

MESTRADO EM ETOLOGIA 95/97

INTRODUÇÃO À ECOLOGIA EVOLUTIVA E ECOLOGIA
COMPORTAMENTAL

Trabalho realizado por:

Alberto Caeiro Pereira de Sousa

ÍNDICE:

I - INTRODUÇÃO	PÁG. 2
II - AS TEORIAS DO SEXO	3
III - ASSEXUADOS ANTIGOS	8
IV - CONCLUSÃO	10
V - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	11

I - INTRODUÇÃO

Entre os problemas mais intrigantes e difíceis na teoria da evolução estão aqueles da origem e da manutenção da recombinação e da reprodução sexuada, e a questão das condições que favorecem a evolução de fenómenos tais como a auto-fertilização e a partenogénese (Williams 1975, Maynard Smith 1978b, Lloyd 1980). Em muitas espécies a variação genética para o incremento da recombinação e modo de reprodução existe, logo estas características são evolutivamente lábeis. Por exemplo, Chinnici (1971) e outros mostraram que a frequência de crossover entre pares de loci pode ser alterada por selecção artificial em *Drosophila melanogaster* sem afectar a frequência de crossing over em mais nenhuma parte do cromossoma. A frequência de auto-fertilização varia geneticamente em e entre populações de muitas plantas (Jain 1976). Genótipos reproduzindo-se por partenogénese e sexuadamente são encontrados em muitas espécies de plantas e de animais.

As teorias que tentam explicar a manutenção do sexo e da recombinação podem incluir-se em dois grupos, aquelas que se baseiam na selecção de grupo e as que não se baseiam na selecção de grupo. Uma das teorias que se baseia na selecção de grupo diz-nos que a recombinação aumenta a capacidade das populações de se adaptarem a ambientes instáveis, e que as populações assexuadas têm uma taxa de extinção mais elevada.

A selecção de grupo, contudo, é uma explicação pouco segura para a recombinação. A variação genética que existe para as taxas de recombinação poderia facilmente resultar na evolução de uma reduzida recombinação se fosse favorecida pela selecção individual, e este será o caso mais habitual. A questão deve ser formulada do seguinte modo: - Se um alelo aumenta a taxa de crossing over ou promove a reprodução sexuada, e outro reduz o crossing over ou causa a partenogénese, qual o alelo que vai incrementar em frequência?

Estas e outras questões irão tentar ser respondidas tendo em conta as principais teorias que procuram explicar a origem e a manutenção da reprodução sexuada na maioria das espécies.

II – AS TEORIAS DO SEXO

A reprodução sexuada predomina na natureza, apesar de apresentar um custo em termos de diminuição da eficácia biológica. Este custo é devido à existência de um sexo que não investe (geralmente os machos). Em muitos casos este custo reduz-se quando ocorre alguma das seguintes condições:

- Redução do número de indivíduos do sexo que não investe.
- Inversão compartilhada por ambos os sexos.

Noutros casos o custo permanece, e é necessário procurar uma explicação relativa às vantagens que fazem com que o sexo se mantenha. As influências podem ser múltiplas, existindo à volta de 20 modelos explicativos. Neste trabalho irei apenas referir aquelas teorias que se consideram mais importantes, quer pela coerência teórica quer pela aplicação prática.

As teorias que irei abordar são as seguintes:

- “Tangled bank”.
- “Red Queen”.
- “Muller’s ratchet”.
- Teoria da redução das mutações.

TANGLED BANK

Esta teoria deve o seu nome a Graham Bell da Universidade McGill do Canadá. Bell baseou-se no último parágrafo do livro de Charles Darwin: “On the Origin of Species”, no qual ele descreve um “*entangled bank, clothed with many plants of many kinds, with birds singing on the bushes, with various insects flitting about, and with worms crawling through the damp earth*”. O mundo é um sítio muito variável, argumentou Bell, logo deve produzir descendentes diversos na esperança de que um deles esteja bem adaptado ao seu ambiente e, que cada um não esteja em estreita competição com os seus irmãos.

