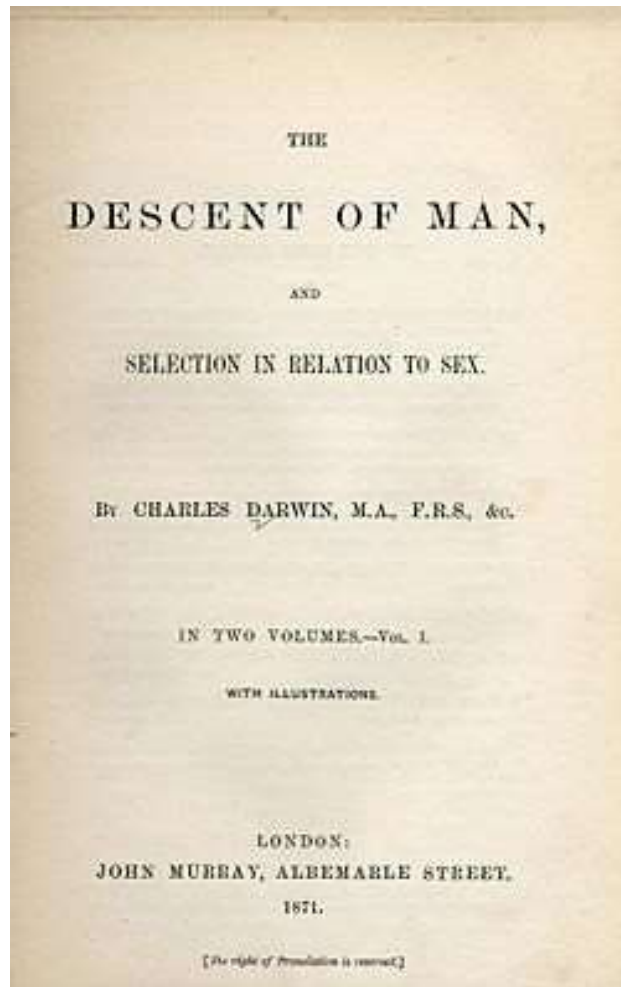
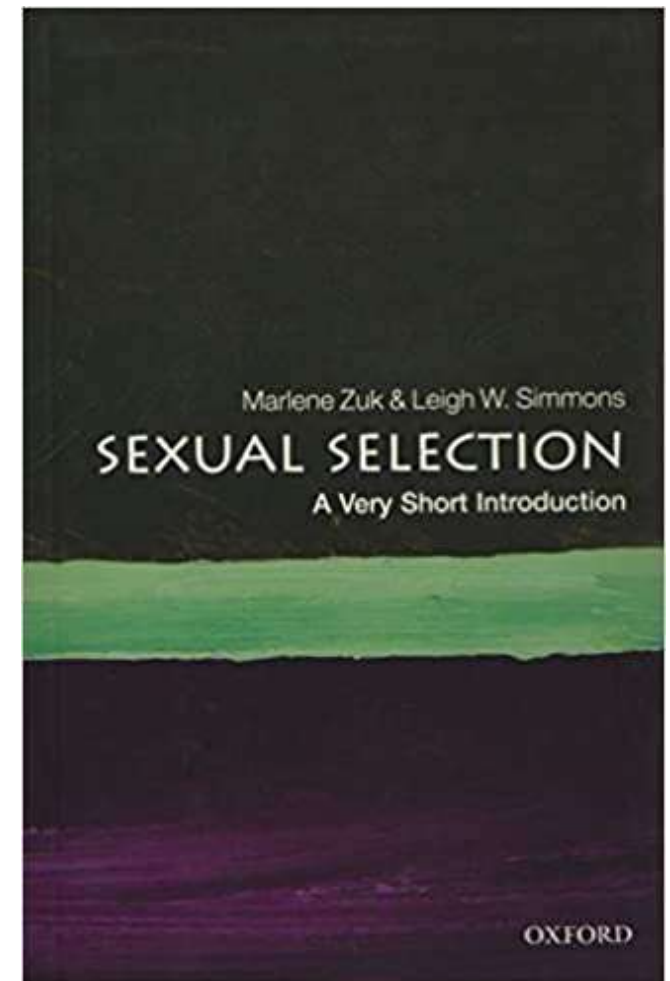


SELEÇÃO SEXUAL



1871



2018

Roteiro da Aula

1. Por que existe reprodução sexuada?
 - Hipóteses para a evolução da reprodução sexuada
2. Evolução dos gêneros
3. Conceito de seleção sexual
 - Seleção intra-sexual
 - Seleção inter-sexual
4. Evolução de caracteres sexuais secundários
5. Processos pós-copulatórios
 - Competição espermática
 - Escolha críptica feminina
6. Conclusões

Sexo é igual a reprodução?

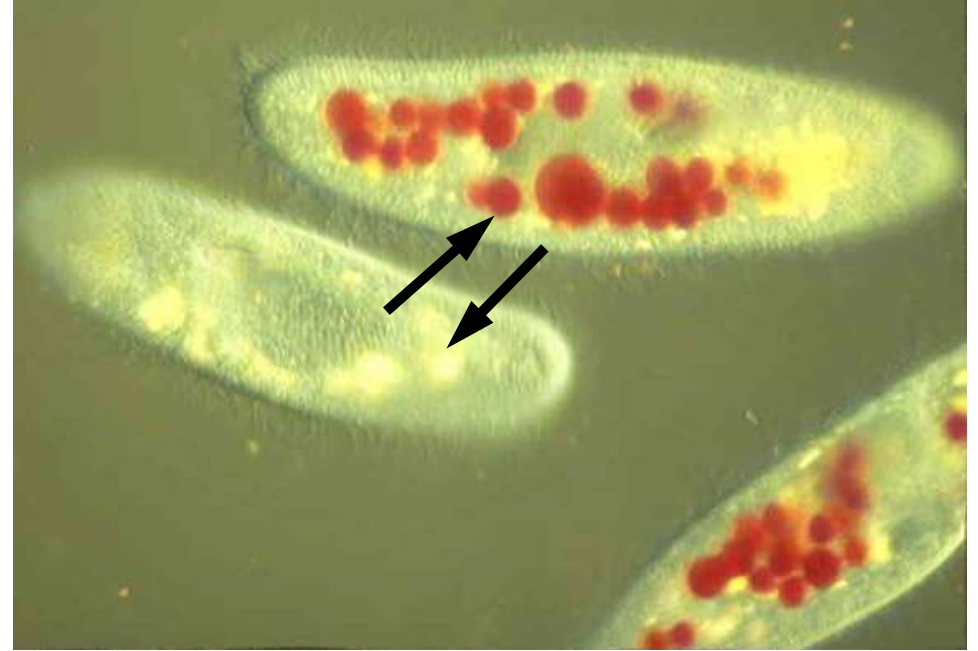
- **Reprodução sem sexo**

- Propagação vegetativa
- Partenogênese / Apomixia



- **Sexo sem reprodução**

- Trocas genéticas em bactérias e protozoários



Custos e Benefícios

Vantagens

Desvantagens

Sexual

- Gera variabilidade genética

- Contágio de doenças
- Requer busca de parceiro
- Implica na produção de machos

Assexual

- Sem risco de contágio de doenças
- Não requer busca de parceiros
- Toda a população produz prole

- Não gera variabilidade genética

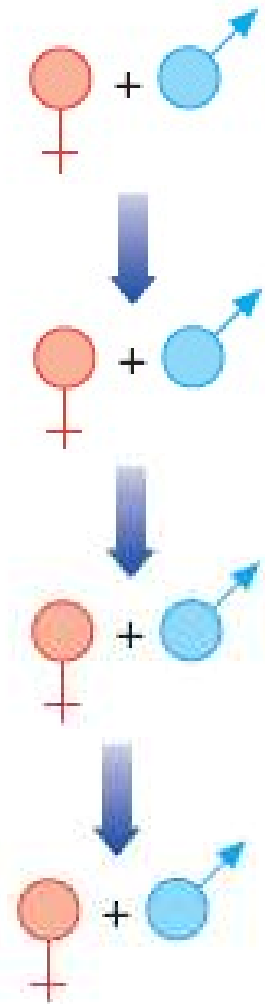
Susceptibilidade à invasão

Um modelo matemático simples:

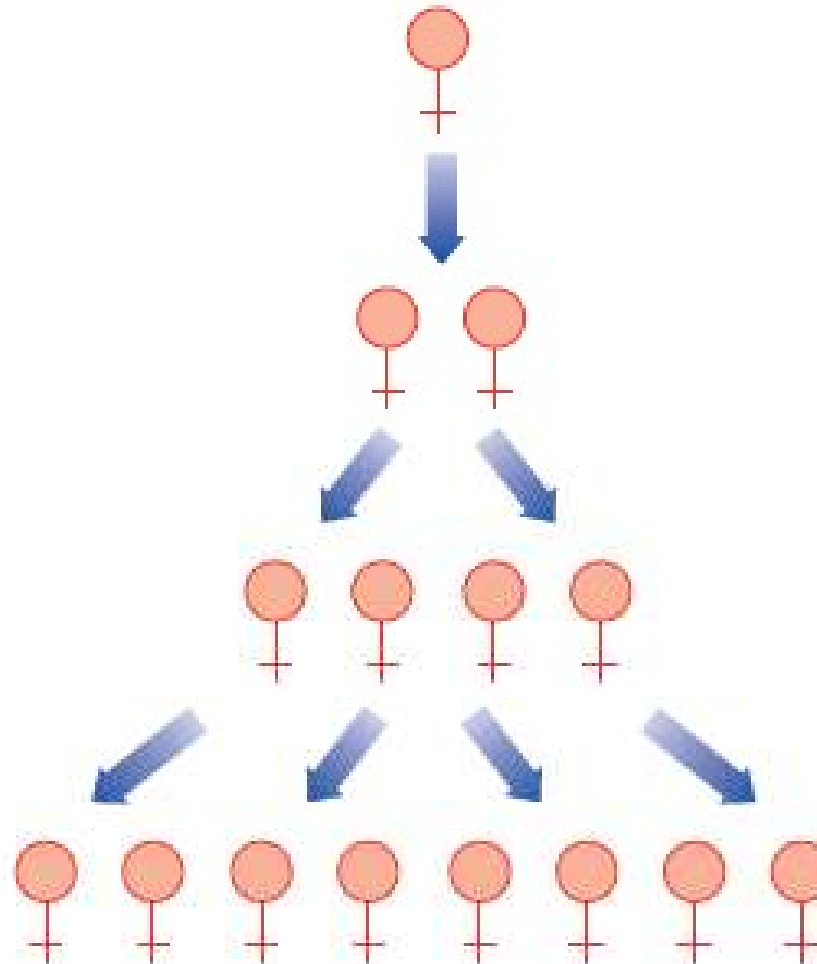
1. Fêmeas sexuais e assexuais geram o mesmo número de descendentes
2. A aptidão dos descendentes das fêmeas sexuais e assexuais é igual
3. Após a reprodução, os indivíduos parentais morrem

Susceptibilidade à invasão

Reprodução
sexuada



Reprodução
assexuada



Razão
assexuados/total

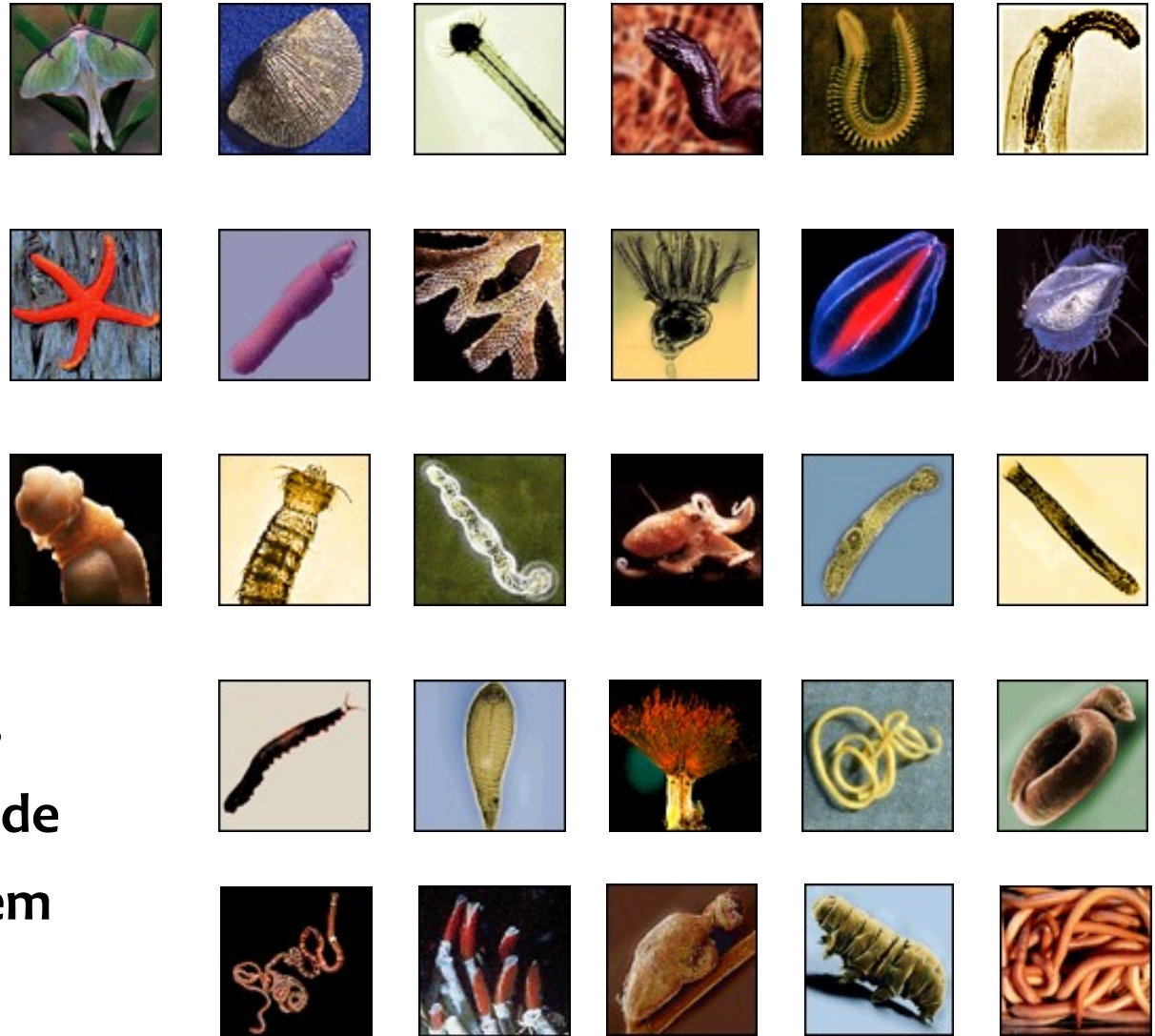
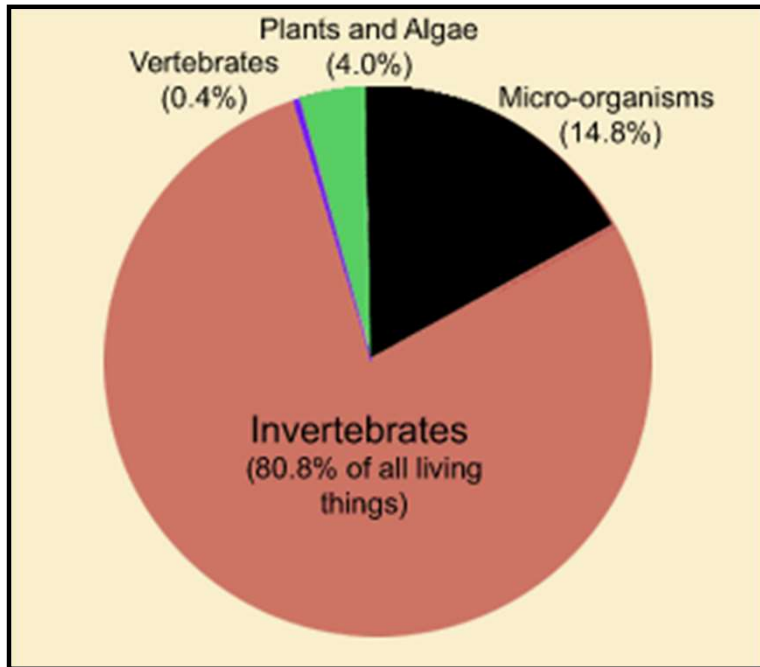
$1/3$

$1/2$

$2/3$

$4/5$

E para complicar mais...

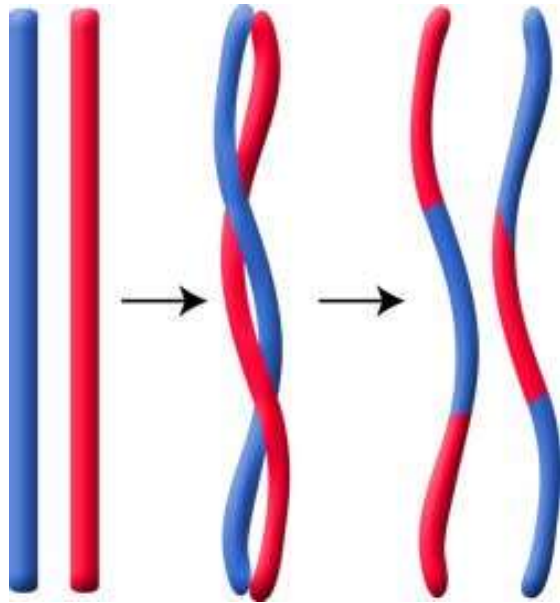


A esmagadora maioria dos grupos vivos se reproduz de forma sexuada pelo menos em uma parte da vida

Isso não faz
sentido...



