialmente do gênero *Phyllobates*, produzem secreções tóxicas pela pele. Um único indivíduo da espécie *Phyllobates terribilis* possui toxina suficiente na pele para matar cerca de 20.000 camundongos domésticos ou vários humanos adultos. Os índios Choco do oeste da Colômbia, fazem armas mortais simplesmente passando os dardos de suas zarabatanas nas costas de uma dessas rãs (Myers e Daly 1983). Não é de surpreender que as rãs que possuem essas secreções sejam aposemáticas para avisar os predadores de que é melhor que as deixem em paz. Além das cores conspícuas, ruídos característicos (por exemplo, zumbidos) e odores fortes também podem alertar o predador. *Sternotherus odoratus*, indelicada mas precisamente chamado de “pote fedorento”, é uma tartaruga almiscarada do leste dos Estados Unidos que ejeta uma secreção odorífera quando perturbada. Pensa-se que o fedor seja um sinal aposemático que alerta os predadores sobre sua carne ruim, disposição pugnaz e mordida dolorosa (Eisner e col. 1977).

Animais coloridos dessa forma freqüentemente acentuam sua conspicuidade com comportamentos. Muitos são ativos durante o dia e indivíduos de algumas espécies formam agregações densas e óbvias. Mesmo que formas aposemáticas raras de animais sejam tipicamente contra-selecionados (os predadores não estarão tão familiarizados com as formas raras quanto estão com as formas comuns), elas estão numa desvantagem menor quando ocorrem em aglomerados (Greenwood, Cotton e Wilson 1989). Assim, aglomerações densas de presas aposemáticas não só enfatizam o aviso como também funcionam como áreas onde as formas raras podem surgir e sobreviver.

A resposta dos predadores à coloração aposemática pode ser aprendida ou inata. No primeiro caso os predadores amostram algumas das presas, descobrem sua impalatabilidade

e aprendem a evitar animais de aparência semelhante quando procuram refeições subsequentes. Os animais parecem aprender a evitar presas de cores conspícuas e gosto ruim mais rapidamente do que aprendem a evitar presas de cores crípticas e gosto ruim (Gittleman e Harvey 1980; figura 13.15).

Algumas vezes duas espécies de cores alertadoras se parecem. Aparentemente, duas espécies nocivas podem beneficiar de um padrão comum porque os predadores consomem menos de cada uma no processo de aprender a evitar todos os animais com aquela aparência. Esse fenômeno é chamado mimetismo Mulleriano. Mesmo que algumas espécies aprendam a evitar presas aposemáticas por aprendizagem, outras exibem uma esquiva inata. Uma resposta inata a colorações de alerta pode ser favorecida em relação a uma resposta aprendida quando a defesa secundária da presa possui o potencial de ser fatal para o predador. A aprendizagem no momento da morte não tem valor.

Algumas vezes, como os conselhos, a coloração de aviso é ignorada. Um predador faminto pode pegar uma presa nociva que normalmente não pegaria em tempos melhores. Os lobos atacarão tanto jaritatacas quanto porcos-espinhos quando outras presas estão escassas. Além disso, alguns predadores são especialistas e capazes de comer certos animais aposemáticos, ou pelo menos parte deles, como vimos com o bicudo de cabeça preta e o oriole da costa preta, que predam as impalatáveis borboletas monarca. Outros (como os artrópodes) são atraídos pelos padrões acentuados e os movimentos dos animais de cores fortes, mas são incapazes de fazer uma conexão entre cor e impalatabilidade, continuando a atacar. No entanto, enquanto o dispositivo antipredador trazer uma vantagem líquida em termos de sobrevivência e reprodução, continuará na população.

IV. Mimetismo Batesiano

O mimetismo Batesiano foi nomeado em homenagem ao naturalista inglês do século dezanove, Henry Walters Bates, e se refere a uma espécie palatável adotando as características de alerta de uma espécie nociva ou perigosa. A espécie inofensiva é chamada a mímica e a nociva o modelo. Se parecendo com a espécie nociva a mímica ganha a proteção contra predadores. O grau preciso de proteção experienciado pela mímica varia em função de vários fatores, incluindo a proporção entre mímicos e modelos, nocividade do modelo, memória do predador, disponibilidade de presas alternativas e se os mímicos e os modelos são encontrados simultaneamente ou em separado. Mesmo que em algumas situações a semelhança entre o modelo e o mímico pareça exata, ela não precisa necessariamente ser perfeita porque os predadores parecem generalizar as características conspícuas das presas nocivas. Os exemplos mais conhecidos de mimetismo são visuais, provavelmente refletindo o fato de que nós humanos somos criaturas visualmente orientadas. Outros animais dependem do cheiro e da audição mais do que da visão e assim o mimetismo auditivo e olfativo pode ser bastante comum.

Muitos exemplos fascinantes de mimetismo Batesiano podem ser encontrados entre os insetos e aranhas. Algumas moscas perfeitamente inofensivas imitam as bandas pretas e amarelas ou o zumbido característico das abelhas ou vespas. Os predadores, familiarizados com a dolorosa picada das abelhas e vespas, podem deixar as moscas em paz. As formigas tipicamente são evitadas pelos predadores insetívoros por causa de sua ferroadada e gosto ruim (o ácido fórmico lhes dá o gosto ruim). Não deve portanto ser nenhuma surpresa que as formigas possuem muitos mímicos e a semelhança pode ser em características como cor, morfologia e comportamento. O major R. W. G. Hingston (1927b) registrou várias ocorrências de aranhas imitando espécies de formigas na Índia. Uma espécie de aranha observada por Hingston se assemelhava muito à grande formiga preta da Índia, *Camponotus compressus*. A aranha era do tamanho de uma operária *Camponotus* e possuía

a coloração preta uniforme, o formato alongado e as pernas finas da operária. Como as formigas possuem três pares de pernas e a aranha quatro, a aranha usava as duas pernas dianteiras para simular as antenas da formiga. As pernas eram colocadas para frente e as pontas movimentadas continuamente imitando os movimentos metódicos característicos das antenas da formiga.

Numa segunda espécie de formigas estudadas por Hingston os indivíduos arrastavam as operárias de outras espécies para seu ninho, decapitavam suas vítimas e jogavam suas cabeças num depósito de lixo. Hingston (1927b) relatou que uma espécie de aranha se encolhia formando uma bola imóvel, com sua cabeça e pernas enfiadas sob seu abdômen em forma de pêra (figura 13.16) e permanecia entre as cabeças descartadas. Imitando um fragmento da espécie nociva (e se associado a uma espécie ainda mais formidável) essas aranhas pareciam obter a proteção contra predadores, sendo também crípticas para suas próprias presas. Assim, o mimetismo pode servir tanto funções defensivas quanto de forrageio.

