10

A Evolução do Comportamento Reprodutivo

Fiquei intrigado a primeira vez que vi um macho de pássaro-caramanchão-acetinado (*Ptilonorhynchus violaceus*), descer para seu caramanchão, que se parecia mais com algo feito por uma criança precoce do que o trabalho habilidoso de um pássaro não muito maior do que um sabiá (Figura 10.1). O macho recém-chegado levava um elástico azul no bico, que ele deixou cair entre as chamativas penas azuis que havia espalhado pelo caramanchão. Apesar de eu não ter ficado para ver a fêmea de pássaro-caramanchão-acetinado visitar o local e inspecionar as penas e o elástico azul, Gerald Borgia conta que quando uma fêmea chega, o macho começa com um preâmbulo de gemidos e chiados, seguido de uma elaborada corte na qual dança diante da entrada do caramanchão enquanto abre e fecha as asas em sincronia, zunindo de excitação. Essa fase pode ser seguida de outra na qual o macho se abaixa e levanta enquanto imita os cantos de diversas outras espécies de aves. (Veja você mesmo em http://www.life.umd.edu/biology/borgialab.) Apesar da aparente elaboração da exibição do macho, a maioria das cortes termina com a abrupta saída de uma fêmea evidentemente não receptiva.[143]

Machos desta abelha nativa *lutam ferozmente pelas fêmeas (uma delas está no meio da bola de machos no painel superior); o vencedor destas lutas poderá acasalar-se (painel inferior). Fotografias de Nico Vereecken.*

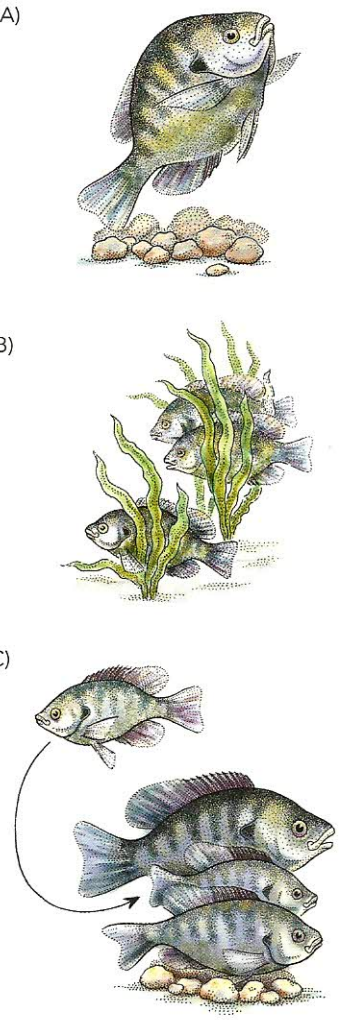


FIGURA 10.27 Três comportamentos de fertilização de ovos coexistem no sargo-de-orelha azul (*Lepomis macrochirus*). (A) Um macho territorialista guarda um ninho que pode atrair fêmeas grávidas. (B) Pequenos machos sorrateiros (*sneaker males*) aguardam uma oportunidade para se introduzir entre um par que está acasalando, liberando seu esperma ao mesmo tempo que o dono do território. (C) Um macho satélite ligeiramente maior com uma coloração de fêmea paira sobre um ninho antes de se introduzir entre um macho territorialista e seu par no momento em que a fêmea desova.

Perceba nesse exemplo que a razão pela qual três fenótipos geneticamente distintos podem coexistir é que em certas frequências todos os três têm a mesma aptidão. Portanto, qualquer alteração na proporção de um tipo na população causa mudanças na aptidão de todos os três tipos. Imagine, por exemplo, que por uma razão ou outra, machos beta tornem-se duas vezes mais frequentes numa população do que eram quando Shuster e Wade fizeram sua coleta. Dessa forma, esses betas extras teriam que ir para algum lugar, incluindo esponjas em que já houvesse um macho beta coresidindo com um alfa e algumas fêmeas. Então, em vez de um beta, haveria agora dois machos beta competindo pela porção padrão do harém que o macho alfa não consegue controlar, o que cortaria a aptidão média do beta pela metade, paralelamente reduzindo também a aptidão média do fenótipo beta como um todo. Em relação ao fenótipo beta, alfas e gamas se sairiam melhor, e seu sucesso reprodutivo relativamente maior levaria a um aumento nas proporções de alfas e gamas na próxima geração. Por fim, a seleção dependente de frequência (*ver* página 231) poderia resultar em uma população na qual os três tipos tivessem em média a mesma aptidão.

Para discussão

10.9 Relembre o caso da população havaiana de um grilo em que machos estridulantes produzem um sinal acústico atrativo às fêmeas – e para moscas parasitas – tanto quanto para machos satélites silenciosos que esperam próximos aos sinalizadores para interceptar fêmeas receptivas.[1651] Produza uma hipótese que incorpore a seleção dependente de frequência para explicar como pode ser possível que ambos os fenótipos persistam em uma população mesmo se as diferenças entre os dois tipos de machos forem hereditárias.

10.10 A Figura 10.27 mostra três táticas diferentes usadas por machos de sargo de orelha azul, *Lepomis macrochirus*, para fecundar óvulos: a defesa territorial do ninho realizada por machos grandes, a opção sorrateira usada por machos pequenos, e a opção de imitador de fêmea.[587] Como você testaria as hipóteses competidoras relativas às três estratégias diferentes e uma estratégia condicional para explicar a existência de táticas reprodutivas alternativas nessa espécie? Para dados experimentais *ver* DeWoody e colaboradores.[391]

Competição de esperma

O macho alfa e o macho beta do isópode da esponja diferem em como eles asseguram parceiras copulatórias. Mas a competição reprodutiva entre eles não precisa parar por aí. Quando as fêmeas acasalam com mais de um macho em pouco tempo, os dois machos podem não dividir os óvulos da fêmea igualmente. No caso do sargo de orelha azul, *Lepomis macrochirus*, por exemplo, machos mais velhos que nidificam no interior das colônias (*ver* página 462) produzem ejaculações com mais espermatozoides, e seus espermatozoides nadam mais rápido, sugerindo que eles geralmente teriam vantagem na fecundação sobre um sargo mediano.[243] Por outro lado, quando um macho sorrateiro de sargo e um macho territorialista liberam seus espermatozoides mais ou menos ao mesmo tempo sobre uma massa de ovos (*ver* Figura 10.27), o macho sorrateiro fecunda uma maior proporção dos óvulos que os machos territorialistas.[497] O que temos aqui é uma evidência da competição entre machos com respeito ao sucesso de fecundação de seu esperma. Essa competição de esperma é um fenômeno muito comum no reino animal, não importa se a fecundação é externa (como no sargo de orelha azul e em muitos outros peixes) ou interna (como em insetos, aves e mamíferos). Se os espermatozoides de alguns machos têm vantagem consistente na corrida para fecundar óvulos, então contar os acasalamentos ou parceiras reprodutivas de um macho não medirá sua aptidão com precisão.[122]

Para discussão

10.11 Mais evidências de que acasalamentos não se revertem necessariamente em aptidão para os machos vêm do estudo de uma rã europeia comum, *Rana temporaria*. Nessa espécie, alguns machos encontram e agarram fêmeas carregadas de óvulos e então liberam seu esperma enquanto a fêmea deposita um pacote de ovos em uma lagoa. Alguns outros machos localizam massas de ovos flutuando logo depois de terem sido depositadas. Enquanto agarram a desova como se ela fosse uma fêmea, esses machos pós-coito liberam esperma sobre os ovos, resultando em uma lagoa com mais de 80% das desovas com paternidade repartida.[1491] Alguns interpretaram esse sistema de acasalamento como uma forma de garantir que a maior quantidade de diversidade genética seja passada adiante para a próxima geração, considerando que a razão sexual é fortemente inclinada para os machos. Proponha outra explicação evolutiva e avalie as duas alternativas.

Guerras de esperma ocorrem entre insetos,[1103, 1330] assim como em isópodes e peixes (e na maioria dos outros grupos de animais), levando à evolução de alguns atributos notáveis. Machos de *Panorpa* sp., por exemplo, evoluíram a capacidade de estimar o número de espermatozoides que uma fêmea já tem estocado em seu corpo, para melhor ajustar o número de espermatozoides que o estimador irá passar para sua companheira previamente acasalada. Quanto mais longo tiver sido o acasalamento com um parceiro prévio (e, portanto, quanto mais esperma ela tiver recebido), mais curta será a duração da cópula do próximo parceiro (ausente durante a cópula inicial).[415]

Machos de *Panorpa* sp. só podem adicionar a quantidade certa do próprio esperma àquele já recebido por uma parceira. Machos de *Calopteryx maculata*, a libélula de asas negras do leste da América do Norte, levam a competição de esperma a um nível diferente: fisicamente removem gametas rivais do corpo de suas parceiras antes de transferir os seus próprios.[1502] Machos dessa espécie defendem territórios com vegetação aquática flutuante, na qual as fêmeas põem seus ovos. Quando uma fêmea vai a um riacho para pôr seus ovos, ela pode visitar os territórios de diversos machos e copular com o dono do território, colocando alguns ovos em cada ponto. O comportamento da fêmea cria a competição entre seus parceiros para fecundar seus óvulos,[1103] e a pressão da seleção sexual resultante sobre os machos os dotou de um pênis extraordinário.

Para entender como o pênis da libélula funciona, precisamos descrever a maneira estranha como as libélulas copulam. Primeiro, o macho pega a fêmea e agarra-se à frente de seu tórax com clásperes especializados na ponta do abdome. Uma fêmea receptiva então gira o abdome sob o corpo do macho e posiciona a genitália sobre o aparelho transferidor de esperma do macho, que ocupa um lugar na superfície ventral do abdome, próximo ao tórax (Figura 10.28). A libélula macho então bombeia o abdome para cima e para baixo ritmadamente, e durante esse tempo seu pênis espinhoso funciona como uma escova (Figura 10.29), capturando e retirando qualquer espermatozoide armazenado no órgão de estocagem de esperma da fêmea. Jon Waage descobriu que um macho de *C. maculata* em cópula remove entre 90 e 100% de quaisquer espermatozoides con-

FIGURA 10.28 **A cópula na libélula de asas negras, *Calopteryx maculata*,** permite ao macho remover o esperma de um rival antes de transferir seu próprio. O macho (à direita) agarrou a fêmea com a ponta do abome; a fêmea dobra seu abdome para a frente para fazer contato com o pênis removedor do esperma alheio e transferidor do próprio esperma de seu parceiro. Fotografia do autor.

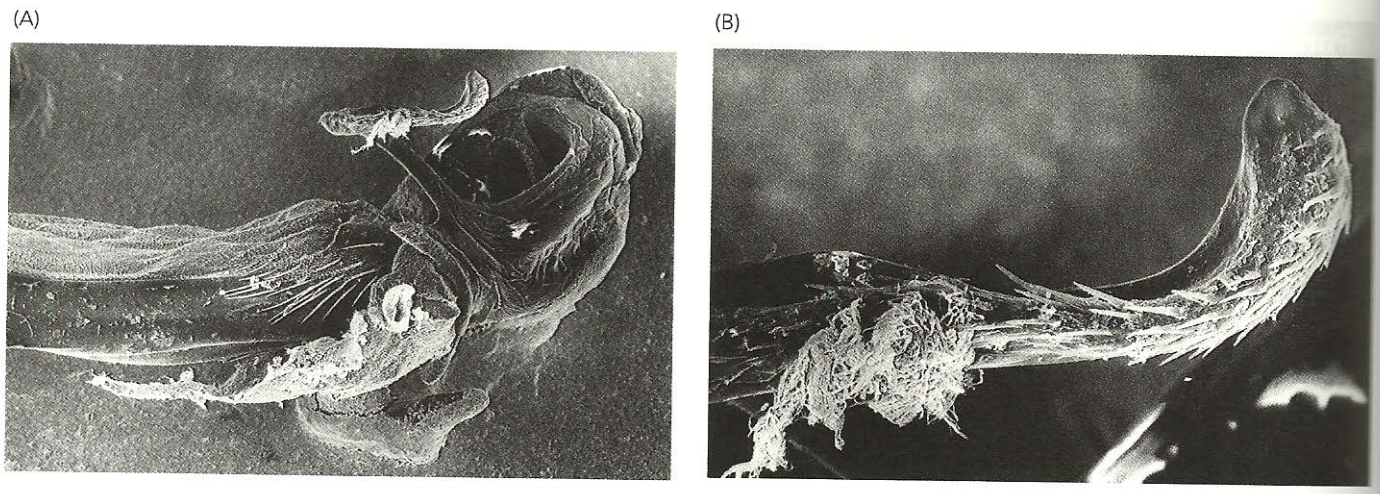


FIGURA 10.29 A competição de esperma moldou a forma do pênis da libélula de asas negras. (A) O pênis tem pontas nas laterais e espinhos que permitem limpar o órgão armazenador de esperma da fêmea antes de passar seu próprio esperma para ela. (B) Um *close* de uma ponta lateral revela espermatozoides rivais capturados em suas cerdas espinhosas. Fotomicrografias de Jon Waage, para Waage.[1502]

correntes antes de liberar os próprios gametas, os quais ele antes transferiu dos testículos na ponta do abdome para uma câmara de estocagem próxima ao pênis. Após esvaziar o órgão de estocagem de esperma da fêmea, ele deixa o próprio esperma sair da estocagem para dentro do trato reprodutivo da fêmea, onde permanece diponível para quando ela fecundar seus óvulos – a menos que ela acasale com outro macho antes de ovipositar; nesse caso, o esperma será extraído outra vez.[1502]

Se a libélula de asas negras fosse nossa guia, poderíamos concluir que a competição de esperma é basicamente algo que os machos fazem uns entre os outros. Na realidade, as fêmeas frequentemente têm um importante papel ao decidir de qual dos seus parceiros será o esperma que vencerá o concurso pela fecundação de seus óvulos.[1151, 1330] Mesmo a fêmea da libélula de asas negras poderia optar pela remoção de algum esperma simplesmente acasalando-se com um segundo macho após copular com um indivíduo que ela não aprovasse. Em outros casos, as fêmeas não dependem dos machos para remover os espermatozoides, pois podem elas mesmas expelir o esperma (Figura 10.30).[353]

