

DEFESA EM VERTEBRADOS: TÁTICAS DEFENSIVAS PRIMÁRIAS E SECUNDÁRIAS

O estudo do comportamento defensivo em vertebrados é um tema encantador, porém repleto de especulações e carência de estudos experimentais, testando as hipóteses levantadas em campo. Por exemplo, quando observamos uma espécie com colorido contrastante (como sapos amarelos, cobras vermelhas, ou mamíferos preto e brancos), tendemos a dizer: estes são aposemáticos. No entanto, aposematismo implica em sinalização ao predador de alguma forma de perigo (como risco de mordidas, impalatabilidade, ou presença de veneno). Para saber se as cores realmente estão sinalizando algo necessitamos de experimentos ou observações naturalísticas, que não existem na maioria dos casos. Assim, existe muita discussão se aposematismo realmente existe para muitas espécies. Foi neste contexto, que diversos pesquisadores (eu inclusive em minha tese de doutorado) tentam organizar o conhecimento sobre os comportamentos defensivos, para que possamos melhor compreendê-los.

Resulta que na literatura existem muitas formas de classificar os comportamentos defensivos dos animais. Uma das formas é dividi-las entre **primárias** e **secundárias**. O primeiro autor a sugerir algo nesta linha foi **Robinson (1969)**, mas o conceito foi amplamente difundido e melhorado por **Malcolm Edmunds (1974)**. Sendo que as **primárias** são aquelas que independem da presença do possível predador e **secundárias** aquelas desencadeadas na presença de um possível predador (isto é, implica no reconhecimento do predador pela presa). Entretanto, assim como outras tentativas de divisão dos comportamentos defensivos, veremos que esta separação nem sempre é válida ou facilmente reconhecível. Por exemplo, um anuro está parado em uma trilha. Quando uma serpente se aproxima ele continua parado. Sabe-se que **permanecer imóvel** é um comportamento (dos mais eficazes) que pode ser desencadeado na presença de um predador. Mas, neste caso, o anuro 'decidiu' ficar parado (defesa secundária), ou apenas não reconheceu a serpente e continua imóvel (como uma defesa primária, visto que muitos animais camuflados ficam imóveis mesmo na ausência de um predador, como uma estratégia para evitar a localização; vide curiangos e urutais)?

Outra forma de sistematizar os comportamentos defensivos, a qual considero melhor subdividida (podendo gerar mais hipóteses evolutivas), seria separando-os de acordo com a fase de predação que ele evita (**Endler 1991**). As fases da predação seriam: **localização, identificação, aproximação, subjugação, ingestão, digestão** (esta última não citada por Endler, mas que ainda pode ser evitada). Existem comportamentos específicos para cada fase, ou alguns que funcionam em mais de uma fase. Nesse caso as defesas primárias evitam a localização (primariamente) ou identificação, ao passo que as secundárias residem nas demais fases da predação.

De 100% dos predadores que localizam suas presas, **apenas 1%** chegarão a digerir-las. Mas, evitar 100% de predação seria prejudicial ao equilíbrio dos ecossistemas; além disso, existe um controle entre predadores e presas ao longo do tempo, como demonstrara **Lotka (1925)** e **Volterra (1926)** publicando equações diferenciais sobre o balanço entre lobos e coelhos.

DEFESA EM VERTEBRADOS: TÁTICAS DEFENSIVAS PRIMÁRIAS E SECUNDÁRIAS

Antes de prosseguir, vale a pena esclarecer alguns termos sobre colorações:

- **Mimetismo**
 - Camuflagem
 - Eucrípse* (plano de fundo / visível e não-visível)
 - Mimese* (objeto do fundo / críptica [folha: homocromia, homomorfia, homocinese] ou fanérica [títica])
 - Homotipia
 - Concreta* (Batesiano, Broweriano)
 - Abstrata* (modelo definido, modelo indefinido)
 - Não enganosa* (Mülleriano e Aritimético)
- Coloração deceptiva (comportamental – flash color / deimático, polimorfismo, polifenismo)
- Aposematismo (pode estar presente nos outros tipos)

Muitos desses exemplos são casos de defesas primárias.