Esta teoria envolve quer a interacção genótipo~ambiente quer a interacção entre diferentes genótipos. A fitness genotípica pode interactuar de modo significativo com o tempo ou com o local ou com ambos ao mesmo tempo. A “Tangled bank” prevê a existência de heterogeneidade ambiental no tempo ou no espaço e, baseia-se na competição entre irmãos (sib competition) de modo a promover a vantagem do sexo.

RED QUEEN

Esta designação foi atribuída por Leigh Van Valen da Universidade de Chicago, em 1973. Este investigador estava à procura de uma frase para expressar uma nova descoberta que ele tinha feito enquanto estudava uns fósseis marinhos. Ele tinha descoberto que a probabilidade de uma família de animais se extinguir é feita ao acaso e não depende do tempo de existência dessa família. A “luta pela existência” nunca é facilitada. Por muito bem que uma espécie se adapte ao seu ambiente, nunca pode relaxar-se, porque os seus competidores e os seus predadores estão também a adaptar-se de modo contínuo aos seus nichos.

Van Valen lembrou-se da história de Alice no País das Maravilhas e da cena em que Alice encontra as peças vivas de um jogo de xadrez por detrás de um espelho. Uma das peças é a Rainha Vermelha, que personifica uma mulher formidável que corre como o vento mas que nunca parece sair do mesmo sítio:

“No nosso país,” disse Alice, ainda a arquejar. “Já teríamos chegado a outro sítio, se corressemos assim tão depressa com temos vindo a fazer.”

“Um país lento o teu!” disse a Rainha. “Aqui, necessitas de dar o teu melhor para permanecer no mesmo sítio. Se queres chegar a outro sítio diferente deves correr pelo menos ao dobro da velocidade!”

A Rainha Vermelha tornou-se uma personagem bastante importante no campo da biologia e, a teoria da “Red Queen” é hoje em dia uma das mais importantes.

Hamilton (1980,1982), Jaenike (1978) e Bremermann (1980), independentemente, propõem que a chave para perceber a sexualidade, pelo menos nos organismos multicelulares, está no feed-back entre os microparasitas e os seus hospedeiros e, nas diferentes taxas a que os hospedeiros e os parasitas se podem adaptar através de mutações e de outras variações genéticas.

Outra explicação possível para a manutenção da sexualidade, pelo menos nos microorganismos, é a de estes poderem assegurar a manutenção de determinados genes que podem vir a ser necessários a quando de uma mudança de ambiente (genes que estão reprimidos e que podem vir a ser desreprimidos). Para os microorganismos a recombinação sexual será um tipo de mecanismo de reparação.

Os parasitas patogénicos são um poderoso factor da sobrevivência e da fitness dos seus hospedeiros. A recombinação sexual é uma estratégia num jogo de perseguição

molecular e evasão. A disputa entre parasitas e hospedeiros pode ser descrita como um jogo de perseguição e evasão entre dois adversários bastante diferentes.

A recombinação sexual e o polimorfismo devem ser vistos no seu conjunto. Juntos são um mecanismo através do qual as espécies pluricelulares travam a sua luta com os microparasitas.

Para o funcionamento do sistema imunitário dos vertebrados é indispensável a recombinação dos alelos numa população polimórfica. O sistema imunitário dos vertebrados responde à rápida evolução patogénica.

Os linfócitos consistem de, pelo menos, 1 a 10 milhões de subclones distintos. Para escapar ao ataque pelos linfócitos as células devem possuir uma combinação específica de antígenos de histocompatibilidade. Estes antígenos diferem de indivíduo para indivíduo (com excepção dos gêmeos homocigóticos).

O sistema imunitário de defesa dos vertebrados é um sistema com propósitos generalistas : ele pode responder com todos os antígenos potenciais, e não somente com aqueles que já existem. Sem esta capacidade para responder a novos antígenos seria inútil, devido à velocidade com que estes antígenos evoluem.

A recombinação sexual permite a existência de polimorfismo do complexo MHC. Isto permite uma mudança de antígenos de geração para geração e, de indivíduo para indivíduo, o que permite o ataque aos microorganismos.

