

Fabris

Explicando o comportamento animal

MARIAN STAMP DAWKINS

*Mary Snow Fellow in Biological Sciences,
Somerville College, Oxford*



Editora Manole Ltda.
1989

EXPLICANDO O

Comportamento Animal



Marian Stamp Dawkins



EDITORA
MANOLE
LTDA.

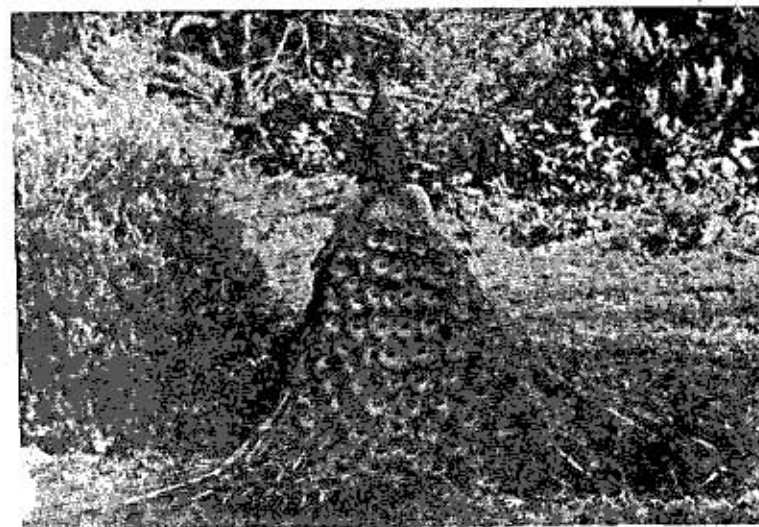
51
P

Leitura adicional

Dawkins (1980) oferece uma explicação não-matemática, enquanto Parker (1984) e Maynard Smith (1982b) colocam as EEE de maneira mais matemática. O artigo de Maynard Smith (1984b) tem uma boa variedade de opiniões expressadas sobre o assunto.

10

Seleção sexual



Pavão (*Pavo cristatus*). Fotografado por Nigella Hilgarth.

Sexo é um assunto difícil e muito mal compreendido. Existem coisas sobre ele que ninguém entende completamente, como o fato de ser ele um método de propagação disseminado, ou porque animais machos chegam a adotar ornamentos tão elaborados que podem pôr em perigo a sua própria sobrevivência. Existem também algumas concepções erradas muito disseminadas sobre ele, enganos, não mistérios genuínos.

Tanto os enganos como os mistérios formarão a base deste capítulo.

As vantagens do sexo

Existe uma idéia fundamental neste livro, a de que os genes são passados de uma geração para outra em uma proporção que é afetada pelo comportamento dos animais que os carregam. Vemos animais comendo, se protegendo de predadores ou construindo ninhos, e podemos ver todas estas atividades como parte deste processo. Quando os animais chegam ao ponto de fazer uma nova geração, acontece algo extraordinário e inesperado.

Ao invés de todos os genes que serviram bem os animais passarem para a sua prole, apenas a metade o faz. O restante dos genes da prole vem do outro animal. A prole é, deste modo, semi-alienígena, não é sangue do seu sangue, mas apenas metade assim, a outra metade vindo de um indivíduo completamente diferente.

Do ponto de vista dos genes, a situação é ainda mais estranha. Pensamos que estão engajados em uma amarga batalha com seus alelos por um lugar no *pool* gênico, parecem passar no último minuto, aceitando uma chance de 50% de entrar em um gameta, ao invés da certeza que poderiam ter com a reprodução assexuada, na qual todos os genes passam. Uma vez que a reprodução sexual envolve apenas metade do número cromossômico para produzir alelos haplóides, apenas um dos alelos de cada par poderá entrar em cada gameta. No que diz respeito às frequências genéticas, o fato de que dois alelos de um adulto diplóide temporariamente coabitem o mesmo corpo, não altera o fato de que devemos esperar que eles sejam rivais.

Se cada um dos dois rivais entram em um gameta, mesmo em um indivíduo diferente, e cada um desses gametas cruzam-se e produzem um filhote, não deveria haver nenhum mistério real. Cada um teria a mesma chance de se tornar parte de adultos reprodutivos da próxima geração. Haveria um pequeno problema em explicar porque eles fizeram isso em dois corpos separados, ao invés de se reproduzirem em par, assexuadamente, duplicando o corpo que ambos habitaram bem-sucedidamente por toda uma vida. Mas, tanto quanto podemos dizer, ambos vão iniciar com os seus novos parceiros com aproximadamente a mesma chance de sucesso. Isto somente é verdade, entretanto, se cada gameta contribuir igualmente para a nutrição e cuidado com a prole resultante.

