

## ROTEIRO DA AULA

### Parte I

- Origem do sexo

### Parte II

- Seleção sexual
- Evolução de caracteres sexuais secundários

### Parte III

- Evolução de caracteres sexuais primários



# Sexo é igual a reprodução?

- **Reprodução com sexo:**
  - União de dois genomas + produção de um novo indivíduo



# Sexo é igual a reprodução?

- Reprodução sem sexo
  - Propagação vegetativa
  - Partenogênese (apomixia)



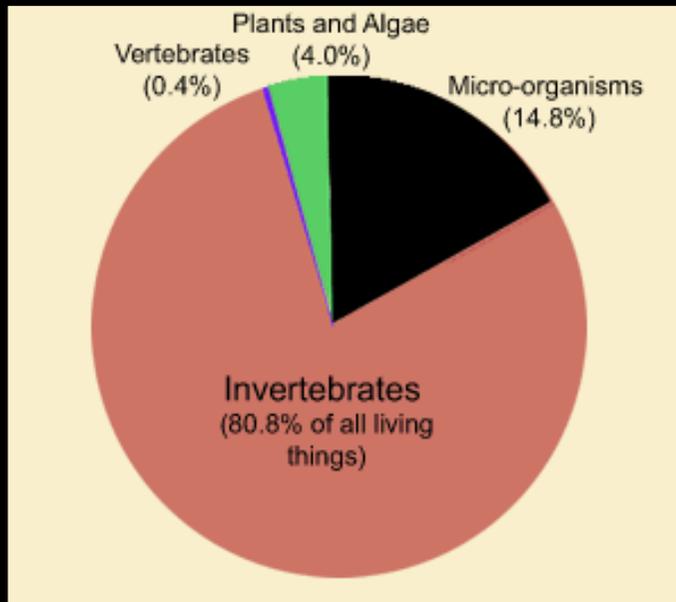
# Sexo é igual a reprodução?

- **Sexo sem reprodução**
  - Trocas genéticas em *Paramecium*



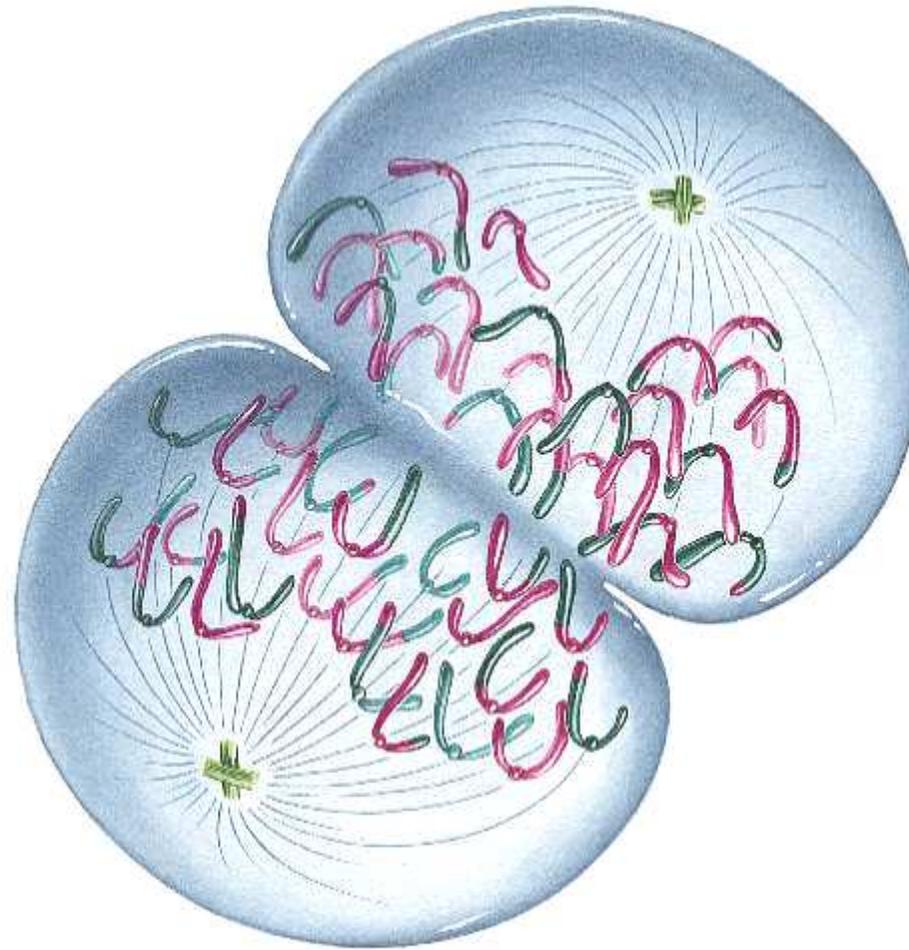
# Custos e benefícios

Vantagens	Desvantagens
<b>Sexual</b>	
<b>Assexual</b>	



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

**Por que a evolução do sexo é difícil de ser compreendida?**



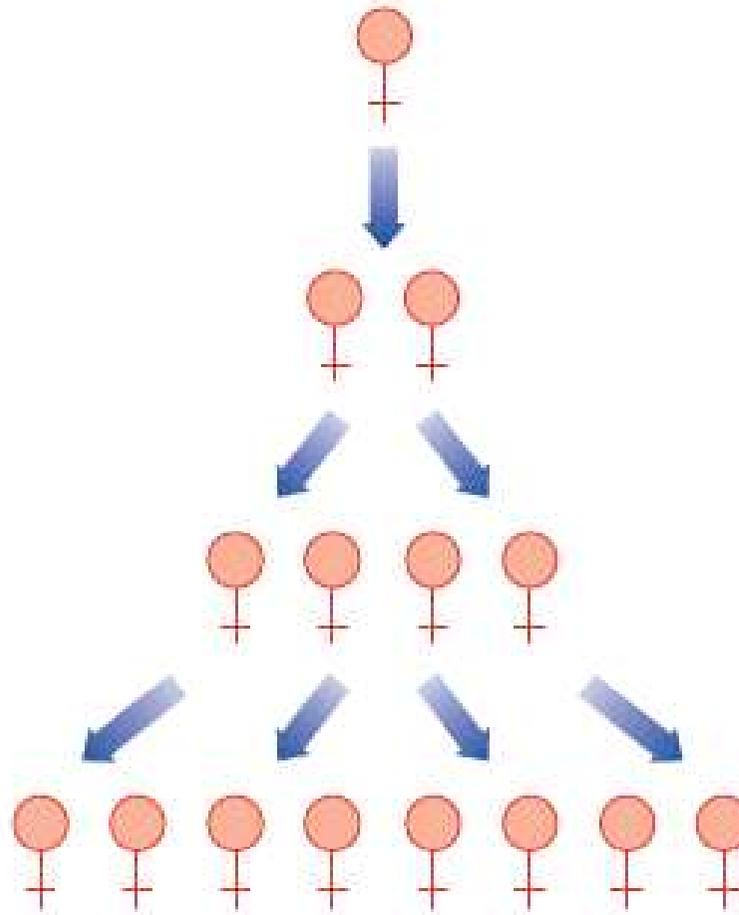
# Susceptibilidade à invasão

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

## Reprodução sexuada



## Reprodução assexuada



## Razão assexuados/total

1/3

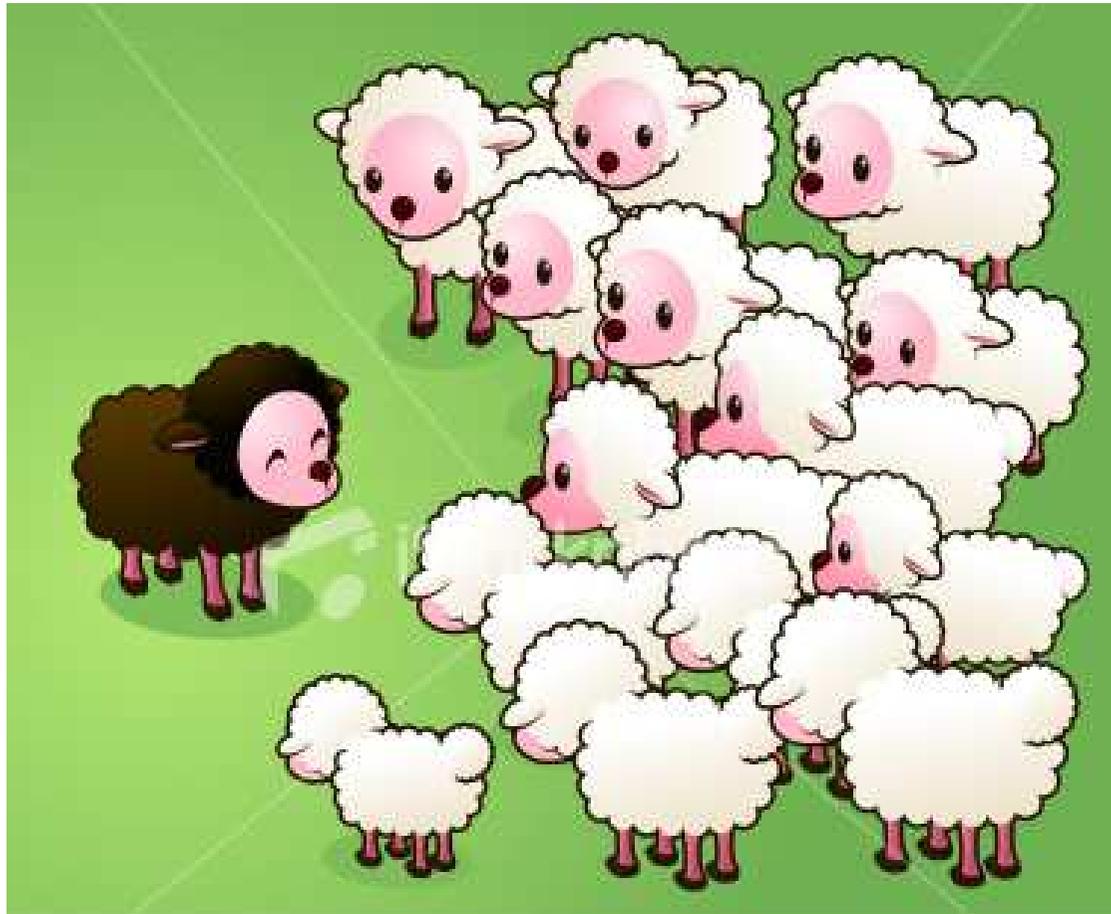
1/2

2/3

4/5

# Conseqüência...

Uma população com 106 indivíduos (razão sexual 1:1)  
sucumbiria a um invasor assexual em apenas 50 gerações



Lively (1996)

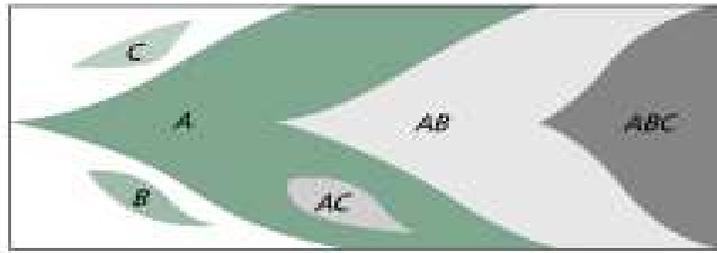
# Hipóteses para explicar a origem e manutenção do sexo



# Maior taxa evolutiva

(a) Assexual: alta taxa de mutações favoráveis

(b) Sexual: alta taxa de mutações favoráveis



Tempo



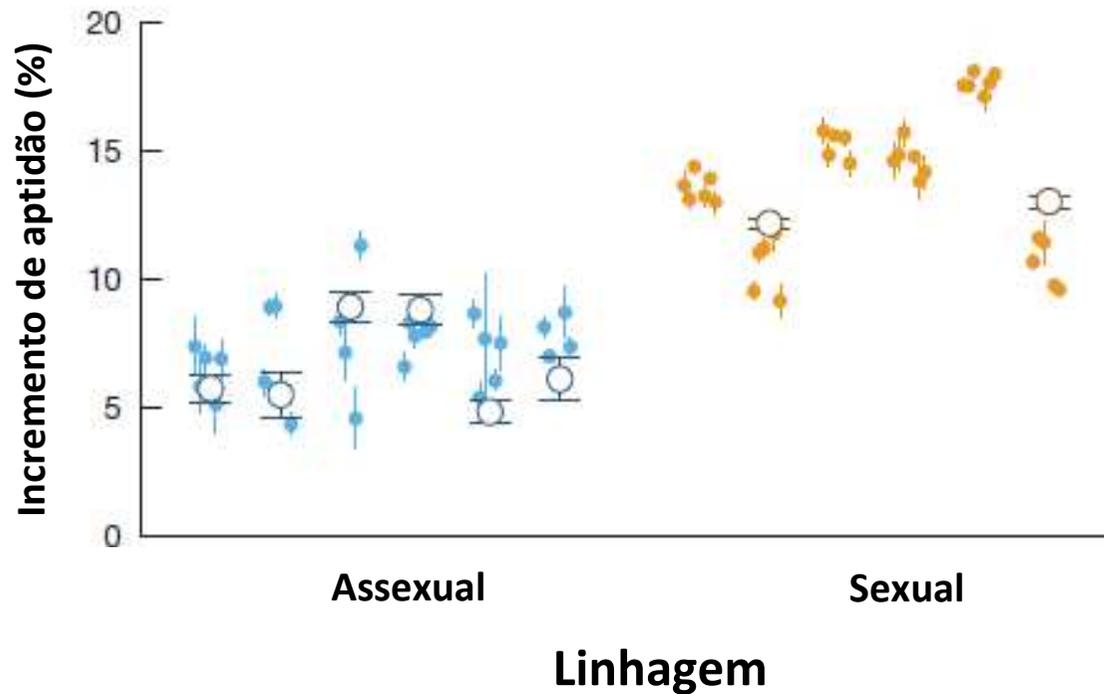
Tempo

# Sex speeds adaptation by altering the dynamics of molecular evolution

Michael J. McDonald<sup>1,2\*</sup>, Daniel P. Rice<sup>1,2\*</sup> & Michael M. Desai<sup>1,2,3</sup>



*Saccharomyces cerevisiae*

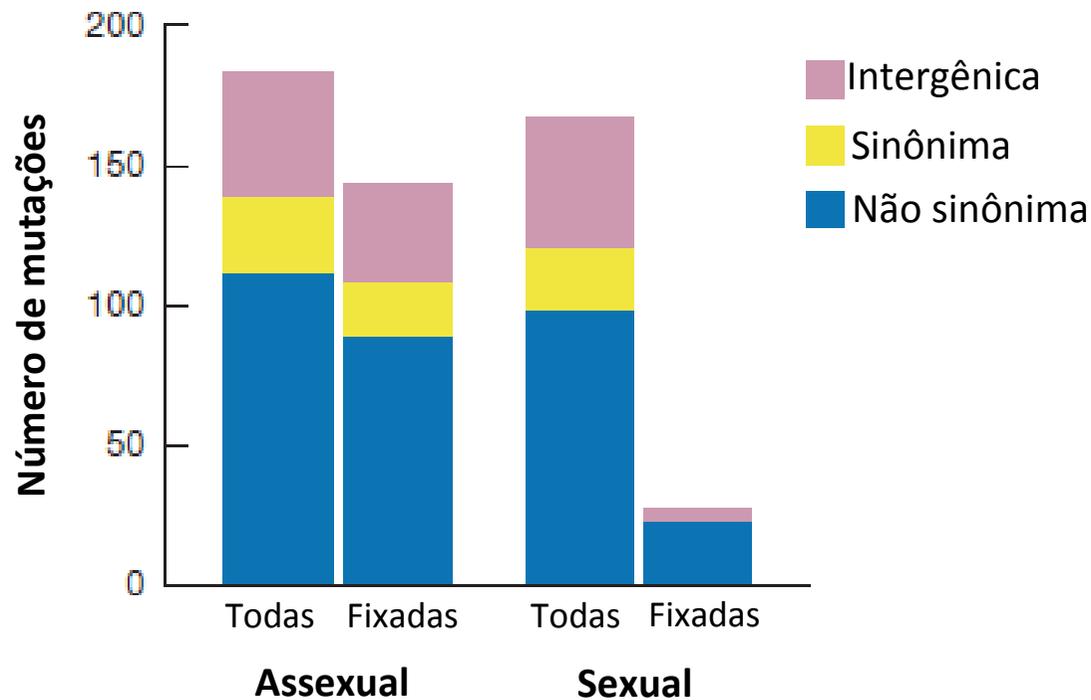


# Sex speeds adaptation by altering the dynamics of molecular evolution

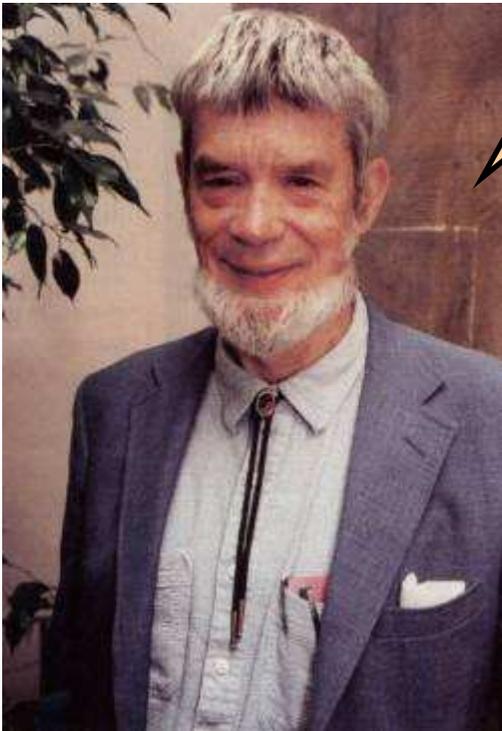
Michael J. McDonald<sup>1,2\*</sup>, Daniel P. Rice<sup>1,2\*</sup> & Michael M. Desai<sup>1,2,3</sup>



*Saccharomyces cerevisiae*



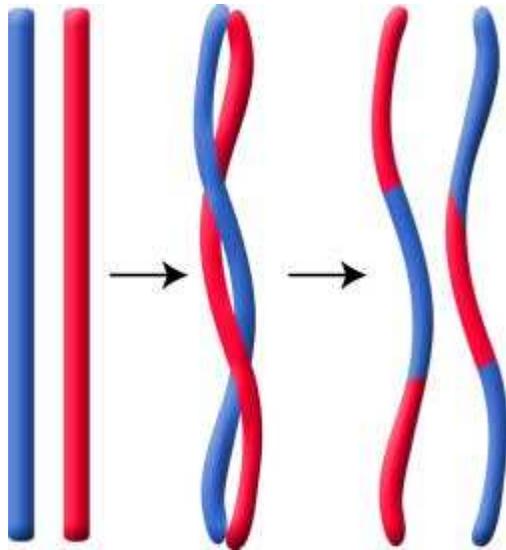
# Desafio de explicar o sexo



“O maior quebra-cabeça pendente na biologia evolutiva”

