A HIPÓTESE DA RAINHA VERMELHA

Claudinei E. Biazoli Jr.[1], Fábio de A. Machado[2],
Leonardo G. Trabuco[1], Victor X. Marques[2] e Ubiratan A. Lima[2]

[1]*Curso de Ciências Moleculares, Universidade de São Paulo, Brasil*
[2]*Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Brasil*

Sumário

1 Resumo **2**

2 Introdução **2**

2.1 Uma nova Lei Natural... 2

2.2 Sangue Nobre 4

2.3 A Rainha Destronada 4

2.4 Um teste para a Rainha 6

3 Parasitismo e Predação **8**

3.1 A Lebre e a Raposa 8

3.2 O Inimigo Interior 9

3.3 Dinâmica da Rainha Vermelha no processo de tradução 10

4 Sobre Machos e Fêmeas **12**

4.1 Explicando o sexo 12

4.2 Como é possível sem sexo? 14

5 Competição e os Vírus de RNA **14**

6 Extinção das Espécies **15**

7 Limites de Validade da Hipótese **16**

7.1 Mutualismo e o efeito do Rei Vermelho 16

7.2 A Rainha Vermelha explica o sexo? 19

8 Voluntários e a Dinâmica da Rainha Vermelha **19**

9 Conclusões **20**

Referências **21**

Figuras **26**

1 Resumo

A noção de que o processo evolucionário é um jogo de soma zero foi introduzida nos estudos de evolução pela primeira vez por Leigh Van Valen. Denominada Rainha Vermelha, essa hipótese foi inicialmente formulada para explicar certos padrões no registro que apontavam para a independência estatística entre idade de um táxon e sua susceptibilidade à extinção. De acordo com essa hipótese, o ambiente dos seres vivos está em constante deterioração forçando as espécies a um eterno esforço para manter-se adaptadas.

Após 30 anos de extensa discussão na comunidade científica, a hipótese permanece tão polêmica e controversa quanto era no princípio, ainda que gozando de uma fama considerável e ferrenhos propagandistas.

Este trabalho dedica-se a discutir o desenvolvimento histórico da hipótese da Rainha Vermelha, assim como os dados que a fundamentam e as críticas mais recorrentes, ao lado de suas implicações imediatas e aplicações atuais em estudos biológicos. São analisadas com particular interesse as expressões do modelo previsto pela Rainha Vermelha nas relações ecológicas coevolucionárias do tipo predador-presa e hospedeiro-parasita, enfatizando, no último caso, suas ligações com a tradução protéica e a manutenção do sexo. Também são debatidos os limites da hipótese da Rainha Vermelha, em especial na perspectiva das relações mutualistas (efeito do Rei Vermelho).

2 Introdução

2.1 Uma nova Lei Natural...

Uma vez que a seleção natural está constantemente eliminando os menos aptos, e dessa forma aumentando o *fitness* médio da população, com cada geração herdando as adaptações selecionadas na anterior, dever-se-ia esperar que os seres vivos apresentassem-se progressivamente mais adaptados aos seus respectivos ambientes.

Mas a evolução simplesmente não trabalha para fazer espécies melhores ou mais resistentes à extinção. Em um artigo que alcançou considerável fama, apesar de publicado em uma revista de baixa circulação e relativamente obscura, Leigh Van Valen, à época um já conhecido pesquisador da Universidade de Chicago, analisou em torno de 50 grupos de organismos e observou que a vasta maioria deles apresentava curvas de sobrevivência taxonômicas log-lineares (Van Valen, 1973). Ao construir gráficos do número de *taxa* por diferentes períodos de tempo, Van Valen obteve curvas de sobrevivência que eram aproximadamente linhas retas, implicando que a probabilidade de um grupo extinguir-se é constante ao longo do tempo e, essencialmente,

independe da sua idade (duração prévia).

Van Valen (1973, 1974) denominou esse fenômeno aparentemente paradoxal de Lei da Constância da Extinção, destacando que outra maneira de expressá-lo seria dizer que, "para qualquer grupo homogêneo de organismos, o ambiente efetivo deteriora-se em uma taxa constante". Foi inicialmente para explicar tal padrão inesperado que se formulou a hipótese da Rainha Vermelha.

A hipótese da Rainha Vermelha sugere que, durante a sua evolução, os organismos perseguem um alvo móvel. Partindo do pressuposto que um determinado ambiente, suportando uma certa comunidade ecológica, possui uma quantidade limitada de energia disponível para o uso dos seres vivos daquela comunidade, e que essa quantidade não só é relativamente estável, mesmo considerando largos períodos geológicos, como também está sendo usada por completo (aproveitamento máximo dos recursos), a hipótese da Rainha Vermelha define que todo o ganho com relação ao *fitness* por parte de uma espécie (ou outra unidade evolutiva) é balanceado por uma perda equivalente absoluta no *fitness* total das outras espécies; onde *fitness* talvez fosse melhor entendido como controle de energia trófica (Van Valen, 1977).

Dessa maneira a evolução seria uma espécie de jogo *soma-zero* (*zero-sum games* – jogos nos quais os recursos a serem explorados são limitados e o ganho de um jogador resulta na perda de igual magnitude por parte dos outros) e, portanto, um processo dinâmico e inerente aos sistemas vivos organizados ecologicamente: cada aperfeiçoamento na capacidade de uma espécie de se apropriar dos recursos energéticos (adaptação) significa uma diminuição na energia total disponível para uso das outras espécies que compartilham daquele espaço ecológico, o que, obviamente, exigirá uma resposta adaptativa por parte dessas espécies. Assim, a luta pela sobrevivência nunca se torna fácil, pois todas as populações estão constantemente sendo forçadas a aprimorar seu design para permanecer competitivas em um ambiente onde a disponibilidade de recursos é, *grosso modo*, fixa (Van Valen, 1973, 1976, 1980).

A hipótese Rainha Vermelha estabelece que para cada valor w de vantagem adaptativa conseguida por uma espécie é produzido um efeito total negativo de $v = w$ em todas as outras espécies conjuntamente (que compartilham a mesma zona adaptativa). Para n espécies, a média de perda no fitness por espécie é v/n. Sendo m vantagens adaptativas simultâneas, a média total de perda por espécie é mv/n. A maioria das espécies conseguirá se recuperar dessa perda, mais ou menos enquanto ela está ocorrendo, mas ao fazer isso produzem uma outra desvantagem de v na média das espécies. Esse processo sucessivo de perda e recuperação pode continuar indefinidamente (Van Valen, 1974). As espécies precisam estar sempre se modificando para permanecer na mesma condição. O nome Rainha Vermelha, claro, foi inspirado em uma passagem da obra infantil "Alice através do espelho" onde, após Alice, já cansada de correr, mostrar-se espantada por todas as outras coisas parecerem ter permanecido imóveis, a Rainha Vermelha adverte-a,

"Alice, aqui, como você vê, precisamos estar sempre correndo para ficar no mesmo lugar".

2.2 Sangue Nobre

A idéia não é de todo nova. Como alguns autores muito bem argumentaram repetidas vezes, a hipótese da Rainha Vermelha é profunda e essencialmente darwiniana, por se basear em grande parte no conceito de "luta pela sobrevivência" (Darwin, 1859). Antes mesmo de Darwin, o célebre geólogo britânico Charles Lyell já havia feito uso da expressão "luta pela sobrevivência" para ilustrar sua crença de que as espécies estão sempre em conflito com um ambiente em deterioração constante (Lyell, 1832). Van Valen mesmo reconhece que pelos seus conhecimentos do registro fóssil Lyell já havia captado a mensagem básica da hipótese da Rainha Vermelha: tudo muda, mas tudo continua o mesmo (Van Valen, 1977). De fato, a idéia geral por detrás da hipótese da Rainha Vermelha é bem assemelhada à noção fisheriana de que, para cada espécie, o ambiente está em inevitável deterioração (Fisher, 1930), e ao conceito de evolução-esteira (*threadmill evolution*) de Wright (1931), como o próprio Van Valen não deixa de notar (Van Valen, 1973).

A inovação crucial de Van Valen consiste em parte na grande ênfase concedida aos fatores puramente bióticos, garantindo uma certa autonomia à vida em relação ao ambiente físico (que já não é mais necessário para pôr a evolução em movimento) ao reconhecer que os outros organismos aos quais as espécies estão relacionadas formam a mais importante e proeminente porção dos seus ambientes; e em parte na introdução do conceito de *soma-zero*, que afirma que o *fitness* médio da zona adaptativa permanece constante, ao passo que o aumento local do *fitness* em uma unidade evolutiva acarreta a perda no *fitness* total das outras espécies conjuntamente – dessa forma interações bióticas são tudo o que é necessário para propelir a evolução filética e taxonômica (Hoffman, 1991).

2.3 A Rainha Destronada

Contudo, a hipótese da Rainha Vermelha não ficou isenta de sua cota de pesadas críticas. Os primeiros ataques vieram de paleobiólogos que questionavam se as curvas de sobrevivência eram de fato log-lineares (Raup, 1975; Sepkoski, 1975; Hallam, 1976). Foin *et al.* (1975) chamam atenção para a falta de dados empíricos (principalmente ao nível de espécie – que seria o ideal) e afirmam que o modo de construção das curvas de Van Valen é inerentemente tendencioso, sendo o resultado log-linear artificial e fruto do grau de agregação da escala utilizada. De acordo com esses autores, as curvas de Van Valen não permitem inferência alguma sobre a constância nas taxas de extinção; as evidências para a suposta nova Lei Evolutiva de Van Valen, se existirem, devem estar em algum outro lugar.

