



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 10.1 Corte do pássaro-caramanchão ao redor do caramanchão. Um macho de pássaro-caramanchão-acetinado, com flores amarelas no bico, corteja uma fêmea que entrou no caramanchão que ele trabalhosa-mente construiu e enfeitou com penas azuis. Fotografia de Bert e Babs Wells.



De fato, a fêmea do pássaro-caramanchão-acetinado inicialmente visita diversos caramanchões espalhados pela floresta australiana, mas não para acasalar com os construtores desses caramanchões nessas inspeções.¹⁴⁸¹ Após o primeiro turno de visitas, as fêmeas fazem um intervalo de cerca de uma semana para construir um ninho antes de retornar a alguns caramanchões; durante esse intervalo, ela geralmente observa a rotina de corte completa de vários machos. Essas inspeções levam muitas semanas antes que a fêmea finalmente se decida por um dos machos. Neste momento, ela entra no caramanchão do macho escolhido, onde será novamente cortejada antes de abaixar-se para convidar o macho a copular. Depois que ela for embora, não terá mais contato com seu parceiro: irá incubar seus ovos e cuidar dos filhotes sozinha. Seu parceiro permanece dentro ou próximo ao caramanchão pela maior parte dos dois meses de duração da estação reprodutiva, cortejando outras fêmeas que venham inspecionar sua obra e copulando com todas as que se dispuserem.

Assim, não apenas os dois sexos de pássaro-caramanchão-acetinado são morfológicamente diferentes (*ver* Figura 10.1), mas suas táticas reprodutivas são muito diferentes. Apesar de outros animais obviamente poderem ter suas próprias rotinas de corte específicas e padrões de acasalamento, geralmente os machos fazem a corte e as fêmeas fazem a escolha, e isso vale tanto para pássaros-caramanchão quanto para belugas, porcos-formigueiros ou zebras. Esse padrão é tão geral que biólogos desde Darwin tentaram oferecer uma explicação evolutiva para ele. Este capítulo revisa o que sabemos sobre a história e o valor adaptativo do comportamento reprodutivo.

A evolução das diferenças nos papéis sexuais

Os machos de pássaros-caramanchão-acetinados constroem caramanchões; as fêmeas não. Como sempre, podemos empregar dois níveis de análise evolutiva na investigação desta diferença. Primeiro, quais foram as origens evolutivas do caramanchão construído pelo macho de pássaros-caramanchão-acetinados? Segundo, por que a construção de caramanchões pelos machos dessa espécie tem sido mantida pela seleção após sua origem?

A respeito da primeira questão, o pássaro-caramanchão-acetinado é uma das 20 espécies na família dos pássaros-caramanchão, 17 das quais constroem caramanchões.⁴⁹⁴ Nenhuma outra espécie de ave constrói nada parecido com essas elaboradas estruturas de exibição, então parece que a característica evoluiu apenas uma vez,^{819, 820} mas é possível que as construções de caramanchões em alameda e com mastros enfeitados

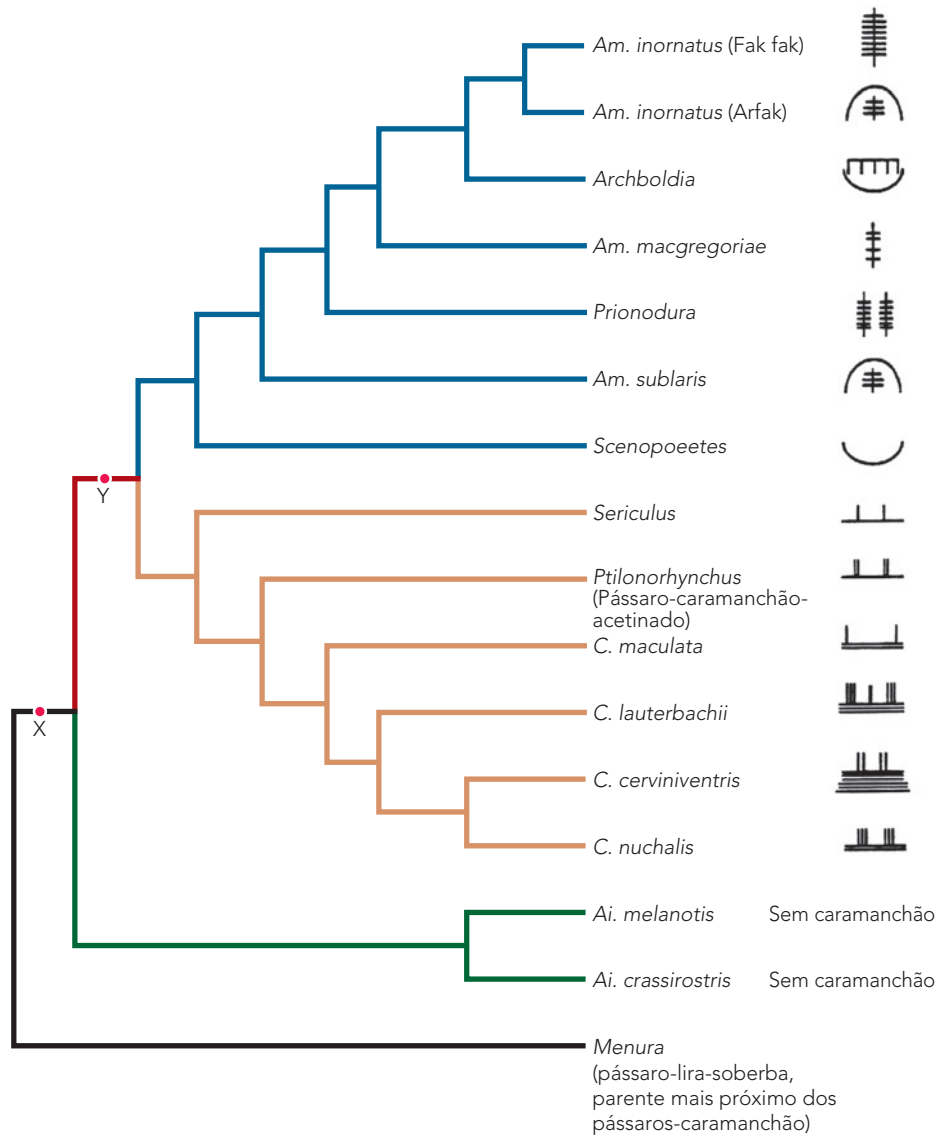


FIGURA 10.2 Relações evolutivas entre 15 populações de pássaros-caramanchão, com base nas similaridades de seus genes mitocondriais para o citocromo *b*. Os ícones à direita representam o formato do caramanchão de cada espécie. Portanto, *Scenopoeetes* constrói um caramanchão raso com gravetos no chão, enquanto o caramanchão em alameda do pássaro-caramanchão-acetinado consiste em uma simples plataforma com duas fileiras paralelas de gravetos, e *Chlamydera lauterbachii* constrói uma plataforma suspensa mais elaborada, com duas fileiras de gravetos externas e uma interna. Os caramanchões realmente elaborados são da variedade com mastro, altas pilhas de gravetos construídas ao redor de uma muda de árvore. Note que duas espécies de pássaros-caramanchão (*Ailuroedus melanotis* e *A. crassirostris*) não constroem caramanchão nenhum, tendo retido as características da espécie ancestral X extinta. A espécie extinta Y presumivelmente constrói um simples caramanchão em alameda ou fazia uma exibição de corte mais aberta; esta espécie deu origem a todos os atuais pássaros-caramanchão construtores de caramanchões. Adaptada de Kusmierski e colaboradores.⁸¹⁹