O aparecimento de locais de separação no núcleo das enzimas, que os deixa intactos, encaixa perfeitamente na hipótese de que a variedade genética é uma defesa contra a intrusão molecular de microparasitas.

A teoria da “Red Queen” propõe que a selecção dependente da frequência, gerada por parasitas adaptados a genótipos comuns dos hospedeiros, produz uma heritabilidade negativa de fitness; um factor que é sabido ser uma forte força selectiva que favorece o sexo. Esta teoria prediz que as espécies deveriam ser mais frequentemente sexuadas quando elas ocupam habitats biologicamente diversos (saturados), quando competem com membros da sua própria espécie e quando competem através de disputas. Estas predições são suportadas por bastantes evidências comparativas; elas mostram-se muito de acordo com respeito à distribuição ecológica da assexualidade.

Contudo, as predições da “Red Queen” são bastante parecidas àquelas formuladas pela “Tangled bank”.

A apoiar a hipótese da “Red Queen” temos vários trabalhos de campo que revelaram uma correlação positiva entre a carga de parasitas e a partenogénese.

Em áreas com grandes densidades de parasitas é esperado que prevaleça a reprodução sexuada e, nesses lugares, se aparecerem formas partenogénicas, tenderão a adquirir muitos parasitas e, serão sujeitos à extinção local.

Quando a carga de parasitas é baixa (em condições físicas adversas para os parasitas e em locais com baixas densidades de hospedeiros) os custos do sexo são superiores aos benefícios e, a partenogénese deve prevalecer.

O melhor teste efectuado à teoria da “Red Queen” foi o realizado por Curtis Lively e Robert Vrijenhoek (1992) com um pequeno peixe denominado “topminnow” pertencente ao género *Poeciliopsis*, no México. Este peixe, por vezes, acasala com outro peixe similar e produz um híbrido assexuado (triplóide). Verifica-se que a taxa de parasitismo é maior nas populações triplóides.

A experiência consistiu no seguinte :

- Lively capturou *Poeciliopsis* em três charcos diferentes e contou o número de quistos causados pela doença “black-spot”.
- No 1º charco os híbridos estavam muito mais parasitados do que os peixes sexuados, especialmente se eram de grandes dimensões.
- No 2º charco, onde coexistiam dois clones assexuados diferentes, aqueles pertencentes ao clone mais comum estavam mais parasitados; os pertencentes ao clone mais raro, assim como os sexuados, estavam praticamente sem parasitas.
- O 3º charco tinha sido drenado e recolonizado dois anos mais tarde por apenas alguns peixes. Logo, na altura da captura, todos os peixes apresentavam um elevado grau de consanguinidade e, os sexuados eram os mais susceptíveis a serem parasitados do que os clones desse charco.
- Lively e Vrijenhoek introduziram, no 3º charco, algumas fêmeas sexuadas. Em dois anos os peixes sexuados tornaram-se praticamente imunes aos parasitas que, por sua vez atacavam agora em força os clones híbridos.

Logo, bastou uma pequena variedade genética para dar vantagem à reprodução sexuada sobre a reprodução assexuada.

O estudo do *Poeciliopsis illustra* bem o modo como o sexo permite aos hospedeiros superar os parasitas na “luta pela sobrevivência”. Os parasitas não conseguem manter as suas opções em aberto. São “obrigados” a fazer uma escolha. Em

competição uns com os outros, os parasitas devem “perseguir” o tipo de hospedeiro mais comum e, desse modo, estão a dar “vantagem” aos hospedeiros menos comuns.

A teoria da “Red Queen”, apesar de não ser aceite como a única que tenta explicar o porquê da manutenção do sexo em tão grande escala, é aquela com maior suporte quer teórico quer empírico. Se ela estiver correcta, o sexo só existe para combater as doenças provocadas pelos parasitas.

A “Red Queen” aplica-se não só à origem do sexo mas também à totalidade da teoria da selecção sexual.