Van Valen (1975) responde acusando os autores de terem produzido “uma curiosa mistura de má interpretação e confusão conceitual”. De acordo com Van Valen, ele sempre teria tido muito cuidado em evitar dizer que “a probabilidade de um táxon se extinguir é independente de sua idade”, sendo isso verdade apenas para a probabilidade média (propensão) de um conjunto de *taxa*, complementando que ele já havia dado razões para acreditar que *taxa* individuais possuem diferentes probabilidades de se extinguir em diferentes idades (Van Valen, 1973). Sobre os dados com os quais construiu seus gráficos, Van Valen ainda responde que a afirmação de que não teria usado *taxa* inferiores (nível de espécie) “é estranha”, pois ele fez uso de todos os dados disponíveis e adequados: 5 gráficos para espécies, 34 para gêneros e 17 para famílias (Van Valen, 1973). A evidência de constância mostrou-se similar para cada categoria, sendo a própria linearidade observada nos *taxa* supraespecíficos evidência para sua realidade ecológica (Van Valen, 1975).

Uma confusão recorrente, embora pouco compreensível quando se leva em conta a clareza e cautela da formulação de Van Valen (1973), é interpretar a Lei da Constância da Extinção como afirmando que a taxa de extinção por unidade geológica de tempo é constante para cada grupo particular de organismo (Wei and Kennett, 1983). Posto dessa forma, a Lei estaria obviamente errada; é só levar em conta os eventos de extinção em massa (Hoffman, 1991; Foin *et al.*, 1975). Outra forma, igualmente errônea, de interpretar essa asserção sobre as probabilidades de extinções é imaginar que, em qualquer dado tempo geológico, a probabilidade de se extinguir é igual para qualquer táxon de um grupo. Isso também é claramente falso, pois se pode constatar empiricamente pelo registro fóssil que diferentes *taxa* relacionados podem ter diferentes probabilidades de entrarem em extinção (Foin *et al.*, 1975). Mas é exatamente esse o paradoxo que a hipótese da Rainha Vermelha busca solucionar: o fato de *taxa* individuais variarem quanto a susceptibilidade de extinção, tanto ao longo do tempo quanto quando comparados uns com os outros (em caso de *taxa* contemporâneaos), e a média de susceptibilidade variar ao longo do tempo, enquanto que média é *constante* quando analisados períodos muito extensos (Van Valen, 1975).

Uma crítica igualmente comum foi, já considerando a Lei da Constância da Extinção como de fato verdadeira, questionar se ela realmente necessitaria de algum tipo de explicação especial. Salthe (1975) interpreta os resultados obtidos por Van Valen como significando meramente que não há fortes forças sistemáticas operando nos organismos em questão, então não há nada que requeira uma explicação causal. Outra linha de críticas centra-se nos aspectos mais biológicos e nos pressupostos intestáveis da teoria. *Soma-zero* chega a ser uma pressuposição plausível, mas talvez não seja amplamente válida e não há como testá-la, sendo essa a razão de Stenseth and Maynard Smith (1984) terem-na descartado dos seus modelos. É possível que a condição particular em que a energia de um sistema seja fixa e completamente explorada e em que toda a

melhora adaptativa de uma unidade ecológica corresponda a uma piora para as outras não seja universal ou mesmo predominante (Hoffman, 1991; Castrodeza, 1979; Van Valen, 1977; Maynard Smith, 1976) [ver posições contrárias em Van Valen (1976, 1979)]. Castrodeza (1979) acha questionável o caráter supostamente ubíquo da competição na natureza, necessário à hipótese da Rainha Vermelha, e salienta que mesmo relações de parasita–hospedeiro e presa–predador podem assumir aspectos mutualistas equilibrados após certo tempo de co-evolução.

2.4 Um teste para a Rainha

Maynard Smith (1976) trabalhou matematicamente a questão de se a evolução continuaria ou não à mesma taxa na ausência de mudanças físicas no ambiente. Se a resposta fosse sim, a hipótese da Rainha Vermelha seria um modelo razoável, mas não foi isso que ele concluiu. De acordo com seus resultados preliminares, a hipótese da Rainha Vermelha seria estruturalmente instável e, portanto, não deveria ser predominante na natureza.

Em um estudo posterior, realizado conjuntamente com Stenseth, Maynard Smith volta atrás e, corrigindo certos aspectos de seus modelos anteriores, afirma que a hipótese da Rainha Vermelha é um quadro bem plausível, sendo a dinâmica característica em ambientes nos quais dominam as interações bióticas e o ambiente físico é relativamente estável. Em ambientes sujeitos a grandes mudanças nos aspectos abióticos, a dinâmica de uma estase pontuada, conhecida por "equilíbrio intermitente" (Eldredge and Gould, 1972), prevaleceria (Stenseth and Maynard Smith, 1984). Esse modelo matemático foi recentemente corroborado por dados paleontológicos, indicando que uma pluralidade de modelos evolucionários (entre eles o gradualismo filético da Rainha Vermelha, e o equilíbrio intermitente) pode ocorrer, dependendo das circustâncias ambientais: ambientes estáveis favorecem mudanças graduais, mas contínuas, de acordo com o modelo da Rainha Vermelha; enquanto ambientes instáveis, que podem variar rápida e dramaticamente, onde os organismos não respondem evolutivamente a cada flutuação ambiental a qual são submetidos, promovem estase evolutiva com eventos de mudanças descontínuas e, em relação ao tempo geológico, instantâneas (Sheldon, 1996).

O que a hipótese da Rainha Vermelha estipula é que a evolução seja algo como caminhar em uma esteira rolante: é preciso estar sempre movimentado-se para permanecer no mesmo lugar. A analogia sustenta-se porque o ambiente pode ser enxergado como em constante deterioração para uma determinada espécie, que necessita então, como resposta, estar em permanente processo de adaptação. Isso em nada contradiz o darwinismo do mais clássico e ortodoxo, sendo talvez esse o motivo para a hipótese não parecer muito impressionante aos olhos de certos pesquisadores: não há nada na teoria evolucionária que prediga que a probabilidade de extinção de um *taxa* deveria diminuir conforme aumenta sua idade, pois a seleção natural promove adapta-

ção ao ambiente contemporâneo, mas não antecipa o futuro (Foin *et al.*, 1975). Nesse ponto, a hipótese só enfatiza algo que já estava implícito nas formulações evolucionistas de Darwin: a adaptação das espécies não é um caminho rumo a um estado perfeito porque, uma vez que uma espécie se estabelece, o nível de ajustamento ao ambiente em que vive, composto de fatores bióticos e abióticos, não melhora, mas apenas é mantido por meio de adaptações subseqüentes devido à seleção natural (Lewontin, 1978).

Testar a hipótese da Rainha Vermelha em bases empíricas concretas tem-se revelado uma tarefa surpreendentemente difícil. Embora a Lei da Constância da Extinção já seja largamente aceita e tomada por garantida (Hoffman, 1991) – devido a uma série de estudos paleobiológicos que tenderam a confirmar sua realidade histórica (Hoffman and Kitchell, 1984; Wei and Kennett, 1983) –, a hipótese da Rainha Vermelha não está em uma situação assim tão favorável. Por muito tempo ela não foi formulada de maneira precisa o suficiente para gerar predições que pudessem ser confrontadas com dados empíricos (Hoffman, 1991). Comparar o modelo da Rainha Vermelha com o Modelo Estacionário é particularmente complicado porque nenhum dos dois pode ser identificado como acomodando melhor as evidências. Isso se deve a que um ambiente abiótico constante é a condição *sine qua non* onde os modelos geram resultados antagônicos: mudança biótica continua (relativamente autônoma ao ambiente abiótico) de acordo com a hipótese da Rainha Vermelha, e zero de especiação e de extinção no modelo estacionário. O principal problema envolvido com essa comparação é que longos períodos de constância abiótica no ambiente são muito raramente representados no registro geológico, e talvez simplesmente não ocorram de fato na natureza. Um agravante é que efeitos bióticos e abióticos não são de forma alguma independentes; ambos se influenciam mutuamente e não há maneira de distinguir entre uma mudança biótica primária e uma resultante de prévia mudança abiótica no ecossistema. Hoffman (1991) acredita que, apesar de um teste definitivo precisar vir de dados paleontológicos, esse teste pode-se mostrar mesmo irrealizável para a hipótese da Rainha Vermelha.

Uma outra linha de teste para a hipótese da Rainha Vermelha, apenas rapidamente esboçada por Van Valen (1974), consiste em acompanhar o processo co-evolucionário em espécies ecologicamente relacionadas. Van Valen (1974) reconhece que é difícil demonstrar inequivocamente a pressuposição do *soma-zero*, mas observa que esse tipo de jogo é facilmente detectável em relações do tipo presa-predador ou hospedeiro-parasita, pois o que é melhor para um é obviamente pior para o outro (um caso de ótimos mutuamente incompatíveis). Dessa forma, a hipótese da Rainha Vermelha prevê “Guerras Armamentistas”, com predadores se aprimorando para obter suas presas, e as presas por sua vez se aprimorando em escapar dos predadores; hospedeiros se esforçando para despistar seus parasitas e parasitas tentando constantemente enganar as defesas dos hospedeiros. Essa abordagem parece ter rendido maiores frutos (Martens and Schön, 2000)

e tem dominado os estudos sobre a hipótese da Rainha Vermelha a partir da década de 90.