Vantagem 1: “Limpeza genômica”

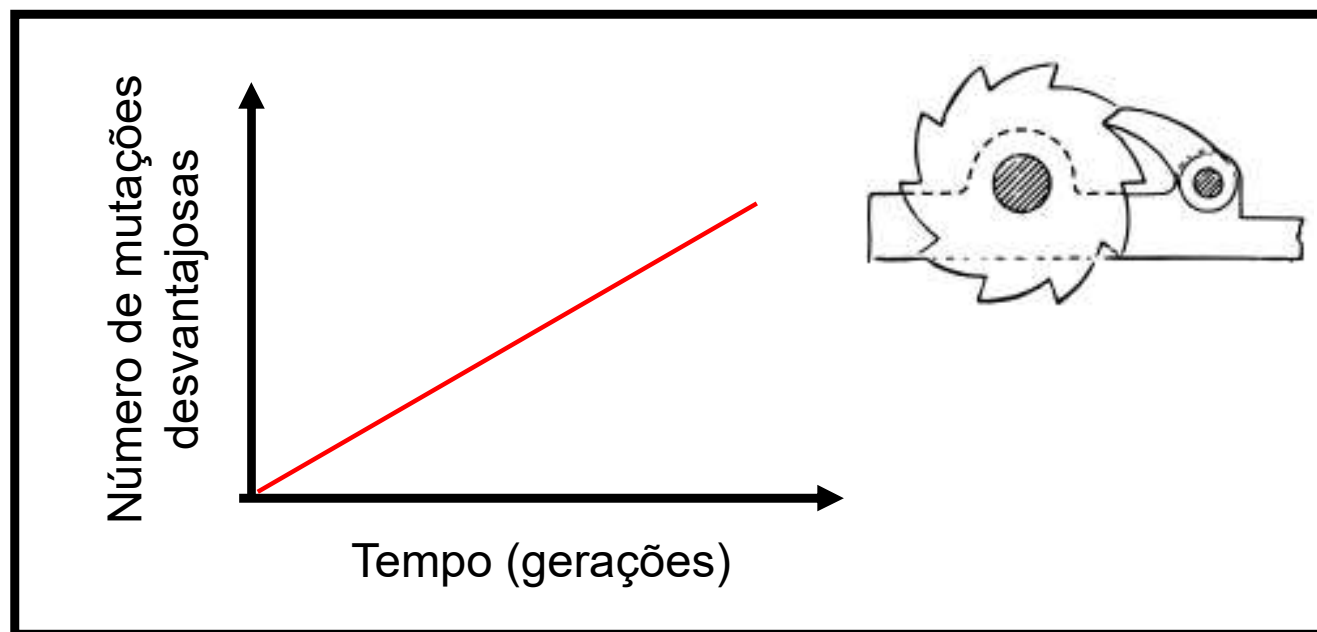
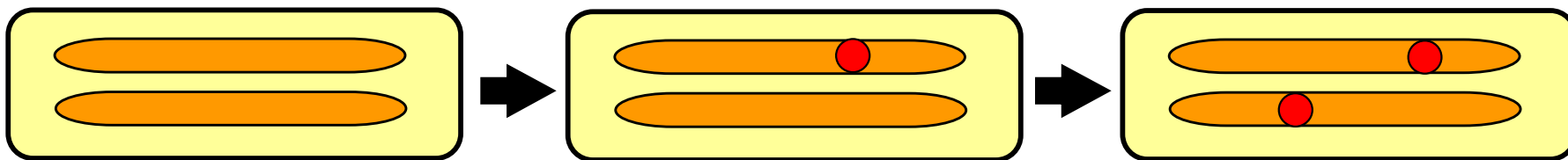


Com sexo e a recombinação a seleção se torna mais eficiente para remover mutações desvantajosas do genoma



A “Catraca de Muller”

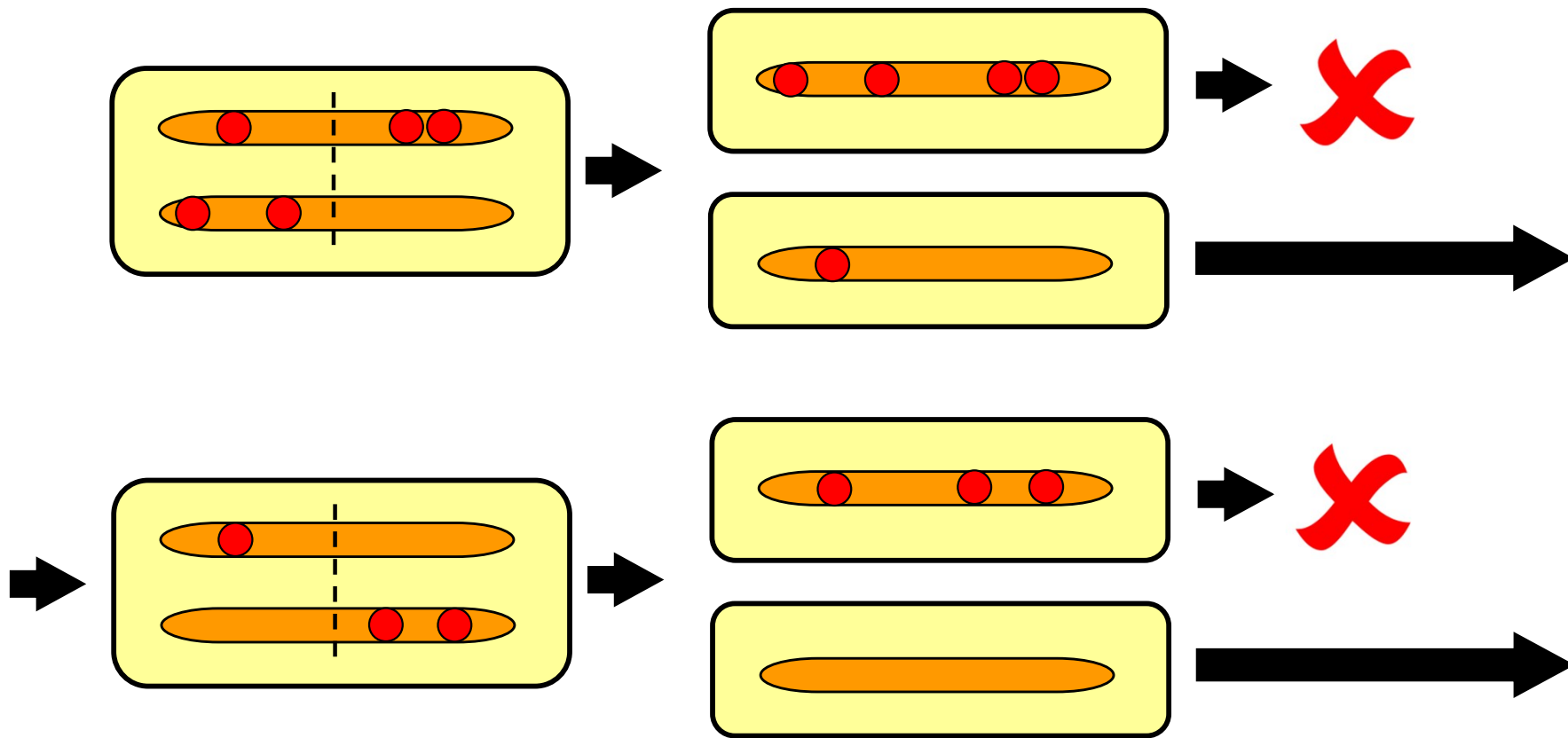
Acúmulo de mutações desvantajosas
ao longo das gerações





Teoria Mutacional do Sexo

Sexo reverte a catraca e “limpa” o genoma





Teoria Mutacional do Sexo





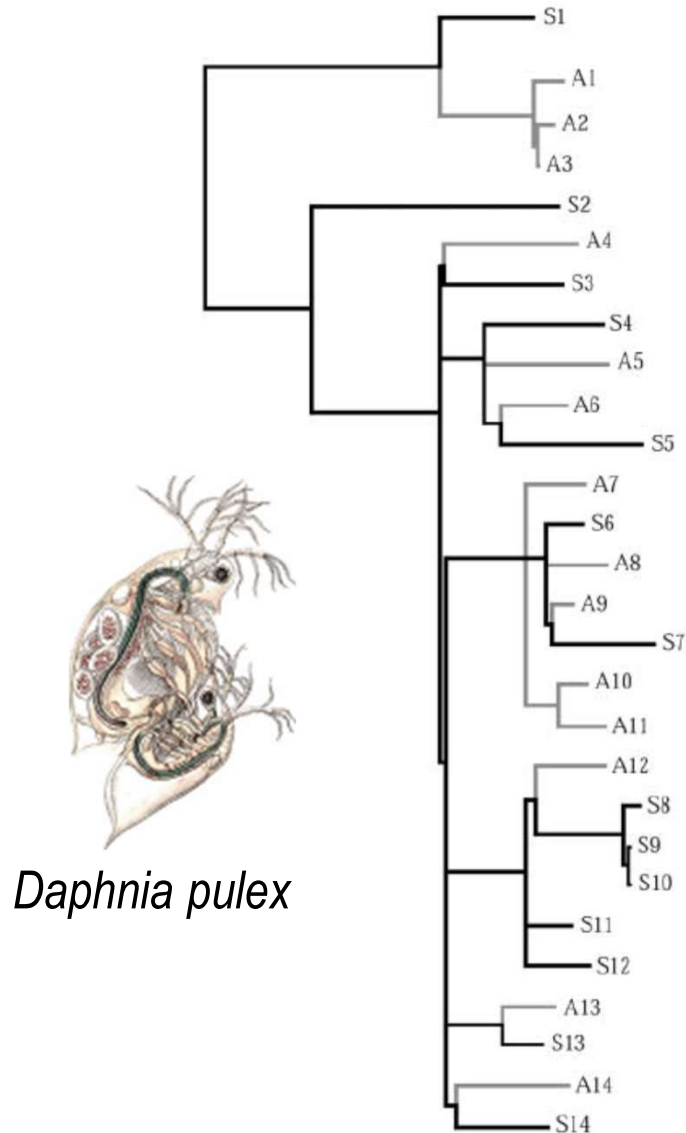
Teoria Mutacional do Sexo

Previsão do modelo matemático:

O sexo é vantajoso quando o número de mutações deletérias (U) é maior que 1 por geração

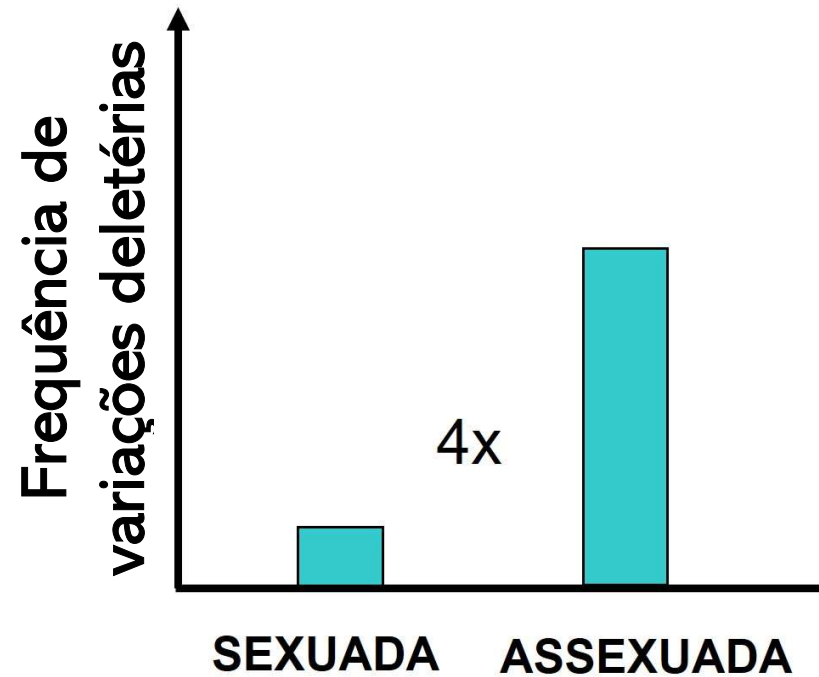
Organismo	Taxa de mutação por nucleotídeo	Comprimento do DNA	Ciclos celulares por geração	Número total de mutações	Número de mutações deletérias
Bactéria	10^{-9} a 10^{-10}	10^6	1	$\ll 1$	$\ll 1$ ✓
Drosófila	10^{-9} a 10^{-10}	$3,6 \times 10^8$	20	4	> 1 ✓
Humano	10^{-9} a 10^{-10}	$6,6 \times 10^9$	200	200	~ 2 ✓

Teoria Mutacional do Sexo



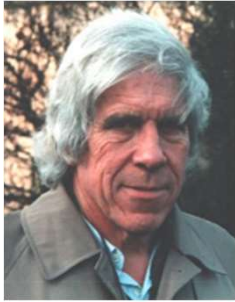
Daphnia pulex

- 14 populações sexuadas
- 14 populações assexuadas



Há acúmulo de polimorfismos deletérios de aminoácidos em genes que codificam proteínas

Vantagem 2: Resistência a parasitas



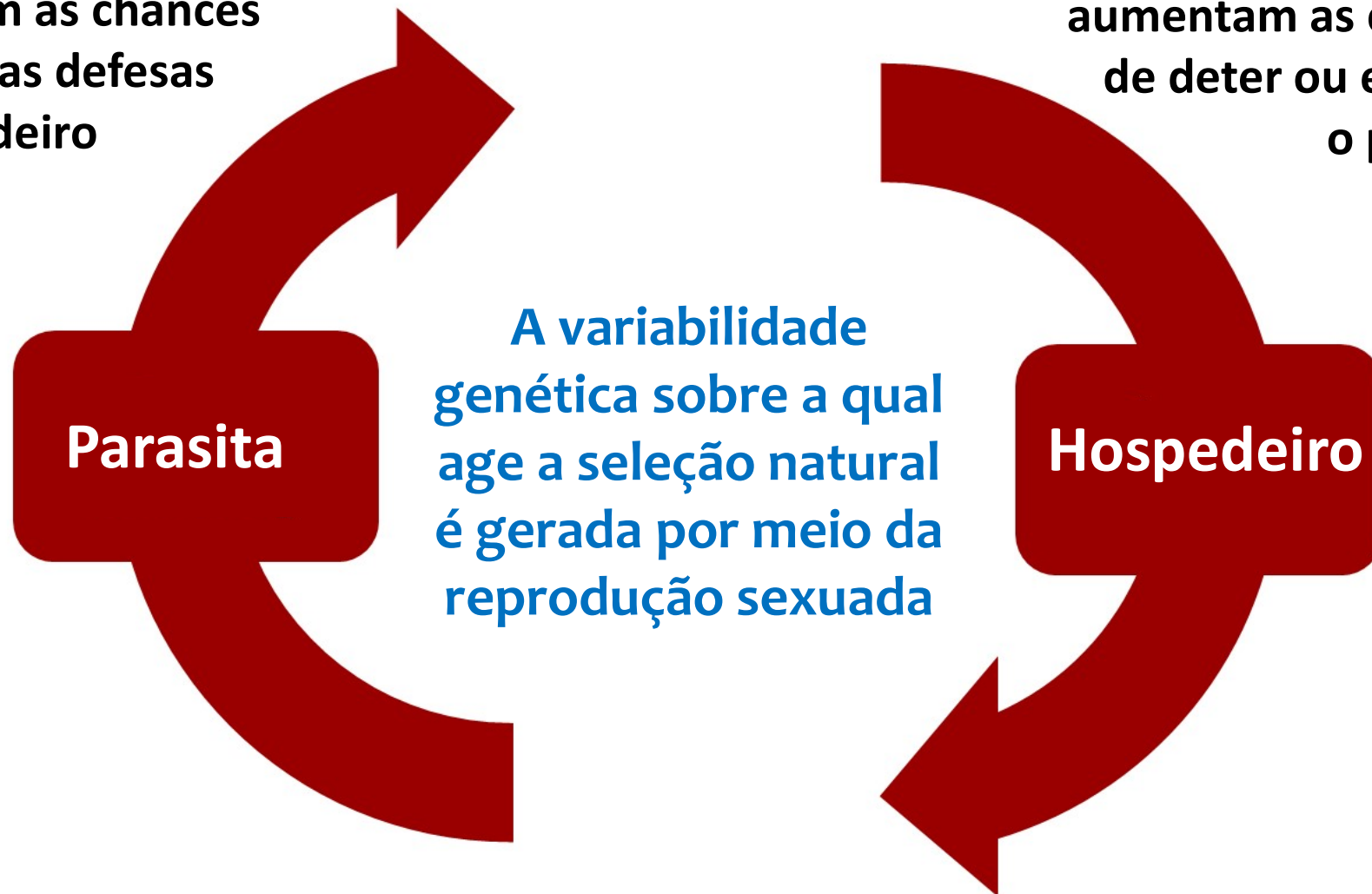
A hipótese da Rainha Vermelha



O sexo pode recriar genótipos vantajosos que foram perdidos, pois não tinham aptidão elevada na geração anterior

