

DARWIN, WALLACE, FISHER, HAMILTON E O CONCEITO DE SELEÇÃO SEXUAL

Carlos Roberto Fonseca

Se machos e fêmeas da mesma espécie vivem no mesmo habitat, alimentam-se dos mesmos itens e enfrentam as mesmas intempéries, como a seleção natural explicaria diferenças comportamentais e morfológicas observadas em indivíduos de sexos opostos? Se tende a eliminar características prejudiciais e a promover características favoráveis à sobrevivência dos indivíduos, como pode ter permitido a evolução de estruturas aparentemente deletérias, tais que as exorbitantes caudas dos pavões? Como justificar que veados machos possuam grandes galhadas, e as fêmeas não, se os dois gêneros são ameaçados pelos mesmos predadores? O conceito proposto por Charles Robert Darwin (1809-1882) para explicar a diferença entre os sexos sofreu resistência no meio científico, conforme demonstra o conflito entre suas idéias e as de Alfred Russel Wallace (1823-1913). Apesar de ter deixado a cena na primeira metade do século XX, sob críticas de nomes influentes como os de Thomas H. Morgan (1866-1945), Julian S. Huxley (1887-1975) e David L. Lack (1910-1973), a questão ressurgiu na segunda metade do século, a partir das contribuições de R. A. Fischer (1890-1962), John Maynard-Smith (1920-2004) e William D. Hamilton (1936-2000). Atualmente, o conceito de seleção sexual figura entre os mais discutidos em ecologia comportamental, alimentando-se de novos modelos teóricos, métodos comparativos e abordagem experimental.

¹ DARWIN, Charles. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Londres: John Murray, 1859. 500 p. [reprinted by Penguin Classics, 1985].

² ROSE, Michael. *O espectro de Darwin. A teoria da evolução e suas implicações no mundo moderno*. Rio de Janeiro: Jorge Zahar, 1999. 268 p.

*A Origem das Espécies*¹, publicado em 1959, é certamente um dos livros científicos mais influentes já escritos. As idéias ali expressas não só tiveram impacto profundo na biologia, mas reverberaram intensamente nos paradigmas de diversas áreas do conhecimento como a psicologia, sociologia, antropologia, agricultura, medicina, filosofia e teologia.² A obra magna de Charles Darwin impressiona pela solidez e amplitude dos argumentos em favor da evolução, incluindo dados anatômicos, morfológicos, embriológicos, ecológicos, comportamentais, biogeográficos e geológicos.

O conceito de seleção natural, apesar de ter sido apresentado à Linnean Society de Londres no dia 1º de julho de 1858 numa breve comunicação de Charles Darwin e Alfred Russel Wallace (1823-1913), foi consagrado no ano seguinte, com a publicação de *A Origem das Espécies*. Nessa obra, Darwin constrói e fundamenta cuidadosamente os argumentos que o levaram a concluir que a seleção natural é o principal mecanismo responsável pela evolução da diversidade biológica.

No quarto capítulo de *A Origem das Espécies*, o autor define o conceito de seleção natural como “a preservação de variações favoráveis e a rejeição de variações deletérias”. Segundo Darwin,

*Pode ser dito que a seleção natural está escrutinando, a todo dia e a toda hora, pelo mundo todo, toda variação, mesmo a mais sutil; rejeitando as más, preservando e favorecendo todas as boas; trabalhando silenciosamente e incansavelmente, onde e quando a oportunidade se oferece, na melhoria de cada ser vivo em sua relação às condições orgânicas e inorgânicas da vida.*³

³ DARWIN, Charles. *On the origin of species by means of natural selection... Op. cit.* Todas as traduções deste artigo foram feitas pelo autor.

A simplicidade do processo de seleção natural contrasta fortemente com a força da aplicabilidade do conceito e com a complexidade orgânica por ela gerada.

Ao longo de sua obra, Darwin não só foi capaz de apresentar de maneira sólida e eloqüente uma das teorias científicas mais gerais já propostas, mas ainda foi capaz de expor visceralmente as falhas e dúvidas que poderiam servir de argumento contra a aprovação e generalidade dos conceitos ali apresentados. No seu sexto capítulo, por exemplo, denominado *dificuldades da teoria*, ele fala de sua dificuldade em explicar a evolução da socialidade. Por que as operárias de formigas se ajudam, abrem mão da sua própria reprodução e por vezes de sua vida na defesa dos outros indivíduos da colônia? A seleção natural, afinal, não premiará indivíduos interessados apenas na sua própria sobrevivência e reprodução? Como a seleção natural poderia

explicar a evolução destes comportamentos? A solução do enigma veio um século depois com o conceito de aptidão inclusiva, introduzido pelo evolucionista William Donald Hamilton (1936-2000). A aptidão de um indivíduo, segundo Hamilton⁴, deve levar em consideração não somente os genes passados para a próxima geração a partir de seus filhos, mas também a partir de seus parentes próximos. Assim, segundo a nova matemática da seleção natural, atos altruístas podem evoluir se os custos diretos forem menores do que os benefícios indiretos advindos destes atos. Tal solução foi amplamente divulgada por Richard Dawkins em seu best-seller *O Gene Egoísta*⁵.