A hipótese da Rainha Vermelha foi originalmente desenvolvida como uma explicação *ad hoc* para algumas observações paleontológicas (Van Valen, 1974), mas seu poder explicativo cresceu muito desde então. Passou a compor uma noção de evolução mais sofisticada, integrada e ecológica, e constituiu um grande avanço para uma investigação evolutiva da sucessão fóssil em termos de padrões e processos mais gerais (Hallam, 1976). Desde então tem sido usada para explicar fenômenos diversos tais como as corridas armamentistas, respostas imunológicas e organizações ecológicas, e mesmo a manutenção da reprodução sexuada (Ridley, 1993).

3 Parasitismo e Predação

3.1 A Lebre e a Raposa

Em algum lugar, uma lebre corre de uma raposa. A lebre corre por sua vida e a raposa corre por seu alimento. Podemos dizer que os dois correm por motivos diferentes, que a raposa pode não correr com todas as forças, pois a perda de uma refeição não equivale ao preço que a lebre pagará por ser vagarosa. Porém, ambas as corridas tem em comum um aspecto dual, que abrange não apenas a corrida que envolve músculos e ossos, mas uma corrida muito mais antiga, evolutiva: a hipótese da Rainha Vermelha.

O modelo mais didático da Rainha Vermelha foi também o modelo mais estudado e testado durante muito tempo. A evolução cíclica auto-alimentada da interação presa-predador é, além de atraente, básica e abrangente, pois como será colocado posteriormente, não apenas inclui a clássica caça da lebre pela raposa, mas também pode ser usado em muitos aspectos da evolução dos organismos, tornando, assim, os termos ecológicos de “presa” e “predador” não tão restritos, podendo-se estender para qualquer interação na qual, obrigatoriamente, o que é bom para um lado é ruim para o outro e vice e versa (Dieckmann *et al.*, 1995). Nesse tipo de interação não há a inclusão de qualquer fator abiótico na adaptação, sendo os fatores bióticos necessários e suficientes para promover a evolução (Hoffman, 1991).

Modelos baseados em tais interações normalmente apresentam três possíveis desfechos (Dawkins and Krebs, 1979): evolução até um ponto fixo, onde os valores dos fenótipos tenderiam ao um ponto de equilíbrio; vitória de um dos lados, onde o predador acaba extinto; e evolução cíclica, onde não há apenas um ponto fixo de atração, mas vários pontos caóticos de atração evolutiva, que seria contrário a idéia de estase. Temos, então, três possíveis resultados constituídos de duas dicotomias: uma determina a ausência ou presença de um atrator, e a outra que delimita se este (atrator) é ou não um ponto fixo. Dieckmann *et al.* (1995) afirmam que o comportamento cíclico da evolução não é um artefato do determinismo ou do monomorfismo,

pois modelos polimórficos e estocásticos também foram testados e o mesmo resultado foi encontrado. O modelo de presa e predador é condizente não só com outros modelos, mas também apresenta resultados plausíveis. Porém, apesar disso, durante certo tempo a hipótese da Rainha Vermelha revelou-se pobre em observações empíricas e testes em laboratórios conclusivos. A idéia era boa, mas não parecia dar certo.

Porém, o estudo de comunidades que englobavam indivíduos sexuais e assexuais cresceu e com as análises dos dados foi observada correlações com os modelos de presa-predador nessas comunidades, relacionando os graus de parasitismo com o grau de sexualidade ou diversidade, sendo o sexo uma contra-resposta adaptativa à infectividade do parasita. Tanto o parasita quanto o hospedeiro podiam ser presa e predador (uma interação ecológica ao nível de espécie não é unilateral), e os níveis de sexualidade ou diversidade e infectividade poderiam ser medidos e correlacionados.

3.2 O Inimigo Interior

Como explicado, o parasitismo é apenas um modelo para a evolução cíclica presa-predador da Rainha Vermelha, uma vez que adaptações anti-parasitas são sempre obsoletas, e para resistir o hospedeiro deve mudar continuamente seu genoma (Hamilton *et al.*, 1990). Para comprovar tal hipótese, muitos estudos em diversos organismos foram feitos, porém os resultados mais impressionantes foram obtidos dos estudos de populações de espécies assexuadas contendo uma grande diversidade clonal.

Inferindo que o parasita teria uma história evolutiva que o proporcionaria uma maior capacidade de infectar o fenótipo do hospedeiro mais comum da mesma região, estudos com clones de gastrópodes de água doce (Jokela *et al.*, 2003; Lively and Dybdahl, 2000; Martens and Schön, 2000) demonstram que os parasitas tinham maior infectividade não apenas nas variedades de clones mais comuns (Jokela *et al.*, 2003; Lively and Dybdahl, 2000), mas também em populações hospedeiras simpátricas (Lively and Dybdahl, 2000). Estes estudos põem em xeque a idéia de que na verdade haveria uma "troca" entre competitividade e resistência a infecção, como colocado por Martens and Schön (2000) sobre a relação direta entre o hábito do gastrópode de se recolher (proteção contra predação, aumentando o *fitness* total) e a depleção de seu sistema imune (pois elimina sangue para realizar tal retração).

Camacho *et al.* (2002), em seu estudo com B-cromossomos, demonstrou que a presença deste parasita genômico no cariótipo de um individuo induz *crossing-overs*, sendo esta uma característica contra-adaptativa à infectividade do B-cromossomo. Como demonstrado nesses estudos, a evolução dos organismos envolvidos em uma interação funciona com um mecanismo de *feed-back* positivo evolutivo recíproco, limitado pelo sistema caótico de pontos de atração

múltiplos que levam à co-evolução direcionada, *i.e.*, espécies (ou grupos, ou populações) correlacionadas têm suas pressões seletivas determinadas pela adaptação do(s) outro(s) organismo(s) da interação, evoluindo conjuntamente sob um falso manto progressivista.

3.3 Dinâmica da Rainha Vermelha no processo de tradução

Enquanto a maioria das teorias adaptacionistas busca explicar a uniformidade do código genético, Krakauer and Jansen (2002) procuraram explicar os aspectos divergentes, *i.e.*, o mapeamento entre codon e anticodon e entre anticodon e aminoácido, assumindo que o código evolui em um ambiente com um risco constante de parasitismo traducional (um vírus seria um exemplo contemporâneo de um parasita traducional).

A redundância de anticodon refere-se a casos onde anticodons idênticos podem reconhecer diferentes codons para traduzir em um aminoácido, enquanto que a degenerescência de anticodon envolve diferentes anticodons reconhecendo diferentes codons para traduzir em um aminoácido (Krakauer and Jansen, 2002).

Os modelos propostos por Krakauer and Jansen (2002) ilustram como mudanças na redundância e degenerescência de anticodon devem modificar as taxas de replicação de parasitas e como a dinâmica populacional parasita–hospedeiro influencia a tradução, conforme a hipótese da Rainha Vermelha. Krakauer and Jansen (2002) encontraram que em populações assexuadas, tanto monomórficas quanto polimórficas, parasitas podem promover a diversidade do processo traducional *per se*.

Vamos considerar um modelo de tradução de um par de codons sinônimos por um par de anticodons em um único aminoácido. Este modelo, bem como uma generalização para conjuntos maiores de codons, foi desenvolvido por Krakauer and Jansen (2002).

Sejam dois codons que codificam para o mesmo aminoácido e dois anticodons com ocorrências relativas dadas por $v_1 = \alpha$ e $v_2 = 1-\alpha$. Suponha que um parasita pode usar dois codons diferentes com ocorrências relativas dadas por $c_1 = \gamma$ e $c_2 = 1-\gamma$. Ambos os codons podem ligar-se a ambos os anticodons, mas com diferentes afinidades. A afinidade do codon i pelo anticodon j é dada por d, se $i \neq j$, ou por $1-d$, se $i = j$, $i, j \in \{1,2\}$.

A taxa total de ligação do codon 1 é dada por $g_1 = v_1(1-d) + v_2 d = \alpha(1-d) + (1-\alpha)d$ e a do codon 2 é dada por $g_2 = v_1 d + v_2(1-d) = 1 - g_1$. O tempo médio que demora para o codon i ser encontrado é dado por $f_i = 1/g_i$. Se ε é o tempo gasto para iniciar o processo de tradução, o tempo total da tradução é dado por

$$\tau = \varepsilon + c_1 f_1 + c_2 f_2 \tag{1}$$

Assumindo que a extensão da proteína é o passo limitante, e não a remoção de anticodons impropriamente ligados, a taxa de tradução é dada por $q = 1/\tau$. Ou seja, a taxa de extensão de

um único aminoácido é dada por

$$q(d,\gamma) = \left(\frac{1-\gamma}{1-(d+\alpha-2d\alpha)} + \frac{\gamma}{d+\alpha-2d\alpha} + \varepsilon \right)^{-1} \tag{2}$$

A única variável que o parasita pode alterar é γ. Quando tudo o mais é fixo, podemos encontrar que valores de γ maximizam o taxa de tradução. Encontramos

$$g_1 > g_2 \quad \text{então} \quad \gamma = 1 \tag{3}$$

$$g_2 > g_1 \quad \text{então} \quad \gamma = 0 \tag{4}$$

Isto mostra que pequenos desvios nas afinidades pelos codons resultam no uso exclusivo pelo parasita dos codons favorecidos. O hospedeiro pode variar não só a utilização dos codons, mas também a matriz de afinidade ou a abundância dos anticodons. Contudo, a utilização dos codons também determina a taxa de erro durante a transcrição (Krakauer and Jansen, 2002).