Uma resposta convincente para a existência do sexo implica em encontrar **vantagens a curto prazo**, que favoreçam **os indivíduos** sexuais

# Vantagem 1: “limpeza genômica”

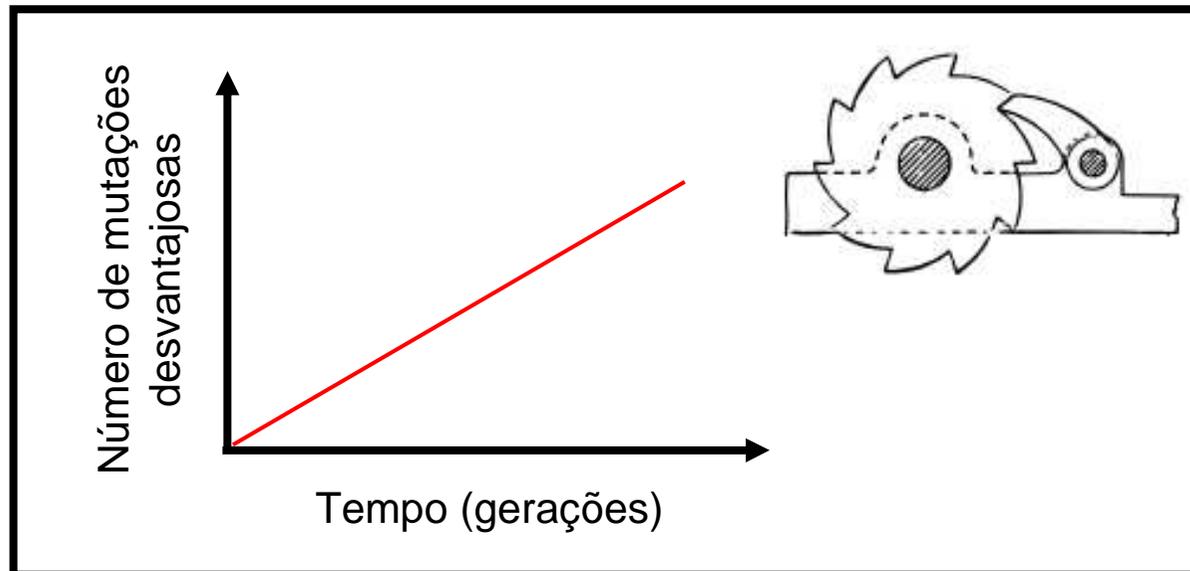
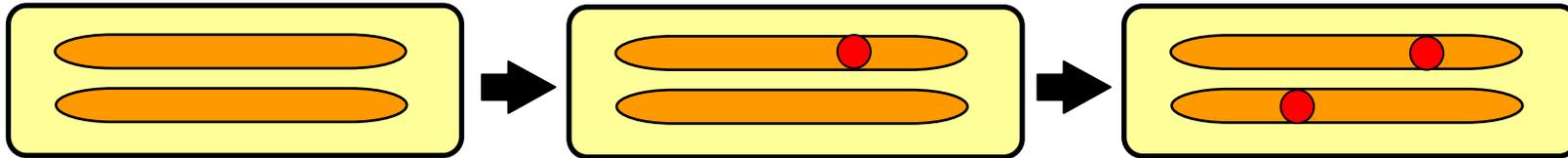


**Com sexo e a recombinação a seleção se torna mais eficiente para remover mutações desvantajosas do genoma**



# A “catraca de Muller”

Acúmulo de mutações desvantajosas ao longo das gerações

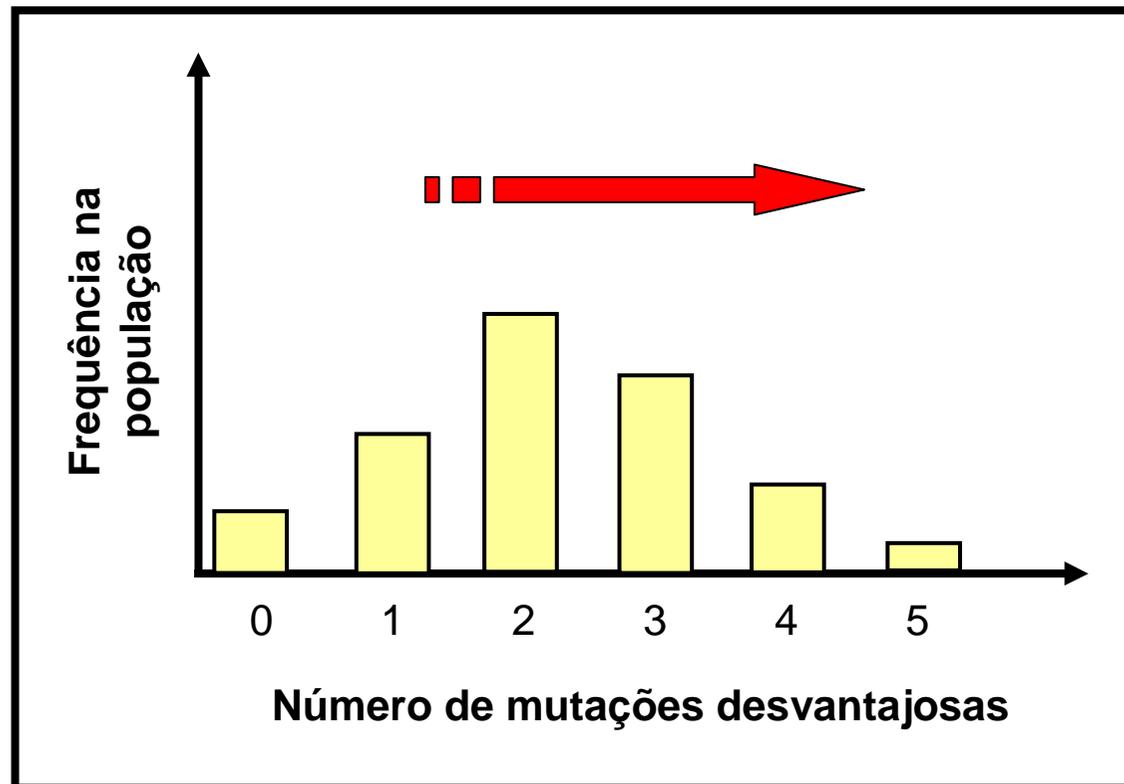


Muller (1932)



# A “catraca de Muller”

Acúmulo de mutações desvantajosas ao longo das gerações

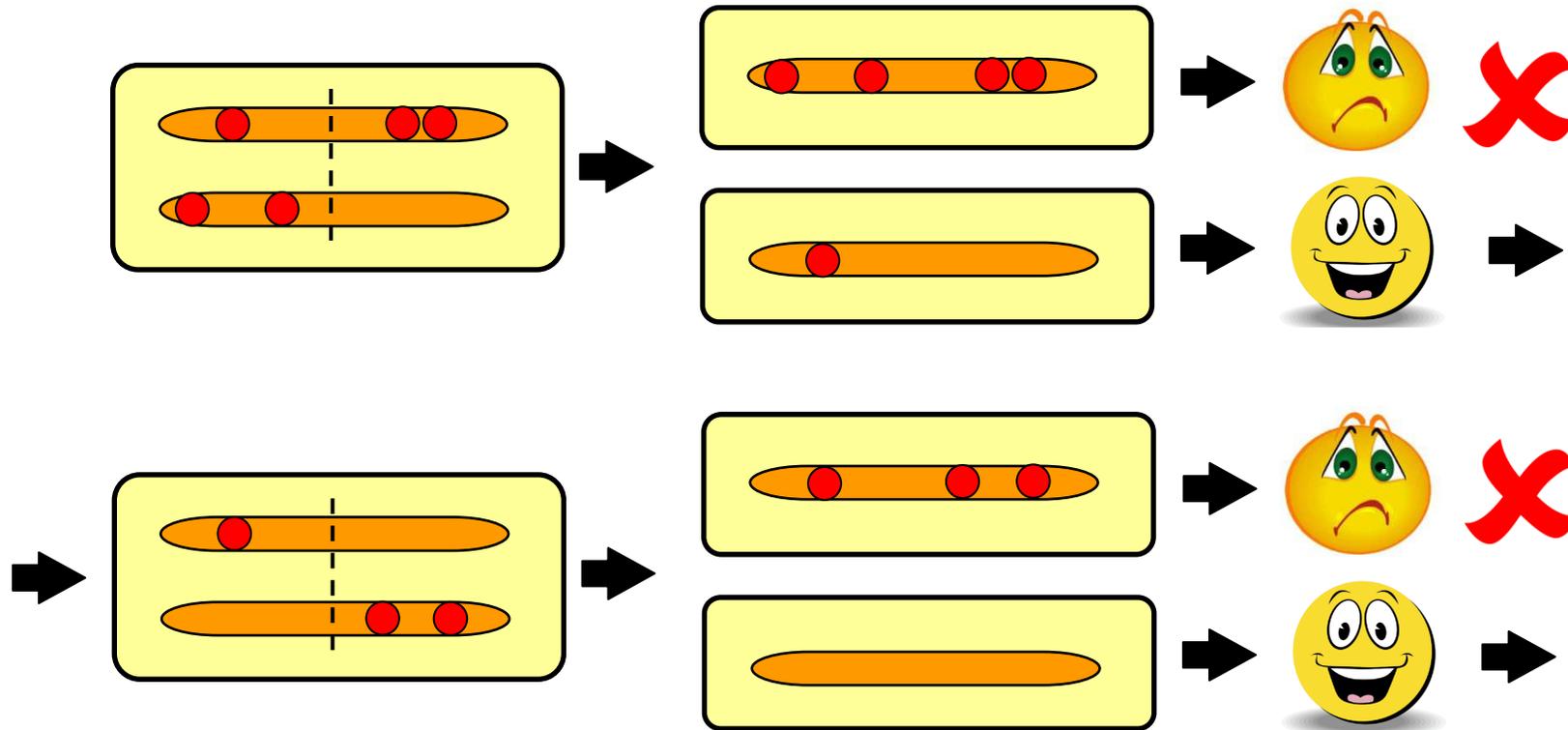


Muller (1932)



# Teoria Mutacional do Sexo

Sexo reverte a catraca e “limpa” o genoma



Kondrashov (1988)

# Teoria Mutacional do Sexo



# Teoria Mutacional do Sexo

- Condição para que a seleção natural favoreça o sexo apesar do seu custo de 50%:

- Mutações desvantajosas abundantes



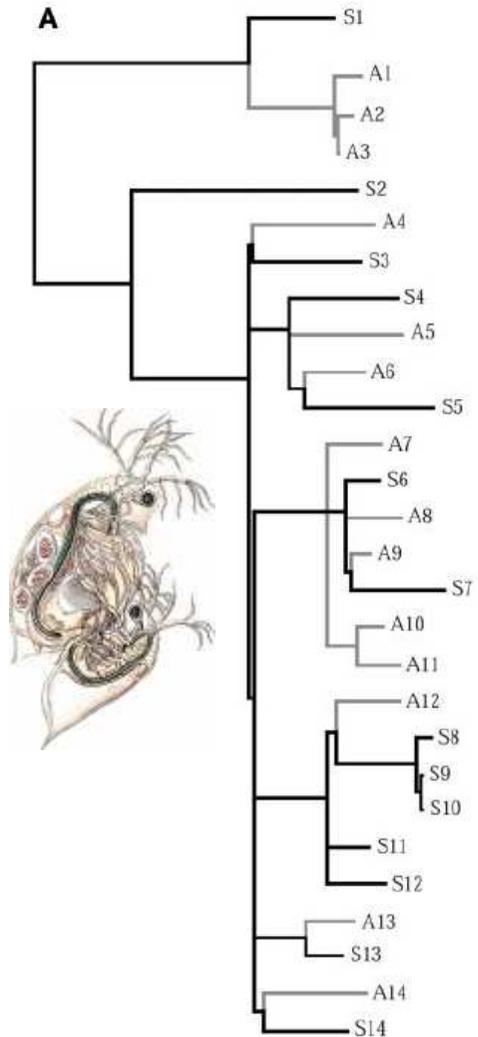
Sexo favorecido, pois aumenta eficiência de remoção de mutações desvantajosas

# Teoria Mutacional do Sexo

- A teoria prevê que a reprodução sexuada é vantajosa quando o número de mutações deletérias por geração é maior do que 1

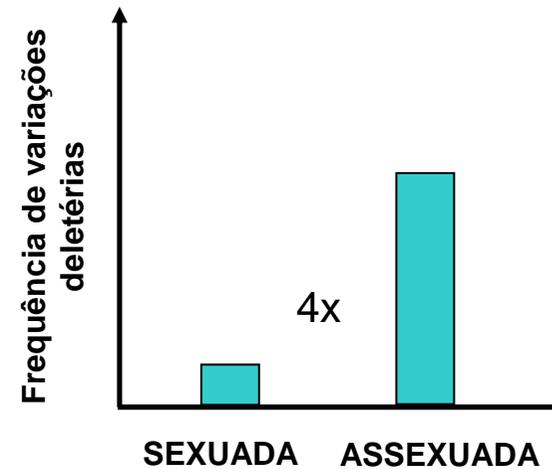
Organismo	Taxa de mutação por nucleotídeo	Comprimento do DNA	Ciclos celulares por geração	Número total de mutações	Número de mutações deletérias
Bactéria	$10^{-9}$ a $10^{-10}$	$10^6$	1	$\ll 1$	$\ll 1$
Drosófila	$10^{-9}$ a $10^{-10}$	$3,6 \times 10^8$	20	4	$> 1$
Humano	$10^{-9}$ a $10^{-10}$	$6,6 \times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

# Teoria Mutacional do Sexo



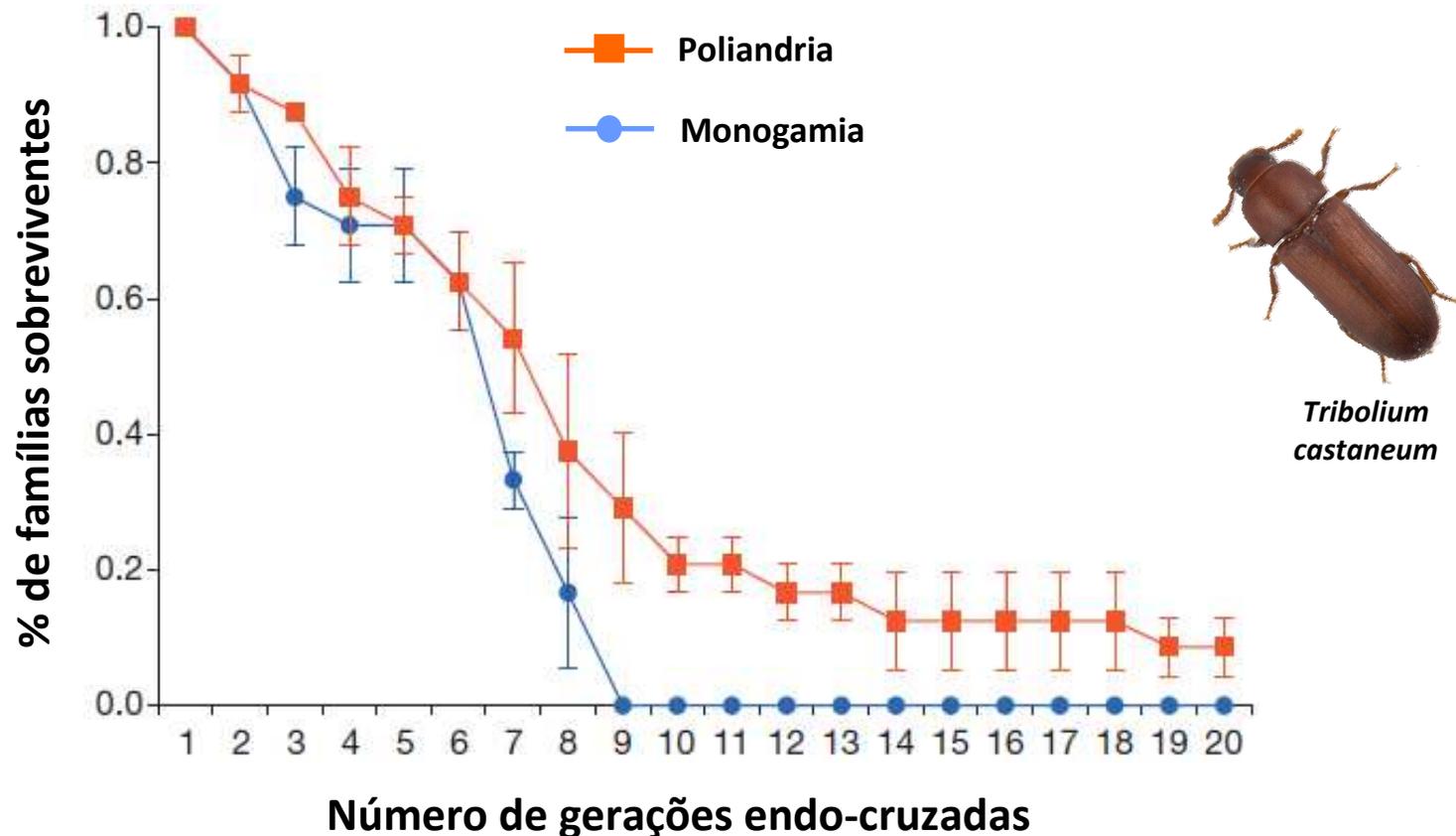
*Daphnia pulex*

- 14 populações sexuadas
- 14 populações assexuadas

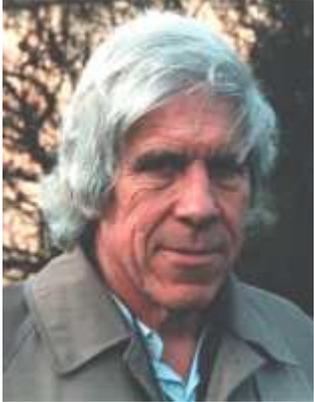


**Há acúmulo de polimorfismos deletérios de aminoácidos em genes que codificam proteínas**

## Sexual selection protects against extinction



**A selecionarem os machos maiores e em melhor condição, as fêmeas indiretamente expurgam genes deletérios da população**