Quando cada gameta haplóide de um dos progenitores se cruza com outro de um segundo progenitor, e cada gameta é abastecido com metade dos nutrientes necessários para começar um embrião, o resultado é o

dobro de ovos fertilizados que se cada progenitor pudesse acasalar consigo mesmo. O progenitor assexuado, ao contrário, teria que suprir seus ovos com todos os seus nutrientes. O progenitor sexuado teria que supri-los com apenas metade e poderia, portanto, ter o dobro na mesma postura. E um gene com 50% de chance de entrar em número particular de ovos é a mesma coisa que um gene com 100% de chance de entrar em metade deste número. A metade do número cromossômico na formação de gametas não é, portanto, um problema em si, como às vezes é sugerido.

O problema real aparece quando não forem produzidos gametas suficientes para que cada alelo siga seu caminho separado, isto é, se o número de ovos não dobrou para compensar a diminuição na chance de entrar em um gameta, de 100% para 50% porque os progenitores fazem gametas diplóides ao invés de haplóides. Contudo, é precisamente isto que parece ter ocorrido. Fêmeas sexuadas podem pôr somente o mesmo número de ovos das fêmeas assexuadas, porque os gametas machos, o esperma, normalmente não contribuem de forma alguma com a nutrição dos embriões.

Parker, Baker & Smith (1972) produziram uma teoria de como isto provavelmente ocorreu. Eles imaginaram uma situação primitiva na qual os progenitores de mesmo número de gametas e igualmente providos de nutrientes, foram derramados no mar. Não devia haver progenitores com gametas grandes e progenitores com gametas pequenos, como ocorre hoje com nossos "machos" e "fêmeas". Então, eles propuseram um progenitor mutante que provia um pouco melhor seus gametas que qualquer outro. Deve ter produzido um pouco menos gametas já que dava um pouco mais a cada um, mas poucos e bem fornidos gametas puderam dar aos seus subseqüentes embriões um início tão bom que a linhagem foi favorecida. Ao longo de tempo evolucionário, alguns gametas ficaram maiores e melhores até um ponto em que um pouco de alimento extra faz pouca diferença e o progenitor ganhará mais produzindo um outro gameta.

Enquanto isto ocorria, outros progenitores continuaram fazendo grandes quantidades de gametas não particularmente bem nutridos, puderam lucrar e efetivamente parasitar o pequeno número de gametas bem fornidos. Os embriões podiam contar com os suprimentos de um progenitor, enquanto o outro progenitor contribuía com muito pouco e punha sua energia em fazer montes de outros gametas pequenos. Parker e cols. ar-

gumentaram que isto levou inexoravelmente à evolução de gametas de tamanhos totalmente diferentes e à nossa atual divisão em machos produzindo muitos espermatozoides pequenos e fêmeas poucos óvulos grandes. Gametas femininos não iriam acasalar-se seletivamente com outros gametas femininos parcialmente porque, sendo poucos, poderiam não se encontrar, e parcialmente porque não iriam ter tanta vantagem fazendo isso como teria um gameta masculino. A aptidão extra que um gameta feminino ganharia em dobrar a quantidade de nutrientes seria muito menos que aquela que um masculino ganharia indo do nada para a quantidade do gameta feminino. A seleção seria mais pesada sobre os gametas masculinos acharem gametas femininos que sobre os femininos para procurarem e acharem outros femininos, além do fato de que nadar por perto para procurar é muito mais difícil quando sobrecarregado com gema de ovo.

O risco do tamanho desigual dos gametas é o que possa ocorrer com o número de gametas produzidos. Se não existisse um custo para produzir um gameta grande, as fêmeas poderiam produzir tantos óvulos quanto os machos produzem espermatozoides. As fêmeas sexuadas poderiam produzir o dobro de ovos que uma fêmea assexuada produz e compensar a divisão por dois do número de genes. Mas existe um custo. Quanto mais se dá a um gameta, menos se dá a outro. As fêmeas sexuadas simplesmente não podem compensar o número de seus ovos. Se elas derem a seus ovos a mesma quantidade de gema que as fêmeas assexuadas dão aos seus, elas criariam o mesmo número e, contudo, a prole resultante seria apenas 50% relacionada com elas. Se os machos ajudassem fazendo uma contribuição nutricional para cada embrião, as fêmeas poderiam conceder-se produzir um número maior de gametas, menos bem providos, que continuariam sendo competitivamente viáveis. Mas machos não fazem isto. Eles evoluíram para produzir mais e mais gametas menores que normalmente não contribuem além do mínimo básico que é material genético.

E, contudo, a reprodução sexual persiste! É um método muito disseminado de propagação mesmo que os genes nos corpos femininos pareçam não conseguir o dobro do número de gametas que eles parecem precisar para compensar aceitar somente 50% da chance de passar um determinado gameta.