tenham evoluído de forma independente. Vamos assumir que a característica evoluiu uma vez. Se for assim, um único ancestral comum dos pássaros-caramanchão modernos deu origem a um grupo de espécies construtoras de caramanchões, dotando esses descendentes da capacidade de fazer caramanchões (Figura 10.2). Duas espécies que logo derivaram desse ancestral posteriormente deram origem a dois grupos de espécies modernas de construtores de caramanchões: os construtores de caramanchões em alameda (incluindo o pássaro-caramanchão-acetinado) e os construtores de caramanchões com mastros (como *Amblyornis inornatus*, cujos caramanchões são mostrados na Figura 10.3). Entre os dois grupos estão espécies descendentes cujos comportamentos de construção variam muito, com grandes diferenças mesmo entre espécies proximamente aparentadas, especialmente os pássaros-caramanchão construtores de caramanchões com mastros. De fato, duas populações da mesma espécie, *A. inornatus*, porém separadas geograficamente, constroem caramanchões com mastros bem diferentes (Figura 10.3), mesmo que as aves nessas duas áreas sejam geneticamente muito similares.¹⁴⁸⁰ As mudanças ocorridas foram aparentemente tão rápidas e extensas que os caramanchões de muitos parentes próximos não têm características comuns que poderiam nos ajudar a estabelecer qual seria a aparência do primeiro caramanchão e que sequência de mudanças ocorreu durante a evolução da construção de caramanchões.



FIGURA 10.3 Diferentes caramanchões em diferentes populações da mesma espécie de pássaro-caramanchão. (Acima) O enorme caramanchão pendente de uma população do pássaro-caramanchão *Amblyornis inornatus*. (Esquerda) A mesma espécie constrói um caramanchão com mastro bastante diferente em outra localidade. Fotografias de Will Betz e Adrian Forsyth.

Tendo providenciado um esboço simplificado da história dos caramanchões, o que podemos falar sobre o significado adaptativo da construção de caramanchões? Em particular, o que ganha um macho de pássaro-caramanchão-acetinado ao investir tanto tempo na construção de seu caramanchão, coletando enfeites (frequentemente roubados dos caramanchões de outros machos) e defendendo seu local de exibição contra machos rivais? Uma possibilidade é que o construtor de caramanchões original oferecia informações úteis sobre suas qualidades como parceiro para as fêmeas e era recompensado quando fêmeas seletivas copulavam com ele.

Se essa hipótese for verdadeira, então esperamos que o sucesso reprodutivo dos machos de pássaro-caramanchão modernos esteja correlacionado com alguns aspectos do caramanchão que variam de macho para macho, como a habilidade com a qual o caramanchão foi construído e decorado, ou quem sabe o número de penas azuis roubadas incluídas na decoração do caramanchão.¹⁶⁰⁸ De fato, até humanos podem detectar diferenças entre os caramanchões construídos por machos diferentes. Alguns contêm fileiras organizadas de gravetos, alinhadas de forma a criar um caramanchão amplo, organizado e simétrico, enquanto outros são claramente mais bagunçados, montados de forma menos profissional. Os caramanchões também diferem significativamente no número de elementos decorativos, como penas e elásticos de borracha. Pássaros-caramanchão fêmeas evidentemente percebem essas diferenças também, porque são menos propensas a exibir respostas de repulsa quando visitam caramanchões bem decorados de alta qualidade. Quanto menos um macho causar desagrado numa fêmea, mais propensa estará a fêmea a eventualmente acasalar com o construtor do caramanchão.^{1109, 1110} Essa pode ser a causa da qualidade da caramanchão e número de decorações dos caramanchões estarem correlacionados com o sucesso de acasalamento do macho nessa¹⁴² e em outras espécies de pássaro-caramanchão.^{914, 915} No pássaro-caramanchão acetinado, o sucesso reprodutivo do macho se traduz diretamente em sucesso genético, porque raramente uma fêmea copula com diversos machos. Ao contrário, a fêmea tipicamente usa o esperma de apenas um parceiro para fertilizar seus ovos.¹²¹⁵

Se a hipótese do anúncio de qualidade do macho estiver correta, então caramanchões atrativos e bem decorados deveriam ser construídos por machos de alguma forma

melhores do que aqueles pássaros que não conseguem erguer um caramanchão excelente. Stéphanie Doucet e Bob Montgomerie propuseram que bons produtores de caramanchões poderiam ser pássaros mais saudáveis, menos propensos a infectar suas parceiras com parasitas e micróbios patogênicos e portadores mais prováveis de espermatozoides com genes para a resistência a doenças que poderiam ser repassados para sua prole. De acordo com essa proposta, machos que constroem caramanchões melhores têm menos carrapatos ectoparasitas das penas do que machos que constroem estruturas de exibição menos atraentes.⁴⁰⁸ Da mesma forma, machos adultos capazes de construir e proteger caramanchões seriam menos infectados quando jovens por piolhos ectoparasitas do que outros machos que não tivessem caramanchões.¹⁴⁶

Outra ideia nessa linha seria que a qualidade do caramanchão seria de alguma forma um indicador da história ontogenética do macho. Por exemplo, pássaros que têm alimento suficiente enquanto crescem têm cérebros bem constituídos e, portanto, deveriam ser capazes de despontar em diversas provas de habilidade exigentes necessárias para construir um caramanchão. Perceba o paralelo entre essa explicação sobre a construção do caramanchão e a hipótese apresentada no Capítulo 2 na qual machos de outras aves aprendem um complexo repertório vocal porque dessa forma conseguem demonstrar seu passado ontogenético a fêmeas seletoras. Joah Madden reconheceu que, se essa hipótese estivesse correta, o cérebro dos pássaros-caramanchão construtores de caramanchões deveriam ser proporcionalmente maiores do que o daquelas espécies que não constroem caramanchões – um grupo que inclui algumas espécies de pássaros-caramanchão, como o pássaro jardineiro verde, *Ailuroedus crassirostris*, que limpa uma área para exibição, mas não constrói nada nela. Madden foi ao Museu Britânico para tirar radiografias dos crânios de uma série de pássaros-caramanchão empalhados e alguns de seus parentes. Constatou-se que construtores de caramanchões têm cérebros notavelmente maiores (Figura 10.4).⁹¹³ Ver Healy e Rowe.⁶³⁹

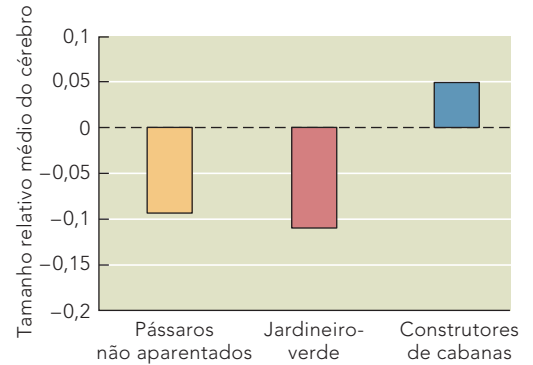


FIGURA 10.4 Construção de caramanchões pode ser um indício do tamanho do cérebro. Pássaros-caramanchão que constroem caramanchões têm cérebros relativamente maiores comparados com outros pássaros-caramanchão, o jardineiro-verde, *Ailuroedus crassirostris*, que apenas limpa arenas de exibição. O tamanho médio de cérebro (determinado pela comparação do volume da cavidade craniana com a medida do tamanho do corpo) dos pássaros-caramanchão construtores de caramanchões também excede a de outra espécie de pássaro não aparentada. Adaptada de Madden.⁹¹³