Uma outra dificuldade teórica encontrada por Darwin foi a de como explicar as muitas diferenças observadas entre os sexos. Por que os veados machos apresentam incríveis galhadas que parecem armas mortais enquanto as fêmeas, que vivem no mesmo ambiente e são ameaçadas pelos mesmos predadores, são desprovidas de tais estruturas? Por que os pavões machos, por exemplo, carregam plumas enormes e magnificamente decoradas, expondo-se perigosamente aos implacáveis predadores, enquanto que as fêmeas apresentam uma plumagem discreta? Como a seleção natural, um processo ortodoxo capaz de perceber e eliminar as mais sutis variações deletérias, pode permitir a existência de estruturas aparentemente tão deletérias à sobrevivência dos indivíduos?

O conceito de seleção sexual

Para lidar com essa questão, Darwin apresentou em pouco mais de duas páginas do quarto capítulo de *A Origem das Espécies*, um outro mecanismo evolutivo denominado *seleção sexual*. Ao contrário do problema da origem da socialidade, ao qual Darwin apresentava apenas respostas incipientes, a explicação para as diferenças sexuais estava bem desenvolvida naquele momento e, acredito, foram apresentadas resumidamente na obra apenas como maneira de garantir a prioridade sobre a idéia. O sólido corpo de conhecimento a respeito da seleção sexual, que freqüentemente acompanha toda proposta conceitual de Darwin, viria a ser apresentado ao público somente em 1871 com a publicação de *A Origem do Homem e a Seleção em Relação ao Sexo*⁶.

O conceito de seleção sexual inserido em *A Origem das Espécies* englobava dois mecanismos evolutivos reconhecidos até hoje: a competição entre machos e a escolha da fêmea. Darwin diz que

⁴ HAMILTON, William D. The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, Londres, v. 7, n. 1, p. 1-16, 1964.

HAMILTON, William D. The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, Londres, v. 7, n. 1, p. 17-52, 1964.

⁵ DAWKINS, Richard. *The selfish gene*. Oxford: Oxford University Press, 1976. 352 p.

⁶ DARWIN, Charles. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Londres: John Murray, 1871. 2 vols., 475 p. [reprinted by Princeton University Press, 1981].

*Esta forma de seleção não depende de uma luta pela existência em relação a outro ser orgânico ou de condições externas, mas de uma luta entre indivíduos do mesmo sexo, geralmente os machos, para a posseção do outro sexo. O resultado não é a morte do competidor derrotado, mas poucos ou nenhum descendente.*⁷

⁷ DARWIN, Charles. *On the origin of species by means of natural selection...* Op. cit.

A seleção sexual, ao garantir sucesso reprodutivo para machos vitoriosos em combates diretos com outros machos, seria a responsável direta pela coragem superior dos machos, pelos chifres desenvolvidos dos veados machos, pelos esporões proeminentes dos galos, e por uma série de outras características que variam entre os sexos. Segundo Darwin, qualquer criador de galo de briga sabe a importância de ser criterioso na escolha dos galos que vão ser utilizados como reprodutores na produção da próxima geração de galos de briga.

Ao estudar o comportamento das aves do paraíso, e de outras espécies de aves, Darwin notou que os machos freqüentemente se congregam em uma arena e sucessivamente executam uma dança exótica que lhes permite exibir as suas magníficas plumagens. As fêmeas que assistem a toda a exibição como simples espectadoras, ao final, escolhem os machos mais atraentes como parceiros reprodutivos. Segundo Darwin,

*... se um homem consegue, em pouco tempo, conferir beleza e um porte elegante a galinhas garnizés, de acordo com os seus padrões de beleza, não vejo nenhum motivo para duvidar de que as fêmeas dos pássaros, ao selecionar, durante milhares de gerações, os machos de cantos mais melodiosos e os mais belos, seguindo seus próprios padrões de beleza, possam produzir efeitos marcantes.*⁸

⁸ DARWIN, Charles. *On the origin of species by means of natural selection...* Op. cit.

