



Predation is a biological interaction where one organism, the predator, kills and eats another organism, its prey.

Predation is a short-term interaction.

Short-term interactions, including predation and pollination, and seed dispersal, are extremely important in ecology and evolution.

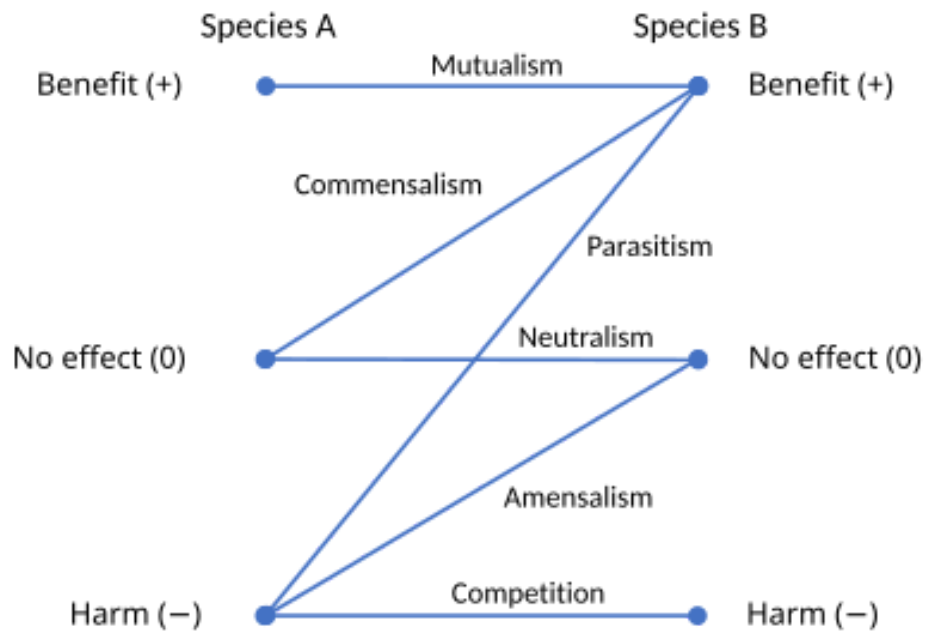
Since plants have limited mobility, they rely upon a variety of dispersal vectors to transport their propagules, including abiotic vectors such as wind and biotic vectors like birds.



Dandelion is a wind-dispersed species

Long-term interactions

The six possible types are mutualism, commensalism, parasitism, neutralism, amensalism, and competition. Distinguished and classified by the effect on fitness of each participant, from mutual benefit to mutual harm.



These interactions can be visualised as networks, which highlight the members involved and the patterns connecting them.

Role in ecosystems

Predators affect their ecosystems not only directly by eating their own prey, but by indirect means such as reducing predation by other species, or altering the foraging behaviour of a herbivore—as with the biodiversity effect of wolves on riverside vegetation. The 'biodiversity effect' refers to a cascading ecological impact in ecosystems, like Yellowstone National Park where the reintroduction of wolves led to a reduction in the population of elk, its primary prey. The elk had previously overgrazed riverside vegetation, such as willows and aspens, due to the absence of predation. When wolves were reintroduced, the fear made them more cautious, reducing the time they spent grazing near rivers. This allowed the vegetation to recover, which, in turn, benefited other species—like beavers and birds—by restoring habitats and increasing biodiversity. This chain of ecological interactions, initiated by the presence of a top predator like the wolf is an example of a trophic cascade.

Trophic cascades are powerful indirect interactions that can control entire ecosystems. Trophic cascades occur when predators limit the density and/or behaviour of their prey and thereby enhance survival of the next lower trophic level.

The trophic level of an organism is the number of steps it is from the start of the food chain. A food web starts at trophic level 1 with primary producers such as plants, can move to herbivores at level 2.

Search

Predators have a choice of search modes ranging from *sit-and-wait* to *active* or *widely foraging*.



Foraging is searching for wild food resources.

Anti-predator adaptations

Are mechanisms developed through evolution that assist prey in their constant struggle against predator. Throughout the animal kingdom, adaptations have evolved for every stage of this struggle.

Deception in animals is the transmission of misinformation by one animal to another, of the same or different species, in a way that propagates beliefs that are not true.

Prey animals may appear as predators, or vice versa; both predators and prey may be hard to see (crypsis), or may be mistaken for other objects (mimesis). In Batesian mimicry, harmless animals may appear to be distasteful or poisonous. In automimicry, animals may have eyespots in less important parts of the body than the head, helping to distract attack and increase the chance of survival. In more active forms of anti-predator adaptation, animals may feign death when they detect a predator, or may quickly conceal themselves. In deimatic behaviour, a harmless animal adopts a threatening pose or displays startling. Some animals may use tactical deception, with behaviour that is deployed in a way that other animals misinterpret what is happening to the advantage of the agent.

Overview

Some types of deception in animals are completely involuntary (e.g. disruptive coloration), but others are under voluntary control and may involve an element of learning.

Most instances of voluntary deception in animals involve a simple behaviour, such as a cat arching its back and raising its hackles, to make itself appear larger than normal when attacked.

There are relatively few examples of animal behaviour which might be attributed to the manipulative type of deception which we know occurs in humans, i.e. "tactical deception".

It has been argued that true deception assumes the deceiver knows that (1) other animals have minds, (2) different animals' minds can believe different things are true (when only one of these is actually true), and (3) it can make another mind believe that something false is actually true.

True deception requires the deceiver to have the mental capacity to assess different representations of reality.

In evolutionary biology, an evolutionary arms race is an ongoing struggle between competing sets of co-evolving genes, phenotypic and behavioural traits that develop escalating adaptations and counter-adaptations against each other.

When a species has not been subject to an arms race previously, it may be at a severe disadvantage and face extinction well before it could ever hope to adapt to a new predator, competitor, etc. This should not seem surprising, as one species may have been in evolutionary struggles for millions of years while the other might never have faced such pressures. This is a common problem in isolated ecosystems such as Australia or the Hawaiian Islands. Introduced species are a major reason why some indigenous species become endangered or even extinct.

The first line of defence consists in avoiding detection, alternatively, prey animals may ward off attack, whether by advertising the presence of strong defences in aposematism, by mimicking animals which do possess such defences, by startling the attacker, by signalling to the predator that pursuit is not worthwhile, by distraction, by using defensive structures such as spines, and by living in a group. Members of groups are at reduced risk of predation, despite the increased conspicuousness of a group, through improved vigilance, predator confusion, and the likelihood that the predator will attack some other individual.

Adaptations of prey that allow them to avoid predators are widespread, those that make them hard to find being collectively known as crypsis.

Crypsis

In ecology, crypsis is the ability of an animal or a plant to avoid observation or detection by other animals. It may be a predation strategy or an anti-predator adaptation.

Crypsis may involve temporal evasion such as nocturnality, behavioural methods such as hiding, non-behavioral adaptations such as camouflage, subterranean lifestyle and mimicry.

Crypsis can be visual, olfactory (with pheromones) or auditory concealment.

Overview

There is a strong evolutionary pressure for animals to blend into their environment or conceal their shape. Exceptions include large herbivores without natural enemies, brilliantly coloured birds that rely on flight to escape predators, and venomous or otherwise powerfully armed animals with warning coloration.

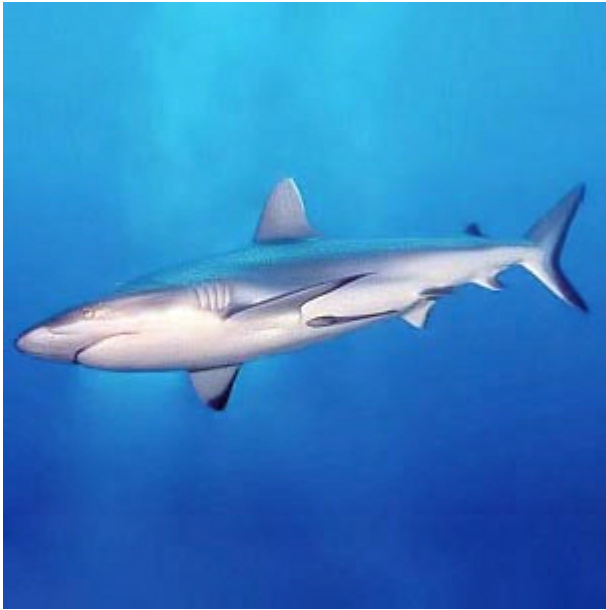
Nocturnality is a behaviour in some non-human animals characterised by being active during the night and sleeping during the day.

Concealment

Many animals hide from predators behind rocks, in holes, in brush, and other ways.

Some actually carry around parts of the environment to use for that purpose. For example, at least four individual veined octopuses were seen retrieving discarded coconut shells, carrying them up to 20 metres, manipulating them, and then assembling them to use as shelter.

Countershading



Self-shadow concealment that flattens the form.

Countershading, or Thayer's law, is a method of camouflage in which an animal's coloration is darker on the top or upper side and lighter on the underside of the body.

Thayer's original argument, restated by Cott, was that nature did the exact opposite with countershading that an artist did with paint when creating the illusion of solid three-dimensionality.

Countershading is observed in a wide range of animal groups, both terrestrial, such as deer, and marine, such as sharks.

It is the basis of camouflage in both predators and prey.

Distraction displays

Distraction displays, also known as diversionary displays, or paratrepsis are anti-predator behaviours used to attract the attention of an enemy away from something, typically the nest or young, that is being protected by a parent. Distraction displays are sometimes classified more generically under "nest protection behaviours" along with aggressive displays such as mobbing.

Distraction displays frequently take the form of injury-feigning. These displays have been studied most extensively in bird species—but also have been documented in populations of stickleback fish and in some mammal species—broken-wing displays are most easily provoked and most realistic in shorebirds, waterfowl, and other species with ground nests. Animals may also mimic foraging behaviours away from the nest or simply draw attention to oneself. They may also imitate alternative prey item for the predator; some displays give the impression of a running small mammal. For instance, in the "rodent-run" display of the tundra-nesting Purple Sandpiper, the bird drags its wings (creating the illusion of a second pair of legs), erects its feathers (providing some resemblance to fur), and "squeals" while it dodges between imaginary barriers.

There is little doubt that effectively leading a predator away from the nest would be strongly favoured by natural selection, but how these stylized antics evolved remains controversial among behaviourists. Some conclude that distraction displays are a product of the conflicting desires of the parent to approach the predator aggressively, to return to the nest, and to retreat. Others suggest that they evolved directly as a predator defence, with more stylized sequences found in species that have had longer association with heavy predation. In either case, fear is a prerequisite; tame birds cannot be induced to perform distraction displays. Similarly, distraction displays may be reduced or eliminated from the behavioural repertoire through habituation to repeated non-damaging intrusions by predators (or experimenters).



Killdeer feigning a broken wing

Ideas about conflicting impulses suggest that the incorporation of sexual and threat displays into the distraction display may represent displacement. Displacement occurs when an animal, unable to satisfy two conflicting impulses, may initiate an out-of-context behaviour to vent.

Displacement activity

Occur when an animal experiences high motivation for two or more conflicting behaviours: the resulting displacement activity is usually unrelated to the competing motivations.

Head-scratching, an example of a displacement activity in humans.

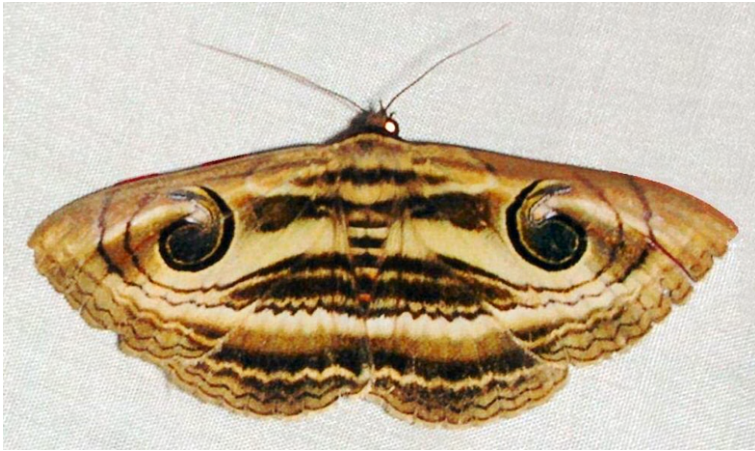
In 1940, two Dutch researchers Kortlandt and Tinbergen independently identified what was to become known as displacement activities. The subsequent development of research on displacement activities arose from Konrad Lorenz's works on instincts.

Tinbergen in 1952 noted, for example, that "two skylarks engaged in furious combat [may] suddenly peck at the ground as if they were feeding", or birds on the point of mating may suddenly begin to preen themselves. Tinbergen adopted the term "displacement activities" because the behaviour appeared to be displaced from one behavioural system into another.

In 1902, in *The Little White Bird*, J. M. Barrie refers to sheep in Kensington Gardens nibbling the grass in nervous agitation immediately after being shorn, and to Solomon, the wise crow, drinking water when he was frustrated and outwitted in an argument with other birds. Another bird encourages him to drink in order to compose himself. These references to displacement activities in a work of literature indicate that the phenomenon was well recognized at the turn of the twentieth century.

Deimatic behaviour

Deimatic behaviour or startle display means any pattern of bluffing in an animal that lacks strong defences. The term originates from the Greek δειματόω (deimatōō), meaning "to frighten".



Spirama helicina, with patterns resembling a haunting visage

Displays are classified as deimatic or aposematic by the responses of the animals that see them. Where predators are initially startled but learn to eat the displaying prey, the display is classed as deimatic. However, these categories are not necessarily mutually exclusive. It is possible for a behaviour to be both deimatic and aposematic, if it both startles a predator and indicates the presence of anti-predator adaptations.



Aposematic threat display of Brazilian tarantula

Many weakly-defended animals make use of patterns of threatening or startling behaviour. In the absence of toxins or other defences, this is essentially bluffing, in contrast to aposematism which involves honest signals.



Deroplatys desiccata

In biology, signals are traits, including structures and behaviours, that have evolved specifically because they change the behaviour of receivers in ways that benefit the signaller. Traits or actions that benefit the receiver and increase the risk of predation, is not a signal, but a cue.

Signalling systems are shaped by mutual interests between signallers and receivers.

Pursuit-deterrent signals

Pursuit-deterrent signals are behaviours displayed by prey to discourage predators from giving chase. For instance, gazelles stot, jumping high with stiff legs and an arched back. This is thought to show predators that the gazelles are highly fit; as a result, predators may choose to pursue a different prey that is less likely to outrun them. White-tailed deer flag with conspicuous (often black and white) tail markings when alarmed, informing the predator that it has been detected. Warning calls given by birds such as the Eurasian jay are similarly honest signals, benefiting both predator and prey: the predator is informed that it has been detected and might as well save time and energy by giving up the chase, while the prey is protected from attack.



By stotting (also called pronking), a springbok (*Antidorcas marsupialis*) signals honestly that the chase will be unprofitable.

Playing dead

Another pursuit-deterrent signal is thanatosis (or playing dead). Thanatosis is a form of bluff in which an animal mimics its own dead body. Thanatosis hinges on the pursuer's becoming unresponsive to its victim, as most predators only catch live prey, the predator loses interest in the "dead" prey.



Virginia opossum playing dead or *playing possum*—an idiom

Signals may be honest, conveying information which usefully increases the fitness of the receiver, or dishonest.

An individual can cheat by giving a dishonest signal, which might briefly benefit that signaller, at the risk of undermining the signalling system for the whole population.

An example of dishonest signalling comes from Fiddler crabs. Male *Austruca mjoebergi* rely heavily on their enlarged claws to signal dominance and fighting prowess. Crabs which lose their large claws will occasionally regrow a lighter, cheaper claw (requiring less energy to produce) that nevertheless intimidates crabs with smaller but stronger claws. The proportion of dishonest signals is low enough for it not to be worthwhile for crabs to test the honesty of every signal through combat.