MULLER’S RATCHET

Em 1964, Hermann Muller da Universidade de Indiana apresentou uma nova teoria que posteriormente veio a ser conhecida com a designação de “Muller’s ratchet”.

Este modelo, basicamente, pretende afirmar que, nas populações pequenas, os organismos com reprodução sexuada estarão em vantagem em relação aos organismos assexuados porque mais facilmente se livram das mutações desvantajosas. Sabendo nós que a maioria das mutações são desvantajosas, numa população pequena, assexuada, a classe com menos mutações, depois de se ter perdido, em princípio já não tem possibilidade de voltar, se as mutações para permitirem isso forem raras.

Este modelo não é válido para populações muito grandes porque o avanço do “ratchet” será muito lento (isto é, o acumular de mutações).

TEORIA DA REDUÇÃO DAS MUTAÇÕES

Foi Crow (1994) que propôs esta teoria. Ela diz-nos que as populações sexuadas possuem a capacidade de removerem um grande número de mutações ao longo do tempo e, logo, podem reduzir a sua carga de mutações desvantajosas muito mais depressa do que as populações assexuadas.

Os organismos sexuados terão a vantagem de poderem reparar os erros da molécula de DNA.

Este modelo não é suficiente para explicar a permanência da reprodução sexuada. Nos meios instáveis o modelo prediz que os indivíduos com reprodução sexuada existam em maior quantidade. Mas, no caso das plantas, verifica-se que nesses meios impera a reprodução vegetativa. E mesmo alguns animais também possuem a reprodução assexuada, nos meios instáveis, como o tipo mais frequente de reprodução.

III - ASSEXUADOS ANTIGOS

Se o sexo é necessário, como é que alguns organismos conseguem ser assexuados?

Esta pergunta foi colocada por Gerritsen (1980), quem tentou encontrar justificação para a existência de seres assexuados com linhagens bastante antigas.

Alguns organismos assexuados parecem descender de antigas linhagens de organismos assexuados. A persistência deste tipo de organismos coloca um grande desafio a todas as teorias do sexo. Existem bastantes organismos assexuados que poderão encaixar nesta categoria, desde plantas pteridófitas até peixes teleósteos, passando por fungos e por rotíferos e artrópodes.

Irei agora referir de que modo cada uma das principais teorias do sexo pode explicar a manutenção de seres assexuados que o são já há muito tempo.

Analisando a teoria da “Red Queen”, vemos que a dispersão no espaço ou no tempo pode funcionar como uma alternativa ao sexo, de modo aos organismos assexuados poderem “fugir” dos parasitas.

Ladle e outros (1993) verificaram que uma grande assimetria entre a dispersão espacial dos parasitas e dos hospedeiros permitia aos organismos assexuados superarem os sexuados e, aos primeiros manterem elevados níveis de variação genética. Este resultado concorda com dados de populações naturais assexuadas.

A importância relativa da teoria do “Muller’s ratchet” é desconhecida e, foram sugeridos alguns mecanismos capazes de contrariar o “ratchet” (para além do tamanho grande da população). Dois são óbvios (e também se aplicam à teoria da Redução das Mutações): se o aumento proporcional de mutações por locus é baixa, ou se o número de genes no genoma é pequeno, o aumento proporcional de

mutações por genoma será reduzido e o “Muller’s ratchet” abrandará ou mesmo pode parar.

Outros modos de contrariar o “ratchet” foram sugeridos. Os organismos assexuados são frequentemente poliplóides, e Mogie e Ford (1988) mostraram que níveis elevados de poliploidia poderiam abrandar o “ratchet”.

Kondrashov (1994) demonstrou que se as pressões por selecção epistática são suficientemente fortes, o “Muller’s ratchet” pode parar e as linhagens assexuadas poderão persistir indefinidamente.

Gabriel e outros (1993) argumentaram que, se o “Muller’s ratchet” é um problema para os organismos assexuados, então não está claro porque é que o DNA das mitocôndrias e dos cloroplastos (que presumivelmente são antigas linhagens assexuadas) parecem não sofrer dos efeitos do “ratchet”.