Existem algumas maneiras enganosas em que foram expressados os assim chamados "custos do sexo". Note que não é apenas a divisão por dois do número de cromossomos que causa a anomalia (que poderia ser

compensada por uma contribuição igualitária por parte do progenitor macho, permitindo à fêmea dobrar o número de gametas). Nem, tampouco, o próprio tamanho desigual dos gametas, mas somente o fato de que fazer gametas grandes exige um preço em termos do número total que pode ser produzido. O mistério sobre a seleção sexual não é tanto que exista um "custo da meiose" *per se*, como às vezes é sugerido, mas um custo que é mais corretamente e mais desajeitadamente descrito como "o custo de dividir o número cromossômico ao meio e não poder dobrar o número de gametas por causa da contribuição masculina desigual". O mistério é: que possível vantagem poderia haver na reprodução sexual que compense este custo e explique sua persistência.

Esta questão causou, no passado, alguma confusão para os biólogos evolucionistas. Apesar de determinados a encaixar tudo em uma estrutura seletiva e ver frequências genéticas mutáveis como a base de todos os eventos evolucionários, eles não conseguiram apresentar uma explicação satisfatória do fenômeno que já é extremamente disseminado e também parece sofrer desvantagem seletiva de enormes (50%) proporções.

As explicações antigas, que diziam que era "bom para a espécie" ter a variação proporcionada pela mistura e embaralhamento do sexo, foram há muito descartadas. Era uma idéia atrativa pensar que a seleção sexual poderia resultar em variação, que existindo em populações que tivessem seu ambiente repentinamente mudado, permitiria que pelo menos alguns de seus membros sobrevivessem, algo que uma população uniforme e assexuada poderia não conseguir. Mas no fim dos anos 60, a fraqueza deste tipo de argumento foi percebida. Os animais não podem evoluir ou permanecer se fizerem coisas que sejam prejudiciais à sua reprodução e benéficas a outros. Seus genes "rivais", sob tais circunstâncias, iriam propagar-se mais rapidamente e eliminar os "altruístas" e suas tendências de beneficiar os outros. As populações não carregam linhagens deletérias pela possibilidade de futuro benefício. Não podemos esperar que uma linhagem evolua no Cambriano "porque ela pode tornar-se útil no Cretáceo", para usar as palavras imortais de Sydney Brenner. Uma linhagem com uma grande desvantagem no presente irá desaparecer rapidamente. Algo melhor precisava aparecer para explicar melhor sua persistência e propagação.

O embaraçoso era que ninguém pôde pensar em algo muito convincente. Existiam algumas tentativas de se argumentar que produzir prole diferente de seus progenitores iria beneficiar o indivíduo progenitor porque

o ambiente poderia mudar rapidamente de uma geração para a outra. Mas os ambientes não parecem mudar tanto, pelo menos não tão drasticamente para compensar a aparentemente desvantagem maciça em um ambiente constante.

Williams (1975) sugeriu que os ambientes poderiam efetivamente mudar se os progenitores dispersassem sua prole de maneira que eles acabariam habitando tipos de locais totalmente diferentes daquele dos progenitores. Poderia ser vantajoso a um progenitor produzir diferentes tipos de filhos, particularmente se alguns acabassem no mesmo local e competissem um com o outro. A "competição fraterna" poderia favorecer o sexo. Bell (1982) levou a idéia de competição ainda mais além, mas baseada não tanto na adaptação a um ambiente mudando no tempo, mas num ambiente que varia no espaço. Ele argumentou que a progenia diversificada de um cruzamento sexual iria ocupar nichos levemente diferentes uns dos outros, e assim competiriam uns com os outros menos ferozmente que a de um cruzamento assexuado, com suas necessidades ecológicas exatamente iguais. Poderia resultar, portanto, em mais proles sexuadas que assexuadas.

Houve, ao longo dos anos 70, uma percepção crescente da importância dos fatores bióticos, em oposição aos abióticos, no ambiente e começou-se a perceber que eles poderiam fornecer as mudanças espaciais ou temporais que pareciam ser necessárias para explicar a reprodução sexual. Os ambientes físicos poderiam manter-se estáveis, mas outros animais, parasitas e predadores, poderiam oferecer um cenário seletivo constantemente mutável. Van Valen (1973) viu isto como uma frenética corrida evolutiva, onde cada espécie evolui porque a outra assim o fazia, como a Rainha Vermelha¹ que corria muito para simplesmente ficar no mesmo lugar.