Para discussão

10.1 Fêmeas de pássaro-caramanchão acetinado parecem favorecer machos que realizem exibições de corte muito intensas, contendo elementos de agressão. Talvez por isso as fêmeas estejam sempre “agitadas” na presença de um macho em intensa exibição. Machos diferem em como ajustam suas exibições em resposta às reações da fêmea. Fêmeas que sempre recuam enquanto os machos se exibem tendem a sair sem acasalar, enquanto fêmeas que se abaixam na cabana do macho são mais prováveis de ficar e acasalar com o macho. Por que será que essas observações levaram Gerald Borgia e seus colaboradores a hipotetizar que os caramanchões surgiram porque permitiam às fêmeas se proteger de machos em exibição tentando uma cópula forçada? Que vantagens machos poderiam obter aumentando a dificuldade para eles próprios forçarem fêmeas a acasalar? O que você preveria sobre a resposta de um macho a um modelo de pássaro-caramanchão fêmea (robô mecânico coberto com a pele e plumagem de uma fêmea) que pudesse ser controlado à distância de forma a manter-se de pé durante a corte de um macho, ou raramente se abaixasse, ou se abaixasse constantemente? Ver Patricelli e colaboradores.¹¹⁰⁸

Como muitos pássaros-caramanchão fêmeas acasalam com apenas um macho – frequentemente o mesmo indivíduo popular entre outras fêmeas – o sucesso reprodutivo de machos em qualquer estação reprodutiva é muito desigual (Figura 10.5).^{142,1481} Esse fato da vida reprodutiva tem grande significado para uma questão essencial ainda não abordada aqui: por que os machos de pássaros-caramanchão, e não as fêmeas, constroem estruturas de exibição de corte, e por que as fêmeas avaliam a performance do macho em vez do contrário? De fato, é comum no mundo animal que os machos tentem acasalar com muitas fêmeas, enquanto o objeto de seus desejos se contenta

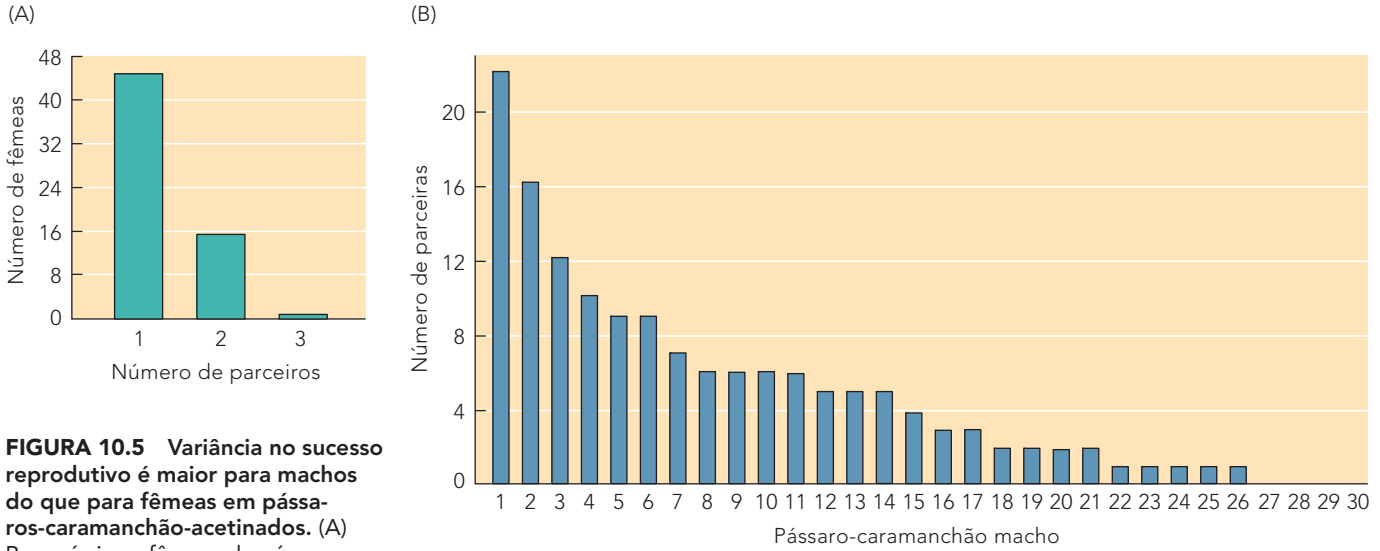


FIGURA 10.5 Variância no sucesso reprodutivo é maior para machos do que para fêmeas em pássaros-caramanchão-acetinados. (A) Pouquíssimas fêmeas de pássaro-caramanchão têm mais do que dois parceiros por estação reprodutiva, e raras ou nenhuma delas usam o esperma de mais de um macho para fecundar os óvulos. (B) Alguns pássaros-caramanchão machos, porém, acasalam com mais de 20 fêmeas em uma única estação, enquanto outros não chegam a se acasalar. Adaptada de Uy, Patricelli e Borgia.¹⁴⁸¹

com uma ou algumas cópulas, desde que com um macho ou machos que ela tenha escolhido cuidadosamente. Esse padrão amplamente espalhado é quase certamente relacionado à verdadeira diferença fundamental entre os sexos: machos produzem espermatozoides e fêmeas produzem óvulos.

Em espécies sexuadas, óvulos são, por definição, maiores que espermatozoides, que são grandes o suficiente para conter o DNA do macho e energia para dar combustível à jornada até o óvulo. Mesmo em espécies cujos machos produzem espermatozoides extragrandes – como a mosca-das-frutas cujos machos produzem espermatozoides que (quando desenrolados) têm quase 6 cm, ou 20 vezes o comprimento de seus corpos¹²⁶ – o peso de um óvulo é ainda assim muito maior do que o de um espermatozoide, e essa é a história típica (Figura 10.6). Um único óvulo de ave pode perfazer 15 a 20% do peso do corpo da fêmea, e alguns alcançam até 30%.⁸²⁷ Em contraste, um macho de *Malurus splendens*, ave australiana muito pequena, pode ter na ordem de oito bilhões de espermatozoides em seus testículos a qualquer momento.¹⁴⁷⁴ O mesmo padrão se aplica ao salmão, *Onchorhynchus kisutch*, cujos machos ejaculam cerca de 100 bilhões de espermatozoides sobre uma desova típica de 3.500 óvulos, de acordo com Bob Montgomerie. Semelhantemente, uma mulher tem apenas poucas centenas de milhares de células que podem desenvolver-se em óvulos maduros,³³⁸ enquanto que um único homem poderia teoricamente fecundar todos os óvulos de todas as mulheres do mundo, já que apenas uma ejaculação contém cerca de 350 milhões de minúsculos espermatozoides.



FIGURA 10.6 Os gametas de machos e fêmeas diferem muito em tamanho. Um espermatozoide de hamster fecundando um óvulo de hamster (aumentado 4.000 vezes) ilustra a trivial contribuição de material para o zigoto oferecida pelos machos. Fotografia de David M. Phillips.