Vamos tratar agora da dinâmica de populações. Seja x a abundância de hospedeiros e y a de parasitas. Assumimos que a infecção é proporcional à taxa de tradução. Além disso, assumimos que a taxa de replicação do hospedeiro não depende da taxa de tradução de seus próprios genes Temos, então,

$$\dot{x} = x(r - yq(d,\gamma)) \tag{5}$$

$$\dot{y} = y(xq(d,\gamma) - \delta) \tag{6}$$

Assumimos que hospedeiros e parasitas são completamente antagonistas e a transmissão dos parasitas é horizontal. As dinâmica de população deste modelo são bem conhecidas; as densidades apresentam oscilações neutras estáveis em torno do equilíbrio. As densidades médias dos hospedeiros e parasitas ao longo destas oscilações são iguais às respectivas densidades de equilíbrio. As abundâncias de equilíbrio são dadas por

$$\hat{x} = \delta/q(d,\gamma) \quad \text{e} \quad \hat{y} = r/(d,\gamma) \tag{7}$$

Então, um aumento na taxa de tradução leva a uma concomitante redução na abundância tanto de parasitas como de hospedeiros. Uma redução na taxa de tradução dos genes do hospedeiro leva uma redução na abundância de parasitas sem nenhum impacto na abundância dos hospedeiros.

Agora vamos reunir o modelo com um modelo de dinâmica de populações. Consideraremos o destino de hospedeiros mutantes com uma redundância diferente. Assumimos que uma mudança na redundância é alcançada por uma mudança em d (a redundância é mínima quando $d = 0$ ou $d = 1$ e máxima quando $d = 0,5$). A afinidade dos mutantes será denotada por d^*. Consideraremos também parasitas mutantes com utilização dos codons dada por γ^*.

Se um hospedeiro mutante é raro, será predominantemente infectado por parasitas residentes, da mesma forma que parasitas mutantes raros infectarão predominantemente hospedeiros residentes. A dinâmica dos hospedeiros e parasitas residentes é aproximadamente dada por (5) e (6), supondo que os mutantes são raros. A dinâmica de hospedeiros mutantes raros x^* e parasitas mutantes raros y^* é dada por

$$\dot{x^*} = x^*(r - yq(d^*, \gamma)) \quad (8)$$

$$\dot{y^*} = y^*(xq(d, \gamma^*) - \delta) \quad (9)$$

Estas expressõem mostram que a evolução dos hospedeiros maximiza a densidade de parasitas enquanto que a evolução dos parasitas minimiza a densidade de hospedeiros.

Pode-se deduzir uma dinâmica evolucionária para d e γ. Seja μ_d a taxa de mutação média do hospedeiro e μ_γ a do parasita. Obtemos, então,

$$\dot{d} = -\mu_d \, \hat{x} \, \hat{y} \, \frac{\partial q}{\partial d} \quad (10)$$

$$\dot{\gamma} = \mu_\gamma \, \hat{x} \, \hat{y} \, \frac{\partial q}{\partial \gamma} \quad (11)$$

Uma simulação revela uma corrida armamentista sem fim, de acordo com a hipótese da Rainha Vermelha (Figura 1). A dinâmica evolucionária cíclica faz a redundância flutuar entre valores extremos (Figura 2).

4 Sobre Machos e Fêmeas

4.1 Explicando o sexo

Sexo é a forma mais comum de reprodução (Martens and Schön, 2000) e o modo como ele surgiu pode ser intrigante, porém não tanto quanto o como ele se manteve durante história evolutiva e como ele é perdido. Margulis and Sagan (1988) propõem como possível origem do sexo um evento de canibalismo entre organismos unicelulares primitivos em períodos de estresse, que em algum momento foi incompleto, havendo fusão de cariótipos e trocas gênicas, que adaptativamente trouxeram a vantagem da variabilidade.

Inicialmente Van Valen (1973) não visava explicar tal questão, e sim o fenômeno da Lei da Constância da Extinção por ele observado no registro fóssil, uma explicação que permaneceu na esfera teórica por vários anos (a parte de interpretações errôneas) até ser testada por interações entre parasitas e hospedeiros (como explicado anteriormente), onde o enfoque logo deslocou-se para a questão do sexo.

A sexualidade já foi analisada sob outras teorias que incluem modelos ecológicos como o Modelo da Loteria (Williams, 1975) (seleção “pesada”, na qual a seleção é independente de freqüência e densidade, aumentando a média geométrica do *fitness*), o Modelo de Banco Enovelado (Bell, 1982) (seleção “leve”, dependente tanto de densidade quanto de freqüência, evidenciada em situações de grande competitividade em altas densidades) e modelos de acumulação de mutações, como a Catraca de Müller, que são funcionais, porém parecem não atuar com velocidade suficiente para manter a sexualidade.

Como, então, o sexo poderia ser mantido, se modelos confirmam que uma população de individuos sexuados é facilmente substituída por indivíduos assexuados (Hamilton *et al.*, 1990; Lively, 1996; West *et al.*, 1999)?

Jokela *et al.* (2003) analisaram algumas comunidades de *Potamopyrgus antipodarum* (Gastropoda) e estudaram a presença ou ausência de sexualidade. Os resultados indicaram que a seleção pesada falha em explicar a manutenção do sexo em sistemas naturais e a seleção leve é pouco significativa (pois populações sexuadas e assexuadas podem coexistir em um mesmo habitat), podendo ter pequena importância na distribuição geográfica das diversidades clonais. Por outro lado a teoria de seleção negativa freqüência-dependente por parasitismo (ou Rainha Vermelha), somada à Catraca de Müller e à deriva genética, parece suportar as observações quanto à manutenção do sexo, uma vez que grupos sexuados apresentam um menor índice de parasitismo.

A co-evolução por parasitas também mostra-se como uma melhor explicação para a manutenção do sexo, pois melhor explica tanto a presença de espécies com baixa fecundidade, sobreposição de gerações ou mesmo com freqüentes reversões para partenogênese, como Hamilton *et al.* (1990) demonstrou através de seus modelos. Nestes mesmos modelos verificamos também que existe não apenas relação entre o número de agentes infecciosos no organismo e a sexualidade, mas também influência do número de *loci* relacionados às defesas do hospedeiro. Sendo assim, temos um modelo que demonstra não apenas a manutenção do sexo, mas comprova, pela hipótese da Rainha Vermelha, a observação empírica de que os organismos apresentam uma gama de genes associados a defesas infecciosas.

O sexo é, em última análise, apenas uma contra-resposta adaptativa às pressões seletivas geradas por interações bióticas onde o parasitismo pode ser visto como uma mutação deletéria, sendo um ambiente rico em parasitas equivalente a um ambiente altamente mutagênico, uma vez que organismos sexuais facultativos preferem a sexualidade em estresse ambiental. Contudo, a analogia pode não ser verdadeira, pois espécies de ambientes altamente mutagênicos e pobres em parasitas não são, em geral, evidentemente mais sexuados (Hamilton *et al.*, 1990). Talvez isso indique que dinâmicas da Rainha Vermelha não sejam essenciais para a criação do impulso evolutivo filético inicial, mas podem o ser em sua continuidade.

4.2 Como é possível sem sexo?

Tendo em vista que a hipótese da Rainha Vermelha não está apenas restrita a modelos, mas que talvez ela seja um fator importante para propulsão da evolução filética, poderia o mesmo processo (seleção freqüência-dependente por parasitas) manter a sexualidade e ajudar a explicar a manutenção das chamadas linhagens assexuais antigas que mantem o caráter assexuado por um longo período de tempo evolutivo?

Judson (1997) coloca um modelo que leva em conta a variável de dispersão tanto de parasitas quanto hospedeiros em uma dinâmica de Rainha Vermelha de metapopulações, e observa que os resultados podem não apenas levar o estabelecimento de linhagens assexuadas, mas também a permanência de diversidade clonal nessas populações indefinidamente. Neste modelo, a migração seria uma "alternativa" ao sexo, mantendo a diversidade na metapopulação por dois modos: manutenção de iguais diversidades em cada deme (unidade da metapopulação) ou predominância de um tipo específico clonal em cada deme, mas mantendo a metapopulação como um todo mais diversa que cada deme particular. Notamos, então, que em uma linhagem unicamente assexuada, o parasitismo selecionaria negativamente as linhagens mais freqüentes (o que resultaria em monomorfismo e posterior extinção sem a influência da dispersão), uma vez que, em tal dinâmica, o parasitismo se portaria como um intensificador da deriva genética na ausência de seleção. Enquanto em populações não migratórias a deriva genética levaria 704 anos para excluir metade dos alelos, a seleção por parasitas levaria apenas 175 anos, e 400 anos para eliminar todos (Judson, 1997). O modelo explica tanto a diversidade clonal de espécies unicamente sexuadas, como pode ser extrapolado para populações sexuais facultativas, embora nestas últimas a variabilidade provavelmente dê-se pelo surgimento constante de populações assexuadas de populações sexuadas e a seleção por parasitas poderia contribuir não para a diversidade, mas para o monomorfismo (Jokela *et al.*, 2003).