Hamilton (1980) argumentou que a co-evolução entre os parasitas e seus hospedeiros poderia fornecer o "ambiente mutável" necessário para dar aos animais que usam o sexo para reproduzirem-se o dobro da vantagem. Um genótipo hospedeiro, que é muito bem-sucedido em resistir ao parasita mais comum, será muito menos bem-sucedido no futuro porque até lá os parasitas terão mudado suas próprias frequências gênicas e o hospedeiro não será mais resistente ao parasita mais comum. Hamilton argumentou também que a única maneira pela qual um animal pode equi-

¹ - Citação referente ao romance de Lewis Carroll, "Alice no País das Maravilhas" (N. do T.).

par seus descendentes para negociar com os parasitas, que provavelmente estarão por perto enquanto eles tiverem crescendo, é reproduzir-se sexualmente, com todas as possibilidades de mudança que isto lhes daria.

Charles Darwin, em 1862, escreveu sobre o problema do porquê os animais reproduzem-se sexualmente ao invés de assexuadamente: "O assunto todo ainda está mergulhado nas trevas". Em 1984, John Maynard Smith (1984a) escreveu: "Apesar de a reprodução sexuada ser quase universal, sua importância funcional continua sendo objeto de controvérsia". Contudo, pode ser confirmado que Hamilton esteja certo, mas até que existam maiores evidências, o assunto continua sendo genuinamente problemático.

Seleção em machos e fêmeas

Qualquer que seja a vantagem da seleção natural, algumas coisas estão bem claras. Realmente existem machos e fêmeas, e seu comportamento é geralmente muito diferente. Os machos, com um número grande de gametas pequenos, é potencialmente capaz de fertilizar os óvulos de várias fêmeas, com seus gametas maiores, mas de número mais restrito. As fêmeas são, deste modo, mais limitadas que os machos em suas possibilidades reprodutivas. Mas é claro que o tamanho dos gametas não é a única diferença que vemos. Embriões em desenvolvimento não apenas recebem alimento pré-embalado de seus progenitores. Eles geralmente são alimentados e protegidos por um longo período de infância. O tempo e o cuidado investidos na prole após a fertilização podem ser consideráveis, e porque são consideráveis, eles têm um custo em termos do número total de filhotes que podem ser produzidos. Se um progenitor alimenta um filhote por um longo período, ele está efetivamente impedido de ter outro filhote por muito mais tempo que um outro progenitor que distribui um pouco para cada filhote, e que se "preocupa" mais com quantidade que com qualidade.

Apesar de existirem casos de cuidado parental masculino e monogamia em que os deveres parentais estão mais ou menos bem divididos, o sexo feminino tende a ser aquele que mais investe em cada filhote e que usa mais tempo para cuidar dos infantes, que o masculino. Em espécie

polígamas, esta diferença pode alcançar proporções dramáticas. A fêmea pode ser a responsável por toda alimentação e cuidado para com um número relativamente baixo de filhotes, enquanto que o macho mais bem-sucedido poderá ser o pai de uma prole muito grande, contribuindo muito pouco para cada membro da prole, a não ser pelo material genético contido no espermatozóide. Entre os elefantes-marinhos, a maior parte dos acasalamentos a cada ano são feitos por apenas uns poucos machos (Le Boeuf, 1974), e o mesmo se aplica para os galos silvestres *sage* (Wiley, 1973) e para os morcegos de cabeça-de-martelo (Bradbury, 1977). Possivelmente, nenhuma fêmea destas espécies poderia ter uma taxa reprodutiva tão alta em uma única estação, já que estaria limitada em tempo e esforço gastos em cada filhote.

Neste ponto, serão descritas duas falácias potencialmente obscuras relacionadas ao comportamento dos machos e das fêmeas. A primeira falácia tem a ver com as conclusões que foram tiradas das diferenças na resposta reprodutiva possível entre os dois sexos, e a segunda é o tipo de evidência necessária para demonstrar a seleção natural.

A falácia da exploração

É muito fácil supor que os machos "exploram" as fêmeas, "saindo-se com" uma prole grande a um custo virtualmente nulo para elas. A partir disso, é apenas um pequeno erro acreditar que em algum sentido ser macho é "melhor" que ser fêmea, pelo menos em espécies polígamas. O que esta linha de pensamento falaciosa ignora, é que os machos enfrentam muitos custos além daquele, admissivelmente mínimo, de um único espermatozóide conseguir fertilizar o óvulo. Para conseguir este resultado aparentemente fácil, o macho terá produzido milhões de outros espermatozoides que são simplesmente desperdiçados. Além disso, para conseguir este acasalamento, o macho poderá ter que lutar para obter a fêmea ou para defender um território dentro de um local de acasalamento para o qual a fêmea será atraída. Lutar é uma atividade com um custo tão alto que os machos mais bem-sucedidos desfrutam apenas de um breve reinado. Os senhores de harém entre os elefantes-marinhos e entre os veados vermelhos têm o tempo de vida reprodutiva muito menor que o

das fêmeas que eles temporariamente possuem (Clutton-Brock, Guinness & Albon, 1982).