Numa variação do tema mimetismo, alguns indivíduos perfeitamente palatáveis não parecem comestíveis por se parecerem com objetos inanimados. Uma lagarta pode parecer com um graveto quebrado num galho e assim parecer ser algo de pouco interesse para o predador. Certos pulgões tropicais possuem asas parecidas com folhas, até com “veias” e pequenos “buracos” causados por ataques de insetos. Algumas rãs e lagartas se agacham nas folhas imitando fezes de aves. Mesmo que alguma discussão do sistema de mimetismo incluía a semelhança com objetos inanimados como sendo parte do mimetismo Batesiano (por exemplo, Edmunds 1974), outros consideram tal semelhança um exemplo de ocultação (por exemplo, Pough 1988).

Apesar da diversidade de semelhanças miméticas encontradas na literatura, apenas alguns estudos demonstram que os mímicos de fato obtêm alguma proteção contra seus

inimigos naturais. T. E. Reimchen (1989) primeiro descreveu um sistema de mimetismo Batesiano que envolvia o estágio juvenil de uma lesma (a mímica) e os tubos da minhoca polychaete (o modelo) e depois forneceu evidências de que a semelhança de fato conferiu algum grau de proteção para as jovens lesmas. A lesma, *Littorina mariae*, vive nas zonas de entre marés do Atlântico norte. As cascas de alguns juvenis são de um espiral branco conspícuo enquanto as de outros possuem as cascas amarelas ou marrons. Quando adultas as lesmas são amarelas ou marrons e o espiral branco que algumas possuíam é visível apenas como uma mancha branca no ápice da casca. As massas de ovos dessas lesmas são depositadas diretamente em aglomerações de algas e uma vez que os juvenis eclodem se dispersam nessas algas. Lesmas de coloração branca só foram encontradas em locais com as minhocas polychaetes (*Spirolis*). Nesses ambientes as lesmas brancas na fase juvenil eram virtualmente indistingüíveis dos tubos das *Spirolis* grudadas às algas (figura 13.17). Reimchen coletou peixes *Blennius pholis*, um importante predador da lesma juvenil e conduziu experimentos sobre predação em aquários no laboratório. Mesmo que os tubos de polychaetes não sejam nocivos para os peixes, eles representam um investimento substancial de tempo e energia, por serem difíceis de serem removidos do substrato e, uma vez removidos, podem estar vazios. Nos experimentos um peixe era alojado em cada aquário e uma lesma juvenil lhe era apresentada, ou nas algas com tubos de polychaetes ou nas algas sem os tubos. A cada apresentação três lesmas juvenis (uma com espiral, uma amarela e uma marrom) foram randomicamente posicionados nas algas e as algas foram baixadas até o fundo do tanque. Uma vez que os peixes detectavam as lesmas as arrancavam das algas e as engoliam inteiras. Reimchen registrou a primeira lesma retirada em cada teste. Em geral, as lesmas brancas espiraladas sofreram o menor número de ataques e a redução de ataques era maior nas algas com tubos de polychaetes (9.4%) do que nas algas sem os tubos (22.9%). Assim, nesse sistema incomum de mimetismo entre as

lesmas e as minhocas polychaetes, a semelhança com o modelo não parece trazer nenhuma vantagem para o mímico em termos de proteção.

V. Coloração, estruturas e comportamento despistadores

Um grande número de animais tem evoluído cores, estruturas e padrões de comportamento que parecem servir para desviar a atenção do predador enquanto eles ou, em alguns casos, seus filhotes, escapam sem danos. Enquanto a ocultação, a coloração diversa, a coloração de alerta e o mimetismo Batesiano funcionam ajudando a presa a evitar um encontro com o predador, dispositivos de distração podem atuar uma vez que a presa animal tenha sido descoberta, ou quando a descoberta parece iminente. Assim, agora começamos nossa discussão dos mecanismos secundários de defesa, isto é, aqueles mecanismos que operam durante um encontro com o predador.

A. OLHOS

Os “olhos” (na verdade, manchas que se assemelham a olhos) podem servir duas funções defensivas (Owen 1980). Primeiro, se os “olhos” forem grandes, pouco numerosos, de coloração forte e exibidos repentinamente, podem assustar o predador. Segundo, manchas pequenas e menos conspícuas podem, ao contrário, servirem de alvo para desviar o ataque do predador. Tais “olhos” são tipicamente localizados em porções não vitais do corpo e assim as presas podem escapar com poucos danos.

B. CABEÇAS FALSAS

Muitos predadores direcionam seus ataques iniciais para a cabeça da presa. Algumas espécies de presas tem tirado vantagem desse tendência evoluindo falsas cabeças, localizadas na região posterior, a uma distância segura das cabeças verdadeiras. Borboletas Licanídeas (Lepidoptera: Lycaenidae) exibem padrões de cor, estrutura e comportamento consistentes com a atração do ataque do predador para a cabeça falsa (por exemplo, Robbins 1981). Indivíduos da espécie *Thecla togarna*, por exemplo, possuem uma falsa cabeça, completa com antenas falsas, nas pontas de suas asas (figura 13.18). Essas borboletas acentuam a ilusão estrutural da cabeça na sua porção posterior executando duas exibições comportamentais bastante convincentes . Primeiro, quando pousam as borboletas puxa rapidamente suas asas, movimentando as antenas para cima e para baixo, enquanto mantém as antenas verdadeiras paradas. O segundo comportamento da *Thecla togarna* ocorre no instante do pouso, quando a borboleta se vira rapidamente de forma que sua cabeça falsa aponte na direção do vôo prévio. Um predador que se aproxima então se depara com uma presa que sai voando na direção oposta ao esperado. Testes experimentais tem demonstrado que marcas associadas com cabeças falsas desviam os ataques de aves predadoras e aumentam a possibilidade de fuga se a presa for capturada (Wourms e Wasserman 1985).