## Vantagem 2: resistência a parasitas

### A hipótese da Rainha Vermelha



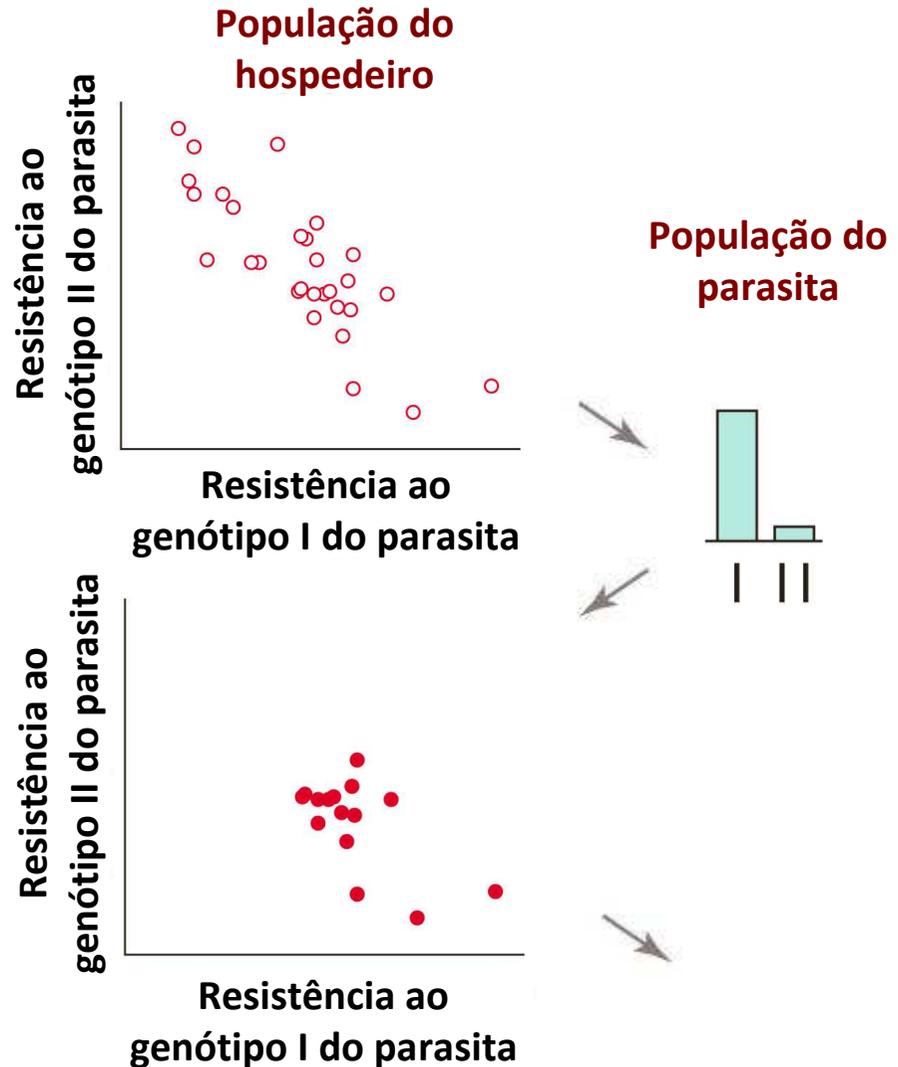
O sexo pode recriar genótipos vantajosos que foram perdidos, pois não tinham aptidão elevada na geração anterior

Hamilton (1980)

# A hipótese da Rainha Vermelha

Em dado um hospedeiro, os indivíduos exibem uma relação negativa entre a resistência aos genótipos I e II de um dado parasita

Dada a maior abundância relativa do genótipo I, a seleção favorece os hospedeiros mais resistentes a este genótipo



Nesse novo cenário, a maioria dos hospedeiros é resistente ao genótipo I, porém suscetível ao genótipo II do parasita

O incremento da frequência de parasitas com o genótipo II cria nova pressão seletiva que favorece hospedeiros resistentes a este genótipo

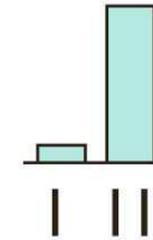
Nesse novo cenário, a maioria dos hospedeiros é resistente ao genótipo II, porém suscetível ao genótipo I do parasita



Seleção dependente de frequência favorece os parasitas com o genótipo II

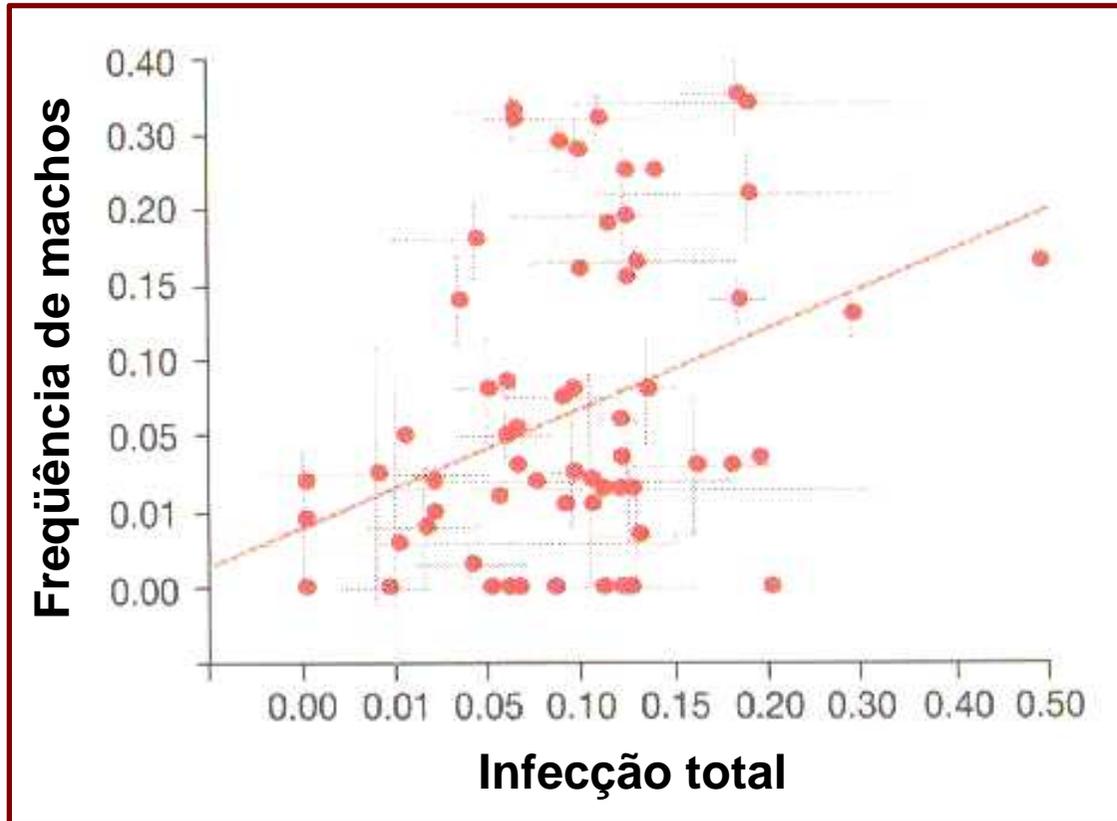


Recombinação permite a rápida recriação de genótipos vantajosos



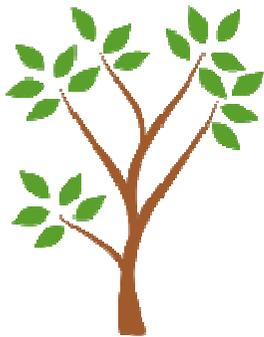
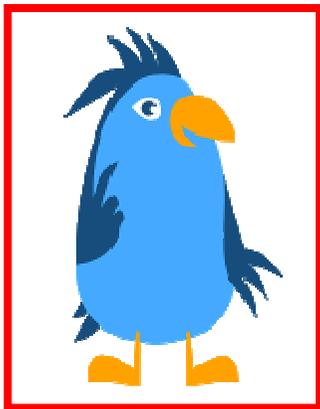
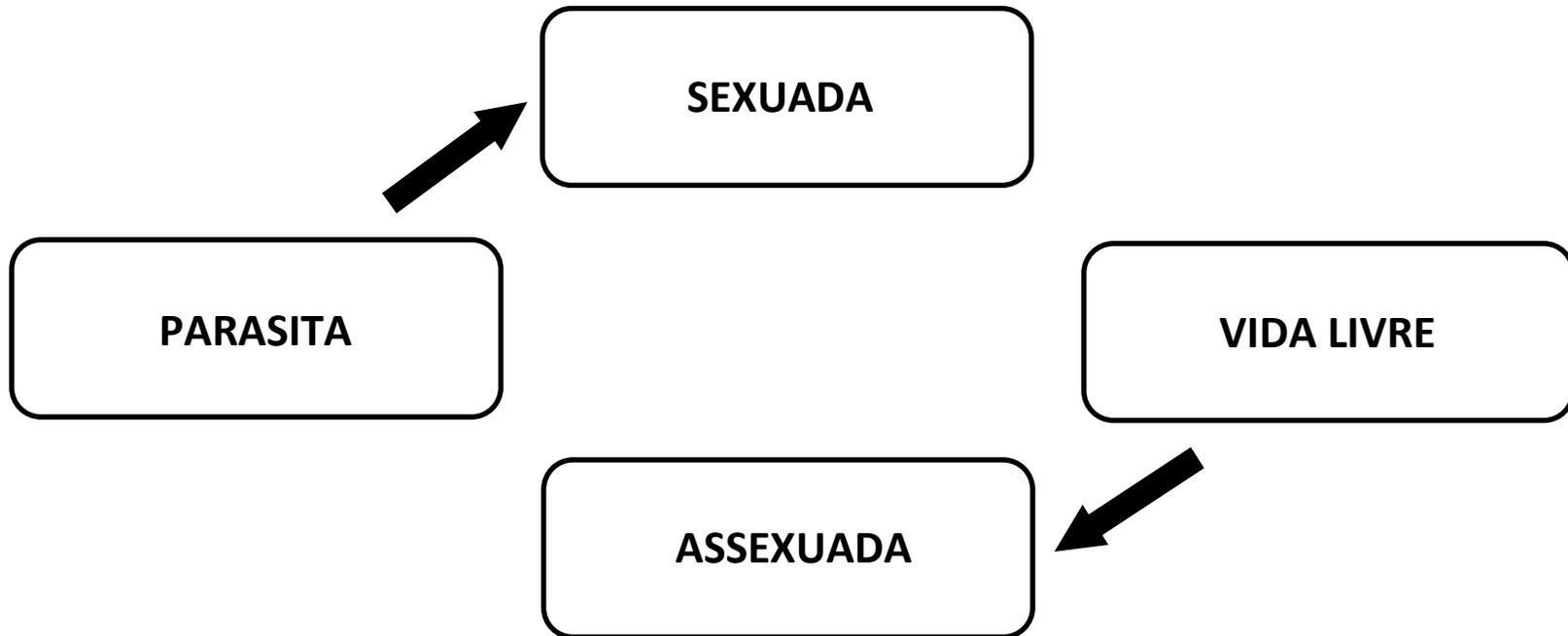
# Sexo e parasitas

Infecção de caramujos *Potamopyrgus antipodarum* por tremátodos





# Sexo e parasitas





**VOLTAMOS  
EM 15 MINUTOS**

**O que é um macho?**

**O que é uma fêmea?**

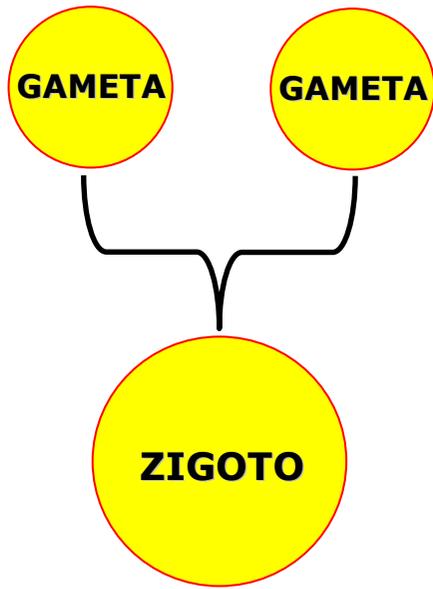


**O que é um macho?**  
**O que é uma fêmea?**



**PRÉ-CAMBRIANO**  
**(ca. 3 bilhões de anos)**



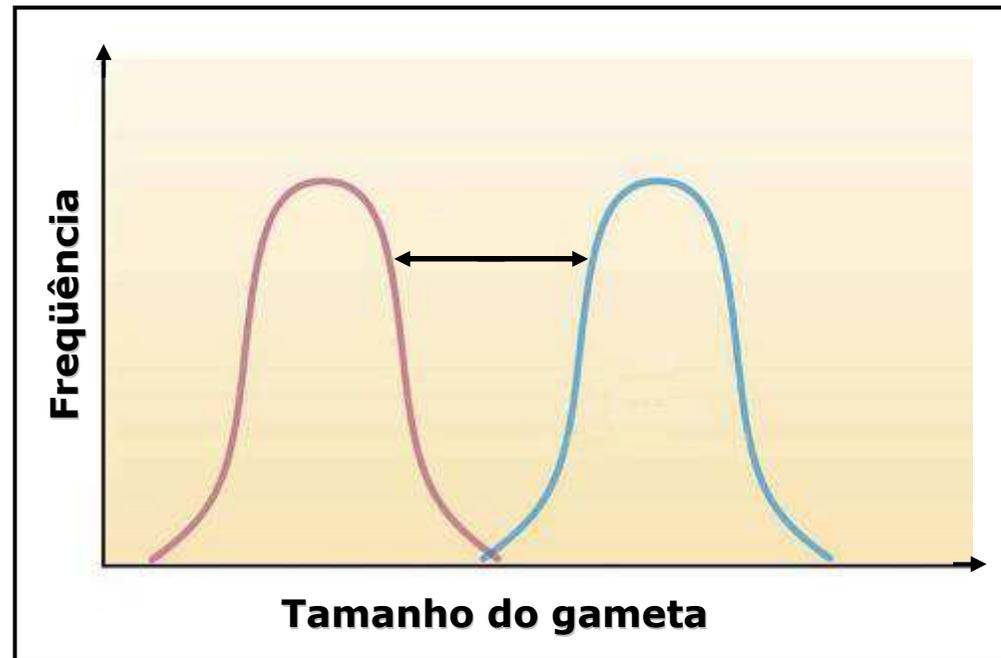
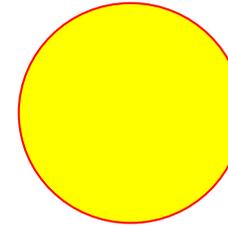
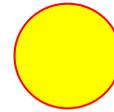


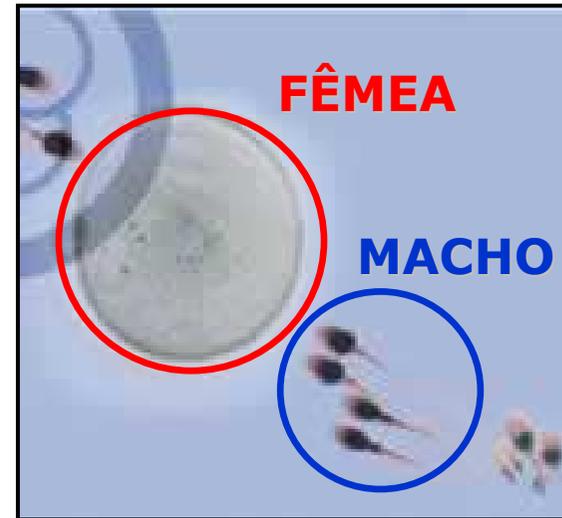
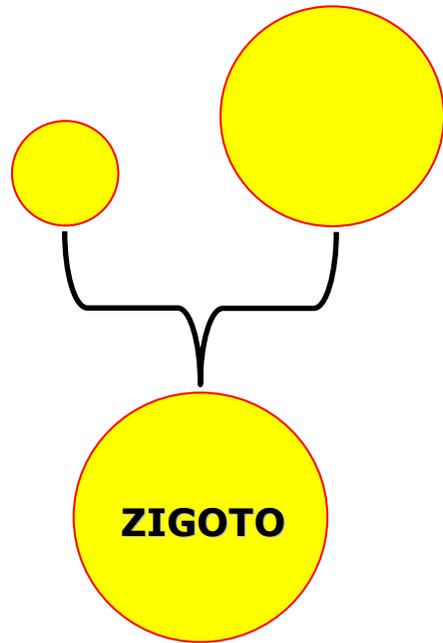
## ISOGAMIA

**ISO = IGUAL  
GAMIA = GAMETA**

Produção de  
muitos gametas

Gametas com  
muitas reservas



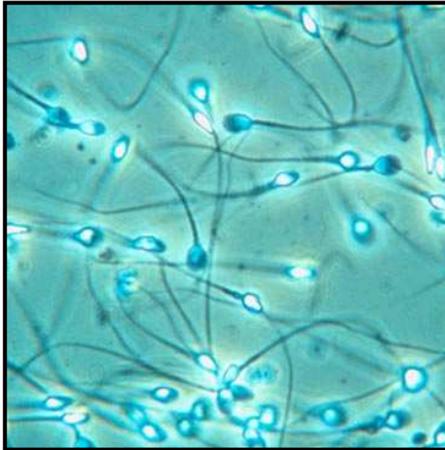


## **ANISOGAMIA**

**AN = NEGAÇÃO**  
**ISO = IGUAL**  
**GAMIA = GAMETA**



# Definição dos sexos

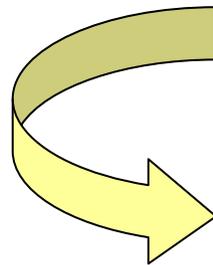
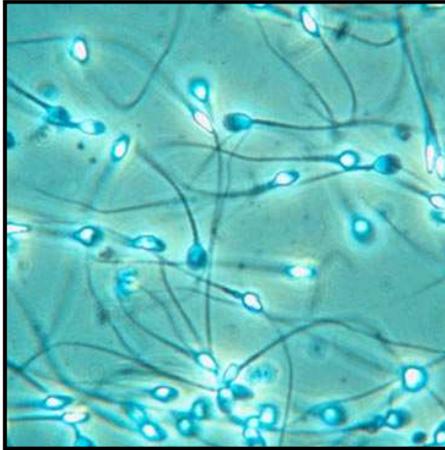


**Macho é o indivíduo que possui gametas pequenos e móveis**



**Fêmea é o indivíduo que possui gametas grandes e imóveis**

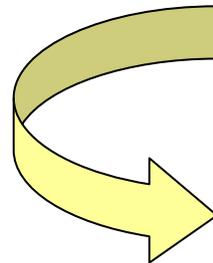
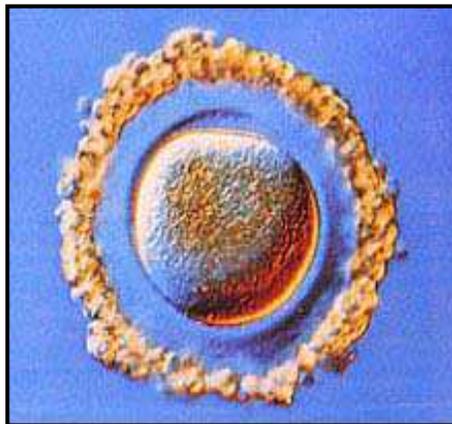
# DIFERENÇA NO INVESTIMENTO REPRODUTIVO DE MACHOS E FÊMEAS