Seleção sexual no homem e nos outros animais

A teoria da seleção sexual foi propriamente apresentada à comunidade científica em 1871 em *A Origem do Homem e a Seleção em Relação ao Sexo*⁹. Contudo, o maior objetivo de Darwin ao escrever esta obra foi demonstrar que o homem, com toda a sua complexidade morfológica e capacidade intelectual, é produto dos mesmos processos que governavam a evolução dos demais seres vivos.

⁹ DARWIN, Charles. *The descent of man, and selection in relation to sex.* Op. cit.

Muitos dos argumentos apresentados por Darwin para chegar a essa conclusão bombástica para a sociedade ocidental do século XIX vinham direto do arcabouço teórico montado em *A Origem das Espécies*, principalmente aquele relacionado ao conceito de seleção natural. Na primeira parte do livro, denominada *A Origem do Homem*,

Darwin expõe uma série de evidências morfológicas, anatômicas e fisiológicas que corroboram a hipótese de que o homem, os macacos e os outros animais inferiores têm descendentes comuns. Além disso, o autor apresenta evidências no mundo animal para sugerir que a distância intelectual entre o homem e os animais inferiores é menor do que se supunha.

Diversos aspectos morfológicos e comportamentais humanos, no entanto, não podiam ser facilmente explicados pela seleção natural. Por que homens e mulheres são morfológica e comportamentalmente diferentes? Como surgiram as diferenças entre raças humanas? Segundo Darwin, as respostas a tais perguntas não seriam encontradas através do conceito de seleção natural, mas através dos processos relacionados à seleção sexual.

Na segunda parte de *A Origem do Homem*, denominada *Seleção Sexual*, Darwin desenvolve o conceito de seleção sexual e apresenta uma revisão sólida sobre a evolução de caracteres sexuais secundários em grupos animais tão diversos quanto os anelídeos, moluscos, crustáceos, insetos, peixes, anfíbios, répteis, aves, mamíferos e o homem. Discute-se que a seleção sexual teria sido responsável, por exemplo, pelo dimorfismo das quelíceras dos caranguejos, pelo canto das cigarras, pela estridulação dos gafanhotos, pelos chifres dos besouros, pela coloração dos peixes de briga, pelas cristas das salamandras, pela vocalização dos sapos, pelos combates entre cervídeos, pela dança das aves-do-paraíso e, claro, pela cauda magnífica dos pavões.¹⁰

Em sua revisão, Darwin argumenta que a seleção sexual é mais comum em animais superiores porque:

Nos animais que pertencem às classes inferiores não raramente os dois sexos estão unidos no mesmo indivíduo e por isso os caracteres sexuais secundários não podem desenvolver-se. Em muitos casos em que os sexos estão separados, ambos estão permanentemente apegados a algum suporte e um não pode procurar ou lutar pelo outro. Ademais, é quase certo que estes animais possuem sentidos muito imperfeitos e faculdades mentais muito baixas para apreciar a beleza recíproca ou outros atrativos ou então para experimentar rivalidade.¹¹

O interessante é que esses mesmos argumentos se aplicam às plantas superiores que freqüentemente possuem os órgãos masculinos e femininos na mesma flor, são organismos sésseis e apresentam baixa “capacidade mental”. Isso talvez explique porque Darwin, em sua extensa revisão sobre seleção sexual, tenha consagrado apenas uma tímida

¹⁰ DARWIN, Charles. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Op. cit.

¹¹ DARWIN, Charles. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Op. cit.

nota de pé de página sobre seleção sexual em plantas. Atualmente, no entanto, acredita-se que a competição entre machos e a escolha da fêmea são importantes mecanismos na evolução das angiospermas.¹²

Ao fim da sua obra, Darwin desafia os pensamentos e as crenças da sua sociedade com a seguinte afirmação:

*Quem não se contenta em olhar, como fazem os selvagens, os fenômenos da natureza com um espírito desligado, já não pode mais pensar que o homem seja um ato separado da criação.*¹³

¹² WILLSON, Mary F. Sexual selection in plants. *American Naturalist*, Chicago, v. 113, n. 6, p. 777-790, 1979.

¹³ DARWIN, Charles. *The descent of man, and selection in relation to sex*. *Op. cit.*

Resistências ao conceito de seleção sexual

A teoria da seleção sexual tal qual proposta por Darwin sofreu uma resistência gradual de parte da comunidade científica a ponto de terminar negligenciada por aproximadamente cem anos. Diversos tipos de argumentos científicos e não científicos foram elaborados contra a idéia de seleção sexual. Um primeiro argumento, forte entre os não-evolucionistas, foi que a incrível variação de cores e melodias exibidas pelos pássaros e outros animais tinha sido produzida pelo Criador para o simples deleite dos sentidos humanos. Como este mesmo tipo de objeção também se aplica à seleção natural, o argumento parece não ter abalado muito a “fé” de Darwin na seleção sexual.