C. AUTOTOMIA

Ao invés de simplesmente desviarem o ataque do predador para uma porção não vital de sua anatomia, algumas presas entregam partes “descartáveis” do seu corpo para o atacante, quase como um prêmio de consolação. A autotomia, a habilidade de retirar partes do corpo quando atacado, tem evoluído como mecanismo de defesa contra predadores em vertebrados e invertebrados. A autotomia da cauda nos calangos, por exemplo, é um relato

comum. Isso também é observado em salamandras, lagartixas, algumas espécies de cobras e até alguns roedores. Uma autotomia mais dramática, no entanto, é encontrada nos pepinos do mar (membros do filo Echinodermata), que quando atacados expõem suas vísceras através de uma ruptura na região cloacal da parede corporal. O predador pode então se alimentar da oferta do pepino enquanto esse faz uma fuga lenta. Na maioria dos casos de autotomia a parte dispensável do corpo se regenera subsequentemente. Como exemplo desse fenômeno enfocaremos a autotomia da cauda dos calangos.

A autotomia da cauda dos calangos o beneficia de duas maneiras: Primeiro permite que o calango se liberte do atacante e segundo, se a cauda continua a se mover o atacante se distrai enquanto o calango foge (Arnold 1988). (Mesmo que o vigor e a duração dos movimentos da cauda pós-autotomia variem entre espécies, em algumas espécies de calangos a cauda pode continuar se mexendo por até cinco minutos) A efetividade da autotomia da cauda é reafirmada pela presença de caudas nos estômagos de predadores e a ocorrência de calangos sem cauda e calangos com caudas regeneradas nas populações naturais.

Evidências experimentais diretas da importância da autotomia da cauda como um dispositivo antipredação vem de um estudo de laboratório feito por Benjamin Dial e Lloyd Fitzpatrick (1983). Esses pesquisadores testaram a efetividade da autotomia e dos movimentos da cauda pós-autotomia na fuga dos calangos frente a predadores mamíferos e cobras. No primeiro estudo eles confrontaram gatos vira-latas (*Felis catus*) com duas espécies de calangos, *Scincella lateralis* (uma espécie com movimentos pós-autotômicos vigorosos da cauda) e *Anolis carolinensis* (uma espécie com movimentos pós-autotômicos menos violentos). Dial e Fitzpatrick registraram as reações dos gatos frente aos calangos das duas espécies em duas condições: (1) testes das caudas em movimento - os calangos e suas caudas autotomizadas foram colocados defrente o gato imediatamente após a

autotomia e (2) testes da cauda exausta - deixava-se as caudas se movimentarem até a exaustão e depois os calangos e suas caudas autotomizadas eram colocados defronte ao gato. Nos dois tipos de testes a autotomia era induzida pelo experimentador, que agarrava a cauda do calango no plano de fratura caudal com um fórceps (em muitas espécies de calangos a quebra da cauda ocorre em áreas fracas pré-formadas). Os resultados, resumidos na tabela 13.3, mostram que os movimentos pós-autotômicos da cauda de *S. lateralis* é uma tática efetiva de fuga enquanto os movimentos mais fracos de *A. carolinensis* não são. Note que em todos os testes da cauda em movimento com *S. lateralis* o gato atacou a cauda e não o calango e em todos os casos o calango escapou. Em 100 por cento dos testes de cauda exausta, no entanto, o gato atacou e capturou o calango. Os resultados de *A. carolinensis* foram diferentes; o gato atacou o calango e ignorou as caudas em todas os testes.

Num segundo experimento, Dial e Fitzpatrick (1983) examinaram o efeito da autotomia da cauda no tempo de manuseio por parte do predador. Os autores provocaram encontros entre *S. lateralis* e cobras *Lampropeltis triangulum*, novamente utilizando caudas autotomizadas que se moviam ou que estavam exaustas. Em média as cobras precisavam de 37 segundos a mais para manusear as caudas em movimento, dando mais tempo para o calango fugir. Assim, para o calango *Scincella lateralis*, os movimentos pós-autotômicos da cauda suplementam um mecanismo simples de libertação das garras do predador e, dependendo do tipo de predador, ou atrai a atenção do predador (no caso do gato) ou aumenta o tempo disponível de manuseio da cauda (no caso da cobra). De qualquer forma os movimentos pós-autotômicos da cauda acentuam a oportunidade de fuga por parte do calango.

Até aqui temos focado os benefícios da autotomia da cauda sem mencionar os custos em potencial. Dependendo da espécie de calango a perda da cauda pode levar a uma

redução da velocidade, equilíbrio, habilidade de escalar e nadar e, quando a cauda é usada como exibição, uma queda na escala social (Fox e Rostker 1982). Mais ainda, a regeneração da cauda certamente leva a custos energéticos e materiais. Afinal, muitos calangos possuem depósito de gordura na cauda, que são perdidos junto com ela. Um possível recurso ao custo de deixar reservas energéticas para trás foi sugerido por Donald R. Clark (1971) depois que ele observou que os movimentos pós-autotômicos da cauda de *S. lateralis* ocultam a cauda nas folhas secas. Ele sugeriu que tais movimentos levam a cauda para fora da vista do predador, facilitando sua recuperação posterior por parte do dono, que ingeriria os depósitos de gordura. Há alguns relatos de calangos ingerindo suas próprias caudas autotomizadas (Judd 1955, descrevendo a captura de um calango que havia escapado do laboratório relatou, “quando tentamos recapturá-lo o danado soltou a polegada da ponta da cauda e fugiu. No entanto, ele imediatamente se virou e, agarrando a cauda na parte mais estreita, engoliu-a inteira”). No entanto, Dial e Fitzpatrick (1983) viram que quando as cobras agarravam as caudas de *S. lateralis* elas subseqüentemente perdiam a presa. Então, a questão de que se os calangos rotineiramente perdem suas caudas e depois as comem permanece sem resposta.

D. FINGINDO FERIMENTO OU MORTE

Pais de aves que aninham no solo, como *Charadrius vociferus*, podem fingir ferimentos, numa tentativa elaborada de distrair a atenção de um predador que se aproxima, afastando-o do ninho e dos filhotes, particularmente logo após a eclosão, quando os filhotes estão mais vulneráveis (Brunton 1990). Quando avista um predador o adulto pode repentinamente começar a arrastar a asa enquanto se debate se afastando do ninho. O predador segue e à medida que se aproxima a ave subitamente se recupera e voa para longe

dando um piado alto. Se tudo sair como planejado o predador continuará seu caminho e irá embora.