**Produção BARATA**

**MUITO**

**NUMEROSOS**



**Produção CARA**

**POUCO**

**NUMEROSOS**



## **Número máximo de filhotes ao longo de toda a vida**

- **Elefante marinho**

**Machos = 100**

**Fêmeas = 8**



- **Alce vermelho**

**Machos = 24**

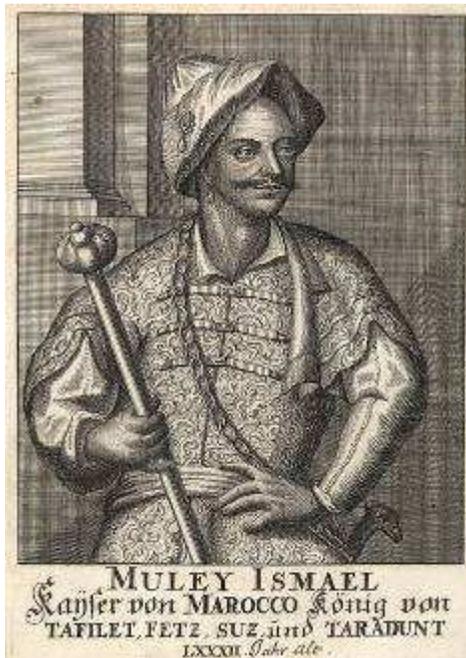
**Fêmeas = 14**



Feodor Vassilyev – século XVIII

**A mulher mais prolífica de toda a história teve 69 filhos**

**< 1.000 óvulos no ovário**



**O homem mais prolífico de toda a história teve 888 filhos**

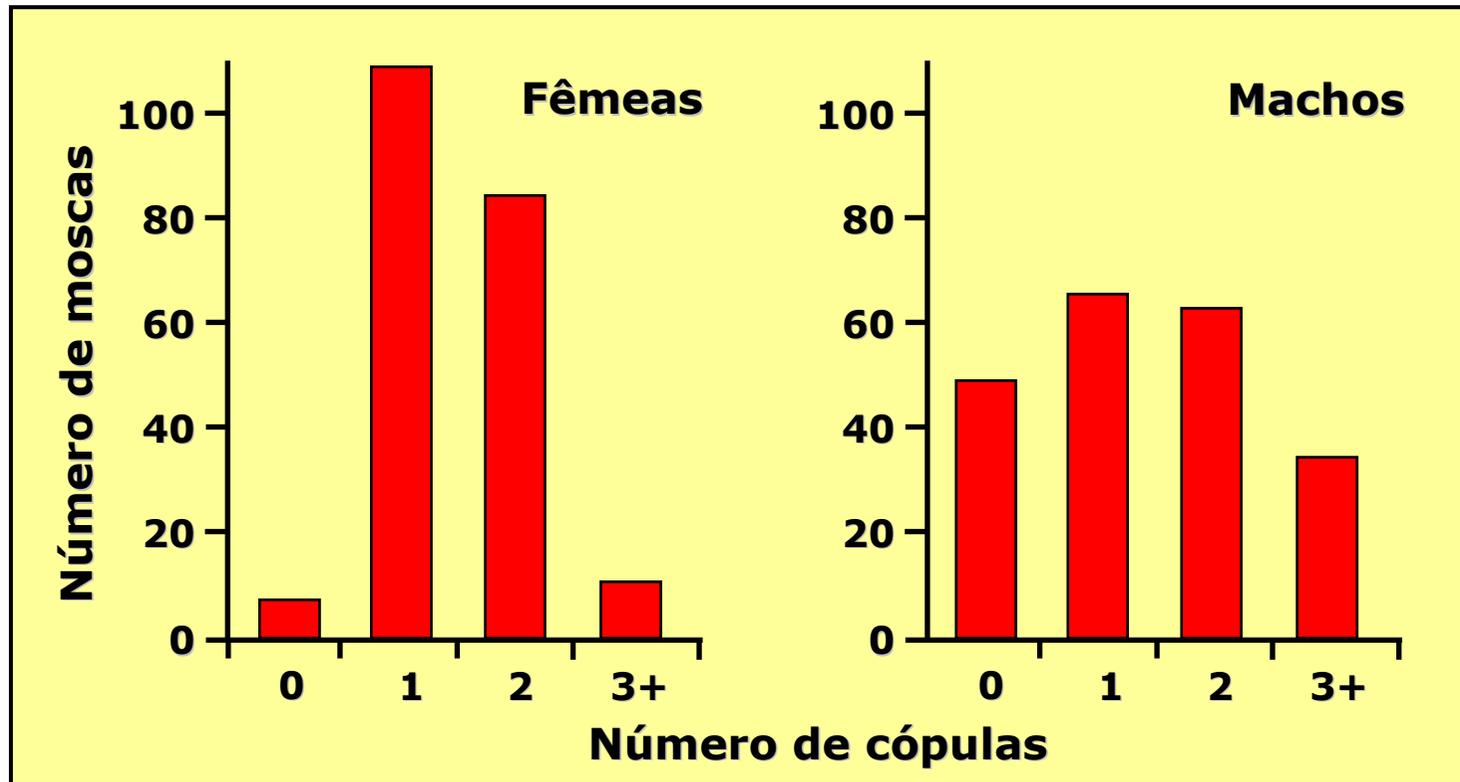
**> 350.000.000 de espermatozóides em cada ejaculação**



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

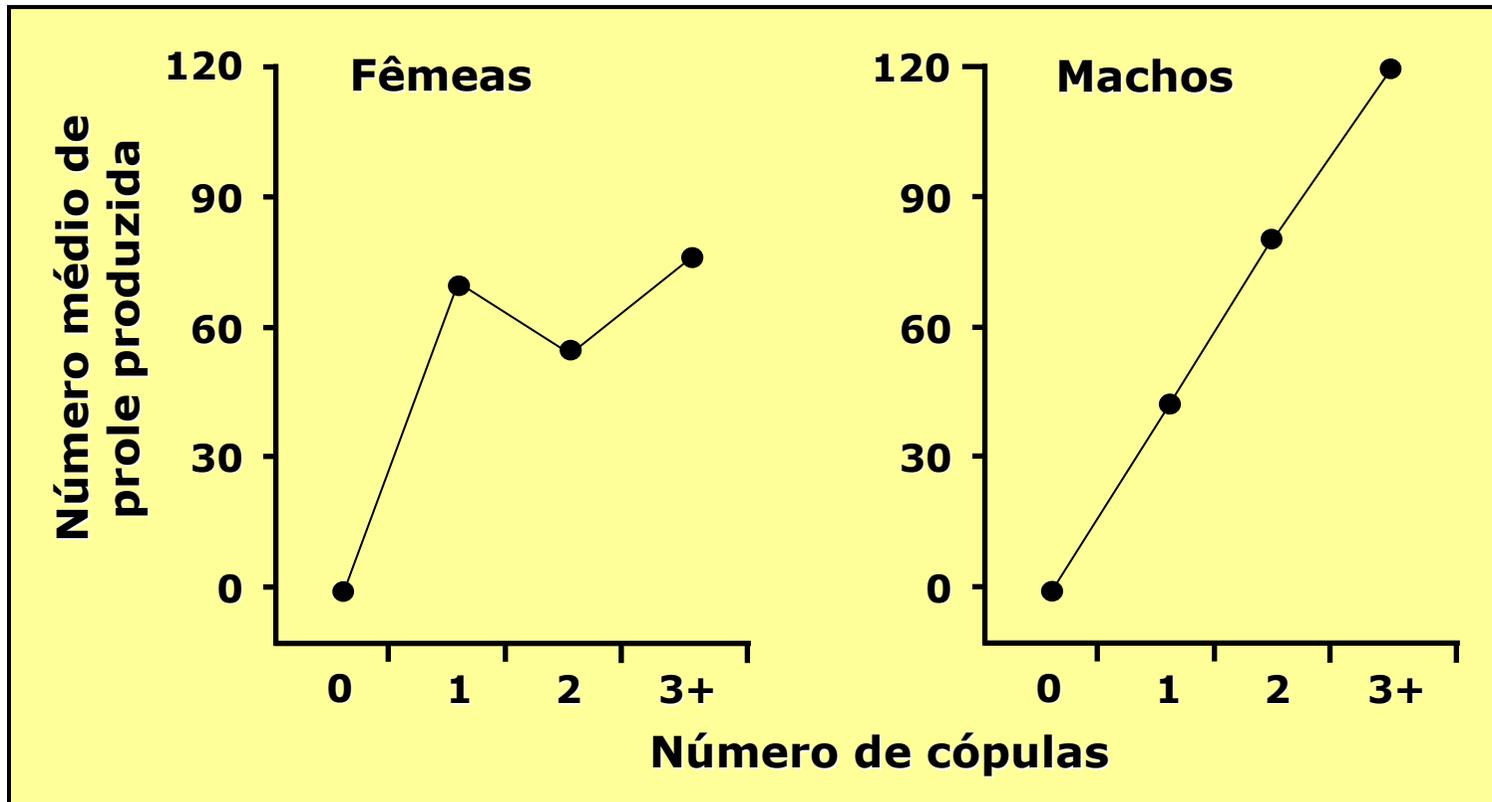
**Bateman (1948)**

# Princípio de Bateman



**2. Nem todos os machos conseguem cópulas**

# Princípio de Bateman



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

# Princípio de Bateman



1



**Parceiros  
escolhidos  
pelas fêmeas**

2



**Parceiros  
escolhidos ao  
acaso**

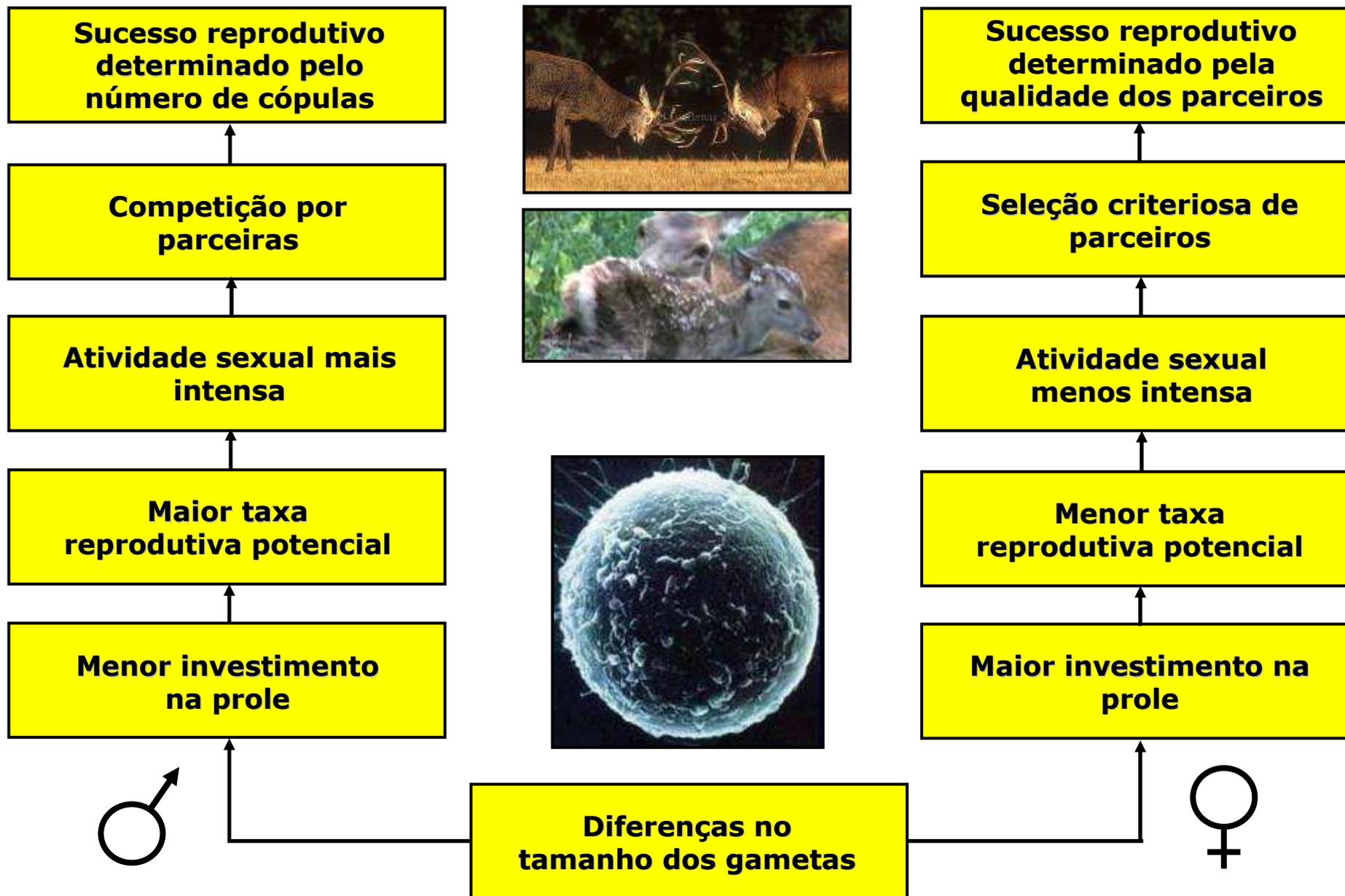
Larvas do grupo 1  
+  
Larvas do grupo 2



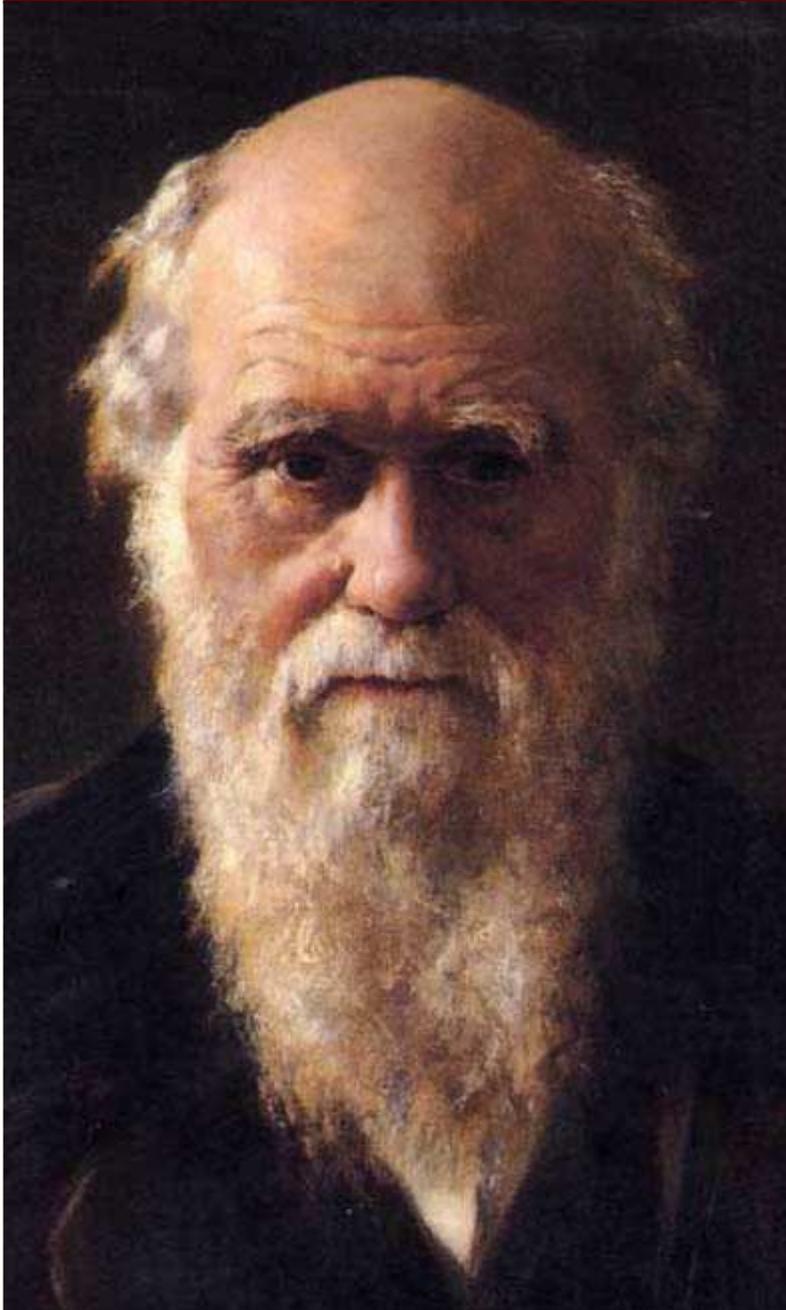
**As larvas do grupo 1 se  
saíram melhor**

**4. O sucesso reprodutivo das fêmeas é determinado pela qualidade dos machos com os quais elas copulam**

# MORAL DA HISTÓRIA



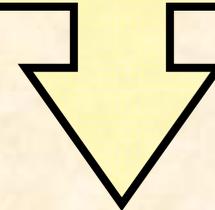
# SELEÇÃO SEXUAL



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

**Machos competem entre si  
pelo acesso às fêmeas**

**Fêmeas criteriosas e  
discriminadoras**



**Variação não aleatória no  
sucesso reprodutivo**

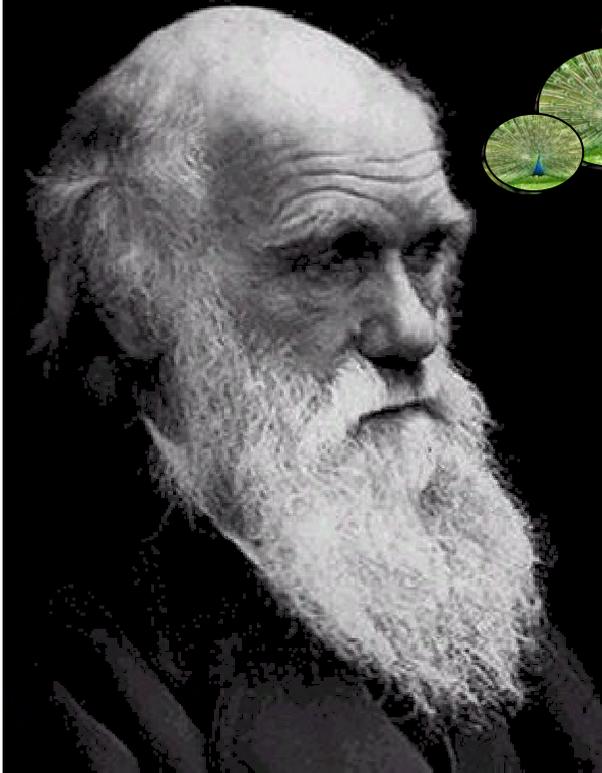
**SELEÇÃO SEXUAL**



**ARMAS: COMPETIÇÃO ENTRE MACHOS PELOS ACESSO ÀS FÊMEAS**

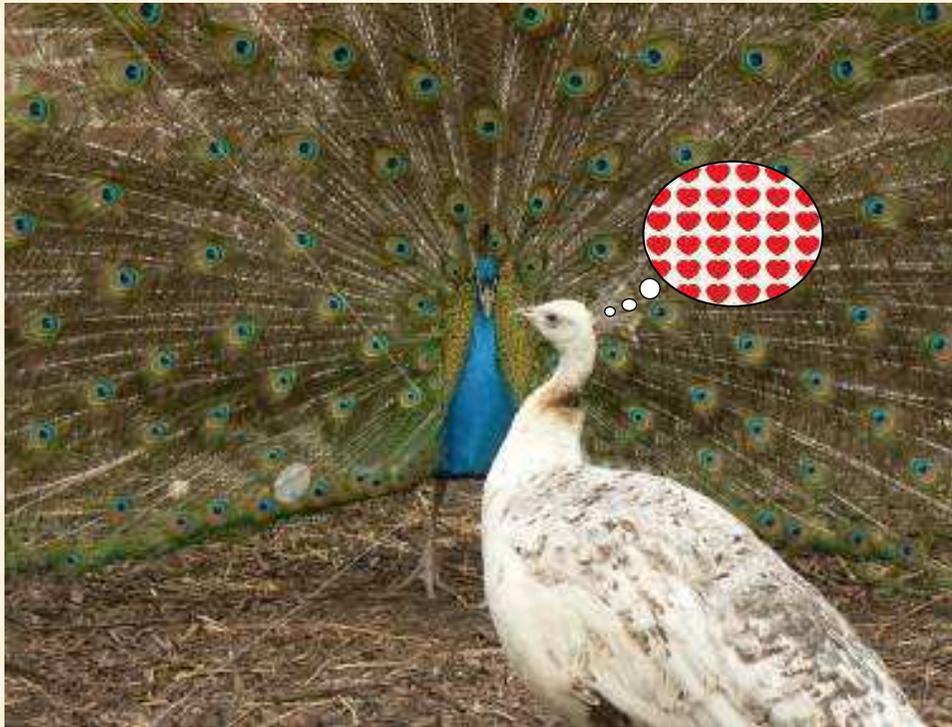


?