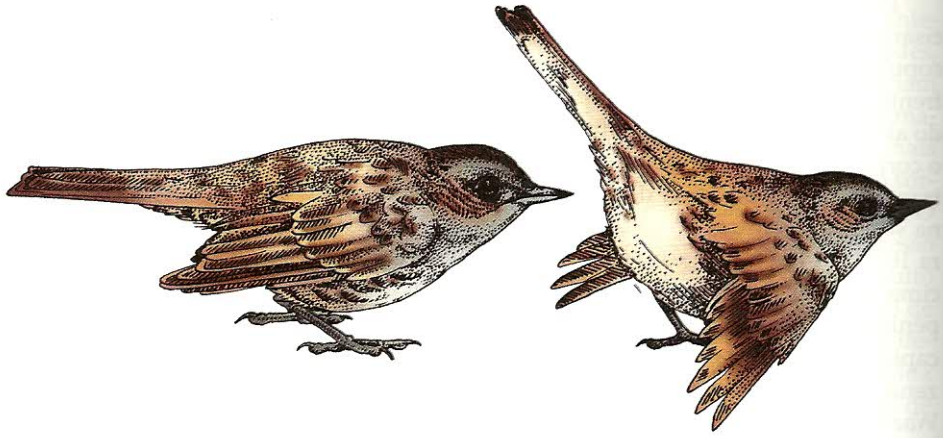


FIGURA 10.30 A competição de esperma no ferreirinha-comum, *Prunella modularis*, pássaro europeu, requer a cooperação da fêmea. Um macho bica a cloaca de sua parceira após encontrar outro macho próximo a ela; em resposta, ela expele uma gota de ejaculado contendo espermatozoides recém recebidos do outro macho. Adaptada de Davies.[353]

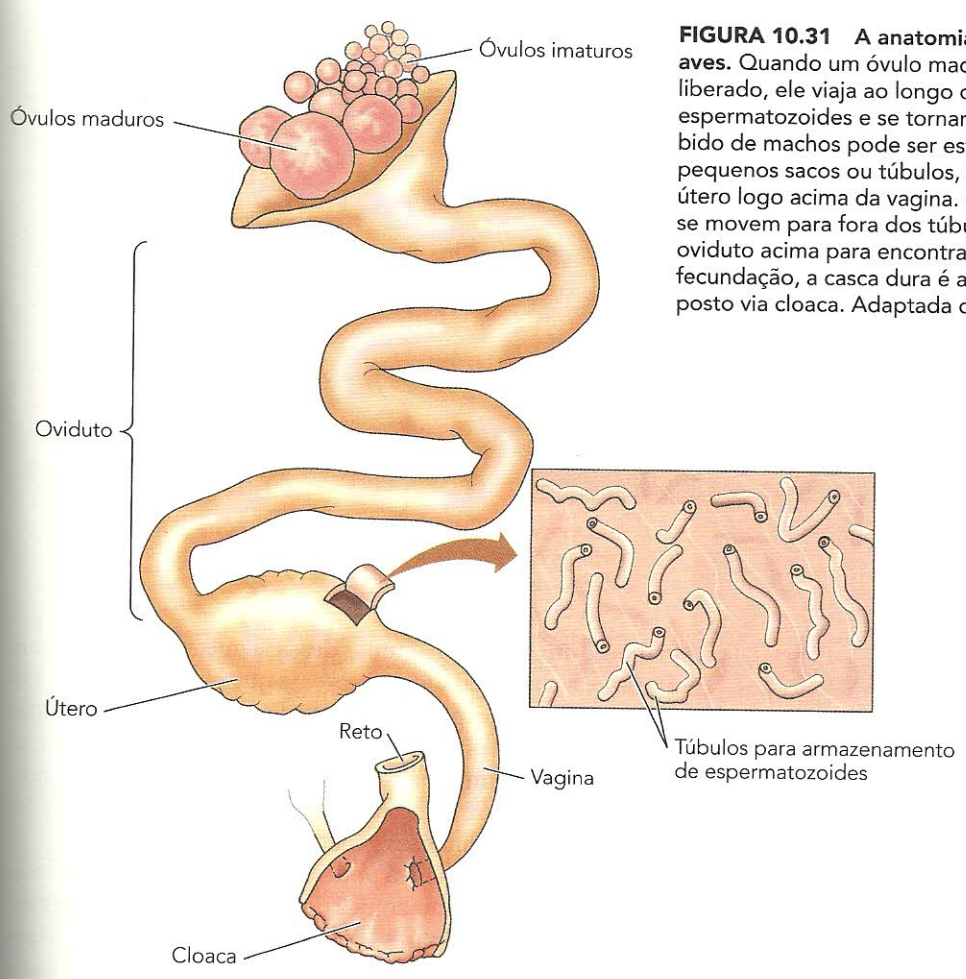


FIGURA 10.31 A anatomia reprodutiva da fecundação nas aves. Quando um óvulo maduro produzido em um ovário é liberado, ele viaja ao longo do oviduto, onde pode encontrar espermatozoides e se tornar fecundado. Esperma viável recebido de machos pode ser estocado por longos períodos em pequenos sacos ou túbulos, especialmente na parede interna do útero logo acima da vagina. Os espermatozoides gradualmente se movem para fora dos túbulos ao longo do tempo e migram oviduto acima para encontrar óvulos recém-liberados. Após a fecundação, a casca dura é adicionada no útero antes do ovo ser posto via cloaca. Adaptada de Bakst[63] e Birkhead e Møller.[121]

Para discussão

10.12 A fêmea da gaivota tridáctila, *Rissa tridactyla*, pode expelir o esperma recebido de um parceiro.[1505] Se você ficasse sabendo que essa ave é monogâmica, você rejeitaria a hipótese de que a expulsão de esperma nessa espécie evoluiu por seleção sexual? Por quê? Nessa espécie, pares monogâmicos começam a acasalar bem antes de desovar. Se a expulsão do esperma estiver relacionada à inabilidade de manter os espermatozoides vivos por longos períodos dentro do trato reprodutivo da fêmea, quando as fêmeas deveriam expelir o esperma de seus parceiros?

Apesar de ser tendência pensar nas aves como monogâmicas, esse não é necessariamente o caso, como veremos no próximo capítulo. Muitas aves formam pares e acasalam com um parceiro social, mas também podem se envolver em cópulas extraconjugais ou extrapar com outros indivíduos. O esperma fica estocado em fêmeas de aves após a cópula, tornando-se menos viável com o tempo (Figura 10.31). O esperma recebido mais recentemente de um macho extra é, portanto, mais provável de fecundar um óvulo do que o esperma estocado e mais velho que o parceiro social lhe deu previamente. Por essa razão, fêmeas do papa-mosca-de-colar, *Ficedula albicollis*, outro pássaro europeu, apesar de não poderem fisicamente remover os gametas indesejados de um macho a exemplo de outras aves, podem favorecer as chances de fecundação ao copular, de forma a dar aos espermatozoides de um macho a vantagem numérica sobre o de outros. Para evitar que as fêmeas de papa-mosca recebessem esperma de seus parceiros sociais, pesquisadores grudaram anéis anti-inseminação ao redor da cloaca dos machos, o que não os impedia de acasalar com as fêmeas, mas impedia o

Papa-mosca-de-colar

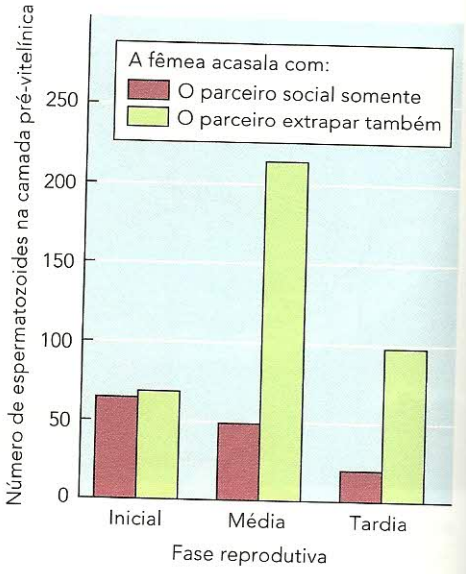


FIGURA 10.32 A papa-mosca-de-colar, *Ficedula albicollis*, fêmea pode privilegiar a fecundação dos óvulos por um parceiro extrapar. Quando fêmeas são experimentalmente impedidas de receber esperma de seus parceiros sociais, algumas não copulam com outros, e o número de espermatozoides disponíveis para fecundar óvulos decresce com o tempo. Mas algumas outras fêmeas têm uma cópula extrapar no meio ou fim do período de acasalamento, e esses indivíduos continuam a pôr ovos que têm acesso a espermatozoides extras oriundos de um macho extrapar. Adaptada de Michl e colaboradores.[980]

esperma de entrar no trato reprodutivo delas. Algumas dessas fêmeas não acasalaram com outros machos depois disso, e a quantidade de esperma que elas mantinham em estoque gradualmente caiu, reduzindo os espermatozoides disponíveis para fecundar seus óvulos (Figura 10.32).[980] Mas algumas fêmeas pareadas com machos incapazes de inseminá-las posteriormente copularam uma ou duas vezes com outros machos, reabastecendo seu estoque de esperma, que na ocasião propícia era utilizado para fecundar seus óvulos, como foi revelado por análises genéticas.

Sob condições naturais, um papa-mosca fêmea poderia usar seu controle sobre as cópulas para manipular o número de espermatozoides de diferentes machos presentes em seu trato reprodutivo. Uma fêmea que parasse de copular com seu parceiro social por alguns dias e então acasalasse com um vizinho atraente teria cinco vezes mais esperma de sua cópula extrapar para a fecundação dos óvulos do que reteve de acasalamentos prévios com seu parceiro social. Esse desequilíbrio daria ao parceiro extrapar uma grande vantagem na fecundação. De fato, fêmeas do papa-mosca-de-colar pareadas com machos com uma pequena mancha branca na testa frequentemente garantem espermatozoides perto do momento de oviposição ao dar uma escapada para um encontro com um macho próximo que apresente uma mancha branca maior. Portanto, fêmeas dessa espécie parecem desempenhar um importante papel em determinar quais espermatozoides fecundarão seus óvulos,[980] conclusão que pode se aplicar à maioria das espécies,[425] embora nem todos concordem.[48]

Guarda de parceiro

Os machos têm que competir por chances de fecundar óvulos em um cenário desenhado para dar às fêmeas controle parcial ou completo sobre o resultado. Contudo, os machos podem dar aos seus espermatozoides uma vantagem sobre os dos rivais. Uma forma de fazê-lo seria aumentar o número de espermatozoides ejaculados dentro de uma fêmea que já tenha acasalado com outro macho, à maneira de certos besouros escarabídeos sem chifre e dos sargos-de-orelha-azul sorrateiros. Machos de roedores-da-campina também podem incrementar o número de espermatozoides em uma ejaculação em mais de 50% quando copulando com uma fêmea em um lugar onde os odores de outro macho estejam presentes.[380]

Apesar dos ajustes nos espermatozoides doados a uma parceira poderem às vezes ajudar machos a aumentar as chances de que a fêmea vá usar seus gametas para fecundar seus óvulos, ao montar guarda junto a uma parceira, o macho às vezes pode evitar que a parceira acasale novamente, protegendo o esperma da competição com aqueles de outros machos num páreo pela fecundação. A guarda de parceiros após

(B)

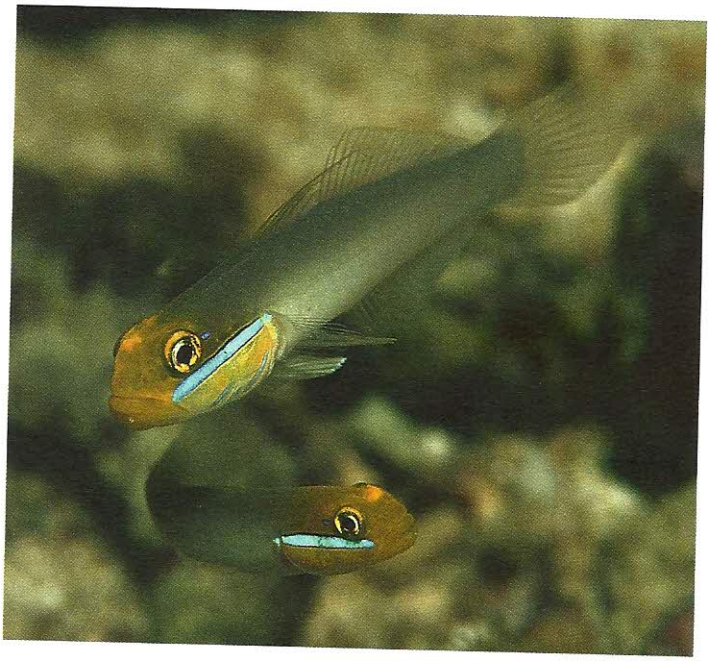


FIGURA 10.33 A guarda de parceiros ocorre em muitos animais. (A) Um macho vermelho de libélula agarra sua parceira na posição de tandem de forma que ela não possa acasalar com outro parceiro. (B) O macho do caboz-de-faixa-azul, *Valenciennea strigata*, peixe recifal da Indonésia, acompanha de perto sua parceira para onde quer que ela vá. A, fotografia do autor.

a inseminação, fenômeno comum, é ativada de diversas formas. Em alguns casos, os machos mantêm suas parceiras ocupadas após terminado o acasalamento,[20] ou machos que tenham acasalado induzem novos pretendentes a se afastar da fêmea,[463] enquanto que ainda em outros, os machos podem vedar a genitália da parceira com várias secreções.[309, 1158] Uma última forma espetacular de guarda de parceiro é praticada por machos de uma aranha de teia orbicular, que morre minutos após inserir ambos os pedipalpos (o apêndice transferidor de esperma) dentro da abertura genital pareada da fêmea. A ponta dos pedipalpos inflam após a inserção, promovendo a inseminação enquanto também bloqueia a entrada para o aparato receptor de esperma da fêmea. Após sua morte, o macho e seu pedipalpo inserido constituem um "plugue de acasalamento de corpo inteiro" que outros machos não conseguem remover facilmente.[472]

Embora existam muitas formas de guarda de parceiro, a maioria é menos extrema do que sacrificar a vida para servir de cinto de castidade. De fato, a tática, de longe mais comum, é simplesmente ficar com a parceira de forma a espantar qualquer outro macho, caso eles se atrevam a chegar perto (Figura 10.33).[35] Portanto, por exemplo, machos do pássaro petinha-dos-prados, *Anthus pratensis*, que escutam uma gravação de um macho invasor dentro de seu território no começo da estação reprodutiva, são especialmente propensos a atacar um modelo artificial de um petinha macho se sua parceira estiver presente (Figura 10.34) e, portanto, potencialmente em risco de interagir sexualmente com o "novo" macho.[1126]

A técnica de *playback* também foi usada para examinar o valor adaptativo da guarda de parceiros por babuínos da savana. Como mencionado anteriormente, machos dominantes frequentemente permanecem muito próximos a uma fêmea em estro com quem eles copulam de vez em quando. A tática parece ter valor porque fêmeas receptivas deixadas desacompanhadas rapidamente atraem a atenção de outros machos. Catherine Crockford e seus co-