Hipótese da Rainha Vermelha

Adaptações que aumentam as chances de burlar as defesas do hospedeiro



Adaptações que aumentam as chances de deter ou eliminar o parasita

Parasita

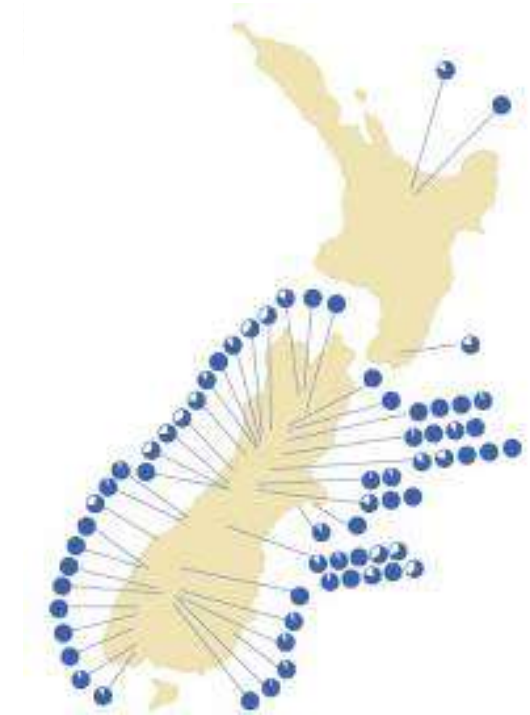
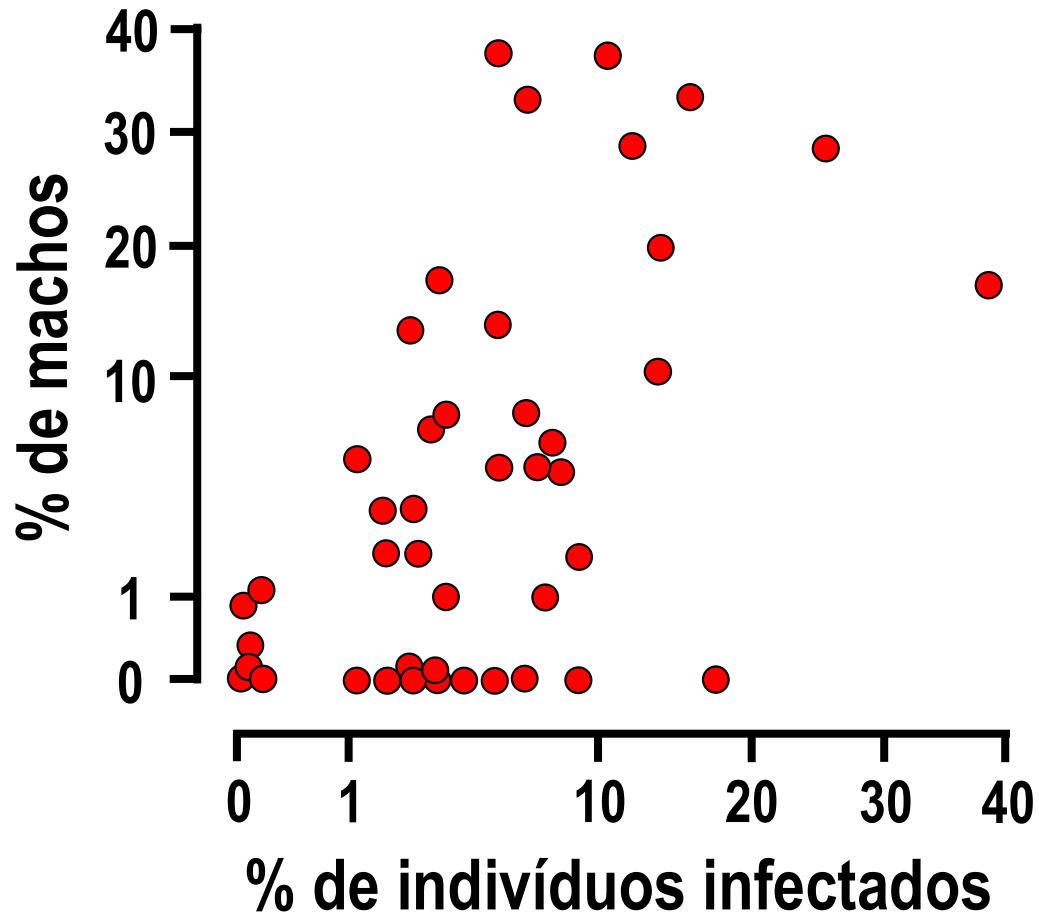
A variabilidade genética sobre a qual age a seleção natural é gerada por meio da reprodução sexuada

Hospedeiro

Hipótese da Rainha Vermelha



Infecção de caramujos *Potamopyrgus antipodarum* por tremátodos

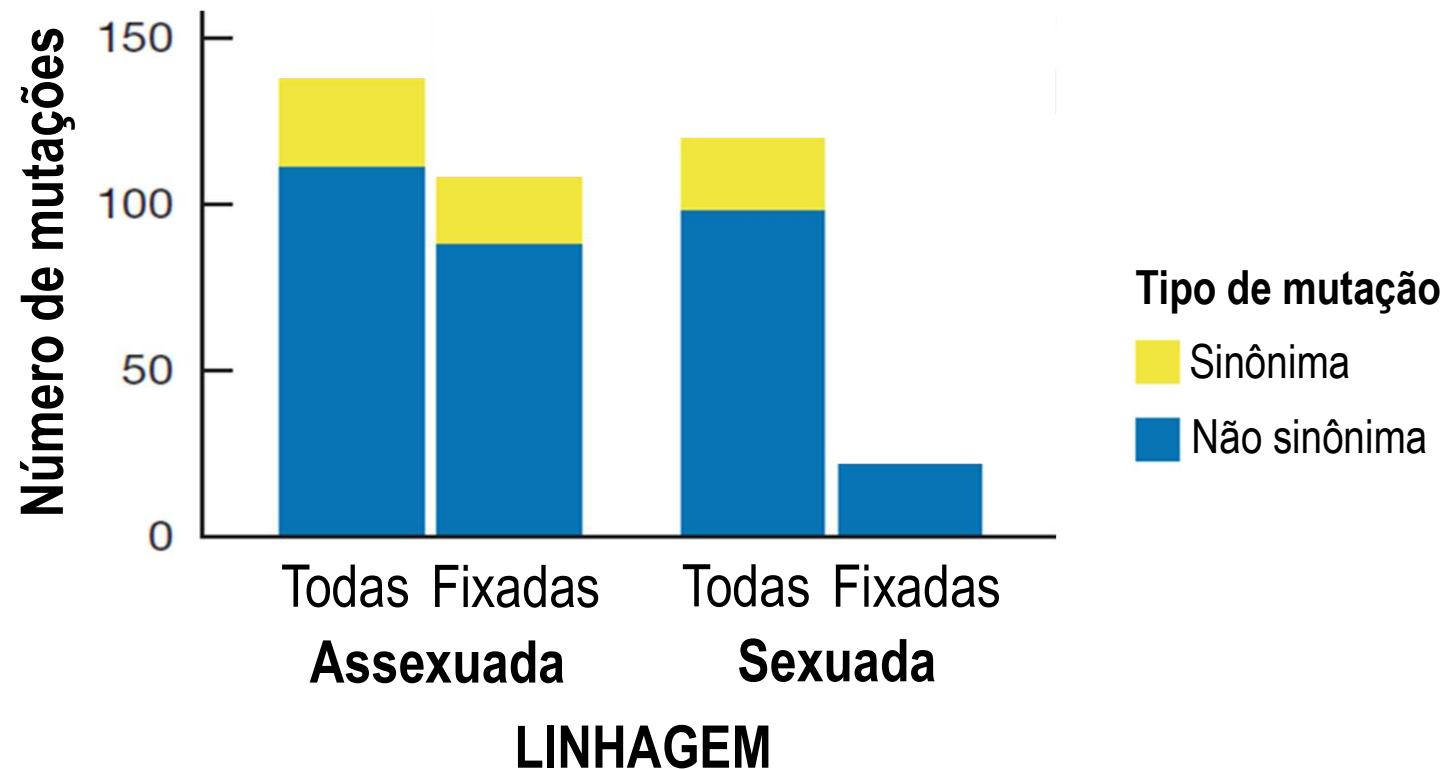


Consequência da recombinação

Experimento com duração de 1.000 gerações



Saccharomyces cerevisiae

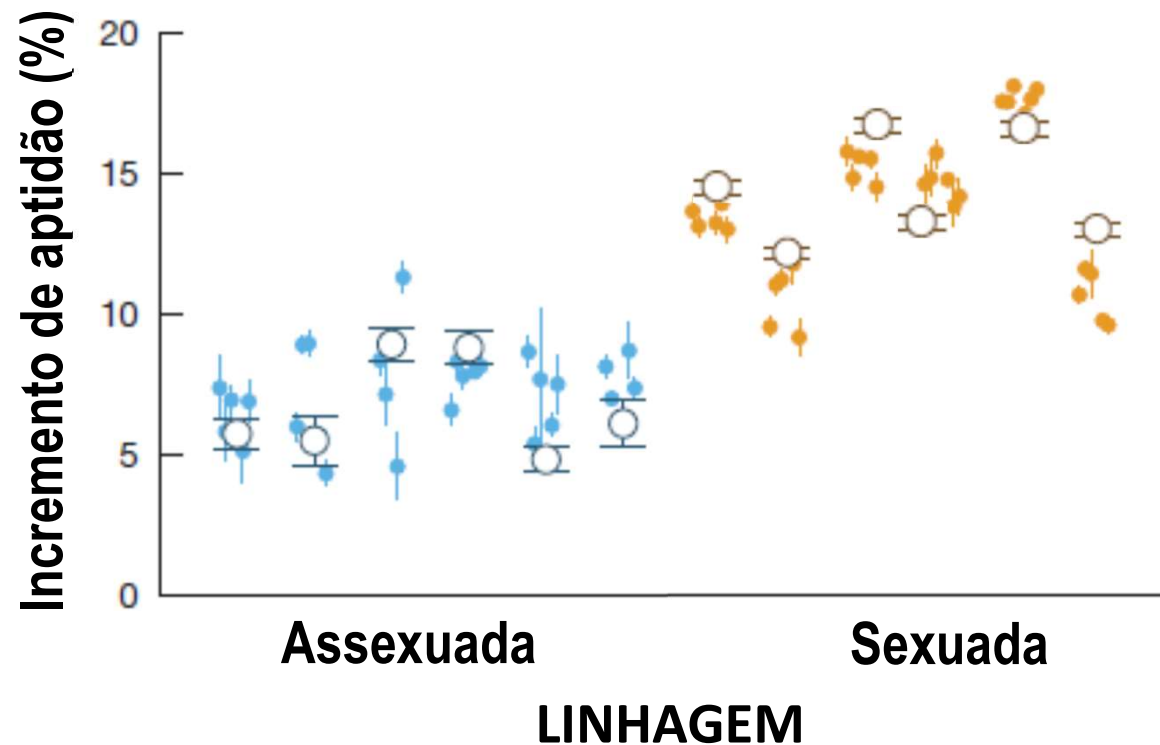


Consequência da recombinação

Experimento com duração de 1.000 gerações



Saccharomyces cerevisiae



A reprodução sexuada acelera a adaptação

Evolução dos gêneros

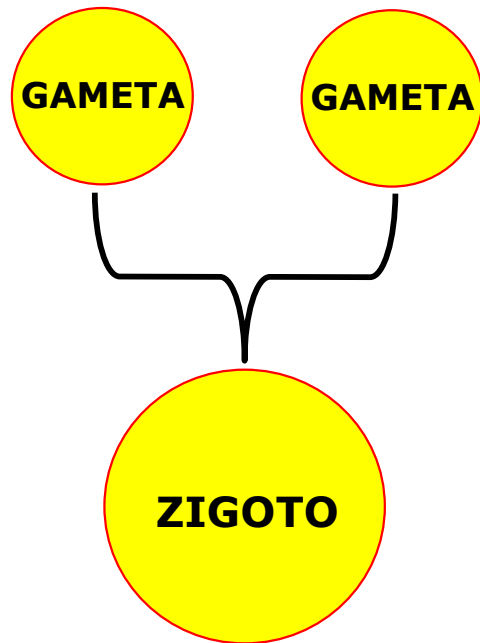


PRÉ-CAMBRIANO

(ca. 3 bilhões de anos)

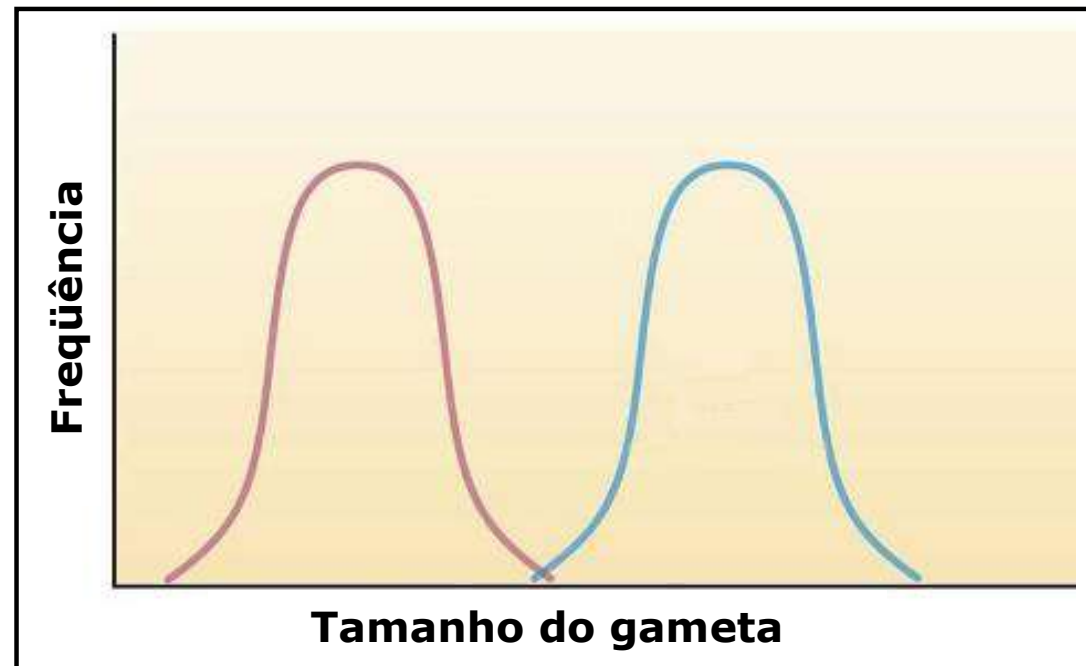
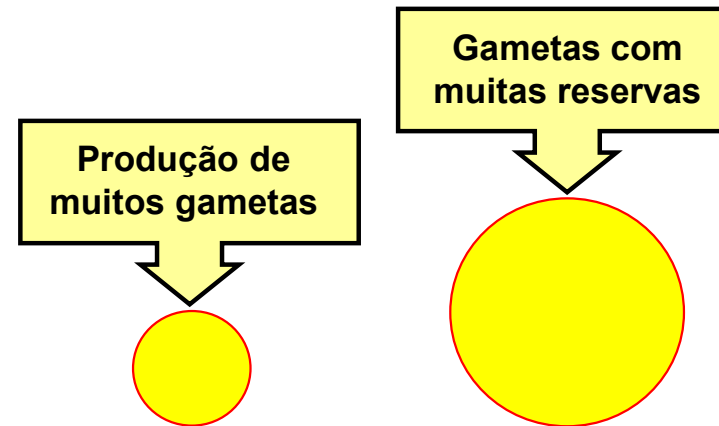


Evolução dos gêneros



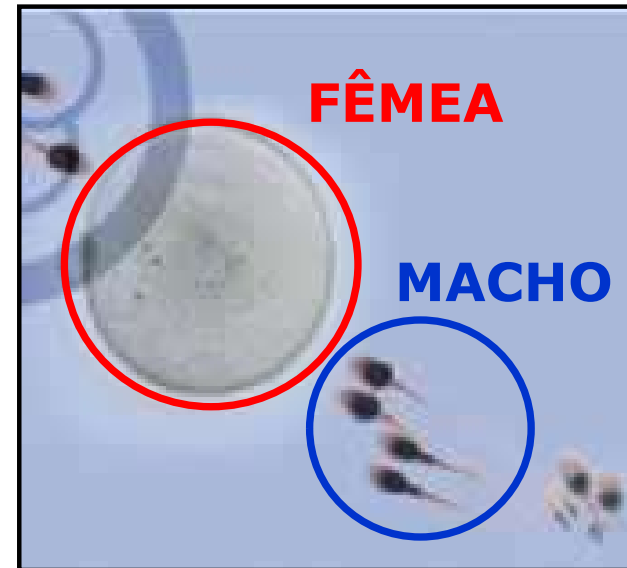
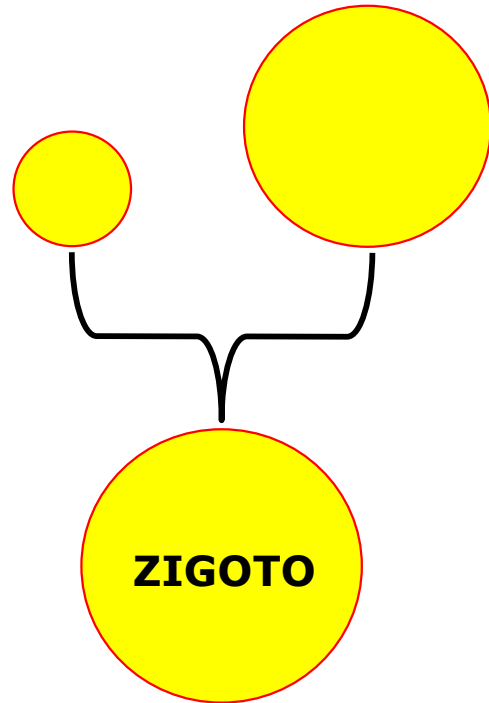
ISO G A M I A