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

# FÊMEAS CRITERIOSAS



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

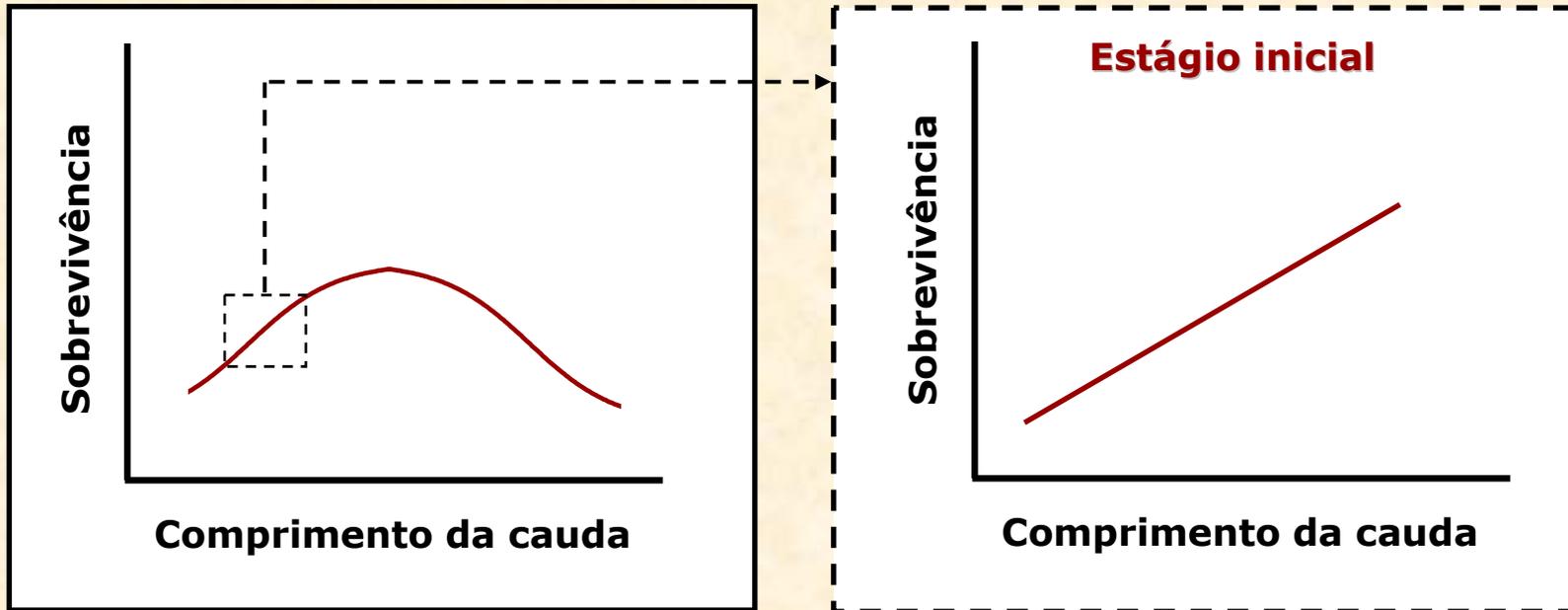
Portanto....

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

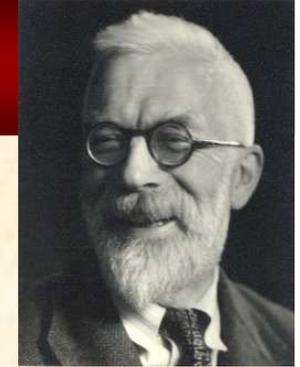
**Mas como evolui a preferência das fêmeas por uma estrutura supostamente desvantajosa?**

# TEORIA DE FISHER (1915)

## PRESSUPOSTO



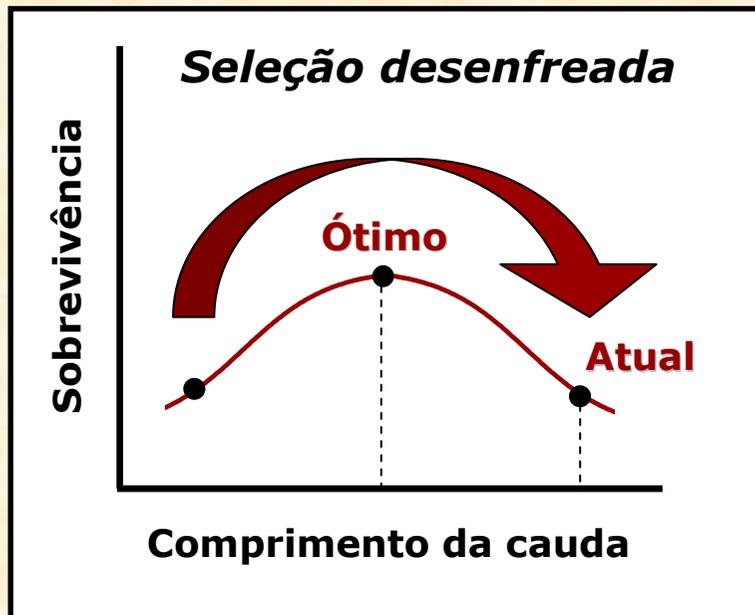
# TEORIA DE FISHER (1915)



Fêmeas escolhem machos ao azar

Fêmea mutante escolhe machos com cauda longa

Machos com cauda longa sobrevivem mais



No estado atual, a menor sobrevivência dos machos de cauda longa é compensada pelo seu maior sucesso reprodutivo

Os filhos dessas mutantes têm cauda longa e sobrevivem mais

As filhas carregam os genes para preferência por cauda longa

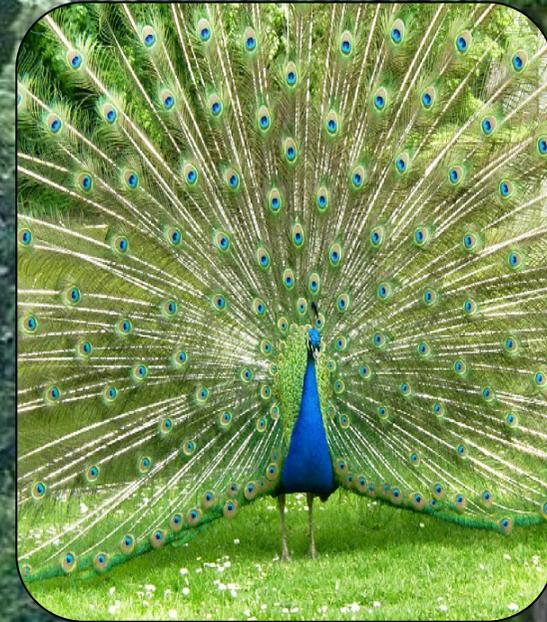
Machos de cauda longa são preferidos pelas fêmeas

A frequência do gene mutante aumenta na população

*Runaway selection*

# TEORIA DE FISHER (1915)

Filhotes  
sobreviverão mais!

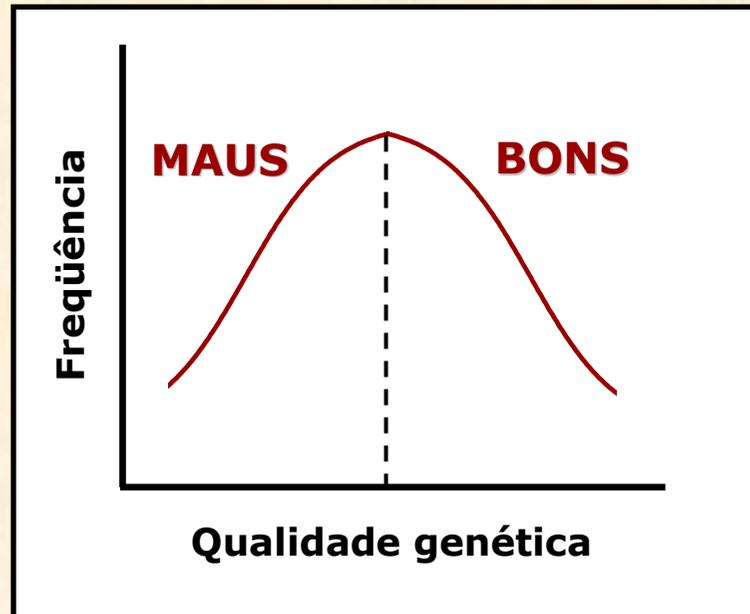
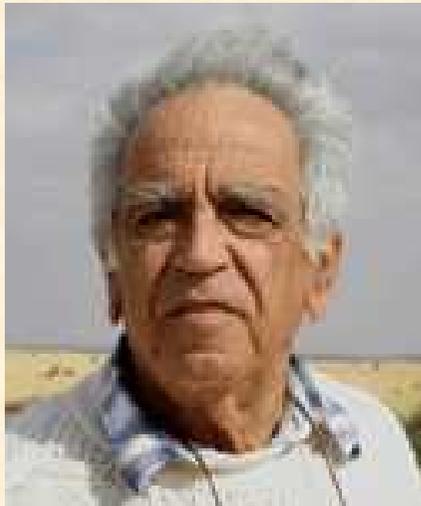


MUTANTE



# TEORIA DE ZAHAVI (1975)

## PRESSUPOSTO



**Como as fêmeas podem reconhecer a qualidade genética nos machos?**

# TEORIA DE ZAHAVI (1975)

## COM QUAL MACHO COPULAR???

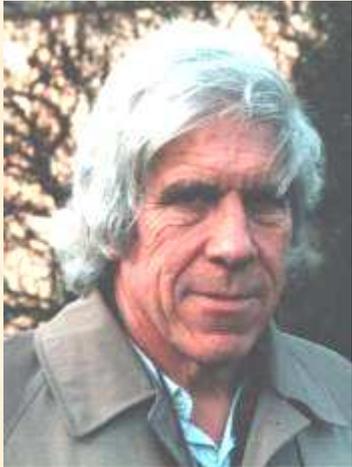
- Quanto maior for a desvantagem, mais atrativo será o macho
- A desvantagem deve ser um sinal custoso que não esteja sujeito a blefes



MACHO 3

**Desvantagens agem como indicadores de qualidade genética dos machos**

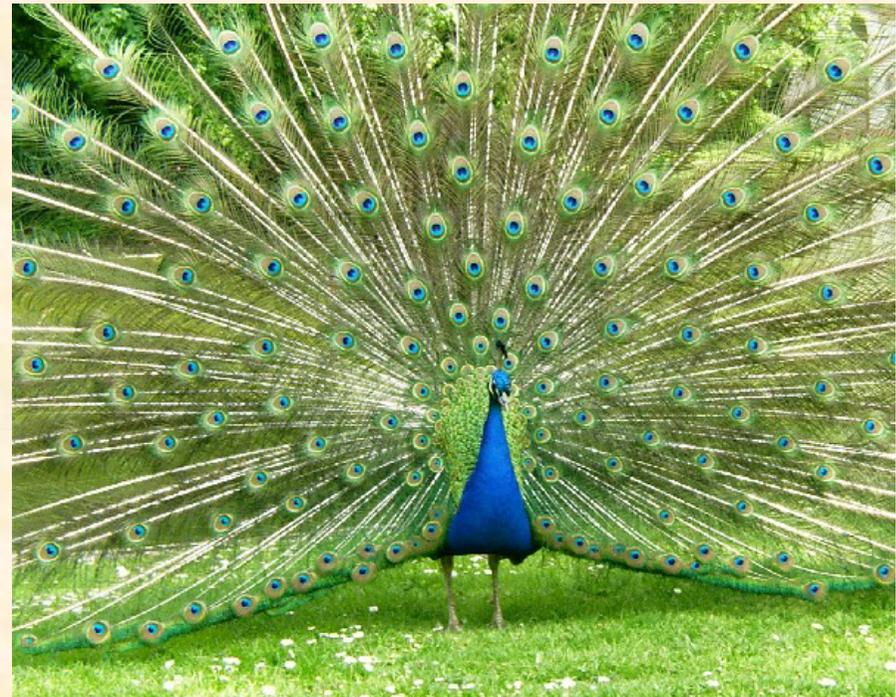
# TEORIA DE HAMILTON & ZUK (1982)



## PRESSUPOSTOS

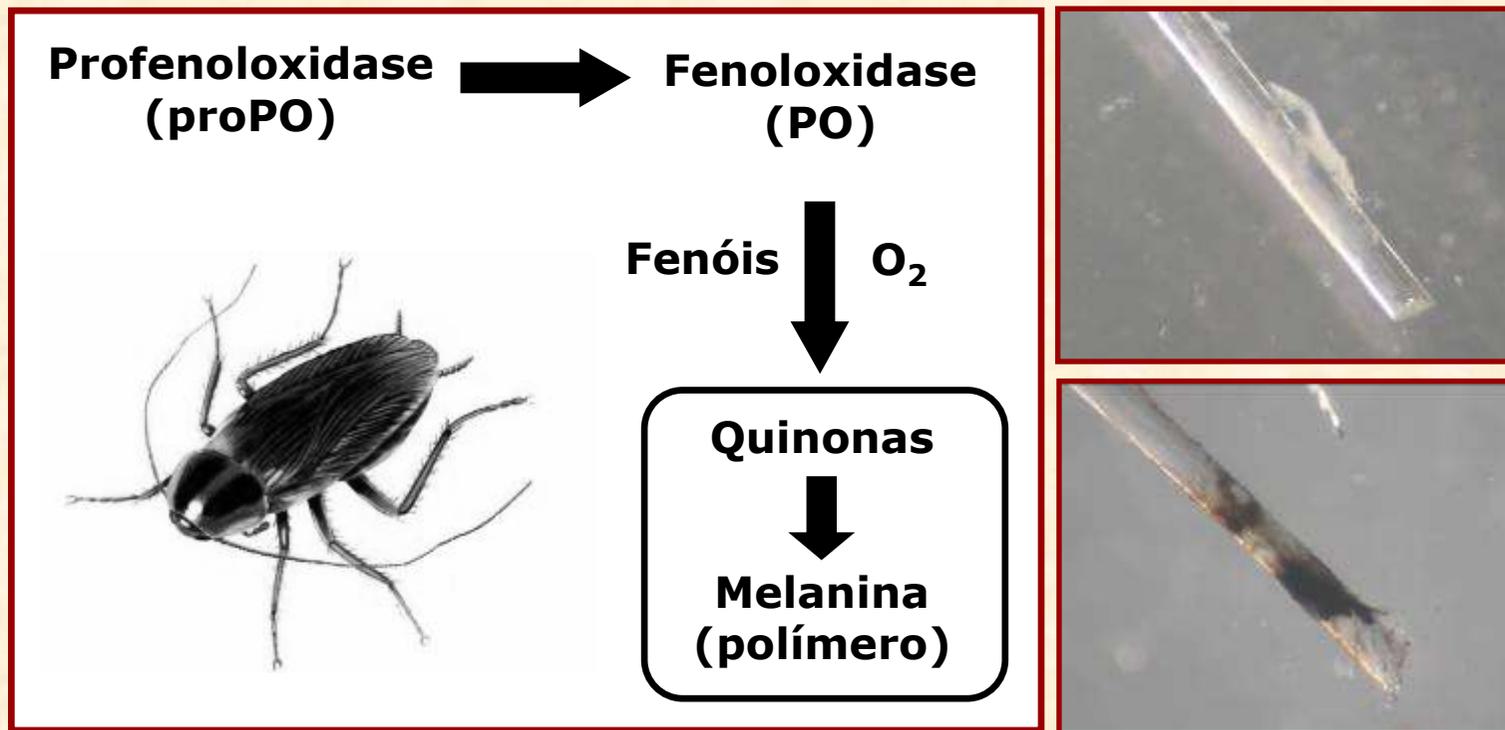
- A resistência a parasitas é herdável
- O parasita debilita o hospedeiro
- A expressão do ornamento depende da condição corporal do macho

**Parasitismo tem papel fundamental na evolução de caracteres que sofrem pressão de seleção inter-sexual, tais como ornamentos**



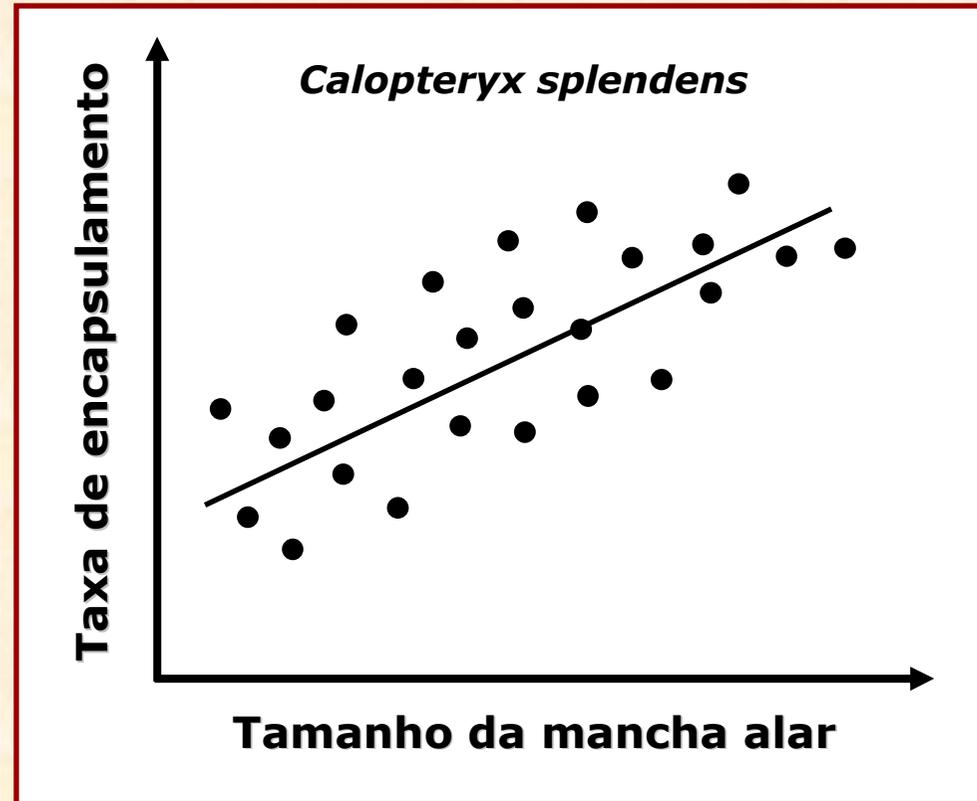
# TEORIA DE HAMILTON & ZUK (1982)

## Sistema imune em insetos



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

# TEORIA DE HAMILTON & ZUK (1982)

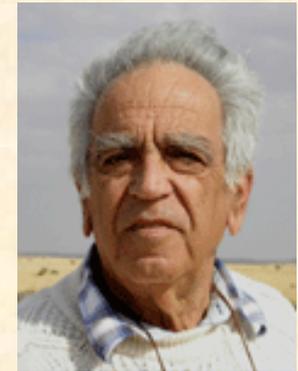


**Machos com maior mancha alar são aqueles em melhor condição, com maior habilidade imunológica**

# COMPARAÇÃO DAS TEORIAS



## SEMELHANÇA



**Preferência por  
uma característica  
exagerada**

**Aumento dessa  
característica ao  
longo do tempo**

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

# COMPARAÇÃO DAS TEORIAS

## DIFERENÇA

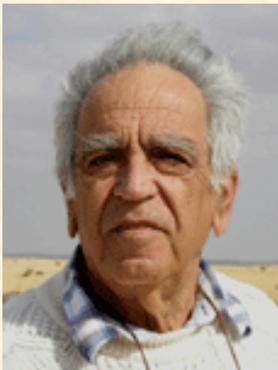


Segundo a teoria de Fisher, as fêmeas continuam escolhendo machos com características exageradas, pois uma mutante que não fizer isso terá filhos menos atrativos

Portanto, a teoria de Fisher requer uma variação herdável nas **características sexuais secundárias** dos **machos**

("FILHO SEXY")

**X**



Para a teoria de Zahavi, a herdabilidade das características exageradas pode ser zero. O importante é que essas características estejam correlacionadas com a qualidade genética dos machos.

