

# Por que o sexo existe?

Glauco Machado



# ROTEIRO DA AULA

## Parte I

- Origem do sexo

## Parte II

- Seleção sexual
- Evolução de caracteres sexuais secundários

## Parte III

- Prática



# 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)





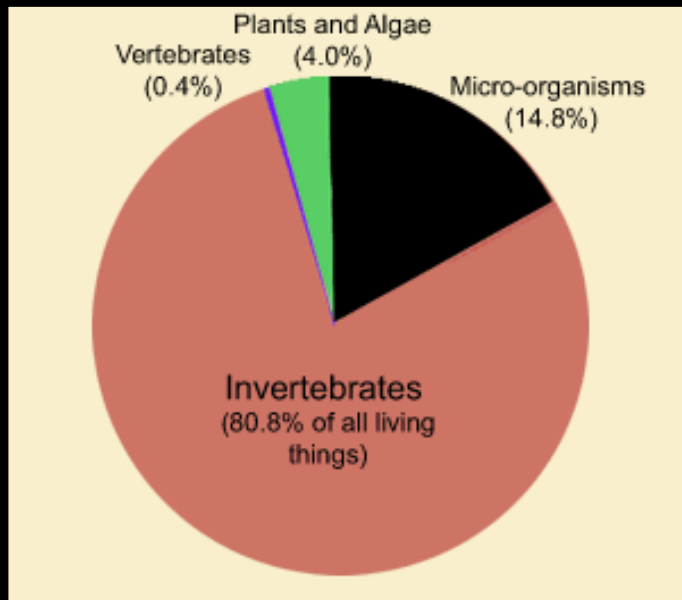
# Sexo é igual a reprodução?

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



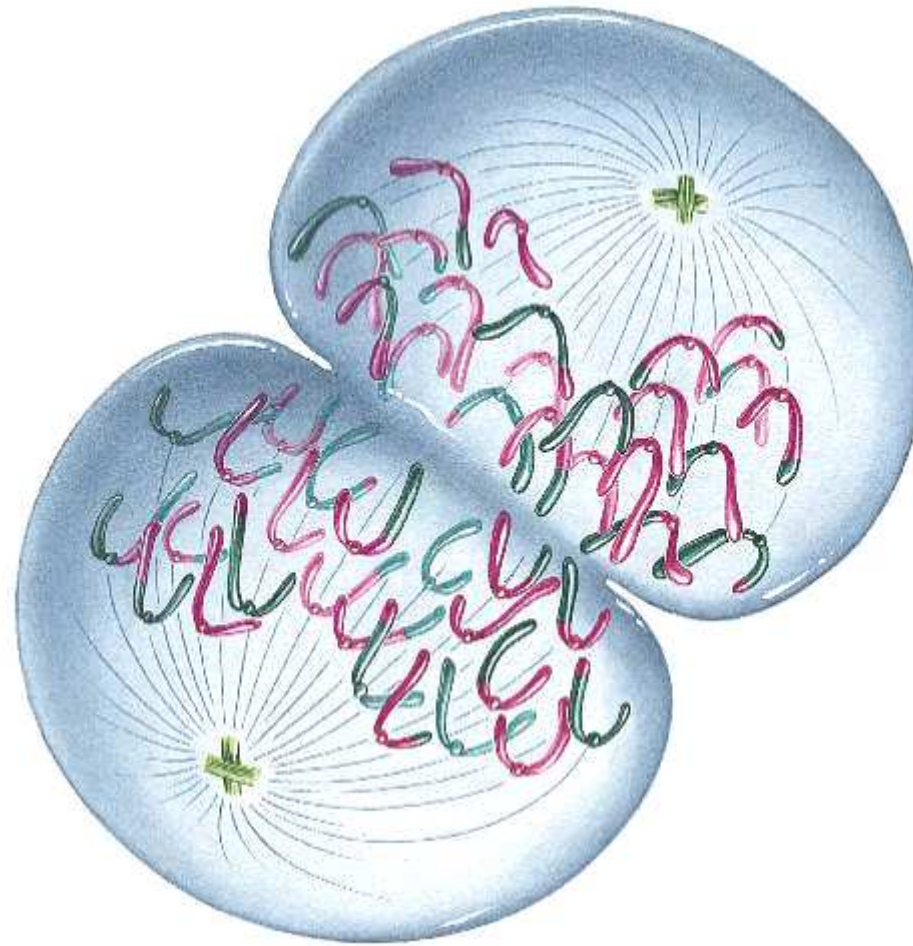
# Custos e benefícios

Vantagens	Desvantagens
<b>Sexual</b> <ul style="list-style-type: none"><li>• Gera variabilidade genética</li></ul>	<ul style="list-style-type: none"><li>• Contágio de doenças</li><li>• Requer busca de parceiro</li><li>• Implica na produção de machos</li></ul>
<b>Assexual</b> <ul style="list-style-type: none"><li>• Toda a população produz prole</li><li>• Sem risco de contágio de doenças</li><li>• Não requer busca de parceiros</li></ul>	<ul style="list-style-type: none"><li>• Não gera variabilidade genética</li></ul>



**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?**





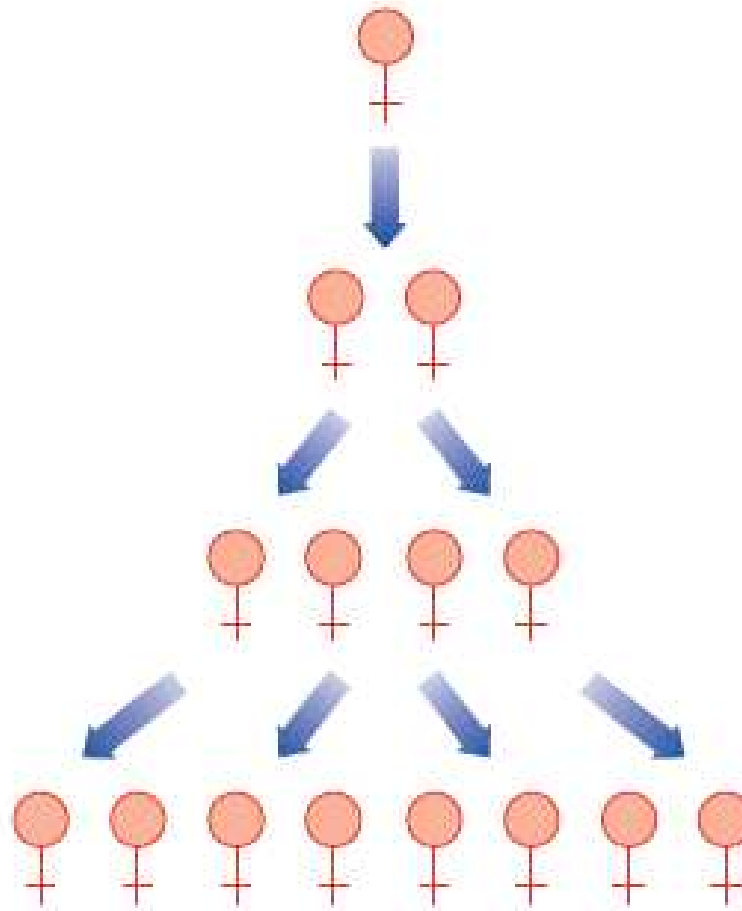
# Susceptibilidade à invasão

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**

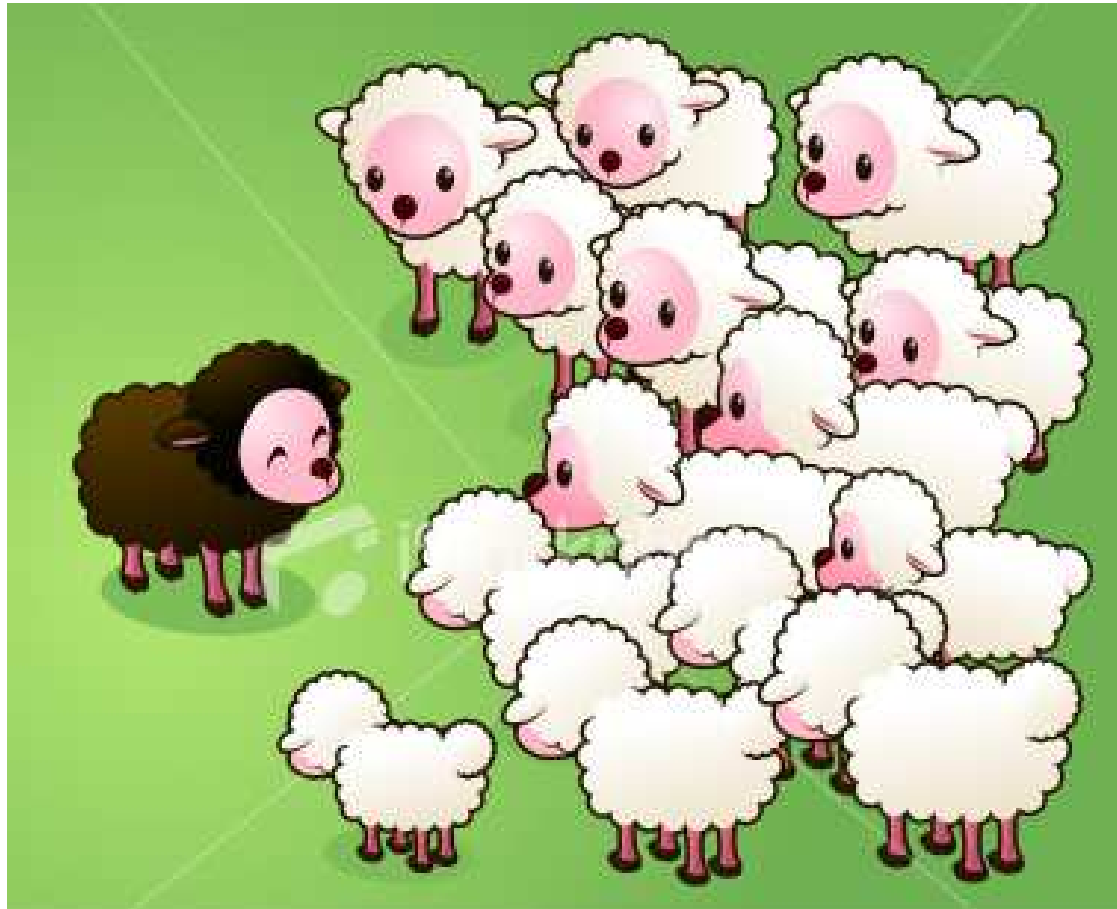
**1/2**

**2/3**

**4/5**

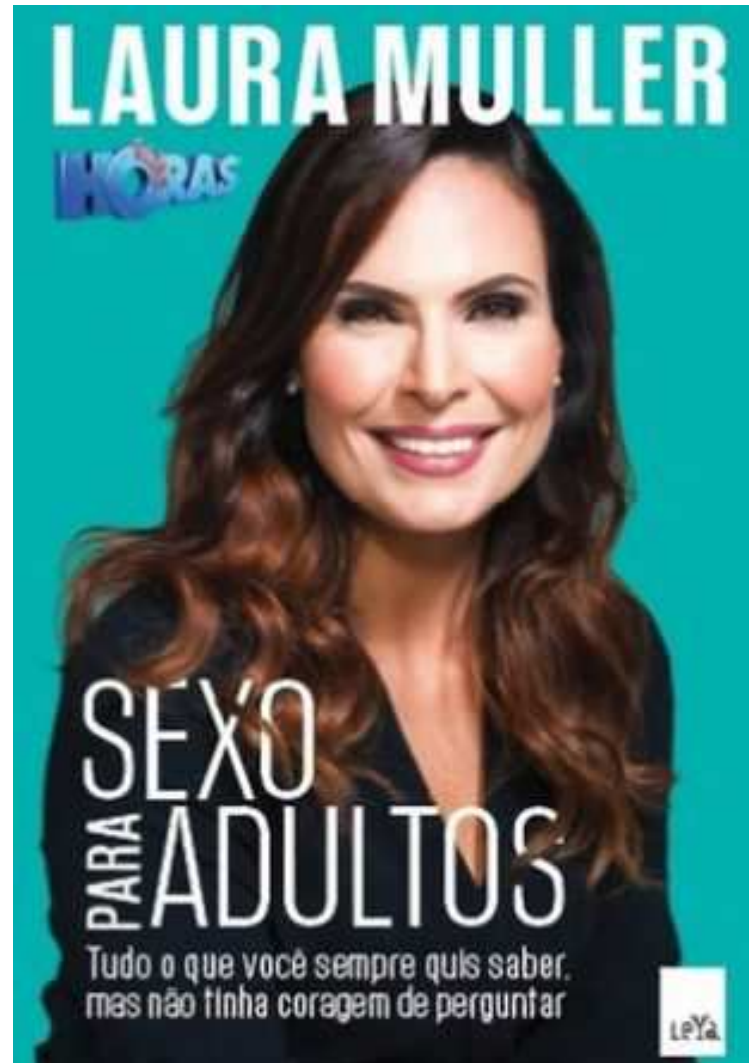
# Conseqüência...