Alguns animais não dependem apenas do desvio da atenção do predador mas também de fazer o predador perder o interesse. Como muitos predadores só matam quando sua presa está se movendo, a presa que finge estar morta pode deixar de liberar os comportamentos de matar e, com sorte, o predador perderá o interesse indo procurar uma vítima mais viva. Talvez o mais famoso fingidor de morto seja o gambá *Didelphis virginiana*, figura 13.19). Mesmo que seu desempenho seja menos publicado do que o do gambá caimãs juvenis (*Caiman crocodilus*) reagem agressivamente contra humanos quando esses se aproximam na terra firme, mas quando manuseados dentro da água se fingem de mortos (Gorzula 1978). A resposta de um indivíduo a um predador em particular pode então variar em função de seu conteúdo e animais presa tipicamente possuem vários dispositivos antipredação ao seu dispor.

Cobras nariz de porco (*Heterodon platirhinos*) exibem um repertório complexo de mecanismos antipredatórios e uma opção é o fingimento. Essas grandes cobras não venenosas ou ligeiramente venenosas, ocorrem em habitats arenosos do leste dos Estados Unidos. Quando perturbados o nariz de porco opta por blefar para o predador - ele achata e expande o terço anterior do seu corpo e cabeça formando um capuz que o faz parecer maior. Depois se enrola numa forma exagerada de S e chia, ocasionalmente dando botes falsos ao provocador. Quando provocado mais, no entanto, ele abandona o blefe e começa a se contorcer violentamente e a defecar. Depois disso se vira de barriga para cima com a boca aberta e língua para fora. Se o predador perder o interesse no “cadáver” e for embora a cobra lentamente se ajeita e se vai.

O repertório completo de mecanismos antipredatórios ocorre nas jovens cobras nariz de porco e Gordon Burghardt e Harry Greene (1988) tem demonstrado que cobras

recém-nascidas são capazes de fazer exames sutis do grau de perigo exibido por um determinado predador. Os pesquisadores conduziram dois experimentos onde monitoravam a recuperação do fingimento de morte (isto é, sair rastejando) em jovens cobras sob diferentes condições. No experimento 1 a recuperação das cobras foi monitorada na presença ou ausência de uma coruja empalhada (*Otus asio*) montada num tripé a um metro da cobra com a barriga para cima. No experimento 2 a cobra se recuperava (1) na presença de um humano que fitava a cobra de uma distância de um metro, (2) na presença da mesma pessoa, no mesmo local mas com o olhar desviado e (3) numa condição controle onde nenhum humano era visível. Tanto a presença da coruja (experimento 1) quando o olhar direto do humano (experimento 2) resultaram em tempos mais longos de recuperação em relação às condições respectivas de controle (figura 13.20). Quando o humano desviava o olhar o tempo de recuperação era intermediário. Assim, jovens cobras são capazes de usar indicadores sutis para ajustar seu comportamento antipredatório.

VI. Anúncio da vigilância

Algumas presas parecem informar ao predador que foram vistas. A vantagem pode ser de desencorajar o predador que agora se confrontaria com uma presa alerta e vigilante. Predadores sorrateiros, por exemplo, podem abandonar a caça quando recebem o sinal de que foram detectados. Um salto de pernas esticadas, com todas as quatro patas no ar simultaneamente, é aparentemente feito por várias espécies de veados, corsas e antílopes como um sinal desse tipo. Essa exibição tem atraído a atenção de vários pesquisadores e a detecção do predador é uma das prováveis funções envolvidas no teste de previsões de diversas hipóteses. Pelo menos 11 hipóteses tem sido propostas para a função desse saltito (Caro 1986a, tabela 13.4). Mesmo não sendo mutuamente exclusivas, as hipóteses variam

da interpretação do saltito como um sinal dado pelo animal caçado ou para um predador ou um membro da própria espécie, até a interpretação de que o saltito não tem nenhum valor de sinal e é simplesmente uma forma de brincadeira e alternativamente uma forma de monitorar visualmente o caminho de fuga do predador. No primeiro esforço verdadeiro de distinguir entre as duas hipóteses Tim Caro (1986b) registrou a resposta de gazelas de Thomson (*Gazella thomsoni*) à ocorrência de predadores naturais, normalmente chitas (*Acinonyx jubatus*) no parque nacional do Serengeti na Tanzânia. Ele analisou o comportamento das presas, das chitas e o resultado das caçadas descobrindo que havia mais probabilidade das chitas abandonarem suas caçadas quando suas presas haviam saltitado do que quando não o faziam (tabela 13.5). Esses resultados, combinados com outros dados que refutam muitas das hipóteses remanescentes, sugerem que o saltito tipicamente funciona para informar ao predador que ele foi detectado. Duas outras funções do saltito foram sustentadas pelas observações de Caro. Primeiro, as mães podem saltitar para distrair o predador quando estão com crias, uma função parecida com a exibição da asa quebrada descrita para o maçarico. Segundo, os filhotes parecem saltitar para informar suas mães de que foram perturbados no esconderijo.

Um estudo mais recente sugere que o contexto do encontro entre a chita e a gazela e a idade da gazela não são os únicos fatores que influenciam a função do saltito. O tipo de predador é outra variável. Quando está sendo caçado por perseguição, ao invés de aproximação lenta, a gazela utiliza o saltito como um sinal honesto de sua capacidade de fuga do predador (FitzGibbon e Fanshawe 1988). Predadores que perseguem, como os cães selvagens africanos (*Lycaon pictus*) concentram suas perseguições nos indivíduos do grupo que saltitam mais lentamente e parecem utilizar a informação do saltito para selecionar sua presa. No estudo de FitzGibbon e Fanshawe a razão média de saltitos das gazelas perseguidas foi de 1.64 saltitos por segundo e o das gazelas não perseguidas foi de 1.86

saltitos por segundo. Sinalizando sua habilidade de fuga no início da caçada as gazelas mais energéticas ou velozes não precisam provar essa capacidade fugindo dos cães em perseguições longas, exaustivas e potencialmente perigosas. Se a função do saltito varia com a espécie de predador então não seria surpresa que estudos futuros revelassem que a função varia também com a espécie da presa. Finalmente, mesmo que freqüentemente realizado na presença de predadores, o saltito também ocorre durante confrontos intrespecíficos e só podemos adivinhar a sua função nessas circunstâncias.