Um dos primeiros e mais importantes adversários de Darwin na esfera científica, no entanto, foi nada mais nada menos do que Alfred Russell Wallace (1823-1913). Inicialmente, Wallace¹⁴ aceitou algumas das idéias de Darwin sobre seleção sexual, mas após a publicação de *A Origem do Homem*, em 1871, ele passou a questionar inexoravelmente o conceito. Durante alguns anos, seja por meio de livros e artigos, seja por meio de uma rica correspondência, Darwin e Wallace digladiaram-se no campo da seleção sexual. Argumentos prós e contras eram expostos fazendo com que os adversários ora avançassem ora recuassem em suas posições. De certa forma este combate intelectual levou a teoria de seleção sexual a um alto grau de sofisticação que permeia o campo até hoje. Com a morte de Darwin, as críticas cada vez mais sagazes de Wallace deixaram de ser respondidas e a força da seleção sexual se esvaiu. A disputa foi detalhadamente revisada por Helena Cronin.¹⁵

Inicialmente, a principal resistência de Wallace à seleção sexual vinha do fato de ele mesmo ter desenvolvido, de modo independente em relação a Darwin, um arcabouço teórico a respeito da coloração no mundo animal e vegetal

¹⁴ WALLACE, Alfred Russel. *Darwinism*. Londres: Macmillan, 1889. 494 p.
WALLACE, Alfred Russel. Note on sexual selection. *Natural Science*, v. 1, n. 10, p. 749-750, 1892.

¹⁵ CRONIN, Helena. *The ant and the peacock*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. 504 p.

baseado exclusivamente no princípio da seleção natural. Segundo Wallace, a coloração dos organismos podia ser explicada por dois grandes processos, proteção e reconhecimento. Na categoria de proteção, Wallace agrupava tanto organismos crípticos, que possuem uma coloração similar ao do habitat ou substrato preferencial para escapar dos predadores, quanto organismos conspícuos, que usam as suas cores para advertir os predadores da presença de substâncias venenosas em seus corpos. Na categoria reconhecimento, Wallace incluía principalmente as cores e desenhos singulares de cada espécie que lhes permitem reconhecer coespecíficos. Além disso, no caso das flores, as cores típicas de cada espécie seriam endereçadas aos insetos, aves e mamíferos responsáveis pela transferência de polens entre plantas coespecíficas. Assim sendo, o vasto e detalhado levantamento de Darwin quanto a diferenças de cor entre os sexos no mundo orgânico foi considerado por Wallace como um grande desafio à sua teoria geral de coloração.

O primeiro desafio de Wallace foi explicar porque fêmeas e machos da mesma espécie apresentam padrões de coloração diferentes. Segundo Darwin, ao longo da evolução das espécies, os machos se tornaram mais coloridos devido ao processo de seleção sexual. Segundo Wallace, o problema estava sendo formulado às avessas. A questão correta seria: por que as fêmeas, ao longo da evolução, se haviam tornado menos coloridas do que os machos? Segundo Wallace, apesar de durante a maior parte da vida dos pássaros, machos e fêmeas viverem no mesmo lugar e se alimentarem da mesma forma, por ocasião da época reprodutiva as fêmeas precisam cuidar do ninho e de seus ovos, ficando expostas a predadores visualmente orientados. Então, pequenas diferenças em coloração teriam sido selecionadas de forma a conferir às fêmeas maior proteção, assegurando-lhes assim a sobrevivência.

Ao estudar uma série de exceções à regra do dimorfismo sexual entre os sexos em aves, Wallace descobriu mais argumentos a favor da sua interpretação protecionista. Em espécies em que ambos os sexos apresentam cores fortes e brilhantes, verificou-se que as fêmeas nidificam em buracos no solo, em buracos nos troncos das árvores ou em ninhos completamente cobertos de forma a esconder a presença de seus habitantes. Nessas espécies, as fêmeas não apresentam colorações discretas porque possuem outros mecanismos para esconder a sua presença durante a época reprodutiva. Em algumas espécies nas quais as fêmeas são mais ricamente coloridas do que os machos, Wallace descobriu que tam-

bém havia inversão sexual quanto ao papel do cuidado parental. Em tais casos, os machos estavam se expondo mais aos predadores do que as fêmeas e necessitavam de mais proteção. Finalmente, nos raros casos em que a incubação dos ovos não exige cuidado parental, não há dimorfismo sexual de coloração. Assim, o ultra-darwinista Wallace rejeita o papel da seleção sexual a favor de explicações que exigem simplesmente a ação da seleção natural.