Tactical deception

Withholding information, a form of tactical deception, can be costly to the deceiver. For example, rhesus monkeys discovering food announce their discoveries by calling on 45% of occasions. Discoverers who fail to call, but are detected with food by other group members, receive significantly more aggression than vocal discoverers. Presumably because of such costs to deceivers, tactical deception occurs rather rarely. It is thought to be more common in forms and species where the cost of ignoring the possibly deceptive act is even higher than the cost of believing. For example, tufted capuchin monkeys sometimes emit false alarm calls. The cost of ignoring one of these calls could be death, which may lead to a 'better safe than sorry' approach, even when the caller is a known deceiver.

Cheating

Cheating is a term used in behavioural ecology and ethology to describe behaviour whereby organisms receive a benefit at the cost of other organisms. Cheating is common in many mutualistic and altruistic relationships.

Organisms communicate and cooperate to perform a wide range of behaviours.

Mutualism, or mutually beneficial interactions between species, is common in ecological systems. These interactions can be thought of as "biological markets" in which species offer partners goods that are relatively inexpensive for them to produce and receive goods that are more expensive or even impossible for them to produce. However, these systems provide opportunities for exploitation by individuals that can obtain resources while providing nothing in return. Cheaters are also those who selfishly use common resources to maximise their individual fitness at the expense of a group.

Natural selection favours cheating, but there are mechanisms to regulate it.

If individuals who cheat are able to gain survivorship and reproductive benefits while incurring no costs, natural selection should favour 'em. However, mechanisms also exist that prevent cheaters from undermining mutualistic systems. One main factor is that the advantages of cheating are often frequency-dependent.

Frequency-dependent selection occurs when the fitness of a phenotype depends on its frequency relative to other phenotypes in a population. Cheater phenotypes exhibit negative frequency-dependent selection, a scenario where the fitness of a phenotype increases as it becomes less common in the population. This dynamic helps maintain a balance. In other words, cheaters do best when there are relatively few of them, but as cheaters become more abundant, they do worse.

Studies of cheating and dishonest communication in populations presupposes an organismal system that cooperates.

Aposematism

Aposematism is the advertising by an animal, whether terrestrial or marine, to potential predators that it is not worth attacking or eating. This unprofitability may consist of any defences which make the prey difficult to kill and eat, such as toxicity, venom, foul taste or smell, sharp spines, or aggressive nature. These advertising signals may take the form of conspicuous coloration, sounds, odours, or other perceivable characteristics. Aposematic signals are beneficial for both predator and prey, since both avoid potential harm.



The bright colours of the granular poison frog

The term, from the Ancient Greek words ἀπό (apo, 'away') and σῆμα (sēma, 'sign'), was coined in 1877 by Edward Bagnall Poulton for Alfred Russel Wallace's concept of warning coloration.



Skunk, *Mephitis mephitis*, advertising its powerful defences, scent glands near the tail, by raising its tail and displaying its warning coloration.

Warning signals are honest indications 'cause conspicuousness evolves in tandem with noxiousness. This contrasts with deimatic displays. Besides, aposematic species do not need to hide or stay still as cryptic organisms do, so aposematic individuals benefit from more freedom in exposed areas and can spend more time foraging.



The honey badger's reverse countershading makes it conspicuous, honestly signalling its aggressive temperament. With thick skin, the animal faces few natural predators.

Below, lionesses walk beside a honey badger.



Aposematism is a sufficiently successful strategy to have had significant effects on the evolution of both aposematic and non-aposematic species. Non-aposematic species often evolve to mimic.

Aposematism is paradoxical in evolutionary terms, as it makes individuals conspicuous to predators, so they may be killed and the trait eliminated before predators learn to avoid it.

Behaviour

The mechanism of defence relies on the memory of the would-be predator.

Dietary conservatism

Dietary conservatism is a foraging strategy in which individuals show a prolonged reluctance to eat novel foods, even after neophobia has been overcome. Within any given population of foragers, some will be conservative and some will be adventurous. Dietary conservatism and neophobia are however distinct processes. It has long been recognised that animals hesitate to approach novel foods they encounter and this initial fear of novelty (the literal meaning of "neophobia") lasts only a matter of minutes in most animals. By contrast, a second response to novel food has been identified, in which, after the foragers have overcome their neophobia to approach and made contact with novel food, they continue to avoid eating it for considerable periods of time. This much longer avoidance of novel food is called dietary conservatism, and has a genetic basis. Unlike neophobia, DC does not rapidly subside over repeated encounters. For example, Kelly (2001) found that among wild birds, some individuals avoided novel food for more than 2 years and 200 exposures, even though the novel food was conspicuous and fully palatable.

Mimicry

In evolutionary biology, mimicry is an evolved resemblance between an organism and another object, often an organism of another species. Mimicry may evolve between different species, or between individuals of the same species. Mimicry evolves if a receiver (such as a predator) perceives the similarity between a mimic (the organism that has a resemblance) and a model (the organism it resembles) and as a result changes its behaviour in a way that provides a selective advantage to the mimic. The resemblances that evolve in mimicry can be visual, acoustic, chemical, tactile, or electric, or combinations of these sensory modalities. Mimicry may be to the advantage of both organisms that share a resemblance, in which case it is a form of mutualism; or mimicry can be to the detriment of one, making it parasitic or competitive. The evolutionary convergence between groups is driven by the selective action of a signal-receiver or dupe. Birds, for example, use sight to identify palatable insects and butterflies, whilst avoiding the noxious ones. Over time, palatable insects may evolve to resemble noxious ones, making them mimics and the noxious ones models. In the case of mutualism, sometimes both groups are referred to as "co-mimics". Many harmless species, such as hoverflies, are Batesian mimics of strongly defended species, such as wasps. Meanwhile, well-defended species form Müllerian mimicry rings, all resembling each other. Mimicry between prey species and their predators often involves three or more species.

In its broadest definition, mimicry can include non-living models. The specific terms masquerade and mimesis are sometimes used when the models are inanimate. Animals—for instance, flower mantises, planthoppers, comma and geometer moth caterpillars—resemble twigs, bark, leaves, bird droppings, or flowers. Bird dropping mimicry is an interesting example. Certain moths and caterpillars look like bird droppings to avoid predators. Predators often ignore these insects because they mistake them for faeces, which are not appetising.

Many creatures bear eyespots, which are hypothesised to resemble the eyes of larger animals. They may not resemble any specific organism's eyes, and whether or not animals respond to them as eyes is also unclear. Nonetheless, eyespots are the subject of a rich contemporary literature. The model is usually another species, except in automimicry, where members of the species mimic other parts of their own bodies, and in inter-sexual mimicry, where members of one sex mimic members of the other.

Mimicry can result in an evolutionary arms race if mimicry negatively affects the model, and the model can evolve a different appearance from the mimic.

Mimicry should not be confused with other forms of convergent evolution that occur when species come to resemble each other by adapting to similar lifestyles that have nothing to do with a common signal receiver.

Mimics may have different models for different life cycle stages.

Models themselves may have more than one mimic; yet, frequency-dependent selection favours mimicry where models outnumber mimics. Models tend to be relatively closely related organisms, but mimicry of vastly different species is also known.

Most mimics are insects, although examples involving vertebrates are also known. The primary difference between mimicry in vertebrates and insects is the decreased diversity and frequency observed in vertebrates. The 50,000 extant vertebrates are dwarfed by the over 1 million known invertebrates. Plants and fungi may also be mimics, though less research has been carried out in this area.

Defensive

Defensive or protective mimicry takes place when organisms are able to avoid harmful encounters by deceiving enemies into treating them as something else.

Batesian mimicry

A form of mimicry where a harmless species has evolved to imitate the warning signals of a harmful species directed at a predator of them both. It is named after the English naturalist Henry Walter Bates, who worked on butterflies in the rainforests of Brazil. Batesian mimicry is the most commonly known and widely studied of mimicry complexes, such that the word mimicry is often treated as synonymous with Batesian mimicry.

The success of this dishonest display depends on the level of toxicity of the model and the abundance of the model in the geographical area. Batesian mimicry at higher frequency provides a stronger selective advantage for the predator to distinguish mimic from model. For this reason, mimics are usually less numerous than models. Some mimetic populations have evolved multiple forms (polymorphism), enabling them to mimic several different models and thereby to gain greater protection.

While visual signals have attracted most study, Batesian mimicry can employ deception of any of the senses; some moths mimic the ultrasound warning signals sent by unpalatable moths to bat predators, constituting auditory Batesian mimicry, while some weakly electric fish appear to mimic the electrolocation signals of strongly electric fish, probably constituting electrical mimicry.

Historical background

Bates's field research included collecting almost a hundred species of butterflies from the families Ithomiinae and Heliconiinae, as well as thousands of other insect specimens. In sorting these butterflies into similar groups based on appearance, inconsistencies began to arise. Some appeared superficially similar to others, so much so that even Bates could not tell some species apart based only on wing appearance. However, closer examination of less obvious morphological characters seemed to show that they were not even closely related. Shortly after his return to England, he read a paper on his theory of mimicry at a meeting of the Linnean Society of London on 21 November 1861, which was then published in 1862 as 'Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley' in the society's Transactions. He elaborated on his experiences further in *The Naturalist on the River Amazons*. He noted that some species showed very striking coloration and flew in a leisurely manner, almost as if taunting predators to eat them. He reasoned that these butterflies were unpalatable to birds and other insectivores, and were thus avoided by them. He extended that logic to forms that closely resembled such protected species and mimicked their warning coloration but not their toxicity.



A well-known mimic, *Papilio polytes* (top) resembles the unpalatable *Pachliopta aristolochiae* (bottom)

Müllerian mimicry

Müllerian mimicry is a natural phenomenon in which two or more well-defended species sharing common predators have come to mimic each other's honest warning signals, to their mutual benefit.

The benefit to Müllerian mimics is that predators only need one unpleasant encounter with one member of a set of Müllerian mimics, and thereafter avoid all similar coloration, whether or not it belongs to the same species as the initial encounter.



The viceroy butterfly (top) appears very similar to the noxious-tasting monarch butterfly (bottom). Although it was for a long time purported to be an example of Batesian mimicry, the viceroy has recently been discovered to be just as unpalatable as the monarch, making this a case of Müllerian mimicry.

Müller wrote in 1878 that "defended species may evolve a similar appearance so as to share the costs of predator education."

Many different prey of the same predator could all employ their own warning signals, but this would make no sense for any party. If they could all agree on a common warning signal, the predator would have fewer detrimental experiences, and the prey would lose fewer individuals educating it. This can lead to the evolution of both Batesian and Müllerian mimicry, depending on whether the mimic is itself unprofitable to its predators, or just a free-rider.

In marketing

The evolutionary zoologist Thomas N. Sherratt suggests that different types of mimicry occur in brand and product marketing. He notes that distinctive forms like the Coca-Cola bottle's shape are defended by businesses, whereas rival companies have often imitated such famous motifs to benefit from the investment and reputation of their well-known competitors, constituting Batesian mimicry. Sherratt observes that the packaging of British supermarket own brands of potato crisps are consistently colour-coded red for the ready-salted variety, green for salt and vinegar, and blue for cheese and onion. He argues that this sharing of pattern is very unlikely to have arisen by chance, in which case the resemblance is intentionally to inform customers reliably (honest signalling) of what each package contains, to mutual benefit in the manner of Müllerian mimicry.

Gilbertian mimicry

Gilbertian mimicry involves only two species. The potential host (or prey) drives away its parasite (or predator) by mimicking it, the reverse of host-parasite aggressive mimicry. It was coined by Pasteur as a phrase for such rare mimicry systems, and is named after the American ecologist Lawrence E. Gilbert.

Gilbertian mimicry occurs in the genus *Passiflora*. The leaves of this plant contain toxins that deter herbivorous animals. However, some *Heliconius* butterfly larvae have evolved enzymes that break down these toxins, allowing them to specialise on this genus. This has created further selection pressure on the host plants, which have evolved stipules that mimic mature *Heliconius* eggs near the point of hatching. These butterflies tend to avoid laying eggs near existing ones, which helps avoid exploitative intraspecific competition between caterpillars — those that lay on vacant leaves provide their offspring with a greater chance of survival. Most *Heliconius* larvae are cannibalistic, meaning that on leaves older eggs hatch first and eat the new arrivals. Thus, it seems that such plants have evolved egg dummies under selection pressure from these grazing herbivore enemies. In addition, the decoy eggs are also nectaries, attracting predators of the caterpillars such as ants and wasps as a further defence.

Vavilovian mimicry

In botany, vavilovian mimicry (also crop mimicry or weed mimicry) is a form of mimicry in plants where a weed evolves to share one or more characteristics with a domesticated plant through generations of artificial selection. It is a form of disjunct mimicry with the model agreeable to the dupe. In disjunct mimicry complexes, three different species are involved as model, mimic and dupe—the weed, mimicking a protected crop model, with humans as signal receivers (dupe).

Emsleyan mimicry, also called Mertensian mimicry, describes an unusual type of mimicry where a deadly prey mimics a less dangerous species.

The scenario for Emsleyan mimicry is a little more difficult to understand than for other types of mimicry, since in other types of mimicry it is usually the most harmful species that is the model. But if a predator dies, it cannot learn to recognize a warning signal. In other words, there is no advantage in being aposematic for an organism that is likely to kill any predator it succeeds in poisoning; such an animal is better off being camouflaged, to avoid attacks altogether. Still, if there were some other species that were harmful but not deadly as well as aposematic, the predator could learn to recognize its particular warning colours and avoid such animals. A deadly species could then profit by mimicking the less dangerous aposematic organism if this reduces the number of attacks.

Aggressive

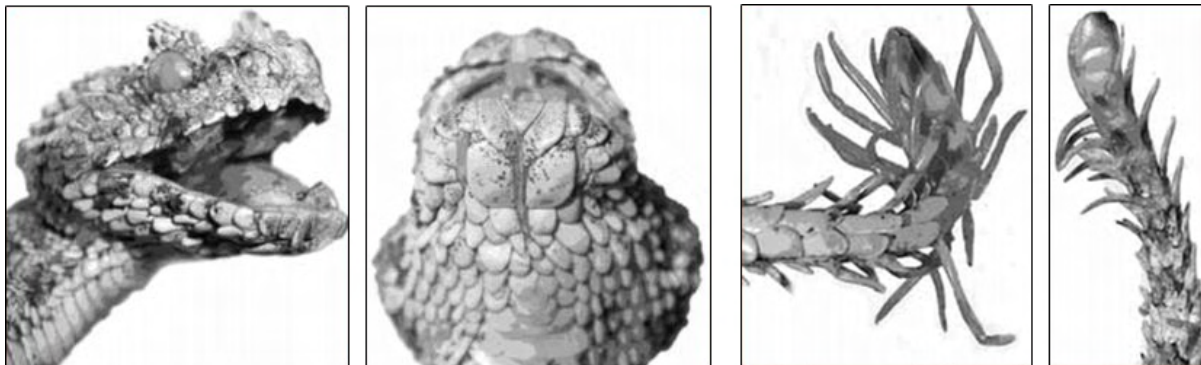
Aggressive mimicry is a form of mimicry in which predators, parasites, or parasitoids share similar signals, using a harmless model, allowing them to avoid being correctly identified by their prey or host.

Aggressive mimicry could include various types of exploitation, as when an orchid exploits a male insect by mimicking a sexually receptive female (see pseudocopulation, p. 56).

Treated separately is molecular mimicry, for instance a virus may mimic the molecular properties of its host, allowing it access to its cells.

Aggressive mimicry often involves the predator employing signals which draw its potential prey towards it, a strategy which allows predators to simply sit and wait for prey to come. The promise of food or sex are most commonly used as lures.

In *caudal luring*, the predator uses tail movements to attract prey. This form of mimicry is used by several species, namely the Spider-tailed horned viper, whose tail looks like a spider thus attracting birds.



Pseudocerastes urarachnoides

On a different note, The Horned Lizard (*Phrynosoma* spp.) uses its tail to mimic the appearance of its body, aiding in defence rather than predation (see automimicry, p. 57).