Portanto, a teoria de Zahavi requer uma variação herdável na **qualidade genética** da **prole como um todo**

("BONS GENES" ou "INDICADORES DE VIABILIDADE")



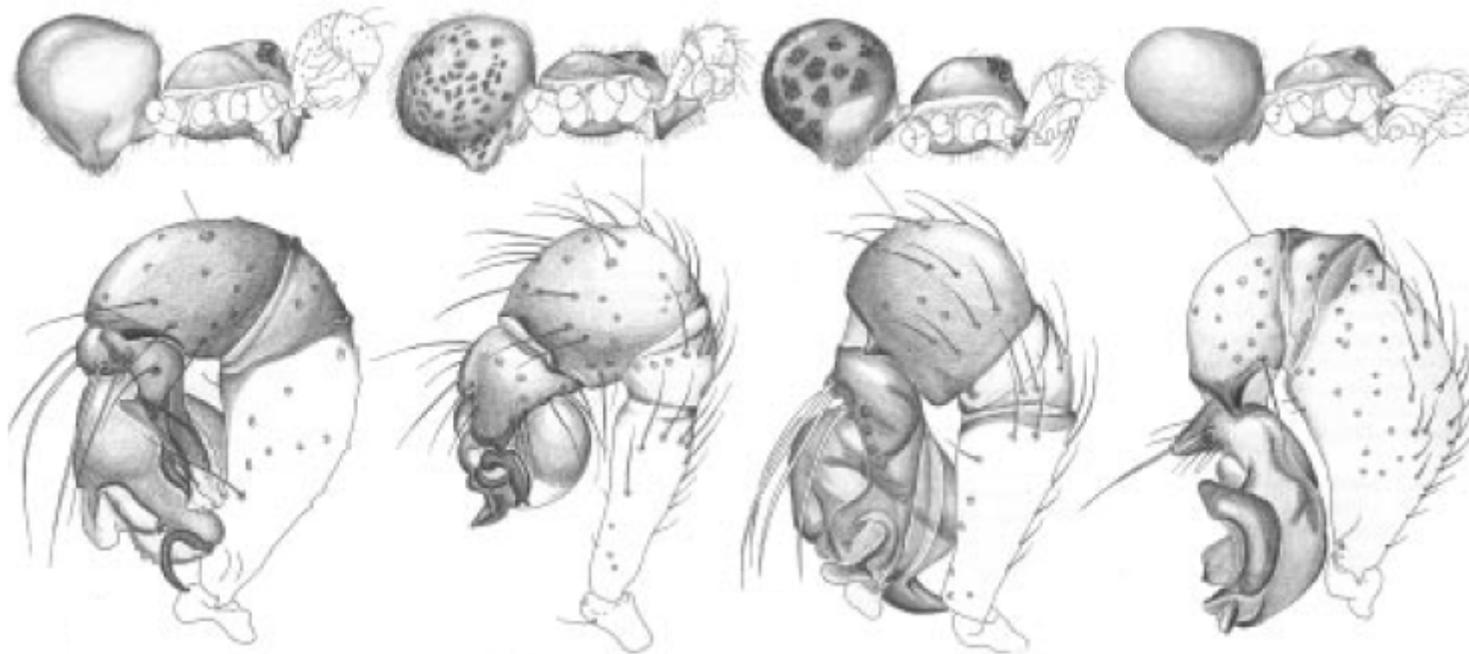
**VOLTAMOS  
EM 15 MINUTOS**

# EVOLUÇÃO DE CARACTERES SEXUAIS PRIMÁRIOS



# TRÊS PADRÕES GERAIS

RÁPIDA

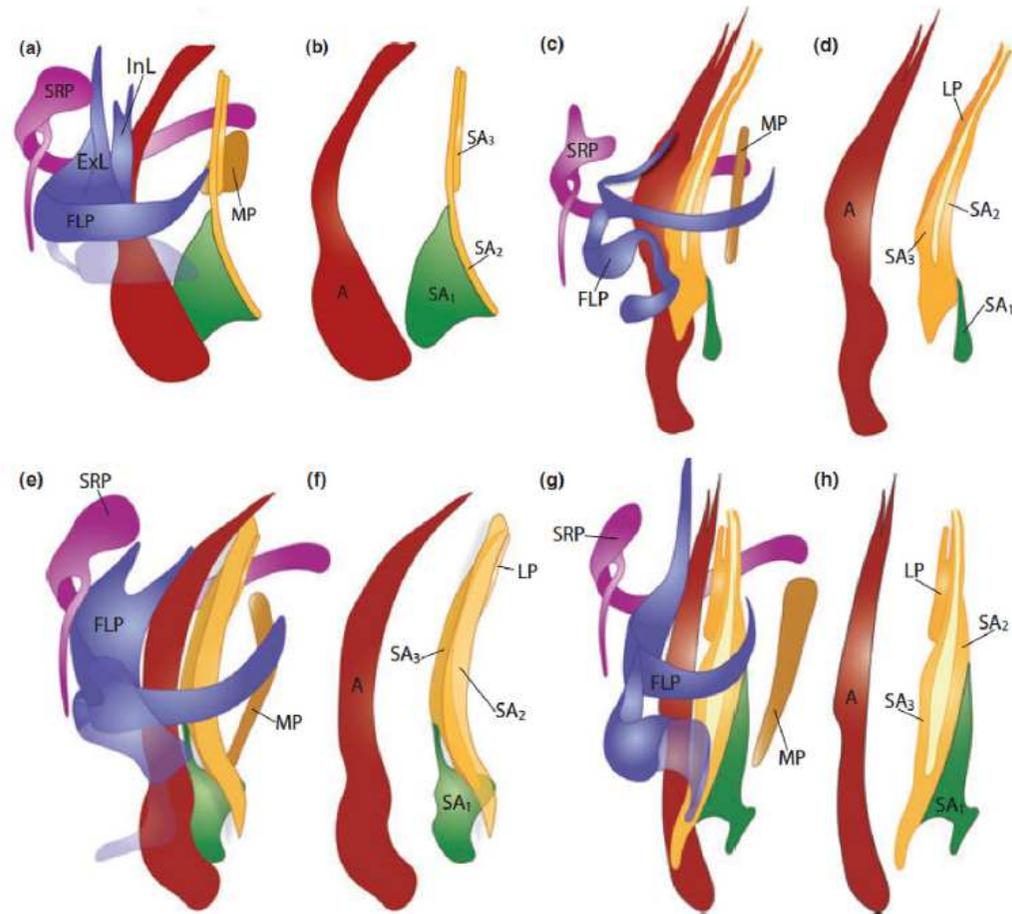


Huber (2003)

*Org. Divers. Evol.*

# TRÊS PADRÕES GERAIS

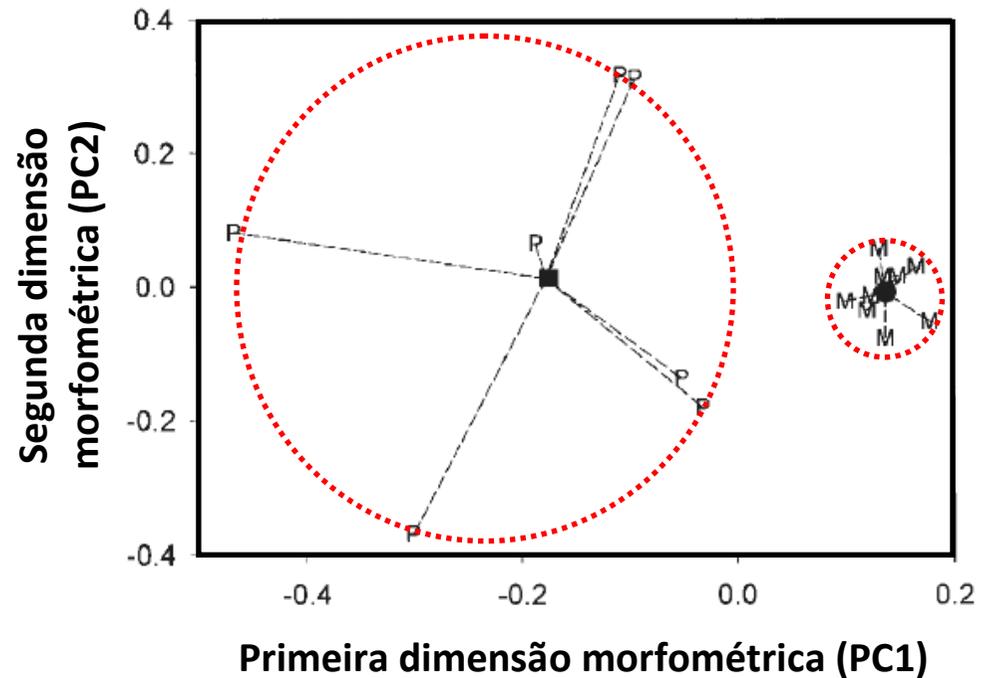
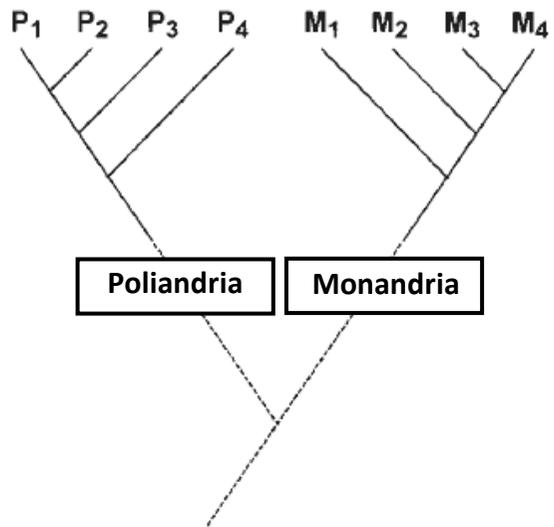
## AUMENTO DE COMPLEXIDADE



*Onthophagus*

# TRÊS PADRÕES GERAIS

## ASSOCIADA À PROMISCUIDADE FEMININA

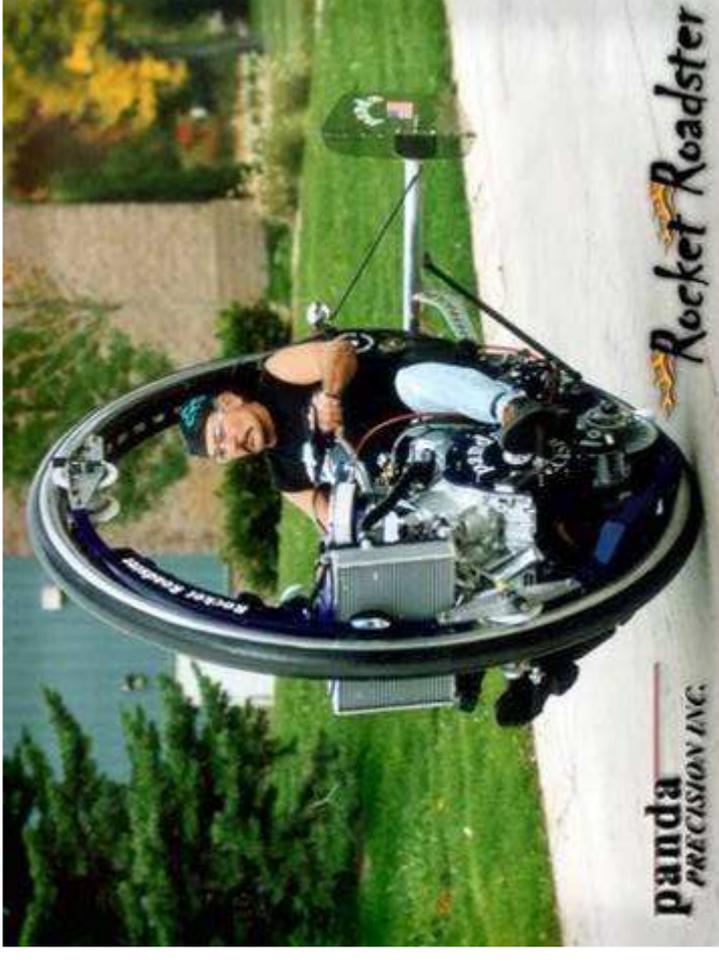
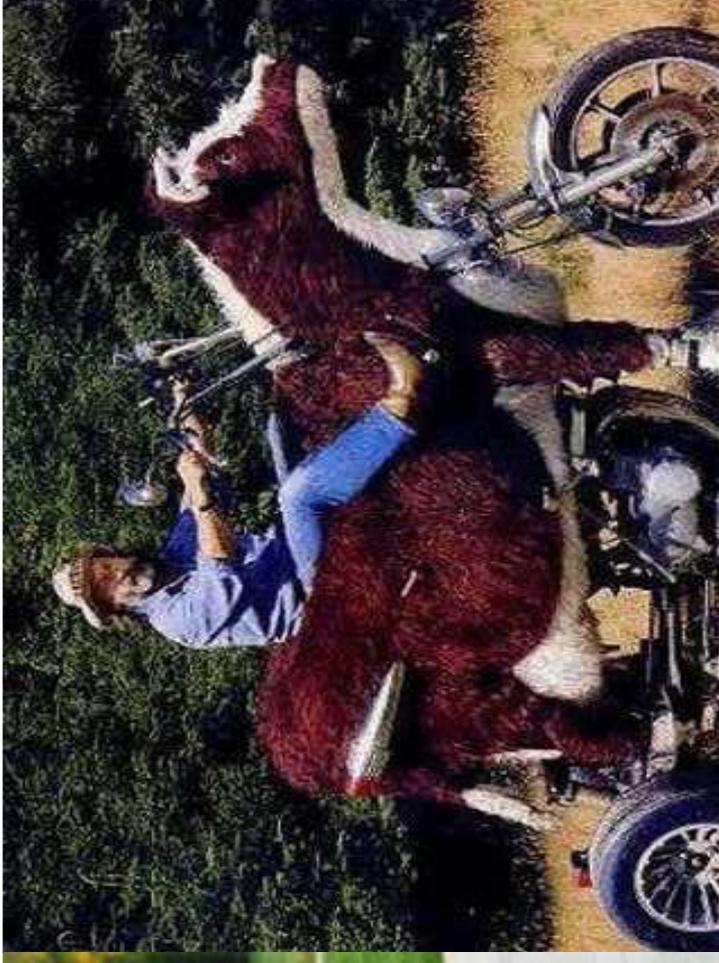


Arnqvist (1998)

*Nature*

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



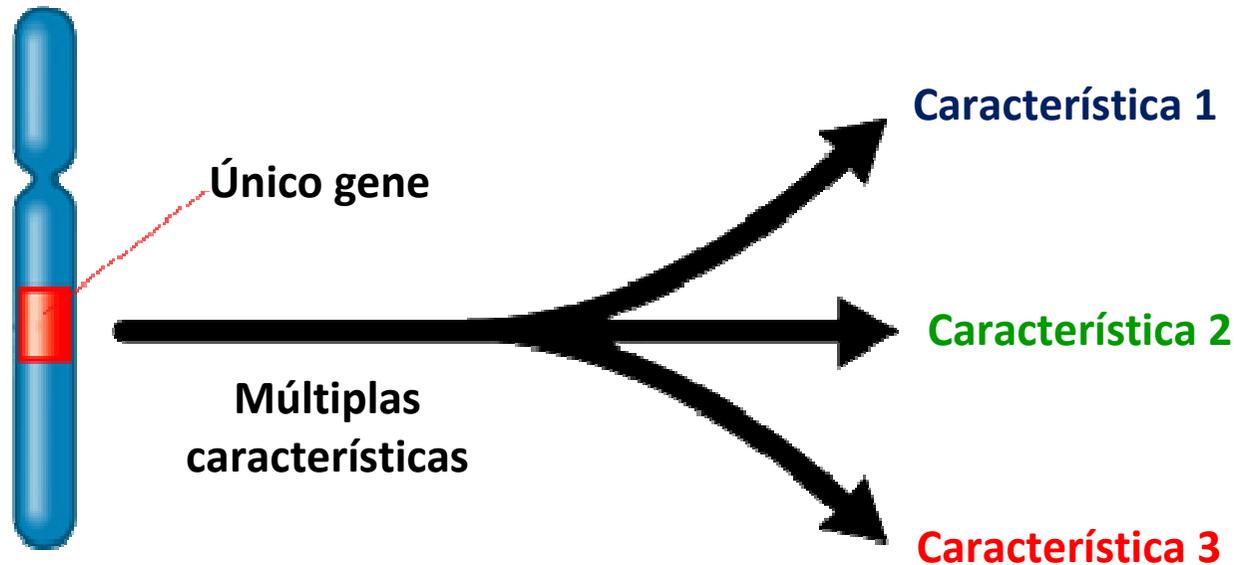
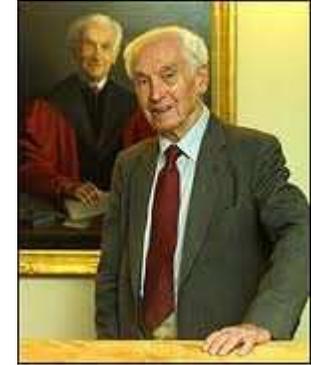


# HIPÓTESE DA CHAVE-FECHADURA

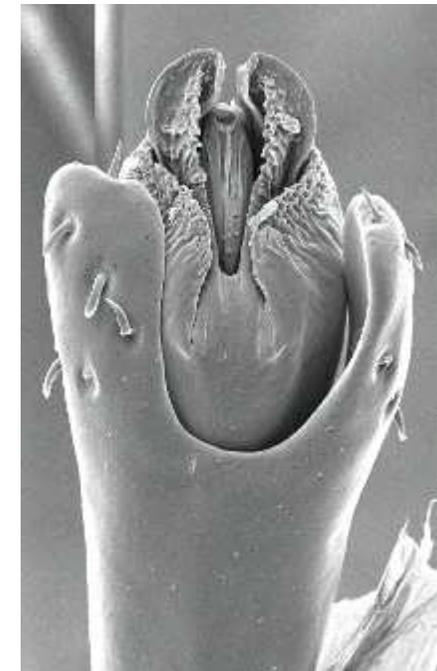


Dufour (1848)

# HIPÓTESE DA PLEIOTROPIA

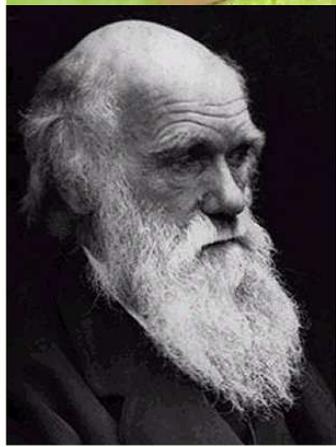


“Dado que a genitália masculina geralmente é uma estrutura interna, ela estaria protegida da ação da seleção natural e livre para divergir aleatoriamente em resposta a efeitos pleiotrópicos de seleção sobre outras estruturas morfológicas.”