Apesar de os argumentos acima serem bem convincentes para explicar os tons pastéis, os cinzas e os desbotados típicos das camuflagens, Darwin não ficou convencido de que a explicação de Wallace ajudava a explicar como surgiram e são mantidas por seleção natural as cores fortes e brilhantes típicas dos machos. Colorações aberrantes e diferenciadas, segundo Wallace, poderiam surgir para o reconhecimento de coespecíficos, de forma a evitar cruzamentos inférteis. No entanto, o dimorfismo sexual desafiava exatamente tal explicação. Além disso, Darwin fez notar que as cores brilhantes muitas vezes vinham acompanhadas de cortejos elaborados, cantos complexos e demonstrações de vigor evidentes, e que qualquer modelo evolutivo tinha de ser capaz de explicar todo este conjunto.

Alguns anos após o falecimento de Darwin, em 1882, Wallace propôs a sua teoria fisiológica da coloração conspícua. Segundo essa teoria, *as cores podem ser olhadas como o resultado necessário da constituição química altamente complexa dos fluidos e tecidos animais*. Como os órgãos têm constituições diferentes e estão freqüentemente mudando, a norma deveria ser um mundo orgânico essencialmente multicolorido. O sangue, a bile, os ossos e a gordura, por exemplo, têm cores brilhantes e características que não servem a causa alguma, já que esses tecidos estão escondidos dentro do corpo. A seleção natural apresentaria uma ação constante no sentido de coibir, quando necessário, a profusão natural de cores. Wallace argumenta ainda que a coloração está diretamente relacionada ao vigor. Assim sendo, segundo a teoria fisiológica da coloração, as cores aberrantes dos machos são subprodutos fortuitos das características estruturais e químicas de organismos vigorosos, enquanto as cores discretas das fêmeas refletem a atuação constante da seleção natural na eliminação de cores que podem ser deletérias à sobrevivência dos seus portadores.

O que mais surpreende na teoria proposta por Wallace é o seu caráter não-adaptacionista. Durante toda a sua vida Wallace procurou explicações darwinianas a todas as adaptações dos seres vivos. Parte da sua resistência à

aceitação da seleção sexual foi baseada inclusive na sua crença absoluta no poder da seleção natural como gerador da diversidade biológica. Nesse caso, apesar de lógica, esta explicação não-adaptacionista de Wallace sobre as cores de algumas estruturas soa como uma solução *ad hoc* necessária para manter íntegra a sua teoria geral da coloração frente às dificuldades enfrentadas pelas características sexuais secundárias.

Machos certamente competem, mas fêmeas podem escolher?

Os dois mecanismos propostos por Darwin para o funcionamento da seleção sexual, competição entre machos e escolha da fêmea, enfrentaram resistências bastante distintas para conseguirem se estabelecer no cenário científico do século XIX. A noção de que machos estão continuamente à procura de parceiras reprodutivas, e de que alguns machos apresentam uma performance reprodutiva extraordinária enquanto muitos acabam a vida sem deixar descendentes, era senso comum entre os naturalistas e entre o público leigo. Que conflitos amorosos muitas vezes se resolviam através de duelos, por vezes sangrentos, entre machos, também era uma idéia bastante divulgada na sociedade inglesa da época.

A competição entre machos por acesso a parceiras reprodutivas, segundo Darwin, teria sido responsável pela evolução de garras afiadas, chifres resistentes, força e coragem excessivas. Este corolário da teoria, apesar de perfeitamente lógico, recebeu suporte parcial. Como reconhecidamente as qualidades referentes aos machos também são importantes na captura de presas, no enfrentamento de competidores e no escape a predadores, tais características poderiam perfeitamente ter surgido por seleção natural e estar sendo úteis apenas no confronto sexual. Ou, na melhor das hipóteses, os dois tipos de seleção poderiam até ser complementares. De um jeito ou de outro, o conceito de competição entre machos não apresentava grande conflito com as idéias vigentes na ciência e na sociedade de Darwin e, sem grande resistência, incorporou-se ao paradigma vigente.

Em compensação, não foi recebida com grande entusiasmo pela sociedade conservadora da Inglaterra a idéia de que as fêmeas exercem papel primordial na escolha de seus parceiros reprodutores, e de que tal processo pode ser responsável pela evolução de características tão díspares como

os cantos melodiosos dos pássaros, as penas dos pavões, danças elaboradas e rituais exóticos de acasalamento.