Other caudal luring-like movements occur as warning signals and are induced by stressful circumstances.

Back to aggressive mimicry, males are lured toward what seems to be a sexually receptive female, only to be eaten.

Fireflies of the genus *Photuris* emit the same light signals that females of the genus *Photinus* emit as a mating signal. Male fireflies from several different genera are attracted to these "femmes fatales" because the predatory females can identify the male's species and emit the signal used by the female of the male's species. This mimicry may have evolved from non-mating signals that have become modified for predation.

Aggressive mimicry need not involve the sense of vision. For example, the assassin bug preys on spiders, entering their web and plucking its silk threads. This produces vibrations that match the pattern of vibrations made by typical prey caught in the web, causing the spider to approach.

Bipolar mimicry systems

Mimicry systems involving only two species are known as bipolar. Only one bipolar arrangement is possible here, namely where the dupe is itself the model.

Brood parasitism

The brood parasite manipulates a host, either of the same or of another species, to raise its young as if it were its own, usually using egg mimicry, with eggs that resemble the host's.

The evolutionary strategy relieves the parasitic parents from the investment of rearing young. This enables the parasitic parents to spend more time on other activities such as foraging and producing further offspring.



A shiny cowbird chick being fed by a rufous-collared sparrow

This benefit comes at the cost of provoking an evolutionary arms race as they coevolve: many hosts have developed defences against brood parasitism, such as recognizing and ejecting parasitic eggs, or abandoning parasitized nests and starting over. It is less obvious why most hosts do care for parasite nestlings, given that for example cuckoo chicks differ markedly from host chicks in size and appearance.



Rufous-collared sparrow and the shiny cowbird

One explanation, the mafia hypothesis, proposes that parasitic adults retaliate by destroying host nests where rejection has occurred; there is experimental evidence to support this.

Similarity hypothesis

Common cuckoo females have been proposed to select hosts with similar egg characteristics to her own. The hypothesis suggests that the female monitors a population of potential hosts and chooses nests from within this group

Mafia hypothesis

The mafia hypothesis posits that brood parasite eggs are accepted by the host out of fear of retaliation (nest destruction) from the brood parasite, in an example of coevolution.

Amotz Zahavi proposed it in 1979, and it was tested by Manuel Soler in 1995.

Maria Abou Chakra, of the Max Planck Institute for Evolutionary Biology, with others, successfully mathematically modelled the mafia hypothesis as a viable strategy, conditional on two factors:

hosts are capable of learning

parasites revisit nests

Wicklerian-Eisnerian or mimicry of harmless species

The prey does not have to be attracted towards the predator for it to benefit: it is sufficient for the predator simply not to be identified as a threat. Wicklerian-Eisnerian mimics may resemble a mutualistic ally, or a species of little significance to the prey such as a commensal.

Mimicry of cleaner fish

Mimicry of mutualistic species is seen in coral reef fish, among the cleaning stations, where the models, certain cleaner fish, are greatly disadvantaged by the presence of the mimic.

The false cleanerfish (*Aspidontus taeniatus*) is a species of combtooth blenny, a mimic that copies both the dance and appearance of *Labroides dimidiatus* (the bluestreak cleaner wrasse), a similarly coloured species. It likely mimics that species to avoid predation, as well as to occasionally bite the fins of its victims rather than consume parasites. Most veiled attacks occur on juvenile fish, as adults that have been attacked in the past may avoid or even attack *A. taeniatus*.



Though *A. taeniatus* [left] mimics *L. dimidiatus* [right] in color, morphology, and mode of swimming, the false cleanerfish cheats much less often than initially reported. The primary reason for the false cleanerfish's mimicry is suggested to be not to cheat and feed on the flesh of client fish, but to avoid predation by those fish that do not prey on *L. dimidiatus*. Aggressive mimicry typically results in the complete consumption of prey by a mimic predator (such as anglerfish), or partial consumption of prey by an unattractive mimic. In both cases, the prey fish can rarely or never learn the disguise of the mimic. The fact that *A. taeniatus* can be easily identified by client fish helps to dispel the notion that it is primarily an aggressive mimic.

One major difference in appearance between the false cleanerfish and its model is the location of the mouth.

Cryptic aggressive mimicry

Cryptic aggressive mimicry is where the predator mimics something that its prey is indifferent to. Unlike in all cases above, the predator is ignored by the prey, allowing it to avoid detection until the prey is close enough for the predator to strike. This is effectively a form of camouflage. The zone-tailed hawk (*Buteo albonotatus*), which resembles the turkey vulture (*Cathartes aura*), may provide one such example. It flies amongst them, suddenly breaking from the formation and ambushing its prey. There is some controversy over whether this is a true case of mimicry.

Parasites mimicking host prey

Just as predators such as anglerfish have a structure that lures their prey close enough for the anglerfish to devour them whole, so some parasites mimic their host's prey, but with roles reversed; the parasite gets eaten by the host. This deception provides the parasite easy entry into the host, which it can then feed upon, allowing it to continue its life cycle. Researchers may be able to predict the host of such parasites based on their appearance and behaviour. One such case is a genus of mussel, *Lampsilis*, which feeds on the gills of fish in the larval stage of their development. Once they mature, they leave the fish as adult mollusks. Gaining entry into the host is not an easy task, though, despite the fact that several hundred thousand larvae are released at once. This is especially true in flowing water bodies such as streams, where they cannot lie on the substrate and wait to be taken up in the course of foraging. Female *Lampsilis* have evolved a special technique for delivering their offspring into a suitable host. Structures on the edge of their mantle are able to capture the interest of fish. Some of these structures resemble small fish themselves, with eye spots, a "tail," and horizontal stripes, and may even move in a similar fashion, as if facing the current (rheotaxis). When overshadowed by a fish, the larvae are forcefully expelled, becoming ecto-parasites on their unsuspecting host. Some species of *Lampsilis*, notably *Lampsilis ovata*, attract fish in the genus *Micropterus*, while the genus *Villosa* has fish-like mantle lures that attract predatory fish such as *Percina*. *Cercaria mirabilis*, a trematode, has an especially large larval stage, a cercaria, which looks much like a small crustacean or mosquito larva. It mimics the locomotory behaviour of such animals, allowing it to be eaten by predaceous fish.

Another parasitic trematode example is seen in a terrestrial setting. *Leucochloridium* is a genus of flatworm (phylum Platyhelminthes) which matures in the intestine of songbirds. Their eggs pass out of the bird in the faeces and are then taken in by *Succinea*, a terrestrial snail that lives in moist environments. The eggs develop into larvae inside this intermediate host, and then must find their way into the digestive system of a suitable bird. The problem here is that these birds do not eat snails, so the sporocyst must find some way to manipulate its future host into eating it. Unlike related species, these parasites are brightly coloured and able to move in a pulsatile manner. A sporocyst sac forces its way into the snail's eye stalks and pulsates at high speed, enlarging the tentacle in the process. It affects the host's behaviour, causing the snail to move towards light, which it usually avoids. These combined factors make the sporocysts highly conspicuous, leading to their consumption by a hungry songbird. The snail then regenerates its tentacles, and *Leucochloridium* continues its life cycle.

Kleptoparasitism (meaning "parasitism by theft") is a form of feeding in which one animal deliberately takes food from another.



Western gull in pursuit of an elegant tern

Several species of gull steal food from humans, for example takeaway food at seaside resorts.

Some true flies (Diptera) are kleptoparasites. Within the family Milichiidae, commonly known as freeloader flies or jackal flies, adult milichiids visit spider webs to scavenge on half-eaten stink bugs. Flies in the genus *Bengalia* steal food and pupae transported by ants and are often found beside their foraging trails.

The relationship between spotted hyenas and lions, in which each species steals the other's kills, exemplifies kleptoparasitism. Cheetahs are common targets. Bears, coyotes and wolves are very opportunistic and all have this behaviour. Crab-eating macaques have also shown such tendencies. All hyena species engage in this behaviour when they can, as do jackals.



Jackal

Human hunters may commonly take the remains of fresh kills from other carnivores, such as lions.

Such a strategy should only be followed if it is evolutionarily stable, meaning that it offers a selective advantage to individuals that practise it. Kleptoparasitism costs time and energy which could otherwise be spent directly on feeding, so this cost must be outweighed by the benefit in energy gained from the stolen food. Mathematical modelling suggests that when food is abundant, ordinary feeding is the best strategy; when food abundance falls below a critical level, kleptoparasitism suddenly becomes advantageous, and aggressive interactions become common. Similarly, when potential victims are rare or widely dispersed, the time needed to find them may not be justified by the food that might be stolen.

Evolutionary models of food sharing

Evolutionary biologists have developed various theoretical models to explain the evolution of food-sharing behaviour—"defined as the unresisted transfer of food" from one food-motivated individual to another—among humans and other animals.

Models of food-sharing are grounded in general evolutionary theory and, when applied to human behaviour, fall within the realm of human behavioural ecology. Researchers have developed several types of food-sharing models, involving phenomena such as kin selection, reciprocal altruism, cooperation and tolerated theft.

Kin selection is a process whereby natural selection favours a trait due to its positive effects on the reproductive success of an organism's relatives, even when at a cost to the organism's own survival and reproduction. Kin selection can lead to the evolution of altruistic behaviour.

In biology, altruism refers to behaviour by an individual that increases the fitness of another individual while decreasing their own.

Reciprocal models of food-sharing generate expectations of when and how a recipient of food from a donor will share food in a future interaction with that donor.

Cooperation takes place when a group of organisms works or acts together for a collective benefit to the group as opposed to working in competition for selfish individual benefit.

Tolerated theft

Models of tolerated theft seek to explain why in some hunter-gatherer societies, scrounging behaviour is tolerated by other members of a group. According to variance reduction theory, it is more optimal to do so than to let excess food rot or spoil.

Mimicry of rewards

Flowering plants, sometimes in conjunction with fungi, mimic rewards which attract insects. Some "deceptive plants" imitate a pollinator's food source, with flower structures that resemble fruits.

In a complex case, floral mimicry is induced by the discomycete fungus *Monilinia vaccinii-corymbosi*. This fungal plant pathogen infects leaves of blueberries, causing them to secrete sugars, in effect mimicking the nectar of flowers. To the naked eye the leaves do not look like flowers, yet they still attract pollinating insects like bees using an ultraviolet signal. This case is unusual, in that the fungus benefits from the deception but it is the leaves that act as mimics, being harmed in the process. It is similar to host-parasite mimicry, but the host does not receive the signal. It has something in common with automimicry, but the plant does not benefit from the mimicry; instead, the pathogen's action is required to produce it.

Pseudocopulation

Pseudocopulation describes behaviours similar to copulation that serve a reproductive function for one or both participants but do not involve actual sexual union. It is most generally applied to pollinators attempting to copulate with flowers.

Some flowers mimic a potential female mate visually, but the key stimuli are often chemical and tactile. This form of mimicry in plants is called Pouyannian mimicry.

Automimicry



Automimicry refers to instances in which one body part of an animal mimics another. This may help an animal survive an attack, or help predators to appear innocuous.



Several species of pygmy owl bear false eyes on the back of the head, misleading predators into reacting as though they were the subject of an aggressive stare.

Eyespot



An eyespot (sometimes ocellus) is an eye-like marking.

Many butterflies, such as this gladeye bushbrown (*Mycalesis patnia*), have eyespots on their wings.

Eyespots could be explained in at least three different ways. They may be a form of mimicry in which a spot on the body of an animal resembles an eye of a different animal, to deceive potential predator or prey species. They may be a form of self-mimicry, to draw a predator's attention away from the prey's most vulnerable body parts. Or they may serve to make the prey appear inedible or dangerous.

Eyespot markings may play a role in intraspecies communication or courtship; the best-known example is probably the eyespots on a peacock's display feathers.

The pattern-forming biological process (morphogenesis) of eyespots in a wide variety of animals is controlled by a small number of genes active in embryonic development.

Artificial eyespots have been shown to reduce predation of cattle by lions.



Eyespot experiment on cattle in Botswana. Both the eyespots (left) and the cross markings (centre) protected the cattle from predation by lions, compared to the unmarked controls (right)

The cattle were always in mixed groups of marked and unmarked animals; it is not known whether marking all animals in a herd would provide effective protection.

Disruptive eye masks

The eye has a distinctive shape and dark coloration dictated by its function, and it is housed in the vulnerable head, making it a natural target for predators. It can be camouflaged by a suitable disruptive pattern arranged to run up to or through the eye, sometimes forming a camouflage eyestripe.

The zoologist Hugh Cott recognized the importance of concealing the eye in his 1940 book *Adaptive Coloration in Animals*. He highlights the 'inherent conspicuousness of an eye-spot,' which 'stands out from everything else and rivets the attention.' In his words: 'The disruptive value of a pattern lies in its tendency to hide the real form of an animal by suggesting a false form [...] So long as the false configuration is recognized in preference to the real one, concealment will be effected.'



The Eurasian nuthatch has a stripe joining the beak, eye, and body

Disruptive coloration

Disruptive coloration works by breaking up the outlines of an animal, with a strongly contrasting pattern. It is often combined with other methods of crypsis including background colour matching and countershading.

“The function of a disruptive pattern is to prevent, or to delay as long as possible, the first recognition of an object by sight” noted Hugh Cott.

Further, he explains that under ideal conditions, background colour matching together with countershading would "suffice to render an animal absolutely invisible against a plain background".



The bold disruptive pattern of the killdeer chick's plumage helps this precocial bird avoid detection in its open-prairie environment.



Disruptive and distractive both rely on conspicuous markings, but differ in their mechanisms and so in the size and position of the markings for greatest effectiveness.

Distractive markings

Distractive markings draw the observer's attention away from the object as a whole.



Snowy owl

Camouflage



Camouflage is a method of concealment that uses materials, colours, or light to blend animals or objects into their surroundings.

While camouflage can increase an organism's fitness, it has genetic and energetic costs. There is a trade-off between detectability and mobility. Species camouflaged to fit a specific microhabitat are less likely to be detected when in that microhabitat, but must spend energy to reach, and sometimes to remain in, such areas. Outside the microhabitat, the organism has a higher chance of detection.

Generalised camouflage allows species to avoid predation over a wide range of habitat backgrounds, but is less effective.

The development of generalised or specialised camouflage strategies is highly dependent on the biotic and abiotic composition of the surrounding environment.

In the open ocean, where there is no background, the principal methods of camouflage are transparency, silvering, and countershading.

Transparency

Transparency is common, even dominant, in animals of the open sea, especially those that live in relatively shallow waters. It is found in plankton of many species, as well as larger animals such as jellyfish.



The transparent goby

Some tissues such as muscles can be made transparent if they are either very thin or organised as regular layers or fibrils that are smaller than the wavelength of visible light. Familiar examples of transparent body parts are the lens and cornea of the vertebrate eye. The lens is made of the protein crystallin; the cornea is made of the protein collagen. Other structures cannot be made transparent, notably the retinas or equivalent light-absorbing structures of eyes—they must absorb light to be able to function.

Silvering

Where transparency cannot be achieved, it can be imitated effectively by silvering to make an animal's body highly reflective. At medium depths at sea, light comes from above, so a mirror oriented vertically makes animals such as fish invisible from the side.



Atlantic herring is a typical silvered fish of medium depths

Self-decoration

Self-decoration is a method of camouflage in which animals select and attach materials—sometimes living—from their environment to themselves for concealment.

The method was described in 1889 by William Bateson, who observed *Stenorhynchus decorator* crabs.

In *The Colours of Animals* (1890) by Edward Bagnall Poulton, it was classified as "adventitious protection," and as "adventitious concealing coloration" or "adventitious resemblance" in Hugh Bamford Cott's textbook *Adaptive Coloration in Animals* (1940), who compared it to the way Australian Aborigines stalked waterfowl by covering their faces with water lily leaves.



Sea Urchin decorated with shells

In 1889, William Bateson observed in detail the way that decorator crabs fix materials on their backs. He noted that "the whole proceeding is most human and purposeful", and that if a *Stenorhynchus* crab is cleaned, it will "immediately begin to clothe itself again with the same care and precision as before".