5 Competição e os Vírus de RNA

Vírus de RNA oferecem uma oportunidade única para o estudo da evolução ao nível molecular (Solé *et al.*, 1999). A evolução de clones MARM (*marked monoclonal antibody-resistant* de vírus vesicular da estomatite (VSV) exibiu ganhos no *fitness* durante a transferência repetida de grandes populações de vírus em células em cultura (Novella *et al.*, 1995).

Experimentos envolvendo populações clonais de vírus de RNA competindo ilustraram dois fenômenos biológicos importantes, agora ao nível molecular: a dinâmica da Rainha Vermelha e a competição entre linhagens de vírus com *fitness* aproximadamente iguais resultando, eventualmente, em uma exclusão competitiva de uma das espécies (Clarke *et al.*, 1994; Quer *et al.*,

1996). Solé *et al*. (1999) apresentaram uma explicação teórica para estas observações.

6 Extinção das Espécies

Stenseth (1979) elaborou uma extensa análise sobre as implicações da hipótese da Rainha Vermelha sobre a extinção que, seguindo a linha de raciocínio de Maynard Smith and Stenseth (1978), classifica como local, na qual uma espécie pode deixar de existir num dado número de habitats mas continuar a existir em outros, ou global, que envolve a eliminação de todos os indivíduos pertencentes a um dado táxon.

Através da interpretação de quatro modelos arquitetados para descrever matematicamente os princípios da hipótese da Rainha Vermelha, Stenseth (1979) derivam-se várias previsões e as confronta com uma enorme variedade de dados ecológicos e paleontológicos. Esses dados corroboraram as previsões feitas, embora alguns deles não sejam muito conclusivos.

Destaca-se, dentre essas previsões, a de que a diversidade tende a ser constante ao longo do tempo ecológico e evolutivo, pois tanto a taxa de extinção quanto a taxa de especiação teriam aproximadamente o mesmo valor e tenderiam também a ser constantes ao longo do tempo ecológico e evolutivo. Essa previsão foi deduzida ao se interpretar com um dos modelos matemáticos mencionados anteriormente a Lei da Constância da Extinção, proposta por Van Valen (1973, 1974). Os “equilíbrios ecológicos”, como chama Stenseth (1979) os exemplos atuais e em tempo real (ecológico) dessa constância na diversidade, são corroborados por uma extensa literatura relacionada ao tempo ecológico (Cody, 1966, 1975; Recher, 1969; MacArthur, 1969, 1972; Lack, 1969; Diamond, 1969; Diamond and May, 1976; Levinton, 1979) e os “equilíbrios evolutivos”, que correspondem aos exemplos paleontológicos (observados na escala de tempo evolutivo, ou geológico) são corroborados por Webb (1969), que concluiu que a diversidade de espécies de mamíferos permaneceu aproximadamente constante por pelo menos 10 milhões de anos, ou seja, as taxas de extinção e especiação das espécies desse táxon foram também similares durante esse período.

Stenseth (1979) chama atenção para o fato de que todas as previsões tiradas a partir da hipótese da Rainha Vermelha em sua análise dos modelos matemáticos parecem encontrar apoio em dados ecológicos e paleontológicos, podendo isso ser visto como um triunfo da Rainha Vermelha e um forte indício de que a exploração mais profunda dessa hipótese é útil e necessária.

7 Limites de Validade da Hipótese

7.1 Mutualismo e o efeito do Rei Vermelho

A maioria dos organismos está envolvida direta ou indiretamente em interações mutualísticas (Herre *et al.*, 1999). Quando uma interação desse tipo estabelece-se entre duas espécies diferentes, ambas beneficiam-se; além disso, certas alterações na interação podem trazer benefícios adicionais para uma delas, ou mesmo para ambas (Bergstrom and Lachmann, 2003a).

Para entender como este tipo de associação evolui e mantém-se, duas questões básicas devem ser respondidas: o que faz com que estas interações persistam ao longo do tempo evolutivo e como os benefícios resultantes serão alocados entre os participantes. A maioria dos estudos teóricos até hoje tentaram responder a primeira questão. Recentemente, Bergstrom and Lachmann (2003a) estudaram a segunda questão, dando considerável atenção às taxas de evolução relativas e, portanto, às taxas de mudança de estratégia.

Para o estudo destas questões, utilzou-se, basicamente, teoria dos jogos. Esta teoria consiste no estudo sobre a tomada de decisão num contexto social. A teoria dos jogos provê um conjunto de ferramentas para a análise de problemas de decisão que um indivíduo enfrenta quando seu destino depende tanto de sua própria escolha quanto da escolha de outros (Bergstrom and Lachmann, 2003b).

O problema da barganha envolve dois indivíduos que têm a oportunidade de colaborar para o benefício mútuo em mais de uma maneira. No caso mais simples, que foi considerado no clássico artigo de Nash (1950) (onde ele mostra a existência de solução para este problema), nenhuma ação tomada por um dos indivíduos sem o consentimento do outro pode afetar o bem estar do outro.

Um importante conceito da teoria dos jogos é o de equilíbrio de Nash (Rubinstein, 1982): combinações de estratégias para cada participante de maneira que nenhum participante pode ganhar a partir de uma mudança unilateral de estratégia. Apesar dessas ferramentas serem comprovadamente valiosas em biologia, muitos jogos apresentam múltiplos equilíbrios de Nash, indistinguíveis pela teoria básica (Samuelson, 1997).

Para resolver este problema de seleção de equilíbrio é necessária uma extensão do conceito de equilíbrio. Uma extensão que teve sucesso derivou do trabalho de Maynard Smith and Stenseth (1978). Esta extensão baseou-se no estudo de como o processo evolutivo, *i.e.*, evolução por seleção natural pode proporcionar a seleção de certas estratégias numa população de jogadores. A isso damos o nome de Teoria Evolutiva dos Jogos (Bergstrom and Lachmann, 2003b).

Bergstrom and Lachmann (2003a) estudaram como os benefícios de uma interação mutualística serão alocados entre os participantes. Para tanto, o conceito de equilíbrio de Nash não é

suficiente; os jogos de divisão de recursos relevantes tipicamente apresentam equilíbrios múltiplos de Nash (Nash, 1953; Rubinstein, 1982; Osborne and Rubinstein, 1990). Como o espaço de estratégias possíveis para interação interespecífica é enorme, e porque a dinâmica evolucionária pode ser difícil de aplicar a jogos com espaços de estratégia muito grandes, Bergstrom and Lachmann (2003a) tentaram encontrar um modelo discreto mais simples que captura a essência do problema. Tal estratégia às vezes é descrita como uma abordagem de mini-jogos (Sigmund *et al.*, 2001).

Como estavam interessados em situações onde múltiplos equilíbrios de Nash existem, mas diferentes jogadores têm diferentes preferências sobre o conjunto de equilíbrios, Bergstrom and Lachmann (2003a) adotaram um jogo do tipo coordenado com dois equilíbrios de Nash e nenhum incentivo para vício em um acordo cooperativo uma vez estabelecido. Cada jogador pode fazer uma oferta generosa ou egoísta, com a matriz de pagamento da Figura 3.

Quando $k = 1$, temos o mini-jogo da barganha de Nash. Quando $k = 1,5$, o lucro inteiro é retido e repartido igualmente; o jogo torna-se, então, um jogo Hawk-Dove com benefício de recursos 1 e custo 3 pela luta. Quando $k = 0$, duas ofertas generosas levam a uma falha de coordenação tão severa quanto a resultante de duas ofertas egoístas: os jogadores sofrem uma completa perda da interação mutualística e o jogo resulta ser uma versão padrão do jogo da batalha dos sexos. Então, o parâmetro k desempenha um papel importante na determinação do efeito da taxa de evolução na seleção do equilíbrio (Bergstrom and Lachmann, 2003a,b).

Vamos discutir brevemente a dinâmica local do mutualismo, como apresentado por Bergstrom and Lachmann (2003a). No modelo discreto apresentado (ver Figura 3), vamos denotar por x a freqüência de jogadores egoístas na espécie 2, y a freqüência de jogadores egoístas na espécie 1, a dinâmica é dada por

$$\dot{x} = mx(2(1-y) - (2(1-y)x + (y + k(1-y))(1-x))) \quad (12)$$

$$\dot{y} = ny(2(1-x) - (2(1-x)y + (x + k(1-x))(1-y))) \quad (13)$$

Vamos começar analisando o caso onde $k = 1$. A Figura 4 (*Esquerda*) mostra um conjunto de trajetórias evolucionárias de uma dinâmica de replicadores onde as duas populações estão evoluindo a taxas iguais. Com probabilidade 1, a estratégia egoísta é fixada em uma população e a estratégia generosa é fixada na outra, os dois equilíbrios dinâmicos estáveis. O equilíbrio dinâmico é determinado pelas condições iniciais; o conjunto de pontos que cuja dinâmica leva a um dado equilíbrio é chamada *domínio de atração* daquele equilíbrio.