Em termos teóricos, Wallace elaborou uma série de restrições ao funcionamento do mecanismo de escolha da fêmea. Em primeiro lugar, para a seleção sexual funcionar via escolha da fêmea, os organismos teriam de possuir um senso estético elaborado que dificilmente animais seriam capazes de apresentar. Além disso, mesmo que as fêmeas possuíssem essa capacidade estética, talvez não a estivessem usando na escolha dos parceiros, preferindo aqueles que apresentassem boas características associadas à luta pela sobrevivência. Por que escolher um pavão maravilhosamente ornamentado, ao invés de um macho ágil, se logo em seguida ele será comido pelos predadores? E o que é pior, se a ornamentação é hereditária, a carga negativa seria transmitida para os descendentes! Ademais, complementa Wallace, para que cantos e ornamentos complexos sejam produzidos por escolha da fêmea, as suas preferências estéticas teriam de ser exercidas de modo direcional e contínuo por muitas e muitas gerações. Se as preferências estéticas variam de indivíduo para indivíduo, ou entre áreas diferentes ou mudam com o tempo, qualquer estrutura construída por seleção sexual teria uma existência efêmera.

Ao contrário do sucesso que Darwin obteve em propagar o conceito de seleção natural entre seus contemporâneos, no final da vida teve que recuar em algumas de suas posições referentes ao elaborado e complexo conceito de seleção sexual, que por não ser preferido pela comunidade científica ou por ter sido seriamente afetado pelo confronto direto com Wallace, acabou caindo em descrédito até a segunda metade do século XX.

Fisher chega para resgatar Darwin

No início do século XX existiam basicamente duas hipóteses, de certa forma incompletas, para explicar em que bases as fêmeas escolhem seus parceiros reprodutivos. Segundo Helena Cronin¹⁶, a primeira pode ser denominada *hipótese do bom gosto*, que sintetiza o ponto de vista de Darwin em relação à escolha de parceiros baseada em critérios puramente estéticos. Essa hipótese, apesar de justificar adaptativamente como caracteres sexuais secundários podem evoluir, tinha dificuldades em explicar porque as fêmeas estavam escolhendo características no mínimo desinteressantes do ponto de vista da sobrevivência dos indivíduos. A segunda hipótese, denominada de hipótese do

¹⁶ CRONIN, Helena. *Op. cit.*

bom senso, foi oferecida pelo próprio Wallace durante períodos em que ele não estava empenhado em desqualificar completamente o mecanismo de escolha da fêmea. Segundo Wallace, as fêmeas poderiam estar escolhendo machos que possuísssem qualidades úteis do ponto de vista de sua sobrevivência, como vigor, saúde ou capacidade de obter recursos. Tal hipótese, por sua vez, consegue explicar bem o cuidado com que fêmeas aparentemente escolhem seus parceiros, mas falha na explicação de como caracteres sexuais secundários elaborados podem evoluir.

Em 1930, Ronald A. Fisher (1890-1962), um dos três evolucionistas responsáveis pela *nova síntese*, propôs um modelo teórico que viabilizava a hipótese do *bom gosto* tal qual defendida por Darwin. Segundo o modelo de Fisher¹⁷, o comportamento de escolha das fêmeas pode ser adaptativo porque aumenta a sua chance de ter filhos atraentes. Se, numa população, as fêmeas apresentam preferência estética por uma característica idiossincrática qualquer, fêmeas que seguem a moda têm uma boa chance de transmitir a característica para os seus filhos e ao mesmo tempo transmitir a sua preferência para as filhas. Como se pode perceber, o processo se auto-alimenta de um *feed-back* positivo. A preferência das fêmeas confere valor adaptativo superior ao caráter escolhido, enquanto que machos ornamentados conferem valor adaptativo superior ao comportamento de preferência.

Mas, como surgiu essa preferência estética na população? Segundo a teoria, preferências sutis podem surgir simplesmente por flutuações casuais, o que ajudaria a explicar porque caracteres sexuais secundários variam tanto entre organismos, ou conforme sugere Fisher, através de parâmetros utilitários. Se pássaros com cauda ligeiramente maiores do que a média da população voam melhor do que os demais indivíduos, a preferência por caudas maiores pode espalhar-se na população de fêmeas, a ponto de servir como critério de seleção sexual de modo a fomentar o desenvolvimento de caudas extravagantes. Modelos matemáticos recentes, baseados no modelo de Fisher, demonstram que mesmo em situações em que o caráter escolhido traz certos custos para os machos que o possuem, as aptidões destes machos podem ser mais altas do que as de machos não portadores do caráter referido. Assim sendo, o modelo de Fisher reafirma a crença de Darwin de que as escolhas estéticas das fêmeas podem ser importantes agentes na evolução de caracteres sexuais secundários.

¹⁷ FISHER, Ronald Aylmer. *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press, 1930. 272 p.