O ponto crucial é que espermatozoides pequenos em geral superam em muito o pequeno número de óvulos grandes disponíveis para fecundação em qualquer população. Isso estabelece as regras para a competição entre os machos para fecundar esses óvulos.⁷⁹⁰ A contribuição genética de um macho para a geração seguinte geralmente depende diretamente de quantas parceiras sexuais ele teve: quanto mais parceiras, mais óvulos fecundados, mais descendentes produzidos, e maior a sua aptidão em comparação com indivíduos sexualmente menos bem-sucedidos. Os benefícios de maximizar o número de parceiras inseminadas têm, por exemplo, favorecido machos que conseguem distinguir parceiras



FIGURA 10.7 O investimento parental toma diversas formas. (Em sentido horário a partir do alto à esquerda) Um sapo macho carrega sua prole de girinos nas costas. Uma esperançã (Tettigoniidae) macho dá a sua parceira um espermatóforo comestível contendo pigmentos cor-de-laranja de carotenoide que serão incorporados a seus ovos. Uma fêmea de mergulhão-de-pescoço-preto, *Podiceps nigricollis*, protege seus filhotes deixando-os pegar carona nas suas costas. Uma vespa fêmea predadora de cigarras, *Sphecius speciosus*, arrasta uma presa paralisada com uma ferroada para a cova que cavou, onde sua prole irá se alimentar da infeliz cigarra. Fotografias de Roy McDiarmid; Klaus Gerhard-Keller; Bruce Lyon; e do autor.

familiares de fêmeas desconhecidas, o que pode promover novas possibilidades de um macho passar adiante seus genes. Em uma espécie de lagarto *Anolis*, machos territoriais dirigem mais de dez vezes mais exibições de corte a novas fêmeas que tenham surgido pela primeira vez em seus territórios, comparado com sua resposta bastante indiferente às companheiras de longa duração.¹⁰⁷⁷

Enquanto os machos em geral tentam ter muitas parceiras sexuais, fêmeas geralmente não o fazem, porque seu sucesso reprodutivo é tipicamente limitado pelo número de óvulos que elas podem produzir, não pela falta de parceiros disponíveis. Óvulos são caros de produzir porque são grandes, o que significa que as fêmeas têm que possuir os recursos para fazê-los. Além do mais, depois que um lote de ovos foi fecundado, uma fêmea pode gastar ainda mais tempo e energia cuidando da prole resultante. Portanto, durante a estação reprodutiva do pássaro-caramanchão acetinado, as fêmeas tendem a gastar mais tempo forrageando, construindo o ninho ou cuidando dos filhotes do que procurando parceiros, enquanto os machos adultos de pássaros-caramanchão cuidam de seus caramanchões todos os dias. O gasto de tempo e energia e os riscos assumidos por um indivíduo parental para ajudar um filhote é considerado investimento parental naquele filhote se reduz a chance do parental reproduzir com sucesso no futuro.¹⁴⁶⁵

Bob Trivers desenvolveu o conceito de investimento parental para dar ênfase aos custos e benefícios para pais que fazem contribuições a sua progênie (Figura 10.7). No

lado positivo, o investimento parental pode aumentar a probabilidade de que uma prole existente vá sobreviver para reproduzir; mas esse benefício em aptidão vem com o custo da habilidade do pai em gerar proles adicionais mais adiante; por diversas razões, fêmeas são mais propensas do que machos a obter um benefício líquido de cuidar de uma prole existente. Primeiro, a prole que elas cuidam tem grande chance de carregar seus genes. Em contraste, a paternidade do macho é frequentemente menos certa, pois as fêmeas da maioria das espécies aceitam esperma de mais de um indivíduo. Além disso, machos têm menos vantagens em realizar cuidado parental em espécies em que os machos paternos perdem oportunidades de fecundação. Se um macho pode acasalar com mais de uma fêmea, é mais vantajoso fazê-lo, particularmente se ele possui atributos que lhe dão vantagem na corrida para fecundar óvulos.¹¹⁸⁴ Machos mal-sucedidos estão sem saída em consequência de terem herdado os atributos não parentais que funcionam bem apenas para rivais mais competitivos do mesmo sexo. Fêmeas que já tenham acasalado com frequência não têm nada a ganhar com uma nova cópula; por isso, há tipicamente menos fêmeas sexualmente ativas a qualquer momento do que machos, criando uma razão sexual operacional (a razão de machos sexualmente receptivos para fêmeas receptivas) tendenciosa para os machos.⁴³⁸

Portanto, diferenças comportamentais essenciais entre os sexos evoluíram aparentemente em resposta à diferença no tamanho e no número de gametas produzidos, diferença comumente amplificada pelas diferenças no grau no qual fêmeas e machos fornecem investimento parental para sua prole atual. Mas por que os sexos diferem no tipo de recurso que destinam ao óvulo fecundado? Geoffrey Parker e colaboradores argumentaram que a evolução de dois tipos de gametas, e, portanto, de dois sexos, derivou da seleção divergente que favoreceu (1) indivíduos cujos gametas fossem bons em fecundar outros devido a seu tamanho relativamente pequeno e grande mobilidade (estratégia que favorecia o número de descendentes) ou (2) indivíduos cujos gametas relativamente grandes eram bons em se desenvolver depois de fecundados (estratégia de investimento parental).¹¹⁰⁴ Espermatozoides são perfeitamente projetados para correr em direção a óvulos quando liberados por um macho. O esperma do sargo de orelha azul, *Lepomis macrochirus*, peixe da família Centrarchidae, por exemplo, dispara a até cinco comprimentos de esperma por segundo.²¹⁶ Em compensação, óvulos permanecem estáticos, porque são grandes e carregados de nutrientes úteis ao desenvolvimento do zigoto após a fecundação. Nenhum tipo de gameta sozinho poderia ser bom nas duas tarefas, o que pode ter levado à evolução separada de aparatos eficientes em fecundação (o esperma dos machos) e aparatos eficientes em desenvolvimento (o óvulo das fêmeas).

Testando a teoria evolutiva das diferenças sexuais

Revisamos a teoria das diferenças sexuais que se concentra no papel das diferenças gaméticas e na desigualdade entre os sexos no investimento parental (Figura 10.8). Essas diferenças favorecem machos que competem vigorosamente com rivais por parceiras e convencem avidamente as fêmeas (Figura 10.9). No entanto, a aptidão da fêmea raramente aumentará por receber espermatozoides de tantos machos quanto possível, de modo que a seleção deve favorecer aquelas fêmeas que rejeitam o custo de cópulas adicionais depois de escolherem parceiros que têm mais a oferecer na forma de recursos ou bons genes (aqueles genes que ajudarão sua prole a desenvolver as características associadas ao sucesso reprodutivo). Pássaros-caramanchão acetinados exemplificam esse padrão comum.

Podemos testar essa teoria encontrando casos raros em que os machos realizam a maior parte do investimento parental ou se engajam em outras atividades que reverterem a razão sexual operacional típica. Em algumas espécies, machos fazem contribuições além dos espermatozoides pelo bem-estar de sua prole (ou de suas parceiras) porque, se não o fizerem, podem não ter a chance de fecundar óvulo algum. Para espécies desse tipo, podemos prever a competição das fêmeas por parceiros e a escolha cuidadosa da parceira pelos machos – em outras palavras, uma reversão do papel sexual com respeito a qual sexo compete por parceiros e qual faz as escolhas.

Essa reversão ocorre nos enxames de acasalamento de certas moscas Empididae, na qual a razão sexual operacional é fortemente inclinada para as fêmeas, porque a maioria dos machos está longe caçando insetos para trazê-los de volta para os enxames como estimulante para o acasalamento (ver também o quadro Para discussão 9.2).¹⁴⁰⁸ Quando um macho entra no enxame portando seu **presente nupcial**, ele pode encontrar fêmeas se exibindo com (dependendo da espécie) asas incomumente grandes e hachuradas, pernas decoradas⁶⁰⁰ ou estranhos sacos infláveis em seu abdome (Figura 10.10).⁵⁰⁷ O macho pode escolher dentre todas as fêmeas ornamentadas uma parceira disponível para ele.