Petinha-dos-prados

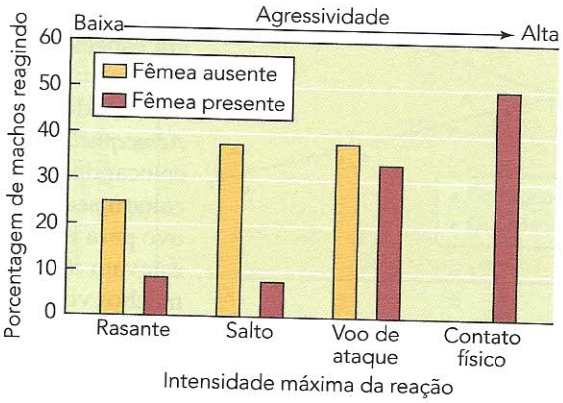


FIGURA 10.34 Evidência da guarda de parceiro. As reações ao invasor por um macho territorialista de petinha-dos-prados, *Anthus pratensis*, tornam-se muito mais agressivas se a parceira do macho estiver presente. Adaptada de Petrusková e colaboradores.[1126]

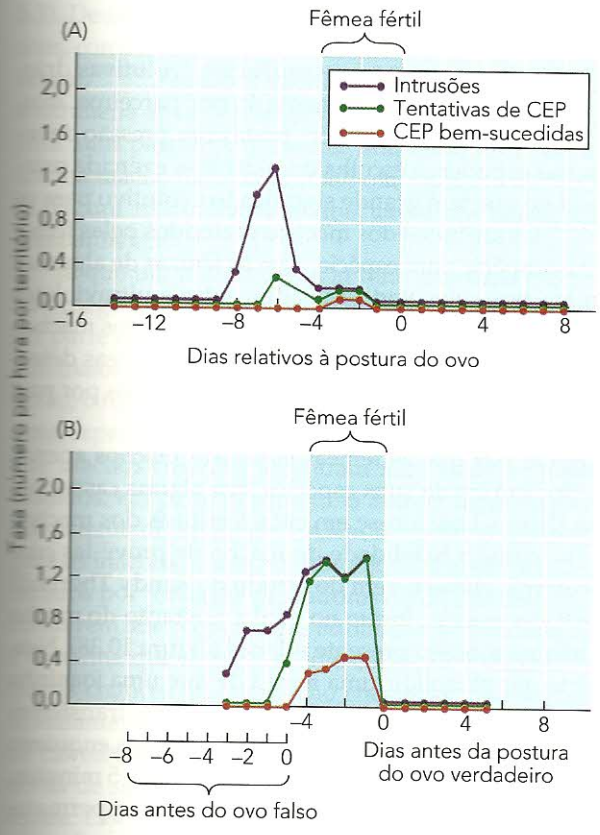
legas demonstraram esse ponto com um experimento de *playback*. Quando machos "solteiros" escutaram a gravação do chamado de cópula de uma fêmea cerca de 25 m para um dos lados e o grunhido de seu consorte cerca de 25 m para o outro lado, eles perceberam e com frequência aproximaram-se do alto-falante escondido que havia tocado o chamado da fêmea. Eles evidentemente reconheceram ambos os indivíduos pelo seu chamado e deduziram que o macho não estava mais guardando sua parceira recente, permitindo assim que outro macho cobrisse essa fêmea. Sendo assim, eles também teriam uma chance de fazer o mesmo na ausência de um macho dominante em guarda.[322] A habilidade dos babuínos machos de monitorar a vida sexual de suas companheiras significa que machos dominantes precisam guardar suas parceiras férteis de perto e constantemente.

Mas permanecer com uma parceira de forma a perseguir outros candidatos seria realmente adaptativo para machos que guardam parceiras? Qualquer benefício desse comportamento, como a fecundação de mais óvulos de uma fêmea, acarreta custos como a perda de oportunidades de buscar outras parceiras. Se isso for verdade, podemos prever que machos de espécies nas quais a razão sexual operacional varia adaptarão sua guarda de parceiro de forma adequada. Quando a razão sexual de populações do besouro carniceiro, *Necrophila americana*, foi experimentalmente manipulada em laboratório, o tempo gasto pelos machos junto à parceira cresceu em razões sexuais deslocadas para os machos e decresceu quando a razão sexual era deslocada para as fêmeas.[782]

Os estudos sobre besouros carniceiros demonstram que a guarda de parceiros pode reduzir as oportunidades de acasalar-se com outras fêmeas. Janis Dickinson mediu esse custo em oportunidades em outro besouro, o crisomelídeo azul, *Chrysochus cobaltinus*, no qual os machos normalmente permanecem montados nas costas das fêmeas por algum tempo após a cópula. Quando Dickinson separou os pares, cerca de 25% dos machos separados encontraram novas parceiras em até 30 minutos; portanto, permanecer montado na fêmea após inseminá-la acarreta um custo considerável para o macho em guarda, já que ele tem boas chances de encontrar uma nova parceira em outro lugar se abandonar a antiga. Por outro lado, quase 50% das fêmeas cujos parceiros em guarda foram apartados de suas costas adquiriram um novo parceiro dentro de 30 minutos. Já que machos montados não são facilmente separados de suas fêmeas por machos rivais, machos montados reduzem a possibilidade de que suas parceiras acasalem novamente, dando a seus espermatozoides uma chance maior de fecundar seus óvulos. Dickinson calculou que se o último macho a copular com uma fêmea fecundasse 40% dos óvulos dessa fêmea, ele ganharia aptidão desistindo de buscar novas parceiras de forma a guardar sua atual.[400]

Em geral, o benefício de guardar um parceiro cresce com a probabilidade da fêmea não guardada acasalar novamente e usar o esperma de parceiros posteriores para fecundar seus óvulos. Mas o que você imaginaria que fêmeas não guardadas fariam em espécies nas quais todas as fêmeas fossem guardadas? A técnica de Dickinson envolveu a simples remoção de um macho de cima de uma fêmea. Jan Komdeur e colaboradores atingiram o mesmo efeito em seu estudo sobre felosas-das-seychelles, *Acrocephalus sechellensis*, ao enganar machos a terminar sua guarda prematuramente colocando um ovo de felosa falso no ninho alguns dias antes que a parceira deveria colocar seu único ovo. Como resultado, felosas machos usaram a pista da presença do ovo para interromper a guarda de parceiro no momento em que suas parceiras ainda estavam férteis. Rapidamente, muitas dessas fêmeas não guardadas copularam com machos vizinhos (Figura 10.35)[794] e usaram esses espermatozoides para fecundar seus óvulos. De fato, a probabilidade de um filhote ser produzido por um pai que não é o parceiro social da fêmea cresceu de acordo com o número de dias que seu "parceiro" negligenciou guardá-la durante o período fértil.[796] A guarda de parceiro oferece aptidão clara às felosas-das-seychelles machos.

Como o custo da guarda de parceiros é alto, também podemos prever que machos ajustarão seu investimento na guarda de parceiros em relação ao risco de criar filhotes alheios, que deve ser afetado por quantos machos vivem nas proximidades



Felosa-das-seychelles

FIGURA 10.35 Guarda de parceiro adaptativa em felosas-das-seychelles. Os gráficos mostram a taxa de intrusões e cópulas extrapar (CEP) por machos diferentes dos parceiros sociais da fêmea em relação ao período fértil da fêmea (área escura). (A) Pares controle, nos quais o parceiro da fêmea esteve presente durante todo o período fértil. (B) Pares nos quais o parceiro da fêmea foi experimentalmente induzido a deixar sua parceira desprotegida pela introdução de um ovo falso no ninho. Fotografia de Cas Eikenaar; A e B, adaptada de Komdeur e colaboradores.[794]

de uma fêmea e seu parceiro. Nas felosas-das-seychelles, pares reprodutivos podem ser cercados por até seis vizinhos. Como previsto, quanto mais vizinhos, mais tempo o macho passa guardando sua parceira fértil e menos tempo ele investe em forragear (Figura 10.36).[795] De forma similar, machos de tordos sargentos, *Agelaius phoeniceus*, (Icteridae), são mais vigilantes e agressivos em relação aos vizinhos sexualmente mais atraentes e, portanto, constituem ameaça maior à paternidade do macho em guarda, do que em relação a vizinhos menos atraentes para suas parceiras.[1068]

Para discussão

10.13 A guarda de parceiros deveria ser comum em espécies nas quais as fêmeas mantêm-se receptivas após acasalar e tendem a usar o esperma de seu último parceiro reprodutivo, ao fecundar seus óvulos. Mas há espécies, incluindo alguns aracnídeos da família Thomisidae, nas quais os machos permanecem com fêmeas imaturas e não receptivas por longos períodos e lutam com outros machos que se aproximem dessas fêmeas.[405] Como o comportamento de guarda pode ser adaptativo nesses casos? Produza uma hipótese baseada em seleção sexual e suas previsões associadas.

10.14 Quando machos do pisco-de-peito-azul, *Luscinia svecica*, (*ver* Figura 4.34) têm as gargantas azuis experimentalmente pintadas de preto, eles tornam-se menos atraentes para as fêmeas. Esboce os custos e benefícios desses machos em guardar suas parceiras, uma vez que tenham garantido uma, e custos e benefícios de tentar conseguir cópulas extrapar com outras fêmeas ao visitar os territórios de outros pares. Use a teoria da estratégia condicional (*ver* página 231) para prever as táticas dos machos do grupo experimental e controle. Discuta o significado da descoberta de que machos com gargantas pintadas de preto foram pais de menos filhotes de suas parceiras sociais na média do que machos-controle inalterados.

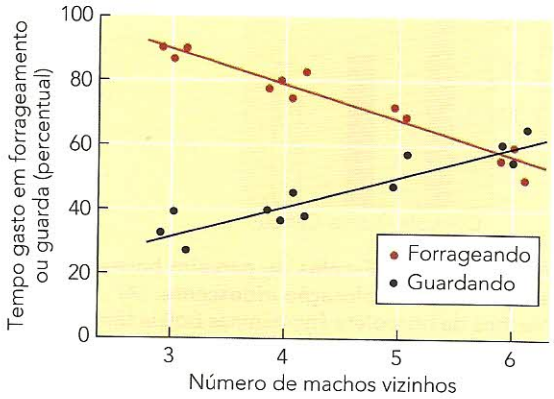
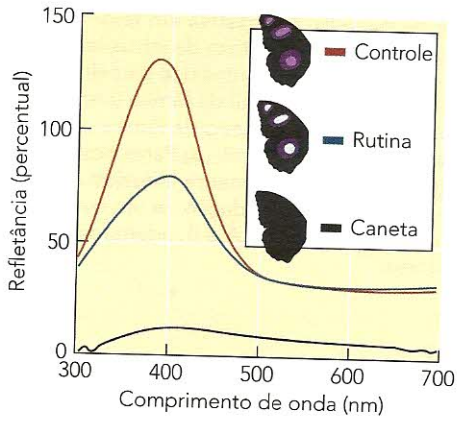


FIGURA 10.36 Machos de felosas-das-seychelles, *Acrocephalus sechellensis*, ajustam sua guarda de parceiro em relação ao risco de perder a paternidade para rivais. Quanto mais vizinhos machos próximos de um par reprodutivo, mais tempo as felosas macho passam com suas parceiras. Adaptada de Komdeur.[795]

(A)

(B)



(C)

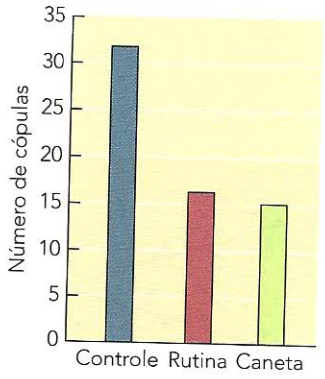


FIGURA 10.37 Escolha do parceiro baseada em padrões de coloração iridescente. (A) Machos da borboleta *Hypolimnas bolina* têm grandes manchas azuis iridescentes na superfície superior das asas. (B) Se a iridescência for completamente eliminada com tinta de caneta preta ou mesmo parcialmente pela aplicação do composto rutina, (C) as fêmeas ficam muito menos propensas a aceitar os machos alterados (barras vermelhas e verdes) em relação aos controles que retiveram seu ornamento colorido (barras azuis). A, fotografia de Darrell Kemp; B e C, adaptada de Kemp.[757]

Seleção sexual e escolha de parceiro

A guarda de parceiros é uma das diversas consequências evolutivas drásticas da seleção sexual surgidas a partir da competição por parceiros, mas, como percebemos, a seleção de parceiros também pode criar pressão de seleção sexual. Na maioria das espécies, a escolha do parceiro é exercida principalmente pelas fêmeas, fato que tem grande significado evolutivo para os machos (Tabela 10.2).[1503, 1641] Os atributos dos machos preferidos pelas fêmeas variam enormemente de espécie para espécie, com as fêmeas de algumas borboletas descartando machos cujos padrões iridescentes e ultravioletas são até mesmo ligeiramente mais pálidos do que aqueles de outros machos (Figura 10.37),[757, 758] enquanto mandarins (*Taeniopygia guttata*) fêmeas detectam e agem em resposta à mais sutil diferença nos cantos emitidos por parceiros potenciais.[1619]

Pode ser difícil imaginar por que as fêmeas escolhem machos apenas ligeiramente diferentes dos outros de suas espécies. Em alguns casos, porém, as preferências das fêmeas baseiam-se em características dos machos de utilidade prática óbvia, como a habilidade do macho de provê-las com uma boa refeição. Um exemplo clássico vem do estudo de Randy Thornhill sobre o bitacídeo, *Hylobittacus apicalis*, inseto no qual a aceitação do macho pela fêmea depende da natureza de seu presente nupcial (Figura 10.38). Nessa espécie, o macho que tentar persuadir uma fêmea de que uma joaninha impalatável é um bom presente não terá sorte. Até machos que transferem uma presa comestível para suas parceiras poderão copular apenas enquanto durar a refeição. Se o presente nupcial for devorado em menos de 5 minutos, a fêmea irá se separar de seu parceiro sem ter aceitado um único espermatozoide dele. Quando, porém, o presente nupcial for grande o suficiente para manter a fêmea em cópula alimentando-se por 20 minutos, ela partirá com a totalidade do esperma do macho que a presenteou (Figura 10.39).[1433] Machos de muitos outros animais oferecem alimentos de presente antes ou durante a cópula,[1482] incluindo esperanças e grilos machos, que dão a suas parceiras espermatóforos comestíveis (*ver* Figura 10.11).