O modelo de Fisher enfrenta, no entanto, uma dificuldade teórica. Se prevê que pequenas preferências estéticas podem levar ao desenvolvimento de características sexuais secundárias, também prevê que existe um limite máximo para o desenvolvimento de tais características. Esse limite é dado pelo balanço entre o benefício em aptidão advindo da seleção sexual e o custo em aptidão advindo da seleção natural. Nesse ponto, as fêmeas passam a não obter vantagem nenhuma em escolher machos de caudas mais longas e o processo de seleção sexual tenderia a estagnar.

Apesar do importante avanço teórico que significou o modelo de Fisher, o seu impacto só se fez sentir após a primeira metade do século XX.

Hamilton chega para resgatar Wallace

Em 1982, William D. Hamilton e Marlene Zuck propuseram um modelo de seleção sexual, denominada teoria sosigônica, que veio a revitalizar a hipótese do *bom senso* apresentada por Wallace. Segundo Hamilton & Zuk¹⁸, todos os organismos complexos possuem parasitas debilitantes que comprometem a sua aptidão. Como a taxa de evolução dos parasitas é muitas vezes superior a dos hospedeiros, devido a sua baixa longevidade, a pressão de parasitismo representa uma pressão constante ameaçando a sobrevivência e reprodução dos organismos. Do ponto de vista dos hospedeiros, uma maneira de lidar com esta pressão seria possuir *bons genes* que codificam defesas efetivas contra os parasitas.

Segundo a teoria sosigônica, a pressão de parasitismo é o principal combustível estimulando o funcionamento do processo de seleção sexual. Os combates diretos ou ritualizados entre machos coespecíficos, assim como o tamanho e a força das armas utilizadas em tais conflitos, serviriam para ordenar os machos em termos de bons genes contra parasitas. Analogamente, as fêmeas estariam utilizando as características sexuais secundárias elaboradas dos machos para ordenar os machos em termos de bons genes contra parasitas debilitantes. Segundo essa visão, o tamanho, a intensidade de brilho e a perfeição das plumas dos pavões estariam sinalizando um maior vigor devido a ausência, ou menor prevalência, de parasitas debilitantes.¹⁹

Um dos aspectos interessantes da teoria sosigônica é que a designação de bons genes é essencialmente dependente do contexto coevolutivo. Imaginemos uma população de hospedeiros na qual o alelo *A*, presente em poucos

¹⁸ HAMILTON, William D. & ZUK, Marlene. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, New York, v. 218, n. 4.570, p. 384-387, 1982.

¹⁹ Para mais detalhes sobre a teoria sosigônica ver FONSECA, Carlos Roberto. Sexo, plumas e parasitas. *Ciência Hoje*, Rio de Janeiro, v. 26, p. 26-33, 1999.

indivíduos, codifique uma toxina *A* altamente efetiva contra os parasitas presentes na localidade. Ao ajudar na sobrevivência e reprodução de seus portadores, o alelo *A* vai-se tornando aos poucos mais freqüente na população. No entanto, se um determinado alelo *X*, que codifica uma enzima que quebra a toxina *A*, aparece na população de parasitas, o mesmo também vai-se tornar mais e mais freqüente. Assim, o alelo *A* deixa de ser um bom gene e a sobrevivência dos hospedeiros poderia ficar ameaçada até o surgimento de um novo bom gene *a*, codificador de uma outra toxina eficiente contra a população de parasitas. A característica do modelo sosigônico faz com que, ao contrário do modelo de Fisher, o processo coevolutivo entre hospedeiros e parasitas e, conseqüentemente, a intensidade da seleção sexual nunca percam a sua força.

A seleção sexual hoje

O conceito de seleção sexual chegou à segunda metade do século XX bastante desacreditado, contudo, até o final do século, sua importância cresceu e hoje constitui um dos mais relevantes tópicos da ecologia evolutiva. Está fora dos objetivos deste trabalho detalhar todos os avanços empíricos e teóricos do campo, no entanto, um pequeno sumário do histórico da área pode ajudar o leitor a se aprofundar mais no assunto.

Um levantamento bibliográfico feito na ISI Web-of-Knowledge, com a expressão “sexual selection” no título ou no resumo, encontrou, no dia 24 de agosto de 2007, 7.853 artigos sobre o assunto (figura 1). O levantamento detectou apenas seis artigos para a década de 50 e oito para a década de 60, ou seja, menos de um artigo por ano sobre o tópico. É interessante notar, no entanto, que a abrangência da obra de Darwin se faz presente através da diversidade dos grupos animais estudados incluindo, por exemplo, drosófilas, libélulas, borboletas, peixes, ratos e o homem.