Defesas primárias

Evitam Detecção e Identificação

Peixes

Raias que se enterram na areia, assim como serpentes no deserto (mas nestes casos poderiam ser táticas de predação). Um animal que realmente se confunde com o tipo de substrato seria o **linguado**. Que inclusive é capaz de mudar sua coloração para se igualar à do fundo. Os **peixes-sapo** são também incríveis quanto a sua similaridade com recifes de coral. Neste caso é uma estratégia tanto defensiva, como predatória. **Cavalos marinhos** também podem ser extremamente camuflados, se assemelhando com algas ou corais. Por fim, vale destacar que muitas fases jovens e alevinos de peixes são **transparentes**. Um caso marcante são as fases juvenis de **moreias**, quase completamente translúcidas. A transparência também é considerada uma forma de defesa primária.

Thaumoctopus mimicus imita serpentes, peixe-escorpião, linguados. Mas, existe um pequeno peixe que é seu mímico. ***Stalix aff. histrio*** que o usa para migrar entre recifes.

Coloração vermelha em peixes? Aposemático ou críptico?

Anfíbios

Geralmente vivem no substrato da mesma cor. Isto é, sapos marrons vivem sobre a terra ou folhas secas, sapos cor de pedra ou musgo vivem em ambientes com pedras e musgos, ao passo que pererecas verdes vivem sobre as folhas verdes. Assim, a pressão seletiva dos predadores influenciou fortemente a coloração desse grupo, que é base de muitas redes tróficas terrestres. Por outro lado, algumas espécies polimórficas mostram seleção de fundo (neste caso é o sapo *Pseudacris regilla* que escolhe o fundo).

DEFESA EM VERTEBRADOS: TÁTICAS DEFENSIVAS PRIMÁRIAS E SECUNDÁRIAS

Como um dos seus principais predadores são serpentes, muitas espécies possuem defesa no infravermelho também.

Aposematismo – mimetismo batesiano, mulleriano, aritmético.

Polimorfismo em espécies camufladas (como *Ischnocnema*) ou aposemáticas (como *Adelphobates galactonotus* ou *Oophaga pumilio*)

Polifenismo em *Hypsiboas prasinus*

Répteis

Lagartos e lagartixa folha, casca-de-árvore, Serpentes musgo e folhas (discutir sobre aposematismo em jararacas). Tanto é que muitas lagartas e casulos (crisálidas) de mariposas são miméticos a rostros de viperídeos;

Camuflada e aposemática ao mesmo tempo? *Xenodon dorbignyi*.

No mar: serpente marinha é preto e branco.

Padrão coral pode ser disruptivo?

Padrão coral, como mímico de planárias, lagartas de geometridae, ou diplopoda?

Lagartos (*Diploglossus*) mímicos de diplopoda? Homotipia concreta.

Matá-matá

Linhas vertebrais para defesa em lagartos. E nas serpentes?

Aves

Hábitos crípticos, ninhos escondidos, de difícil acesso, entradas falsas.

Filhotes camuflados.

Em ninhos de aves marinhas, os pais retiram cascas de ovos quebrados

Urutau (mãe-da-lua); muitos ninhegos e ovos são camuflados.

Polifenismo em **perdiz e corujas-do-ártico**

Mamíferos

Por muito tempo os pelos da Équidna foram relacionados a defesa secundária, e dos porcos espinhos também. Mas ambos podem também servir de camuflagem em seus ambientes. Inclusive o Porco espinho pode ser aposemático quando eriça os pelos.

Hábitos secretivos

Polifenismo em **raposas e lebres**

DEFESA EM VERTEBRADOS: TÁTICAS DEFENSIVAS PRIMÁRIAS E SECUNDÁRIAS

Defesas secundárias

Evitam todas as fases da predação.

Peixes

Morder

Abrir a boca – moreias; nem sempre abrir a boca pode ser um display

Chelidonichthys spinosus (peixe-borboleta) – parece um peixe-voador

Veneno – escorpião, raias, peixe-sapo

Baiacu infla

Muco de lampreia

Eletrogenese... poraquê e raias..