Mayr (1963)

*The end*



**1871**



**1970**



A microscopic image showing numerous sperm cells with long tails and dark heads, swimming in a fluid medium. The sperm are oriented in various directions, some appearing to be in the process of interacting or competing with each other. The background is a light, slightly grainy greyish-brown color.

# COMPETIÇÃO DE ESPERMA

A close-up photograph of two damselflies on a green leaf. The larger damselfly is in the foreground, showing its dark blue body and wings with a prominent red patch on the abdomen. The smaller damselfly is positioned below and to the left of the larger one. The background is a blurred green leaf.

**Machos de libélula podem  
remover o esperma de machos  
com os quais as fêmeas  
copularam anteriormente**

**Waage (1979)**



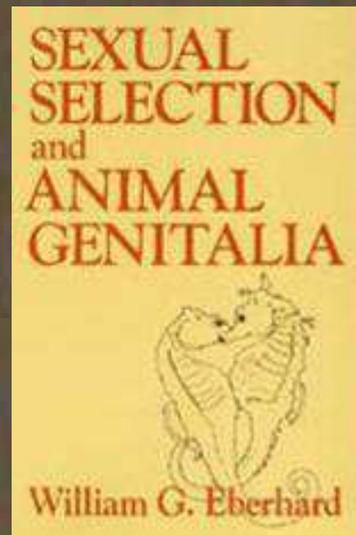
Original Article

## Semen Displacement as a Sperm Competition Strategy in Humans

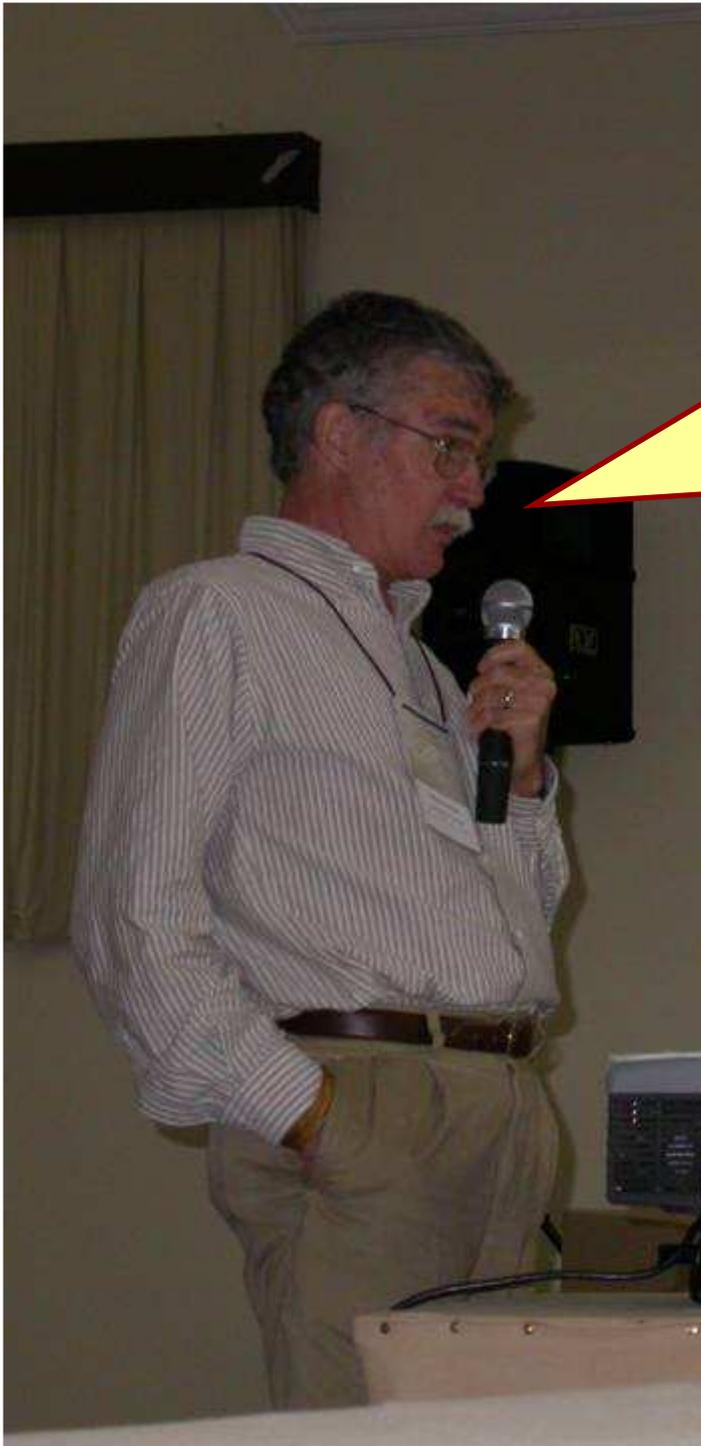
Gordon G. Gallup, Jr., Department of Psychology, State University of New York at Albany, Albany, NY 12222, USA. Email: [gallup@albany.edu](mailto:gallup@albany.edu).

- **O pênis humano também é capaz de remover esperma de cópulas anteriores**
- **A capacidade de remoção é maior em homens circuncidados**

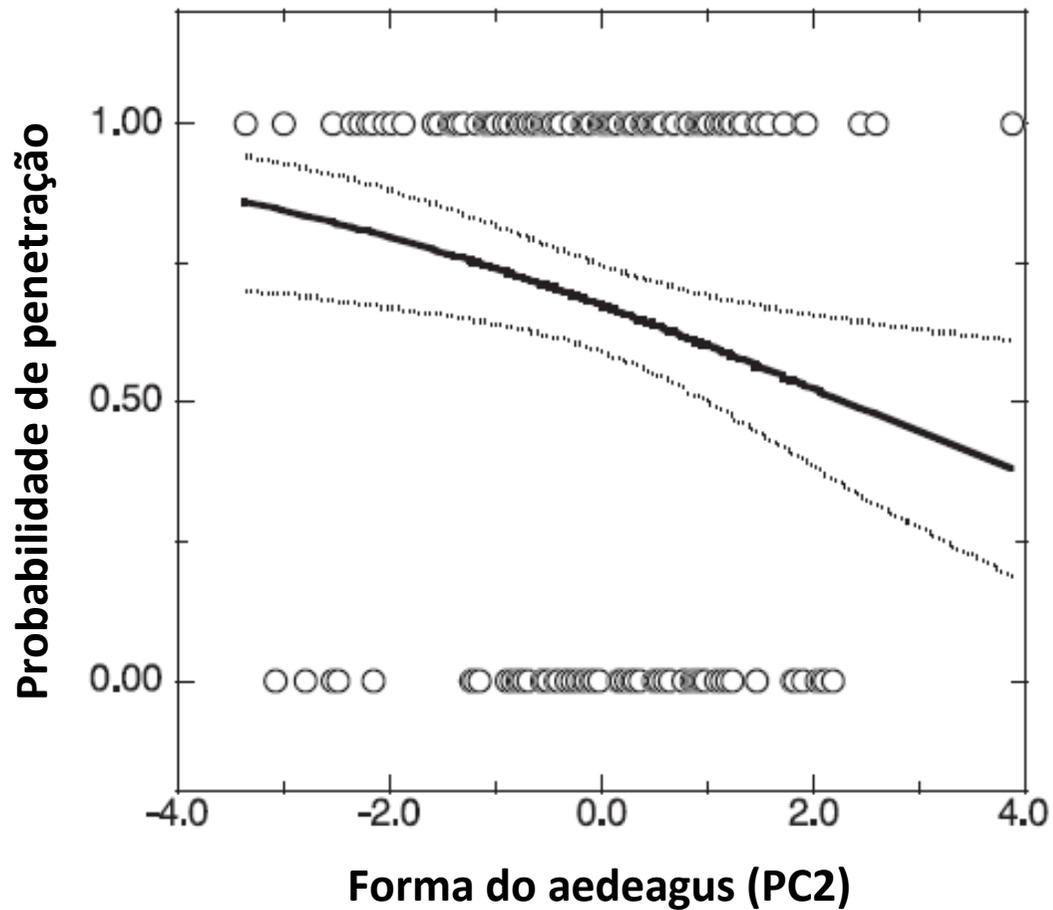
Se a presença do aparato genital do macho dentro da fêmea funciona como um estímulo à ovulação ou uso do esperma, a seleção deverá favorecer os machos com morfologia genital que melhor estimulem suas parceiras.



(1985)



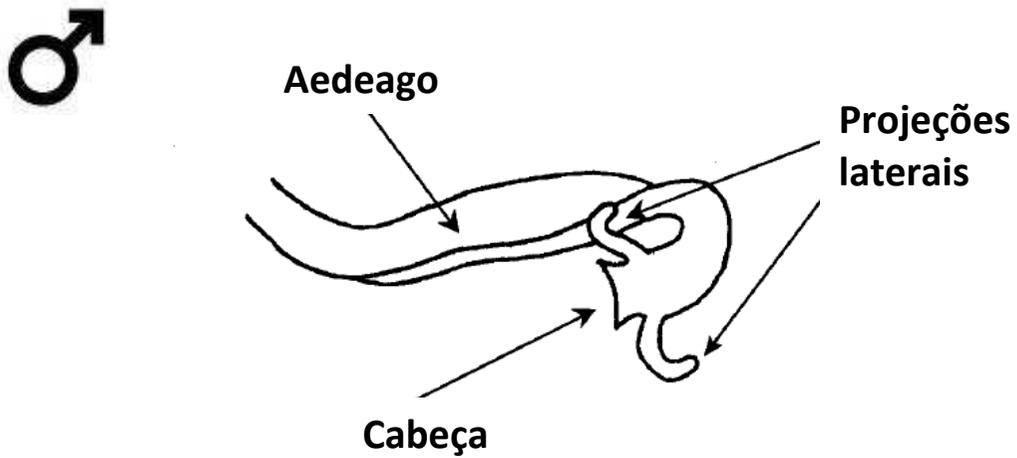
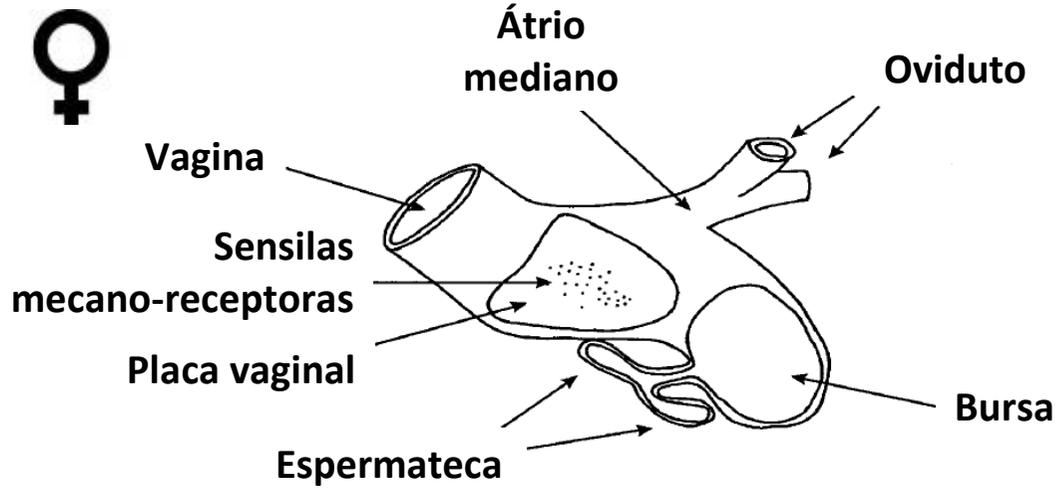
# SELEÇÃO SEXUAL E A FORMA DA GENITÁLIA



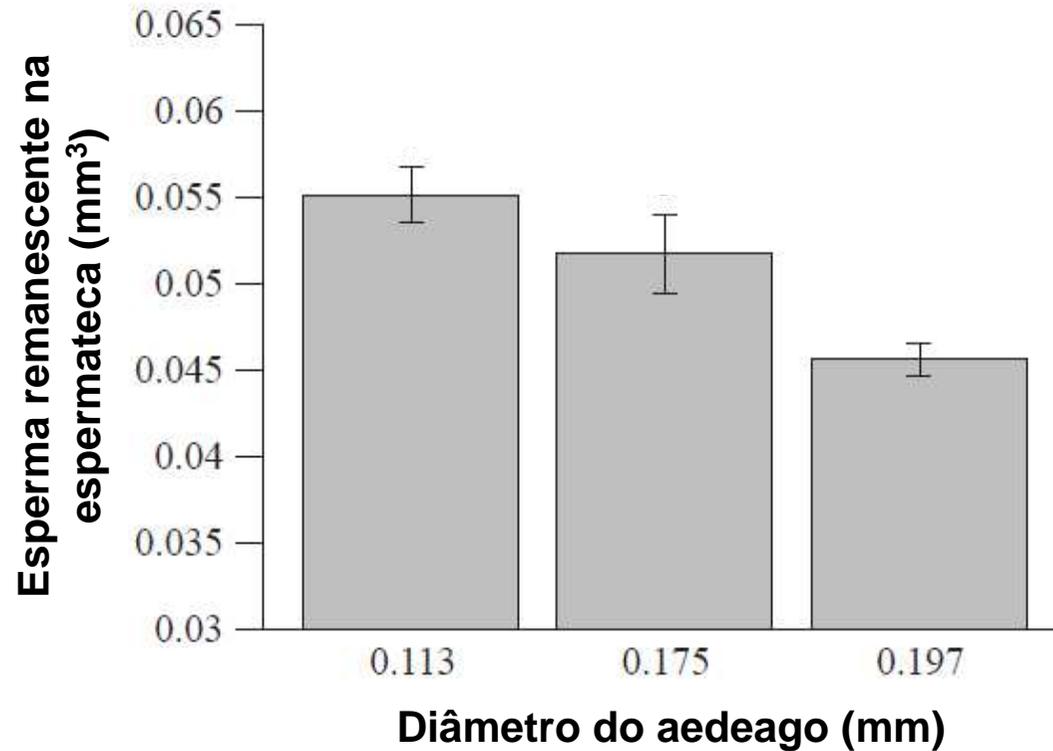
*Onthophagus*

Simmons *et al.* (2009)  
*Current Biology*

# *Calopteryx haemorrhoidalis*



# *Calopteryx haemorrhoidalis*



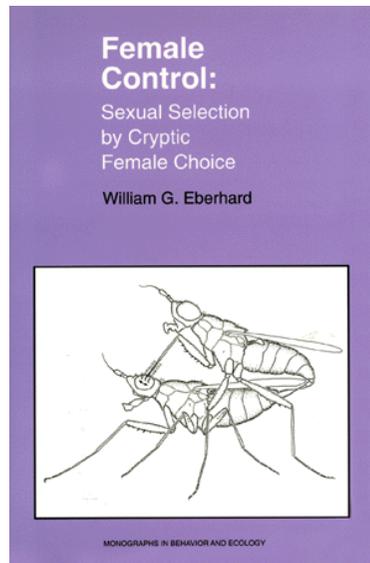
E se o macho estiver induzindo a fêmea a cópulas subótimas?