They decorate themselves by sticking mostly sedentary animals and plants to their bodies as camouflage, or if the attached organisms are noxious, ward off predators through aposematism.

Hugh Cott described the decorator crabs as using "concealment afforded by masks of adventitious material", giving as example the great spider crab *Hias araneus* of Britain "which disguises itself very perfectly". When *H. araneus* specimens were moved from an environment where all the crabs were camouflaged with short pieces of seaweed into different environments, all of them had redecorated themselves with local materials after one night. One was among corallines, and was covered with a dense bush of the *Sertularia abietina* (a hydrozoan). Another was on small shells and gravel, and was decorated with those. A third was among the *Antedon rosaceus* (a crinoid), and had broken off pieces of crinoid arms as decoration.

Ultra-blackness

Extremely black surface, matching very dark background.



Moving on to the deep sea, some fishes have very black skin, reflecting under 0.5% of ambient light. *Oneirodes* had a particularly black skin which reflected only 0.044% of 480 nm wavelength light. The ultra-blackness is achieved with a thin but continuous layer of particles in the dermis, melanosomes. These particles both absorb most of the light, and are sized and shaped so as to scatter rather than reflect most of the rest. Modelling suggests that this camouflage should reduce the distance at which such a fish can be seen by a factor of 6 compared to a fish with a nominal 2% reflectance. Species with this adaptation are widely dispersed in various orders of the phylogenetic tree of bony fishes, implying that natural selection has driven the convergent evolution of ultra-blackness camouflage independently many times.

Active camouflage

Some animals, such as chameleons and octopuses, are capable of actively changing their skin pattern and colours. Octopuses, in turn, have the ability to change colour 177 times per hour.

In his *Origin of Species*, Darwin wrote:

When we see leaf-eating insects green, and bark-feeders mottled-grey; the alpine ptarmigan white in winter, the red-grouse the colour of heather, and the black-grouse that of peaty earth, we must believe that these tints are of service to these birds and insects in preserving them from danger. Grouse, if not destroyed at some period of their lives, would increase in countless numbers; they are known to suffer largely from birds of prey; and hawks are guided by eyesight to their prey, so much so, that on parts of the Continent persons are warned not to keep white pigeons, as being the most liable to destruction. Hence I can see no reason to doubt that natural selection might be most effective in giving the proper colour to each kind of grouse, and in keeping that colour, when once acquired, true and constant.

Motion camouflage

Mimicking optic flow of background



Australian emperor dragonfly

This is the main focus of work on motion camouflage, and is often treated as synonymous with it.

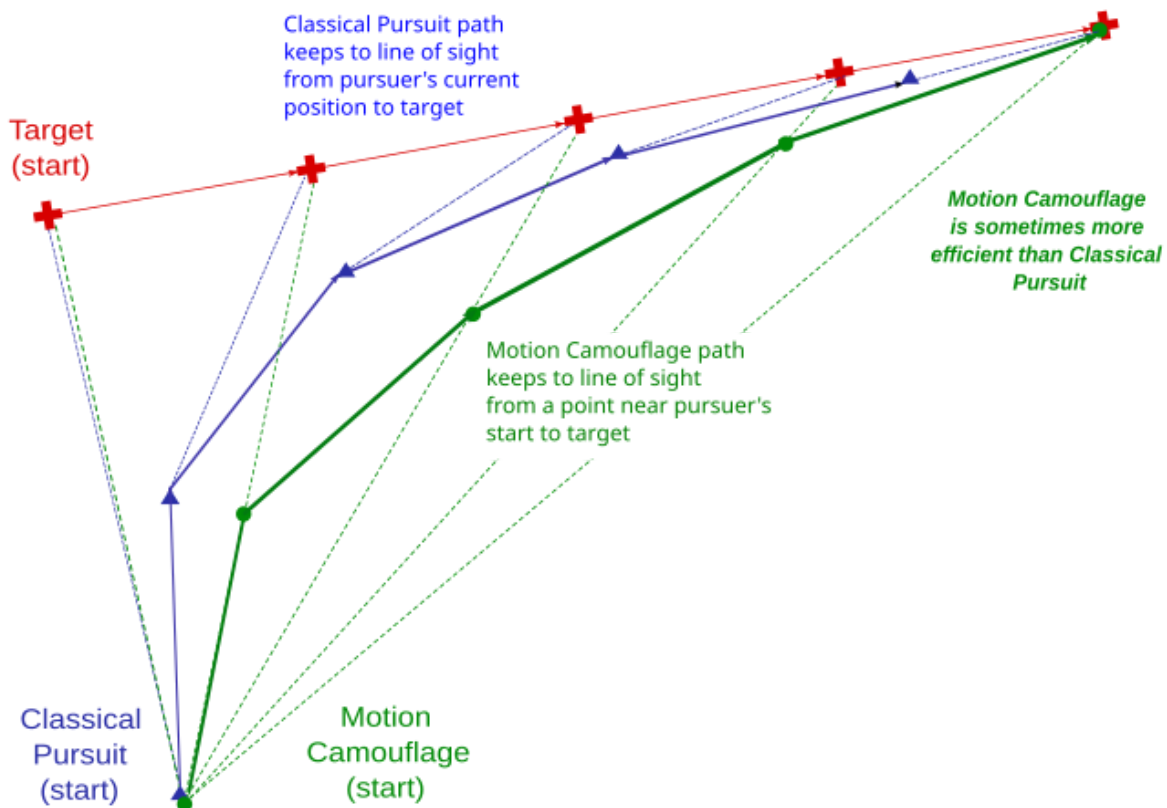
Stealthy movements

One strategy is to minimise actual motion, as when predators such as tigers stalk prey by moving very slowly and stealthily.

Minimising motion signal

When movement is required, one strategy is to minimise the motion signal, for example by avoiding waving limbs about.

Motion camouflage pursuit



The attacker chooses its path so as to remain on the line between the target and a landmark. This allows the attacker to approach while appearing stationary from the target's viewpoint. The attacker looms larger as they close in on the target, but does not otherwise appear to move.

Camouflage is sometimes facilitated by motion

As with the leafy sea dragon and some stick insects, which complement their passive camouflage by swaying like plants in the wind or ocean currents, delaying their recognition by motion crypsis.

Motion crypsis and motion masquerade

Movement catches the eye of prey animals on the lookout for predators, and of predators hunting for prey. Most methods of crypsis therefore also require suitable cryptic behaviour, such as lying down and keeping still to avoid being detected, or in the case of stalking predators such as the tiger, moving with extreme stealth, both slowly and quietly, watching its prey for any sign they are aware of its presence. As an example of the combination of behaviours and other methods of crypsis involved, young giraffes seek cover, lie down, and keep still, often for hours until their mothers return; their skin pattern blends with the pattern of the vegetation, while the chosen cover and lying position together hide the animals' shadows. The flat-tail horned lizard similarly relies on a combination of methods: it is adapted to lie flat in the open desert, relying on stillness, its cryptic coloration, and concealment of its shadow to avoid being noticed by predators. In the ocean, the leafy sea dragon sways mimetically, like the seaweeds amongst which it rests, as if rippled by water currents. Swaying is seen also in some insects, like Macleay's spectre stick insect, *Extatosoma tiaratum*. The behaviour may be motion crypsis, preventing detection, or motion masquerade, promoting misclassification, or a combination of the two.

Motion dazzle

Most of the methods help to hide against a background; but motion dazzle protects without hiding.

Motion dazzle confuses the observer with a conspicuous pattern, making the object visible but momentarily harder to locate.

It may degrade predators' ability to estimate the prey's speed and direction accurately, giving the prey an improved chance of escape. Motion dazzle distorts speed perception and is most effective at high speeds; stripes can also distort perception of size (and so, perceived range to the target).

Predator confusion

As the group moves, the predator has greater difficulty targeting an individual prey animal.

A single zebra is hard to catch amongst a herd.



Furthermore, when moving rapidly, the zebra stripes create a confusing, flickering motion dazzle effect in the eye of the predator.

This theory is based on the idea that it becomes difficult for predators to choose individual prey from groups because the many moving targets create a sensory overload of the predator's visual channel.

Mobbing

Mobbing is the harassing of a predator by many prey animals.



Group of muskoxen in defensive formation, horns ready

Historical views

The broadcaster David Attenborough stated: "People who accuse us of putting in too much violence, [should see] what we leave on the cutting-room floor." It is contended that wildlife documentaries present nature as a spectacle to be passively consumed by viewers, as well as a sacred and unique place that needs protection. Additionally, attention is drawn to how hardships that are experienced by animals are portrayed in a way that gives the impression that wild animals, through adaptive processes, are able to overcome these sources of harm. The development of such adaptive traits takes place over a number of generations of individuals who will likely experience much suffering and hardship in their lives, while passing down their genes.

David Pearce, a transhumanist and advocate for technological solutions to reduce wild animal suffering, is highly critical of wildlife documentaries' portrayal of this suffering. He argues: "Wildlife shows have their sad moments, for sure. Yet suffering never lasts very long. It is always offset by homely platitudes about the balance of Nature, the good of the herd, and a sort of poor-man's secular theodicy on behalf of Mother Nature, which reassures us that it's not so bad after all."

Predation has historically been viewed as a natural evil within the context of the problem of evil and has been considered a moral concern for Christians who have engaged with theodicy. Natural evils have been sometimes thought of as something that humans should work towards alleviating, or as part of a greater good which justifies the existence of this type of evil. Thomas Aquinas advocated the latter view, arguing that "defects" in nature such as predation led to the "good of another, or even to the universal good" and that if "all evil were prevented, much good would be absent from the universe"

Within Christian and Hebrew Scripture, there are several prophecies which describe a future Heaven or Earth where predation is no longer a feature of nature,[13] including Isaiah's prophecy that "[t]he wolf shall live with the lamb, the leopard shall lie down with the kid, the calf and the lion and the fatling together, and a little child shall lead them."

In his notebooks (written between 1487 and 1505), Leonardo da Vinci questioned why nature was not structured in a way which meant that animals were not forced to consume each other to survive.

David Hume made several observations about predation and suffering experienced by wild animals in *Dialogues Concerning Natural Religion* (1779), stating that the "stronger prey upon the weaker, and keep them in perpetual terror and anxiety".

The inevitability of such cycles of destruction and creation was a cause for Leopardi's philosophical pessimism. In *Zibaldone*, published posthumously in 1898, Leopardi argued that predation is the ultimate indication of the evil design of nature.

The American zoologist and animal rights philosopher J. Howard Moore, in *The New Ethics* (1907), labelled carnivorous species as "criminal" races whose "existence is a continual menace to the peace and well-being of the world" because the "fullness of their lives is dependent upon the emptiness and destruction of others". In the pamphlet *Why I Am a Vegetarian*, published in 1895, Moore described the Carnivora as "relentless brutes", whose existence is a travesty for ethics, justice and mercy. In *Better-World Philosophy* (1899), Moore argued that carnivorousness was the result of excessive egoism, a product of natural selection, stating "Life riots on life".

The English philosopher Stephen R. L. Clark's "The Rights of Wild Things" (1979) is considered to be one of the first ethics papers to explicitly engage with predation as a problem. In the paper, Clark argues that the concept that humans are obligated to aid animals against predators is not absurd, but that it follows only in the abstract, not in practice.

Some ethicists have made concrete proposals for reducing or preventing predation, including stopping the reintroduction of predators in locations where they have previously gone extinct.

In the context of ecology, predation is considered to play a crucial and necessary role in the ecosystem. This has led some writers to reject predation as being a moral issue at all.





Predação é uma interação ecológica em que um organismo, o predador, mata e come outro organismo, a presa.

Predação é uma interação de curto prazo.

Interações de curto prazo, como predação, polinização e dispersão de sementes, são extremamente importantes na ecologia e evolução.

Como as plantas têm mobilidade limitada, elas dependem de uma variedade de vetores de dispersão para transportar seus propágulos, incluindo vetores abióticos como o vento e vetores bióticos como os pássaros.

O dente-de-leão é uma espécie dispersa pelo vento

Interações de longo prazo

Os seis tipos possíveis são mutualismo, comensalismo, parasitismo, neutralismo, amensalismo e competição. Distinguidas e classificadas pelo efeito na aptidão de cada participante, do benefício mútuo ao dano mútuo.

Essas interações podem ser visualizadas como redes, que evidenciam membros envolvidos e padrões que os conectam.

Papel nos ecossistemas

Predadores afetam seus ecossistemas não apenas diretamente comendo suas presas, mas também indiretamente, reduzindo a predação por outras espécies ou alterando o comportamento de forrageamento de herbívoros — como demonstrado pelo efeito dos lobos na vegetação ribeirinha.

Este efeito refere-se a um impacto ecológico em cascata em ecossistemas, como no Parque Nacional de Yellowstone, onde a reintrodução dos lobos levou à redução da população de alces, sua presa primária. Os alces haviam anteriormente sobrepastejado a vegetação ribeirinha, como salgueiros e álamos, devido à ausência de predação. Quando os lobos foram reintroduzidos, o medo os fez cautelosos, reduzindo o tempo que passavam pastando perto dos rios. Isso permitiu que a vegetação se recuperasse, o que, por sua vez, beneficiou outras espécies — como castores e pássaros — ao restaurar habitats e aumentar a biodiversidade. Essa cadeia de interações ecológicas, iniciada pela presença de um superpredador como o lobo, é um exemplo de uma cascata trófica.

Cascatas tróficas são interações indiretas poderosas que podem controlar ecossistemas inteiros. Cascatas tróficas ocorrem quando predadores limitam a densidade e/ou o comportamento de suas presas, e, assim, promovem a sobrevivência do próximo nível trófico inferior.

O nível trófico de um organismo é o número da posição que ele está desde o início da cadeia alimentar. Uma teia alimentar começa no nível trófico 1 com produtores primários, como plantas, e pode avançar para herbívoros no nível 2.

Busca

Os predadores têm uma escolha entre modos que variam de *sentar e esperar* ao *forrageamento ativo* ou *extensivo*.

Forrageamento é a busca por alimentos na natureza.

Adaptações antipredatórias

São mecanismos desenvolvidos através da evolução que auxiliam presas em sua constante luta contra predadores. Ao longo do reino animal, as adaptações evoluíram para cada estágio dessa luta.

Manipulação entre animais

Manipulação entre animais é a propagação de desinformação, de um animal para outro, da mesma ou de diferentes espécies, de maneira que espalha crenças que não são verdades.

Presas podem parecer predadores, ou vice-versa; tanto predadores quanto presas podem ser difíceis de ver (crípse) ou podem ser confundidos com outros objetos (mimetismo). No mimetismo batesiano, animais inofensivos podem parecer desagradáveis ou venenosos. Na automimetismo, animais podem ter olhos falsos em partes menos importantes do corpo do que a cabeça, ajudando a desviar ataques e aumentar a chance de sobrevivência. Em formas mais ativas de adaptação anti-predatória, animais podem fingir estar mortos quando detectam um predador ou podem se ocultar rapidamente. No comportamento deimático, um animal inofensivo adota uma postura ameaçadora ou realiza exibições surpreendentes. Alguns animais podem usar engano tático, com comportamentos que são realizados de uma forma que outros animais interpretam incorretamente o que está acontecendo, em benefício do agente.

Visão Geral

Alguns tipos de manipulação—ou enganação—são completamente involuntários (por exemplo, coloração disruptiva), mas outros estão sob controle voluntário e podem envolver um elemento de aprendizagem.

A maioria dos casos de enganação voluntária em animais envolve um comportamento simples, como um gato arqueando suas costas e erguendo os pelos, para parecer maior do que o normal quando atacado.

Há relativamente poucos exemplos de comportamento animal que possam ser atribuídos ao tipo manipulativo de engano que conhecemos nos humanos, ou seja, a "enganação tática".

Argumenta-se que o verdadeiro engano pressupõe que o enganador saiba que (1) outros animais têm mentes, (2) as mentes de diferentes animais podem acreditar em coisas diferentes como verdadeiras (quando apenas uma delas é realmente verdadeira), e (3) ele é capaz de fazer com que outra mente acredite que algo falso é uma verdade.