No que se refere à teoria da Redução das Mutações uma forte predição pode ser feita a partir dela: se a taxa de mutações genómicas for de uma por geração, então algum mecanismo é necessário para reduzir a carga de mutações. Gabriel e outros (1993) sugeriram que os organismos assexuados poderiam evitar a acumulação de pequenas mutações do seguinte modo: ao evoluírem no sentido de não repararem as mutações. Se persistissem em reparações imperfeitas, haveria uma acumulação que, poderia não resultar prejudicial para o indivíduo mas, que a longo prazo levaria à extinção dessa linhagem. Se não tentar reparar essas pequenas mutações, uma linhagem de seres assexuados, apesar de sofrer maior número de mortes por geração, irá reduzir a acumulação de mutações a longo prazo.

IV - CONCLUSÃO

Apesar das teorias do sexo se interessarem por dar uma explicação lógica à existência da reprodução sexuada, o grande problema teórico será antes o de tentar perceber porque é que uma grande parte dos seres vivos se reproduzem sexuadamente e sofrem recombinação com tanta frequência; por outras palavras, porque é que não há um maior número de espécies a reproduzirem-se

assexuadamente durante a maior parte da ontogenia, com ocasionais momentos sexuais? Experimentalmente, a melhor maneira de tentar dar resposta a esta questão será através da testagem dos modelos já existentes. A investigação do predomínio da epistasia sinérgica deverá ser uma prioridade, assim como a medição de taxas de mutação, que podem vir a fornecer os dados capazes de apoiar ou não a teoria da Redução das Mutações.

No que diz respeito à teoria da “Red Queen”, o ponto fraco reside na ambiguidade das suas predições. Contudo, a evidência comparativa em favor desta teoria é bastante forte. A evidência da rápida evolução dos genes do sistema imunitário dá credibilidade a algumas das suposições das formulações da teoria da “Red Queen”. O desenvolvimento de mais fortes e claras predições do modelo serão um passo importante a dar.

Concluindo, podemos dizer que quer a reprodução sexuada quer a assexuada são estratégias evolutivas válidas e, ao tentar encontrar uma explicação para a existência de uma delas devemos tentar, ao mesmo tempo, explicar a existência da outra. Já vimos que factores tais como o grau de parasitismo ou o grau de estabilidade do meio interferem na “escolha”: sexo/não sexo, logo, uma teoria para ser abrangente terá de ter em conta estes dois factores e, tentar integrá-los da melhor maneira possível, de modo a não excluir nenhum dos tipos de reprodução.

V - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BELL, G. (1985). Two theories of sex and variation. *Experientia*, vol.41, 10 : 1235-1245.
- BREMERMANN, H.J. (1985). The adaptative significance of sexuality. *Experientia*, vol.41, 10 : 1245-1254.

- BREMERMANN, H.J.. Sex and Polymorphism and Strategies in Host-Pathogen Interactions. *J. Theor. Biol.*, 87 : 641-702. In Bremermann, H.J. (1985). The adaptative significance of sexuality. *Experientia*, vol.41, 10 : 1245-1254.
- CARRANZA, J. (1994) (ed.). *Etologia. Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Universidad de Extremadura, Cáceres.
- CHINNICI, J.P.. Modification of recombination frequency in *Drosophila* I. Selection for increased and decreased crossing over . II. The polygenic control of crossing over. *Genetics*, 69 : 71-83 ; 85-96. In Futuyma, D. J. (1986). *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- CROW, J.F.. Advantages of sexual reproduction, *Dev. Genet.*, 15 : 205-213. In Judson, O.P. & Normark, B.B.(1996). Ancient asexual scandals. *TREE*, vol.11, 2 : 41-46.
- FUTUYMA, D.J. (1986). *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- GABRIEL, W. ; LYNCH, M. & BURGER, R.. Muller's ratchet and mutational meltdowns, *Evolution*, 47 : 1744-1757. In Judson, O.P. & Normark, B.B.(1996). Ancient asexual scandals. *TREE*, vol.11, 2 : 41-46.
- GERRITSEN, J.. Sex and parthenogenesis in sparse populations, *Am. Nat.*, 115 : 718-742. In Judson, O.P. & Normark, B.B.(1996). Ancient asexual scandals. *TREE*, vol.11, 2 : 41-46.
- GOODENOUGH, J.; MCGUIRE, B. & WALLACE, R. (1993). *Perspectives on animal behavior*. John Wiley & Sons, N.Y..
- HAMILTON, W.D. & EBERT, D. (1996). Sex against virulence : the coevolution of parasitic diseases. *TREE*, vol.11, 2 : 79-82.
- HAMILTON, W.D.. Pathogens as causes of genetics diversity in their host populations, in : *Population Biology of Infections Diseases*, pp. 269-296. Eds. R.M. Anderson and R.M. May. Springer-Verlag, New York 1982. In Bremermann, H.J. (1985). The adaptative significance of sexuality. *Experientia*, vol.41, 10 : 1245-1254.
- HAMILTON, W.D.. Sex versus non-sex versus parasite. *Oikos*, 35 : 282-290. In Bremermann, H.J. (1985). The adaptative significance of sexuality. *Experientia*, vol.41, 10 : 1245-1254.
- HURST, L.D. & PECK, J.R. (1996). Recent advances in understanding of the evolution and maintenance of sex. *TREE*, vol.11, 2 : 46-52.