Da mesma forma, machos de algumas espécies de peixes oferecem a suas parceiras algo realmente valioso: uma bolsa para abrigar a prole na qual a fêmea pode colocar seus óvulos. Por exemplo, no peixe-cachimbo *Syngnathus typhle*, machos “grávidos” oferecem nutrientes e oxigênio por diversas semanas, para uma massa de ovos fecundados enquanto uma fêmea comum produz óvulos suficientes para encher as bolsas de outros dois machos. As fêmeas evidentemente competem pela oportunidade de doar seus óvulos aos machos, que pagam um preço enquanto estão grávidos, porque se alimentam e crescem menos enquanto incubam os ovos. Como resultado, no começo da estação reprodutiva, machos que têm a escolha (em um experimento em aquário) de investir tempo em alimentar-se ou reagir a parceiras potenciais, de fato mostram mais interesse em alimentar-se do que em acasalar.¹⁰⁹ Em laboratório ou no oceano, machos grandes com espaço nas bolsas ativamente escolhem entre as parceiras, descartando fêmeas pequenas e lisas em favor das grandes e ornamentadas, que podem prover machos seletivos com maior quantidade de ovos para fecundar.^{108, 1241} Em outro peixe-cachimbo, *Corithoichthys haematopterus*, uma razão sexual dos adultos favorecendo fêmeas gera uma razão sexual operacional inclinada para fêmeas. Nessa espécie, fêmeas sem parceiros competem agressivamente e realizam corte enquanto os machos não o fazem.¹³⁶³

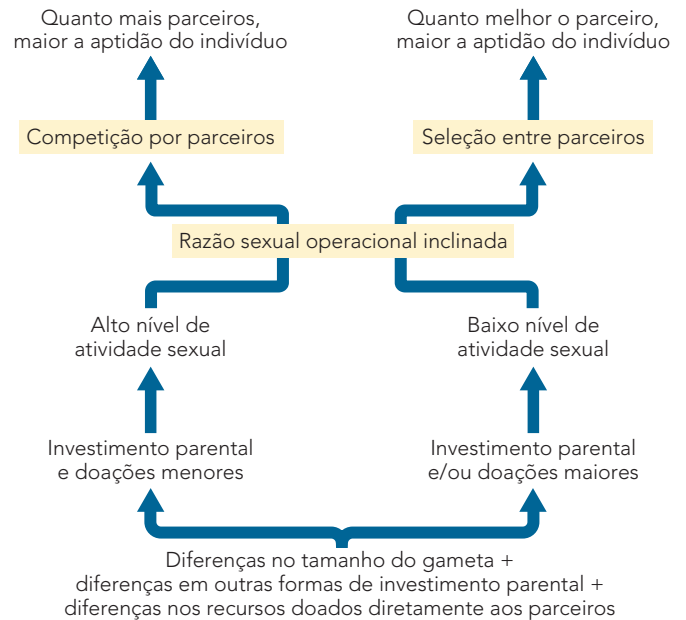


FIGURA 10.8 Diferenças entre os sexos no comportamento sexual podem surgir de diferenças fundamentais no investimento parental que afetam a taxa na qual os indivíduos produzem filhotes. O sexo que pode potencialmente deixar mais descendentes ganha com altos níveis de atividade sexual, enquanto que o outro sexo não ganha. Uma desigualdade no número de indivíduos receptivos dos dois sexos leva à competição por parceiros em um sexo, enquanto que o outro sexo tem a vantagem de escolher.



FIGURA 10.9 O ímpeto sexual do macho é tão intenso que os cientistas conseguiram atrair este macho de elefante marinho para esta área apenas tocando uma gravação dos sons de uma fêmea de sua espécie copulando.³⁸⁶ Uma vez lá, o macho viu um modelo móvel da fêmea feito em espuma de uretano coberto com fibra de vidro. Enquanto o macho perseguia o modelo móvel, ele subiu em uma balança, possibilitando aos pesquisadores registrar seu peso sem precisar sedar e imobilizar o animal. Fotografia de Chip Deutsch.

FIGURA 10.10 Reversão do papel sexual na qual as fêmeas, e não os machos, se exibem para os parceiros. No empiídio *Rhamphomyia longicauda*, as fêmeas vão para enxames onde esperam a chegada de um macho carregando um presente. Enquanto aguardam, as fêmeas inflam o abdome e mantêm suas pernas escuras e peludas ao redor do corpo, fazendo-as parecer tão grandes quanto possível para parceiros potenciais. Fotografia de David Funk, para Funk e Tallamy.⁵⁰⁷



Outro exemplo de espécies em que as fêmeas às vezes competem por machos são as esperanças *Anabrus simplex*, que apesar do nome popular (Mormon cricket) não têm filiação religiosa. Quando machos dessas esperanças se acasalam, transferem para suas parceiras outro tipo de presente nupcial: um enorme espermatóforo comestível (Figura 10.11).⁵⁹⁸ Sabendo-se que o espermatóforo compõe 25% do peso do macho, a maioria das esperanças machos provavelmente não consegue se reproduzir mais de uma vez. Em contrapartida, algumas fêmeas são capazes de produzir diversos pacotes de óvulos, mas têm de persuadir vários machos a acasalar com elas se quiserem ter os óvulos fecundados.

A competição das fêmeas por machos nessa espécie é evidente quando populações locais cresceram a tal ponto que os indivíduos não conseguem mais obter proteína e sal suficientes. Nessa situação, grandes números saem de seu hábitat e migram pelo campo, devorando plantações (e uns aos outros).¹³³³ Durante essas migrações em massa de esperanças canibais, alguns indivíduos param de se alimentar para copular. Quando um macho anuncia estar pronto para acasalar, ele começa a estrilar de um galho, e imediatamente as fêmeas vêm. Elas com frequência se empurram pela oportunidade de montá-lo, o prelúdio da inserção da genitália do macho e da transferência do espermatóforo. Os machos, contudo, podem recusar a chance de transferir

FIGURA 10.11 Machos de esperanças (*Anabrus simplex*) doam para suas parceiras um presente nupcial comestível. Aqui uma fêmea fecundada carrega um espermatóforo grande e branco que acabou de receber de seu parceiro. Fotografia do autor.



um espermatozóide para uma fêmea leve. Um macho seletivo que rejeite uma fêmea de 3,2 g em troca de uma pesando 3,5 g, fecunda, em decorrência disso, cerca de 50% mais ovos.⁵⁹⁸ Portanto, aqui também, quando há mais fêmeas receptivas do que machos, a competição por parceiros ocorre entre as fêmeas.

A teoria das diferenças nos papéis sexuais também prediz que se a razão sexual operacional mudasse ao longo do curso da estação reprodutiva, as táticas sexuais de machos e fêmeas deveriam mudar também. Um teste dessa previsão foi oferecido pelo estudo de uma esperançã australiana (Figura 10.12), cujo estoque de alimento varia muito ao longo da estação reprodutiva. Quando essas esperanças estão limitadas às flores do gênero *Anidozanthos* de pouco pólen, os espermatozóides grandes dos machos são mais difíceis de produzir e mais valiosos para as fêmeas como presente nupcial. Sob essas condições, machos sexualmente receptivos são escassos e seletivos quanto a suas parceiras, à medida que as fêmeas lutam umas com as outras pelo acesso aos machos receptivos que ofereçam espermatozóides. Mas quando plantas da família Xanthorrhoeaceae, ricas em pólen, começam a florescer e machos produzem espermatozóides muito mais rápido, a razão sexual operacional pode ficar inclinada para os machos, já que a produção de óvulos pelas fêmeas é limitada pela velocidade na qual elas podem transformar pólen em gametas. Nesse momento, os papéis sexuais retornam ao padrão mais típico, com machos que competem por acesso às fêmeas e fêmeas que rejeitam alguns machos.