Deste modo, as fêmeas podem investir mais em um filhote individual que tais machos, mas os machos pagam um alto preço de outras maneiras. Na verdade, quanto maior o potencial reprodutivo de um único macho (e menor o seu investimento parental), maior será o tributo pago por ele ao lutar e em disputas com outros machos, porque também eles estarão batalhando para atingir integralmente seus potenciais reprodutivos.

Um único macho pode ser mais bem-sucedido que qualquer fêmea, mas para cada macho mais bem-sucedido que a média, haverá outros abaixo da média. O sucesso *médio* dos machos, como um todo, será idêntico ao sucesso *médio* das fêmeas. E se não fosse assim, a proporção sexual seria mudada, em tempo evolucionário, de maneira a aumentar a frequência do sexo mais bem-sucedido. A mistura de machos e fêmeas observada em uma população foi explicada por R. A. Fisher (1958) em termos que estavam muito adiante do seu tempo. Ele argumentou que a proporção sexual deveria ser entendida como uma EEE mista (ele usou o conceito mas não a terminologia), na qual um estado de equilíbrio estável seria alcançado quando a vantagem, para os progenitores, em produzir um dos sexos for idêntica a produzir o outro. Em uma população de fêmeas, os progenitores que produzissem machos teriam uma vantagem esmagadora, e vice-versa. A proporção sexual de uma população estabiliza-se quando o sucesso de cada sexo (tomado como um todo) é exatamente igual.

Portanto, não se pode dizer que os machos são mais bem-sucedidos que as fêmeas, ou que, enquanto sexo, que as explorem, se exploração significar que as fêmeas estão em desvantagem. Um macho individual pode até ter uma carreira reprodutiva bem mais bem-sucedida que qualquer fêmea, mas qualquer referência a machos explorando ou manipulando todo o sexo feminino implica instabilidade evolucionária. Mesmo em uma espécie polígama, o estado evolutivamente estável é aquele no qual as fêmeas que trabalham arduamente estão fazendo o mesmo que os mais ostentosos senhores de harém.

Já que os machos de uma espécie polígama têm um potencial reprodutivo muito maior do que eles poderiam usufruir, por causa do limitado potencial reprodutivo feminino, poderá muito certamente haver disputas entre eles. Darwin (1871) percebeu que certos machos poderiam ter alguma vantagem nesta competição se possuírem características que os ajudem a vencer seus oponentes ou a atrair fêmeas. Darwin chamou de

"sexualmente selecionadas" as características que dão vantagem em um destes métodos. Ele excluiu da seleção sexual especificamente as características que podem ser úteis na reprodução mas que não foram selecionadas nas lutas com outros machos. Uma característica masculina que fosse útil no cuidado com os filhotes poderia ter um efeito no sucesso reprodutivo, mas a não ser que ajudasse o macho a conseguir uma fêmea, não seria considerada, por Darwin, envolvida na seleção sexual.

A falácia da seleção sexual

A segunda falácia sobre o comportamento dos machos e fêmeas que também é muito comum é sobre como poderia ser reconhecida a existência da seleção sexual. Geralmente se supõe que a competição, por fêmeas, entre os machos pode ser inferida somente pela observação de que os machos exibem uma *variância* maior no seu sucesso reprodutivo que as fêmeas. Citando um experimento de A. J. Bateman, com machos e fêmeas de moscas de fruta, Krebs e Davies fazem exatamente isto.

Bateman (1948) colocou junto o mesmo número de machos e fêmeas, e contou o número de machos e fêmeas que cada um produzia, usando marcadores genéticos para estabelecer a ascendência. Ele então mostrou que a variação do sucesso reprodutivo das fêmeas era muito baixa, ou seja, quase todas as fêmeas se acasalaram e produziram regularmente o mesmo número de filhotes. Ele mostrou também que os machos variaram muito mais: alguns deles tinham muitos filhotes, enquanto outros dificilmente tinham um ou mesmo nenhum. Disto, Krebs e Davies concluíram: "O sucesso reprodutivo masculino tem uma variância maior por causa da competição entre eles, pelas fêmeas". Eles usaram a própria variação para mostrar que existia competição pelas fêmeas entre os machos e, por conseqüência, que existia seleção sexual.