Alguns pesquisadores sugeriram que uma classe especial de doadores de presentes nupciais deveria ser reconhecida: os machos de louva-a-deus e de aranhas que terminam sendo comidos por suas parceiras (*ver* Figura

Tabela 10.2 *Formas pelas quais machos e fêmeas tentam controlar decisões reprodutivas*

A. Decisões reprodutivas essenciais controladas principalmente pelas fêmeas
- Investimento no óvulo: que materiais, e quanto deles, colocar em cada óvulo
- Escolha do parceiro: que macho ou machos terão o direito de doar espermatozoides
- Fecundação do óvulo: que espermatozoide usar para fecundar cada óvulo
- Investimento na prole: quanta manutenção e cuidado vai para cada embrião e filhote

B. Formas pelas quais os machos influenciam as decisões reprodutivas das fêmeas
- Recursos transferidos para as fêmeas: podem influenciar o investimento nos ovos, a escolha do parceiro ou as escolhas na fecundação dos óvulos pela fêmea
- Cortes elaboradas: podem influenciar a escolha do parceiro ou decisão sobre a fecundação dos óvulos
- Coerção sexual: pode superar as preferências das fêmeas por outros machos
- Infanticídio: pode superar as decisões das fêmeas sobre o investimento na prole

Fonte: Modificado de Waage.[1503]

5.3). De fato, poderia ser adaptativo para um macho, sob certas circunstâncias especiais, completar a cópula dramaticamente tornando-se refeição para a recente parceira sexual.[218, 1167] Portanto, depois de uma longa e delicada corte,[1391] os machos da aranha australiana aparentada da viúva negra, *Latrodectus hasselti*, comumente tornam fácil para suas parceiras comê-los. Enquanto transfere espermatozoides para a fêmea, a aranha macho dá uma cambalhota, atirando o corpo dentro das quelíceras da parceira (Figura 10.40). Cerca de dois terços das vezes, a fêmea aceita o convite e devora o companheiro.[37]

Já que um macho dessa aranha não pesa mais do que 2% do peso da fêmea, ele não chega a ser exatamente uma refeição para sua parceira. No entanto, a fome pode ser parte da base proximal para o canibalismo, já que aranhas privadas de alimento tem maior chance de se alimentar dos machos.[38] Uma vez comidos, qualquer que seja a razão, o macho morto de fato obtém benefícios substanciais dessa que poderia parecer uma experiência genuinamente redutora de aptidão. Maydianne Andrade mostrou que machos comidos fecundam mais óvulos de suas parceiras do que machos não comidos, em parte porque uma aranha fêmea canibal tem menos chance de acasalar novamente de imediato.[37] Além do mais, o custo de ser canibalizado é muito baixo para os machos. Machos adultos jovens em busca de parceira são frequentemente capturados por formigas predadoras ou outros caçadores de aranhas muito antes de encontrarem teias com fêmeas adultas. A intensidade da predação sobre machos errantes é tamanha que menos de 20% consegue localizar uma primeira parceira, sugerindo que as chances de um macho encontrar uma segunda parceira caso sobrevivesse ao acasalamento inicial são extremamente baixas.[39] Além do mais, quando um macho de *Latrodectus hasselti* termina de transferir seus espermatozoides, ele pode quebrar a ponta de seu apêndice transferidor de esperma na abertura receptora de esperma da fêmea. Esse caso de automutilação provavelmente ajuda a reduzir a chance de que outro macho possa acasalar-se com a fêmea tampada. O macho mutilado, por outro lado, perdeu um ou os dois pedipalpos copulatórios e, portanto, tem pouca ou nenhuma fecundidade residual. Sob essas condições, machos precisam de pouquíssimo benefício do suicídio sexual de forma a tornar essa característica uma opção adaptativa.

Essa alegação pode ser testada ao prever que machos farão o derradeiro sacrifício em outras aranhas não aparentadas nas quais o pedipalpo do macho se quebra ou se altera durante a primeira (e geralmente única) cópula do macho. Jeremy Miller descobriu que machos são cúmplices de seu canibalismo ou morrem de "causas naturais" logo após acasalar-se em cinco ou seis linhagens de aranhas. Em todas menos em uma dessas, o pedipalpo genital do macho se quebra ou deixa de ser funcional no decorrer da cópula inicial;[985] o apoio à hipótese do suicídio sexual ocorre quando os custos para o macho em termos de perdas de oportunidades de acasalamentos futuros são essencialmente nulos.

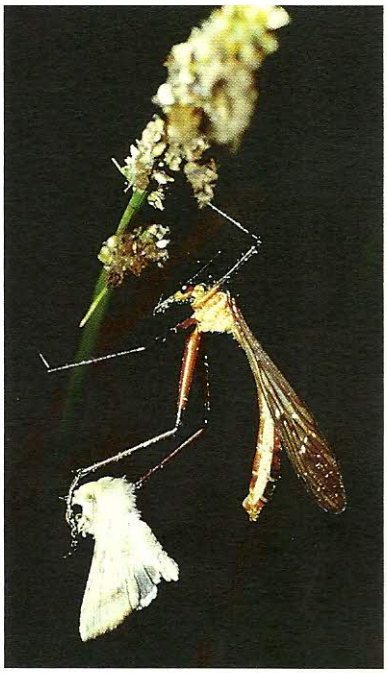


FIGURA 10.38 Um presente nupcial potencial. Um macho bitacídeo, da espécie *Hylobittacus apicalis*, capturou uma mariposa, um benefício material para oferecer a sua parceira de cópula. Ele demonstra a disponibilidade de seu presente liberando um feromônio das glândulas abdominais. Fotografia do autor.

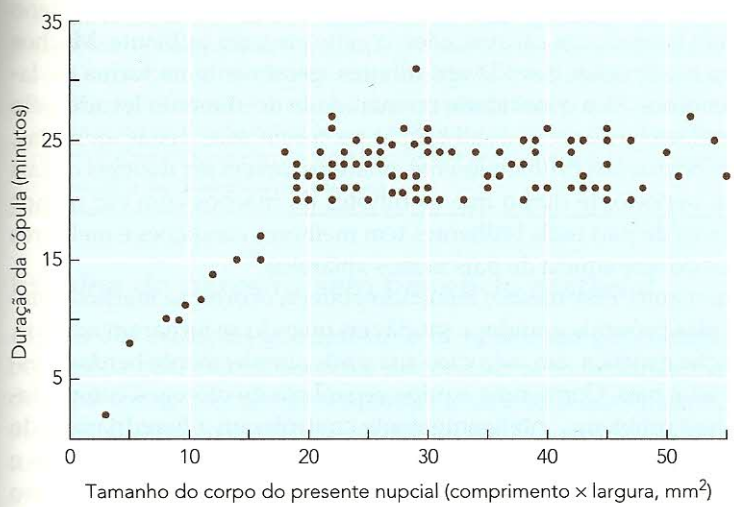


FIGURA 10.39 Transferência do esperma e tamanho do presente nupcial. No inseto mecóptero *Hylobittacus apicalis*, quanto maior o presente nupcial, mais longo o acasalamento, e mais esperma o macho é capaz de passar para a fêmea. Adaptada de Thornhill.[1433]

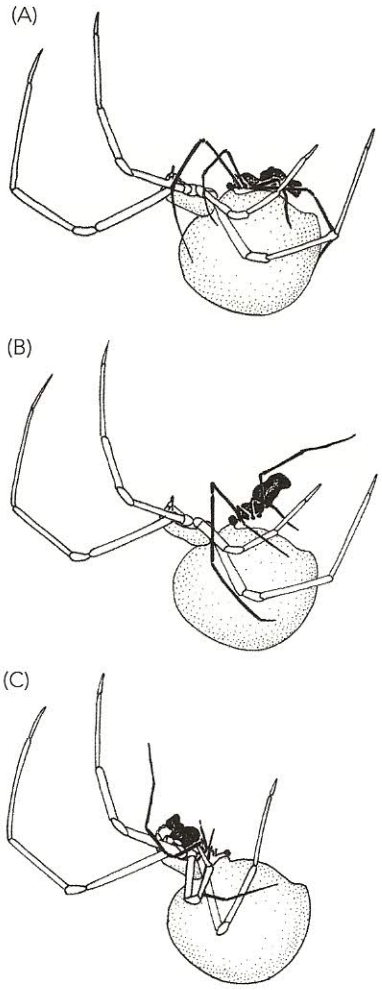


FIGURA 10.40 Suicídio sexual na aranha australiana *Latrodectus hasselti*. (A) O macho primeiro se alinha virado para a frente na superfície ventral do abdome da fêmea enquanto insere seu órgão transferidor de espermatozoides no trato reprodutivo dela. (B) Então ele ergue seu corpo e (C) rola para dentro das mandíbulas da parceira. Ela pode aceitar consumi-lo enquanto a transferência de esperma acontece. Adaptada de Forster.[478]

Embora *Latrodectus hasselti* e algumas outras aranhas se ofereçam como presente nupcial, machos de outras espécies podem cuidar da prole da fêmea, e, nessas espécies, esperaríamos que as fêmeas exercessem seleção sexual em favor dos machos que oferecessem mais cuidado parental que a média. Aceitando-se essa expectativa, fêmeas do esgana-gato marinho, *Spinachia spinachia*, pequeno peixe com machos guardadores de ninhos, associam-se mais com machos cortejantes que movimentam o corpo com relativa frequência. Machos que podem se comportar dessa maneira também realizam mais ventilação do ninho depois que a corte terminou e os ovos foram depositados (*ver* Figura 12.3). A ventilação do ninho faz fluir água com mais oxigênio pelos ovos, o que aumenta as trocas gasosas e, finalmente, a taxa de eclosão.[1081]

A fêmea do esgana-gato marinho que avalia a exibição de corte de um macho o vê se comportar de maneiras ligadas à sua capacidade parental. Machos de uma espécie aparentada, o esgana-gato *Gasterosteus aculeatus*, também parecem exibir a suas fêmeas pistas de sua dedicação parental na forma de uma barriga colorida. Via de regra, machos com a barriga mais vermelha são mais atraentes para potenciais parceiras.[1243] O pigmento avermelhado que colore o ornamento na pele do macho vem do carotenoide que ele consome. Machos com dietas ricas em carotenoides são capazes de ventilar seus ovos por períodos mais longos sob condições de pouco oxigênio do que machos que receberam dieta pobre em carotenoides.[1141] Em outras palavras, a aparência do esgana-gato macho pode anunciar sua habilidade em suprir oxigênio para os ovos que ele criará.

Será que o carotenoide presente na plumagem de uma ave macho também poderia servir de indicador da sua capacidade para o comportamento paternal? Talvez, já que a fêmea de muitas espécies de animais são especialmente atentas às tonalidades de vermelho e amarelo da coloração dos machos,[578,966] que podem revelar algo sobre a saúde de um macho se, conforme discutido, a qualidade do sistema imunológico de um indivíduo for incrementada por uma dieta rica em carotenoides.

Se for assim, então experimentos nos quais mandarins (*Taeniopygia guttata*) foram supridos com carotenoides extras deveriam ter produzido duas classes de machos: machos com sistemas imunológicos melhorados e bicos mais brilhantes (que normalmente variam do laranja avermelhado brilhante ao laranja pálido) e machos com sistemas imunológicos inferiores e bicos mais pálidos. Quando o experimento foi feito, os machos suplementados com carotenoides tinham mais carotenoides no sangue, bicos mais brilhantes e respostas imunológicas mais fortes.[967] Além do mais, mandarins fêmeas achavam machos com carotenoides acrescidos experimentalmente mais atraentes do que aqueles que mantiveram dieta normal.[133] Na natureza, fêmeas de mandarim que conquistam um parceiro mais brilhante podem se beneficiar por ter um parceiro saudável capaz de oferecer cuidados superiores para seus descendentes.

Algo similar pode acontecer no chapim-azul *Cyanistes caeruleus*, outro pequeno pássaro com ornamento baseado em carotenoides: o peito amarelo brilhante. Machos desse chapim coletam e entregam comida aos filhotes, geralmente na forma de lagartas ricas em carotenoides. Se a quantidade ou qualidade de alimento levado pelo macho estiverem correlacionadas com quão brilhantes forem suas penas amarelas, então os descendentes de machos brilhantemente amarelos devem ser maiores e mais saudáveis no final do período de ninho que os filhotes de machos com cor menos brilhante. De fato, a prole de pais mais brilhantes tem melhores condições e melhores sistemas imunológicos do que aquela de pais menos amarelos.[653]

Mas espere um momento. Esse mesmo resultado poderia ocorrer se machos amarelo brilhante fossem eles próprios grandes e saudáveis quando se tornaram adultos, graças a sua constituição genética, em cujo caso sua prole simplesmente herdaria essas características de seus pais. Como uma equipe espanhola de ecólogos comportamentais reconheceu esse problema, inteligentemente controlaram a hereditariedade utilizando um experimento de adoção cruzada. Eles pegaram posturas completas e as trocaram de ninhos, numerando a prole de um par de pais para o ninho de outro

par. Os pais adotivos tiveram disposição para criar esses desconhecidos genéticos, e, quando os filhotes adotivos atingiram a idade de tornarem-se independentes, o tamanho ao final do período foi uma função do brilho da plumagem amarela de seus pais adotivos, não da cor de seus pais genéticos. Machos adotivos de amarelo mais brilhante produziram filhotes maiores. Se o esforço parental dos machos amarelo brilhante realmente é maior do que o de indivíduos mais pálidos, as fêmeas podem se beneficiar ao escolher parceiros com base na plumagem. Porém, ainda não está esclarecido se a fêmea de chapim azul usa a qualidade da plumagem amarela de parceiros potenciais para fazer sua escolha.[1307]

Nem todo estudo dos efeitos da plumagem brilhante no cuidado parental do macho produziu resultados idênticos. Outro experimento maior de adoção cruzada não encontrou nenhuma relação entre a coloração do macho e o grau de cuidado parental no chapim-azul.[602] De fato, na mariquita-de-mascarilha, *Geothlypis trichas*, um pequeno pássaro, machos com plumagem mais colorida investem menos em cuidado parental do que machos mais pálidos, levando à rejeição da "hipótese do bom pai" para a evolução da coloração brilhante nos machos dessa espécie.[990]

Uma explicação alternativa para a habilidade de alguns machos de mariquita produzirem plumagens intensamente amarelas é que esses indivíduos ganhem em atrair e acasalar com fêmeas diferentes de suas parceiras originais. Se isso for verdade, poderíamos avaliar por que machos brilhantes são pais ruins – porque investem seu tempo e energia em garantir acasalamentos extrapar. Poderia ser também que os machos mais amarelos estejam sinalizando sua excelente condição fisiológica para machos rivais,[990] o que os permite manter melhores territórios. De acordo com esse argumento, mesmo que os machos gastem muito tempo perseguindo invasores, a qualidade superior de seus territórios pode oferecer a suas parceiras sociais alimento extra para seus filhotes. No caso da "hipótese do bom território", poderíamos resgatar o argumento de que as fêmeas prefeririam acasalar com machos brilhantemente coloridos porque eles proveem suas proles, mesmo que indiretamente por meio do controle de um território excelente, com recursos alimentares melhores. A lição a ser tirada dos estudos revisados aqui é que a teoria do bom pai deve ser testada e retestada contra hipóteses alternativas em todos os casos.