Para uma manipulação autêntica o enganador tem que ter a capacidade mental de avaliar diferentes representações da realidade.

Na biologia evolutiva, uma corrida armamentista evolutiva é uma disputa constante entre grupos de genes e suas correspondentes características fenotípicas e comportamentais coevolutivas, que desenvolvem adaptações e contra-adaptações cada vez mais complexas entre si.

Quando uma espécie não foi previamente sujeita a uma corrida armamentista evolutiva, ela pode estar em grande desvantagem e enfrentar a extinção muito antes de conseguir se adaptar a um novo predador, competidor, etc. Isso não é surpreendente, uma vez que uma espécie pode ter estado em lutas evolutivas por milhões de anos, enquanto a outra talvez nunca tenha enfrentado tais pressões. Um problema comum em ecossistemas isolados, como a Austrália ou as Ilhas Havaianas. Espécies introduzidas são uma das principais razões pelas quais espécies nativas se tornam ameaçadas ou até mesmo extintas.

A primeira linha de defesa consiste em evitar a detecção; alternativamente, animais presa podem afastar um ataque, seja ao anunciar a presença de fortes defesas com aposematismo, ao imitar animais que possuem tais defesas, ao assustar o atacante, ao sinalizar para o predador que a perseguição não vale a pena, ao distrair, ao usar estruturas defensivas como espinhos, ou ao viver em grupo. Membros de grupos têm risco reduzido de predação—apesar da maior visibilidade do grupo—devido à vigilância aprimorada, confusão do predador e à probabilidade de que o predador ataque outro indivíduo.

As adaptações que permitem que presas evitem predadores são amplamente distribuídas, aquelas que as tornam difícil de encontrar são coletivamente conhecidas como crípse.

Crípse

Na ecologia, a crípse é a capacidade de um animal ou planta evitar a observação ou detecção por outros animais. Pode ser uma estratégia de predação ou uma adaptação anti-predador.

A crípse pode envolver evasão temporal, como a noturnidade, métodos comportamentais como se esconder, adaptações não comportamentais como camuflagem, estilo de vida subterrâneo e mimetismo.

A crípse pode ser visual, olfativa (com feromônios) ou auditiva.

Visão Geral

Há uma forte pressão evolutiva para que os animais se misturem ao seu ambiente ou ocultem sua forma. As exceções incluem grandes herbívoros sem inimigos naturais, pássaros vivamente coloridos que confiam no voo para escapar de predadores e animais venenosos ou de alguma forma poderosamente armados com coloração de advertência.

A noturnidade é um comportamento em alguns animais não humanos caracterizado por estarem ativos durante a noite e dormirem durante o dia.

Ocultação

Muitos animais se escondem de predadores atrás de rochas, em buracos, em arbustos e de outras maneiras.

Alguns realmente carregam partes do ambiente para usar com esse propósito. Por exemplo, pelo menos quatro polvos-veias foram vistos recuperando cascas de coco descartadas, carregando-as por até 20 metros e, em seguida, montando-as para usar como abrigo.

Contrassombreamento

A ocultação do auto-sombreamento achata a forma.

Contrassombreamento, ou Lei de Thayer, é um método de camuflagem no qual a coloração de um animal é mais escura na parte superior ou dorsal e mais clara na parte inferior do corpo.

O argumento original de Thayer, reformulado por Cott, era que a natureza faz exatamente o oposto com o contrassombreamento do que um artista faz com a pintura ao criar a ilusão de tridimensionalidade sólida.

O contrassombreamento é observado em uma ampla gama de animais, tanto terrestres, como os cervos, quanto marinhos, como os tubarões.

É a base da camuflagem, seja para predadores ou presas.

Manobras de distração

Manobras de distração, também conhecidas como manobras de desvio ou paratrepsis, são comportamentos anti-predatórios usados para desviar a atenção de um inimigo de algo, geralmente o ninho ou os filhotes, que está sendo protegido por um dos pais. Manobras de distração às vezes são classificadas mais genericamente sob "comportamentos de proteção do ninho" junto com exibições agressivas, como mobbing.

Manobras de distração frequentemente assumem simulação de ferimentos. Esses comportamentos foram mais extensivamente estudados em espécies de aves, mas também foram documentados em populações de peixes esgana-gatos e em algumas espécies de mamíferos. Exibições de “asa quebrada” são mais facilmente provocadas e mais realistas em aves costeiras, aves aquáticas e outras espécies com ninhos no solo. Os animais também podem imitar comportamentos de forrageamento longe do ninho ou simplesmente chamar a atenção para si mesmos. Eles podem imitar um item alternativo de presa para o predador; algumas exibições dão a impressão de um pequeno mamífero correndo. Por exemplo, na exibição "corrida de roedor" do pilrito-escuro que nidifica na tundra, a ave arrasta suas asas (criando a ilusão de um segundo par de pernas), ergue suas penas (fornecendo uma certa semelhança com pelos) e "grunhe" enquanto desvia de barreiras imaginárias.

Há poucas dúvidas de que desviar efetivamente um predador do ninho seria fortemente favorecido pela seleção natural, mas como essas manobras estilizadas evoluíram permanece controverso entre os etologistas. Alguns concluem que as manobras de distração são um produto dos desejos conflitantes dos pais de se aproximar do predador de forma agressiva, retornar ao ninho, e se retirar. Outros sugerem que elas evoluíram diretamente como uma defesa contra predadores, com manobras mais estilizadas encontradas em espécies que tiveram uma longa história de predação intensa. Em qualquer caso, o medo é um pré-requisito; aves domesticadas não podem ser induzidas a realizar manobras de distração. Da mesma forma, as manobras de distração podem ser reduzidas ou eliminadas do repertório comportamental através da habituação a intrusões repetidas e não prejudiciais por predadores (ou experimentadores).

Borrelho-de-coleira-dupla no ato da "asa quebrada"

Ideias sobre impulsos conflitantes sugerem que a incorporação de exibições sexuais e de ameaça nas manobras de distração pode representar deslocamento. O deslocamento ocorre quando um animal, incapaz de satisfazer dois impulsos conflitantes, pode iniciar um comportamento fora de contexto para desabafar.

Atividade deslocada

Ocorre quando um animal experimenta grande motivação para duas ou mais ações que entram em conflito: a atividade de deslocamento resultante geralmente não está relacionada às motivações concorrentes.

Coçar a cabeça, um exemplo de atividade deslocada em humanos.

Em 1940, dois pesquisadores holandeses, Kortlandt e Tinbergen, identificaram independentemente o que viria a ser conhecido como atividades deslocadas. O desenvolvimento subsequente da pesquisa sobre atividades deslocadas surgiu dos trabalhos de Konrad Lorenz sobre instintos.

Tinbergen em 1952 notou que, por exemplo, "duas cotovias engajadas em um furioso combate [podem] repentinamente bicar o chão como se estivessem se alimentando", ou que aves prestes a acasalar podem, de repente, começar a limpar plumagem. Tinbergen adotou o termo "atividades deslocadas", pois o comportamento parecia estar deslocado de um sistema comportamental para outro.

Em 1902, em *The Little White Bird*, J. M. Barrie faz referência a ovelhas nos Kensington Gardens mordiscando a grama agitadas logo após serem tosadas, e a Solomon, o corvo sábio, bebendo água enquanto frustrado ao ser derrotado em uma discussão verbal com outras aves. Outro pássaro o incentiva a beber para se recompor. Essas referências a atividades deslocadas em uma obra de literatura indicam que o fenômeno era bem conhecido na virada do século XX.

Comportamento deimático

Comportamento deimático ou exibição de assombro refere-se a qualquer padrão de intimidação através de blefe por um animal que não possui defesas fortes. O termo se origina do grego δειματόω (deimatóō), que significa "assustar".

Spirama helicina, com um padrão que lembra uma face macabra

As exibições são classificadas como deimáticas ou aposemáticas com base nas respostas dos animais que as observam. Quando predadores ficam inicialmente assustados, mas aprendem a comer a presa, a exibição é classificada como deimática. No entanto, essas categorias não são necessariamente mutuamente exclusivas. É possível que um comportamento seja tanto deimático quanto aposemático, se tanto assustar um predador quanto indicar a presença de adaptações antipredatórias.

Exibição de ameaça aposemática da tarântula brasileira

Muitos animais com defesas fracas fazem uso de padrões ameaçadores ou assustadores. Na ausência de toxinas ou outras defesas, isso é essencialmente um blefe, em contraste com o aposematismo, que envolve sinais honestos.

Deroplatys desiccata

Na biologia, sinais são traços, incluindo estruturas e comportamentos, que evoluíram especificamente porque mudam o comportamento dos receptores de maneiras que beneficiam o sinalizador. Traços ou ações que beneficiam o receptor e aumentam o risco de predação não são sinais, mas pistas.

Sistemas de sinalização são moldados pelos interesses mútuos entre sinalizadores e receptores.

Sinais dissuasores de perseguição

Sinais dissuasores de perseguição são exibidos pela presa para desencorajar os predadores de prosseguir com a perseguição. Por exemplo, as gazelas saltitam, pulando alto com as pernas rígidas e as costas arqueadas. Pensa-se que isso mostra aos predadores que as gazelas estão em excelente forma física; como resultado, predadores podem optar por perseguir uma presa diferente, que seja menos provável de deixá-los para trás. Os veados-de-cauda-branca balançam a cauda com marcas conspícuas (frequentemente pretas e brancas) quando alertados, informando o predador de que foram descobertos. Chamadas de alerta feitas por aves como o gaio-comum são sinais igualmente honestos, beneficiando tanto o predador quanto a presa: o predador é informado de que foi detectado e pode economizar tempo e energia desistindo da perseguição, enquanto a presa é protegida do ataque.

Ao realizar os saltos uma cabra-de-leque sinaliza de forma honesta que a perseguição será pouco vantajosa.

Fingindo de morto

Outro sinal dissuasor de perseguição é a tanatose (ou fingir-se de morto). A tanatose é um blefe na qual um animal performa seu próprio corpo morto. A tanatose se baseia no fato de que o perseguidor se torna irresponsável pela vítima, uma vez que a maioria captura apenas presas vivas, o predador perde o interesse na presa "morta".

O gambá-da-Virgínia se fingindo de morto

Sinais podem ser honestos, transmitindo informações que aumentam de forma útil a aptidão do receptor, ou desonestos.

Um indivíduo pode enganar ao emitir um sinal desonesto, o que pode beneficiar brevemente esse sinalizador, mas correndo o risco de prejudicar o sistema de sinalização para toda a população.

Um exemplo de sinalização desonesta vem dos caranguejos chama-maré. Machos *Austruca mjoebergi* dependem significativamente de suas garras ampliadas, para sinalizar dominância e habilidade de combate. Caranguejos que perdem suas grandes garras ocasionalmente regeneram uma garra mais leve e mais barata (requerendo menos energia para ser produzida) que, no entanto, intimida caranguejos com garras menores, embora mais fortes. A proporção de sinais desonestos é baixa o suficiente para que não seja conveniente para os caranguejos testar a honestidade de cada sinal durante um combate.

Engano tático

Omitir informação, uma forma de engano tático, pode custar caro para o enganador. Por exemplo, macacos rhesus que descobrem comida anunciam suas descobertas por meio de vocalizações em 45% das ocasiões. Aqueles que encontram comida e não chamam, mas são descobertos por outros membros do grupo, recebem significativamente mais agressões do que os que vocalizam. Presume-se que, devido a essas penalidades aos enganadores, a enganação tática ocorra de forma relativamente rara. Acredita-se que seja mais comum em formas e espécies onde o custo de ignorar um ato possivelmente enganoso é ainda maior do que o custo de acreditar nele. Por exemplo, macacos-prego de tufos às vezes emitem vocalizações de alarme falsas. O custo de ignorar um desses chamados pode ser a morte, o que pode levar a uma abordagem de 'melhor prevenir do que remediar', mesmo quando o vocalizador é um enganador conhecido.

Trapaça

O termo trapaça é utilizado na ecologia comportamental e na etologia para descrever comportamentos em que organismos obtêm benefícios às custas de outros organismos. A trapaça é comum em muitas relações mutualísticas e altruístas.

Organismos se comunicam e colaboram executando uma ampla variedade de comportamentos.

Mutualismo, ou interações mutuamente benéficas entre espécies, é comum nos sistemas ecológicos. Essas interações podem ser vistas como "mercados biológicos", onde as espécies oferecem aos parceiros bens que são relativamente baratos para elas produzirem e recebem bens que são mais caros ou até impossíveis para elas produzirem. No entanto, esses sistemas oferecem oportunidades para exploração por indivíduos que conseguem obter recursos sem oferecer nada em troca. Trapaceiros também são aqueles que utilizam recursos comuns de forma egoísta para maximizar sua aptidão individual às custas do grupo.

A seleção natural favorece a trapaça, mas existem mecanismos que a regulam.

Se indivíduos que trapaceiam conseguem obter benefícios de sobrevivência e reprodutivos sem incorrer aos custos, a seleção natural deve favorecê-los. No entanto, também existem mecanismos que impedem que trapaceiros enfraqueçam sistemas mutualísticos. Um fator principal é que as vantagens da trapaça são frequentemente dependentes de frequência.

Seleção dependente de frequência ocorre quando a aptidão de um fenótipo depende de sua frequência relativa a outros fenótipos em uma população. Fenótipos trapaceiros exibem seleção dependente de frequência negativa, um cenário em que a aptidão de um fenótipo aumenta à medida que se torna menos comum na população. Essa dinâmica ajuda a manter um equilíbrio. Em outras palavras, trapaceiros se saem bem quando tem poucos deles, mas à medida que se tornam mais abundantes, se saem mal.

Estudos sobre trapaça e comunicação desonesta em populações pressupõem um sistema orgânico que coopera.

Aposematismo

Aposematismo é a advertência de um animal, seja terrestre ou marinho, para potenciais predadores que não é adequado atacá-lo ou comê-lo. Tal inadequação pode consistir em defesas que o tornam difícil de matar e comer, como toxicidade, veneno, gosto ou cheiro desagradáveis, espinhos afiados ou uma natureza agressiva. Esses sinais de advertência podem assumir a forma de coloração conspícua, sons, odores ou outras características perceptíveis. Os sinais aposemáticos são benéficos tanto para o predador quanto para a presa, já que ambos evitam possíveis danos.

As cores brilhantes da rã-venenosa-granulada

O termo, derivando das palavras gregas antigas *ἀπό* (apo, 'afastar') *σημα* (sēma, 'sinal'), foi cunhado em 1877 por Edward Bagnall Poulton para o conceito de coloração de advertência de Alfred Russel Wallace.

Doninha-fedorenta adverte sobre suas poderosas defesas, glândulas odoríferas próximas à cauda, erguendo sua cauda e exibindo coloração de advertência

Sinais de advertência são indicações honestas, pois a conspicuidade evolui paralela com a nocividade. Em contraste com as exibições deimáticas. Além disso, espécies aposemáticas não precisam se esconder ou permanecer imóveis como fazem os organismos crípticos, permitindo que indivíduos aposemáticos desfrutem de mais liberdade em áreas expostas e passem mais tempo forrageando.

O contrassobreamento reverso do texugo-do-mel o faz conspícuo, honestamente sinalizando seu temperamento agressivo. Com pele grossa, este animal encara poucos predadores naturais.

Abaixo, leões caminham ao lado de um texugo-do-mel.

O aposematismo é uma estratégia suficientemente bem-sucedida para ter causado efeitos significativos na evolução tanto de espécies aposemáticas quanto de espécies não-aposemáticas. Espécies não-aposemáticas frequentemente evoluem para mímicas.

O aposematismo é paradoxal em termos evolutivos, pois torna os indivíduos conspícuos para os predadores, de modo que eles podem ser mortos e o traço eliminado antes que os predadores aprendam a evitá-lo.

Comportamento

O mecanismo de defesa está fundamentado na memória do, que viria a ser um, predador.