**ISO = IGUAL
GAMIA = GAMETA**



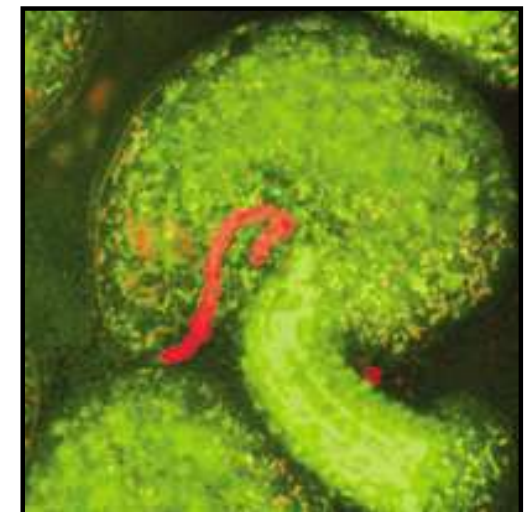


Evolução dos gêneros

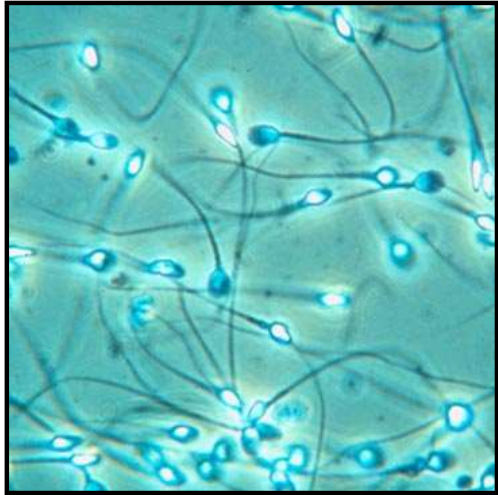


ANISOGAMIA

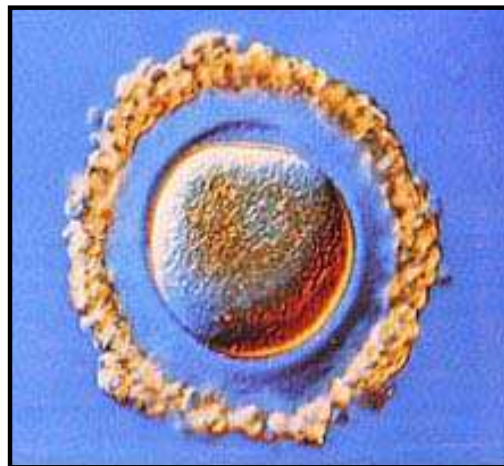
AN = NEGAÇÃO
ISO = IGUAL
GAMIA = GAMETA



Definição dos gêneros

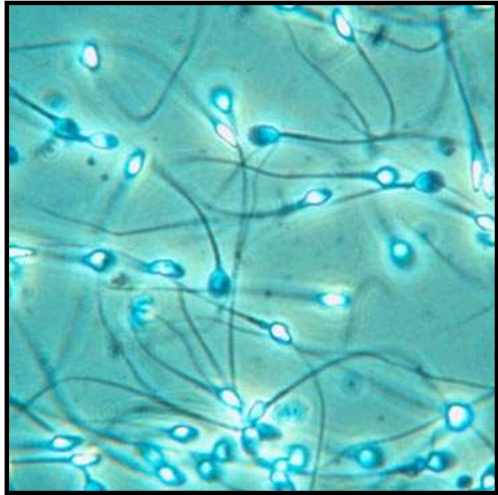


Macho é o indivíduo que possui gametas pequenos e móveis

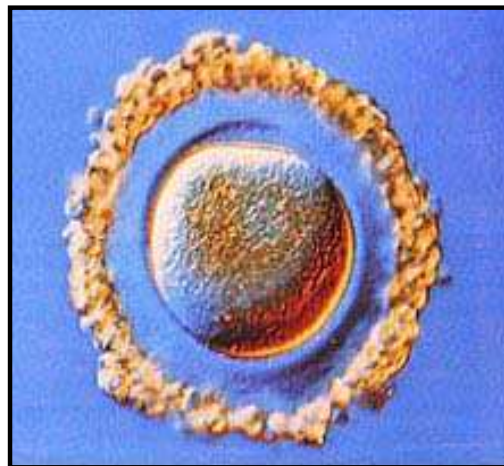


Fêmea é o indivíduo que possui gametas grandes e imóveis

Consequências...



Produção BARATA
MUITO
NUMEROSOS



Produção CARA
POUCO
NUMEROSOS

Consequências...

Número máximo de filhotes ao longo de toda a vida



Elefante marinho

- Machos = 100
- Fêmeas = 8



Alce vermelho

- Machos = 24
- Fêmeas = 12

Consequências...