Para discussão

10.15 Machos da andorinha-das-chaminés, *Hirundo rustica*, têm finas penas nas laterais da cauda um pouco maiores do que aquelas das fêmeas. Quando Anders Møller analisou o efeito do comprimento da cauda no sucesso reprodutivo do macho dessas andorinhas na Europa, ele fez um experimento no qual encurtou a cauda de alguns machos cortando-as e alongou as penas da cauda de outros machos colando pedaços de penas.[999] Mas também criou um grupo no qual cortou partes das penas da cauda do macho e simplesmente colou os fragmentos novamente para produzir uma cauda de comprimento igual. Qual era o objetivo desse grupo? E por que ele aleatoriamente escolheu seus sujeitos para os grupos de cauda encurtada, alongada e inalterada? E por que uma equipe de biólogos canadenses repetiu o experimento de Møller em outro continente?[1351] E por que ainda outro grupo de ornitólogos britânicos estudou o efeito das "serpentinas" caudais na manobrabilidade das andorinhas-das-chaminés machos, considerando seu interesse na escolha de parceiros pela fêmea?[178]

Escolha do parceiro sem benefício material

Alguns dos exemplos que acabamos de apresentar são consistentes com a teoria do bom pai, a qual explica aspectos da cor do macho, ornamentação e comportamento de corte como indicadores sexualmente selecionados da capacidade de um macho oferecer cuidado parental. A escolha da fêmea baseada nesses sinais faz sentido intuitivamente: a prole da fêmea de esgana-gato ou de chapins que se acasalam com um macho mais paternal do que a média será melhor alimentada. Da mesma forma,

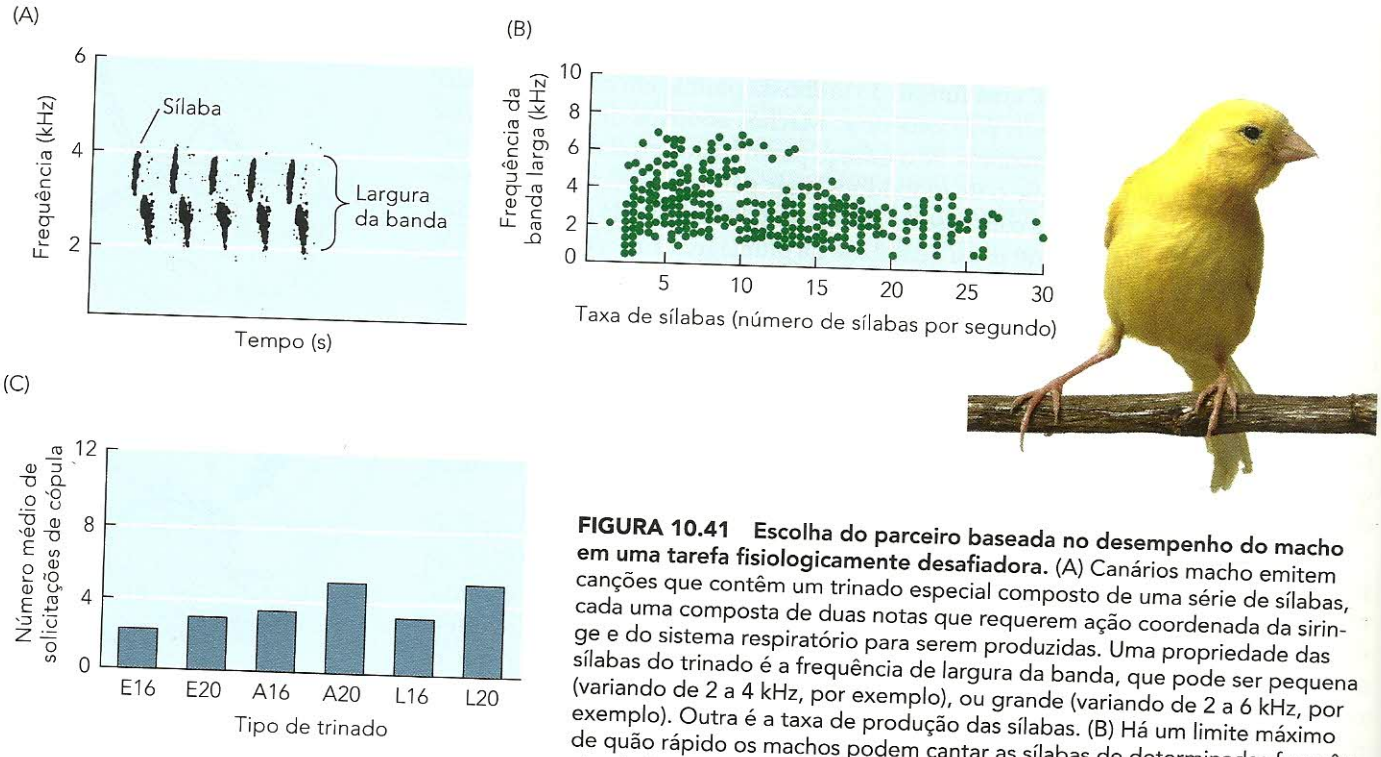


FIGURA 10.41 Escolha do parceiro baseada no desempenho do macho em uma tarefa fisiologicamente desafiadora. (A) Canários macho emitem canções que contêm um trinado especial composto de uma série de sílabas, cada uma composta de duas notas que requerem ação coordenada da siringe e do sistema respiratório para serem produzidas. Uma propriedade das sílabas do trinado é a frequência de largura da banda, que pode ser pequena (variando de 2 a 4 kHz, por exemplo), ou grande (variando de 2 a 6 kHz, por exemplo). Outra é a taxa de produção das sílabas. (B) Há um limite máximo de quão rápido os machos podem cantar as sílabas de determinadas frequências de largura das bandas. (C) Fêmeas preferem trinados compostos de sílabas com bandas largas cantadas em taxas muito altas. Gravações de três tipos de trinados foram tocadas para fêmeas: E tinha a banda mais estreita e L a mais larga. Cada trinado foi tocado a duas taxas, 16 sílabas por segundo e 20 sílabas por segundo. A medida da preferência das fêmeas por esses trinados foi o número médio de pedidos de cópula exibidos pelo canário fêmea que as escutava. As fêmeas responderam com significativamente mais exibições aos trinados A20 e L20. Adaptada Drăgăniou, Nagle e Kreutzer.[411]

é fácil ver por que as fêmeas de algumas espécies podem preferir machos hábeis em supri-las pessoalmente com comida ou algum outro presente antes da cópula. Por exemplo, a fêmea do bitacídeo *Hylobittacus apicalis* que recebe um grande presente nupcial não precisa procurar presa (alimento de que ela precisa para viver e produzir óvulos), tarefa que envolve a possibilidade real de cair em uma teia de aranha.[1432] Contudo, machos de muitas espécies, como os pássaros-caramanchão-acetinados, não proveem comida ou nenhum outro benefício material para suas parceiras ou sua prole, e, ainda assim, fêmeas de pássaros-caramanchão preferem machos com mais ornamentos (nos caramanchões) e a habilidade de cortejar mais intensamente.[142, 1109] O mesmo é verdade para muitos outros animais.[785]

Por exemplo, a despeito do fato de canários machos não ajudarem a criar seus filhotes, a escolha de uma fêmea de canário por seu parceiro parece ser fortemente influenciada por sua habilidade em cantar uma certa parte do canto do macho, a "frase A," composta de muitas sílabas de duas notas (Figura 10.41). Fêmeas que ouvem um trinado de frase A que agrupa muitas sílabas por segundo de canção prontamente adotam a posição pré-copulatória (se tiverem sido preparadas com estradiol previamente aos experimentos).[1483]

Passar em um teste de canto de um canário fêmea requer que os machos não só produzam um trinado rápido, mas também façam as sílabas individuais do trinado cobrirem um espectro relativamente amplo de frequências sonoras (a largura da banda do trinado). Sabemos disso por causa da resposta das fêmeas a gravações de trinados artificiais, incluindo alguns que eram versões impossivelmente exageradas da frase A. A mais extrema versão desses trinados induziu a maior quantidade de pedidos de cópula das fêmeas de canário que as ouvia. Como há um limite máximo para canários

FIGURA 10.42 Ornamento sexualmente selecionado. As extraordinárias penas da cauda da viúva-rabilonga são exibidas para fêmeas seletivas enquanto os machos voam sobre seu território nas savanas.

macho a respeito de com que rapidez eles conseguem cantar sílabas de uma determinada largura de banda, a preferência da fêmea, com efeito, favorece machos capazes de cantar no limiar de sua capacidade sonora. As fêmeas podem premiar esses indivíduos não apenas acasalando-se com eles, mas também adicionando testosterona aos óvulos fecundados com seus espermatozoides, investimento maternal que outras aves também fazem quando acasalam com machos atraentes,[892] o qual pode aumentar as chances do desenvolvimento otimizado para essa prole suplementada com testosterona.[537] E você pode se perguntar por que as fêmeas não adicionam testosterona a todos os seus óvulos em vez de apenas àqueles fecundados por machos atraentes.

Fêmeas de outras espécies com machos não parentais também discriminam em suas escolhas por parceiros. Tanto que pavoas aparentemente preferem pavões com número relativamente alto de ocelos em suas imensas caudas, que os machos usam em suas famosas exibições, abrindo e agitando as plumas diante de possíveis parceiras.[1122] A importância dessa decoração para as fêmeas foi demonstrada quando Marion Petrie e Tim Halliday capturaram alguns pavões e removeram 20 dos ocelos mais externos da cauda de certos machos. Aves tratadas assim experimentaram um declínio significativo no sucesso de acasalamento comparado com o desempenho no ano anterior. Em contrapartida, machos-controle capturados e manipulados, mas cujas caudas foram deixadas intactas, não foram menos atraentes para as fêmeas posteriormente.[1125] (*ver* Takahashi e colaboradores).[1421]

Se um maior estímulo sensorial dos machos em corte for atraente para as fêmeas, então aumentar experimentalmente os ornamentos de corte de um macho deve aumentar seu sucesso copulatório. O experimento relevante foi feito primeiro com a viúva-rabilonga, *Euplectes progne*, espécie africana com corpo do tamanho de um tordo-sargento que possui uma cauda absurdamente longa (Figura 10.42). Machos voam sobre seus territórios nas savanas do Quênia, exibindo suas magníficas caudas para fêmeas de passagem. Malte Andersson se aproveitou das maravilhas da superbonder para realizar uma engenhosa experiência. Ele capturou viúvas macho, então encurtou a cauda de um grupo removendo de cada membro um pedaço das penas da cauda, apenas para colá-las nas caudas de outras aves, alongando esse ornamento.[33] Os machos de cauda alongada eram muito mais atraentes para as fêmeas do que aqueles que tinham ornamentos muito reduzidos. Além do mais, os machos de cauda alongada também se saíram muito melhor do que os machos-controle, cujas caudas haviam sido cortadas e coladas novamente.

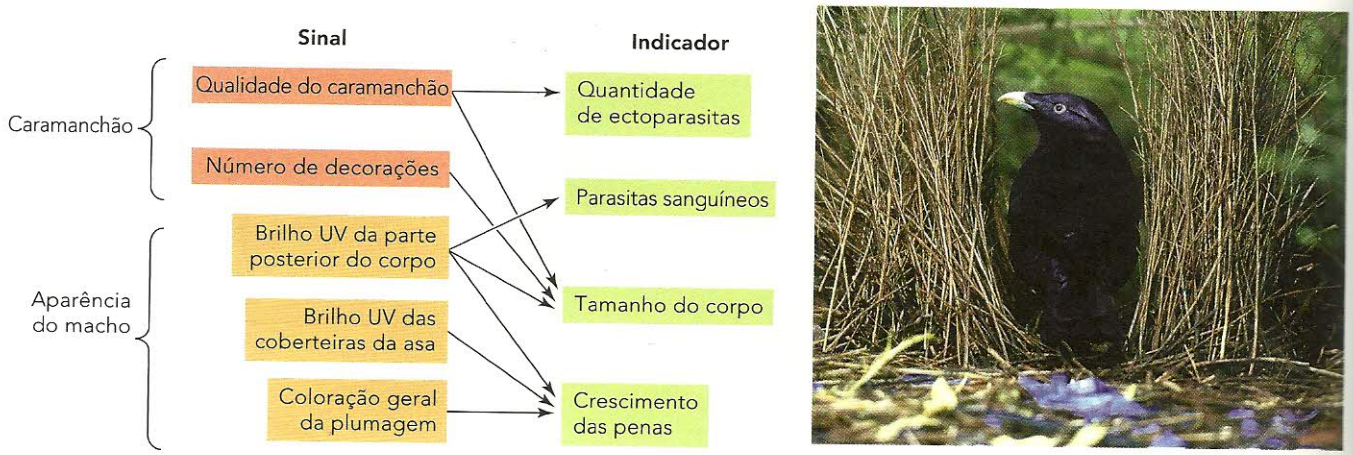


FIGURA 10.43 **Machos de pássaros-caramanchão-acetinados, *Ptilonorhynchus violaceus*,** oferecem às fêmeas múltiplos sinais indicadores de sua saúde e condição psicológica. Adaptada de Doucet e Montgomerie.[408]

Os elementos da corte que as fêmeas podem usar para acessar a qualidade de parceiros potenciais variam dentro do reino animal. Cantos sensuais e exibições de ornamentos extremos funcionam para algumas espécies (Figura 10.43), mas em outras o desempenho do macho durante a cópula em si pode constituir um tipo de teste da qualidade do macho, ideia originalmente proposta por Bill Eberhard[425] (*ver também* Hosken e Stockley[683]). Se as fêmeas avaliam parceiros com base na performance copulatória, então em espécies nas quais as fêmeas acasalam com diversos machos em um ciclo reprodutivo, pode-se prever que os machos possuam pênis mais elaborados, capazes de oferecer maior estimulação sensorial durante o acasalamento. Aceitando essa previsão, os órgãos intromitentes de muitos insetos são notavelmente complexos, e a variação genital entre os machos pode de fato afetar seu sucesso reprodutivo, por exemplo, besouros asiáticos machos, *Anomala orientalis*, têm um gancho espinhoso sobre o edeago (pênis), e, quanto maior o gancho, maior a proporção de óvulos fecundados pelo macho que suceder uma cópula inicial com uma fêmea que acasale duas vezes.[1537] O maior sucesso reprodutivo dos machos providos de grandes "espículas" pode se dever a algum aspecto da competição de esperma entre os machos, mas isso também poderia ocorrer devido à escolha críptica da fêmea, isto é, a escolha geralmente escondida da vista de pesquisadores e com base no funcionamento interno da maquinaria reprodutiva da fêmea.[425, 1513]

Para discussão

10.16 Pavões e viúvas-rabiolongas têm ornamentações realmente extravagantes que podem ter evoluído bastante recentemente (isto é, derivadas) de um padrão ancestral no qual a plumagem do macho não era nem de perto tão extrema. Nos faisões *do gênero Polyplectron* spp., seis espécies num gênero aparentado àquele dos pavões, há considerável variação no grau de ornamentação da plumagem do macho. Em quatro espécies, os machos têm plumagens altamente elaboradas apresentando grandes ocelos, porém duas espécies não os exibem. Desenhe duas filogenias, uma na qual a plumagem elaborada seja uma característica derivada e outra na qual uma redução na ornamentação seja a condição derivada. Então teste sua hipótese com dados disponíveis em Kimball e colaboradores.[772]

A corte do macho sinaliza sua qualidade como parceiro?