Sutherland (1985) elegantemente apontou a falácia existente nesta linha de raciocínio. Ele disse que o resultado de Bateman poderia ter se originado por obra do acaso, sem que houvesse qualquer competição sexual. Já que o papel do macho na produção de filhotes toma apenas um curto espaço de tempo, um macho que acabou de acasalar-se pode estar disponível para acasalar-se de novo, muito mais cedo que uma fêmea re-

cém-fertilizada, com o seu maior investimento de tempo e energia em cada ovo. Um macho tem muito mais oportunidades de acasalar-se, e, por conseguinte, mais oportunidades para ser bem-sucedido ou malsucedido, resultando daí que a maior variância dos machos pode ser devida a fatores puramente aleatórios.

Assim, suponha que ambos os sexos procurem e se acasalem com os membros do sexo oposto que eles encontrem primeiro. Sem as disputas entre os machos e sem a preferência das fêmeas por um tipo particular de macho, haveria, com resultado, uma maior variação no sucesso reprodutivo entre os machos que entre as fêmeas. A diferença no tempo disponível para procurar por parceiros para acasalamento, mais o efeito do acaso quando do encontro entre as moscas, pode ser produzido o resultado de Bateman.

Em um estudo detalhado com libélulas, Banks & Thompson (no prelo) mostraram que uma alta variação do sucesso reprodutivo masculino parece mesmo que é em grande parte devida a fatores aleatórios do ambiente e apenas levemente, se tanto, devida à seleção entre machos. O número de acasalamentos que um macho pode fazer parece depender grandemente de quanto ele pode viver, quanto mais tempo ele estiver por perto, com mais fêmeas ele irá se acasalar. O estudo indicou que o tamanho da vida de um macho é randômico, a sua morte é um evento súbito e inesperado, que pode afetar igualmente um macho jovem e um mais velho. A maioria das fêmeas estavam aptas para acasalar-se mas existiam poucas evidências de seleção sexual entre os machos, apesar de uma considerável variação no sucesso reprodutivo masculino.

Uma alta variação na resposta reprodutiva, ou diferenças da mesma entre os sexos, não garantem, portanto, que esteja ocorrendo seleção sexual. Só podemos chegar a uma tal conclusão, se puder ser mostrado que pelo menos alguma seleção masculina é devida à competição entre machos ou a uma predileção especial das fêmeas por um determinado tipo de macho. E mostrar isso é bastante difícil, como se pode imaginar.

Já é suficiente ruim medir a variância do sucesso reprodutivo durante o tempo de vida em uma população. Descobrir porque esta variação existe é ainda pior. Mesmo se for possível, lembrará um enigma de quebra-cabeças, do tipo que vimos em capítulos anteriores. Esperar-se-ia que a seleção sexual, assim como outros tipos de seleção natural, consumiria a variação necessária para operar. Assim, se certos tipos de machos forem favorecidos através de disputas com outros machos ou através de preferências femininas, esperaríamos que um tipo de macho do-

minasse a população. Depois de um tempo, a variação entre os machos seria consumida, porque somente o tipo de macho bem-sucedido reproduzir-se-ia. A variação na qual a seleção sexual pode ter operado no passado pode ter sido eliminada pelo processo de seleção sexual. Assim, podemos realmente achar muito difícil encontrar evidências de superioridade sexual genética entre machos, a não ser que tenhamos, ao mesmo tempo, uma explicação do porquê uma variação genética pode continuar a existir.

Teorias da escolha feminina

Às vezes, as fêmeas escolhem os machos com base em posses materiais, tais como comida ou bons locais de nidificação (Thornhill, 1976). Mas, às vezes, as fêmeas parecem ser atraídas por algum atributo nos próprios machos. Darwin (1871) propôs ornamentos masculinos elaborados, como longas penas caudais brilhantes em certas espécies de pássaros, que evoluíram para atrair as fêmeas, mesmo que pudessem ser deveras prejudiciais aos próprios machos. Se o preço reprodutivo fosse ser atraente a um grande número de fêmeas, ele então concluiu que a seleção favoreceria machos com uma carreira breve mas gloriosa, ao invés de favorecer àqueles sensivelmente mais bem adaptados para sobreviver mas que não conseguissem muitos acasalamentos. O que era central na teoria de Darwin era a idéia da escolha feminina: o que atraísse as fêmeas determinaria como os machos evoluiriam.

Este elemento, a seleção sexual, fez com que muitos ficassem céticos em relação à própria teoria. O gosto feminino parecia ser uma coisa muito extravagante para explicar a evolução de características que poderiam até mesmo ameaçar a sobrevivência masculina.

R. A. Fisher (1958) mostrou como isto poderia suceder. Ele argumentou que uma vez que a maioria das fêmeas prefere um tipo particular de macho, por bizarra que seja sua aparência, outras fêmeas seriam então favorecidas se escolhessem este tipo de macho para acasalar-se porque elas então teriam filhos que seriam atraentes para muitas fêmeas. Fêmeas que escolhessem da mesma maneira que as outras fêmeas, lucrariam com o sucesso do macho tendo filhos parecidos com ele.