Número máximo de filhos ao longo de toda a vida



Valentina Vassilyev – século XVIII

A mulher mais prolífica de toda a história teve 69 filhos

**300.000 óvulos
no ovário**

O homem mais prolífico de toda a história teve 888 filhos

**> 350.000.000 de espermatozóides
em cada ejaculação**

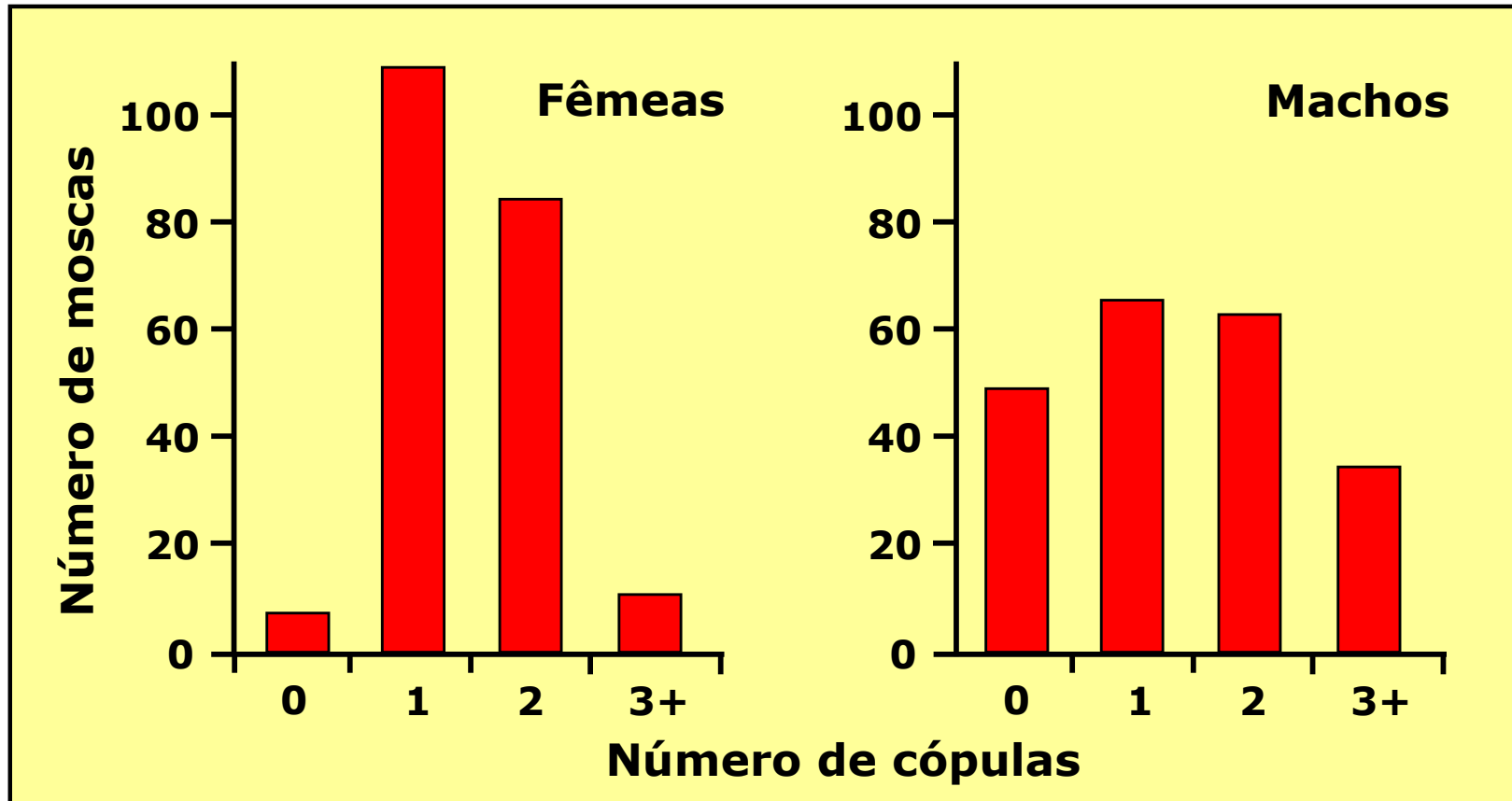


A grande questão

**O QUE DETERMINA O
SUCESSO REPRODUTIVO DE
MACHOS E FÊMEAS???**



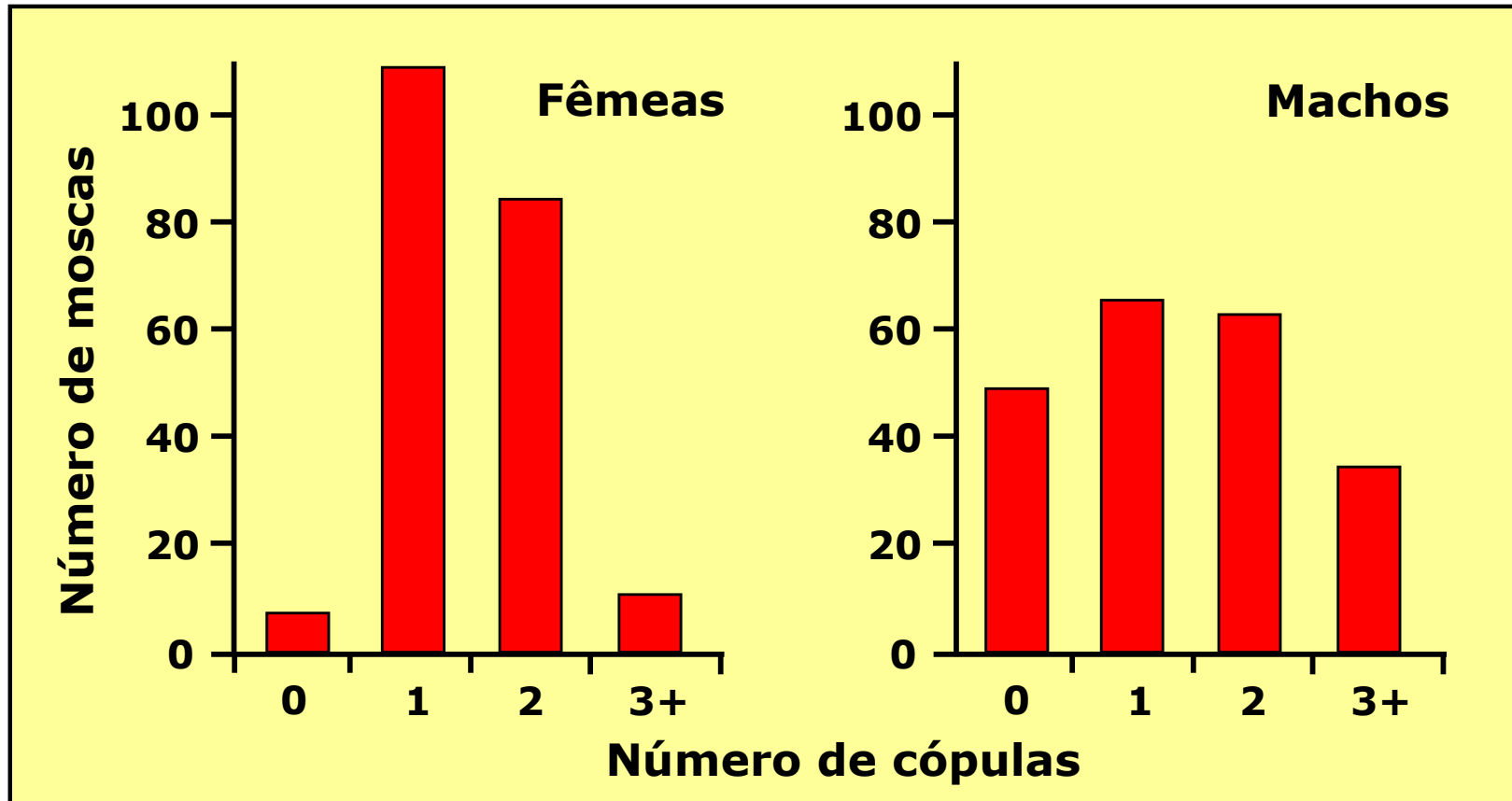
Princípios de Bateman



1. A maioria das fêmeas consegue cópulas



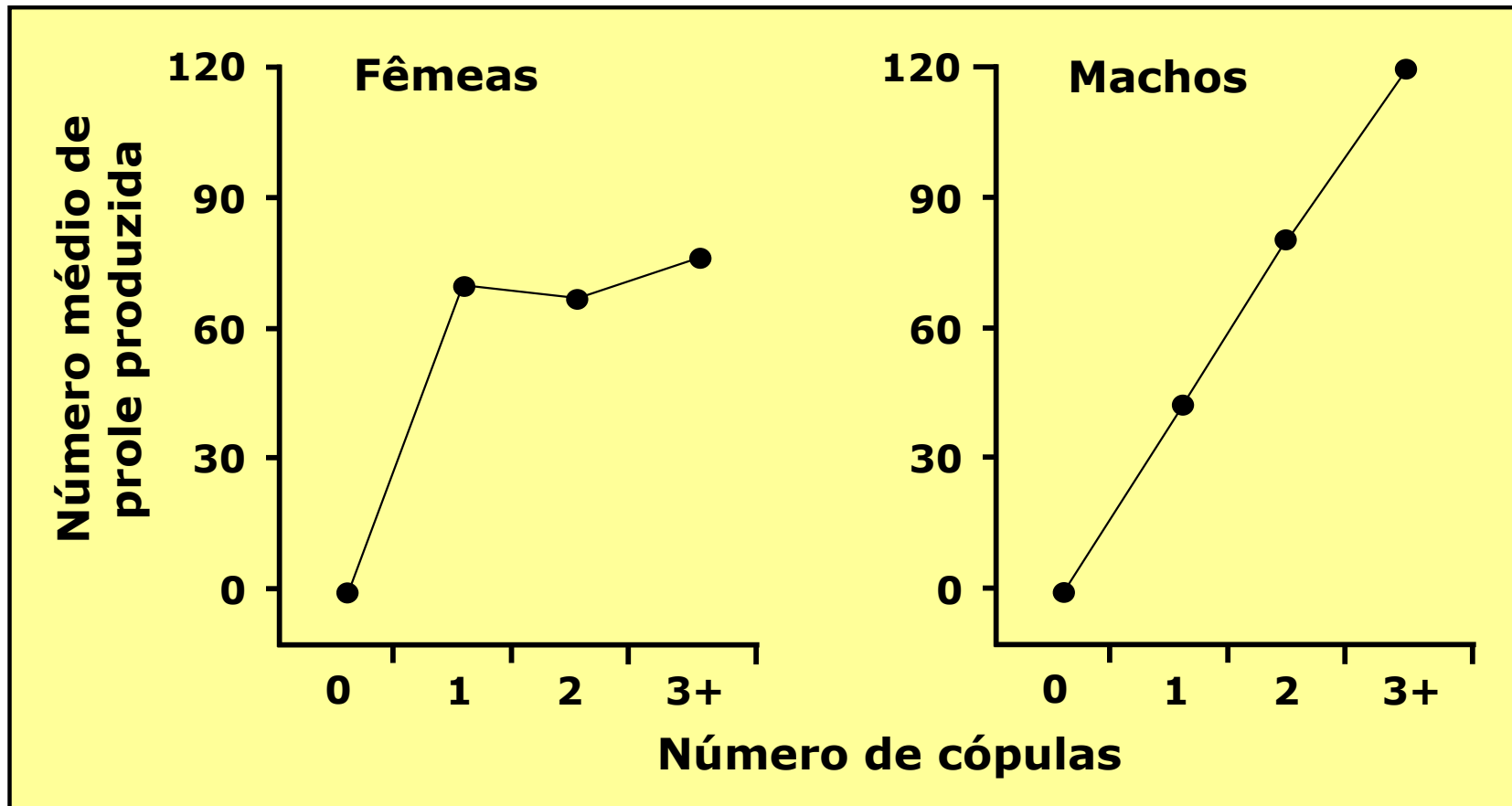
Princípios de Bateman



2. Nem todos os machos conseguem cópulas

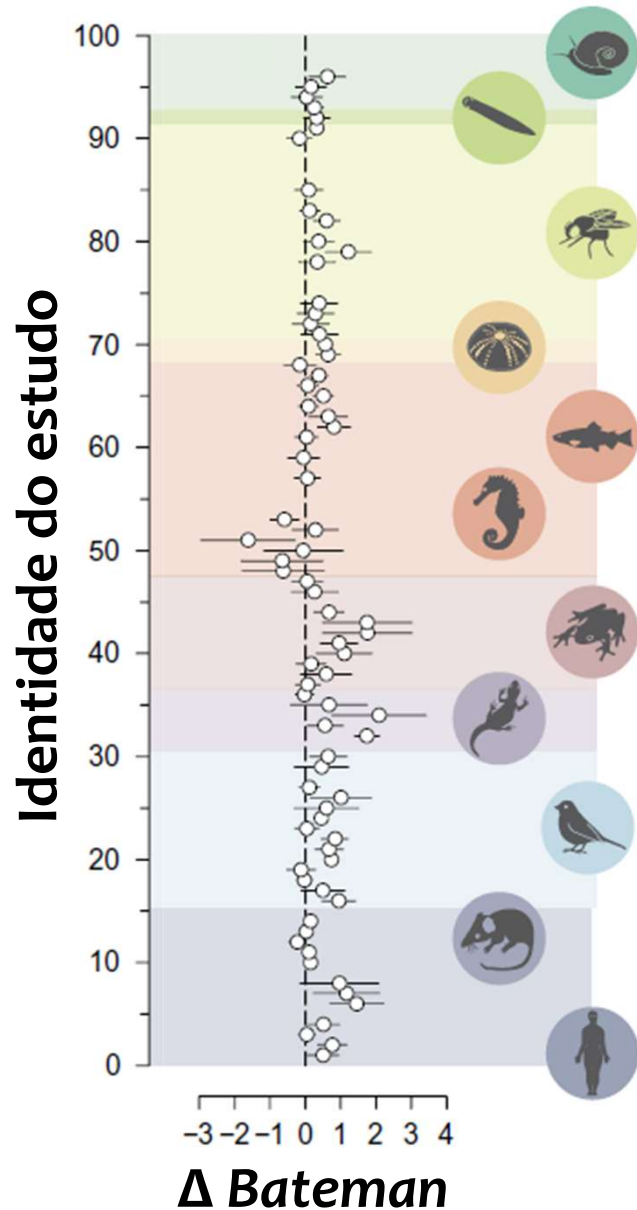


Princípios de Bateman



3. Somente o sucesso reprodutivo dos machos é determinado pelo número de cópulas obtido

Princípios de Bateman

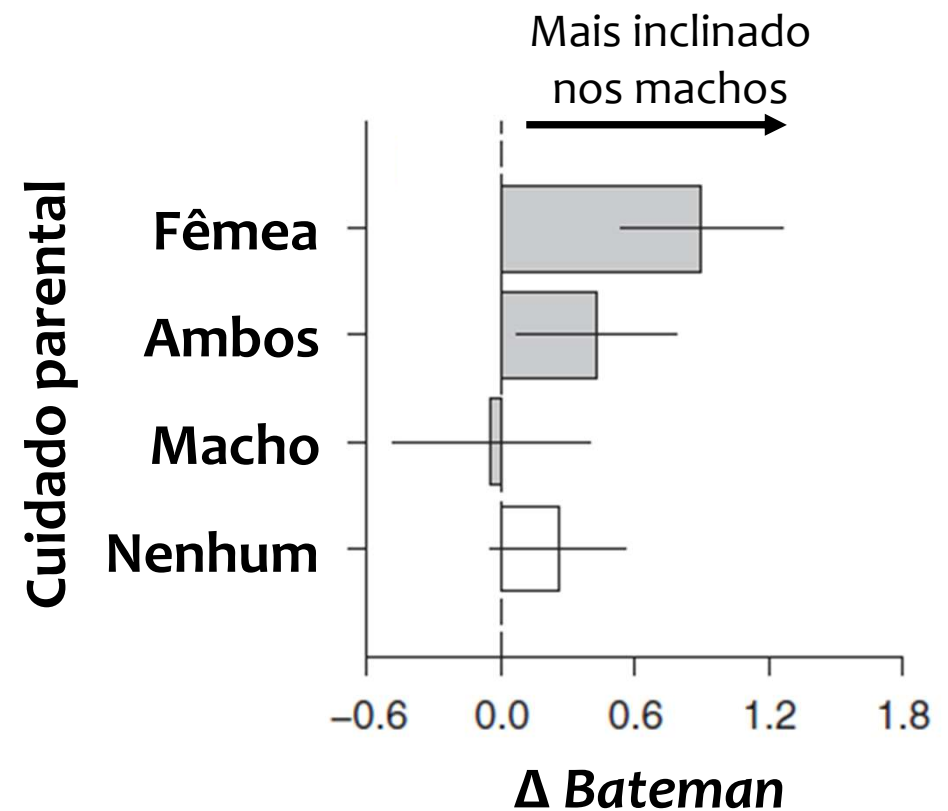
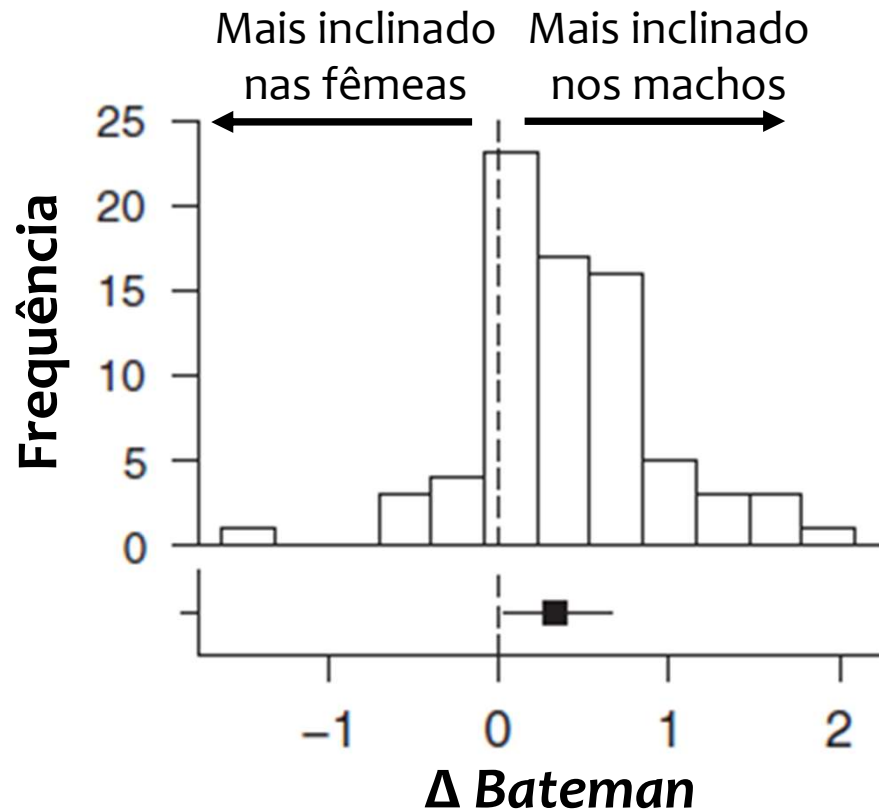


O Gradiente de Bateman é a inclinação da reta que relaciona o número de cópulas ao sucesso reprodutivo

O trabalho coletou informações sobre o gradiente de Bateman para machos e fêmeas de 100 espécies de animais

O Δ Bateman é a diferença entre o gradiente do macho e o da fêmea

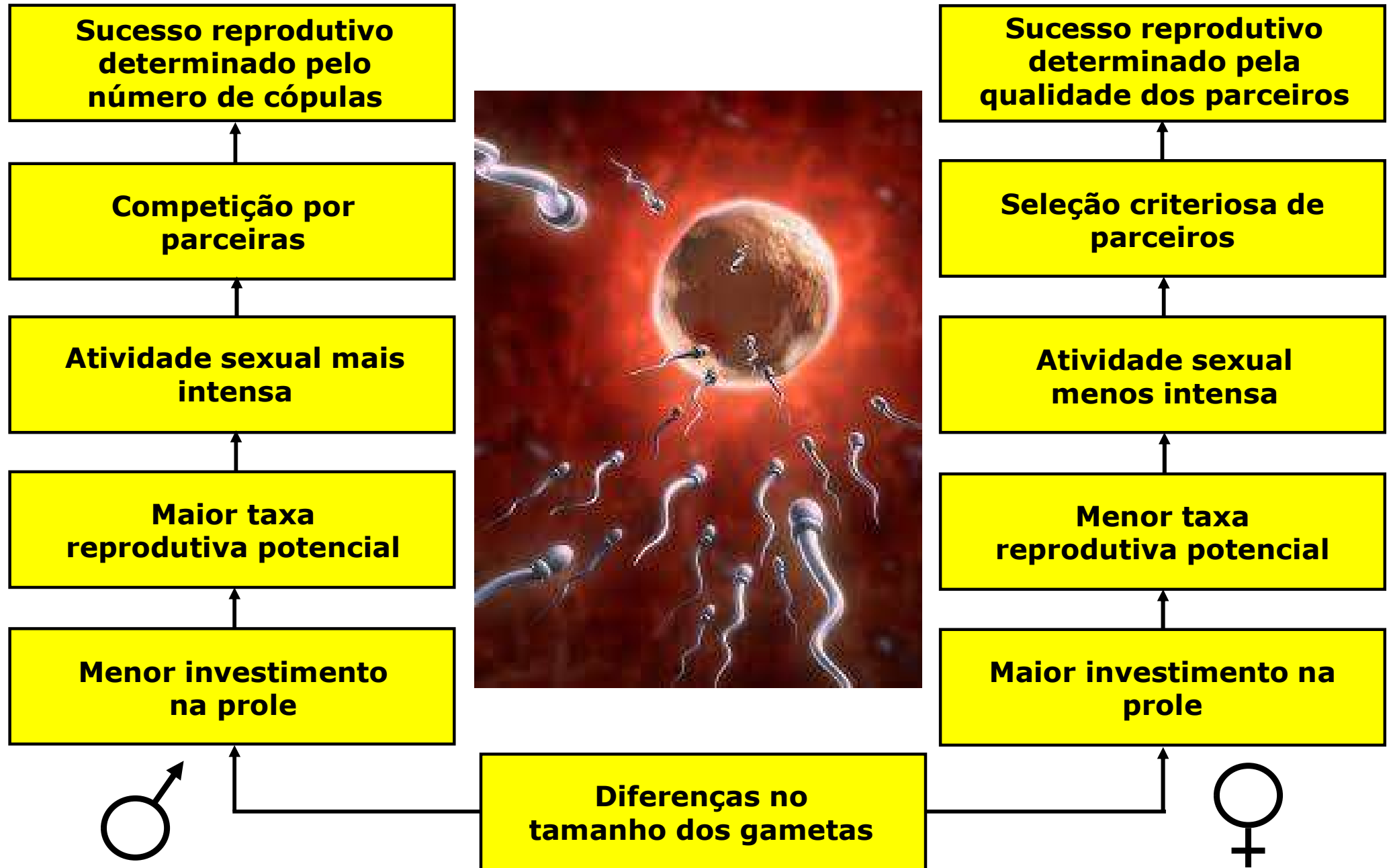
Princípios de Bateman



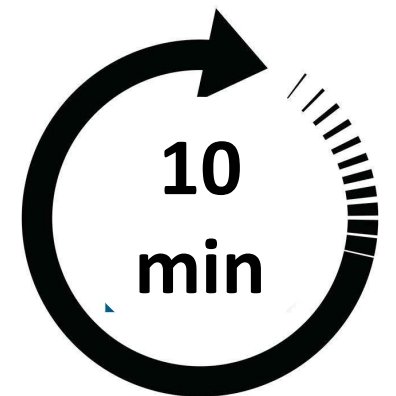
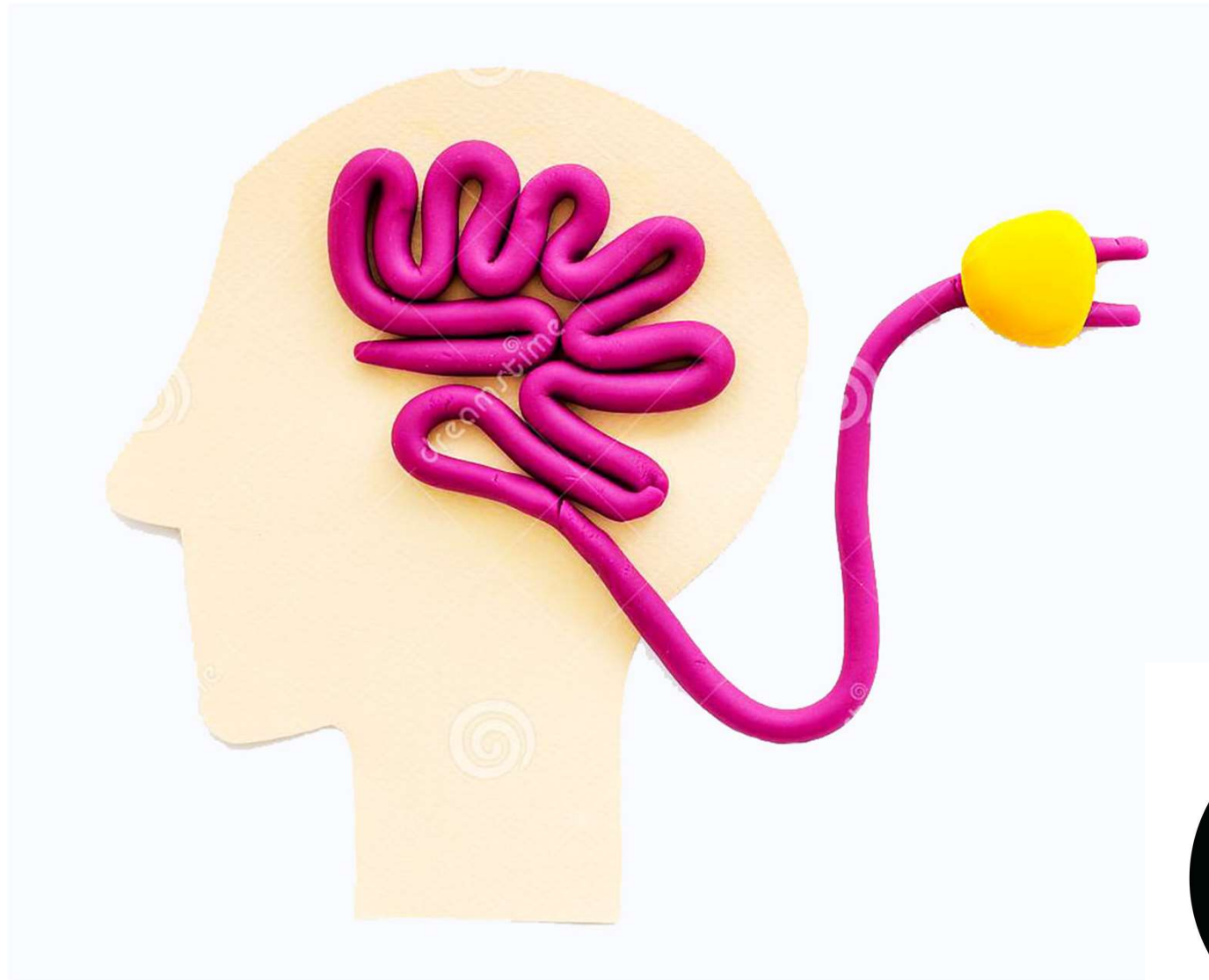
O sucesso reprodutivo dos machos é, em media, mais variável do que o das fêmeas

O cuidado maternal intensifica a variação no sucesso reprodutivo dos machos

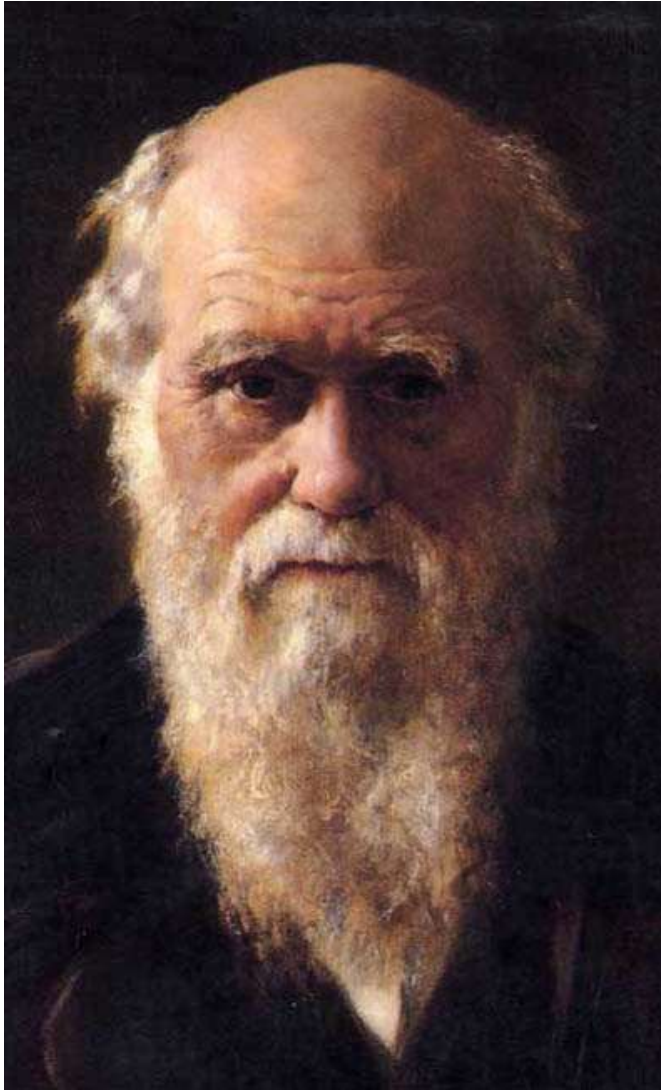
Papéis Sexuais



Pausa para descanso



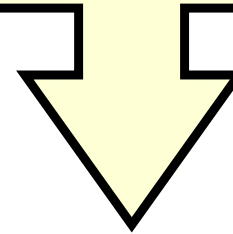
Seleção sexual



*The Descent of Man, and
Selection in Relation to Sex
(1871)*

Machos competem entre si
pelo acesso às fêmeas

Fêmeas criteriosas e
discriminadoras



SELEÇÃO SEXUAL

Variação não aleatória no sucesso
reprodutivo dos indivíduos
de uma população

Seleção sexual

SELEÇÃO INTRA-SEXUAL

Machos competem entre si pelo acesso às fêmeas



Evolução de **armamentos** (que também podem ser usados na defesa contra predadores)

Seleção sexual

SELEÇÃO INTER-SEXUAL

Fêmeas selecionam criteriosamente seus parceiros

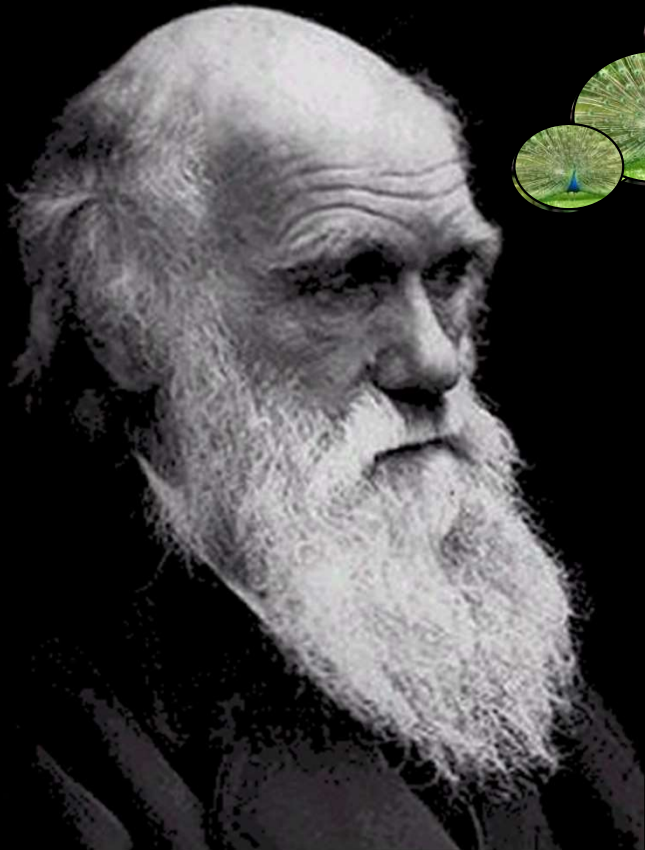


Evolução de **ornamentos** (que podem tornar os machos presas mais fáceis)

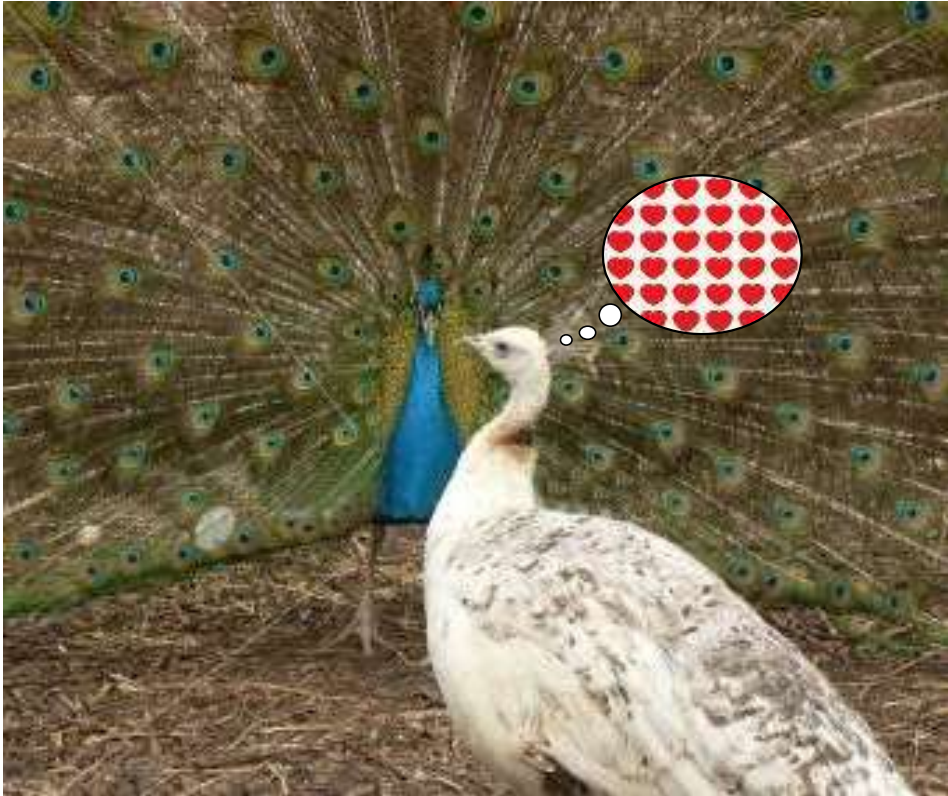
?