VII. *Mecanismos de susto*

Às vezes até mesmo um segundo ou dois a mais é o tempo que o animal leva para fugir do que parece ser a morte certa. Em alguns casos, uma presa pode escapar se assustar o predador, atrasando-o por alguns instantes. Esses mecanismos de susto, chamados *exibições deimáticas* por Edmunds (1974), envolvem mudanças súbitas na aparência ou no comportamento que podem produzir confusão ou alarme no predador. A apresentação súbita de um estímulo visual (como um grande olho) ou auditivo (como um chiado, um grito ou um chocalho) pode assustar o predador de forma que ele se retire ou hesite o suficiente para que a presa fuja.

Muitos insetos fazem *exibições deimáticas* que envolvem a exposição súbita de cores ou padrões que estão ocultos quando estão em repouso. Mariposas do gênero *Catocala* são palatáveis para as aves predadoras e possuem asas anteriores crípticas que se assemelham à casca da árvore, encobrindo asas posteriores com elaborados padrões (aparentemente a palavra *catocala* é derivada das palavras gregas *kato* e *kalos*, que significam traseiro bonito, Sargent 1976). Quando a ocultação falha e as mariposas são perturbadas por um predador, subitamente exibem suas asas posteriores elaboradas. As asas

posteriores da *Catocala* servem para assustar? Debra Schlenoff (1985) investigou essa possibilidade examinando a resposta de gaios azuis (*Cyanocitta cristata*) mantidos em aviários a modelos das mariposas *Catocala*. Ela construiu mariposas artificiais de cartolina cinza, com corpos de pinhão (uma iguaria para os gaios) e adicionou asas bastante coloridas que apareciam quando o modelo era retirado do quadro pela ave (figura 13.22). Durante a fase de treinamento os gaios foram ensinados a capturar e a comer mariposas artificiais com asas posteriores uniformes. Durante a fase de teste do experimento foram apresentados aos gaios sete mariposas com asas posteriores cinza e um com asas posteriores coloridas (padrão *Catocala*) colocada randomicamente na seqüência. Quando os gaios pegavam as mariposas com o padrão de *Catocala* levantavam as crinas e davam um alarme, às vezes deixando cair o modelo e voando embora.

Estímulos auditivos também podem ser assustadores para os predadores. Algumas espécies de mariposas arctiideas estalam em resposta ao som ou ao toque. Normalmente essas mariposas tem gosto ruim e quando provocadas emitem um repelente do seu tórax. O estalido de perturbação dado pelas mariposas freqüentemente faz com que os morcegos abandonem uma perseguição predatória. Esses estalidos dados pelas mariposas são de fato dispositivos para assustar ou avisos de gosto ruim? Grandes morcegos marrons (*Eptesicus fuscus*) treinados a voar até uma plataforma onde às vezes recebiam uma minhoca como recompensa, se desviavam da plataforma quando os estalidos dos arctídeos foram apresentados (Bates e Fenton 1990). Morcegos individuais, no entanto, se habituavam rapidamente aos filhotes e logo não respondiam mais ao som evitando a plataforma. Num segundo experimento quando os estalidos apresentados foram emparelhados com minhocas injetadas com sulfato de quinino, os morcegos rapidamente aprenderam a associar os estalidos com o gosto ruim da minhocas. Assim, no caso dos morcegos e das mariposas arctíideas, os estalidos podem tanto servir como dispositivos de aviso quanto de susto,

dependendo da experiência do predador - morcegos inexperientes se assustam com os estalidos mas os morcegos experientes reconhecem os estalidos como avisos de presas de gosto ruim.

VIII. A intimidação e o revide

As presas podem possuir muitas formas de comunicar “eu sou formidável” para o predador. Presumivelmente, quando um predador encontra uma presa grande, ameaçadora e bem armada, continuará sua busca por uma refeição menos desafiadora.

A. A ACENTUAÇÃO DO TAMANHO CORPORAL E A EXIBIÇÃO DE ARMAS

Ao lidar com predadores em potencial alguns animais empregam o princípio da maximização do tamanho. O gato arqueia as costas e eriça o pêlo na presença de um cão. Alguns sapos e peixes se inflam quando perturbados. Em cada caso o animal aumenta de tamanho parecendo mais perigoso, ou impossível de ser engolido, como nos dois exemplos dados. Várias exibições ou intimidações pelo aumento do tamanho são mostradas na figura 13.23 mas a maximização da ameaça não precisa sempre ser visual. Chamados altos, chiados e grunhidos emitidos por presas podem fazer com que o predador procure sua refeição em outro local.

Algumas vezes os olhos podem ser ameaçadores. Várias espécies de animais tem utilizado a relação entre os olhos e a ameaça, desenvolvendo manchas que se parecem com olhos para repelir os predadores. Esses olhos normalmente parecem grandes, arregalados e fitam diretamente o oponente, enquanto na verdade são apenas manchas nas asas de inofensivos insetos ou nas costas de um sapo (figura 13.24). Lembre-se que esses “olhos”

também podem funcionar para assustar o predador ou desviar seu ataque. Finalmente, alguns animais exibem suas armas quando confrontam um predador. Ungulados freqüentemente exibem seus chifres para o predador e cavam o chão, talvez para chamar a atenção para seus cascos. Ouriços eriçam seus espinhos e os gatos mostram seus dentes. Todas essas posturas provavelmente são para intimidar o predador.

B. REPELENTES QUÍMICOS

Uma grande variedade de insetos pode disparar químicas nocivas quando capturados. Algumas dessas substâncias são toxinas poderosas ou irritantes e, em algumas espécies, podem ser disparadas com precisão em várias direções. O besouro assassino (*Platymetis rhadamantus*) reage às perturbações cuspiendo grandes quantidades de fluido na direção do atacante. A saliva é rica em enzimas e provoca dor local intensa quando entra em contato com as membranas do nariz ou dos olhos.

Outros mestres da guerra química são os besouros bombardeiros, que detém predadores emitindo um jato defensivo que contém substâncias armazenadas em duas glândulas que se abrem na base do abdômen (Dean e col. 1990, Eisner 1958). Como a ponta do abdômen age como um cano flexível o esguicho pode ser apontado para várias direções (figura 13.25). Os reagentes químicos das duas glândulas se misturam antes de serem descartados, produzindo um súbito aumento na temperatura da mistura. O esguicho quente é ejetado, acompanhado de estalos audíveis, em pulsos rápidos. O efeito tem sido comparado ao da bomba alemã V-1 da segunda guerra mundial (Dean e col. 1990).