Não importa qual a base da preferência da fêmea pela corte de um macho ou pela habilidade copulatória de outro, uma questão fundamental é: a seletividade da fêmea se traduz em ganhos de aptidão? Essa questão tem um grande peso, já que as fêmeas podem pagar um preço substancial em termos de tempo e energia dedicadas ao processo de seleção dos machos. Por exemplo, estima-se que fêmeas de iguanas-marinhas, *Amblyrhynchus cristatus*, gastem em média cerca de 2% de sua receita diária de energia

Tabela 10.3 *Quatro teorias sobre por que a ornamentação extrema nos machos e as exibições de corte marcantes evoluíram em espécies nas quais os machos não oferecem nenhum ganho material para suas parceiras*

Teoria	Fêmeas preferem características que são:	Valor adaptativo principal para as fêmeas seletivas
Parceiros saudáveis	Indicativas da saúde do macho	Fêmeas (e prole) evitam doenças contagiosas e parasitas
Bons genes	Indicativas da viabilidade do macho	Os descendentes podem herdar a viabilidade acentuada de seus pais
Seleção *runaway*	Sexualmente atraentes	Filhos herdam características que os tornam sexualmente atraentes; filhas herdam a preferência de parceiro da maioria
Seleção *chase-away*	Exploradoras de bases sensoriais preexistentes	Nenhum benefício é recebido pela fêmea

avaliando parceiros potenciais durante a estação reprodutiva; fêmeas que inspecionam mais machos ativos se exibindo gastam ainda mais.[1496] Poucos pontos percentuais podem não parecer grande coisa, mas fêmeas seletivas de fato perdem peso durante o período de escolha de parceiros, e isso poderia até reduzir suas chances de sobrevivência se um ano de El Niño suceder à estação reprodutiva, tornando difícil para as fêmeas encontrar as algas que elas precisam comer. Da mesma forma, estima-se que durante o estro as fêmeas da antilocapra, *Antilocapra americana*, que visitam muitos machos antes de se acasalarem, gastem o equivalente energético a meio dia na atividade, um montante nada trivial.[225]

Então, poderia ser que as fêmeas em geral não se beneficiassem sendo seletivas, mas em vez disso estivessem sendo manipuladas por machos exibicionistas que ganham se forem persuasivos, enquanto as fêmeas que os selecionam chegam a perder aptidão como resultado. Por outro lado, se a corte e o comportamento do macho estiverem ligados a algum aspecto da qualidade genuína dele, então fêmeas seletivas podem deixar mais descendentes sobreviventes como resultado dessa preferência. Devemos considerar quatro explicações maiores para as preferências da fêmea (Tabela 10.3).

Um elemento da qualidade do macho que pode afetar a aptidão das fêmeas é a saúde do parceiro sexual. Machos doentes podem passar para suas fêmeas alguma de várias doenças sexualmente transmissíveis desagradáveis, tornando vantajoso para as fêmeas evitá-los. De acordo com a teoria do parceiro saudável, a preferência das fêmeas é focada na saúde do parceiro sexual potencial ou na carga de parasitas conforme indicado por sua exibição de corte e aparência.[1214] As fêmeas poderiam usar essas características para acasalar-se com machos que transmitem piolhos, carrapatos, pulgas ou patógenos bacterianos com menos frequência, pois quaisquer desses parasitas poderiam prejudicá-las ou a sua prole futura. Como percebemos anteriormente, machos de pássaros-caramanchão com caramanchões de alta qualidade têm menos chance de carregar ectoparasitas transmissíveis nas penas.[408]

É claro que fêmeas acasalando com parceiros saudáveis podem não apenas permanecer livres de parasitas e doenças contagiosas, mas também adquirir espermatozoides que ofertem a base genética da boa saúde à prole. A teoria dos bons genes propõe que a preferência por certos ornamentos do macho e exibições de corte capacita as fêmeas a escolher parceiros cujos genes ajudarão sua prole a desenvolver mecanismos fisiológicos para combater infecções e doenças. Em algumas espécies, por exemplo, as fêmeas são capazes de avaliar (inconscientemente) a robustez do sistema imunológico do macho por meio de sua exibição de corte. Um exemplo possível envolve o grilo *Teleogryllus oceanicus*, cujas fêmeas preferem aproximar-se de cantos de macho artificialmente manipulados para soar como aqueles de machos com sistemas imunológicos fortes em oposição a cantos que soavam como os de machos com sistemas imunológicos fracos.[1463]

Em outras espécies, a aparência do macho pode ser correlacionada com a resistência hereditária a parasitas, valioso atributo para passar adiante à prole. De fato, W. D. Hamilton e Marlene Zuk previram que a seleção por sinais honestos de ausência de infecções levaria espécies de aves com numerosos parasitas potenciais a evoluir plumagens arrebatadoramente coloridas. Eles argumentaram que penas brilhantemente coloridas são difíceis de produzir e manter quando uma ave está parasitada, porque infecções parasíticas causam estresse fisiológico. Hamilton e Zuk encontraram a correlação prevista entre brilho da plumagem e incidência de parasitas sanguíneos em uma grande amostra de espécies de aves, sustentando a visão que machos em risco especial de infecção parasitária se envolvem em uma competição que sinaliza sua condição para fêmeas seletivas.[611]

Além disso, "bons genes" derivados de machos podem estar envolvidos no desenvolvimento de outras características que aumentem sua aptidão além da resistência a parasitas e doenças. Por exemplo, se as fêmeas tivessem uma maneira de evitar machos geneticamente similares ou de identificar machos com altos níveis de heterozigose, essas fêmeas seletivas poderiam ajudar sua prole a evitar os problemas de desenvolvimento que podem ocorrer quando um indivíduo tem duas cópias de certos alelos recessivos, como pode acontecer devido à procriação consanguínea. Talvez seja por isso que as fêmeas do pássaro felosa-dos-juncos, *Acrocephalus schoenobaenus*, preferem machos com repertório vocal mais amplo. Dado que o tamanho do repertório está correlacionado com a heterozigose do macho nessa espécie, a preferência das fêmeas por machos com grandes repertórios incrementa a heterozigose da prole, em especial porque as fêmeas de alguma forma garantem que seus óvulos sejam fecundados por aqueles espermatozoides geneticamente menos parecidos com o genoma dos óvulos.[941]

Uma visão diferente daquela dos "bons genes" está incorporada na **teoria da seleção *runaway***.[46, 368] Essa abordagem argumenta que fêmeas seletivas adquirem espermatozoides cujo efeito principal é influenciar suas filhas a preferir as características dos machos que suas mães achavam atraentes e dotar seus filhos com atributos que serão preferidos pela maioria das fêmeas – mesmo se essas características reduzirem a chance de sobrevivência dos indivíduos que as possuem. Por exemplo, a preferência pela canção elaborada dos canários machos poderia ser adaptativa para as fêmeas se seus filhos herdassem a capacidade de emitir cantos atraentes, mesmo que sua produção seja cara, porque esses cantores podem ser especialmente atraentes às fêmeas na geração seguinte.

Como a alternativa da seleção *runaway* é a explicação menos intuitivamente óbvia para exibições de corte extremas, esboçaremos o argumento subjacente aos modelos matemáticos de Russell Lande[833] e Mark Kirkpatrick.[776] Imagine que uma pequena parte das fêmeas em uma população ancestral tivesse uma preferência por certa característica do macho, talvez porque a característica inicialmente preferida fosse indicativa de alguma vantagem de sobrevivência da qual o macho gozava. Fêmeas que se acasalassem com machos preferidos teriam produzido uma prole que herdasse os genes para a preferência de parceiros de suas mães e os genes para a característica masculina atraente do seu pai. Filhos que expressassem a característica preferida teriam gozado de maior aptidão, em parte simplesmente porque possuíam os detalhes essenciais que as fêmeas achavam atraentes. Em adição, filhas que respondessem positivamente àqueles detalhes do macho teriam ganhos por produzir filhos *sexy* com a característica que muitas fêmeas gostavam.

Portanto, os genes para seleção de parceiros nas fêmeas assim como genes para o atributo preferido nos machos poderiam ser herdados juntos. Esse padrão poderia gerar um processo autoalimentado no qual preferências das fêmeas cada vez mais extremas e atributos dos machos se espalhavam juntos à medida que ocorressem novas mutações afetando essas características. O processo autoalimentado terminaria apenas quando a seleção natural contra características custosas ou arriscadas dos machos equilibrasse a seleção sexual a favor de características que chamassem a atenção das fêmeas. Assim, se as pavoas originalmente preferissem pavões com a cauda maior

que a média porque esses machos podiam forragear com eficiência, elas poderiam agora favorecer machos com caudas extraordinárias, porque essa preferência de acasalamento ganhou vida própria, resultando na produção de filhos excepcionalmente atraentes para as fêmeas e a produção de filhas que escolherão esse tipo de macho como parceiros.

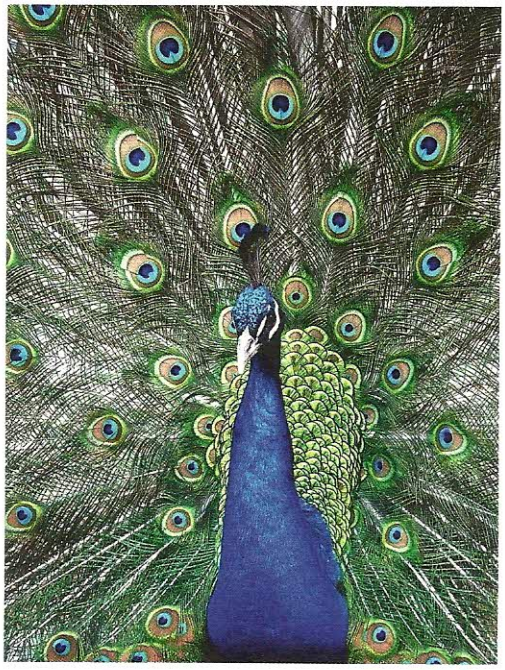
De fato, o modelo de Lande-Kirkpatrick demonstrou que, desde o começo do processo, as preferências das fêmeas não precisavam ser dirigidas a características dos machos úteis no sentido de favorecer sobrevivência, habilidade para a alimentação e similares. Qualquer preferência preexistente das fêmeas por certos tipos de estimulação sensorial (*ver* página 300) poderia compreensivelmente colocar o processo em movimento. Como resultado, características opostas pela seleção natural por reduzirem a viabilidade poderiam ainda assim espalhar-se na população por seleção *runaway*.[776, 833] Em vez da escolha de parceiros com base em genes que promovessem o desenvolvimento de características úteis na prole, a seleção *runaway* poderia favorecer a escolha do parceiro por características arbitrárias que são um fardo para os indivíduos em termos de sobrevivência e uma desvantagem em todos os sentidos, exceto pelo fato de que as fêmeas acasalam preferencialmente com machos que as têm!

Testando as teorias do parceiro saudável, dos bons genes e da seleção runaway

Diferenciar essas três explicações alternativas pela exibição de corte elaborada dos machos e escolha da fêmea tem se mostrado muito difícil, em parte porque essas três hipóteses não são mutuamente exclusivas. Como acabamos de mencionar, a preferência da fêmea e as características do macho que se originaram por meio de um processo de bons genes poderia então ser capturada pela seleção *runaway*. Perceba também que machos com resistência hereditária a certos parasitas (benefícios dos bons genes) também poderiam infectar suas parceiras menos provavelmente que aqueles com parasitas (benefícios dos parceiros saudáveis). Além do mais, se no final do período de seleção *runaway* os machos tivessem evoluído ornamentos extremos e exibições elaboradas, então apenas indivíduos em condições fisiológicas excelentes poderiam ser capazes de desenvolver, manter e posicionar seus ornamentos em exibições eficientes. Machos em tal sublime condição fisiológica seriam provavelmente forrageadores altamente eficientes (benefícios dos bons genes) assim como livres de parasitas (benefícios do parceiro saudável), em cujo caso fêmeas acasalando com esses machos seriam pouco propensas a adquirir parasitas, e suas filhas poderiam também receber alguns genes que beneficiassem a sobrevivência, enquanto seus filhos receberiam os genes de pura atratividade de seus pais.

Considerando a sobreposição entre essas três teorias, escolheremos apenas uma e tentaremos testá-la. Como exemplo, Marion Petrie aplicou a teoria dos bons genes aos pavões e chegou às seguintes previsões: (1) os machos devem diferir geneticamente de formas relacionadas com suas chances de sobrevivência; (2) o comportamento do macho e sua ornamentação devem oferecer informações precisas sobre o valor de sobrevivência dos genes do macho; (3) as fêmeas devem usar essa informação para selecionar seus parceiros; e (4) a prole dos machos escolhidos deve se beneficiar da escolha de parceiro de sua mãe. Em outras palavras, os machos deveriam sinalizar sua qualidade genética de forma precisa, e as fêmeas deveriam prestar atenção a esses sinais porque sua prole se beneficiaria hereditariamente como resultado.[784, 1635]

Petrie estudou uma população semicativa de pavões em um grande parque florestal inglês, onde observou que machos mortos por raposas tinham caudas significativamente mais curtas do que seus companheiros sobreviventes. Além do mais, ela observou que a maioria dos machos capturados por predadores não havia acasalado em estações reprodutivas prévias, sugerindo que as fêmeas puderam distinguir machos com alto ou baixo potencial de sobrevivência, possivelmente com base nas caudas ornamentadas.[1123] As preferências das pavoas se traduziram em proles com chances de sobrevivência aumentadas, como Petrie demonstrou em um experimento



Pavão

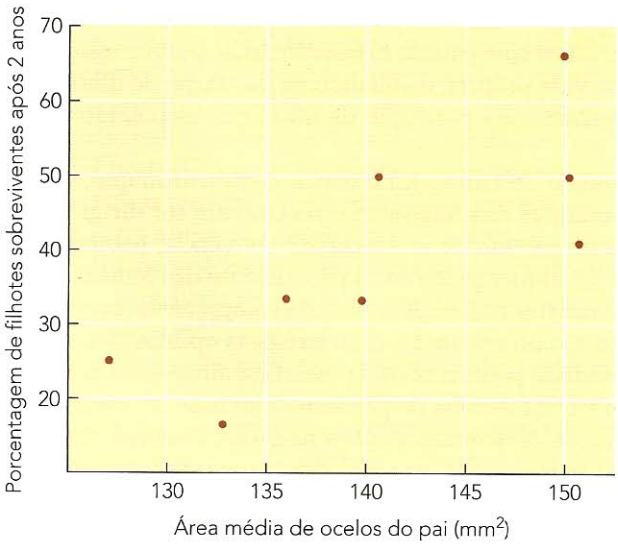


FIGURA 10.44 Os ornamentos do macho sinalizam bons genes? Pavões com ocelos maiores em suas caudas produziram proles que sobreviveram melhor quando liberadas do cativeiro em um parque florestal inglês. Adaptada de Petrie.[1124]

controlado de reprodução; ela capturou no parque uma série de machos com diferentes graus de ornamentação e os pareou em uma grande gaiola com quatro fêmeas escolhidas aleatoriamente na população. A prole de todos os machos foi criada sob condições idênticas, pesada a intervalos, e então eventualmente solta de volta no parque. Os filhos e filhas de machos com grandes ocelos nas caudas ornamentadas pesavam mais no 84º dia de vida e tinham mais chances de estar vivos após dois anos no parque do que a progênie de machos com menos ocelos (Figura 10.44).[1124]

Essa combinação de resultados é consistente com a visão de que as preferências por parceiros das pavoas geram uma seleção sexual que mantém ou espalha a base genética para essas preferências, pois a prole dos machos preferidos recebe bons genes de seus pais. Nesse sentido, uma equipe de pesquisadores franceses estudando pavões demonstrou que o número de ocelos na cauda e a taxa de exibição estão bastante ligados à saúde do macho. Machos com mais ocelos tinham concentrações mais baixas de um tipo particular de leucócitos induzidos por infecções, e esses machos, presumivelmente indivíduos saudáveis, se envolveram em mais exibições de corte por hora do que aqueles com níveis maiores (Figura 10.45).[891] Como as fêmeas preferem machos ativamente cortejantes de caudas atraentes, elas têm maior probabilidade de acasalar-se com machos com genes para boa saúde, assumindo que a habilidade de um macho de resistir a infecções é pelo menos parcialmente hereditária.