Fisher estava propondo uma seleção dependente da frequência, com um resultado algo diferente daquele que discutimos no capítulo anterior. Lá discutimos casos onde o sucesso de uma estratégia se torna menor quando a estratégia se torna mais comum e a estabilidade é conseguida no ponto em que o sucesso é zero em relação à alternativa. Na teoria de Fisher da seleção sexual, também existe um elemento dependente da frequência, mas o sucesso da estratégia se torna maior se ele fica mais comum. Quanto mais comum um tipo particular de macho se tornar, mais vantagens resultarão para os machos e para as fêmeas que os preferem. O sistema continua, com o sucesso aumentando até que finalmente é detido pela seleção natural mais comum. Se um macho se tornar tão brilhante e colorido que é comido por um predador antes de conseguir alcançar alguma fêmea, ele será obviamente contra-selecionado, a despeito do entusiasmo com o qual seria recebido pelas fêmeas se ele pudesse sobreviver até lá.

Mais recentemente, Lande (1982) e Kirkpatrick (1982) produziram modelos genéticos do argumento verbal original de Fisher e mostraram que, como sempre, Fisher estava certo. Este tipo de seleção sexual realmente produz o efeito de "continuar". Os genes para a produção exagerada de ornamentos nos machos e aqueles responsáveis pela preferência por eles nas fêmeas serão encontrados no mesmo corpo, porque estes serão os machos e fêmeas que irão acasalar-se. A prole irá, portanto, herdar os ornamentos dos pais e a preferência por eles, das mães. Qualquer que seja o sexo que o filhote assumir, ambas as classes de genes serão favorecidas. Uma sendo expressada, a outra sendo carregada junto, usufruindo do sucesso da que está sendo expressada. Cada uma lucra com o sucesso da outra e as duas juntas passando rapidamente pela população. A teoria de Fisher mostrou que tais características poderiam evoluir, a despeito dos prejuízos para a sobrevivência que poderiam advir dos ornamentos masculinos. Mas não é a única explicação.

Zahavi (1975) propôs, como uma alternativa, o que ele chamou de "princípio da desvantagem": a idéia de que as fêmeas escolhem os machos com ornamentos elaborados porque estes machos precisam ser fisicamente fortes ao extremo e bons em escapar de predadores, de outra maneira eles não estariam aptos a sobreviver. Um macho com uma "desvantagem" como uma cauda muito longa está demonstrando efetivamente que ele deve ter grande valor físico para competir.

Inicialmente, amontoaram-se críticas sobre esta teoria. Alguns fizeram

simulações no computador e declararam que o princípio da desvantagem não funcionaria (Maynard Smith, 1976). O princípio tendia a ser rejeitado como explicação algo excêntrica e malconduzida da escolha feminina. Andersson (1982a) mostrou que havia circunstâncias onde o princípio era muito importante. Se a posse de uma desvantagem fosse condicional, isto é, se somente machos genuinamente fortes pudessem ostentar uma desvantagem, então as fêmeas poderiam usar a desvantagem para encontrar um parceiro muito forte. Se machos muito fortes tendessem a gerar filhotes muito fortes, a fêmea poderia aumentar suas chances de encontrar parceiro muito forte escolhendo um macho com a maior desvantagem. Seria um teste de seu vigor e força tão expressiva e à prova de fraudes quanto os sinais de habilidade de luta, à prova de fraudes, que discutimos no capítulo anterior. Em ambos os casos o próprio sinal precisaria ter um alto custo para ser dado, senão ele poderia ser imitado por um macho fraco e fisicamente inapto.

Hamilton & Zuk (1982) sugeriram uma maneira mais detalhada pela qual estas desvantagens condicionais poderiam evoluir. Eles disseram que muitos dos intrigantes e elaborados *displays* dos animais masculinos constituem-se na exibição da pele ou de penas brilhantes. Os machos que estiverem muito infestados com parasitas, simplesmente não podem apresentar um *display* particularmente brilhante e vistoso. Suas infecções seriam reveladas por plumagem, pele ou pelagem de baixa qualidade. Escolhendo um macho com ornamentos brilhantes e elaborados, as fêmeas podem garantir para si um parceiro forte e livre de parasitas e, conseqüentemente, uma prole forte e livre de parasitas com um bom início de vida.