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



Lively (1996)

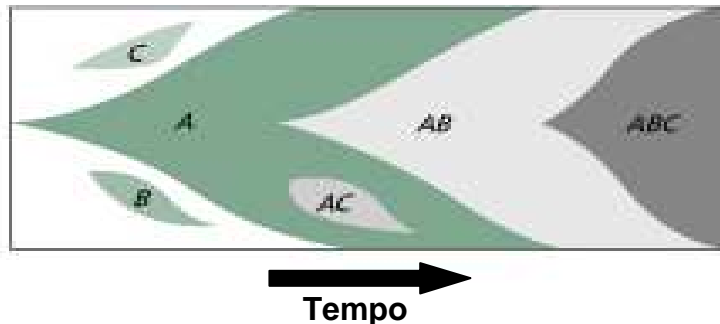
# Hipóteses para explicar a origem e manutenção do sexo



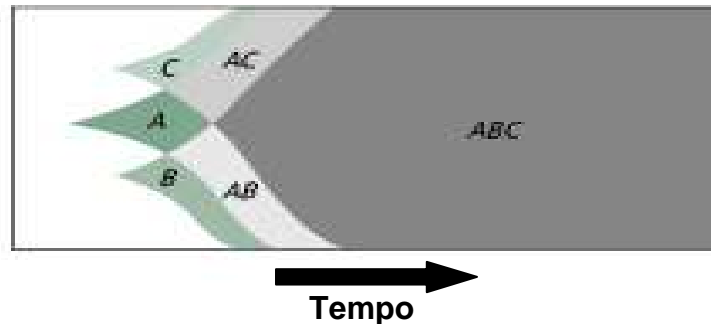


# Maior taxa evolutiva

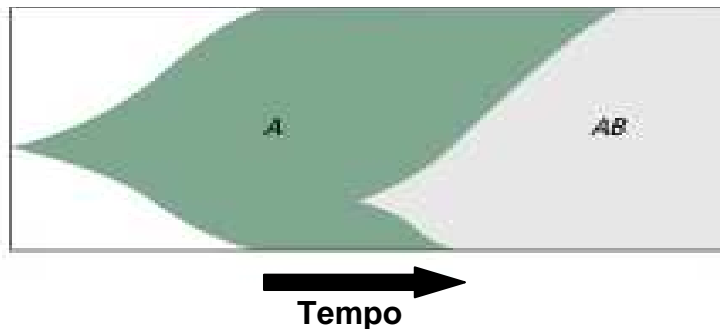
(a) Assexual: alta taxa de mutações favoráveis



(b) Sexual: alta taxa de mutações favoráveis



(c) Sexual ou assexual: baixa taxa de mutações favoráveis



## Pressupostos:

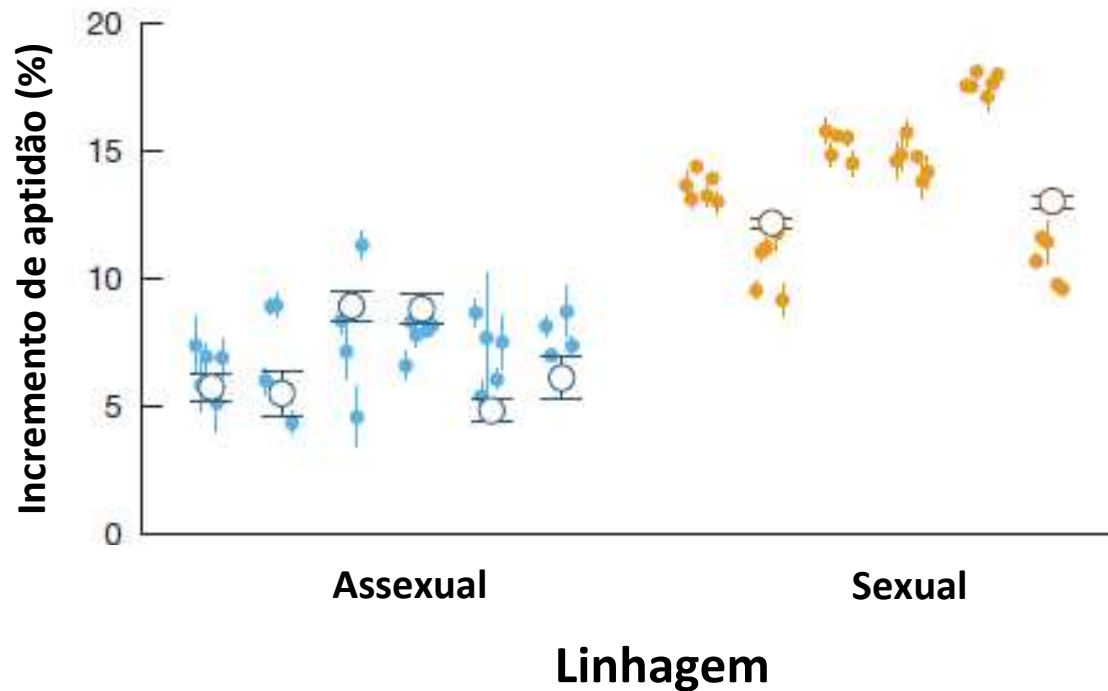
- Mutação não rara
- População grande
- Quebra de genótipos vantajosos rara

# 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

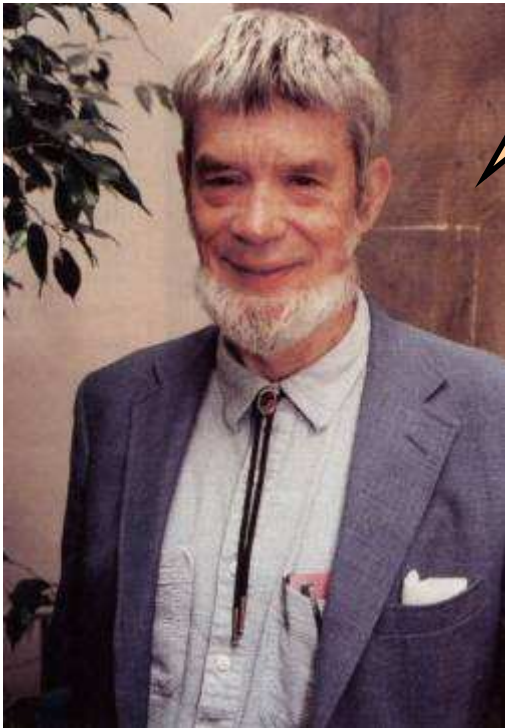
Michael J. McDonald<sup>1,2\*</sup>, Daniel P. Rice<sup>1,2\*</sup> & Michael M. Desai<sup>1,2,3</sup>



*Saccharomyces cerevisiae*



# Desafio de explicar o sexo

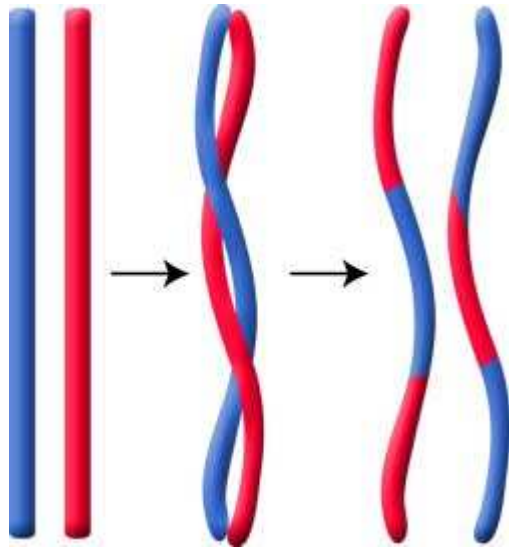


“O maior quebra-cabeça pendente na biologia evolutiva”

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



# Vantagem 1: “limpeza genômica”

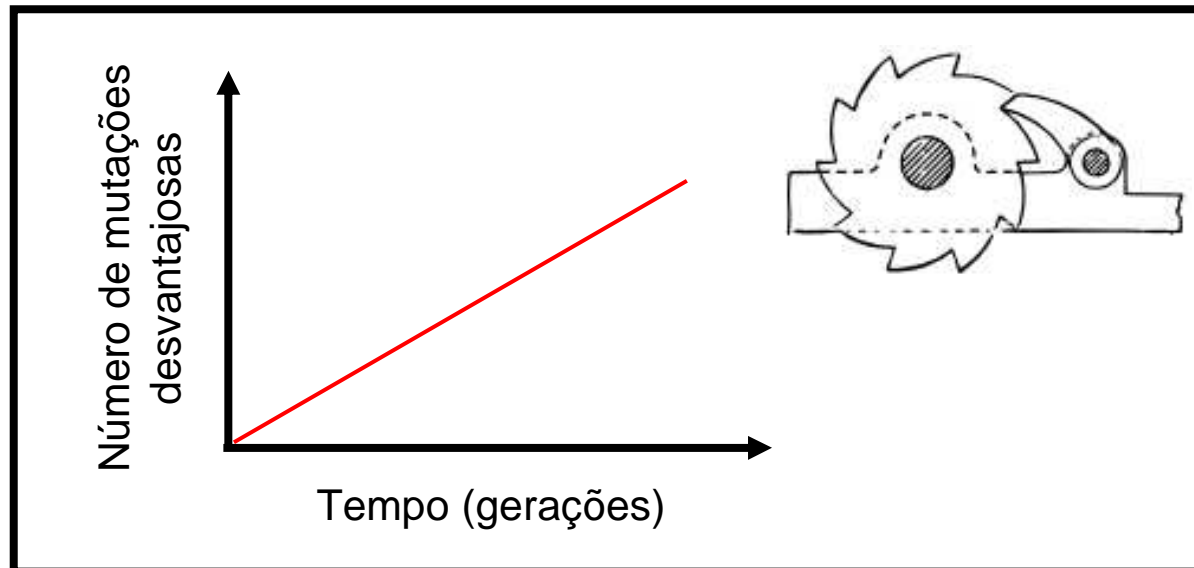
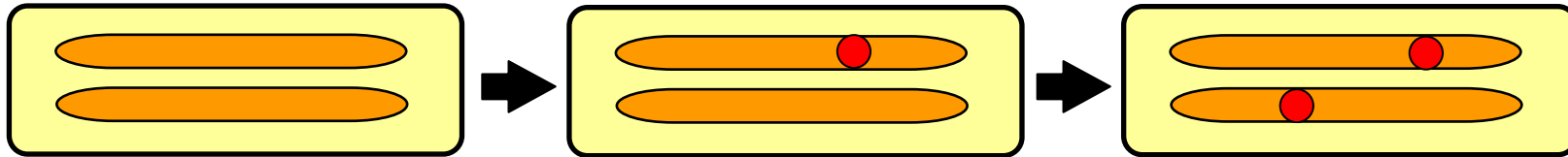


**Com sexo e a recombinação a seleção se torna mais eficiente para remover mutações desvantajosas do genoma**



# A “catraca de Muller”

Acúmulo de mutações desvantajosas ao longo das gerações

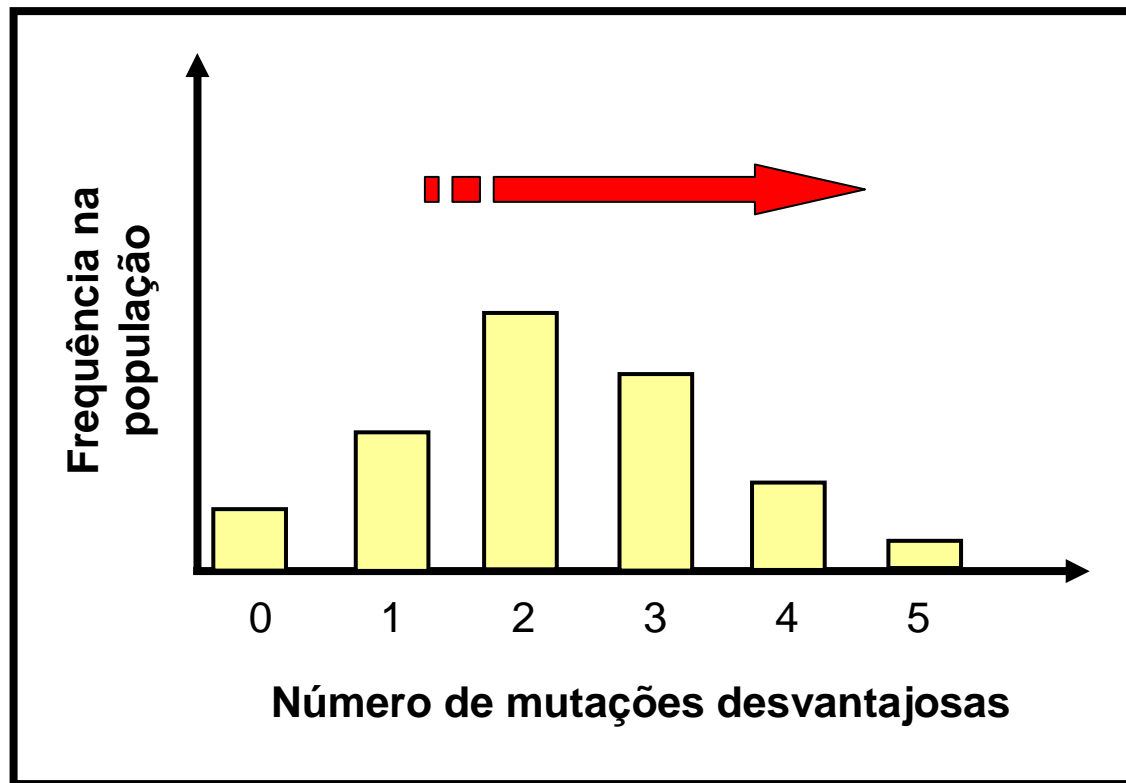


Muller (1932)