Para determinar com certeza qual o ponto de equilíbrio será atingido em uma dada dinâmica, precisamos conhecer as condições iniciais. Quando estas não são conhecidas, uma medida razoável da probabilidade de se atingir um dado equilíbrio pode ser feita comparando-se os tamanhos dos domínios de atração.

Embora as taxas de evolução relativas não afetam a posição das linhas cinzas, elas influenciam a forma da separatriz (Figura 5). Dependendo dos pagamentos do jogo, mudanças na forma da separatriz podem aumentar o domínio de atração ao redor do equilíbrio favorecendo a espécie mais lenta ou o equilíbrio favorecendo a espécie mais rápida. A Figura 2 mostra as trajetórias evolucionárias para $k = 1,5$. Aqui, o domínio de atração ao redor do ponto de equilíbrio superior esquerdo aumenta na medida em que a taxa de evolução relativa da espécie 1 diminui. Ou seja, quanto mais devagar a espécie 1 evolui, maior a chance de atingir seu equilíbrio favorável. Bergstrom and Lachmann (2003a) chamaram isto de "efeito do Rei Vermelho".

Bergstrom and Lachmann (2003a) apontaram que este fenômeno pode explicar uma observação curiosa reportada por Doebeli and Knowlton (1998). Em suas simulações de evolução de mutualismo, baseadas em um modelo de iteração do dilema do prisioneiro, encontraram que a espécie com evolução mais lenta recebia maiores pagamentos (Figura 3C do trabalho em questão).

Parceiros que interagem mutualisticamente podem evoluir a taxas diferentes por muitas razões, incluindo diferenças no tempo de geração, na importância da interação, no tamanho das populações e na quantidade de segregação de variação genética (Dawkins and Krebs, 1979).

De uma maneira geral, a assimetria nas taxas de mudança de estratégia vem sendo tratada como uma relação antagonista, onde se trava uma corrida armamentista e, de acordo com a hipótese da Rainha Vermelha, quem tiver a maior taxa de mudança de estratégia deve ser privilegiado na alocação de benefícios. Todavia, Bergstrom and Lachmann (2003a) mostraram que o mutualismo favorece taxas de evolução mais lentas, o que denominaram efeito do Rei Vermelho, o que faz sentido sob a luz da teoria econômica da barganha.

Se um jogador tem suas opções limitadas, ameaças feitas por este jogador podem ter mais credibilidade e, ao mesmo tempo, ameaças contra este jogador podem ser menos eficientes. Como a suceptibilidade a ameaças atua como um fator determinante do poder de barganha de um indivíduo, esta é uma vantagem significativa. Podemos ver o processo co-evolucionário como uma negociação na qual o risco de quebra de cooperação funciona como uma ameaça imposta por uma espécie para a outra (Bergstrom and Lachmann, 2003a).

Apesar dos modelos de mutualismo não conferirem com a dinâmica da Rainha Vermelha, Castrodeza (1979) coloca que na verdade o mutualismo confere com a base teórica de jogo de soma-zero. Pode ser, então, que a Rainha Vermelha esteja presente em diversos aspectos da natureza evolutiva dos organismos; dessa forma os modelos precisariam ser remontados tendo em vista uma melhor aproximação com a natureza para assim, de fato, refutar ou comprovar a Rainha Vermelha não apenas em seu plano prático, mas também em seu fundamento teórico.

7.2 A Rainha Vermelha explica o sexo?

Retomamos, agora, a questão sobre "quais as forças seletivas que mantêm a reprodução sexuada e a recombinação genética na natureza" (Maynard Smith and Stenseth, 1978). Como vimos, Hamilton *et al.* (1990) argumenta que a hipótese da Rainha Vermelha correlaciona infectividade dos parasitas com a faixa de amplitudes do sistema imune do hospedeiro, encontrando uma relação direta entre esses fatores e a presença do sexo. Dessa maneira, o surgimento e manutenção do sexo poderiam ser completamente explicados a partir da hipótese da Rainha Vermelha. Essa conclusão baseia-se, no entanto, em um modelo simplificado. Essa simplificação é atacada por Oshoa and Jaffé (1999). Tais simplicações consistem das suposições de população haplóide, cruzamento perfeitamente randômicos e de expressão de *fitness* extremamente simplificada.

Afim de testar os efeitos das supracitadas simplicações, os autores elaboraram um modelo computacional realístico. Esse modelo leva em conta diploidia e seleção sexual randômica e não-randômica e com diferentes critérios, como seleção para um genótipo similar ou distinto. A partir dos resultados obtidos com alguns milhares de simulações, Oshoa and Jaffé (1999) concluiram que a hipótese da Rainha Vermelha não é suficiente para explicar o surgimento e manuntenção do sexo. Esses autores sugerem que os resultados contraditórios com relação ao modelo de Hamilton *et al.* (1990) devem-se ao fato de que tal modelo utiliza seleção fraca na qual a população de hospedeiros é artificialmente truncada e onde os hospedeiros infectados podem sobreviver.

Enfim, novas abordagens são necessárias para se concluir quais forças seletivas estão envolvidas na manutenção do sexo. No entanto, os resultados aqui apresentados indicam que uma dinâmica de Rainha Vermelha não é suficiente para explicar tal fato. Os autores colocam que, na verdade, um bom modelo para a manutenção do sexo seria a própria seleção sexual, o que não foge completamente da base teórica da Rainha Vermelha, pois em tal modelo a evolução estaria sendo proporcionada por fatores puramente bióticos.

8 Voluntários e a Dinâmica da Rainha Vermelha

A evolução da cooperação entre indivíduos não relacionados é um importante problema das ciências sociais e também da biologia. Há uma vasta literatura com respeito a esses problemas. Em especial, as ferramentas da teoria dos jogos, assim como no estudo da evolução do mutualismo, contribuíram consideravelmente para o avanço na solução do problema da evolução de comportamento cooperativo em humanos. Algumas dessas ferramentas são os Jogos dos Bens Públicos. Bens públicos são elementos que definem todas as sociedades. Recentemente, a dinâmica da Rainha Vermelha surgiu elegantemente em um estudo utilizando jogos de bens

públicos com a implementação de um mecanismo simples com relação aos anteriores (Hauert and De Monte, 2002).

Classicamente, jogos de bens públicos consistem de dois tipos de jogadores: egoístas e cooperativos. Nesses jogos, a cooperação pode perdurar se houver, por expemplo, mecanismos punitivos para os egoístas. No entanto, estes mecanimos necessitariam de um segundo mecanismo de identificação dos egoístas no grupo, o que leva, inevitavelmente à punição também de indivíduos cooperativos (Hauert and De Monte, 2002).

O mecanismo simples recentemente implementado ao jogo foi a inclusão de um terceiro grupo de jogadores, chamdos pelos autores de *loners*. Essa modificação permite aos jogadores abandorem o jogo quando prejudicados aliviando, dessa maneira, o dilema social. O Dilema Social, na versão clássica do jogo, aparece quando os recursos são menores que a população.Hauert and De Monte (2002) modelaram, utilizando teoria evolucionária dos jogos, o jogo de bens públicos com três grupos de jogadores.

Nesse modelo, os egoístas dominam os os cooperativos, como no jogo sem *loners*. Mas os *loners* dominam os egoístas pois num mundo só de egoístas o jogo não produz nada. Além disso, os cooperativos dominam os *loners* pois num jogo sem egoístas os primeiros ganham recursos. Dessa maneira o ciclo se fecha.

Sendo assim, a participação de voluntários é tão somente um mecanismo tipo Rainha Vermelha para a cooperação. Dessa maneira, as oscilações entre cooperativos, egoístas e *loner* leva a uma média de pagamento que não é superior à ausência de jogo. Enfim, Hauert and De Monte (2002) mostraram que são as interações opcionais, ao invés das compulsórias, que promovem a cooperação.

9 Conclusões

Tentativas de modelar a co-evolução de muitas espécies em um ambiente físico constante enfrentam óbvias dificuldades. Para Stenseth and Maynard Smith (1984), é difícil chegar a qualquer conclusão diferente da que a hipótese da Rainha Vermelha é plausível, mas não necessária. Isto é consistente com o fato de que uma espécie em um ecossistema de múltiplas espécies deve continuar evoluindo indefinidamente, ao mesmo tempo que é consistente com a idéia de que a evolução deve gradualmente diminuir e parar, quando cada espécie atinge um ótimo seletivo local (Maynard Smith, 1989).

1. Na ausência de mudanças físicas a evolução iria gradualmente ficar mais lenta e parar, da mesma maneira como a evolução de moléculas de RNA em um tubo de ensaio parecem fazer, quando cada espécie atingiu um ótimo local.

2. Mesmo na ausência de mudanças físicas, a co-evolução continuaria indefinidamente. Isto não é para negar que mudanças físicas ocorrem e afetam a evolução, apenas diz que tais mudanças não são necessárias para manter a evolução.