Como uma característica que diminui a sobrevivência dos machos pode ser mantida por seleção natural?



Fêmeas criteriosas



- Fêmeas devem preferir copular com machos de cauda longa, colorida e vistosa

Portanto....

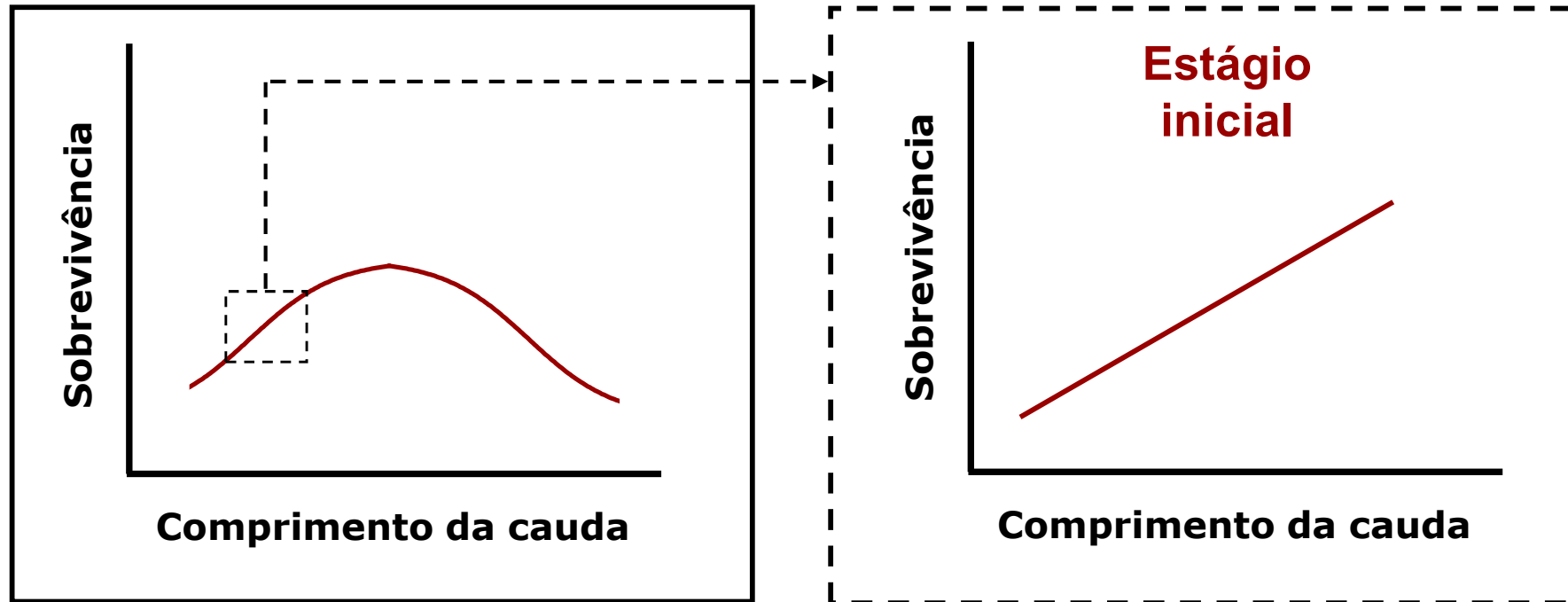
- As desvantagens em termos de sobrevivência seriam compensadas pelo aumento na probabilidade de copular

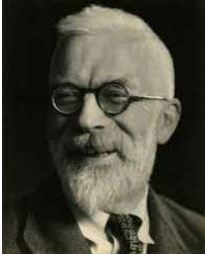
Mas como evolui a preferência das fêmeas por uma estrutura supostamente desvantajosa?



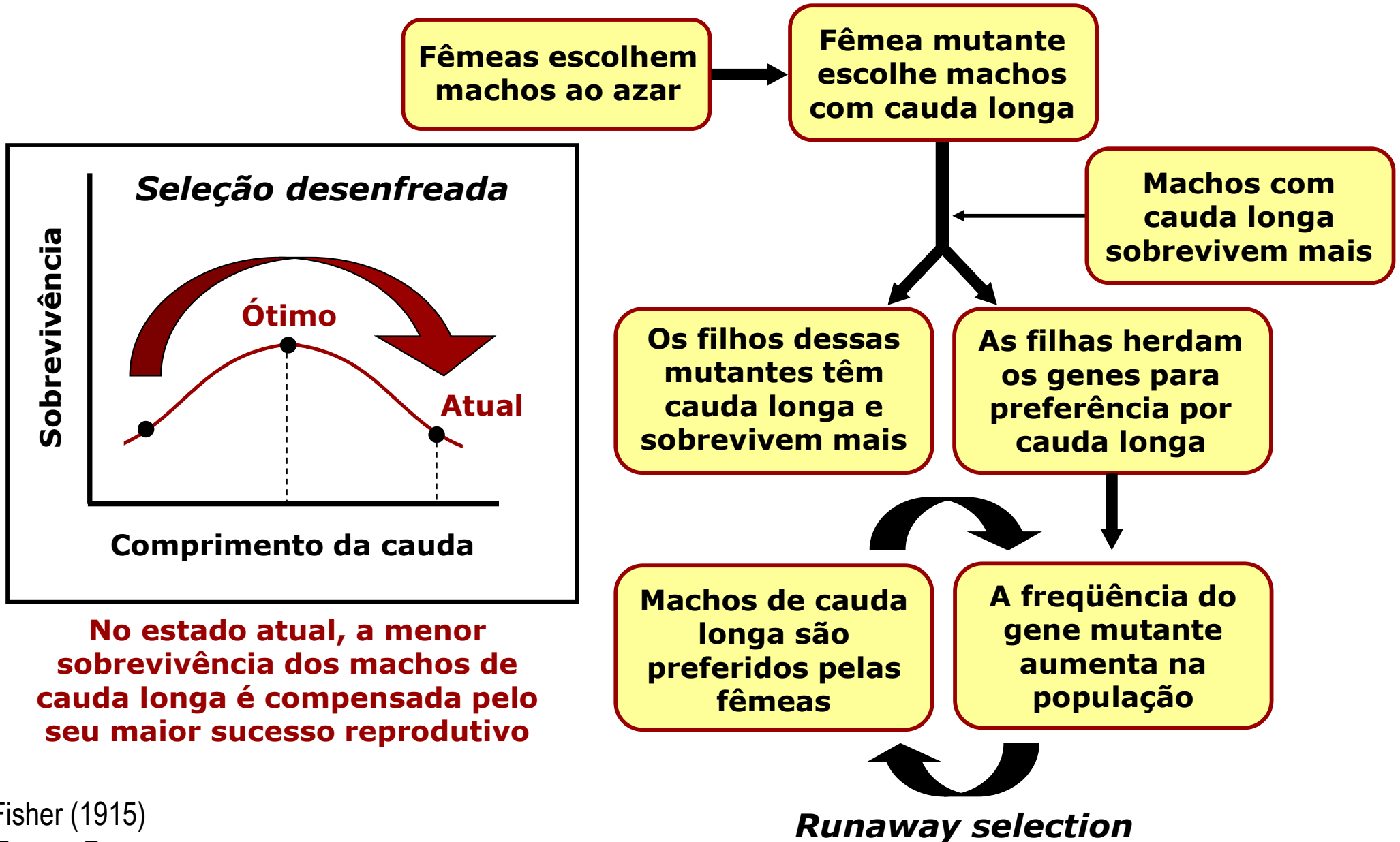
Hipótese de Fisher

PRESSUPOSTO





Hipótese de Fisher



**Filhotes
sobreviverão mais!**

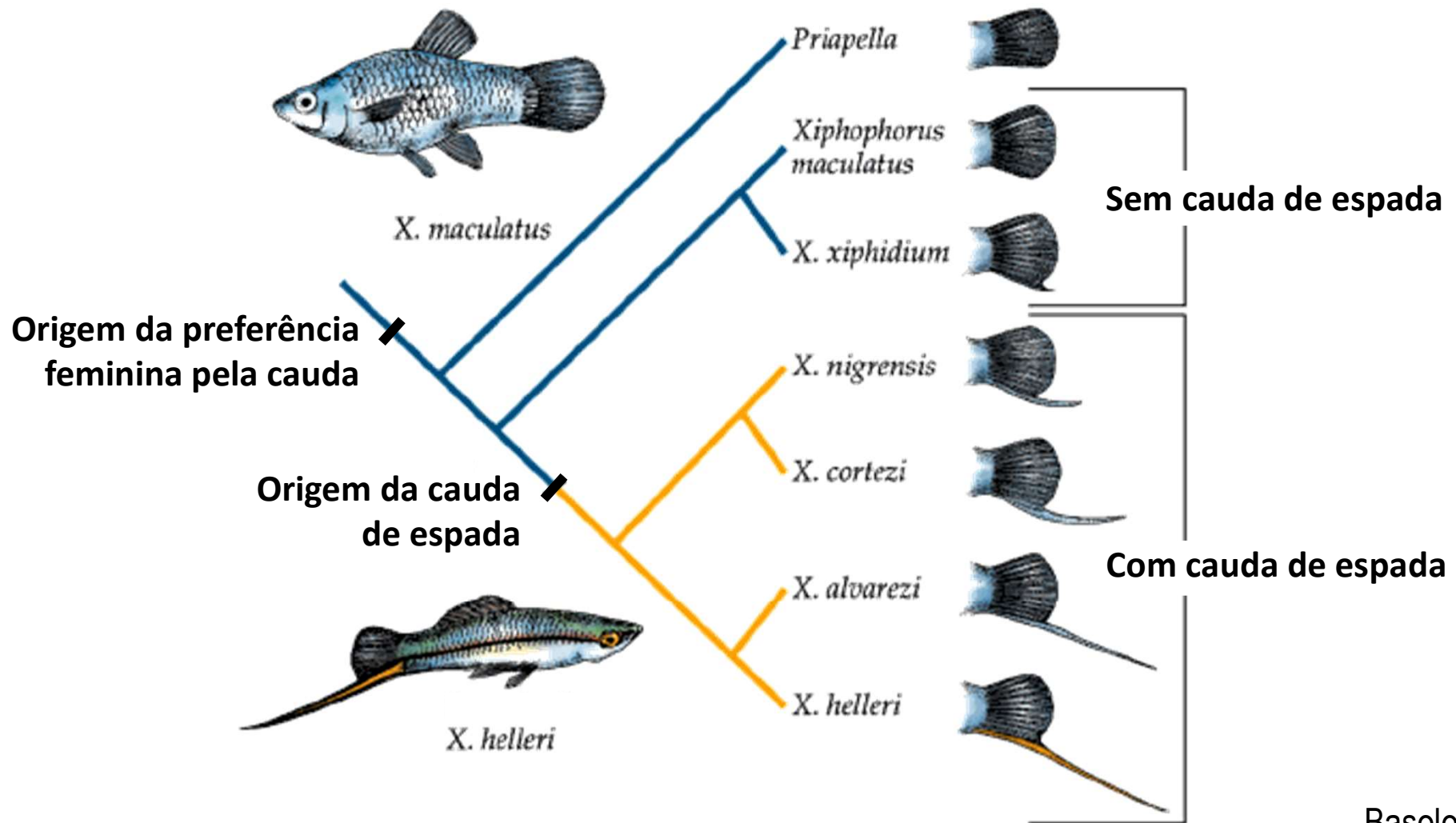


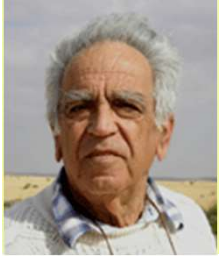
MUTANTE



Hipótese de Fisher

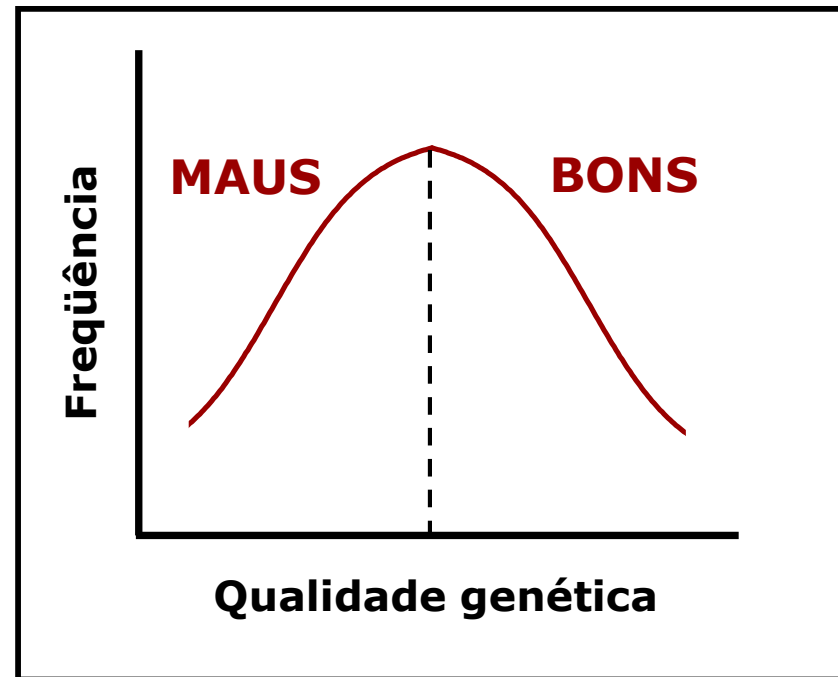
Preferências latentes



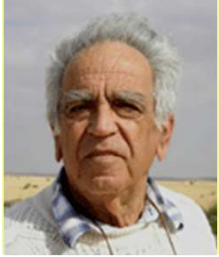


Hipótese de Zahavi

PRESSUPOSTO



Como as fêmeas podem reconhecer a qualidade genética nos machos?



Hipótese de Zahavi

COM QUAL MACHO COPULAR???