# A “catraca de Muller”

Acúmulo de mutações desvantajosas ao longo das gerações

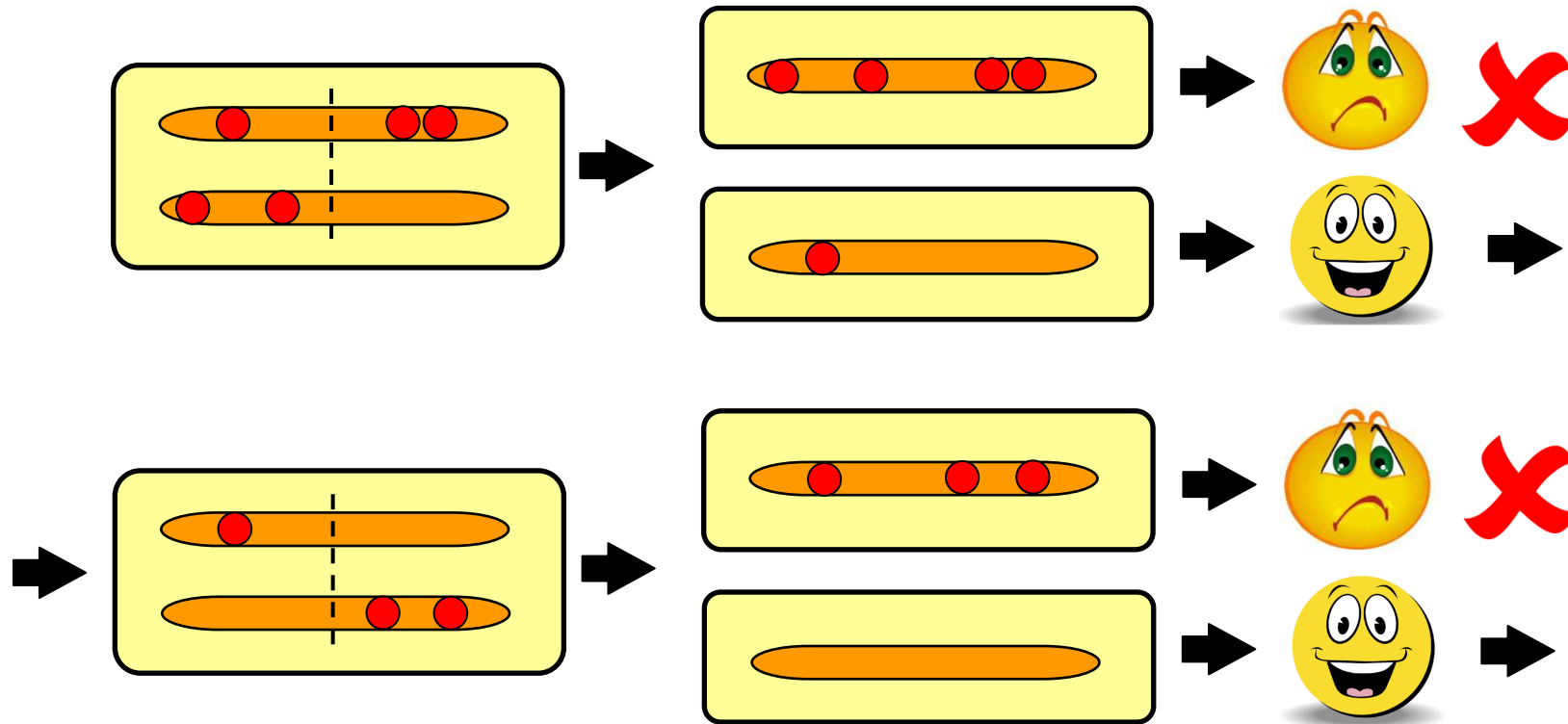


Muller (1932)



# Teoria Mutacional do Sexo

Sexo reverte a catraca e “limpa” o genoma



Kondrashov (1988)



# Teoria Mutacional do Sexo



# Teoria Mutacional do Sexo



# Teoria Mutacional do Sexo

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

- Mutações desvantajosas abundantes



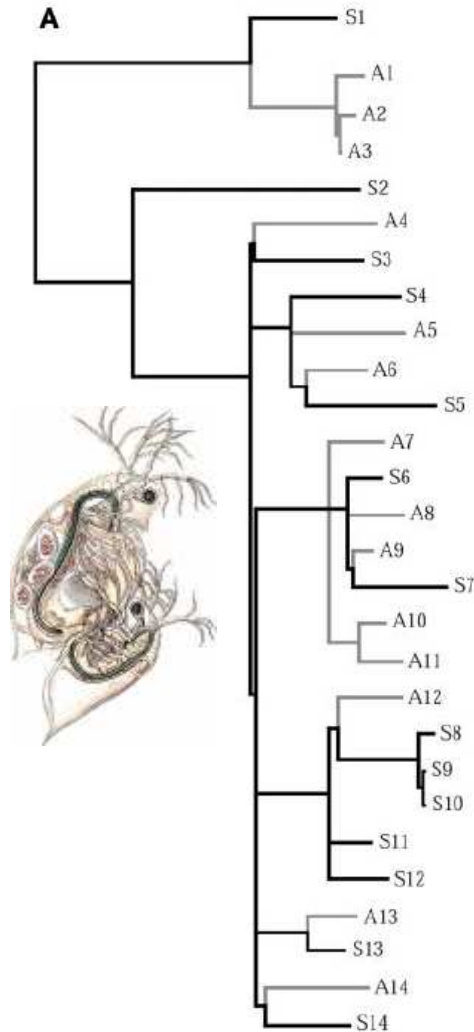
Sexo favorecido, pois aumenta eficiência de remoção de mutações desvantajosas

# 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

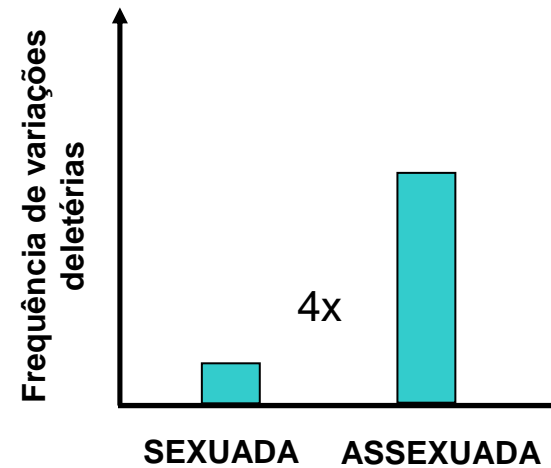
Organismo	Taxa de mutação por nucleotídeo	Comprimento do DNA	Ciclos celulares por geração	Número total de mutações	Número de mutações deletérias
Bactéria	$10^{-9}$ a $10^{-10}$	$10^6$	1	$\ll 1$	$\ll 1$
Drosófila	$10^{-9}$ a $10^{-10}$	$3,6 \times 10^8$	20	4	$> 1$
Humano	$10^{-9}$ a $10^{-10}$	$6,6 \times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

# Teoria Mutacional do Sexo



*Daphnia pulex*

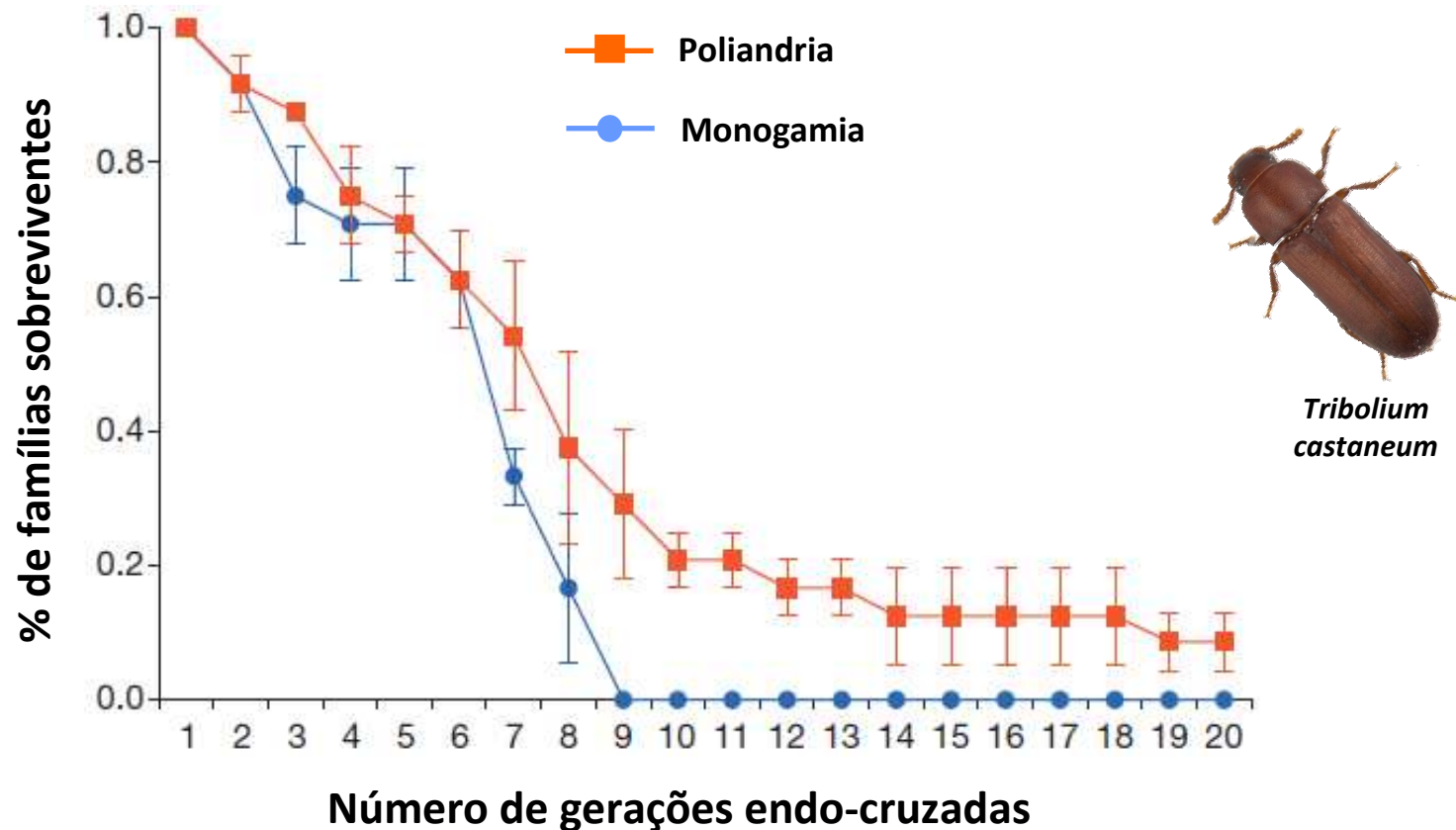
- 14 populações sexuadas
- 14 populações assexuadas



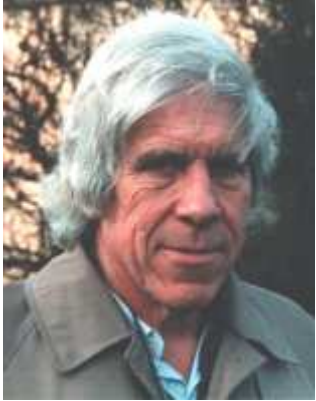
**Há acúmulo de polimorfismos deletérios de aminoácidos em genes que codificam proteínas**



## 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

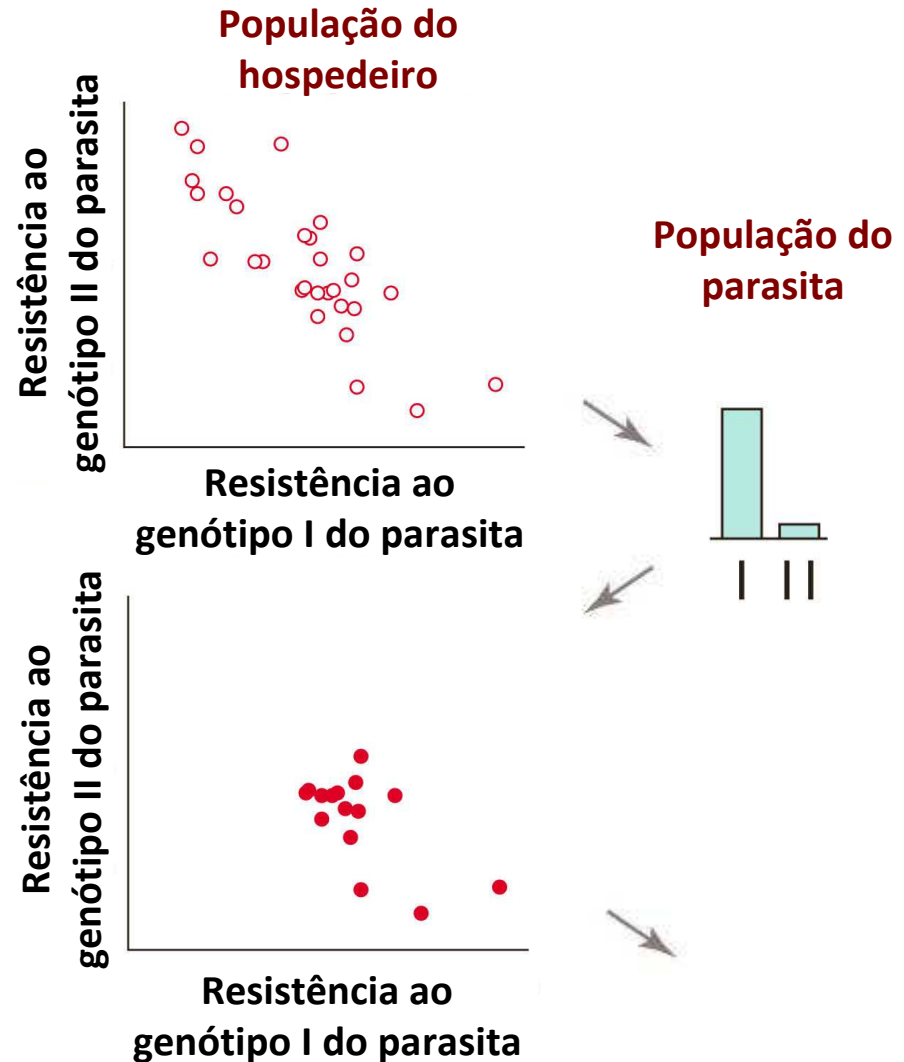
Hamilton (1980)