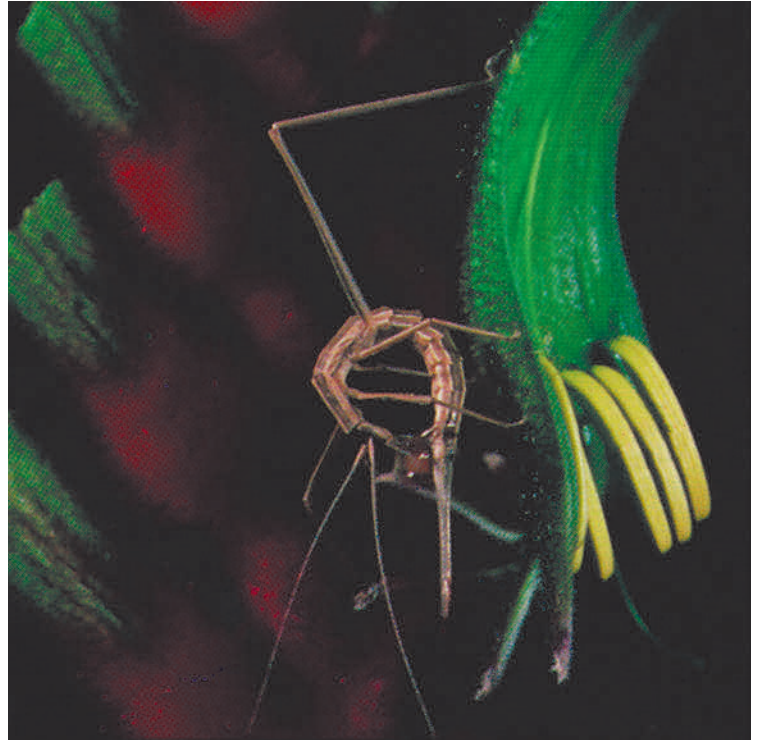


FIGURA 10.12 Uma esperançã que muda de papel sexual de acordo com a disponibilidade de espermatozóides. Fêmeas da esperançã *Kawanaphila* sp. competem para acasalar com machos que lhe forneçam espermatozóides nutritivos e gelatinosos, mas apenas quando a comida é escassa. Nesta fotografia, a fêmea está comendo um espermatozóide que recebeu do parceiro enquanto estava pousada sobre uma flor pobre em pólen. As duas antenas finas e ovipositor mais curto e grosso da fêmea estão voltados para baixo. Fotografia de Darryl Gwynne.

Para discussão

10.2 No caboz, *Gobiusculus flavescens*, um peixe que vive em costões rochosos no norte da Europa, os machos fornecem o cuidado parental para uma ou mais desovas. Os machos inicialmente competem ferozmente por territórios (sítios de desova sobre algas ou conchas de mexilhões) durante a curta estação reprodutiva (maio a julho). Mas, ao longo da estação reprodutiva, os machos tornam-se escassos, e as fêmeas começam a comportar-se agressivamente entre si e a cortejar os machos. Os dados na Tabela 10.1 lhe permitem testar a teoria delineada acima sobre por que os sexos diferem em suas táticas reprodutivas?

Tabela 10.1 Mudanças sazonais na biologia reprodutiva do caboz *Gobiusculus flavescens*

	Maio	Junho	Fim de Junho	Fim de Julho
Machos territoriais por metro quadrado	0,56	0,32	0,13	0,07
Fêmeas prontas para desovar	0,15	0,39	0,29	0,33
Espaço no ninho (número de desovas adicionais que cada ninho poderia acomodar)	2,98	2,53	1,49	0,99

Fonte: Forsgren e colaboradores.⁴⁷⁷

Seleção sexual e competição por parceiros

Na maioria das espécies, machos, com seus diminutos espermatozoides, podem potencialmente ter muitos descendentes. Porém, se eles pretendem alcançar pelo menos uma fração desse potencial, terão que lidar tanto com outros machos, que tentam acasalar com o mesmo conjunto limitado de fêmeas receptivas, quanto com as próprias fêmeas, que em geral têm muitos parâmetros para definir quais machos fecundarão seus óvulos. A percepção de que os membros de uma espécie podem definir quem se reproduzirá e quem falhará em fazê-lo levou Charles Darwin a propor que a mudança evolutiva poderia ser guiada pela **seleção sexual**, que ele definiu como “a vantagem que certos indivíduos têm sobre outros do mesmo sexo e espécie, exclusivamente em relação à reprodução.”³⁴⁹ Darwin delineou a seleção sexual especificamente para explicar a evolução de características custosas e redutoras de sobrevivência, como as exibições de corte extravagantes dos machos de pássaros-caramanchão e a plumagem ornamental de pavões. O custo dessas características incluem não só o tempo e a energia requeridos para realizar exibições exaustivas ou apresentar penas chamativas, mas também maior vulnerabilidade a predadores e custos no desenvolvimento (Figura 10.13).⁴³⁶ Darwin argumentou que, apesar de alguns atributos favoráveis à aquisição de parceiros certamente encurtarem a vida dos machos direta ou indiretamente, esses atributos poderiam aumentar o sucesso reprodutivo em seu tempo de vida ao permitir que machos bem ornamentados garantam parceiros na competição com outros (Figura 10.14). Darwin contrastou essas características que favoreciam a reprodução com aquelas que favoreciam a sobrevivência, que ele explicou em termos de seleção natural convencional.

Hoje, a maioria dos biólogos enfatiza as semelhanças entre esses dois tipos de seleção. Ambos os processos requerem diferenças no sucesso reprodutivo do indivíduo;

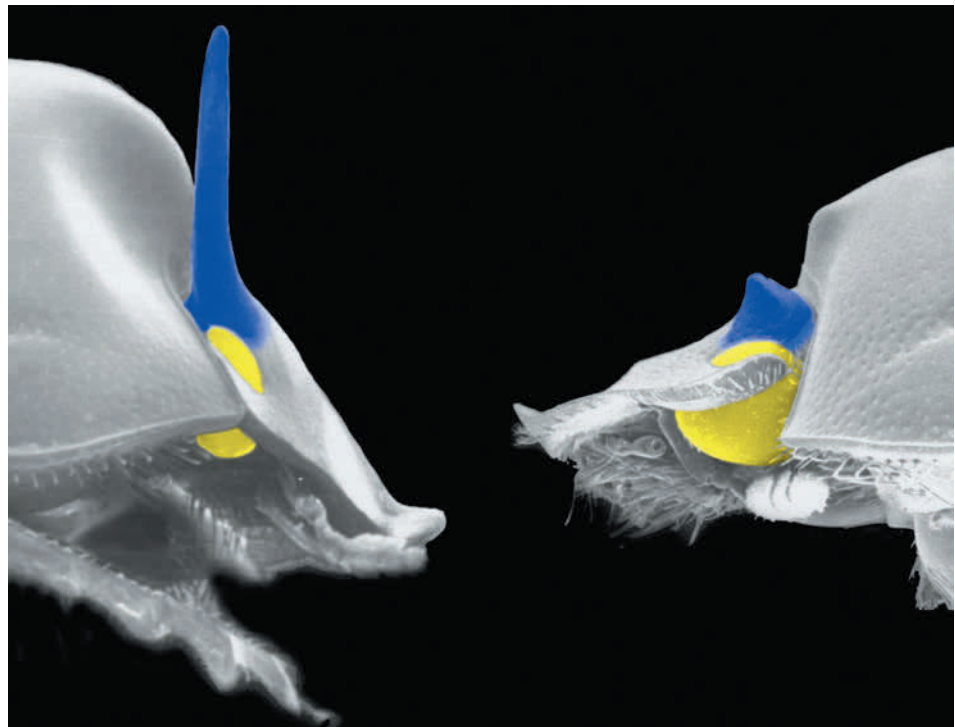


FIGURA 10.13 O custo no desenvolvimento de uma característica selecionada sexualmente. Machos do besouro rola-bosta, *Onthophagus acuminatus*, lutam por parceiras. Besouros com longos chifres (mostrados em azul) têm vantagem nestas disputas, mas os tecidos que constituem os chifres estão indisponíveis para a formação dos olhos (mostrados em amarelo). Como resultado, machos com chifres longos (esquerda) têm olhos menores que seus rivais com chifres curtos (direita). Segundo Emlen.⁴³⁵



e levarão à mudança evolutiva apenas se essas diferenças tiverem base hereditária. Porém, apesar da seleção sexual ser “apenas” uma subcategoria da seleção natural, a distinção que Darwin fez entre os dois processos é útil porque dá atenção especificamente às consequências seletivas das interações sexuais dentro de uma espécie.