Conservadorismo dietético

O conservadorismo dietético é uma estratégia de forrageamento na qual indivíduos demonstram uma relutância prolongada em consumir alimentos novos, mesmo após superarem a neofobia. Dentro de qualquer população de forrageadores, alguns serão conservadores e outros serão aventureiros. O conservadorismo dietético e a neofobia, no entanto, são processos distintos. Há muito se reconhece que os animais hesitam em se aproximar de alimentos novos que encontram, e esse medo inicial da novidade (o significado literal de "neofobia") dura apenas alguns minutos na maioria dos animais. Em contraste, uma segunda resposta ao alimento novo foi identificada, na qual, após os forrageadores superarem sua neofobia para se aproximar e entrar em contato com o alimento novo, continuam a evitá-lo por períodos consideráveis. Essa evitação muito mais prolongada do alimento novo é chamada de conservadorismo dietético e tem uma base genética. Ao contrário da neofobia, o conservadorismo dietético não diminui rapidamente com encontros repetidos. Por exemplo, Kelly (2001) encontrou que, entre aves selvagens, alguns indivíduos evitaram alimentos novos por mais de 2 anos e 200 exposições, mesmo que o alimento novo fosse conspicuo e totalmente palatável.

Mimetismo

Na biologia evolutiva, mimetismo é uma semelhança evoluída entre um organismo e outro objeto, frequentemente um organismo de outra espécie. O mimetismo pode evoluir entre diferentes espécies ou entre indivíduos da mesma espécie. O mimetismo evolui se um receptor (como um predador) percebe a semelhança entre um mímico (o organismo que possui a semelhança) e um modelo (o organismo que é imitado) e, como resultado, muda seu comportamento de um modo que proporciona uma vantagem seletiva ao mimético. As semelhanças que evoluem no mimetismo podem ser visuais, acústicas, químicas, táteis ou elétricas, ou combinações dessas modalidades sensoriais. O mimetismo pode ser vantajoso para ambos os organismos que compartilham uma semelhança, caso em que é uma forma de mutualismo; ou o mimetismo pode ser prejudicial para um dos organismos, tornando-se parasitário ou competitivo. A convergência evolutiva entre grupos é conduzida pela ação seletiva de um receptor de sinais, ou, o enganado. Os pássaros, por exemplo, usam a visão para identificar insetos e borboletas palatáveis, enquanto evitam os nocivos. Com o tempo, insetos palatáveis podem evoluir para se assemelhar aos nocivos, tornando-se mímicos e os nocivos, modelos. No caso do mutualismo, às vezes ambos os grupos são chamados de "co-mímicos". Muitas espécies inofensivas, como as moscas-das-flores, são mímicas—batesianas—de espécies fortemente defendidas, como as vespas. Enquanto isso, espécies bem-defendidas formam anéis de mimetismo mülleriano, todas parecidas entre si. O mimetismo entre espécies de presas e seus predadores frequentemente envolve três ou mais espécies.

Em sua ampla definição, mimetismo pode incluir modelos não vivos. Os termos específicos 'disfarce' e 'mimese' são às vezes usados quando os modelos são inanimados. Animais—como louva-a-deus florais, fulgoromorfos e lagartas-geómetra—assemelham-se a galhos, cascas de árvores, folhas, excrementos de pássaros ou flores. O mimetismo de excrementos de pássaros é um exemplo interessante. Certas mariposas e lagartas se parecem com excrementos de pássaros para evitar predadores. Predadores frequentemente ignoram esses insetos porque os confundem com fezes, o que não é apetitoso.

Muitas criaturas possuem ocelos, que se hipotetiza assemelharem olhos de animais maiores. Eles podem não se assemelhar a olhos de nenhum organismo específico, e também não está claro se os animais os percebem como olhos. No entanto, os ocelos são tema de uma vasta literatura contemporânea. O modelo geralmente é outra espécie, exceto no automimetismo, onde membros da espécie imitam outras partes de seus próprios corpos, e no mimetismo intersexual, onde membros de um sexo imitam membros do outro.

Mimetismo pode resultar em uma corrida armamentista evolutiva se afetar negativamente o modelo, obrigando o modelo a evoluir aparências diferentes da do mímico.

O mimetismo não deve ser confundido com outras formas de evolução convergente que ocorrem quando espécies se tornam semelhantes umas às outras ao se adaptarem a estilos de vida semelhantes que nada têm a ver com um receptor de sinal comum.

Os mímicos podem ter modelos diferentes para diferentes estágios do ciclo de vida.

Os modelos podem ter mais de um mímico; ainda assim, a seleção dependente de frequência favorece o mimetismo quando os modelos superam os mímicos em número. Os modelos tendem a ser organismos relativamente próximos, mas o mimetismo de espécies muito diferentes entre si também é conhecido.

A maioria dos mímicos são insetos, embora também sejam conhecidos exemplos envolvendo vertebrados. A principal diferença entre o mimetismo em vertebrados e insetos é a menor diversidade e frequência observadas em vertebrados. Os 50.000 vertebrados existentes são diminutos em comparação com os mais de 1 milhão de invertebrados conhecidos. Plantas e fungos também podem ser mímicos, embora menos pesquisas tenham sido realizadas nessa área.

Defensivo

O mimetismo defensivo ou protetivo ocorre quando organismos conseguem evitar encontros prejudiciais ao enganar predadores, sendo tratados como se fossem outra coisa.

Mimetismo batesiano

Uma forma de mimetismo na qual uma espécie inofensiva evolui para imitar os sinais de advertência de uma espécie prejudicial direcionados a um predador de ambas. Recebe o nome do naturalista inglês Henry Walter Bates, que trabalhou com borboletas nas florestas tropicais do Brasil. O mimetismo batesiano é o mais conhecido e amplamente estudado dos complexos de mimetismo, de tal forma que a palavra "mimetismo" é frequentemente tratada como sinônimo de mimetismo batesiano.

O sucesso dessa exibição desonesta depende do nível de toxicidade do modelo e da abundância do modelo na área geográfica. Mimetismo batesiano em maior frequência oferece uma vantagem seletiva mais forte para o predador distinguir o mímico do modelo. Por essa razão, os mímicos costumam estar em menor número do que os modelos. Algumas populações miméticas evoluíram múltiplas formas (polimorfismo), permitindo-lhes imitar vários modelos diferentes e, assim, obter uma proteção maior.

Embora os sinais visuais tenham atraído a maior parte dos estudos, o mimetismo batesiano pode enganar qualquer um dos sentidos; algumas mariposas imitam os sinais ultrassônicos de advertência enviados por mariposas não palatáveis para predadores morcegos, constituindo mimetismo acústico batesiano, enquanto alguns peixes fracos em eletricidade parecem imitar os sinais de eletrolocalização de peixes elétricos fortes, provavelmente constituindo mimetismo elétrico.

Contexto histórico

A pesquisa de campo de Bates incluiu a coleta de quase cem espécies de borboletas das famílias Ithomiinae e Heliconiinae, além de milhares de outros espécimes de insetos. Ao organizar essas borboletas em grupos parecidos com base na aparência, começaram a surgir inconsistências. Algumas pareciam superficialmente similares a outras, a ponto de que até mesmo Bates não conseguia distinguir algumas espécies apenas pela aparência das asas. No entanto, uma análise mais detalhada de características morfológicas menos óbvias parecia mostrar que elas não eram nem remotamente relacionadas. Pouco depois de retornar à Inglaterra, Bates apresentou um artigo sobre sua teoria do mimetismo em uma reunião da Linnean Society of London em 21 de novembro de 1861, que foi publicado em 1862 como "Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley" na Transactions of the Linnean Society of London, uma revista científica de biologia e história natural. Mais tarde, detalhou suas experiências em *The Naturalist on the River Amazons*. Observou que algumas espécies apresentavam uma coloração muito marcante e voavam de maneira lenta, quase como se provocassem os predadores para que as comessem. Ele deduziu que essas borboletas eram não-palatáveis para pássaros e outros insetívoros, sendo assim evitadas por eles. Estendeu essa lógica para formas que se assemelhavam estreitamente a tais espécies protegidas e imitavam sua coloração de advertência, mas não sua toxicidade.

Um mimetismo bem conhecido, *Papilio polytes* (acima) se assemelha ao não-palável *Pachliopta aristolochiae* (abaixo).

Mimetismo mülleriano

O mimetismo mülleriano é um fenômeno natural no qual duas ou mais espécies com boas defesas e que compartilham predadores comuns passam a imitar os sinais honestos de advertência umas das outras, para benefício mútuo.

O benefício do mimetismo mülleriano é que os predadores precisam ter apenas um encontro desagradável com um dos membros de um grupo de mímicos müllerianos, e, a partir de então, evitam toda coloração semelhante, independentemente de pertencer à mesma espécie do encontro inicial.

A borboleta-vice-rei (acima) parece muito semelhante à borboleta-monarca (abaixo), que tem um gosto desagradável. Embora por muito tempo tenha sido considerada um exemplo de mimetismo batesiano, a borboleta-vice-rei foi recentemente descoberta como igualmente não-palátavel quanto a monarca, tornando este um caso de mimetismo mülleriano."

Müller escreveu em 1878 que 'espécies defendidas podem evoluir uma aparência semelhante para compartilhar os custos da educação dos predadores.'

Presas diferentes de um mesmo predador poderiam usar seus próprios sinais de advertência, mas isso não faria sentido para nenhuma das partes. Se todas pudessem concordar em um sinal de advertência comum, o predador teria menos experiências danosas, e as presas perderiam menos indivíduos na educação do predador. Isso pode levar à evolução tanto do mimetismo batesiano quanto do mimetismo mülleriano, dependendo se o mímico é mesmo impróprio para consumo ou um aproveitador.

No mercado

O zoologista evolucionista Thomas N. Sherratt sugere que diferentes tipos de mimetismo ocorrem em marcas e produtos. Ele observa que formas distintivas, como o formato da garrafa da Coca-Cola, são protegidas por empresas, enquanto concorrentes frequentemente imitam esses motivos famosos para se beneficiar do investimento e da reputação de seus conhecidos concorrentes, configurando o mimetismo batesiano. Sherratt nota que a embalagem das marcas próprias de batatas fritas em supermercados britânicos é consistentemente codificada por cores: vermelho para o sabor com sal, verde para sal e vinagre, e azul para queijo e cebola. Ele argumenta que essa distribuição de padrões é muito improvável de ter surgido por acaso. Nessa situação, a semelhança é intencional para informar os clientes de forma confiável (sinalização honesta) sobre o que cada embalagem contém, beneficiando mutuamente de maneira semelhante ao mimetismo mülleriano.

Mimetismo gilbertiano

O mimetismo gilbertiano envolve apenas duas espécies. O potencial hospedeiro (ou presa) afasta seu parasita (ou predador) ao imitá-lo, sendo o oposto do mimetismo agressivo hospedeiro-parasita. O termo foi cunhado por Pasteur para descrever esses sistemas raros de mimetismo e é nomeado em homenagem ao ecólogo americano Lawrence E. Gilber

O mimetismo gilbertiano ocorre no gênero *Passiflora*. As folhas dessa planta contêm toxinas que desencorajam animais herbívoros. No entanto, algumas larvas de borboletas do gênero *Heliconius* desenvolveram enzimas que degradam essas toxinas, permitindo que se especializem nesse gênero. Isso criou uma pressão seletiva adicional sobre as plantas hospedeiras, que evoluíram estípulas que imitam ovos maduros de *Heliconius* próximos ao ponto de eclosão. Essas borboletas tendem a evitar a colocação de ovos próximos aos já existentes, o que ajuda a evitar a competição intraespecífica exploratória entre as lagartas — aquelas que colocam ovos em folhas vagas proporcionam a seus descendentes uma maior chance de sobrevivência. A maioria das larvas de *Heliconius* é canibalística, o que significa que ovos mais antigos nas folhas eclodem primeiro e comem os recém-chegados. Assim, parece que essas plantas evoluíram "ovos falsos" sob pressão seletiva desses inimigos herbívoros. Além disso, os ovos falsos também são nectários, atraindo predadores das lagartas, como formigas e vespas, para uma defesa adicional.

Mimetismo vaviloviano

Na botânica, o mimetismo vaviloviano (também conhecido como mimetismo de cultivo ou mimetismo de ervas daninhas) é uma forma de mimetismo em plantas onde uma erva daninha evolui para compartilhar uma ou mais características com uma planta domesticada através de gerações de seleção artificial. Trata-se de uma forma de mimetismo disjunto, com o modelo que é aceitável para o enganado. Em complexos de mimetismo disjunto, três espécies diferentes estão envolvidas, a erva daninha mímica, um modelo de cultivo protegido e os humanos como receptores dos sinais (enganados).

Mimetismo emsleyano, também chamado de mimetismo mertensiano, descreve um mimetismo atípico em que uma presa mortal imita uma espécie menos perigosa.

O cenário para o mimetismo emsleyano é um pouco mais difícil de entender que para outros tipos de mimetismo, uma vez que, em outros tipos de mimetismo, normalmente é a espécie mais prejudicial que serve como modelo. Porém se um predador morre, ele não pode aprender a reconhecer um sinal de advertência. Em outras palavras, não há vantagem em ser aposemático para um organismo que provavelmente matará qualquer predador que consiga envenenar; tal animal se sairia melhor camuflado, para evitar ataques por completo. Ainda assim, se houver alguma outra espécie que seja prejudicial, mas não mortal, bem como aposemática, o predador pode aprender a reconhecer suas cores de advertência e evitar tais animais. Uma espécie mortal então pode se beneficiar ao mimetizar o organismo aposemático menos perigoso, se isso reduz o número de ataques.

Agressivo

Mimetismo agressivo é o mimetismo na qual predadores, parasitas ou parasitoides compartilham sinais parecidos, utilizando um modelo inofensivo, o que lhes permite evitar serem identificados corretamente por suas presas ou hospedeiros.

O mimetismo agressivo pode incluir vários tipos de exploração, como quando uma orquídea explora um inseto macho ao mimetizar uma fêmea sexualmente receptiva (ver pseudocópula, p. 56).

Tratado separadamente está o mimetismo molecular; por exemplo, um vírus pode mimetizar as propriedades moleculares de seu hospedeiro, garantindo acesso às suas células.

O mimetismo agressivo geralmente envolve o predador usando sinais que atraem potenciais presas em sua direção, estratégia que os permite simplesmente sentar e esperar que a presa venha. A promessa de comida ou sexo é comumente usada como isca.

O *engodo caudal* é um movimento de contorção voluntária da cauda para seduzir presas. Uma forma de mimetismo que é usada por várias espécies, como a Víbora com chifres e cauda-de-aranha, cujo rabo se parece com uma aranha, assim atraindo aves.

Pseudocerastes urarachnoides

Por outro lado, o lagarto-de-chifres usa sua cauda para imitar a aparência de seu corpo, auxiliando na defesa em vez de na predação (ver automimetismo, p. 57).

Outros movimentos similares de contorções da cauda atuam como sinais de advertência e são causados por situações de estresse.

De volta ao mimetismo agressivo, machos são atraídos para o que parece ser uma fêmea sexualmente receptiva, para serem comidos.

Vaga-lumes do gênero *Photuris* emitem os mesmos sinais luminosos que fêmeas do gênero *Photinus* emitem como sinal de acasalamento. Vaga-lumes machos de vários gêneros diferentes são atraídos por essas "femmes fatales", pois as fêmeas predadoras conseguem identificar a espécie do macho e emitem o sinal usado pelas fêmeas da espécie do macho. Esse mimetismo pode ter evoluído a partir de sinais não relacionados ao acasalamento que se modificaram para a predação.

Mimetismo agressivo não precisa envolver o sentido da visão. Por exemplo, o inseto-assassino preda aranhas, adentrando suas teias e puxando os fios de seda. Isso produz vibrações que correspondem ao padrão de vibrações feitas pelas presas típicas capturadas na teia, fazendo com que a aranha se aproxime

Sistemas miméticos bipolares

Sistemas de mimetismo envolvendo apenas duas espécies são conhecidos como bipolares. Apenas um arranjo bipolar é possível aqui, quando o enganado é ele próprio o modelo.