# 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

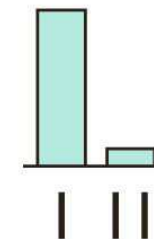
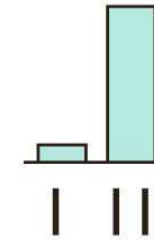
Nesse novo cenário, a maioria dos hospedeiros é resistente ao genótipo II, porém suscetível ao genótipo I do parasita



Seleção dependente de frequência favorece os parasitas com o genótipo II

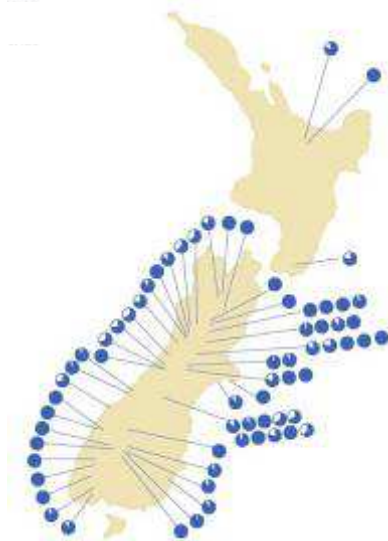
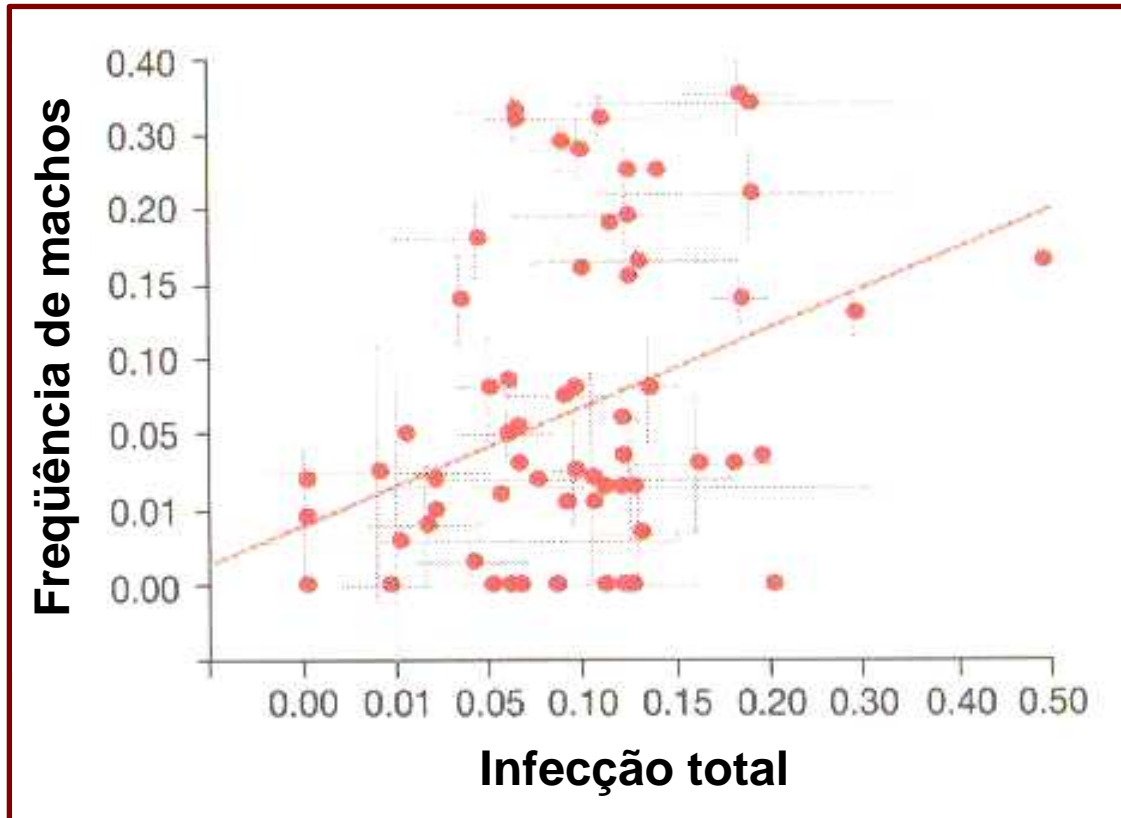


Recombinação permite a rápida recriação de genótipos vantajosos



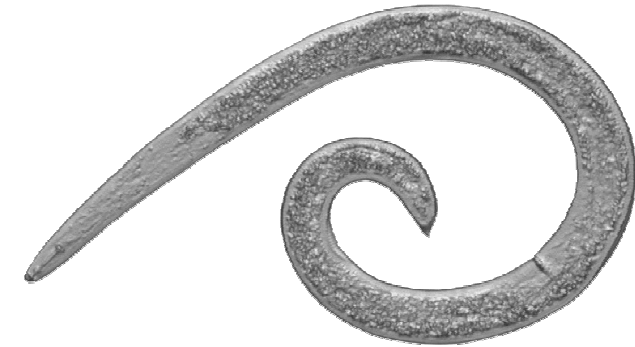
# Sexo e parasitas

Infecção de caramujos *Potamopyrgus antipodarum* por tremátodos

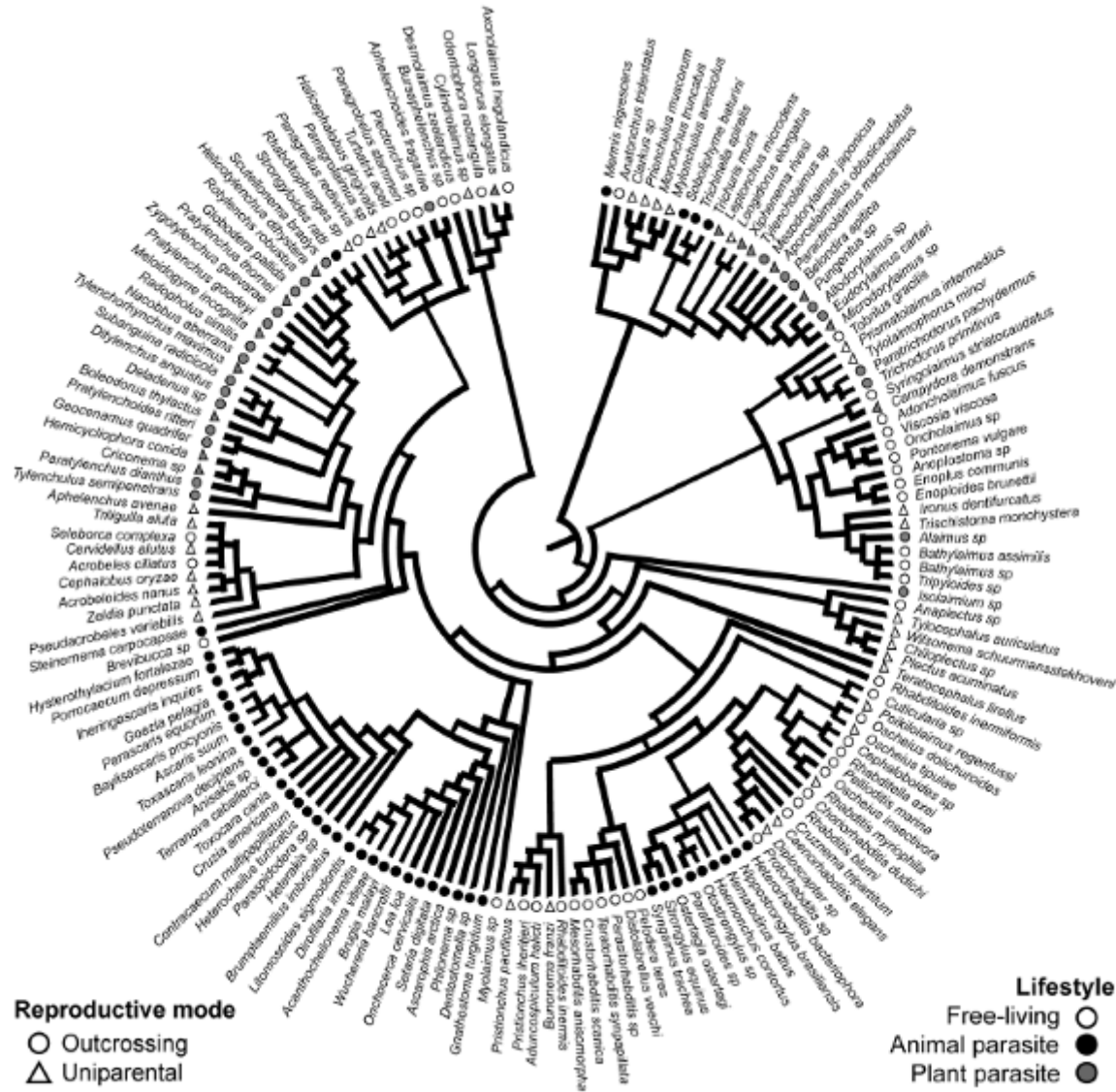


Lively (1992)

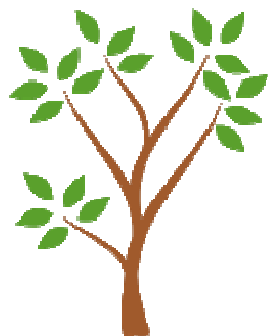
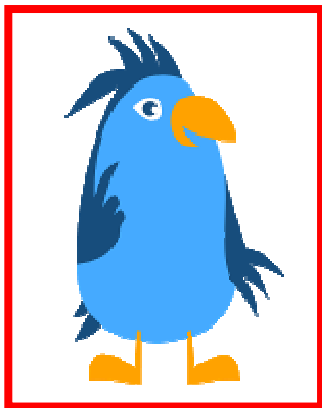
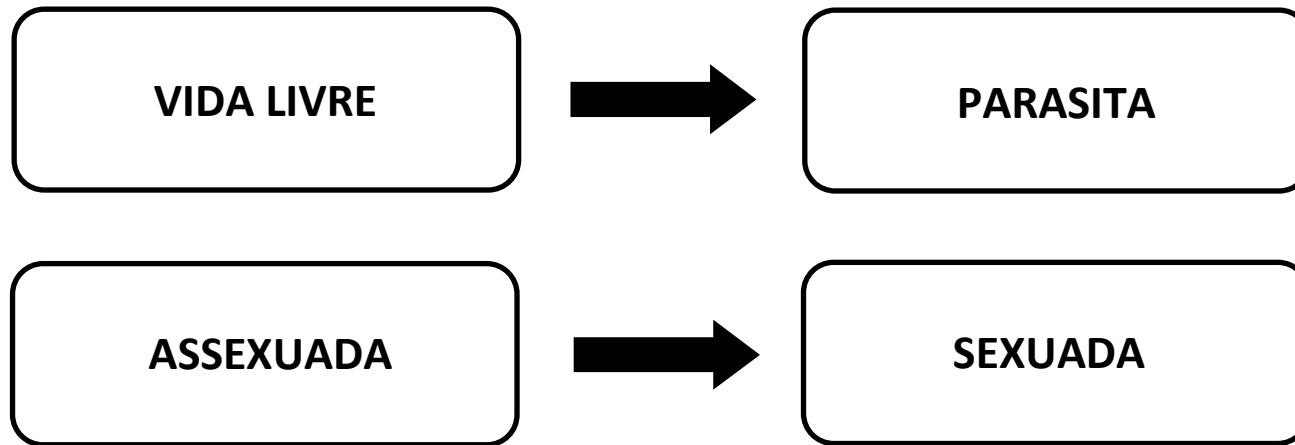
# Sexo e parasitas