Goran Arnqvist

Córdoba-Aguilar (1999)

*Proc. R. Soc. London*



(1994)



(2005)

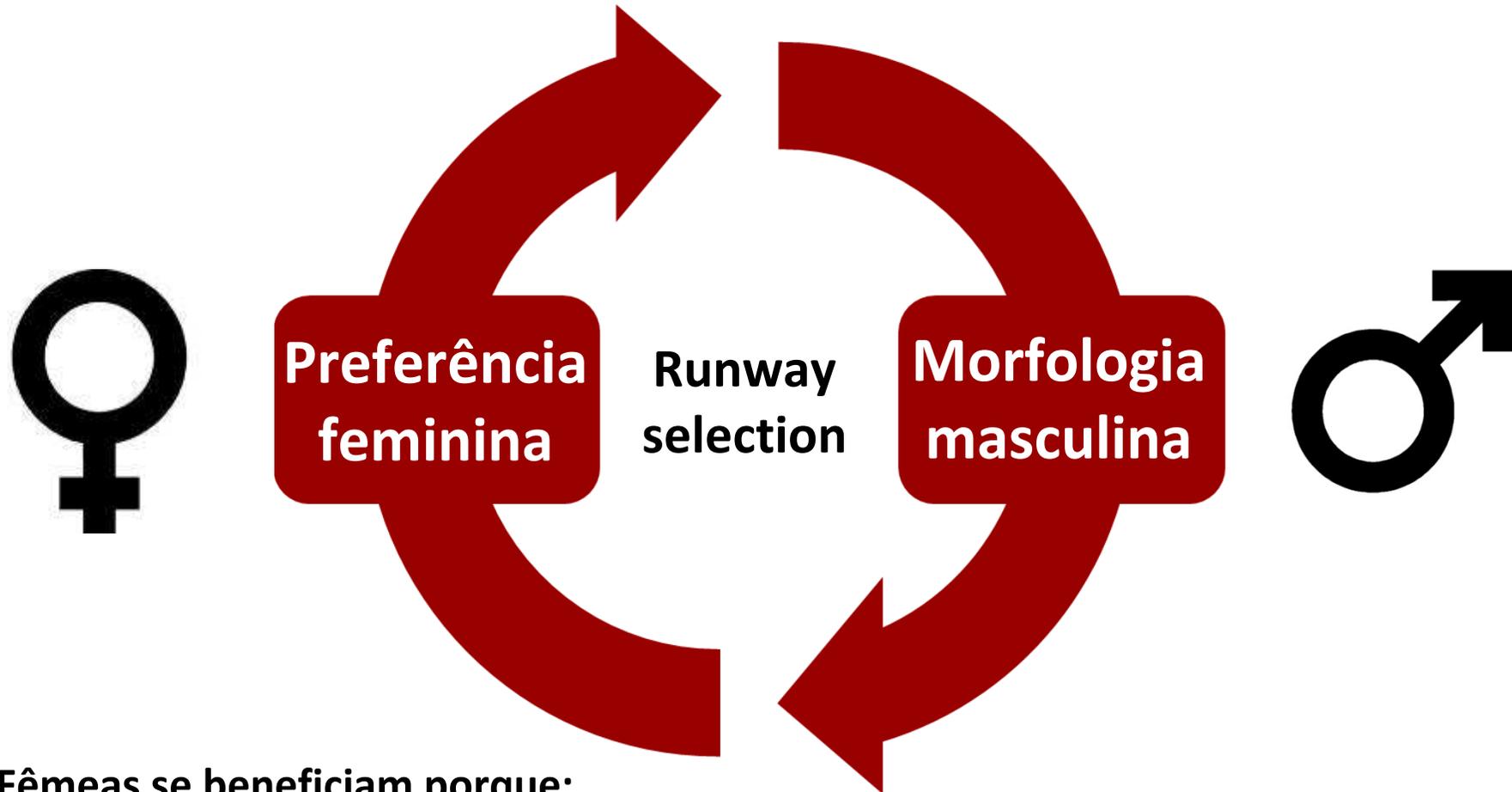
## Escolha crítica feminina

Após o início da cópula, as **fêmeas podem favorecer** algumas formas de genitália em relação a outras por meio de processos pós-copulatórios, tais como transporte ou ejeção de esperma, oviposição e recópula. A morfologia da genitália masculina pode ser favorecida porque promove **melhor estimulação** ou se ajusta melhor à genitália feminina.

## Seleção sexual antagonística

Adaptações na morfologia genital masculina podem **umentar o controle dos machos sobre a cópula**, inseminação e fertilização, **impondo prejuízos às fêmeas**, tais como redução de longevidade ou fecundidade. Qualquer contra-adaptação feminina que reduz os prejuízos é selecionada, o que resulta em seleção sobre os machos por novas adaptações sobre o controle da fêmea.

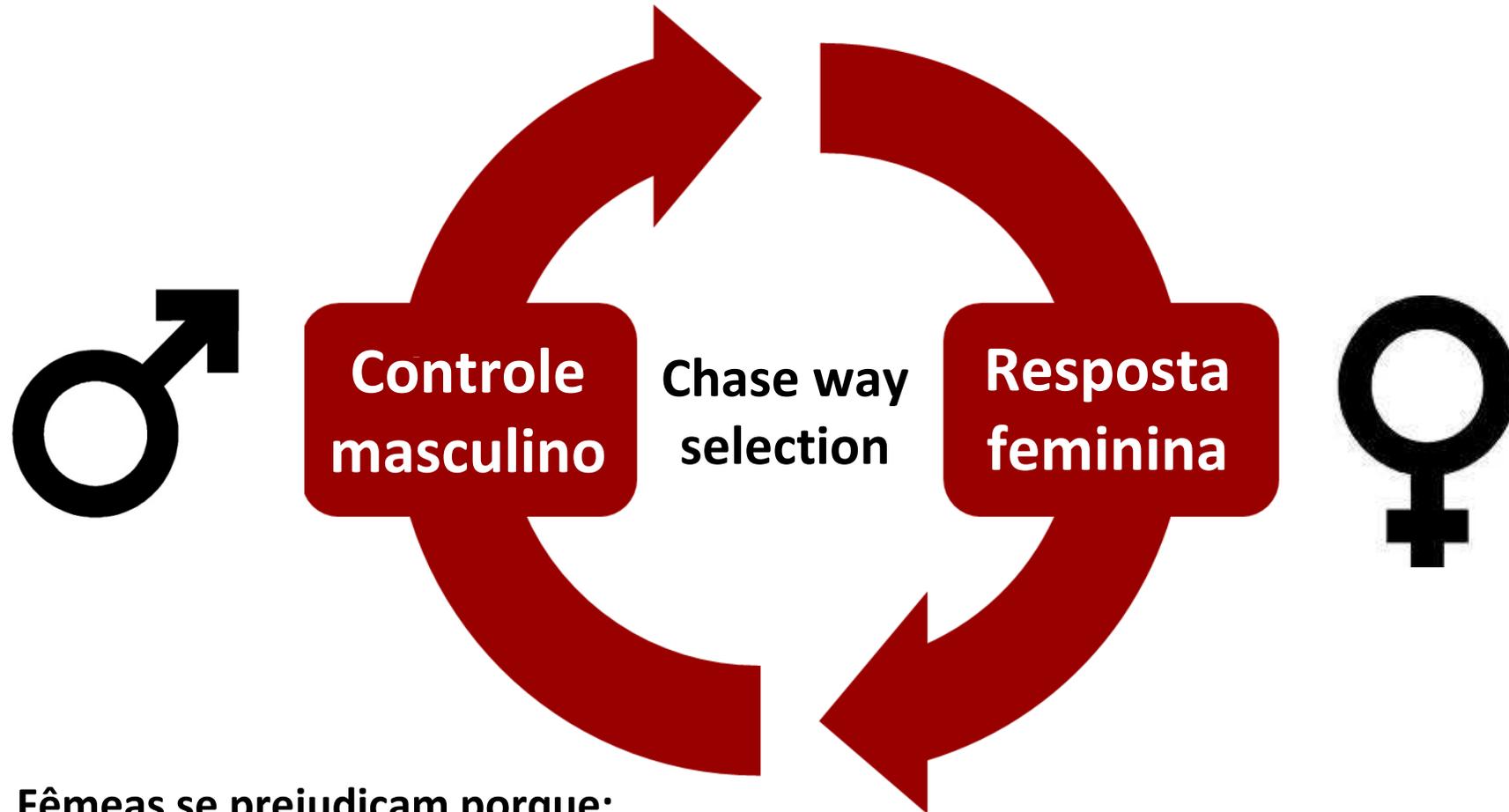
# ESCOLHA CRÍPTICA FEMININA



Fêmeas se beneficiam porque:

- Filhas herdam gene da preferência da mãe
- Filhos herdam a morfologia genital do pai

# COEVOLUÇÃO SEXUAL ANTAGONÍSTICA

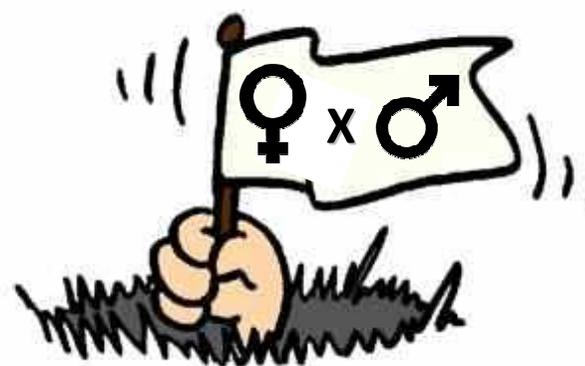
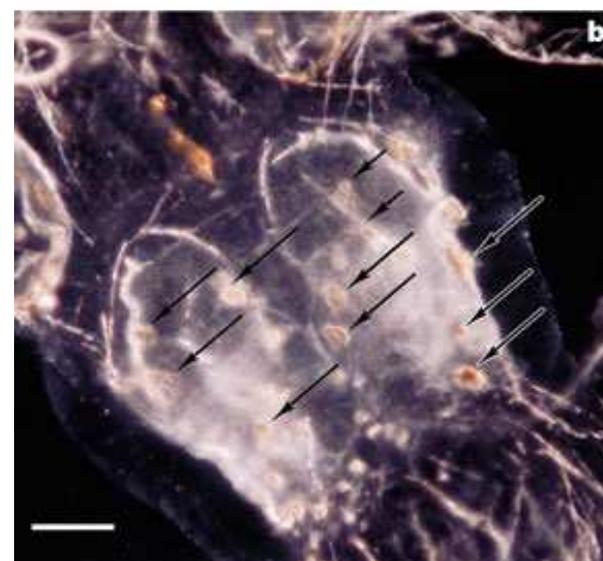
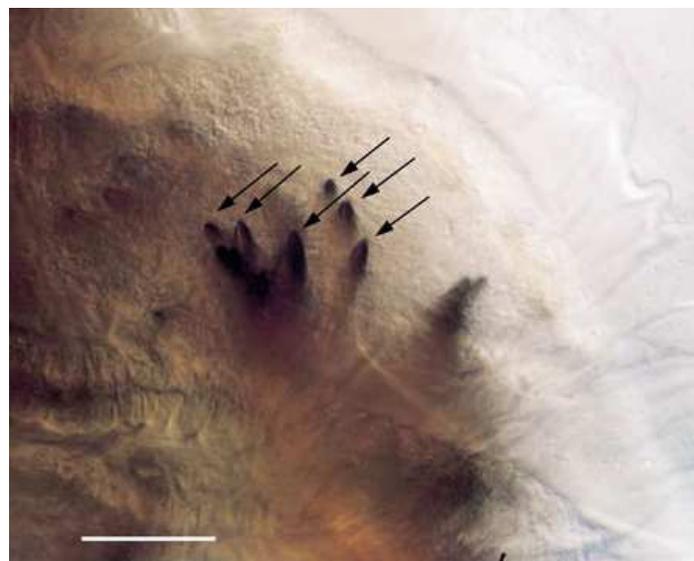


Fêmeas se prejudicam porque:

- Manipulação masculina pode diminuir longevidade/fecundidade feminina
- Podem ser induzidas a decisões reprodutivas subótimas



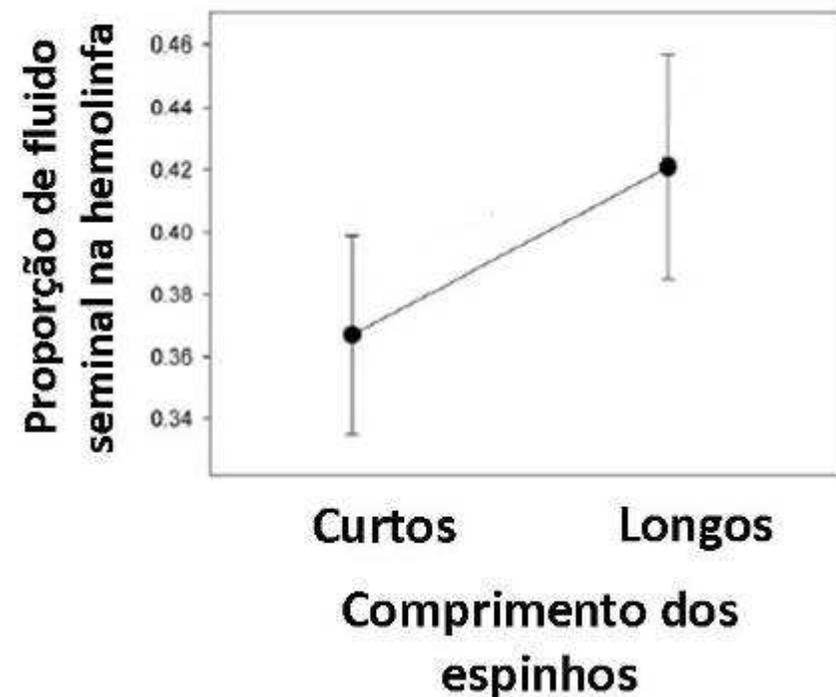
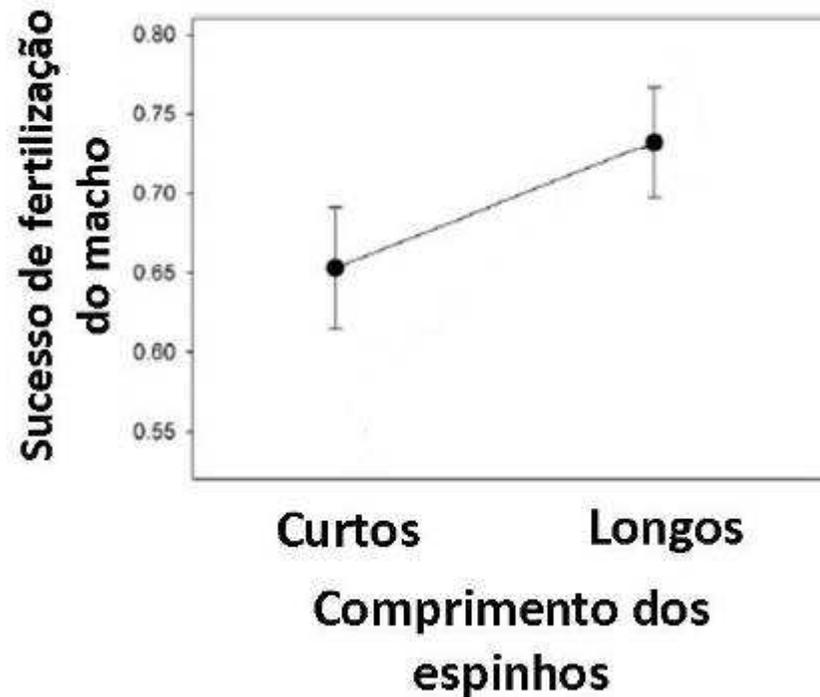
# *Callosobruchus maculatus*



# ALÉM DISSO....

## Phenotypic Engineering Unveils the Function of Genital Morphology

Cosima Hotzy,<sup>1</sup> Michal Polak,<sup>2</sup> Johanna L. Rönn,<sup>3</sup> and Göran Arnqvist<sup>3,\*</sup>





*Presents...*

*Copulation is just  
the beginning!*



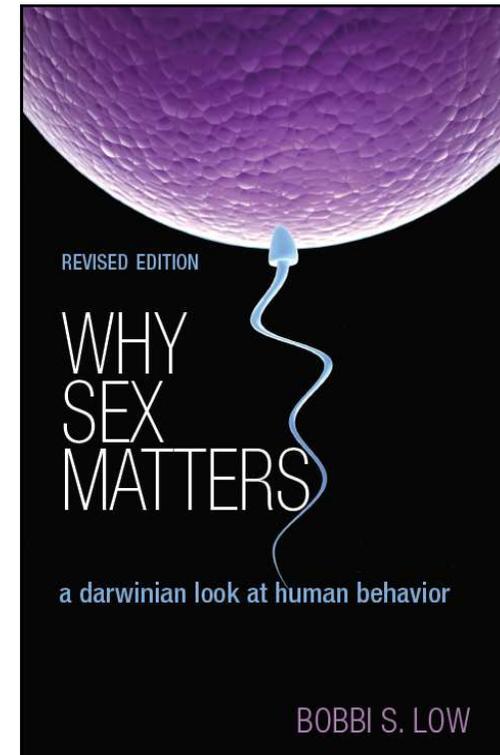
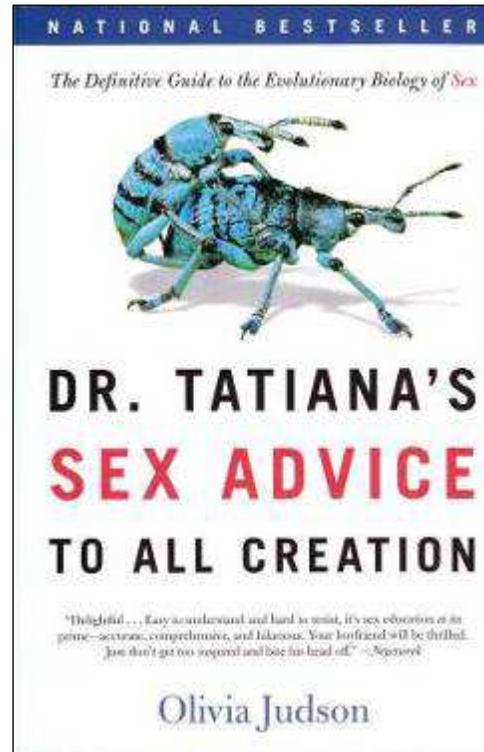
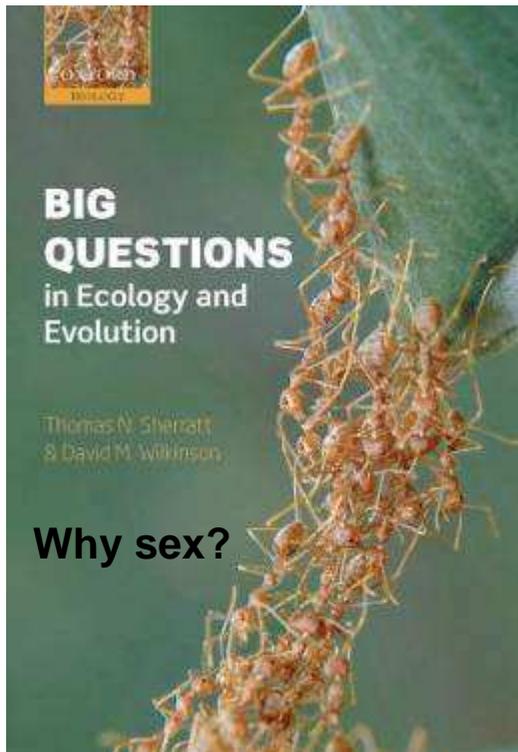
**Estrutura de cortejo,  
estimulação, “delivery”  
de presentes nupciais  
e remoção de esperma**



# VISÃO ATUAL SOBRE SELEÇÃO SEXUAL

<b>Tipo de seleção sexual</b>		
<b>Antes do início da cópula</b>	<b>Lutas diretas entre machos</b>	<b>Escolha pela fêmea</b>
<b>Depois do início da cópula</b>	<b>Competição espermática</b>	<b>Seleção feminina críptica</b>

# SUGESTÕES DE LEITURA



<http://www.bbc.co.uk/bbc.com/earth/bespoke/story/20140908-twisted-world-of-sexual-organs/index.html>