Maynard Smith (1989) afirmou que não via nenhuma maneira, a partir da teoria ecológica ou genética, como escolher entre estas duas alternativas. Além disso, disse que seria difícil escolher entre elas a partir de um estudo do registro fóssil, mas esta poderia ser a única maneira.

Esta afirmação é tendenciosa. Não há nada que implique na necessidade do uso de registros fósseis. Como vimos, é patente a dificuldade em se testar esta hipótese, mas, recentemente, muitos estudos teóricos forneceram evidências que suportam a hipótese da Rainha Vermelha em alguns casos e refutam em outros. Tais modelos não são, a princípio, menos válidos que a utilização do registro fóssil. O registro fóssil seria apenas um campo amostral onde seriam encontradas as comprovações empíricas para modelos teóricos.

A dinâmica da Rainha Vermelha pode ser observada em vários processos co-evolucionários, como a interação presa-predador e parasita-hospedeiro. Recentemente, ao contrário do que se imaginava, Bergstrom and Lachmann (2003a) forneceram, através de um modelo de teoria dos jogos, evidências contra a hipótese da Rainha Vermelha em interações mutualísticas.

Apesar de fortes controvérsias, vale ressaltar que o embasamento teórico da Rainha Vermelha, apesar de dito “óbvio” por alguns, foi constantemente ignorado em modelos evolutivos contemporâneos, tornando assim necessária a tentativa de estabelecer-se tal base teórica como conceito biológico evolutivo válido, ajudando a destruir o senso comum na biologia evolutiva de que podemos relacionar a instabilidade ou estabilidade ambiental somente abiótica com evolução filética.

Referências

Bell G (1982) The Masterpiece of Nature: The Evolution and Genetics of Sexuality. University of California Press, Berkeley, 600 pp.

Bergstrom A and Lachmann M (2003a) The Red King effect: When the slowest runner wins the coevolutionary race. Proc Natl Acad Sci U S A 100:593–598.

Bergstrom C and Lachmann M (2003b) The Red King Effect: Evolutionary Rates and the Division of Surpluses in Mutualisms. In: Hammerstein P (ed) Genetic and Cultural Evolution of Cooperation. The MIT Press, Berlin, pp 223–238.

Camacho J, Bakkali M, Corral J, Cabrero J, López-León M, Aranda I, Martín-Alganza A and

Perfectti F (2002) Host recombination is dependent on the degree of parasitism. Proc R Soc Lond B Biol Sci 269:2173–2177.

Castrodeza C (1979) Non-progressiva evolution, the red queen hypothesis, and the balance of nature. Acta Biotheor 28:11–18.

Clarke D, Duarte E, Elena S, Moya A, Domingo E and Holland J (1994) The Red Queen reigns in the kingdom of RNA viruses. Proc Natl Acad Sci U S A 91:4821–4824.

Cody M (1966) The consistency of intra- and inter-continental grassland bird species counts. Am Nat 100:371–376.

Cody M (1975) Towards a theory of continental species diversities. In. Ecology and evolution of communities. The Belknap Press of Harvard Univ Press, Cambridge, pp. 214–257.

Darwin C (1859) On the origin of species (By means of natural selection). Albemarle Street, London, pp. 502.

Dawkins R and Krebs J (1979) Arms races between and within species. Proc R Soc Lond B Biol Sci 205:489–511.

Diamond J (1969) The consistency of intra- and inter-continental grassland bird species counts. Proc Natl Acad Sci U S A 64:57–63.

Diamond J and May R (1976) Island biogeography and the design of natural reserves. In. Theoretical ecology: principles and applications. Blackwell, Oxford, pp. 163–186.

Dieckmann U, Marrow P and Law R (1995) Evolutionary Cycling in Predator–Prey Interactions: Population Dynamics and the Red Queen. J Theor Biol 176:91–102.

Doebeli M and Knowlton N (1998) The evolution of interespecific mutualisms. Proc Natl Acad Sci U S A 95:8676–8680.

Eldredge N and Gould S (1972) Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism in Models in Paleobiology. Freeman Cooper, San Francisco, 115 pp.

Fisher R (1930) The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford University Press, Oxford, 272 pp.

Foin T, Valentine J and Ayla F (1975) Extinction of taxa and Van Valen´s Law. Nature 257:514–515.

Hallam A (1976) The Red Queen Dethroned. Nature 259:12–13.

Hamilton W, Axelrod R and Tanese R (1990) Sexual selection as an adaptation to resist parasites (a review). Proc Natl Acad Sci U S A 87:3566–3573.

Hauert C and De Monte S (2002) Voluntereering as Red Queen Mechanism for Cooperation in Public Goods Games. Science 296:1129–1132.

Herre E, Knowlton N, Mueller U and Rehner S (1999) The evolution of mutualisms: exploring the paths between conflict and cooperation. Trends Ecol Evol 14:49–53.

Hoffman A (1991) Testing the Red Queen Hypothesis. J Evol Biol 4:1–7.

Hoffman A and Kitchell J (1984) Evolution in a pelagic planktic system: A paleobiological test of models of multispecies evolution. Paleobiology 10:9–33.

Jokela J, Lively C, Dybdahl M and Fox J (2003) Genetic variation in sexual and clonal lineages of a freshwater snail. Biol J Linn Soc Lond 79:165–181.

Judson O (1997) A Model of Asexuality and Clonal Diversity: Cloning the Red Queen. J Theor Biol 186:33–40.

Krakauer D and Jansen V (2002) Red Queen Dynamics of Protein Translation. J Theor Biol 218:97–109.

Lack D (1969) Population changes in the land birds of a small island. J Anim Ecol 38:211–218.

Levinton J (1979) A theory of diversity equilibrium and morphological evolution. Science 204:335–336.

Lewontin R (1978) Adaptation. Sci Am 239:213–230.

Lively C (1996) Host-parasite coevolution and sex – do interactions between biological enemies maintain genetic variation and cross-fertilization? Bioscience 46:107–114.

Lively C and Dybdahl M (2000) Parasite adaptation to locally common host genotypes. Nature 405:679–681.

Lyell C (1832) Principles of Geology. vol 2, 1st edition. Murray, London, 330 pp.

MacArthur R (1969) Patterns of communities in the tropics. Biol J Linn Soc Lond 1:19–30.

MacArthur R (1972) Geographical Ecology. Harper and Row, New York, 269 pp.

Margulis L and Sagan D (1988) Nobel Conference XXIII: The Evolution of Sex. Harper & Row, San Francisco, pp 23–40.

Martens K and Schön I (2000) Parasites, predators and the Red Queen. Trends Ecol Evol 15:392–393.

Maynard Smith J (1976) A comment on the red queen. Am Nat 110:325–330.

Maynard Smith J (1989) Evolutionary Genetics. Oxford Universty Press, New York, 325 pp.

Maynard Smith J and Stenseth N (1978) On the evolutionary stability of the female biased sex ratio in the wood lemming (Myopus schisticolor): the effect of inbreeding. Heredity 41:205–214.

Nash J (1950) The Bargaining Problem. Econometrica 18:155–162.

Nash J (1953) Two-person cooperative games. Econometrica 21:128–140.

Novella E, Duarte E, Elena S, Moya A, Domingo E and Holland J (1995) Exponential increases of RNA virus fitness during large population transmissions. Proc Natl Acad Sci U S A 92:5841–5844.

Osborne M and Rubinstein A (1990) Bargaining and Markets. Academic, New York, 216 pp.

Oshoa G and Jaffé K (1999) On Sex, Mate Selection and the Red Queen. J Theor Biol 199:1–9.

Quer J, Huerta R, Novella I, Tsimring L, Domingo E and Holland J (1996) Reproducible nonlinear population dynamics and critical points during replicative competitions of RNA virus quasispecies. J Mol Biol 264:465–471.

Raup D (1975) Taxonomic survivorship curves and Van Valen's Law. Paleobiology 1:82–96.

Recher H (1969) Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. Am Nat 103:75–80.

Ridley M (1993) The Red Queen: Sex and the evolution of Human Nature pp. 404. London: Viking.

Rubinstein A (1982) Perfect Equilibrium in a Bargainig Model. Econometrica 50:97–110.

Salthe S (1975) Some comments on Van Valen's Law of extinction. Paleobiology 1:556–558.

Samuelson L (1997) Evolutionary Games and Equilibrium Selection. MIT Press, Cambridge, 328 pp.

Sepkoski J (1975) Stratigraphics biases in the analysis of taxonomic survivorship curvs. Paleobiology 1:343–355.

Sheldon P (1996) Plus ça change – a model for stasis and evolution in different environments. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 127:209–227.

Sigmund K, Hauert C and Nowak M (2001) Reward and punishment. Proc Natl Acad Sci U S A 98:10757–10762.

Solé R, Ferrer R, González-García I, Quer J and Domingo E (1999) Red Queen Dynamics, Competition Points in a Model of RNA Virus Quasispecies. J Theor Biol 198:47–59.

Stenseth N (1979) Where have all the species gone? On the nature of extinction and the Red Queen Hypothesis. Oikos 33:196–227.

Stenseth N and Maynard Smith J (1984) Coevolution in Ecosystem: Red Queen or Stasis? Evolution Int J Org Evolution 38:870–880.

Van Valen L (1973) A New Evolutionary Law. Evol Theory 1:1–30.