MACHO 1

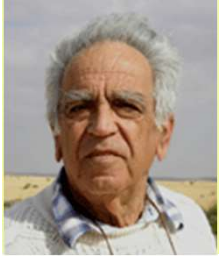


MACHO 2



MACHO 3

Desvantagens agem como indicadores de
qualidade genética dos machos

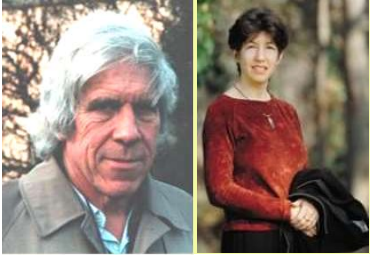


Hipótese de Zahavi

Para que uma característica sinalize qualidade genética, ela precisa ser custosa



Somente os machos de alta qualidade podem pagar os custos de exibir a característica



Hipótese de Hamilton & Zuk

PRESSUPOSTOS



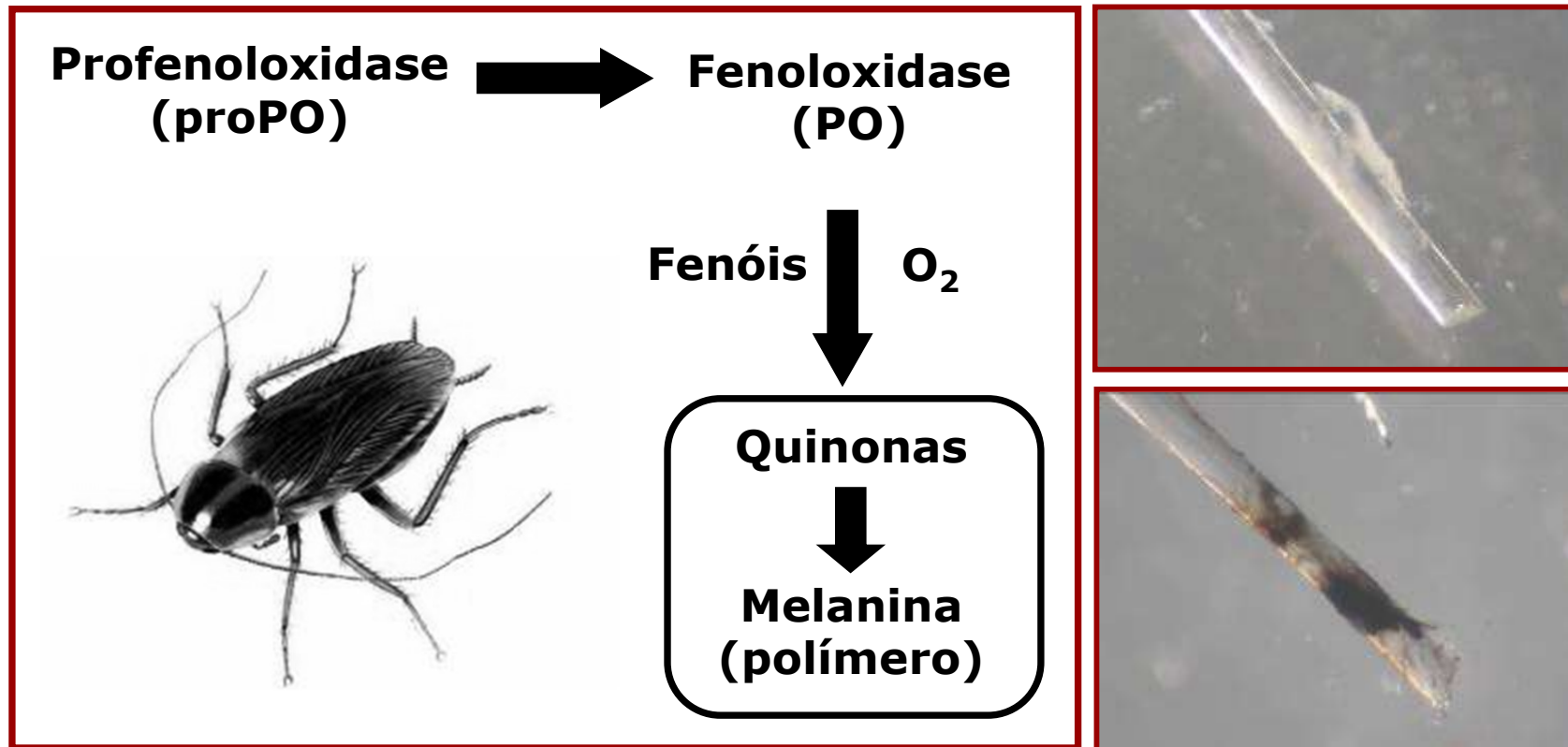
- A resistência a parasitas é herdável
- O parasita debilita o hospedeiro
- A expressão do ornamento depende da condição corporal do macho

O parasitismo tem papel fundamental na evolução de ornamentos



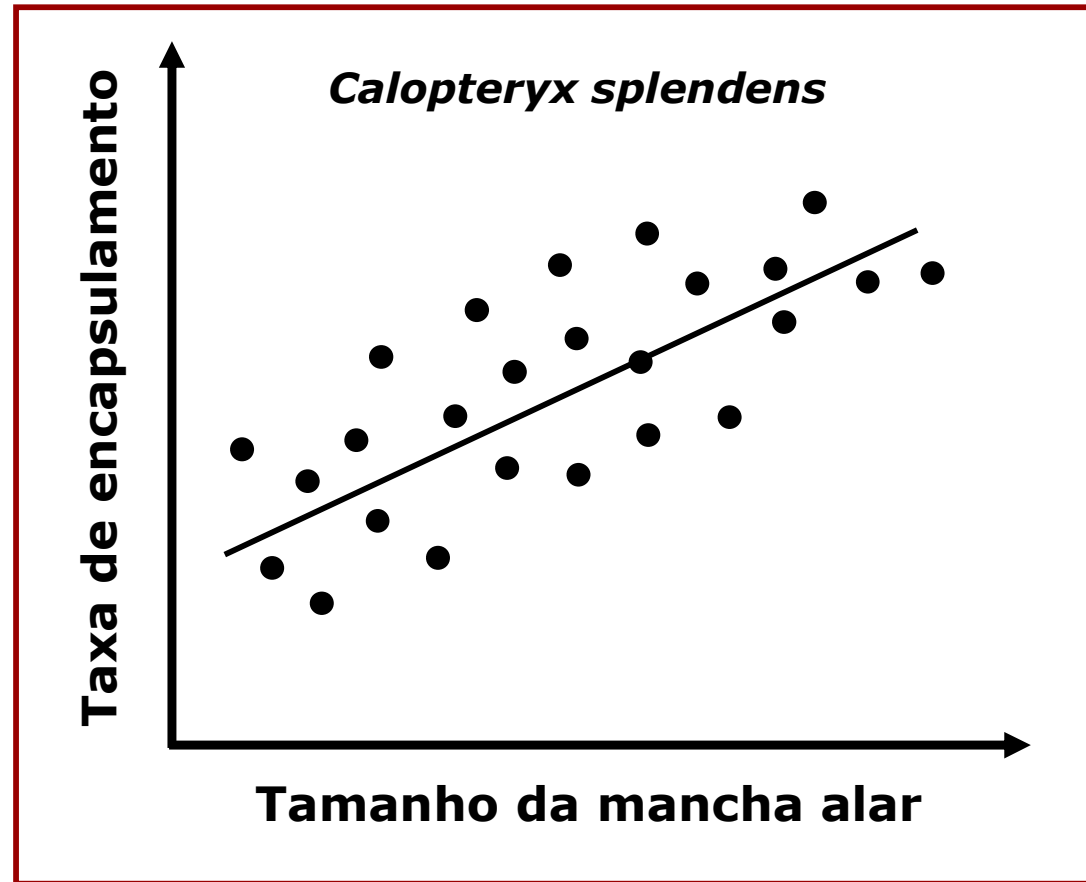
Hipótese de Hamilton & Zuk

Sistema imune em insetos



Técnicas de desafio com implantes de nylon permitem a quantificação da resposta imunológica em vários grupos

Hipótese de Hamilton & Zuk



Machos com maior mancha alar são aqueles em melhor condição, com maior habilidade imunológica

Comparação das hipóteses

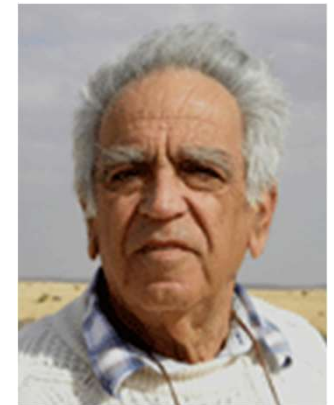
SEMELHANÇA



Fisher

**Preferência por
uma característica
exagerada**

**Aumento dessa
característica ao
longo do tempo**



Zahavi

Ambas as teorias requerem que a escolha da fêmea seja sempre direcionada a machos com ornamentos cada vez mais custosos

Comparação das hipóteses

DIFERENÇA



As fêmeas continuam escolhendo machos com características exageradas, pois uma mutante que não fizer isso terá filhos menos atrativos

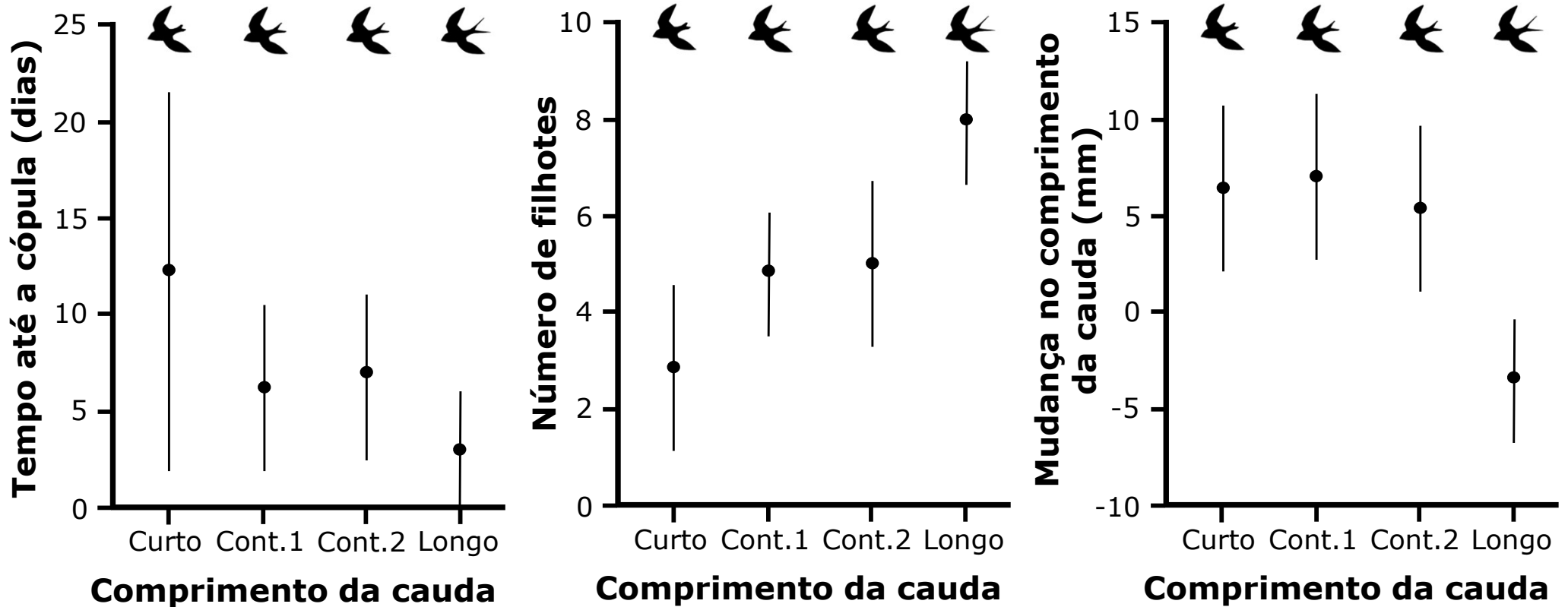
Portanto, a teoria de Fisher requer uma variação herdável nas características sexuais secundárias dos machos (“FILHO SEXY”)



A herdabilidade das características exageradas pode ser zero, pois o que importa é que essas características estejam correlacionadas com a qualidade genética dos machos

Portanto, a teoria de Zahavi requer uma variação herdável na qualidade genética da prole como um todo (“BONS GENES”)

Um exemplo empírico



3. Entretanto, machos com a cauda artificialmente aumentada apresentam menor crescimento na muda seguinte

Benefícios diretos

São as vantagens materiais obtidas pelas fêmeas ao copular com machos que exibem caracteres que podem aumentar a fecundidade da fêmea ou a sobrevivência da prole

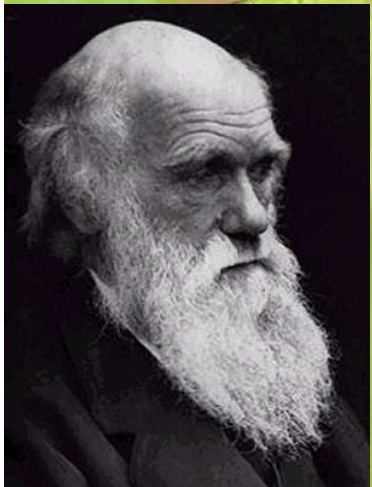


CUIDADO PARENTAL



PRESENTE NUPCIAL

The end



1871



1970



COMPETIÇÃO ESPERMÁTICA

Força seletiva derivada do risco de perder a fertilização dos ovos de fêmeas graças à ação do esperma de machos competidores

Competição espermática

De observações simples a uma teoria geral



Scathophaga stercoraria

- Machos levam as fêmeas para longe do esterco
- A cópula dura mais tempo do que o necessário para a transferência de esperma
- Após a cópula o macho permanece junto à fêmea por vários minutos

Competição espermática

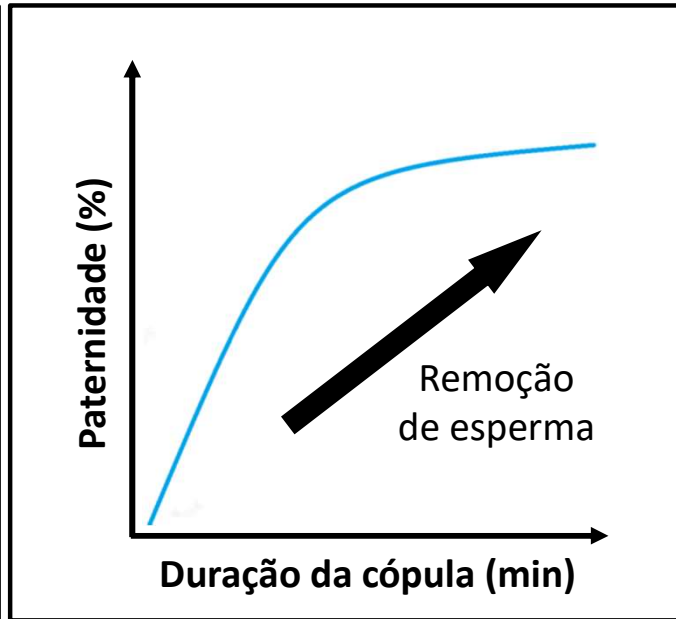
Por que os machos levam as fêmeas para longe do esterco?



36% das tentativas de roubo de fêmeas são bem sucedidas

Levar fêmeas para longe do esterco diminui a chance de perdê-las para rivais

Por que a cópula dura muito tempo?



O primeiro macho fertiliza 19% dos ovos e segundo 81%

Copulando por mais tempo, machos removem mais esperma de outros machos

Por que o macho permanece junto à fêmea após copular?

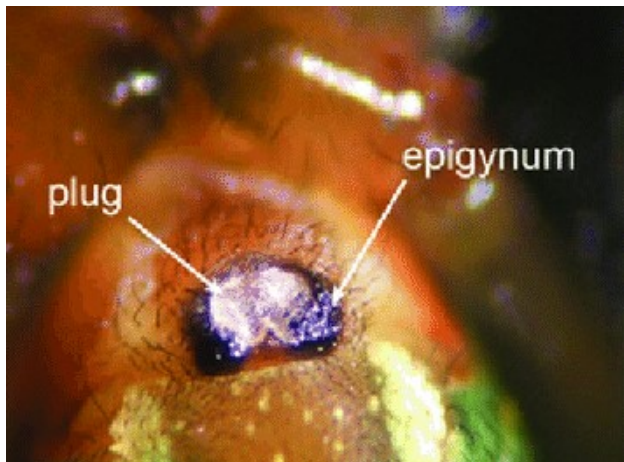


Machos que guardam a fêmea fertilizam 400x mais ovos

Ao permanecer junto à fêmea, impede que outros machos copulem com ela

Competição espermática

Outras evidências comportamentais e morfológicas



Tampões genitais



**Cópula pupal e
antiafrodisiacos**



**Espermatóforo
gigante**

Competição espermática

Você acha que é só “bizarrrice” de artrópodes?

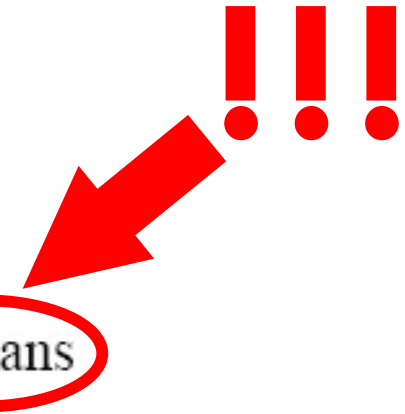
Evolutionary Psychology
human-nature.com/ep – 2004. 2: 12-23

Original Article

Semen Displacement as a Sperm Competition Strategy in **Humans**

Gordon G. Gallup, Jr., Department of Psychology, State University of New York at Albany,
Albany, NY 12222, USA. Email: gallup@albany.edu.