Detentores químicos não se limitam apenas aos artrópodes, como qualquer pessoa cujo cão tenha tido o azar de mexer com uma jaritataca já sabe. Mesmo que a resposta defensiva do calango de chifres (*Phrynosoma cornutum*) seja menos conhecida que a da

jaritataca, não é menos espetacular. Quando perturbado esse pequeno lagarto coberto de espinhos pode cuspir um jato de sangue ejetado dos olhos no seu atacante (Lambert e Ferguson 1985). Na virada do século Charles Holder (1901) examinou esse comportamento e sugeriu, com base em testes onde um fox terrier se passava por predador, que o sangue ejetado continha substâncias nocivas. Aparentemente o contato entre o sangue ejetado e a membrana nasal do cachorro era particularmente irritante e era necessário apenas um encontro para produzir “um profundo arrependimento” no atormentador do lagarto. Se esse sangue realmente contém componentes nocivos e, se contém, quais são, ainda está por ser determinado.

IX. Defesa grupal

Até agora temos quase que exclusivamente focado as estratégias empregadas por indivíduos para evitar serem comidos. Alguns animais, no entanto, são sociais e a participação num grupo torna uma série de táticas antipredatórias possíveis. Geralmente os predadores são menos bem sucedidos quando caçam presas em grupo ao invés de solitárias devido a uma habilidade superior dos grupos detectarem, confundirem e repelirem os predadores. Além disso, um indivíduo dentro do grupo tem uma probabilidade menor de ser selecionado durante um ataque por parte de um predador. Agora consideraremos alguns exemplos de como os animais sociais lidam com predadores. Tenham em mente que a vida em grupo tem muitas vantagens, incluindo aquelas totalmente não relacionadas à proteção contra predadores (ver o capítulo 16).

A. SINAIS DE ALARME

Quando um predador se aproxima de um grupo de presas um ou mais indivíduos dentro dessa aglomeração podem dar o sinal que alerta outros membros do grupo para presença do predador. Sinais de alarme podem ser visuais, auditivos ou químicos (ver o capítulo 17 para uma discussão geral dos meios de comunicação de alarmes) e freqüentemente servem para solicitar apoio no confronto a um atacante ou inspirar uma retirada para um local seguro. Em alguns casos o alarme pode ajudar o sinalizador ou seus parentes, em outros casos o alarme parece beneficiar todos aqueles expostos ao sinal, permitindo que os membros do grupo escapem de forma coordenada. A vantagem seletiva de dar o alarme é tratada no capítulo 19. Aqui discutiremos os sistemas de alarme químico de alguns peixes e anfíbios.

Algumas espécies de peixes exibem respostas de fuga para estímulos químicos de coespecíficos feridos. Por exemplo, se a pele de um vairão (peixe fluvial) for ferido uma substância alarmante, chamada “Schreckstoff”, é liberada das células da pele. Membros da espécie que cheiram a substância respondem com movimentos rápidos seguidos de ocultação e atividade reduzida. Mesmo que antes se pensasse que isso era peculiar dos vairões e seus parentes, um sistema análogo de alarme tem sido relatado para outros grupos de peixes, incluindo os gobies e percas (Smith 1982, 1989). Na maioria dos casos a resposta de alarme é exibida por peixes que formam cardumes.

Mesmo que a presumida função da liberação de Schreckstoff seja de alertar outros peixes do cardume sobre o perigo de um ataque, existe pouca evidencia experimental de sua efetividade como mecanismo antipredatório. Tais evidencias estão no entanto disponíveis para as substâncias de alarme produzidas por girinos feridos (*Bufo boreas*).

Indivíduos dessa espécie vivem em lagos e lagoas no oeste da América do Norte, onde os girinos formam densas agregações. Diana Hews (1988) documentou a resposta dos girinos à liberação da substância alarme e depois testou se os girinos alertados pela substância sobreviviam mais do que os que não foram expostos. Dois predadores naturais dos girinos foram usados, as baratas d'água gigantes (*Lethocerus americanus*) e larvas de libélulas (*Aeshna umbrosa*). Quando testados em aquários os girinos aumentavam sua atividade e evitavam o lado do tanque que continha a barata d'água comendo um girino (num recipiente visualmente isolado mas conectado). Os girinos não aumentavam sua atividade ou evitavam o lado do tanque com o predador quando a barata d'água se alimentava de um girino de outra espécie. É importante notar que os girinos alertados pela substância alarme da espécie estavam menos vulneráveis à predação. As larvas de libélulas faziam menos capturas por teste nos tanques onde os girinos foram expostos ao extrato contendo a substância alarme do que nos tanques contendo girinos expostos à substância controle (água, figura 13.26). Além de alertar os membros da espécie a substância alarme de *B. boreas* pode funcionar diretamente na detenção de predadores. Muitos sapos adultos e larvais tem gosto ruim para os predadores por causa das toxinas na sua pele, e essas bufotoxinas provavelmente são componentes da substância alarme. Novamente, um dado mecanismo de defesa pode ter mais de uma função.

B. DETECÇÃO APRIMORADA

A detecção precoce de um predador pode frequentemente representar a fuga da presa. Nesse caso, grupos tipicamente são superiores a animais solitários na sua habilidade de detecção destes. O aumento do número de membros de um grupo (e no número de olhos, ouvidos, narizes etc.) frequentemente resulta no aumento da imediatividade pela

qual predadores que se aproximam são detectados. Mais ainda, como resultado de vigilância acentuada associada aos grupos, um dado membro do grupo pode passar mais tempo forrageando e menos tempo vigiando.

Os benefícios do aumento da habilidade de detectar predadores pode ocorrer para os membros de um grupo composto da mesma espécie ou de espécies diferentes. Os gaios da Flórida (*Aphelocoma coerulescens*) formam grupos da mesma espécie que normalmente são compostos de dois a oito membros de uma família. Como essas aves vivem em grupos pequenos e permanentes de composição estável (ver o capítulo 19 para uma discussão da reprodução comunitária e ajuda no ninho pelos gaios da Flórida) é possível para esses indivíduos coordenar sua vigilância num sistema altamente estruturado de sentinela (McGowan e Woolfenden 1989). Tipicamente, apenas um membro da família se coloca num poleiro exposto e continuamente monitora o ambiente em busca de predadores. Se um predador for localizado o sentinela dá o alarme e os membros da família respondem atacando o predador terrestre ou fogem monitorando os movimentos de um atacante aéreo. Trocas periódicas entre os membros da família ocorrem para poupar os sentinelas. Esse sistema de sentinelas também tem sido relatado em mamíferos como o mangusto anão *Helogale undulata rufula*, (Rasa 1986) e *Suricata suricata* (Moran 1984), duas espécies que vivem em grupos sociais com uma base familiar.