Van Valen L (1974) Molecular Evolution as Predicted by Natural Selection. J Mol Evol 3:89–101.

Van Valen L (1975) Van Valen Replies. Nature 257:515–516.

Van Valen L (1976) Energy and Evolution. Evol Theory 1:179–229.

Van Valen L (1977) The Red Queen. Am Nat 111:809–810.

Van Valen L (1979) Taxonomic survivorship curves. Evol Theory 4:129–142.

Van Valen L (1980) Evolution as a zero-sum game for energy. Evol Theory 4:289–300.

Webb S (1969) Extinction-origination equilibria in late cenozoic land mammals of North America. Evolution 23:688–702.

Wei K and Kennett J (1983) Nonconstante extinction rates of Neogne planktonic foraminifers. Nature 305:218–220.

West S, Lively C and Read A (1999) A pluralist approach to sex and recombination. J Evol Biol 12:1003–1012.

Williams G (1975) Sex and evolution. Princeton University Press, Princeton, 280 pp.

Wright S (1931) Evolution in mendelian populations. Genetics 16:97–159.

Figuras

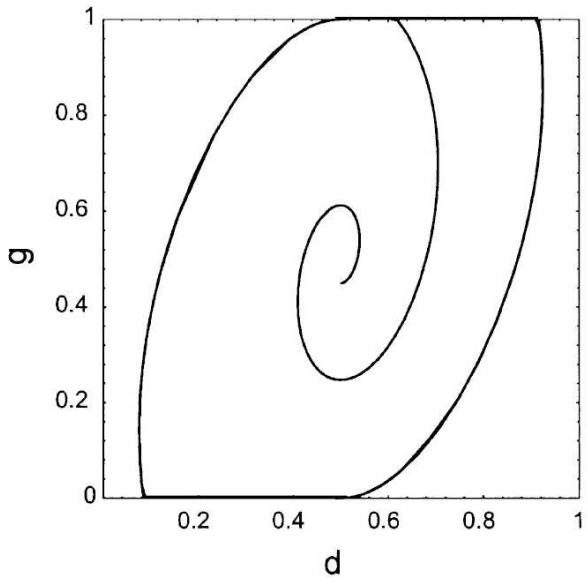

Figura 1. A dinâmica oscilatória (Rainha Vermelha) de hospedeiro monomórfi co e populações parasitas. As dinâmicas são mostradas como um retrato de fases para os parâmetros d e γ. Pode-se observar ciclos nos valores dos parâmetros preferidos, com um aumento na redundância, há um concomitante decréscimo no utilização de codon do parasita e vice versa. Os valores dos parâmetros são: $\varepsilon = 1$, $\alpha = \beta = 0,25$, $r = \gamma = 0,1$, $\mu_d = 0,25$ e $\mu_\gamma = 1$. (retirado de (Krakauer and Jansen, 2002))

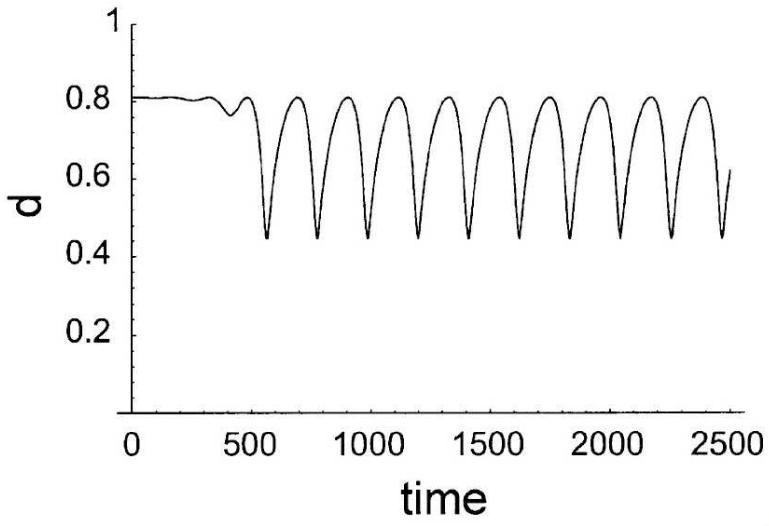

Figura 2. A redundância quantifi cada ao longo do tempo, ilustrando a dinâmica de Rainha Vermelha de populações de hospedeiro e parasita monomórfi cos. Parâmetros idênticos aos da Figura 1. (retirado de (Krakauer and Jansen, 2002))

		Jogador 2	
		Generoso	Egoísta
Jogador 1	Egoísta	2, 1	0, 0
	Generoso	k, k	1, 2

Figura 3. Matriz de pagamento do jogo utilizado por Krakauer and Jansen (2002) para modelar a evolução do mutualismo. O primeiro número de cada par ordenado refere-se ao pagamento do jogador 1, enquanto que o segundo refere-se ao pagamento do jogador 2.

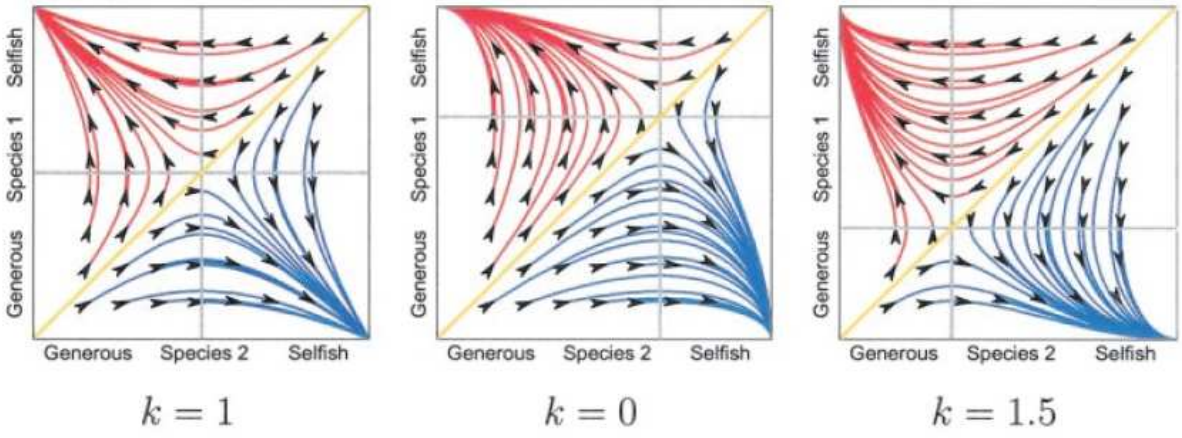

Figura 4. Trajetórias evolucionárias para o jogo do mutualismo, determinado numericamente a partir das equações (12 e 13). Trajetórias acima da diagonal (vermelho) levam ao equilíbrio favorecendo a espécie 1; trajetórias abaixo da diagonal (azul) levam ao equilíbrio favorecendo a espécie 2. A diagonal (amarelo) é a separatriz entre os dois domínios de atração. As linhas horizontais e verticais (cinza) mostram os lugares onde a mudança de estratégia troca de direção, para a espécie 1 e 2, respectivamente. Os parâmtetros do jogo determinam as posições destas linhas. (retirado de (Bergstrom and Lachmann, 2003a))

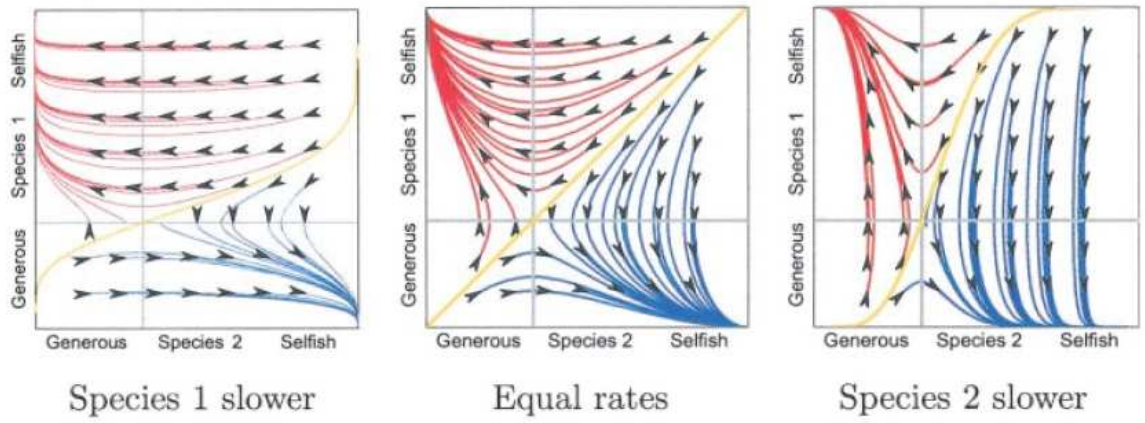

Figura 5. O efeito de taxas evolucionárias nos domínios de atração quando $k = 1,5$. (*Esquerda*) A espécie 1 evolui oito vezes mais devagar que a espécie 2. (*Centro*) Taxas iguais de evolução. (*Direita*) A espécie 2 evolui oito vezes mais devagar. Neste jogo, a espécie que evolui mais lentamente tem um maior domínio de atração ao redor de seu equilíbrio favorável. (retirado de (Bergstrom and Lachmann, 2003a))