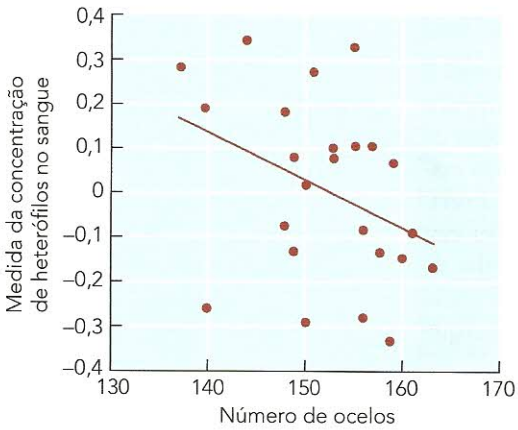


FIGURA 10.45 Pavões com muitos ocelos tendem a ser mais saudáveis do que aqueles com menos ocelos, a julgar pela menor concentração de heterófilos em seu sangue. Heterófilos são células sanguíneas brancas cuja contagem aumenta quando uma ave está combatendo infecções. Adaptada de Loyau e colaboradores.[891]

Porém, como percebido acima, talvez os benefícios dos machos saudáveis estejam envolvidos também se, por exemplo, pavoas evitassem machos parasitados e assim reduzissem o risco de adquirir parasitas desagradáveis que elas passariam adiante para sua prole. Além do mais, uma demonstração da vantagem adaptativa atual associada à preferência das fêmeas e características dos machos não descarta a possibilidade de que esses atributos tenham se originado como efeitos colaterais da seleção *runaway* da maneira descrita acima.

Uma outra complicação vem da descoberta de que as fêmeas de certas espécies investem mais recursos na prole gerada por machos preferidos do que naquela gerada por pais menos atraentes. Como percebido

antes, em algumas espécies a fêmea ajusta a quantidade de testosterona que investe em um óvulo em relação à atratividade de seu parceiro.[537, 892, 1292] Da mesma forma, patos reais fêmeas, da espécie *Anas platyrhynchos*, produzem ovos maiores após a cópula com machos mais atrativos,[328] enquanto que a fêmea do galo lira, *Tetrao tetrix*, produz e põe mais ovos após copular com machos de alto *status*.[1225] Todos esses efeitos podem facilmente ser atribuídos aos "bons genes" dos machos, quando na realidade emergem da manipulação das fêmeas de seu próprio investimento parental e não da contribuição genética de seu parceiro. Desvincular as contribuições dos dois pais ao bem-estar de sua prole é um trabalho desafiador.

Conflito sexual

Apesar da cooperação entre os sexos estar constantemente envolvida em espécies com reprodução sexuada, particularmente naquelas em que macho e fêmea criam os filhos juntos, o conflito sexual também parece ser comum.[1105] Considere que as fêmeas com frequência rejeitam machos sexualmente motivados, como visto na resposta típica das fêmeas de pássaro-caramanchão aos machos em exibição. Muito menos frequentemente, machos também podem rejeitar parceiras sexuais, como acontece, por exemplo, no antílope africano, *Damaliscus korrigum*. A resistência ao acasalamento demonstrada pelos machos desses antílopes, que ocupam posições centrais em suas arenas (*ver* página 411), vem do fato desses machos poderem ficar sem espermatozoides enquanto copulam com toda uma série de fêmeas receptivas. Eles, portanto, podem recusar-se a acasalar novamente com fêmeas que já tenham inseminado, de forma a poupar espermatozoides para doar a novas parceiras. Uma fêmea rejeitada desse antílope algumas vezes responde atacando o macho e interrompendo os esforços dele em cobrir uma novata (Figura 10.46).[177]

O conflito sexual pode se tornar ainda mais desagradável quando, por exemplo, machos matam os filhotes das fêmeas com o objetivo de fazê-las ficar sexualmente receptivas mais cedo (*ver* página 23) ou para forçar fêmeas aparentemente resistentes a acasalar com eles. Nesses casos, é difícil (mas não impossível – ver a seguir) acreditar que o comportamento do macho seja vantajoso para a fêmea. Quando um macho de bitacídeo agarra a fêmea por uma asa e acasala com ela sem oferecer presente

FIGURA 10.46 Conflito sexual em uma espécie formadora de arenas. Um antílope fêmea, *Damaliscus lunatus*, ataca um macho em seu território de exibição após ele recusar copular com ela novamente. Machos que podem ficar sem esperma talvez se beneficiem ao recusar acasalar-se com todas as parceiras sexuais possíveis. A recusa do macho em acasalar pode gerar agressão por parte da fêmea rejeitada. Fotografia de Jakob Bro-Jørgensen.[177]

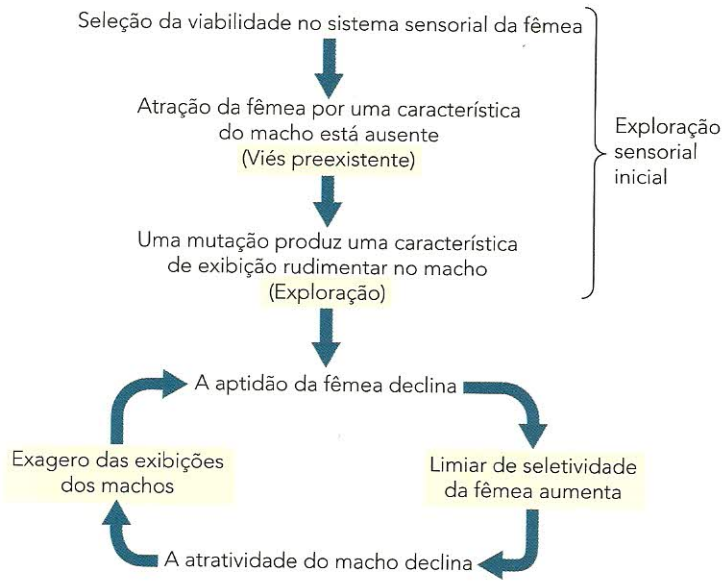


FIGURA 10.47 A teoria da seleção *chase-away*. A evolução de ornamentos extremos nos machos e exibições de corte pode se originar da exploração de preferências sensoriais preexistentes das fêmeas. Se a exploração sensorial pelos machos reduzir a aptidão das fêmeas, o palco está montado para um ciclo em que a resistência aumentada da fêmea às exibições dos machos leva a exageros ainda maiores dessas exibições. Adaptada de Holland e Rice.[668]

alimentício, ela perde uma refeição. Quando fêmeas de orangotango finalmente desistem e acasalam com um jovem sedento por sexo que as esteve assediando por dias, parece que estão acasalando a contra gosto. Tendo direito à escolha, orangotangos fêmeas procuram machos adultos enormes e mais velhos com os quais elas acasalam e permanecem juntas por longos períodos, enquanto seus parceiros lidam com os avanços aparentemente indesejáveis dos pequenos machos.[485] De forma semelhante, as chimpanzés fêmeas em um bando não sincronizam seus ciclos de estro, talvez de forma a haver pelo menos um macho dominante disponível para protegê-las contra machos de menor *status* inclinados ao assédio.[952] Por outro lado, tanto machos dominantes como subordinados de chimpanzé com frequência atacam sexualmente fêmeas férteis.[1020] Algumas dessas interações violentas levam à morte da fêmea,[1238] e o mesmo é verdade para nossa própria espécie.[199] Conflitos extremos dessa natureza obviamente não beneficiam nem a fêmea morta nem o macho assassino.

O conflito sexual desempenha um papel central na quarta teoria geral sobre por que os machos evoluíram ornamentos extremos e exibições de corte elaboradas (*ver* Tabela 10.3).[667] De acordo com Brett Holland e Bill Rice, essas características poderiam ser o resultado da **seleção *chase-away***, processo que começa quando o macho passa a apresentar mutação em uma nova característica que consegue interceptar uma preferência sensorial preexistente que afeta a preferência da fêmea pelo parceiro em sua espécie. Esse macho pode induzir as fêmeas a acasalar com ele, mesmo sem oferecer os benefícios materiais ou genéticos dados por outros machos de sua espécie.[1264] A propagação desses machos exploradores ao longo do tempo criaria uma seleção sobre fêmeas favorecendo aquelas psicologicamente resistentes às características de exibição pouco atrativas. Enquanto as fêmeas com limiar mais alto de resposta sexual à característica exploradora se propagam, a seleção então favoreceria machos capazes de superar a resistência das fêmeas, o que poderia ser alcançado por mutações que exagerassem ainda mais o sinal original dos machos. Um ciclo crescente de resistência da fêmea e exagero do macho em relação a características essenciais pode se suceder, levando gradualmente à evolução de ornamentos custosos de nenhum valor real para a fêmea e úteis aos machos apenas porque sem eles não teriam nenhuma chance de convencer as fêmeas a acasalarem-se com eles (Figura 10.47).

A teoria da seleção *chase-away* ilustra quão longe alguns biólogos evolutivos chegaram a partir da visão outrora popular da reprodução sexual como empreitada gloriosamente cooperativa planejada para perpetuar a espécie. Em vez disso, muitos etólogos atualmente veem a reprodução como uma atividade na qual os dois sexos lutam por vantagem genética máxima, mesmo que um membro do par perca aptidão como resultado.

Por exemplo, como machos da mosca-das-frutas *Drosophila melanogaster* se beneficiam ao induzir as fêmeas a usar seus espermatozoides em vez dos de um rival, seu fluido seminal contém substâncias com efeitos colaterais prejudiciais para suas parceiras. A proteína principalmente responsável por isso parece ser Acp62F,[898] que estimula o sucesso de fecundação do macho (talvez por danificar espermatozoides rivais) às custas das fêmeas, cujas vidas são encurtadas e cuja fecundidade é redu-

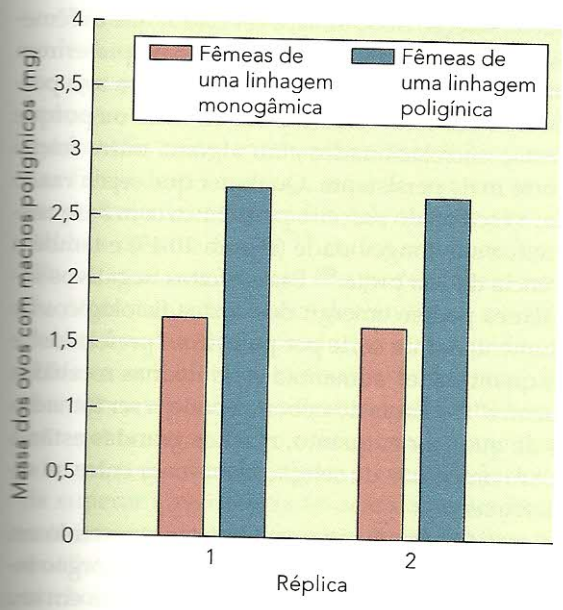


FIGURA 10.48 A seleção sexual e a evolução de características masculinas prejudiciais às fêmeas. Fêmeas de uma linhagem experimental monogâmica de moscas-das-frutas, *Drosophila melanogaster*, perderam muito da sua resistência química devido às substâncias danosas presentes no fluido seminal de machos poligínicos. Portanto, fêmeas monogâmicas depositam menos ovos quando cruzadas com machos de uma linhagem controle poligínica do que fêmeas controle que evoluíram com esses machos. Os resultados de um experimento repetido duas vezes são mostrados aqui como ensaios um e dois. Adaptada de Holland e Rice.[668]

zida.[1150] Apesar dos efeitos de longo prazo negativos que os doadores de proteínas tóxicas têm sobre as parceiras, os machos ainda têm ganhos, pois são poucas as chances de acasalar com a mesma fêmea duas vezes. Sob essas circunstâncias, um macho que fecunde a maior parte da desova atual de uma fêmea pode se beneficiar mesmo que as substâncias químicas doadas reduzam a longo prazo o sucesso reprodutivo da parceira.

Se machos de moscas-das-frutas realmente prejudicam suas parceiras como consequência do sucesso na competição de esperma, então criar gerações de machos em ambientes laboratoriais nos quais nenhum macho se acasale com mais de uma fêmea deveria resultar em seleção contra doadores de fluidos seminais prejudiciais. Sob essas condições, qualquer macho que porventura não envenenasse sua parceira poderia tirar benefício em aptidão ao maximizar o produto reprodutivo de sua única parceira. Por sua vez, uma redução na toxicidade da ejaculação do macho deveria resultar na seleção por fêmeas que não tivessem a contra-adaptação química para combater os efeitos negativos da proteína espermicida. De fato, após mais de 30 gerações de seleção em ambiente de um macho – uma fêmea, as fêmeas das populações monogâmicas acasaladas uma vez com machos "controle" doadores de espermicida de uma população típica de acasalamentos múltiplos colocou menos ovos e morreu mais cedo do que fêmeas que evoluíram com machos poligínicos e doadores de espermicida (Figura 10.48).[668]

Para discussão

10.17 Stuart Wigby e Tracey Chapman formaram três populações de moscas-das-frutas com diferentes razões sexuais (enviesada para fêmeas, razão sexual igual e enviesada para machos). De modo esperado, a frequência na qual as fêmeas se acasalaram cresceu da população enviesada para fêmeas para a enviesada para machos. Após 18 e 22 gerações de seleção, fêmeas recém-eclodidas das três linhagens selecionadas foram capturadas de seu ambiente e colocadas em gaiolas com o mesmo número de machos. A taxa de mortalidade das fêmeas da linhagem enviesada para os machos era menor do que aquela apresentada por fêmeas da população com razão sexual igual, e muito menor do que a das fêmeas da linhagem enviesada para fêmeas.[1570] O que esses resultados nos dizem sobre as consequências evolutivas do conflito sexual entre os sexos nessa espécie?