## Nematoda



# Sexo e parasitas





**VOLTAMOS  
EM 10 MINUTOS**

# Evolução de gêneros







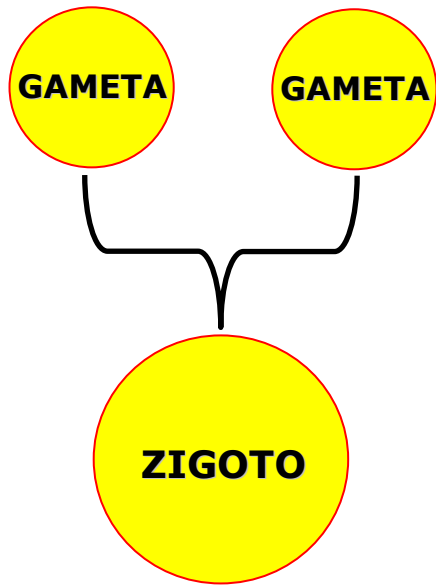
**O que é um macho?**  
**O que é uma fêmea?**



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

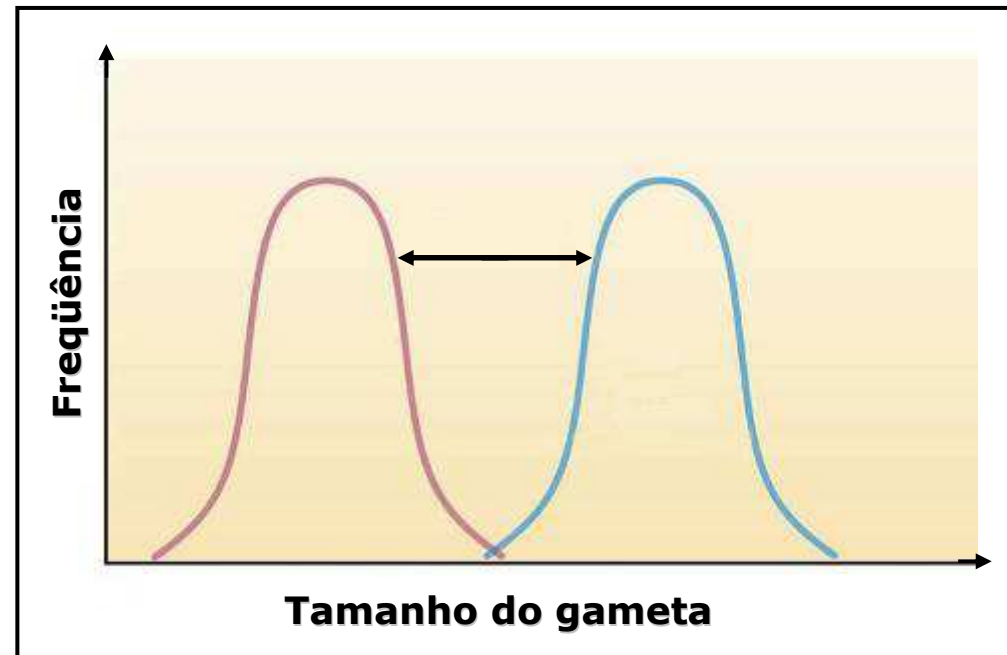




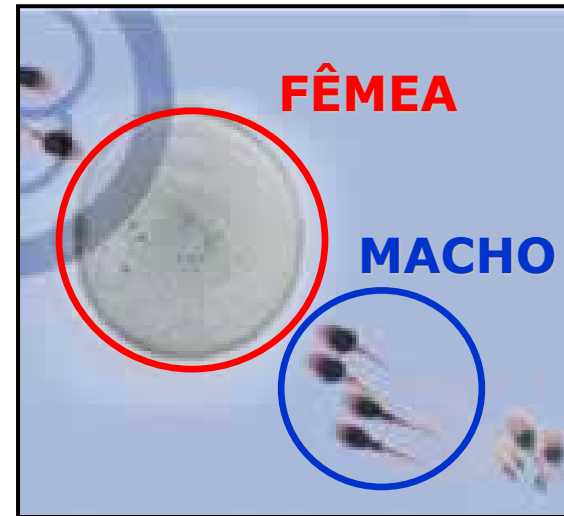
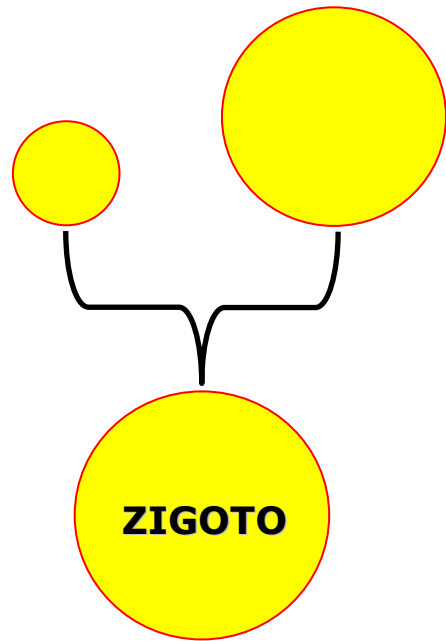


## ISOGAMIA

**ISO = IGUAL  
GAMIA = GAMETA**



**Parker et al. (1972)**

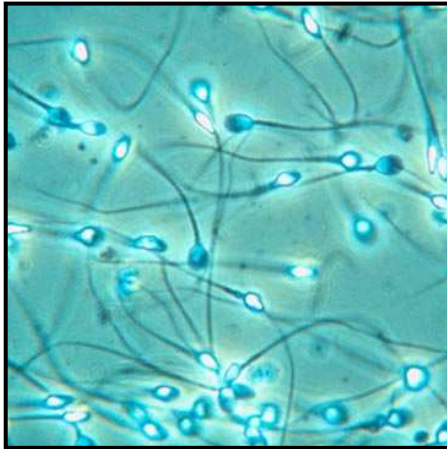


## ANISOGAMIA

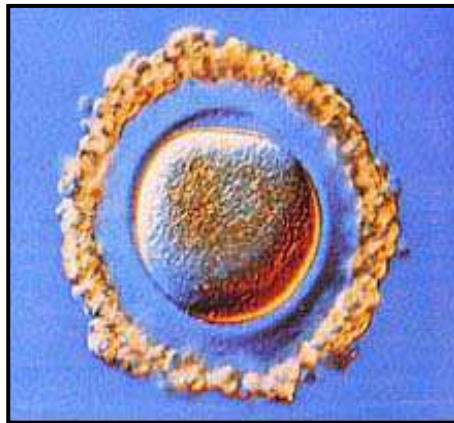
AN = NEGAÇÃO  
ISO = IGUAL  
GAMIA = GAMETA



# Definição dos sexos

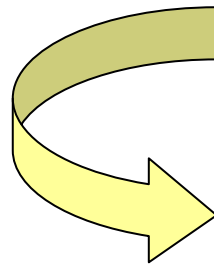
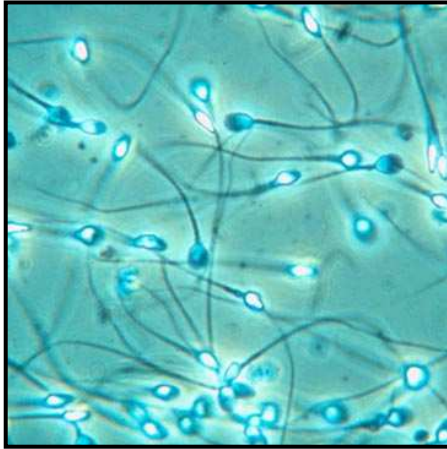


**Macho é o indivíduo que possui gametas pequenos e móveis**



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

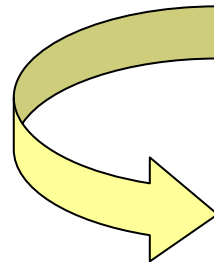
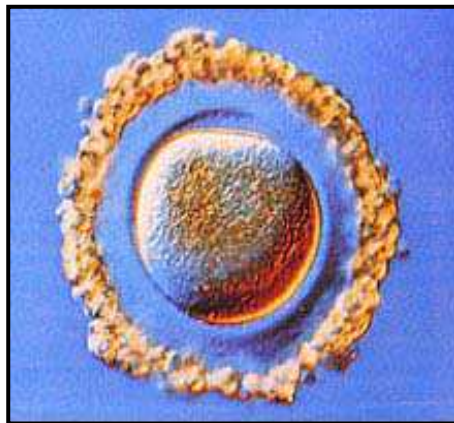
# DIFERENÇA NO INVESTIMENTO REPRODUTIVO DE MACHOS E FÊMEAS



**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**

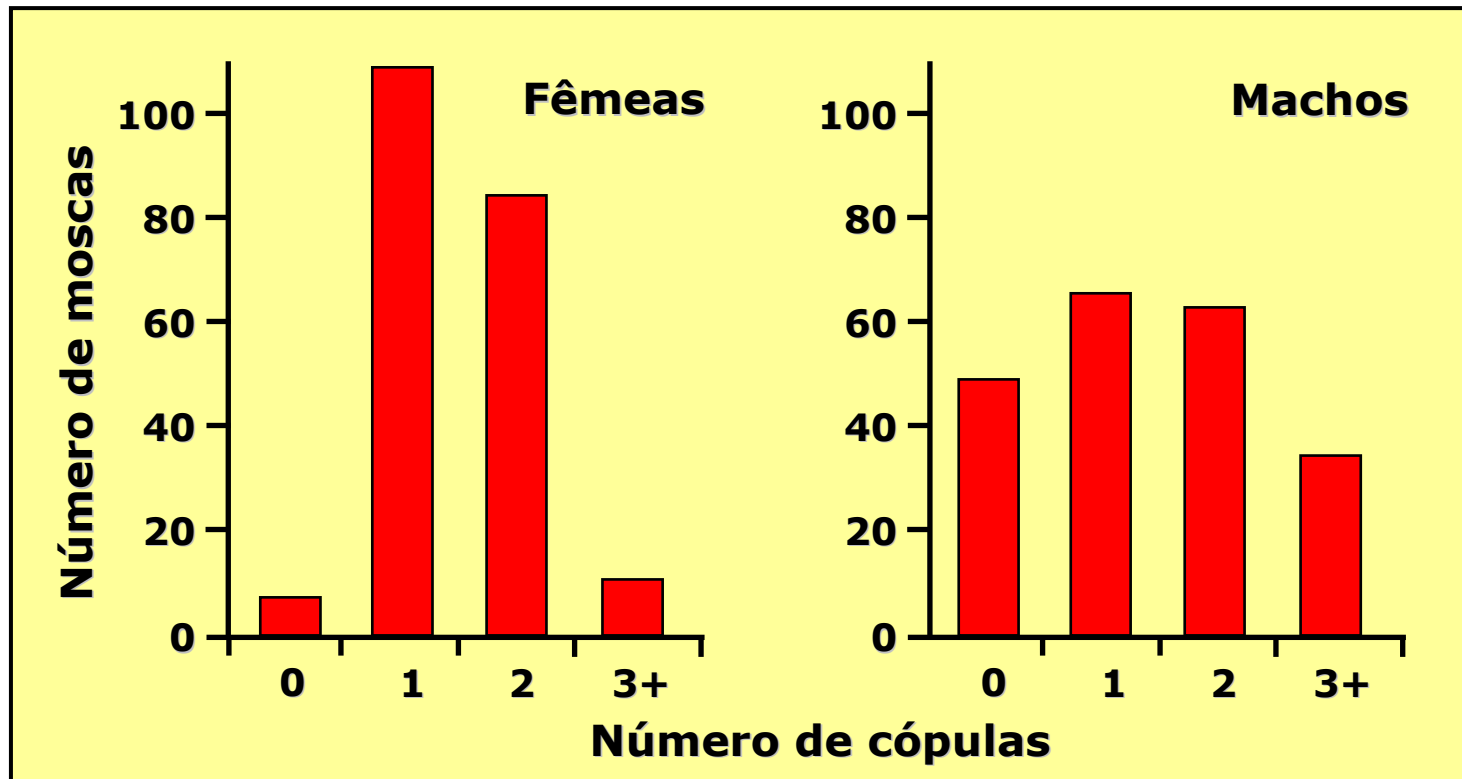
**> 350.000.000 de espermatozóides em cada ejaculação**