É importante perceber que a teoria de Hamilton de desvantagens condicionais é uma alternativa direta para as opiniões de Darwin e Fisher. Na teoria de Fisher, a escolha de fêmea é baseada no gosto feminino: os ornamentos elaborados são atraentes por si só. Eles não indicam nada, a não ser que os machos os possuem. Enquanto a maioria das fêmeas tiverem o mesmo gosto, o ornamento persistirá e se desenvolverá. As fêmeas serão favorecidas mesmo se estes machos forem fracos e fisicamente inaptos. Elas continuarão tendo vantagem gerando filhos atraentes, mesmo que possivelmente não sejam muito fortes.

Podemos ver que tentar testar estas duas teorias é extremamente difícil. Já é suficientemente difícil mostrar que as fêmeas são realmente

atraídas pelos ornamentos masculinos em si e não por alguma coisa que eles possuam, como um território, por exemplo. Muitas vezes os machos com ornamentos mais elaborados serão também aqueles que terão os melhores territórios ou repelirão melhor os outros machos, de maneira que pode não ficar bem claro qual terá sido o fator decisório de um acasalamento particular.

Andersson (1982b) exibiu um dos poucos experimentos que mostram que o próprio ornamento masculino é atraente para a fêmea. Ele cortou as caudas rastejantes de lavadeiras (*widowbirds*) machos e depois as colocou de volta. Alguns machos receberam caudas maiores, outros, menores, e outros ainda (usados como controle), receberam caudas com o mesmo tamanho das originais. As fêmeas foram atraídas por machos com as caudas maiores, mesmo que esta pertencesse a outro pássaro.

Apesar de isso sugerir que os ornamentos são atraentes para as fêmeas, não explica como evoluiu a preferência. Talvez, da maneira comum, caudas longas e brilhantes signifiquem machos fortes e livres de parasitas, e neste caso Hamilton pode estar certo. Mas talvez, machos de caudas longas não sejam mais facilmente livres de parasitas que os de cauda curta e a vantagem para as fêmeas é resultado puramente da possibilidade de ter uma prole atraente, como Fisher sugeriu. Além disso, pode estar ocorrendo competição entre os machos, ao invés de haver a escolha pelas fêmeas, como colocaram Partridge & Halliday (1984).

Assim como ocorre com o sexo propriamente dito, continuamos quase tão nas trevas quanto Darwin estava. Existem muitas coisas que nós simplesmente não entendemos. Hamilton sugeriu que as respostas para ambos está nos parasitas: os parasitas causam um ambiente em constante transformação que apenas a reprodução sexuada pode dar conta, e os parasitas fornecem o estímulo para sinais de alto custo e à prova de fraudes antes que uma fêmea escolha um macho. Será possível que dois dos maiores quebra-cabeças em evolução comportamental sejam explicados por... parasitas?

Leitura adicional

Williams (1975) e Maynard Smith (1984a) discutem as várias teorias para a evolução do sexo. Partridge & Halliday e Bateson (1983b) fazem revisões das teorias de seleção sexual.

Epilogo

Podem existir alguns **que** são de opinião que é algo depreciativo ou diminutivo olhar o comportamento animal como um método de passar genes de uma geração para a próxima. Pode parecer talvez que tudo aquilo que discutimos até agora (**cuidado** aos parentes, **corde**, **disputas**), "nada mais é" **senão** a execução **desse** processo. Eu gostaria de finalizar este livro com uma observação **pessoal** dizendo que, para mim, nada poderia estar mais longe da verdade. Explicar alguma coisa **pode** eliminar o seu mistério, **mas não** elimina **nossa** capacidade de nos maravilharmos com ela. De fato, nos **maravilhamos** ainda mais quando percebemos o que a motivou.

Não é demérito nenhum **para** as realizações de Abraham Lincoln dizer que ele "nada mais era" **senão** um caipira. Nós o admiramos, e à sua obra, ainda mais quando **sabemos** que ele não começou de uma posição de poder, e tudo o que ele realizou veio através de seus próprios esforços e personalidade. Sua **origem** desajeitada fez com que a sua obra final fosse ainda mais impressionante. Assim, de uma maneira infinitamente maior, a origem simples do comportamento animal, a batalha das mudanças das frequências genéticas, transforma a complexidade do que vemos os animais fazendo, em algo realmente maravilhoso.

A luta por um lugar no **pool** genético causou um dos mais belos e intrincados fenômenos deste mundo. Os animais não são massas amorfas de geléia, estupidamente **reproduzindo-se** a si mesmas. Eles desenvolvem o poder de nadar e voar, de cuidar de seus filhotes, apanhar sua presa, brincar, cantar e serem curiosos em relação ao mundo que os cerca. Saber que tudo isto vem de um início tão simples só faz aumentar e aprofundar o milagre.

O computador, que **derrota** você no xadrez **pode** não ser "nada mais" que um monte de interruptores, mas, que façanha para interruptores, muito mais extraordinário **que** se houvesse um homem dentro da caixa revidando cada um de seus lances.