Para discussão

10.3 Escolha um elemento comportamental que possivelmente aumente a sobrevivência do pássaro-caramanchão, *Ptilonorhynchus violaceus*, que pode ter sido produto da seleção natural e outra característica que diminua a sobrevivência que pode ter sido o resultado evolutivo da seleção sexual. Para cada um, liste as condições essenciais que deveriam ocorrer no passado para que a seleção natural e a seleção sexual ocorressem. O fator “diferenças entre as idades de morte de cada indivíduo” está na sua lista? Por que ou por que não?

10.4 Ratos, carneiros, bois, macacos Rhesus e humanos machos que tenham copulado à vontade com uma fêmea rapidamente recuperam-se ao ganharem acesso a outra fê-

FIGURA 10.14 “Ornamentos” sexualmente selecionados impõem custos à sobrevivência dos machos, mas aumentam seu sucesso na competição por parceiras. Darwin corretamente acreditava que a seleção sexual via escolha da fêmea era responsável pela evolução de plumagem elaborada e exibições impressionantes em aves macho como o quetzal, *Pharomachrus mocinno* (A), e o tetraz-rabo-de-faísão, *Centrocercus urophasianus* (B). Darwin argumentou erroneamente que os focinhos e chifres estranhos de alguns besouros (C) também surgiram pela escolha da fêmea; os machos, na verdade, usam estas estruturas principalmente como armas na luta com outros machos por parceiras. A, fotografia de Bruce Lyon; B, fotografia de Marc Dantzker; C, fotografia de David McIntyre e Joan Gemme.

mea. Esse fenômeno é conhecido como “Efeito Coolidge”,* supostamente porque quando a Sra. Calvin Coolidge soube que galos copulavam dúzias de vezes todos os dias, ela teria dito, “Por favor, contem isso ao Presidente.” Quando contaram ao Presidente, ele perguntou: “Com a mesma galinha todas as vezes?” Ao descobrir que os galos escolhem uma nova galinha a cada vez, ele disse: “Por favor, contem isso à Sra. Coolidge.” Crie uma hipótese em termos de seleção sexual para a evolução do efeito Coolidge. Use sua hipótese para prever que tipos de animais não deveriam ter o efeito Coolidge.

Um componente da seleção sexual (algumas vezes chamado de seleção intrasexual) ocorre quando os membros de um sexo competem entre si pelo acesso ao outro sexo. Apesar de ocorrer competição por parceiros entre fêmeas,^{276, 822} como já vimos em peixes-cachimbo, hienas malhadas e grilos *Anabrus simplex*, é bem mais provável que machos comportem-se agressivamente em relação a outro membro do mesmo sexo. Então, por exemplo, machos de pássaro-caramanchão desmancham os caramanchões uns dos outros quando têm a chance.¹¹⁷¹ Como machos com caramanchões destruídos perdem oportunidades de copular, eles têm sido sexualmente selecionados para ficarem de olho em seus territórios de exibição e estarem dispostos a brigar com seus rivais. Lutas irrestritas entre os machos são uma das características mais comuns da vida na Terra (Figura 10.15), porque os vencedores dessas competições geralmente acasalam com mais frequência. Em capítulos prévios, fizemos referência a alces agressivos, besouros guerreiros e moscas belicosas – e em todos esses casos os combatentes eram machos.

Um dos efeitos mais presentes da seleção sexual desse tipo é a evolução de corpos grandes, graças ao fato de que machos maiores são capazes de vencer os menores. Aceitando essa hipótese, quando machos lutam regularmente por acesso às parceiras, eles tendem a ser maiores do que as fêmeas de suas espécies.¹³¹ Também podemos esperar que a seleção sexual vá produzir machos capazes de manter altas performances durante os conflitos que ocorrem dentro de suas espécies. À luz dessa ideia, não é surpreendente que machos do lagarto-de-coleira, *Crotaphytus collaris*, que perseguem intrusos de seu território, sejam excelentes velocistas. Os machos mais rápidos são os que têm maiores territórios, e correspondentemente, esses lagartos geram maior número de filhotes (Figura 10.16).⁷⁰¹ Além disso, machos de animais que vão desde aranhas a dinossauros, e de besouros a rinocerontes, desenvolveram armas na forma de cornos, presas, chifres, caudas claviformes e pernas grandes e espinhosas, que eles usam em lutas com outros machos pelas fêmeas (Figura 10.17).⁴³⁷

Apesar dos machos de diversas espécies lutarem pelas fêmeas, em outras espécies, conflitos entre os machos não acontecem pela oportunidade imediata de se acasalar, mas têm relação com a posição em uma hierarquia de dominância. Uma vez que indivíduos tenham se hierarquizado desde o líder da matilha até o mais subordinado, o macho alfa só precisa ir em direção a um macho inferior para que esse indivíduo saia apressadamente do caminho ou sinalize submissão. Caso o esforço custoso de alcançar um *status* alto numa hierarquia de dominância seja adaptativo, então indivíduos de *status* mais alto deveriam ser reprodutivamente recompensados. Aceitando-se essa previsão, entre espécies de mamíferos, machos dominantes geralmente acasalam-se com mais frequência do que subordinados.



FIGURA 10.15 Machos de muitas espécies lutam, usando qualquer arma que esteja ao seu dispor. Aqui, duas girafas se digladiam com seus pesados pescoços e cabeças claviformes. Fotografia de Gregory Dimijian.

*N. de T. Calvin Coolidge, o trigésimo presidente dos Estados Unidos, permaneceu no poder de 1923 a 1929.

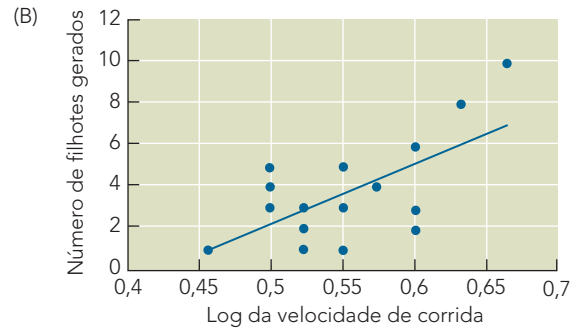


FIGURA 10.16 A velocidade da corrida em lagartos-de-coleira, *Crotaphytus collaris*, é o produto da seleção sexual, já que afeta tanto o tamanho do território do macho quanto o número de filhotes que ele gera. (A) Um lagarto-de-coleira exposto ao sol dentro de seu domínio. (B) A relação entre a velocidade de corrida do macho e a prole produzida. A, fotografia do autor; B, adaptada de Husak e colaboradores.⁷⁰¹

A relação entre dominância e acesso sexual a parceiros foi especialmente bem estudada em grupos de babuínos da savana, onde machos competem intensamente por *status* social. Os oponentes estão dispostos a lutar para ascender na escala de dominância, e, como resultado, cada macho é mordido cerca de uma vez a cada seis semanas, taxa de ferimento quase quatro vezes maior do que a das fêmeas.⁴¹⁵ Então, vale a pena para os machos arriscar-se a tomar mordidas danosas e pegar infecções sérias para garantir um *status* superior? Quando Glen Hausfater tentou pela primeira vez testar essa proposição, ele contou acasalamentos em um grupo de babuínos e descobriu que, ao contrário da previsão, machos de *status* baixos e altos tinham a mesma probabilidade de copular.⁶³⁷ Hausfater posteriormente percebeu, porém, que havia feito a suposição dúbida de que a qualquer momento que um macho copulasse ele teria a mesma chance de tornar-se pai de uma prole. Essa suposição estaria errada se realmente as cópulas só “contassem” quando as fêmeas tivessem ovulado recentemente. Quando Hausfater reexaminou o momento das cópulas, ele percebeu que machos dominantes tinham de fato monopolizado fêmeas durante os poucos dias em que elas estavam férteis. Os machos subordinados tinham suas chances de acasalar, mas tipicamente apenas quando as fêmeas estavam na fase infértil de seu ciclo de estro.