O benefício da vigilância aprimorada se aplica a membros de grupos mistos na condição de ambas espécies estarem vigilantes pelo mesmo tipo de predador e que sejam capazes de comunicar a detecção do predador. Adicionalmente, alguns membros de grupos heterespecíficos se beneficiam se os predadores exibirem uma preferência por indivíduos da outra espécie no grupo. Por exemplo, as gazelas de Thomson (*Gazella thomsoni*), uma espécie familiar pela nossa discussão do saltitar, e as gazelas de Grant (*G. granti*) freqüentemente formam grupos mistos no parque nacional do Serengeti, na Tanzânia

(FitzGibbon 1990). Quando comparadas às gazelas que ficaram em grupos pequenos de coespecíficos, as gazelas de Thomson que se juntaram às gazelas de Grant para formar um bando maior, eram menos vulneráveis às chitas. As gazelas de Grant, por outro lado, se beneficiavam da associação devido a uma preferência das chitas pelas gazelas de Thomson.

C. EFEITO DILUIÇÃO

Indivíduos dentro do grupo estão mais seguros não só por causa da sua acentuada habilidade de detectar predadores mas também porque cada indivíduo tem uma chance menor de se tornar a próxima vítima. Essa vantagem, o efeito diluição, opera se o predador encontra indivíduos solitários ou em pequenos grupos com a mesma frequência com que encontra grandes grupos e se houver um limite para o número de presas mortas a cada encontro. À medida que o tamanho do grupo aumenta o efeito diluição se torna mais eficiente e a vigilância aprimorada parece trazer menos benefícios (Dehn 1990).

Mesmo que essa noção de segurança nos números seja intuitivamente interessante, em alguns casos os predadores se congregam em área onde há abundância de presas. Como resultado dessa aglomeração de predadores algumas presas agrupadas podem de fato sofrer mais predação. Num exame do equilíbrio entre as forças do efeito diluição e a aglomeração de predadores, Turchin e Kareiva (1989) estudaram o agrupamento nos pulgões (*Aphis varians*). Esses pequenos insetos formam densas aglomerações nas eflorescências do capim-fogo e aqui são predados pelas joaninhas, tipicamente *Hippodamia convergens*. Num experimento os pesquisadores quantificaram as razões de crescimento per capita (uma medida de sobrevivência individual) dos pulgões que viviam isolados e dos que viviam em colônias com mais de 1000 indivíduos e encontraram que os pulgões se beneficiavam da formação de grupos. No entanto, o agrupamento só era vantajoso na presença de

predadores; quando as joaninhas foram eliminadas do capim-fogo a sobrevivência individual dos pulgões não aumentou com o tamanho da colônia.

A próxima pergunta então é como as joaninhas respondem ao agrupamento de suas presas. Turchin e Kareiva descobriram que as joaninhas exibiram uma forte resposta de agregação: mais de quatro vezes mais joaninhas eram encontradas nas colônias de pulgões com mais de 1000 indivíduos quando comparadas às colônias pequenas e médias (figura 13.27). Além de se aglomerarem em grandes colônias as joaninhas também aumentaram sua razão de alimentação à medida que a densidade de pulgões aumentava. Em média os pulgões consumiam 0.9 pulgões por 10 minutos em colônias com 10 indivíduos, comparado com 2.4 pulgões por 10 minutos em colônias com mais de 1000 indivíduos. Assim, o tamanho do grupo nos pulgões parece afetar a razão de crescimento per capita da colônia de pulgões, o número de predadores atraídos para a colônia e a razão de alimentação pelos predadores. Dados todos esses fatores, o agrupamento reduz o risco de predação nos pulgões? Aparentemente sim. Quando os pesquisadores calcularam o risco instantâneo de predação de um pulgão num período de 10 minutos observaram valores de 0.05 para colônias de 10 e 0.008 para colônias de 1000 ou mais. Assim, no sistema pulgão-joaninha o efeito diluição ainda ocorre, apesar da forte tendência dos predadores de aglomerarem nas grandes colônias de presas. No entanto, Turchin e Kareiva apontam rapidamente que os predadores não são os únicos inimigos dos pulgões. Parasitóides e Patógenos podem aumentar rapidamente em grandes grupos de pulgões, podendo afetar profundamente a mortalidade, talvez eliminando as vantagens antipredatórias do efeito diluição.

D. BANDO EGOÍSTA

Na maioria dos grupos, como vimos com a borboleta monarca, animais localizados no centro parecem estar mais seguros do que os nas bordas. Obtendo a posição central os animais podem diminuir as chances de serem atacados e aumentar a probabilidade de que um de seus colegas mais periféricos seja comido ao invés dele. Esse mecanismo antipredatório, frequentemente chamado de “bando egoísta” (Hamilton 1971), enfatiza que mesmo que um grupo pareça consistir de membros que coordenam seus esforços de fuga, cada um tenta colocar o maior número possível de outros indivíduos entre si e o predador. Pode-se perguntar: os locais centrais do grupo são melhores? A resposta é não. De fato, um estudo das vantagens antipredatórias de nadar em cardumes sugere que o centro às vezes é o lugar mais perigoso. Quando surge uma perca marinha predadora (*Centropristis striata*), os aterinos (*Menidia menidia*) no centro do cardume sofrem a maior parte dos ataques (Parrish 1989). Ao invés de atacarem as bordas as percas nadam rumo ao centro do cardume, dividem o cardume em dois grupos e depois atacam a parte posterior de um deles, onde agora se encontram os indivíduos que estavam no centro do grupo grande. A segurança relativa de uma posição dentro do grupo depende do método de ataque do predador. Como cardumes sem dúvida lidam com vários tipos de predadores, cada um potencialmente usando uma estratégia diferente de ataque, a vantagem relativa da periferia e do centro pode mudar. Além disso, fatores como a eficiência do forrageio (os da frente vêem o alimento primeiro) e a energética da locomoção (os peixes da frente enfrentam a maior resistência da água) provavelmente também influenciam as posições ótimas dentro do cardume.