Anfíbios

Ficar imóvel

Camuflagem química. Sapo que cheira folha.

Mimese críptica – *Phasmahyla* – Phasmatoda!

Existe também o conceito de camuflagem acústica. Quando anuros param de produzir som na presença de um morcego.

Camuflado e aposemático? *Melanophryniscus*.

Mostram glândulas e comportamento deimático

Fuga: planar, rolar (salamandras e sapos)

Regeneração de cauda em girinos.

Plasticidade fenotípica de girinos. Com libélula nadadeiras mais altas, com peixes, mas baixas.

Virar o corpo na direção do predador. Predador come tudo menos glândulas – arms-race – *Xenodon merremi* x bufo.

DEFESA EM VERTEBRADOS: TÁTICAS DEFENSIVAS PRIMÁRIAS E SECUNDÁRIAS

Estratégias

1. Imobilidade ou manter-se imóvel
2. Abaixar-se
3. Tanatose ou fingir-se de morto
4. Encolher-se
5. Contrair queixo
6. Fragmose
7. Inflar o corpo
8. Elevar o corpo
 - a. Com as pernas esticadas verticalmente
 - b. Com as pernas esticadas lateralmente
9. Inclinar o corpo
10. Manter as pernas estiradas
11. Dobrar a cabeça para cima
12. Proteger o olho
13. Reflexo de *Bombina* ou sapo-de-barriga-de-fogo
14. Entrelaçar as pernas
15. Virar bruscamente com dorso para baixo
16. Esconder-se
17. Escavar
18. Evadir-se ativamente ou fugir
19. Descarga cloacal
 - a. Líquida
 - b. Sólida (Defecar)
20. Arremeter e perseguir
21. Golpear com a cabeça
22. Morder
23. Abrir a boca amplamente
 - a. Uma única vez
 - b. Repetidamente
24. Por a língua para fora da boca
25. Lutar
26. Agredir com espinho
 - a. Perfurar com espinho
 - b. Arranhar com espinho
 - c. Afligir com espinho
27. Agredir com a falange
28. Regurgitar
29. Vocalizar defensivamente
 - a. Grito de agonia
 - b. Grito de advertência
 - c. Grito de alarme
30. Produzir secreções
 - a. Odorífera
 - b. Adesiva
 - c. Nociva
 - d. Escorregadia
- 31 Esguichar veneno

Convergência Mantella e Dendrobates

Ontogenia em *Melanoprhyniscus*. – veneno do melano encontrado nos órgãos internos!

Répteis

Tanatose em cobra (**Contia**) pode ser mimetismo batesiano com piolhos de cobra;

DEFESA EM VERTEBRADOS: TÁTICAS DEFENSIVAS PRIMÁRIAS E SECUNDÁRIAS

Lagartos (***Coleodactylus brachystoma***) que levantam a cauda para imitar escorpiões.

Fuga: correr sobre água, planar (lagartos e serpentes), quando iniciar a fuga (temperatura do corpo = regressão negativa)

Autotomia caudal: lagartos e amphisbaena

Engodo caudal: amphisbaena

Regeneração de patas em lagartixas (Gekkonidae)

Casco – tartarugas (box-turtle) / casco mole também é defesa! / plastrao reduzido (tarta mordedora) também é defesa.

Tomodon dorsatus (cabeça triangular e pupilas verticais)

Abrir a boca (lagartos, em especial aqueles com bocas coloridas ou com pregas de pele como o ***Chlamydosaurus***)

Morder- tarta mordedora

Tanatose em serpentes.

Display da naja (com ocelos no capelo, assim como peixes (Tucunaré), raias, anfíbios (*Edalorhina*), aves (pavãozinho-do-pará *Eurypyga*), (no pavão não é defesa), tartarugas (*Sacalia - tartaruga-4-olhos*), ou até mesmo as orelhas dos lince por traz.

Descarga cloacal em serpentes.