Parasitismo de ninhada

O parasita de ninhada manipula um hospedeiro, seja da mesma ou de outra espécie, para criar seus filhotes como se fossem seus próprios filhos, geralmente utilizando mimetismo de ovos, com ovos que se assemelham aos do hospedeiro.

A estratégia evolutiva alivia os pais parasitas do investimento na criação dos filhotes. Isso permite que os pais parasitas dediquem mais tempo a outras atividades, como forrageamento e a geração de mais filhotes.

Um chupim sendo alimentado por um tico-tico

Este benefício vem ao custo de provocar uma corrida armamentista evolutiva entre parasita e hospedeiro, à medida que coevoluem: muitos hospedeiros desenvolveram defesas contra o parasitismo de ninhada, como reconhecer e jogar fora ovos parasitas ou abandonar ninhos parasitados e começar de novo. Não fica muito claro por que a maioria dos hospedeiros cuida dos filhotes parasitas, dado que, por exemplo, os filhotes de cuco diferem marcadamente dos filhotes do hospedeiro em tamanho e aparência.

Tico-tico e chupim

Uma explicação, a hipótese da máfia, propõe que adultos parasitas retaliam destruindo os ninhos de hospedeiros onde ocorreu a rejeição; há evidências experimentais que apoiam essa ideia.

Hipótese da similaridade

É proposto que fêmeas de cuco escolham hospedeiros com características de ovos semelhantes aos seus. A hipótese ainda sugere que a fêmea monitorea uma população de possíveis hospedeiros e escolhe ninhos dentro desse grupo.

Hipótese da Máfia

A hipótese da máfia postula que ovos de parasitas de ninhada são aceitos pelo hospedeiro por medo de retaliação (destruição do ninho) por parte do parasita, como um exemplo de coevolução.

Amotz Zahavi a propôs em 1979, e foi testada por Manuel Soler em 1995.

Maria Abou Chakra, do Instituto Max Planck de Biologia Evolutiva, entre outros, modelou matematicamente com sucesso a hipótese da máfia como uma estratégia viável, condicionada a dois fatores:

hospedeiros são capazes de aprender
parasitas revisitam os ninhos

Mimetismo wickleriano-eisneriano ou mimetismo de espécies inofensivas

A presa não precisa ser atraída para o predador para que este se beneficie: é suficiente que o predador simplesmente não seja identificado como uma ameaça. Mímicos wicklerianos-eisnerianos podem se assemelhar a um aliado mutualístico ou a uma espécie de pouca importância para a presa, como um comensal.

Mimetismo de peixe-limpador

O mimetismo de espécies mutualistas é observado em peixes de recifes de coral, entre as estações de limpeza, onde os modelos, certos peixes limpadores, são bastante prejudicados pela presença do mímico.

O falso peixe-limpador (*Aspidontus taeniatus*) é uma espécie de blênio-dente-de-pente que imita tanto a dança quanto a aparência do *Labroides dimidiatus* (o limpador-com-listra-azul), uma espécie de coloração semelhante. Aparentemente ele imita essa espécie para evitar a predação, além de ocasionalmente morder as nadadeiras de suas vítimas em vez de consumir parasitas. A maioria dos ataques velados ocorre em peixes juvenis, pois os adultos que foram atacados no passado podem evitar ou até atacar o *A. taeniatus*.

Embora *A. taeniatus* imite *L. dimidiatus* na cor, morfologia e no modo de nadar, o falso peixe-limpador engana com muito menos frequência do que relatado inicialmente. Sugere-se que a principal razão para a mimetização do falso peixe-limpador não seja trapacear e se alimentar da carne dos peixes-clientes, mas evitar a predação por aqueles peixes que não predam *L. dimidiatus*. O mimetismo agressivo normalmente resulta no consumo completo da presa por um predador mímico (como o peixe-pescador) ou no consumo parcial da presa por um mímico pouco atraente. Em ambos os casos, a presa raramente ou nunca descobre o disfarce do mímico. O fato de *A. taeniatus* ser facilmente identificado pelos peixes-clientes ajuda a dissipar a noção de que ele seja principalmente um mímico agressivo.

A grande diferença na aparência entre o falso peixe-limpador e seu modelo é a localização da boca.

Mimetismo agressivo críptico

O mimetismo agressivo críptico ocorre quando o predador imita algo para qual sua presa mostra indiferença. Ao contrário dos casos mencionados acima, o predador é ignorado pela presa, permitindo-o que evite a detecção até que a presa esteja próxima o suficiente para o ataque. Isso é efetivamente uma forma de camuflagem. O gavião-urubu (*Buteo albonotatus*), que se assemelha ao urubu-de-cabeça-vermelha (*Cathartes aura*), pode ser um exemplo disso. Ele voa junto com eles, rompendo repentinamente a formação e emboscando sua presa. Há certa controvérsia sobre se isso constitui realmente um caso de mimetismo.

Parasitas mimetizando as presas do hospedeiro

Tal qual predadores como o peixe-pescador tem estruturas que atraem suas presas para perto, para devorá-las inteiras, alguns parasitas imitam as presas de seu hospedeiro, mas com os papéis invertidos; o parasita é comido pelo hospedeiro. Essa manipulação oferece ao parasita uma entrada fácil no hospedeiro, no qual ele pode se alimentar e continuar seu ciclo de vida. Pesquisadores podem ser capazes de prever o hospedeiro desses parasitas com base em sua aparência e comportamento. Um exemplo é o gênero de mexilhão *Lampsilis*, que se alimenta das brânquias de peixes na fase larval de seu desenvolvimento. Uma vez maduros, deixam o peixe como moluscos adultos. Entrar no hospedeiro não é uma tarefa fácil, apesar de várias milhares de larvas serem liberadas de uma só vez. Isso é especialmente pertinente em corpos d'água corrente, como riachos, onde não podem permanecer em substrato e esperar serem capturadas durante a forrageação. As fêmeas de *Lampsilis* desenvolveram uma técnica especial para entregar suas crias a um hospedeiro adequado. Estruturas na borda de seu manto são capazes de captar o interesse dos peixes. Algumas dessas estruturas se assemelham a pequenos peixes, com manchas oculares, uma "cauda" e listras horizontais, e podem até se mover de forma semelhante, como se estivessem enfrentando a correnteza (reotaxia). Quando são sombreadas por um peixe, as larvas são expelidas de maneira forçada, tornando-se ecto-parasitas em seu hospedeiro desavisado. Algumas espécies de *Lampsilis*, notavelmente *Lampsilis ovata*, atraem peixes do gênero *Micropterus*, enquanto o gênero *Villosa* possui iscas de manto semelhantes a peixes que atraem peixes predadores como o *Percina*. *Cercaria mirabilis*, um trematódeo, possui uma fase larval especialmente grande, a cercária, que se assemelha a um pequeno crustáceo ou larva de mosquito. Ela imita o comportamento locomotor de tais animais, facilitando a sua captura por peixes predadores.

Outro exemplo de trematódeo parasita é visto em ambiente terrestre. *Leucochloridium* é um gênero de planária (filó Platyhelminthes) que se desenvolve no intestino de pássaros cantores. Seus ovos saem pelas fezes do pássaro e então são ingeridos por *Succinea*, um caracol terrestre que vive em ambientes úmidos. Os ovos se transformam em larvas dentro deste hospedeiro intermediário, em seguida, devem encontrar o caminho para o sistema digestivo de um pássaro adequado. O problema é que esses pássaros não comem caracóis, então o esporocisto precisa achar uma maneira de manipular seu futuro hospedeiro para que o coma. Ao contrário de espécies relacionadas, esses parasitas são brilhantemente coloridos e capazes de se mover de forma pulsátil. O esporocisto força a entrada nos pedúnculos oculares do caramujo e pulsa em alta velocidade, expandindo o tentáculo no processo. Isso afeta o comportamento do hospedeiro, fazendo com que o caracol se mova em direção à luz, que normalmente evitaria. Esses fatores combinados tornam os esporocistos altamente visíveis, levando à sua ingestão por um pássaro cantor faminto. O caracol então regenera seus tentáculos, e *Leucochloridium* pode continuar seu ciclo de vida.

Cleptoparasitismo (significando "parasitismo por roubo") é uma forma de alimentação na qual um animal toma deliberadamente a comida de outro.

Gaivota-ocidental em perseguição à andorinha-do-mar-elegante

Várias espécies de gaivotas roubam comida de humanos, como, por exemplo, comida pra viagem em resorts à beira-mar.

Algumas moscas (Diptera) são cleptoparasitas. Dentro da família Milichiidae, comumente conhecidas como moscas ‘boca-livre’ ou moscas chacais, milichiids adultos visitam teias de aranha para se alimentar de sobras de percevejos. Moscas do gênero *Bengalia* roubam comida e pupas transportadas por formigas e frequentemente são encontradas ao longo das trilhas de forrageamento dessas formigas.

A relação entre hienas-malhadas e leões, na qual cada espécie rouba as presas da outra, exemplifica o cleptoparasitismo. Chitas são alvos comuns. Ursos, coiotes e lobos são bastante oportunistas e todos apresentam esse comportamento.

Macacos-caranguejeiro também mostraram tais tendências. Todas as espécies de hienas praticam isso quando possível, assim como os chacais.

Chacal

É comum humanos caçadores pegarem os restos de presas frescas de outros carnívoros, como leões.

Essa estratégia deve ser seguida apenas se for evolutivamente estável, o que significa oferecer uma vantagem seletiva para os indivíduos que a praticam. O cleptoparasitismo envolve custos de tempo e energia que poderiam ser usados diretamente para se alimentar, portanto, este custo deve ser superado pelo benefício em energia obtido com a comida roubada. Modelagem matemática sugere que, quando a comida é abundante, a alimentação direta é a melhor estratégia; quando a abundância de alimento cai abaixo de um nível crítico, o cleptoparasitismo se torna repentinamente vantajoso, e interações agressivas se tornam comuns. Da mesma maneira, quando as potenciais vítimas são raras ou estão amplamente dispersas, o tempo necessário para encontrá-las pode não justificar a comida roubada.

Modelos evolutivos de compartilhamento de alimentos

Biologistas evolucionistas desenvolveram vários modelos teóricos para explicar a evolução do comportamento de compartilhar comida—"definido como a transferência, sem resistência, de alimento" de um indivíduo motivado por comida para outro—entre humanos e outros animais.

Modelos de compartilhamento de alimentos são baseados na teoria geral da evolução e, quando aplicados ao comportamento humano, se enquadram no campo da ecologia comportamental humana. Pesquisadores desenvolveram vários tipos de modelos de compartilhamento de alimentos, envolvendo fenômenos como seleção de parentesco, altruísmo recíproco, cooperação e roubo tolerado.

A seleção de parentesco é um processo pelo qual a seleção natural favorece um traço devido aos seus efeitos positivos no sucesso reprodutivo dos parentes de um organismo, mesmo que isso implique um custo para a sobrevivência e reprodução do próprio organismo. A seleção de parentesco pode levar à evolução do comportamento altruísta.

Em biologia, altruísmo refere-se ao comportamento de um indivíduo que aumenta a aptidão de outro indivíduo enquanto diminui a própria.

Modelos recíprocos de compartilhamento de alimentos geram expectativas sobre quando e como um receptor de alimentos de um doador compartilhará alimentos em uma interação futura com esse doador.

A cooperação toma lugar quando um grupo de organismos trabalha ou age em conjunto para um benefício coletivo do grupo, em vez de competir para obter benefícios individuais egoístas.

Roubo tolerado

Modelos de roubo tolerado buscam explicar por que, em algumas sociedades de caçadores-coletores, o comportamento de ficar vasculhando é tolerado por outros membros do grupo. De acordo com a teoria da redução da variância, vale mais a pena aceitar isso do que deixar comida estragar.

Mimetismo de recompensas

Plantas com flores, às vezes em conjunto com fungos, mimetizam recompensas que atraem insetos. Algumas "plantas enganosas" imitam a fonte de alimento dos polinizadores, com estruturas florais que se assemelham a frutos.

Em um caso complexo, um mimetismo floral é induzido pelo fungo ascomiceto *Monilinia vaccinii-corymbosi*. Este patógeno fúngico de plantas infecta as folhas dos mirtilos, fazendo com que elas secretem açúcares, imitando, assim, o néctar das flores. A olho nu, as folhas não parecem flores, mas ainda assim atraem insetos polinizadores, como abelhas, usando um sinal ultravioleta. Este caso é incomum, pois o fungo se beneficia do engano, mas são as folhas que atuam como mímicas, sendo prejudicadas no processo. É semelhante ao mimetismo hospedeiro-parasita, mas o hospedeiro não recebe o sinal. Tem algo em comum com o automimetismo, mas a planta não se beneficia do mimetismo; em vez disso, a ação do patógeno é necessária para produzi-lo.

Pseudocopulação

Pseudocópula descreve comportamentos semelhantes à cópula que servem a uma função reprodutiva para um ou ambos os participantes, mas que não envolvem ato sexual. Geralmente, aplica-se a polinizadores que tentam copular com flores.

Algumas flores mimetizam visualmente uma potencial fêmea parceira, mas os estímulos-chave costumam ser químicos e táteis. Essa forma de mimetismo em plantas é chamada de mimetismo pouyanniano.

Automimetismo

Automimetismo diz respeito às circunstâncias em que uma parte do corpo de um animal imita outra. Isso pode ajudar um animal a sobreviver a um ataque ou ajudar predadores a parecer inofensivos.

Várias espécies de corujas possuem olhos falsos na parte de trás da cabeça, enganando predadores para que reajam como se estivessem sendo alvos de um olhar intimidador.

Mancha ocelar

Uma mancha ocelar (às vezes chamada de ocelo) é uma marcação que se assemelha a um olho.

Muitas borboletas, como esta *Mycalesis patnia*, têm manchas ocelares em suas asas.

As manchas ocelares podem ser explicadas de pelo menos três maneiras diferentes. Elas podem ser uma forma de mimetismo, em que uma mancha no corpo de um animal se assemelha ao olho de um outro animal, para enganar espécies predadoras ou presas em potencial. Elas podem ser uma forma de auto-mimetismo, para desviar a atenção de um predador das partes mais vulneráveis do corpo da presa. Ou podem servir para fazer a presa parecer não comestível ou perigosa.

As manchas ocelares podem desempenhar um papel na comunicação intraespecífica ou no cortejo; o exemplo mais conhecido é provavelmente os olhos nas penas de exibição do pavão.

O processo biológico de formação de padrões (morfogênese) das manchas ocelares em uma grande variedade de animais é controlado por um pequeno número de genes ativos no desenvolvimento embrionário.

Ocelos artificiais têm mostrado reduzir a predação de gado por leões.

Experimento com ocelos artificiais no gado em Botsuana. Tanto os ocelos (à esquerda) quanto as marcações em forma de cruz (no centro) protegeram o gado da predação por leões, em comparação com os controles não marcados (à direita)

O gado esteve sempre em grupos misturados, com animais marcados e não marcados; não se sabe se marcar todos os animais de um rebanho proporcionaria proteção eficaz.

Máscaras oculares disruptivas

O olho possui uma forma distinta e uma coloração escura ditada por sua função, sendo alojado na cabeça vulnerável, o que o torna um alvo natural para predadores. Ele pode ser camuflado por um padrão disruptivo adequado, disposto de forma a se estender até o olho ou passar por ele, às vezes formando uma faixa de camuflagem ocular.

O zoologista Hugh Cott reconheceu a importância de esconder o olho em seu livro de 1940 *Adaptive Coloration in Animals*. Ele destaca a 'conspicuidade inerente dos olhos,' que 'se destaca de todo o resto e prende a atenção.' Em suas palavras: 'O valor disruptivo de um padrão reside em sua tendência de esconder a verdadeira forma de um animal, sugerindo uma forma falsa [...]. Enquanto a configuração falsa for reconhecida em preferência à real, o ocultamento estará efetuado.'