E. EFEITO CONFUSÃO

Predadores que dirigem seu ataque para um único animal dentro do grupo hesitam ou se confundem quando se deparam com várias refeições em potencial ao mesmo tempo. Não importando a brevidade, qualquer atraso no ataque voltará a favor da presa. O chamado “efeito confusão” foi primeiro descrito por Robert Miller (1922) para bandos de pequenos pássaros na presença de gaviões. Ele notou que ao detectar um gavião que se aproxima, indivíduos do bando permaneciam imóveis na folhagem e todos produziam uma nota aguda e tremula, chamada de “coro da confusão”. O chamado era difícil de ser localizado e Miller pensou que talvez funcionasse para distrair a atenção sobre qualquer indivíduo em particular do grupo. Aparentemente os gaviões tinham dificuldades na seleção de vítimas e eram menos bem sucedidos nos ataques sobre esses grupos do que sobre indivíduos solitários. Miller descreveu o dilema do gavião enfrentando um bando de presas com as seguintes palavras, “... quanto mais a atenção for dividida, maior a possibilidade de falha”.

Pensa-se que o efeito confusão é uma das vantagens antipredatórias primárias dos cardumes de peixes. Neill e Cullen (1974) examinou o efeito do tamanho dos cardumes no sucesso de caça de dois predadores cefalópodes (lulas, *Loligo vulgaris* e sepias, *Sepia officinalis*) e dois peixes predadores (picas, *Esox lucius* e percas, *Perca fluviatilis*). Enquanto as lulas, as sepias e as picas caçam por emboscada, as percas tipicamente perseguem suas vítimas. Na maioria dos casos os predadores foram testados com peixes das espécies que seriam suas presas naturais, em cardumes de 1, 6 e 20 indivíduos. Para os quatro predadores o sucesso de ataque por encontro diminuiu com o aumento do tamanho do cardume (figura 13.28). Para os três predadores que emboscam o aumento do tamanho do cardume de presas pareceu provocar hesitação e comportamentos característicos de

situações de conflito (como a alternância entre aproximação e afastamento). As percas, por outro lado, mudavam de alvo mais freqüentemente à medida que o tamanho do cardume aumentava e, a cada mudança, voltava para um estágio anterior da seqüência de caça. Sob condições naturais os predadores de peixes podem ter sucesso na caça restringindo seus ataques aos indivíduos que se afastaram do cardume ou que tenham aparência conspícua. Em ambos os casos o predador concentra no alvo incomum. Em algumas espécies de presa os indivíduos nos cardumes parecem se segregar por tamanho para que sejam menos conspícuos para os predadores (Theodorakis 1989).

F. ATAQUE GRUPAL (“MOBBING”)

Algumas vezes as presas atacam os predadores. A abordagem e a provocação do inimigo é chamado de “mobbing” e essa estratégia antipredatória tipicamente envolve exibições visuais e vocais, bem como mudanças freqüentes na posição que terminam em mergulhos, perseguições e ataques diretos ao predador. O ataque grupal geralmente é iniciado por um único indivíduo e então os outros membros da espécie, ou de outras espécies se juntam ao ataque. Quando estão perseguindo um predador os atacantes parecem ter mais chances de serem predados do que os que não estão atacando. No entanto, existe alguma discórdia quando à idéia do ataque grupal levar a um risco de morte para os participantes (Curio e Regelmann 1986; Hennessy 1986). As possíveis antipredatórias do ataque grupal incluem, mas não se limitam, a (1) confundir o predador, (2) desencorajar o predador por provocações ou o anúncio de que este foi detectado logo no início da seqüência de caça, (3) alerta do perigo aos demais, particularmente aos parentes e, (4) fornecer uma oportunidade aos outros, parentes em especial, para que aprendam a reconhecer e temer o objeto que está sendo atacado (Curio 1978). A maioria das evidências

sugere que o ataque grupal não é um ato realizado por um grupo cooperativo de indivíduos que tenta proteger o grupo como um todo, mas um ato egoísta de um indivíduo tentando proteger apenas aqueles que o beneficiarão diretamente (isto é, a si mesmos e seus parceiros, filhotes e parentes; Shields 1984, Tamura 1989).

X. *Sumário*

Mecanismos antipredatórios podem ser classificados como primários, secundários e aqueles característicos de grupos de presas. Defesas primárias operam na presença ou não do predador, servindo para diminuir a probabilidade de encontro com um predador em potencial. Uma presa pode não ser detectada se se misturar com o fundo (ocultação) ou se ocorrer numa grande variedade de cores (coloração diversificada). Alternativamente, as presas podem ser detectadas pelos predadores e serem reconhecidas como incomestíveis (coloração de alerta) ou não serem reconhecidas como uma refeição saborosa (mimetismo Batesiano). Mesmo que muitas defesas primárias envolvam cores e padrões, o comportamento de uma presa animal é crítico para o sucesso desses mecanismos.

As defesas secundárias operam durante o encontro com o predador e funcionam para aumentar as chances do animal sobreviver ao confronto. Dentre as muitas opções disponíveis um indivíduo poderá desviar a atenção do predador, informar o predador de que ele foi detectado logo no início da caçada, fazer o predador hesitar ou virar a mesa e lutar.

A participação em um grupo torna disponível um número de dispositivos protetores que freqüentemente combinam mecanismos primários e secundários de defesa. Geralmente os predadores experienciam um sucesso menor quando caçam presas grupo ao invés de presas solitárias devido à habilidade superior dos grupos de detectar, confundir e

desencorajar os predadores. Além disso, durante um dado ataque por parte dos predadores, um indivíduo dentro de um grande grupo tem uma probabilidade menor de ser selecionado pelo predador (efeito diluição) e pode usar outros membros do grupo como escudos entre si e o inimigo (bando egoísta).

Mesmo que por conveniência tenhamos discutido o comportamento antipredatório como vários mecanismos defensivos distintos, nossa intenção não é de sugerir que um indivíduo ou espécie seja caracterizado por uma única estratégia de proteção. De fato, a maioria dos animais se deparam com um grande número de potenciais predadores, que utilizam uma variação de métodos de captura e detecção de presas, então é crucial que haja uma variedade de táticas de defesa e enganadoras. O uso de qualquer dispositivo em particular provavelmente reflete o risco relativo e a demanda energética do confronto presa-predador, e quase nenhuma defesa funciona o tempo todo. Finalmente, o comportamento e os padrões de cores dos animais devem ser interpretados no contexto de várias forças seletivas; afinal, os animais não só tem que evitar serem comidos mas também devem comer e ser reproduzir.