- O pênis humano também é capaz de remover esperma de cópulas anteriores
- A capacidade de remoção é maior em homens circuncidados
- Homens produzem mais esperma depois de passarem alguns dias sem ver suas parceiras ou em casos de suspeita de traição



Competição espermática

Um último exemplo emblemático: a viúva-negra



Latrodectus hasselti

- 65% das cópulas terminam com o canibalismo consentido do macho
- A massa dos machos representa menos de 2% da massa das fêmeas e o consumo do macho não promove incremento nem no número nem na massa dos ovos produzidos
- Fêmeas que canibalizam o parceiro têm uma probabilidade muito menor de copular novamente
- Machos canibalizados copulam por mais tempo e fertilizam o dobro de ovos quando comparados com machos que não morrem durante a cópula

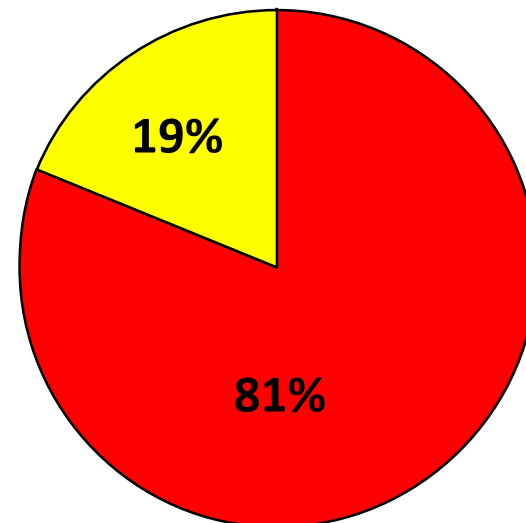


Seleção críptica feminina

Novamente, observações simples levam a uma teoria geral



Machos de várias espécies continuam estimulando a parceira durante a cópula



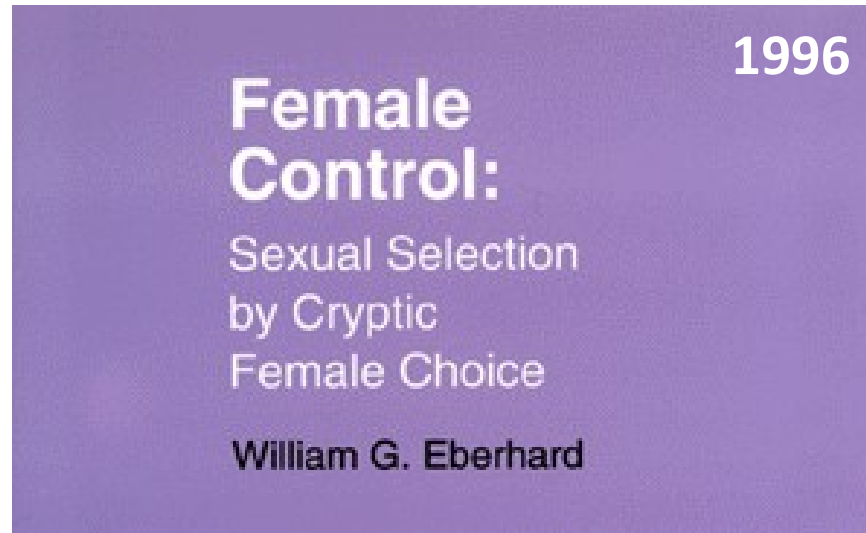
Espécies

Seleção críptica feminina

“CORTEJO COPULATÓRIO” SÃO
COMPORTAMENTOS EXIBIDOS PELO
MACHO DURANTE A CÓPULA QUE
PODEM INDUZIR RESPOSTAS
POSITIVAS DA FÊMEA DE MODO A
ENVIESAR A PATERNIDADE DA PROLE
A FAVOR DESTE MACHO



Thornill (1983)



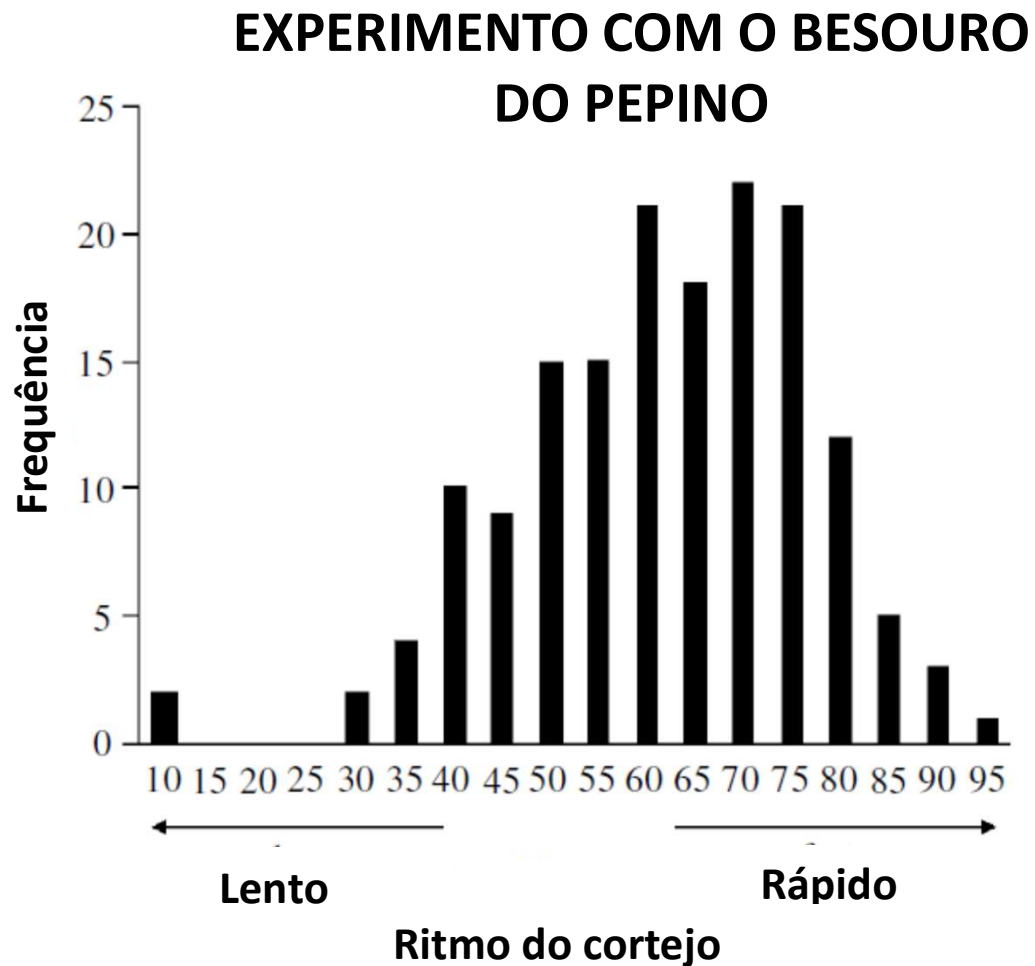
Seleção críptica feminina

Como a fêmea pode exercer seleção críptica?

- **TERMINAR** a cópula prematuramente
- **PERMITIR** a penetração para deposição de sêmen
- **TRANSPORTAR** o sêmen para locais de armazenamento/fertilização
- **MODIFICAR** as condições internas do trato reprodutivo
- **NUTRIR** os espermatozoides armazenados
- **DESCARTAR** ou não o sêmen do macho atual ou de machos anteriores
- **MOVER** o sêmen do macho anterior para que o macho atual descarte-o
- **OVULAR** ou **AMADURECER** os ovócitos
- **AUXILIAR, IMPEDIR** ou **REMOVER** o tampão genital
- **MODIFICAR** a morfologia do trato reprodutivo após a cópula
- **REMOVER** o espermatóforo antes da transferência completa do sêmen
- **ABORTAR** os zigotos

Seleção críptica feminina

O que as fêmeas ganham com a seleção críptica?



- Não houve nenhum efeito sobre a sobrevivência ou fecundidade da prole

Porém...

- Filhos de machos que cortejam bem herdaram a característica e foram preferidos pelas fêmeas

Diversificação genital masculina

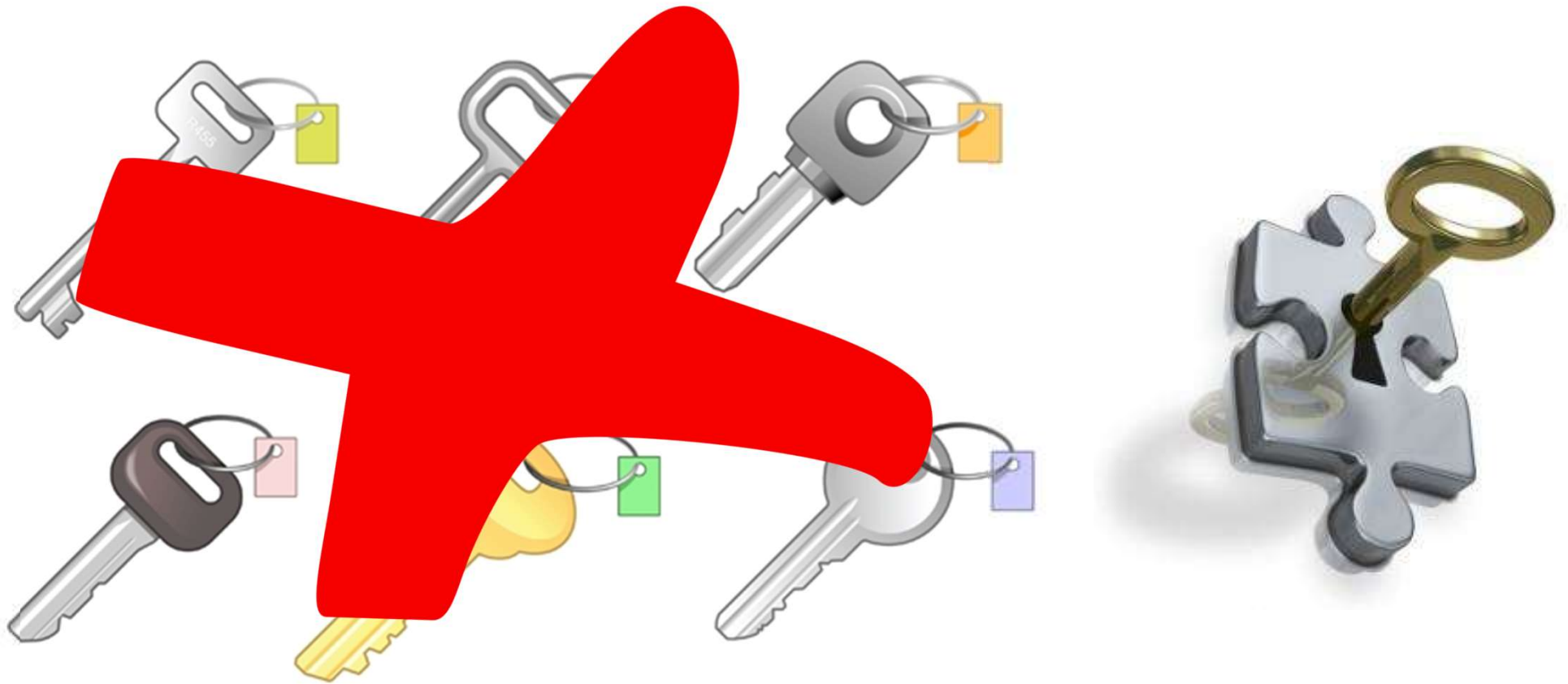
Se a única função da genitália masculina fosse fazer “delivery” de esperma, esperaríamos encontrar homogeneidade morfológica





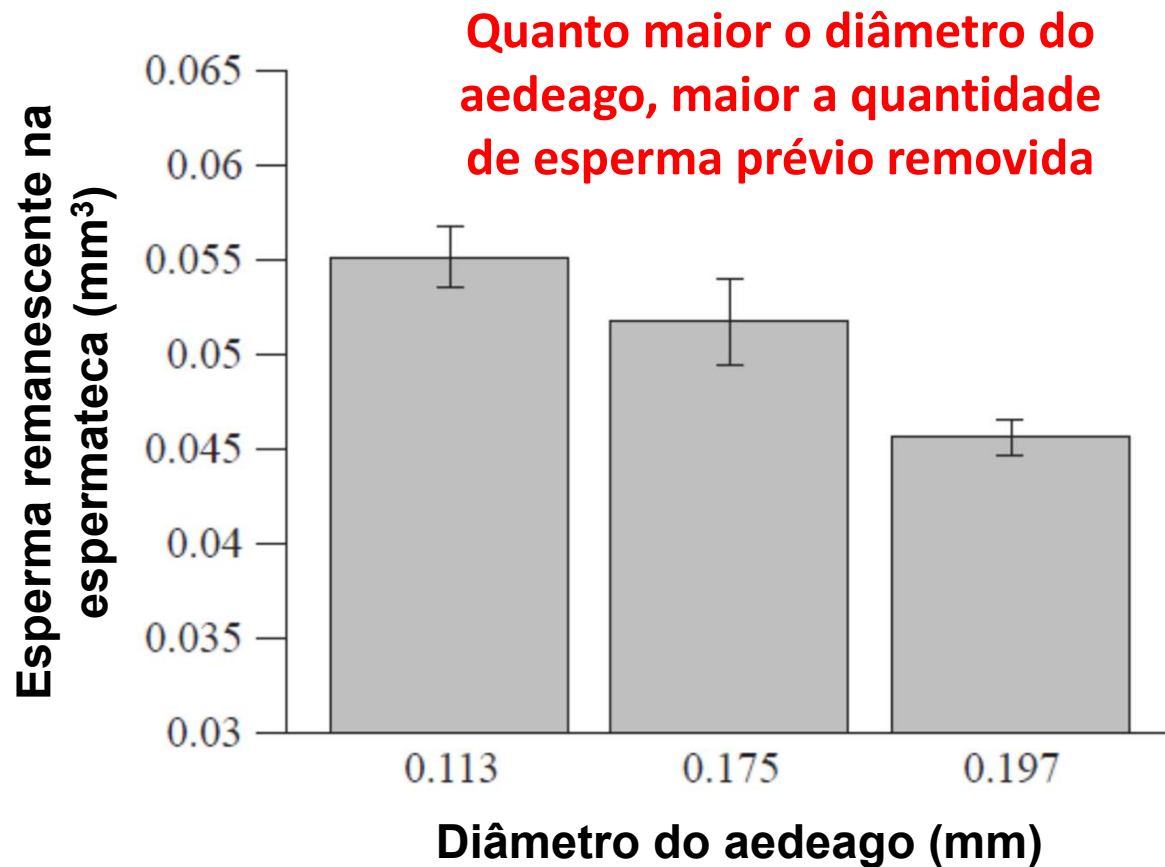
Diversificação genital masculina

HIPÓTESE DA CHAVE-FECHADURA



Diversificação genital masculina

HIPÓTESE DA SELEÇÃO SEXUAL



Calopteryx haemorrhoidalis

Competição espermática

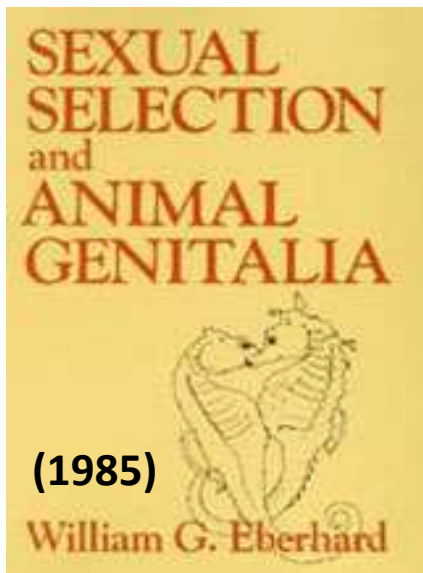
Córdoba-Aguilar (1999)

Proc. R. Soc. B

Diversificação genital masculina

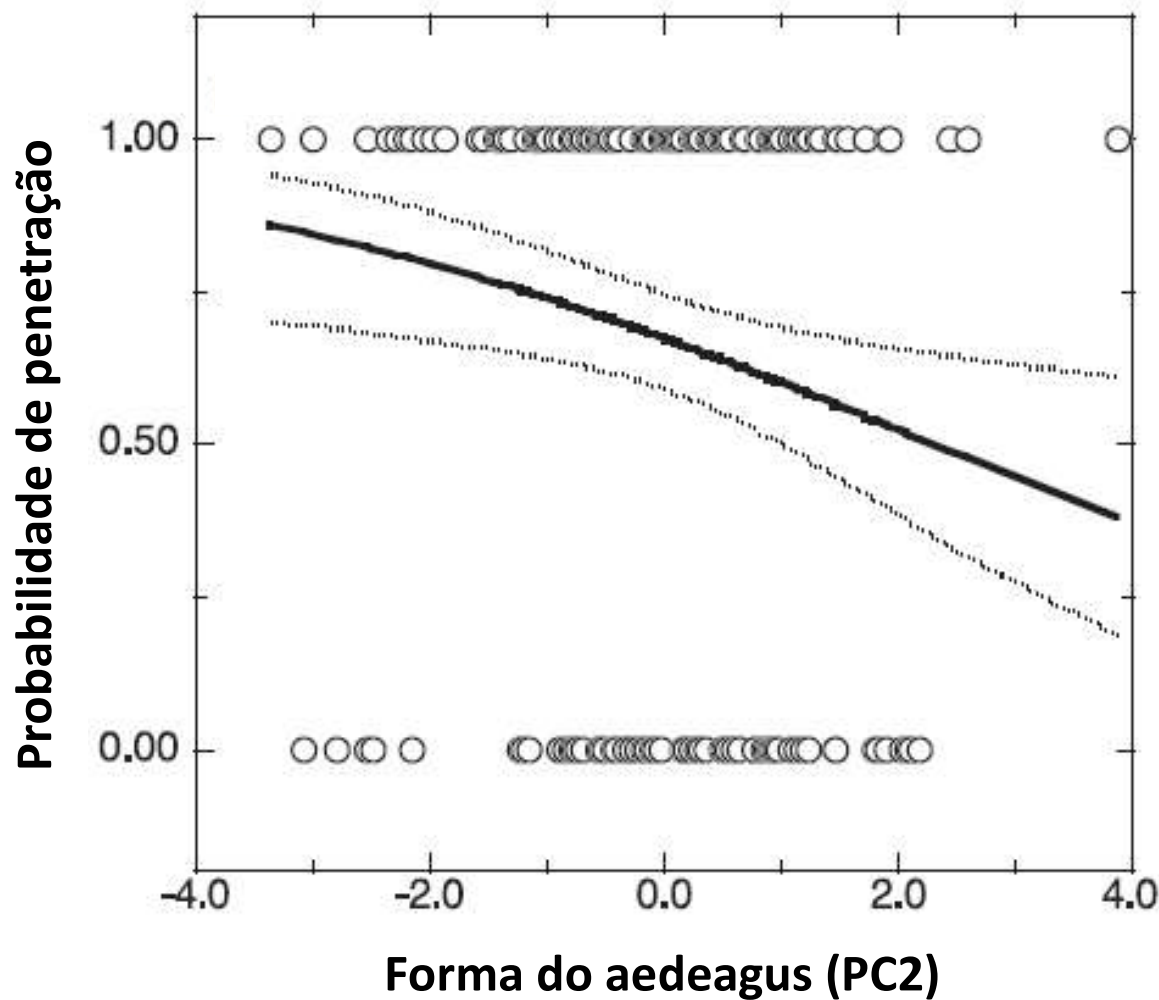
HIPÓTESE DA SELEÇÃO SEXUAL

SE A PRESENÇA DA GENITÁLIA MASCULINA DENTRO DO TRATO REPRODUTIVO DA FÊMEA FUNCIONA COMO UM ESTÍMULO À OVULAÇÃO, A SELEÇÃO DEVERÁ FAVORECER OS MACHOS COM MORFOLOGIA GENITAL QUE MELHOR ESTIMULAM SUAS PARCEIRAS



Diversificação genital masculina

HIPÓTESE DA SELEÇÃO SEXUAL



Onthophagus

**Seleção críptica
feminina**



Presents...

*Copulation is just
the beginning!*



**Estrutura de cortejo,
estimulação, remoção
de esperma**



Visão moderna sobre o tema



Tipo de seleção sexual

Antes do início da cópula	Lutas diretas entre machos	Escolha pela fêmea
Depois do início da cópula	Competição espermática	Seleção críptica