Hissing snake (***Pituophis***) e jiboia

Som da cascavel / bote falso

Esguichar sangue

Veneno... monstro de gila e komodo

Sequestro de veneno por cobras

Aves

Abrir a boca – urutau e na maria-leque – também em conjunto com o leque.

As corujas-buraqueiras (*Athene*) também o fazem, em conjunto com abrir as asas.

Esporões (quero-quero), vocalizações de advertência

O ataque dos quero-quero só é observado no período reprodutivo.

Vômito em urubu

Toxina em *Pitohui* – besouros tóxicos

DEFESA EM VERTEBRADOS: TÁTICAS DEFENSIVAS PRIMÁRIAS E SECUNDÁRIAS

Palatabilidade x vulnerabilidade = testes mostram que quanto mais vulnerável (menor) e menos tóxica: mais camuflado é o bicho, por outro lado, quanto mais tóxico e mais vulnerável, mais colorido é o bicho.

O **casuar** pode matar um homem com sua estratégia de defesa, dar um coice com uma garra afiada que corta e puxa pra fora as vísceras. *"The inner or second of the three toes is fitted with a long, straight, murderous nail which can sever an arm or eviscerate an abdomen with ease. There are many records of natives being killed by this bird"*

Mamíferos

Tatu e Pangolin: Enrodilhar-se e proteger-se com carapaça; somente animais intermediários tem armadura. 1) Espécies com casco (carapaça) tem taxa metabólica mais baixa que os sem carapaça. 2) pequenos = biscoite, grandes = predador.

Salto da gazela...

Sinalização com os dentes (marsupiais, felinos, carnídeos) e olhar para o predador.

Abrir os braços do tamanduá!

Playing-possum

Glândulas de mal odor em gambás e camgambás

Na presença de aves, o esquilo emite ultrassom (grito de alarme) quando a ave está longe (ultrassom propaga por distancias mais curtas), mas é menos percebido pelos colegas e quando a ave está perto emite na frequência audível, que tanto aves como os parentes escutam mais claramente.

Veneno em ornitorrinco e musaranhos.

Toxina nos cotovelos do Lóris-lento

Espinhos do porco

Espinho+veneno do Hedgehog

Outros pontos

Ontogenia (*Melanophryniscus*)

Escalonamento (*imóvel-fuga-inflar o corpo-gritar-espetar-morder*)

Sinergia (abrir a boca e ter a boca colorida)

Evolução / convergências (cardume de peixes e girinos; zebras) – relação entre comportamentos (embolar e esconder a cabeça em serpentes)

Defesa em grupo (búfalo e suricates)

DEFESA EM VERTEBRADOS: TÁTICAS DEFENSIVAS PRIMÁRIAS E SECUNDÁRIAS

Coevolução (desovas de girinos e cobras) resistência das cobras maior em áreas naturais de ocorrência de salamandras tóxicas

A *Xenodon merremii* vira o sapo de barriga pra baixo pra ela não espremer o veneno do bufo contra o palato, no céu da boca! Impressionante.

Efeito de invasoras: *Rhinella marina* – tóxica. Cobras grandes comem tanto veneno que chega a ser letal. Sobrevivem as que tem boca pequena e que não conseguem comer um sapo tão grande...

Efeito do tamanho: pequenos não tem muitas defesas, médias tem mais... espetar, grito de agonia, etc...

Teoria do forrageio ótimo e defesa: o tempo de procura e tempo de manuseio são fatores que influenciam na dieta ótima dos animais, assim, os comportamentos de defesa podem atuar desbalanceando estes tempos, fazendo com que o predador desista nesta ou numa próxima tentativa.

Comportamentos evoluem na presença de predadores, mas inércia evolutiva existe. Então a presa pode exibir um comportamento ineficaz a qualquer predador de sua área. Assim como a chegada de um novo predador, pode induzir a novos comportamentos (já em seu arsenal ancestral?);

Predadores especializados – borboleta da Venezuela especialista em girinos, morcegos e cobras especialistas em sapos, *Trogon surrucura* – especialista temporário / mudança ontogenética.

Inversão de papéis: sapo-aranha / cobra-sapo / larva de besouro com antenas / sapo / jacaré-sucuri