- JAENIKE, J.. An hypothesis to account for the maintenance of sex within populations. *Evol. Theory*, 3 : 191-194. In Bremermann, H.J. (1985). The adaptative significance of sexuality. *Experientia*, vol.41, 10 : 1245-1254.
- JAIN, S.K.. Evolution of inbreeding in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 7 : 468-495. In Futuyma, D. J. (1986). *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- JUDSON, O.P. & NORMARK, B.B. (1996). Ancient asexual scandals. *TREE*, vol.11, 2 : 41-46.
- KONDRASHOV, A.S.. Muller's ratchet under epistatic selection, *Genetics*, 136 : 1469-1473. In Judson, O.P. & Normark, B.B.(1996). Ancient asexual scandals. *TREE*, vol.11, 2 : 41-46.
- KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. (1993). *An Introduction to behavioural ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- LADLE, R.J. (1992). Parasites and Sex : Catching the Red Queen. *TREE*, vol.7, 12 : 405-408.
- LADLE, R.J. ; JOHNSTONE, R.A. & JUDSON, O.P.. Coevolutionary dynamics of sex in a metapopulation : escaping the Red Queen, *Proc. R. Soc. London Ser. B.*, 253 : 155-160. In Judson, O.P. & Normark, B.B.(1996). Ancient asexual scandals. *TREE*, vol.11, 2 : 41-46.
- LLOYD, D.G.. Benefits and handicaps of sexual reproduction. *Evol. Biol.* 13 : 69-111. In Futuyma, D. J. (1986). *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- MAYNARD SMITH, J..The evolution of sex. Cambridge University Press, Cambridge. In Futuyma, D. J. (1986). *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- MOGIE, M. & FORD, H.. Sexual and asexual *Taraxacum* species, *Biol. J. Linn. Soc.*, 35 : 155-168. In Judson, O.P. & Normark, B.B.(1996). Ancient asexual scandals. *TREE*, vol.11, 2 : 41-46.
- QUATTRO, J.M. ; AVISE, J.C. & VRIJENHOEK, R.C.. An ancient clonal lineage in the fish genus *Poeciliopsis* (Atheriniformes : Poeciliidae). In Judson, O.P. & Normark, B.B.(1996). Ancient asexual scandals. *TREE*, vol.11, 2 : 41-46.
- RIDLEY, M. (1993). Is sex good for anything ?. *New Scientist*, 4 December.
- SHORT, R.V. & e. BALABAN (eds.) (1994). *The differences between the sexes*. Cambridge University Press, Cambridge.

STEARNS, S.C. (1985). The evolutionary significance of sex. *Experientia*, vol.41, 10 : 1231-1235.

WILLIAMS, G.C.. Sex and evolution. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. In Futuyma, D. J. (1986). *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.