A ave trepadeira-azul tem uma faixa que une o bico, o olho e o corpo

Coloração disruptiva

A coloração disruptiva atua quebrando os contornos de um animal, com um padrão de forte contraste. Muitas vezes, é combinada com outros métodos de crípsia, incluindo a correspondência com a cor do plano de fundo e o contrassombreamento.

“A função de um padrão disruptivo é prevenir ou atrasar o máximo possível o primeiro reconhecimento de um objeto pela visão”, observou Hugh Cott.

Além disso, ele explica que, em condições ideais, a correspondência com a cor do plano de fundo junto com o contrassombreamento "seriam suficientes para tornar um animal absolutamente invisível contra um plano de fundo básico."

O padrão disruptivo marcante da plumagem do filhote de borrelho-de-coleira-dupla ajuda esta ave precoce a evitar a detecção em seu ambiente de pradaria aberta.

Disruptivo e distrativo ambos dependem de marcas conspícuas, mas diferem em seus mecanismos e, portanto, no tamanho e na posição das marcas para maior eficácia.

Marcas distrativas

Marcas distrativas chamam a atenção do observador para longe do objeto como um todo.

Coruja-das-neves

Camuflagem

A camuflagem é um método de ocultação que usa materiais, cores, ou luz, para mesclar animais ou objetos ao seu ambiente.

Embora a camuflagem possa aumentar a aptidão de um organismo, ela tem custos genéticos e energéticos. Há uma troca entre detectabilidade e mobilidade. Espécies camufladas para se adequar a um microhabitat específico têm menos probabilidade de serem detectadas quando estão neste microhabitat, mas precisam gastar energia para alcançá-lo e, às vezes, para permanecer nessas áreas. Fora do microhabitat, o organismo tem uma grande chance de ser detectado.

A camuflagem generalizada permite espécies evitarem predação numa ampla variedade de fundos de habitat, mas é menos eficaz.

O desenvolvimento de estratégias de camuflagem generalizadas ou especializadas depende fortemente da composição biótica e abiótica do ambiente circundante.

No oceano aberto, onde não há plano de fundo, os principais métodos de camuflagem são a transparência, a coloração prateada e o contrassobreamento.

Transparência

A transparência é comum, até mesmo dominante, em animais do mar aberto, especialmente aqueles que vivem em águas relativamente rasas. Ela é encontrada em plâncton de muitas espécies, assim como em animais maiores, como as águas-vivas.

Aphia minuta, uma espécie de peixe pertencente à família Gobiidae

Alguns tecidos, como os músculos, podem se tornar transparentes se forem muito finos ou organizados em camadas ou fibrilas regulares que são menores do que o comprimento de onda da luz visível. Exemplos familiares de partes do corpo transparentes são o cristalino e a córnea do olho dos vertebrados. O cristalino é composto pela proteína cristalina; a córnea é formada pela proteína colágeno. Outras estruturas não podem ser tornadas transparentes, notavelmente as retinas ou estruturas equivalentes de absorção de luz nos olhos — elas precisam absorver luz para funcionar.

Prateamento

Quando a transparência não pode ser alcançada, ela pode ser imitada de forma eficaz pelo prateamento, tornando o corpo do animal altamente refletivo. Em profundidades médias no mar, a luz vem de cima, portanto, um espelho orientado verticalmente torna animais como peixes invisíveis de lado.

O arenque do atlântico é um típico peixe prateado de profundidades médias

Autodecoração

A autodecoração é um método de camuflagem no qual os animais selecionam e anexam materiais—às vezes vivos—de seu ambiente para si mesmos para se camuflar.

O método foi descrito em 1889 por William Bateson, que observou caranguejos decoradores *Stenorhynchus*.

Em *The Colours of Animals* (1890) de Edward Bagnall Poulton, foi classificado como "proteção adventícia," e como "coloração de ocultação adventícia" ou "semelhança adventícia" no livro *Adaptive Coloration in Animals* (1940) de Hugh Bamford Cott, que o comparou à maneira como os aborígenes australianos caçam aves aquáticas cobrindo os rostos com folhas de nenúfares.

O ouriço-do-mar decorado com conchas

Em 1889, William Bateson observou em detalhes a maneira como os caranguejos decoradores fixam materiais em suas costas. Ele notou que "todo o processo é extremamente humano e intencional" e que, se um caranguejo *Stenorhynchus* for limpo, ele "imediatamente começará a se revestir novamente com o mesmo cuidado e precisão de antes".

Eles se decoram fixando em maior parte animais sedentários e plantas em seus corpos como camuflagem, ou, se os organismos anexados forem nocivos, afastam predadores por meio de aposematismo.

Hugh Cott descreveu os caranguejos decoradores como usando "ocultação proporcionada por máscaras de material adventício", dando como exemplo o grande caranguejo-aranha *Hyas araneus* da Grã-Bretanha, "que disfarça a si mesmo perfeitamente". Quando espécimes de *H. araneus* foram transferidos de um ambiente onde todos os caranguejos estavam camuflados com pequenos pedaços de alga para ambientes diferentes, todos redecoraram-se com materiais locais após uma noite. Um estava entre corais e foi coberto com um denso arbusto da *Sertularia abietina* (um hidrozóico). Outro estava sobre pequenas conchas e cascalho, e foi decorado com esses materiais. Um terceiro estava entre *Antedon rosaceus* (um crinoide) e tinha usado pedaços quebrados dos braços do crinoide como decoração.

Ultra-negritude

Superfície extremamente negra, correspondendo a um fundo muito escuro.

Seguindo para o fundo do mar, alguns peixes possuem pele extremamente negra, refletindo menos de 0,5% da luz ambiente. O peixe *Oneirodes* tem uma pele particularmente negra que reflete apenas 0,044% da luz com comprimento de onda de 480 nm. Essa ultra-negritude é alcançada através de uma camada fina, mas contínua, de partículas na derme, chamadas melanossomos. Essas partículas absorvem a maior parte da luz e também são dimensionadas e moldadas de forma a espalhar, em vez de refletir, a luz restante. Modelos sugerem que essa camuflagem reduz a distância à qual tal peixe pode ser detectado em um fator de 6 em comparação com um peixe com uma refletância nominal de 2%. Espécies com essa adaptação estão dispersas em várias ordens da árvore filogenética dos peixes ósseos, indicando que a seleção natural impulsionou a evolução convergente da camuflagem ultra-negra muitas vezes de forma independente.

Camuflagem ativa

Alguns animais, como camaleões e polvos, são capazes de mudar ativamente o padrão e as cores de sua pele. Polvos, por sua vez, possuem a capacidade de mudar de cor 177 vezes por hora.

Em sua obra *A Origem das Espécies*, Darwin escreveu:

Quando vemos insetos herbívoros verdes e os que se alimentam de casca em cinza-moteado; a perdiz alpina branca no inverno, a perdiz-vermelha na cor da urze e a perdiz-preta na cor da terra turfa, devemos acreditar que essas cores são úteis para essas aves e insetos na proteção contra perigos. As perdizes, se não forem destruídas em algum momento de suas vidas, aumentariam em número incontável; sabe-se que elas sofrem muito com aves de rapina; e os falcões são guiados pela visão para encontrar suas presas, a tal ponto que em algumas partes do continente, as pessoas são advertidas a não manter pombos brancos, por serem os mais propensos à destruição. Assim, não vejo razão para duvidar que a seleção natural possa ser extremamente eficaz em conferir a cor adequada a cada tipo de perdiz e em manter essa cor, uma vez adquirida, verdadeira e constante.

Camuflagem de movimento

Imitando o fluxo óptico do fundo

Libélula

Este é o foco principal do trabalho sobre camuflagem de movimento e frequentemente é tratado como sinônimo dela.

Movimentos furtivos

Uma estratégia é minimizar o movimento real, como quando predadores, como tigres, perseguem suas presas movendo-se de forma muito lenta e furtiva.

Minimizando os sinais de movimento

Quando o movimento é necessário, uma estratégia é minimizar os sinais de movimento, por exemplo, evitando balançar os membros.

Perseguição com camuflagem de movimento

O perseguidor escolhe seu caminho para permanecer na linha entre o alvo e um ponto de referência. Isso permite que se aproxime enquanto parece estacionário do ponto de vista do alvo. O perseguidor se torna maior à medida que se aproxima do alvo, mas de qualquer forma não parece se mover.

A camuflagem às vezes é facilitada pelo movimento

Como acontece com o dragão-marinho-folhado e alguns bichos-pau, que complementam sua camuflagem passiva balançando como plantas ao vento ou em correntes oceânicas, atrasando sua identificação por meio da crípse de movimento.

Crípse de movimento e movimento mascarado

O movimento chama a atenção de animais presa em alerta para predadores e de predadores enquanto caçam suas presas. A maioria dos métodos de crípse, portanto, também exige um comportamento críptico adequado, como deitar e ficar imóvel para evitar ser detectado, ou, no caso de predadores à espreita, como o tigre, mover-se com extrema furtividade, tanto lentamente quanto silenciosamente, observando sua presa em busca de qualquer sinal de que ela está ciente de sua presença. Um exemplo da combinação de comportamentos e outros métodos de crípse envolvidos é o de girafas jovens, que buscam coberturas, se deitam e permanecem imóveis, muitas vezes por horas até que suas mães retornem; o padrão de sua pele se mistura com o padrão da vegetação, enquanto a cobertura escolhida e a posição deitada juntas ocultam as sombras dos animais. Da mesma forma, o lagarto-com-chifres-de-cauda-chata se adapta para deitar-se no chão do deserto, contando com a imobilidade, a coloração críptica e o ocultamento de sua sombra para evitar ser notado por predadores. No oceano, o dragão-marinheiro-folhado balança mimeticamente, como as algas entre as quais repousa, como se fosse agitado pelas correntes de água. Esse movimento de balanço também é observado em alguns insetos, como o bicho-pau-espinhoso, *Extatosoma tiaratum*. O comportamento pode ser de crípse de movimento, prevenindo a detecção, ou de movimento mascarado, promovendo a classificação errônea, ou uma combinação dos dois.

Deslumbre de movimento

A maioria dos métodos ajuda a se esconder no cenário; mas o deslumbre de movimento protege sem ocultar.

O deslumbre de movimento confunde o observador com um padrão chamativo, fazendo o objeto visível, mas momentaneamente difícil de localizar.

Esse método pode reduzir a capacidade dos predadores de estimar com precisão a velocidade e a direção da presa, aumentando as chances de fuga. O deslumbre de movimento distorce a percepção da velocidade e é mais eficaz em altas velocidades; listras também podem distorcer a percepção do tamanho (e, assim, a distância percebida até o alvo).

Confusão predatória

À medida que o grupo se move, o predador encontra mais dificuldade para identificar um indivíduo específico da presa.

Uma única zebra é difícil de capturar em meio a um bando.

Ainda mais, quando se movendo rapidamente, as listras das zebras criam um efeito confuso, cintilante, de deslumbre de movimento nos olhos do predador.

Essa teoria se baseia na ideia de que acaba sendo difícil para os predadores escolherem presas individuais nos grupos, pois os muitos alvos em movimento criam uma sobrecarga sensorial no sistema visual do predador.

Mobbing

Mobbing é um termo usado para fazer referência a uma constelação de padrões comportamentais que envolvem animais agrupando-se em torno de um potencial predador e usando movimentos repetitivos de aproximação e afastamento, podendo evoluir de uma simples inspeção ao predador até perseguições e ataque físico ao alvo (Caro, 2005). Em alguns animais, esse comportamento é acompanhado pela emissão de vocalizações altas e repetidas, que geralmente atraem outros indivíduos que também são potenciais presas, inclusive de espécies diferentes.

Grupo de bois-almiscarados em formação defensiva, chifres prontos

O apresentador David Attenborough afirmou: "As pessoas que nos acusam de colocar muita violência [deveriam ver] o que deixamos na sala de edição." Sustenta-se que documentários sobre vida selvagem apresentam a natureza como um espetáculo a ser consumido passivamente pelos espectadores, além de um lugar sagrado e único que precisa de proteção. Além disso, destaca-se como as dificuldades enfrentadas pelos animais são retratadas de maneira a dar a impressão de que os animais selvagens, por meio de processos adaptativos, conseguem superar esses fatores de risco. O desenvolvimento de tais traços adaptativos ocorre ao longo de várias gerações de indivíduos que provavelmente experimentarão muito sofrimento e dificuldades em suas vidas, enquanto transmitem seus genes.

David Pearce, um transhumanista e defensor de soluções tecnológicas para reduzir o sofrimento dos animais selvagens, é altamente crítico da representação desse sofrimento em documentários sobre vida selvagem. Ele argumenta: "Os programas sobre vida selvagem têm seus momentos tristes, certamente. No entanto, o sofrimento nunca dura muito. É sempre compensado por platitudes reconfortantes sobre o equilíbrio da Natureza, o bem da manada e uma espécie de teodiceia secular pobre em defesa da Mãe Natureza, que nos tranquiliza de que não é tão ruim assim."

A predação tem sido historicamente vista como um mal natural no contexto do problema do mal e tem sido considerada uma preocupação moral para os cristãos que se envolveram com a teodiceia. Os males naturais às vezes são entendidos como algo que a humanidade deve trabalhar para aliviar ou como parte de um bem maior que justifica a existência desse tipo de mal. Tomás de Aquino defendia a última perspectiva, argumentando que "defeitos" na natureza, como a predação, levavam ao "bem de outro, ou mesmo ao bem universal" e que, se "todo mal fosse prevenido, muito bem estaria ausente do universo."

Dentro das Escrituras Cristãs e Hebraicas, há várias profecias que descrevem um futuro Céu ou Terra onde a predação não é mais uma característica da natureza, incluindo a profecia de Isaías que diz: "[o] lobo viverá com o cordeiro, o leopardo se deitará com o cabrito, o bezerro e o leão e o vitelo juntos, e uma criança pequena os guiará."

Em seus cadernos (escritos entre 1487 e 1505), Leonardo da Vinci questionou por que a natureza não era estruturada de uma forma que impedisse os animais de serem forçados a consumir uns aos outros para sobreviver.

David Hume fez várias observações sobre a predação e o sofrimento experimentado pelos animais selvagens em "Diálogos sobre a Religião Natural" (1779), afirmando que os "mais fortes se alimentam dos mais fracos e os mantêm em perpétuo terror e ansiedade."

A inevitabilidade de tais ciclos de destruição e criação foi uma causa do pessimismo filosófico de Leopardi. Em "Zibaldone," publicado postumamente em 1898, Leopardi argumentou que a predação é a indicação definitiva do design maligno da natureza.

O zoologista americano e filósofo dos direitos dos animais J. Howard Moore, em "The New Ethics" (1907), rotulou as espécies carnívoras como raças "criminosas", cuja "existência é uma ameaça contínua à paz e ao bem-estar do mundo", pois a "plenitude de suas vidas depende da vacuidade e destruição de outros". No panfleto "Why I Am a Vegetarian", publicado em 1895, Moore descreveu os carnívoros como "brutamontes implacáveis", cuja existência é uma travessura para a ética, a justiça e a misericórdia. Em "Better-World Philosophy" (1899), Moore argumentou que o carnivorismo era resultado de um egoísmo excessivo, um produto da seleção natural, enunciando "Life riots on life".

"The Rights of Wild Things" [Os direitos das coisas selvagens] (1979), do filósofo Stephen R. L. Clark, são considerados um dos primeiros trabalhos de ética a abordar explicitamente a predação como um problema. No artigo, Clark argumenta que o conceito de que os humanos têm a obrigação de ajudar os animais contra predadores não é absurdo, mas que isso se aplica apenas de forma abstrata, e não na prática.

Alguns eticistas fizeram propostas concretas para reduzir ou prevenir a predação, incluindo interromper a reintrodução de predadores em locais onde já foram anteriormente extintos.

No contexto da ecologia, a predação é considerada um papel crucial e necessário no ecossistema. Isso levou alguns autores a rejeitar a predação como uma questão moral de forma alguma.