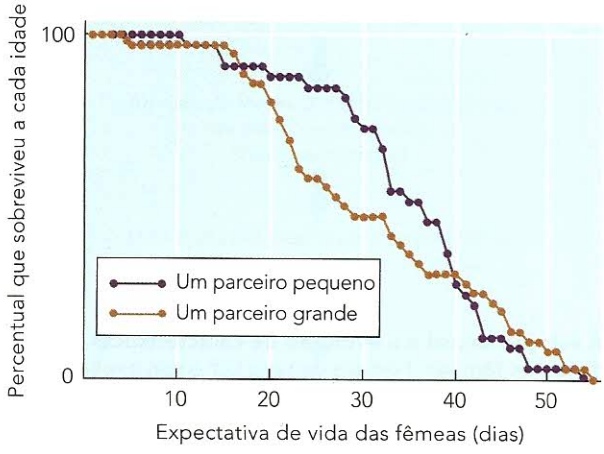


FIGURA 10.49 Acasalar-se com machos grandes reduz a aptidão da fêmea em moscas-das-frutas. Apesar de as fêmeas preferirem acasalar-se com machos grandes, as taxas de mortalidade são mais altas para fêmeas que se acasalam com machos maiores. Adaptada de Friberg e Arnqvist.[492]

À luz da teoria da seleção *chase-away*, é revelador que as fêmeas de moscas-das-frutas realmente percam aptidão ao preferirem acasalar-se com machos maiores, os quais elas escolhem seja porque acham corpos maiores uma característica atraente ou porque corpos grandes estão correlacionados com alguma outra feição atraente, como corte mais persistente. Qualquer que seja a razão para a preferência, a escolha do parceiro pela fêmea com base nessa característica reduz sua longevidade (Figura 10.49) e também reduz a sobrevivência de sua prole.[492] Esses efeitos negativos sobre a aptidão da fêmea podem emergir dos custos fisiológicos de lidar com taxas aumentadas de corte por parceiros "preferidos" e possivelmente as quantidades aumentadas de toxinas recebidas dos machos "atraentes".[1150] Essas descobertas podem ser tomadas como evidências de que, por enquanto, machos grandes estão à frente na corrida armamentista de seleção *chase-away* entre os sexos da mosca-das-frutas.

Outro tipo de corrida armamentista pode estar ocorrendo em percevejos. Nesse inseto desagradável, o macho usa um órgão intromitente semelhante a uma faca para apunhalar a fêmea em seu abdome antes de injetar o esperma diretamente no sistema circulatório dela (Figura 10.50).[1401] Presume-se que esse raríssimo método de inseminação evoluiu originalmente como resultado dos machos injetarem o esperma dessa forma dentro de fêmeas sexualmente resistentes que já haviam recebido esperma de parceiros anteriores por vias tradicionais e menos danosas. Sendo assim, então a inseminação traumática deve ser custosa às fêmeas, e assim é, já que fêmeas que se acasalam com alta frequência vivem menos dias e colocam menos ovos.[1012, 1401]

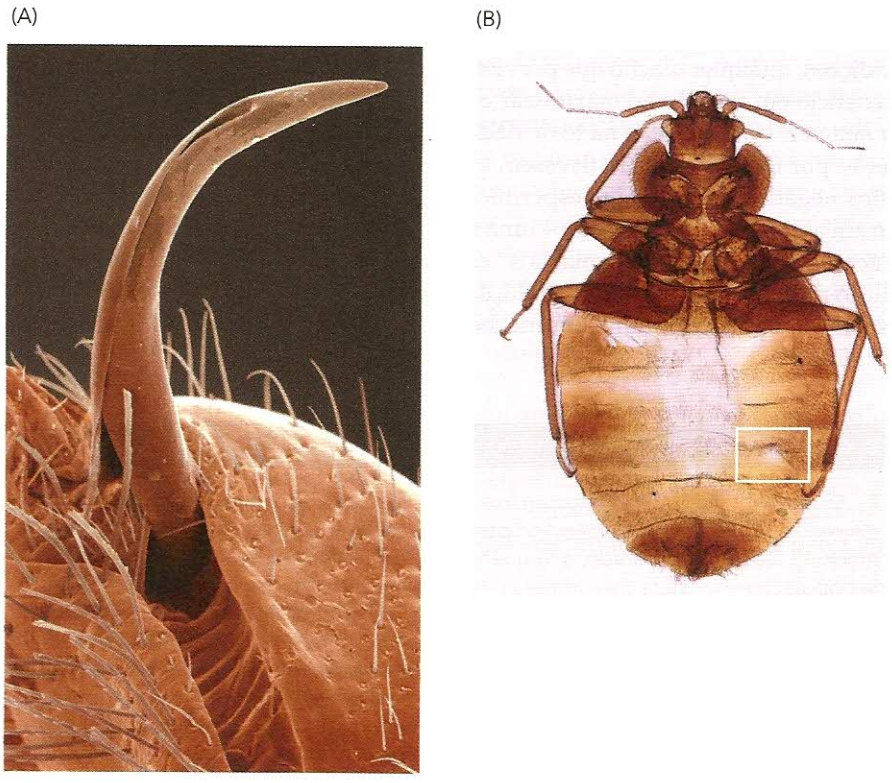


FIGURA 10.50 Um produto genital do conflito entre os sexos? (A) Percevejos machos evoluíram um pênis semelhante a um sabre que eles inserem diretamente no abdome da parceira antes de injetá-la com esperma. A característica pode ter se originado quando machos se beneficiaram ao usar a inseminação traumática para superar a resistência de fêmeas desinteressadas em acasalar. (B) O retângulo branco mostra o ponto no abdome da fêmea que o macho penetrou com o pênis. A, fotografia de Andrew Syred; B, fotografia de Mike Siva-Jothy.

Mas nem todos pensam que todo caso de aparente conflito sexual significa que as fêmeas sejam de fato feridas pela intenção dos machos em se reproduzir às custas de suas parceiras. Vamos aceitar que em alguns exemplos machos façam coisas que reduzem a longevidade da fêmea. Vamos também levar em conta que os genes de moscas-das-frutas machos bem-sucedidos possam ser prejudiciais quando expressos nas filhas desses machos, mais do que em seus filhos.[1147] Porém, esses e outros custos poderiam ser superados pelo sucesso reprodutivo excepcional dos filhos machos adultos de uma fêmea.[1105] Se for assim, as fêmeas que permitissem aos pais desses filhos acasalarem-se com elas poderiam ser mais do que recompensadas pela reprodução aumentada de seus descendentes machos. As fêmeas podem inclusive aceitar redução no sucesso reprodutivo ao longo da vida se produzirem filhos que herdem táticas manipulativas efetivas, até coercivas, de seus pais – táticas que podem fazer seus filhos reprodutores descomunalmente bem-sucedidos, dotando assim suas mães com netos extras.[297] O conflito sexual aparente entre machos e fêmeas poderia até ser a forma como fêmeas julgam a capacidade dos machos de fornecê-las filhos capazes de superar a resistência ao acasalamento das fêmeas na geração seguinte.[427] Alternativamente, cortes agressivas pelos machos podem ser a forma com a qual fêmeas escolhem machos cujos filhos se sairão bem em competições agressivas com outros machos.[147] Mais ou menos na mesma linha, apesar de machos sorrateiros (*ver* página 352) serem parceiros de baixa qualidade para as fêmeas, elas podem se beneficiar em acasalar com eles em certas ocasiões, se seus espermatozoides aumentarem a diversidade genética da prole da fêmea.[1208] Esses tipos de hipóteses sugerem que as fêmeas podem estar "ganhando ao perder" quando acasalam com parceiros que parecem estar forçando-as a copular ou bloqueando suas preferências aparentes por outros machos.

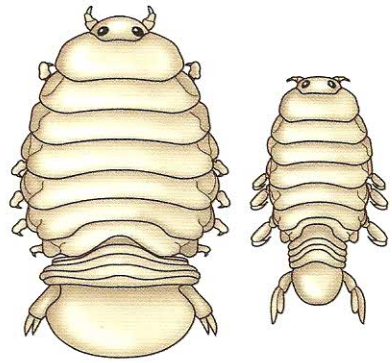


FIGURA 10.51 Uma espécie mutuamente canibalística: o máximo em conflito sexual. Tanto a fêmea grande quanto o macho pequeno do isópode de água doce *Ichthyoxenus fushanensis* podem matar e consumir seu parceiro. Desenho cortesia de C.-F.Dai.

Para discussão

10.18 No isópode parasita *Ichthyoxenus fushanensis* (Figura 10.51), o macho vive com uma fêmea em uma cavidade que eles constroem em suas vítimas, um peixe de água doce. O canibalismo sexual não é incomum nesse isópode.[1469] As fêmeas algumas vezes comem os machos no começo de sua longa estação reprodutiva; os machos às vezes comem as fêmeas mais tarde. Parceiros para reposição de ambos os sexos estão prontamente disponíveis nesses momentos. Além disso, esse animal é um daqueles cujos machos podem se transformar em fêmeas, fenômeno que ocorre apenas quando os machos atingiram um tamanho razoavelmente grande. Quanto maior a fêmea, mais fértil ela é. Quanto menor a diferença em tamanho entre macho e fêmea, menos numerosa é a prole produzida por um par. Por que o conflito entre os sexos alcançou um estado tão extremo nessa espécie? Que tipos de machos espera-se que as fêmeas comam? Que tipos de machos espera-se que comam suas parceiras? Como você pode contabilizar a diferença na época do canibalismo pelos machos e pelas fêmeas?

Resumo

1. A reprodução sexuada cria um ambiente de competição entre os indivíduos enquanto cada um luta para maximizar sua contribuição genética às gerações subsequentes. Os machos geralmente produzem números enormes de gametas muito pequenos e tentam fecundar o máximo possível de óvulos, enquanto oferecem pouco ou nenhum cuidado para suas proles. Em contraste, fêmeas produzem menos gametas maiores e frequentemente também oferecem cuidado parental. Como resultado, fêmeas receptivas são escassas, e os machos tipicamente competem por acesso a elas, enquanto as fêmeas podem escolher entre muitos parceiros potenciais.
2. A evolução através da seleção sexual ocorre se indivíduos geneticamente distintos diferem em seus sucessos reprodutivos devido a diferenças na habilidade (1) de competir com outros de seu próprio sexo por parceiros(as) ou (2) de atrair membros do sexo oposto.
3. O componente da competição por parceiros da seleção sexual é a base da evolução de muitos elementos do comportamento reprodutivo do macho, incluindo a competição pela dominância social, táticas de acasalamento alternativas, e guarda de parceiros após a cópula. Embora em uma espécie típica os machos exerçam pressão seletiva uns sobre os outros na competição por parceiras, as fêmeas geralmente têm a última palavra na reprodução, porque elas controlam a produção e a fecundação dos óvulos.
4. Em uma espécie típica, as fêmeas escolhem entre parceiros potenciais, criando o componente da escolha de parceiros da seleção sexual. Machos de algumas espécies procuram agradar as fêmeas oferecendo a elas benefícios materiais, incluindo presentes nupciais ou cuidado parental.
5. A escolha do parceiro pelas fêmeas ocorre mesmo em algumas espécies em que os machos não oferecem nenhum benefício material. As preferências das fêmeas por ornamentos elaborados podem surgir porque machos com esses atributos são saudáveis e livres de parasitas, e então menos prováveis de transmitir doenças ou parasitas (teoria do parceiro saudável). Ou fêmeas seletivas podem ganhar ao assegurar genes que aumentem a viabilidade da prole (teoria dos bons genes). Por outro lado, características extravagantes dos machos poderiam se espalhar em uma população na qual mesmo elementos arbitrários da aparência ou comportamento do macho se tornassem a base da preferência feminina. Variantes exageradas desses elementos poderiam ser selecionadas estritamente porque as fêmeas preferiram acasalar-se com indivíduos que as tivessem (teoria da seleção *runaway*). Uma quarta possibilidade é que os ornamentos extremos do macho evoluíram como resultado de um ciclo espiral vertiginoso de conflito entre os sexos, com machos selecionados pela habilidade sempre melhorada de explorar os sistemas perceptuais das fêmeas e fêmeas selecionadas por resistirem a esses machos de forma cada vez mais resoluta (teoria da seleção *chase-away*). A importância relativa desses diferentes mecanismos de seleção sexual permanece indeterminada.
6. As interações entre os sexos podem ser vistas como um misto de cooperação e conflito à medida que os machos procuram ganhar fecundações em um jogo cujas regras são ditadas pelos mecanismos reprodutivos das fêmeas. O conflito entre os sexos é amplamente representado e inclui o assédio sexual e a transferência de ejaculações danosas; em outras palavras, o que é adaptativo para um sexo pode ser prejudicial ao outro.

Leitura sugerida

Para saber mais sobre o comportamento dos pássaros-caramanchão-acetinados veja os artigos escritos por Gerry Borgia[143, 144] e um elegante livro sobre pássaros-caramanchão de Clifford e Dawn Frith. O livro de Malte Andersson sobre seleção sexual é notavelmente abrangente,[35] enquanto táticas de acasalamento alternativas foram examinadas por Mart Gross[590] e de forma diferente por Steve Shuster e Michael Wade.[1328] Você pode estudar a competição de esperma no artigo clássico de Geoff Parker,[1103] que enfoca insetos, assim como no livro de Leigh Simmons.[1330] A competição de esperma em outros grupos animais é coberta por Tim Birkhead e Anders Møller,[122] enquanto Bill Eberhard examina como as fêmeas podem controlar qual dos diversos espermatozoides dos machos estocados dentro delas fecundará seu óvulo.[425] No livro sobre o pássaro *Carpodacus mexicanus*, Geoff Hill explora teorias sobre a evolução de ornamentos coloridos, assim como descreve como ecólogos comportamentais atualmente usam a teoria da seleção sexual em sua pesquisa.[654] Finalmente, embora este capítulo não tenha explorado o assunto de como a reprodução sexual evoluiu pela primeira vez, você pode aprender sobre isso com G.C. Williams[1579] e Bob Trivers,[1468] assim como em Laurence Hurst e Joel Peck.[700]