A década de 70 iniciou-se com uma tímida comemoração do centenário da obra *A origem do Homem* (1871-1971), no entanto, ao final dessa década foram publicados quatro trabalhos substanciais sobre seleção sexual. Emlen & Oring²⁰ discutiram o papel da seleção sexual na determinação dos sistemas de acasalamento. Cox & Leboeuf²¹, juntamente com Kirkpatrick²², ajudaram a reintroduzir o papel da escolha da fêmea na agenda de pesquisa. O trabalho de Charnov²³ e seu livro *The Theory of Sex Allocation*²⁴, estimularam enormemente a elaboração de modelos matemáticos

²⁰ EMLEN, Stephen T. & ORING, Lewis W. Ecology, sexual selection, and evolution of mating systems. *Science*, New York, v. 197, n. 4.300, p. 215-223, 1977.

²¹ COX, Cathleen R. & LEBOEUF, Burney J. Female incitation of male competition – mechanism in sexual selection. *American Naturalist*, Chicago, v. 111, n. 978, p. 317-335, 1977.

²² KIRKPATRICK, Mark. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution*, Lawrence, v. 36, n. 1, p. 1-12, 1982.

²³ CHARNOV, Eric L. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Washington, v. 76, n. 5, p. 2.480-2.484, 1979.

²⁴ CHARNOV, Eric L. *The theory of sex allocation*. New Jersey: Princeton University Press, 1982. 355 p.

²⁵ WILLSON, Mary F. *Op. cit.*

complexos no tratamento de problemas relacionados à alocação sexual. Finalmente, o estudo de Willson²⁵ foi particularmente relevante para evidenciar a importância da seleção sexual na determinação de características reprodutivas das plantas superiores.

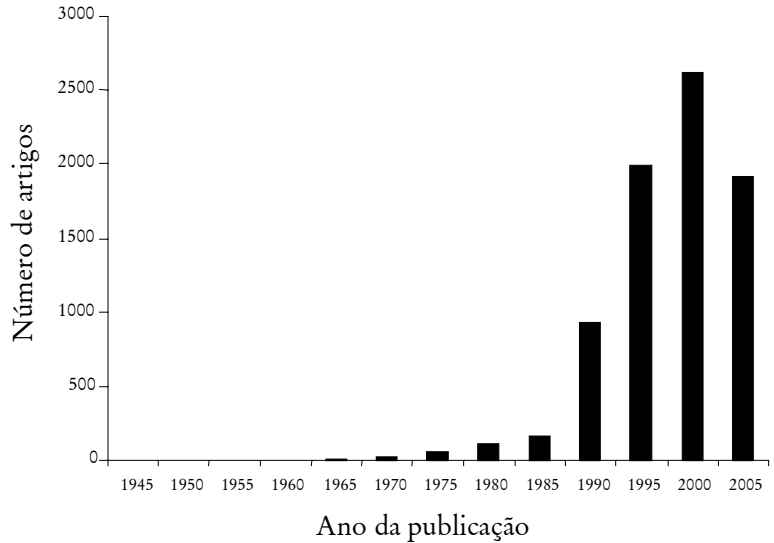


Figura 1: Número de artigos encontrados no ISI Web-of-Knowledge, com a expressão “sexual selection” no título ou no resumo do trabalho, de 1945 até 2007 (N = 7.853 artigos no total). Os anos de publicação encontram-se agrupados em intervalos de cinco anos (1945-1949 ... 2000-2004). O quinquênio que se inicia em 2005 apresentava 1913 registros até o dia 24 de agosto de 2007.

²⁶ HAMILTON, William D. & ZUK, Marlene. *Op. cit.*

No início da década de 80, publicou-se um dos mais influentes e controversos artigos já escritos sobre seleção sexual, o de Hamilton & Zuk²⁶, comentado na seção anterior. Com mais de mil citações, o modelo ali proposto estimulou fortemente o desenvolvimento da área.

²⁷ ANDERSON, M. *Sexual selection*. Princeton: Princeton University Press, 1994. 597 p.

A partir da década de 90 até este início do século XXI, o número de artigos sobre seleção sexual aumentou exponencialmente, atingindo mais de 7 mil registros na Web-of-Knowledge. O conceito de seleção sexual está difundido não somente para explicar a evolução de características sexuais secundárias em animais, como em plantas também. Além disso, os dois mecanismos comportamentais propostos por Darwin, a escolha da fêmea e a competição entre machos, são amplamente aceitos. Após quase um século de esquecimento, o reconhecimento de uma das mais controversas idéias de Darwin parece finalmente consolidado.²⁷

Carlos Roberto Fonseca é biólogo, doutor em Ecologia, professor e pesquisador da Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Rio Grande do Sul.
cfonseca@unisinos.br