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

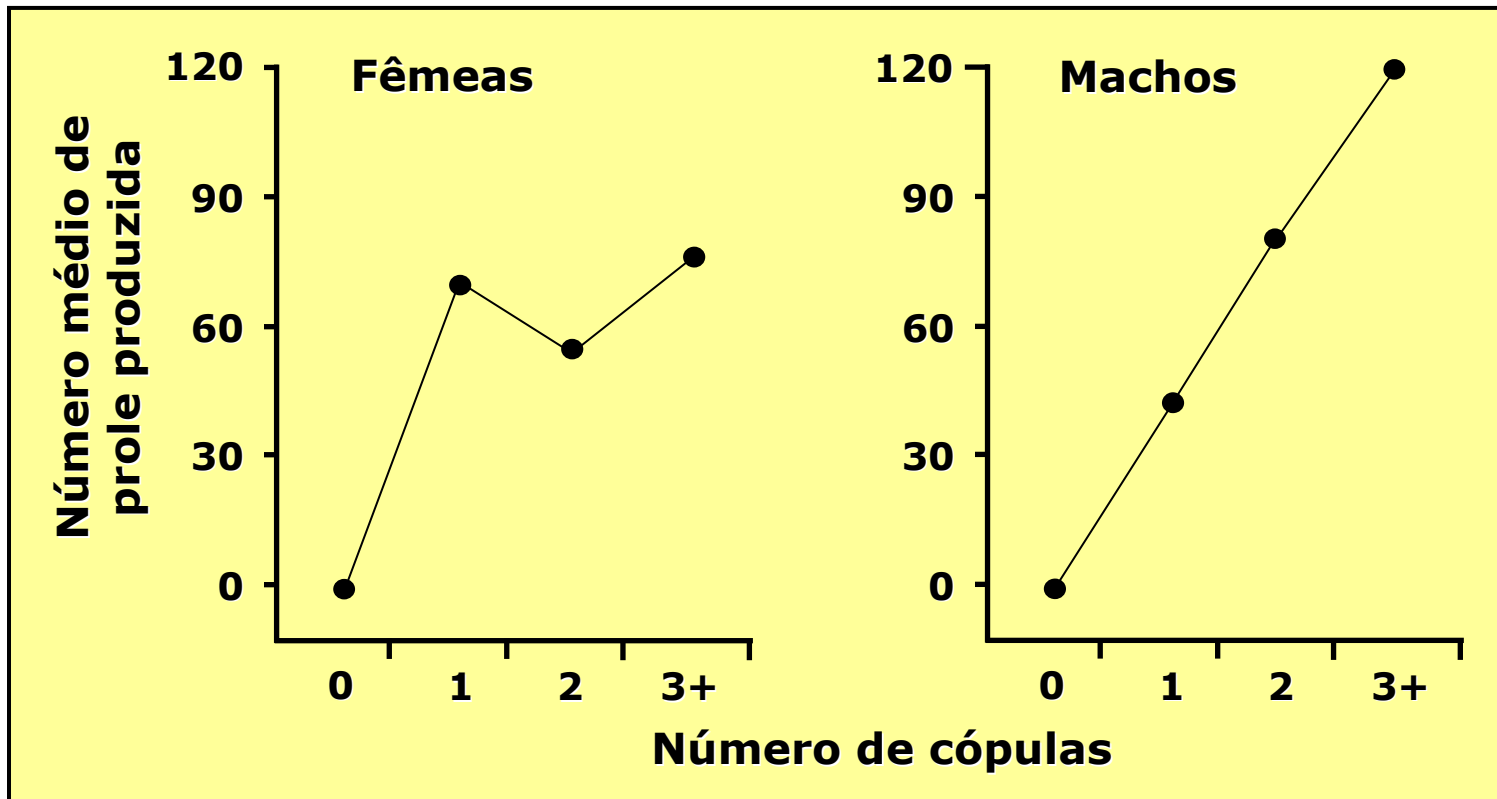
**Bateman (1948)**

# 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

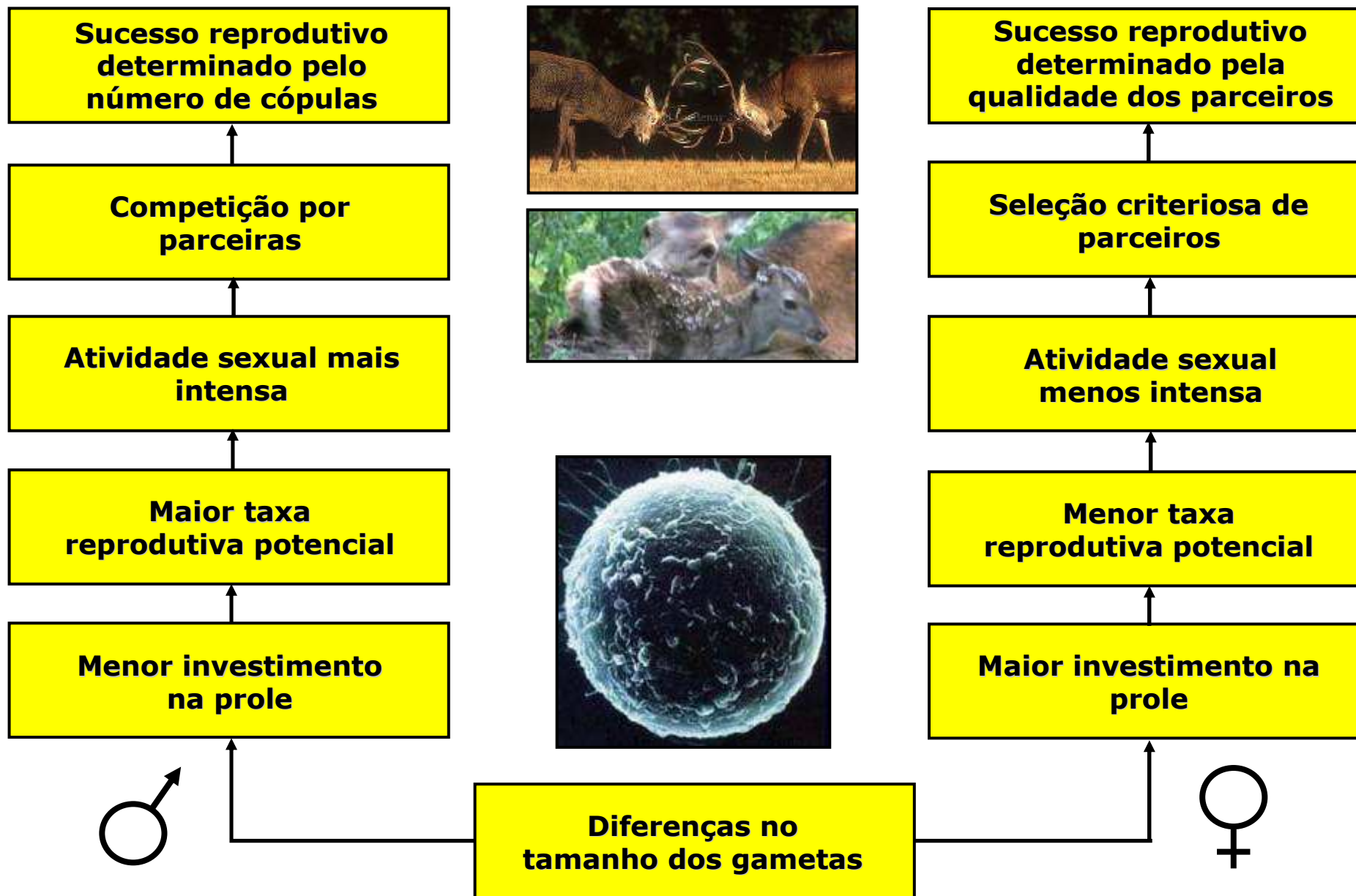


**As larvas do grupo 1 se  
saíram melhor**

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

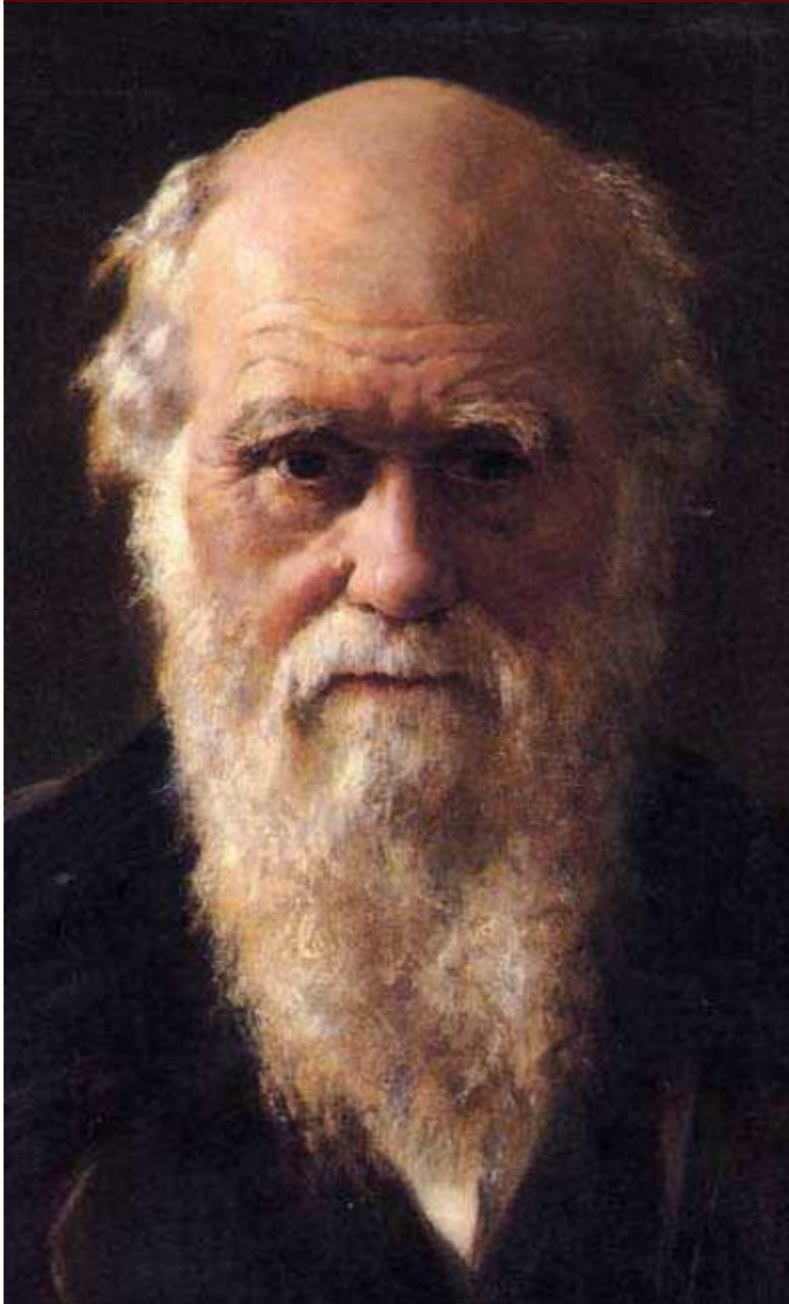


# MORAL DA HISTÓRIA





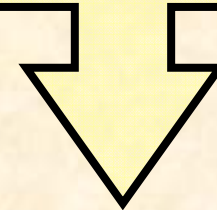
# SELEÇÃO SEXUAL



*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**



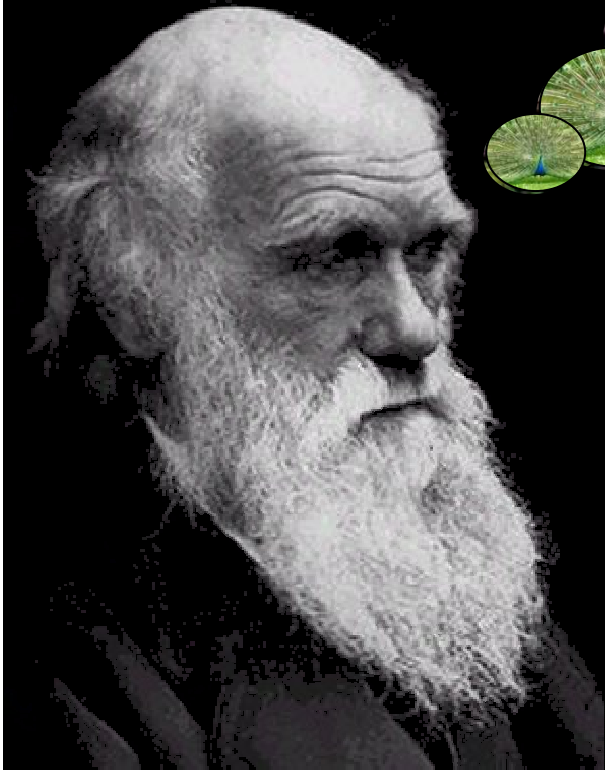


**ARMAS: COMPETIÇÃO ENTRE MACHOS PELOS ACESSO ÀS FÊMEAS**



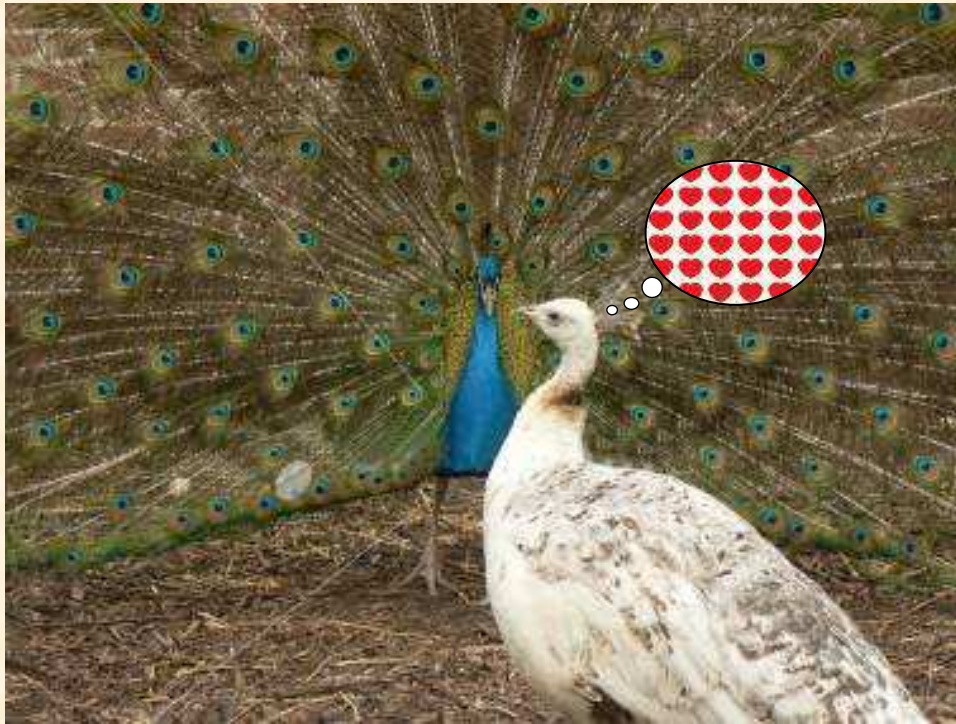


?



**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

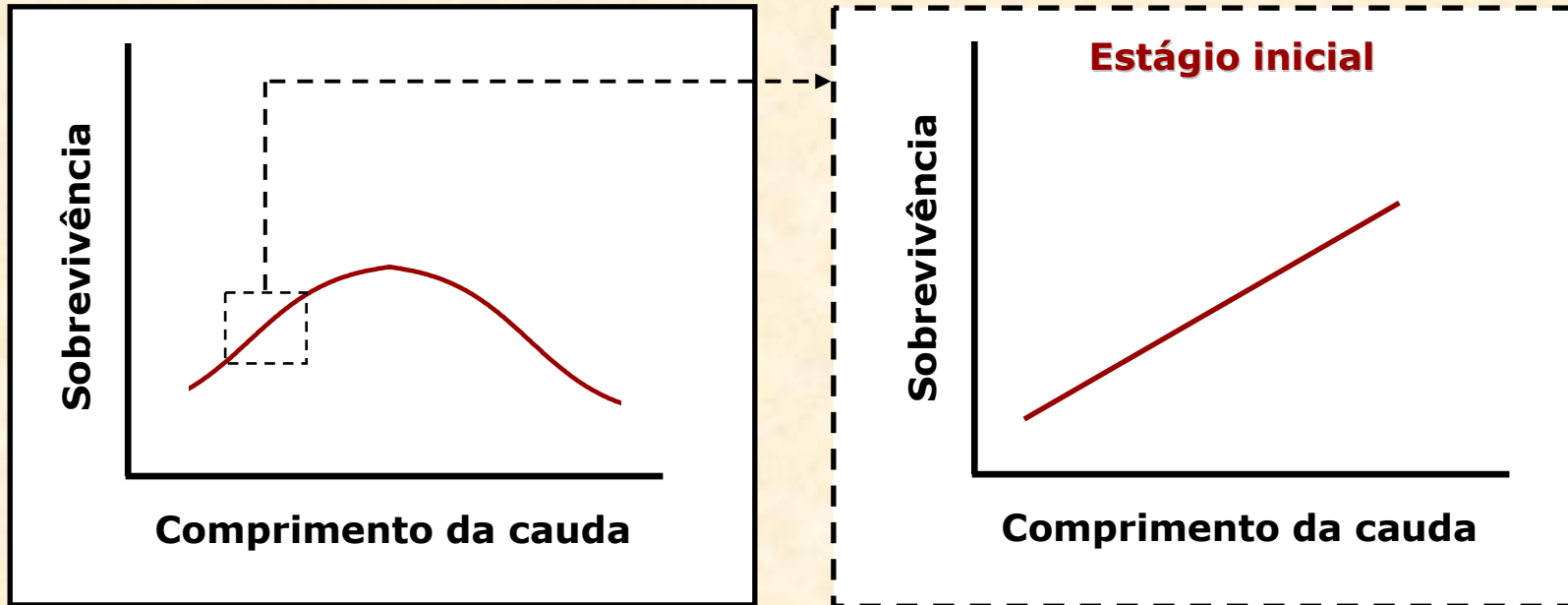
Portanto....

- 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?**

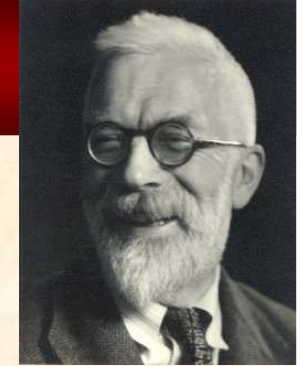
# TEORIA DE FISHER (1915)

## PRESSUPOSTO





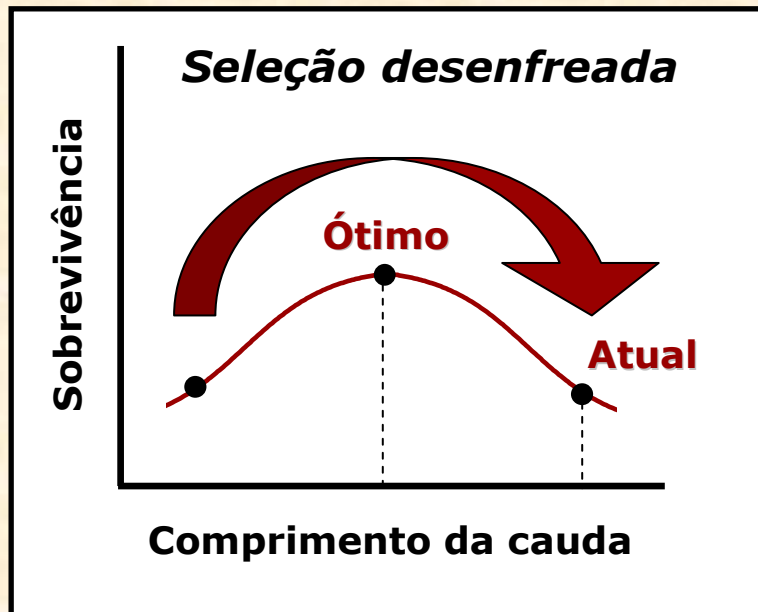
# TEORIA DE FISHER (1915)



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

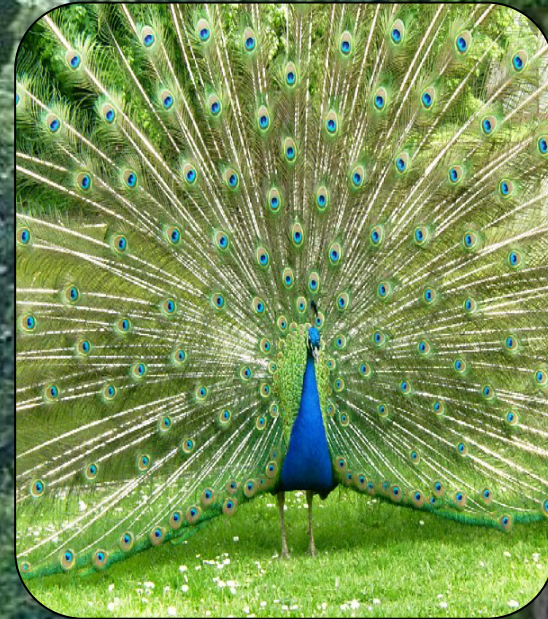
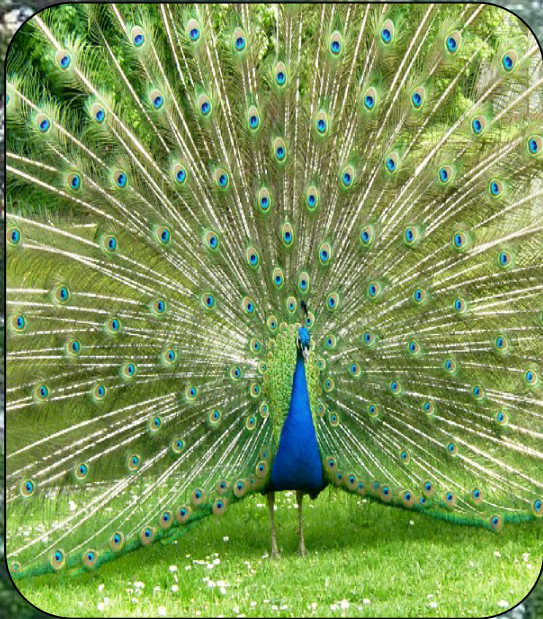
A frequência do gene mutante aumenta na população

*Runaway selection*



# TEORIA DE FISHER (1915)

Filhotes  
sobreviverão mais!

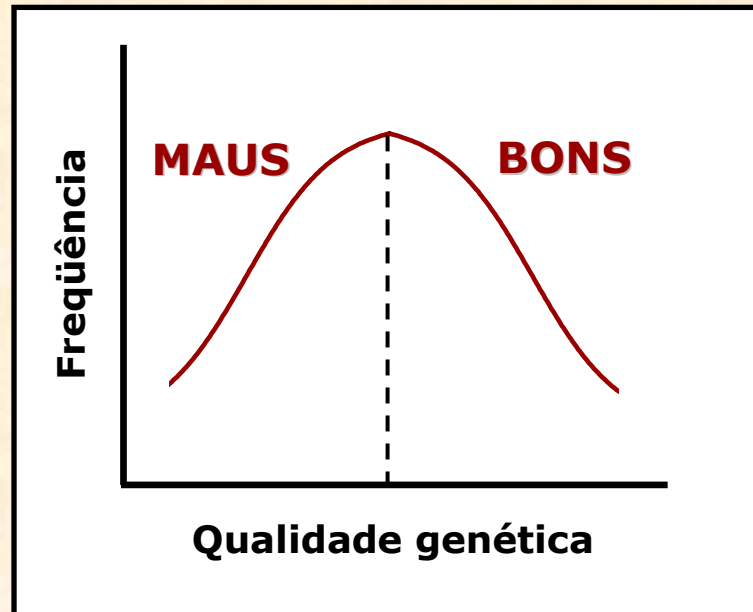


MUTANTE



# TEORIA DE ZAHAVI (1975)

## PRESSUPOSTO



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

# TEORIA DE ZAHAVI (1975)

COM QUAL MACHO COPULAR???



MACHO 1



MACHO 2



MACHO 3

Desvantagens agem como indicadores de  
qualidade genética dos 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

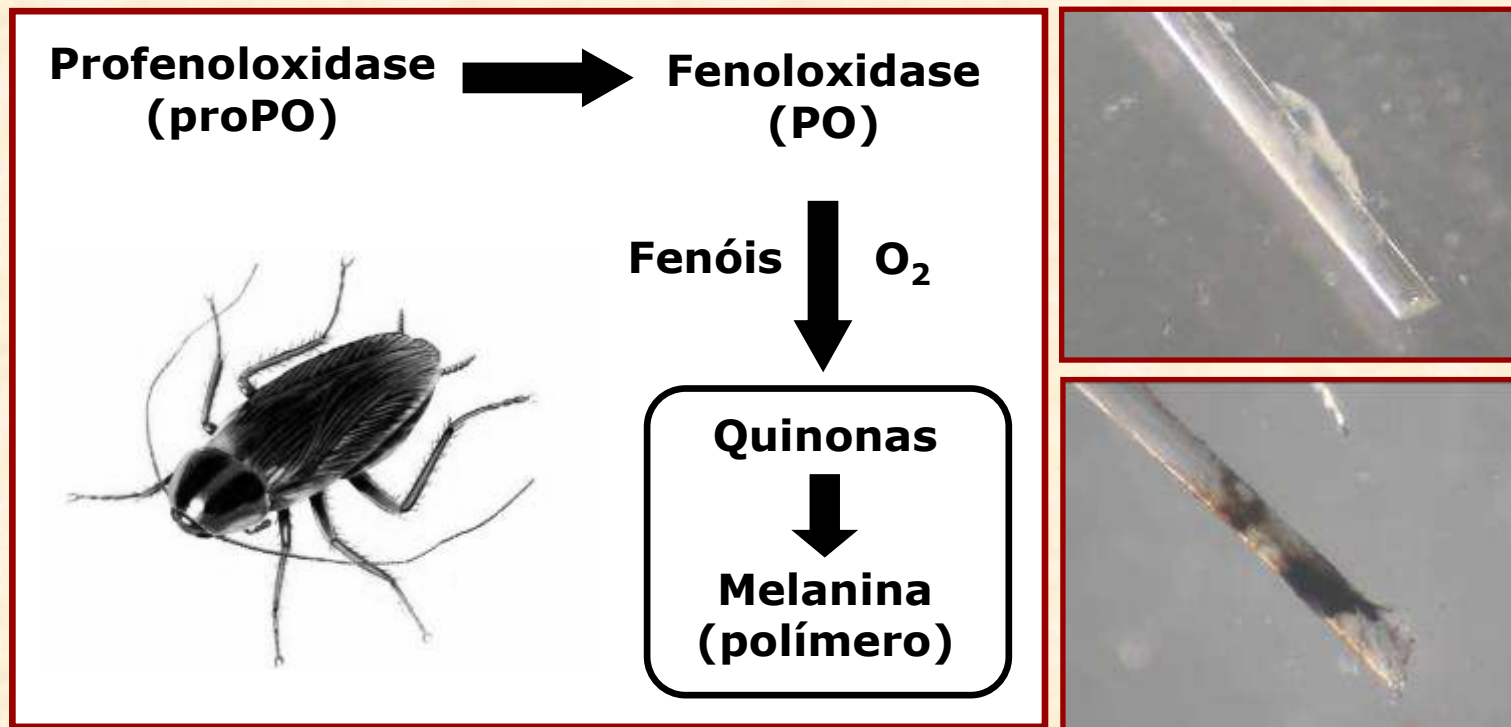
- A resistência a parasitas é herdável
- O parasita debilita o hospedeiro
- A expressão do ornamento depende da condição corporal do macho

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



# TEORIA DE HAMILTON & ZUK (1982)

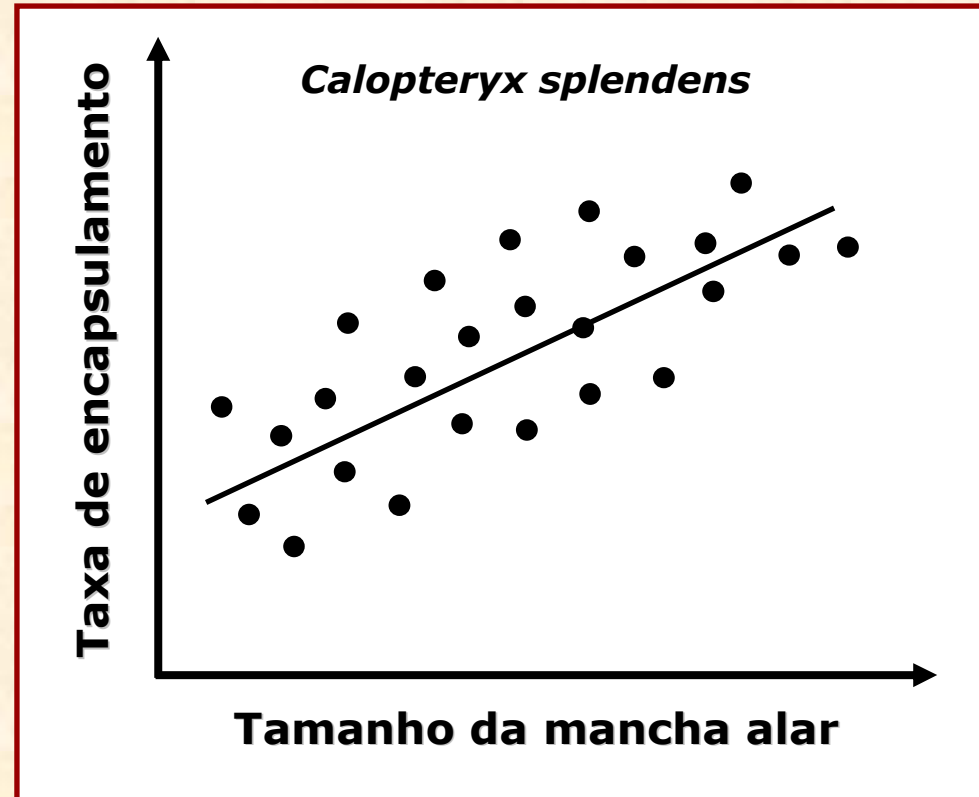
## Sistema imune em insetos



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



# TEORIA DE HAMILTON & ZUK (1982)

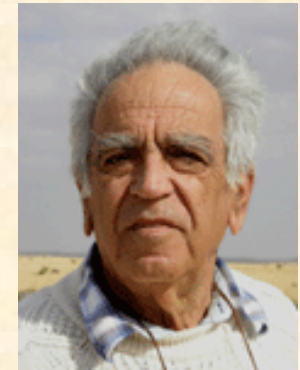


**Machos com maior mancha alar são aqueles em melhor condição, com maior habilidade imunológica**

# 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 10 MINUTOS**

# PRÁTICA

É bastante comum ouvir ou ler as seguintes afirmações:

- “Machos sob **intensa seleção sexual...**”
- “Na espécie X a **seleção sexual é mais intensa** do que na espécie Y...”
- “Quando os sítios de reprodução são escassos, a **seleção sexual é mais intensa...**”

# PRÁTICA

Mas “intensidade de seleção sexual” é uma variável teórica. Como é possível medir isso na natureza?





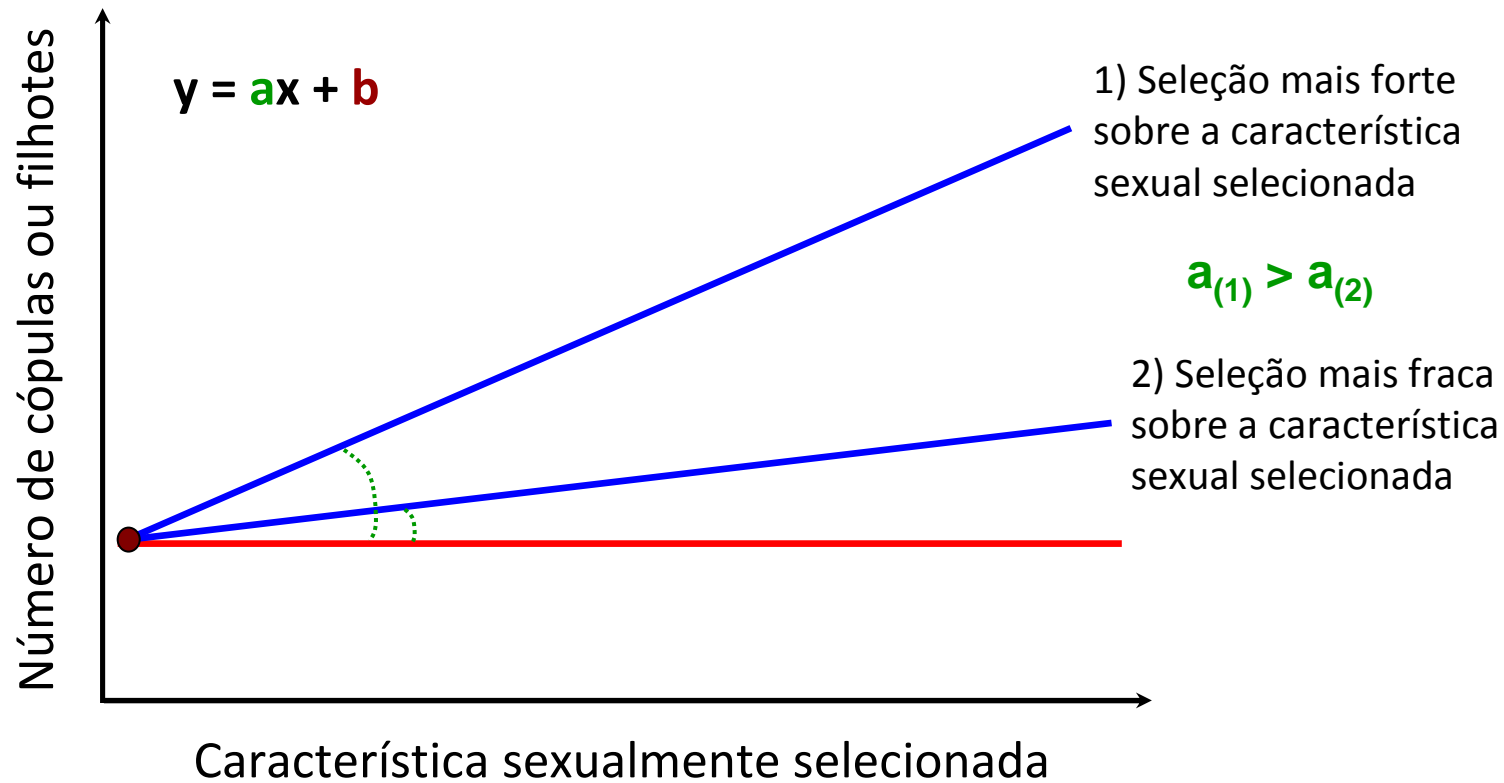
# PRÁTICA

Gradiente de seleção em caracteres sexualmente selecionados



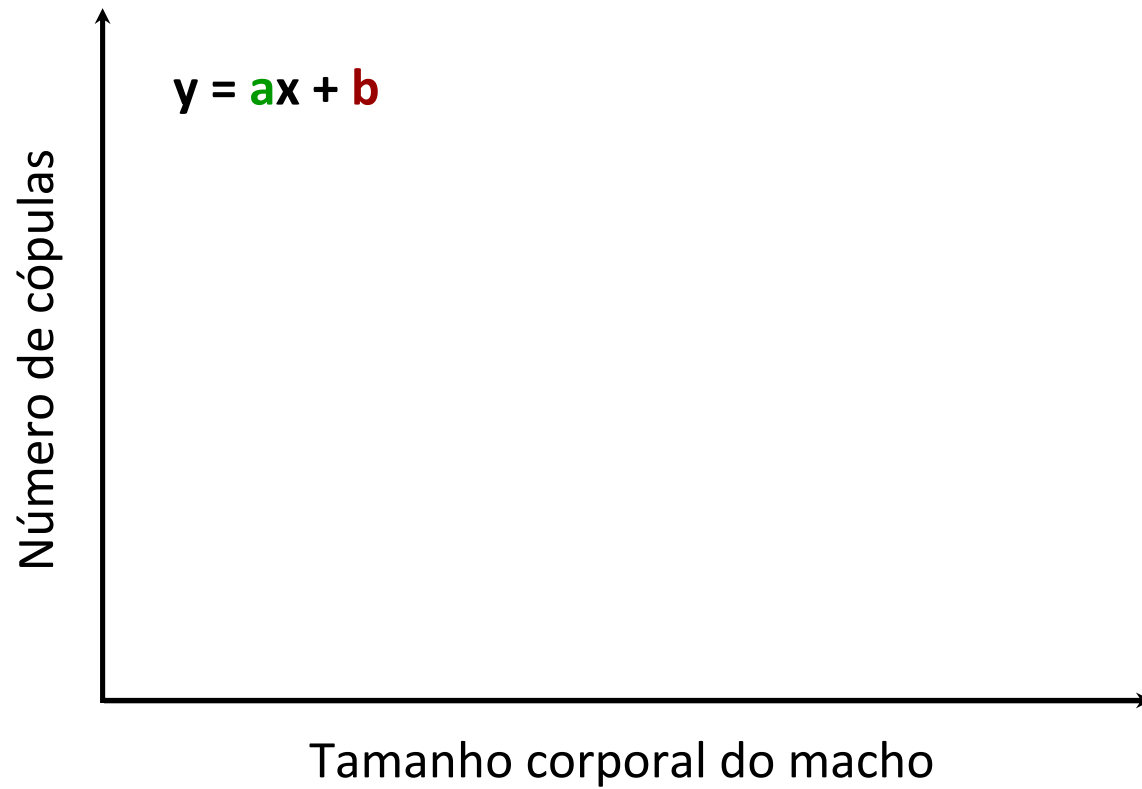
# PRÁTICA

## Gradiente de seleção em caracteres sexualmente selecionados

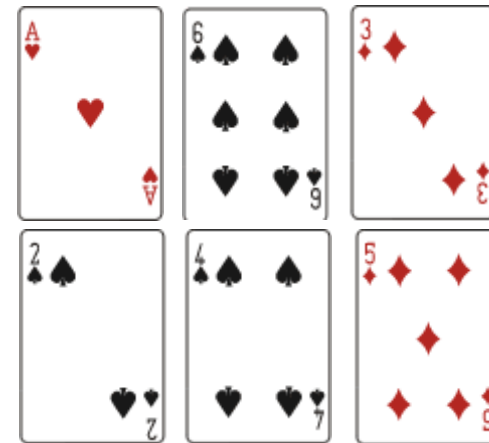


# PRÁTICA

## Gradiente de seleção em caracteres sexualmente selecionados



TAMANHO



# PRÁTICA

**Vamos fazer duas simulações:**

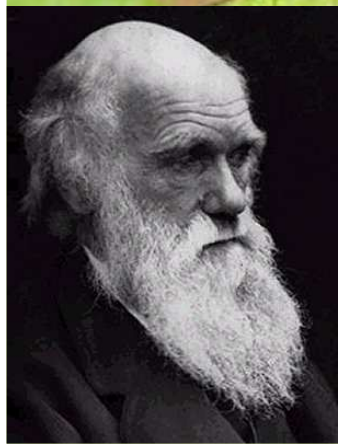
1. Sorteie apenas uma carta. Este será o tamanho do macho que vai copular com a fêmea. Esta simulação equivale a acasalamento aleatório.
2. Sorteie quatro cartas e selecione a maior. Este será o macho que vai copular com a fêmea. Esta simulação equivale a uma fêmea encontrar quatro machos e se acasalar com o maior deles.

**REPITA CADA SIMULAÇÃO 2 VEZES E ANOTE OS VALORES**

# PERGUNTAS

1. Em qual das duas simulações a intensidade da seleção sexual sobre o tamanho corporal dos machos foi mais intensa? Justifique sua resposta com base nos gradientes de seleção.
2. Como você explica a diferença na intensidade de seleção sexual nas simulações?
3. Uma premissa importante da simulação é que todas as cópulas dos machos resultam em filhotes. Proponha duas situações em que esta premissa pode não ser verdadeira.

*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, illustrating the process of sperm competition.

# COMPETIÇÃO DE ESPERMA

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

**Waage (1979)**



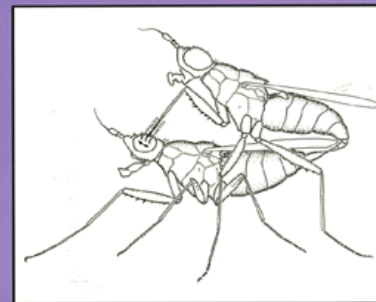


Comportamentos exibidos pelo macho durante a cópula podem induzir respostas positivas da fêmea de modo a enviesar a paternidade da prole a favor deste macho.

### Female Control:

Sexual Selection  
by Cryptic  
Female Choice

William G. Eberhard



MONOGRAPHS IN BEHAVIOR AND ECOLOGY

(1996)





# 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