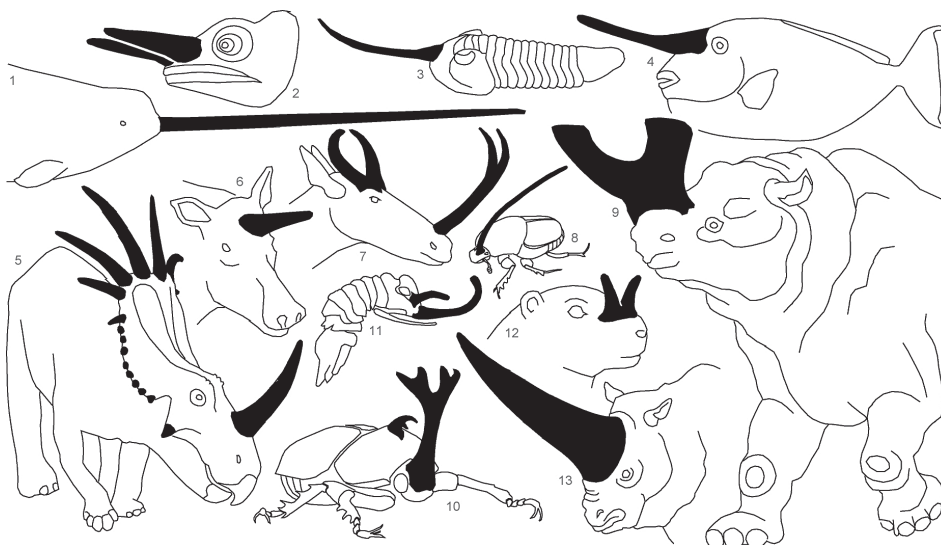


FIGURA 10.17 Evolução convergente dos armamentos em machos. Chifres semelhantes aos do rinoceronte evoluíram repetidamente em machos pertencentes a espécies não aparentadas graças à competição entre os machos destas espécies por acesso às fêmeas. As espécies ilustradas aqui são 1, narval (*Monodon monoceros*); 2, camaleões (*Chamaleo [Trioceros] montium*); 3, trilobita (*Morocconites mallaoides**); 4, peixe unicórnio (*Naso annulatus*); 5, dinossauro ceratópsido (*Styracosaurus albertensis**); 6, porco com chifre (*Kubanochoerus gigas**); 7, ungulado protoceratídeo (*Synthetoceras sp.**); 8, besouro rola-bosta (*Onthophagus raffrayi*); 9, brontotério (*Brontops robustus**); 10, besouro rinoceronte (*Allomyrina [Trypoxylus] dichotomus*); 11, isópode (*Ceratocephalus grayanus**); 12, roedor com chifres (*Epigaulus sp.**); e 13, rinoceronte gigante (*Elasmotherium sibiricum**); (*, espécies extintas). Cortesia de Doug Emlen.

(A)



(B)

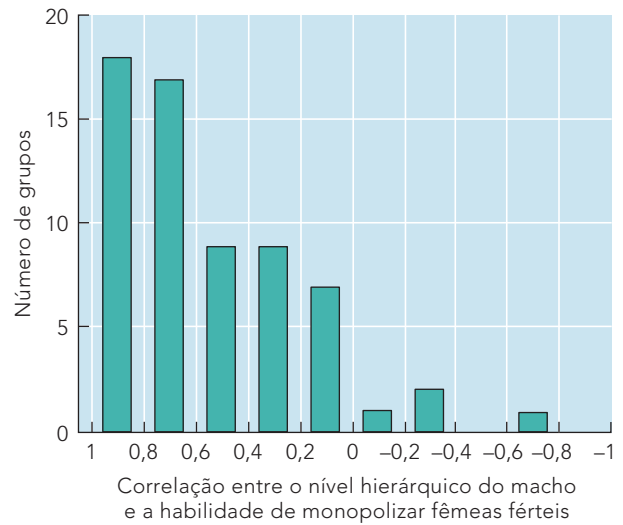


FIGURA 10.18 Dominância e sucesso no acasalamento em babuínos da savana. (A) Machos de babuínos lutam por *status* social. (B) Em uma reserva queniana na qual muitos bandos foram acompanhados por diversas estações reprodutivas diferentes, a relação entre o *status* de dominância do macho e a habilidade para formar consórcios com fêmeas férteis geralmente demonstrou forte coeficiente de correlação positiva. Um índice de correlação de +1 indicaria combinação perfeita entre as duas variáveis. A, fotografia de Joan Silk; B, adaptada de Alberts, Watts e Altmann.⁸

A partir das pesquisas pioneiras de Hausfater, outros deram continuidade com mais estudos dessa natureza. Uma revisão de dados acumulados sobre bandos de babuínos da savana observados em uma reserva queniana durante muitos anos revela que a dominância dos machos é quase sempre positivamente correlacionada com o sucesso copulatório com fêmeas férteis (Figura 10.18).⁸ É quase certo que um macho que copule com uma fêmea ovulando, enquanto mantém todos os outros machos afastados dela, seria o pai de qualquer filhote que essa parceira gerasse posteriormente. Mas não precisamos mais adivinhar a paternidade nesses casos, graças ao desenvolvimento da tecnologia molecular, incluindo a análise de microssatélites, que torna possível determinar com quase total certeza se um determinado macho de fato é pai de um dado filhote (*ver* Quadro 11.1). A análise genética de 208 filhotes de babuínos no Quênia revela que a dominância de um macho prediz não apenas o sucesso copulatório mas também seu sucesso genético (Figura 10.19).⁹ Machos dominantes geraram mais filhotes do que subordinados devido à habilidade para identificar fêmeas receptivas que eram muito prováveis de conceber,⁵²⁹ bem como mantiveram outros machos afastados dessas fêmeas férteis,⁹ como acontece em outras espécies de primatas.¹⁵⁶⁴

Para discussão

10.5 Em algumas espécies, como hienas-malhadas, *Crocuta crocuta*, e suricatas, *Suricata suricatta*, as fêmeas formam hierarquias de dominância na competição com outras de seu sexo. Em espécies desse tipo, a variação no sucesso reprodutivo pode ser maior para fêmeas do que para machos, porque fêmeas dominantes são capazes de suprimir a reprodução por fêmeas subordinadas em seus grupos.^{276, 283} A teoria da seleção sexual é geralmente mais aplicada a machos do que a fêmeas, mas por que é legítimo dizer que certas características das fêmeas em hienas e suricatas, como esforço e agressividade pelo *status*, são produtos da seleção sexual? Por que a seleção sexual poderia ser mais forte sobre as fêmeas de hienas malhadas e suricatas do que sobre os machos dessas espécies?

10.6 As cores das jубas de leões africanos variam de muito escuras a bastante pálidas. Quando dois modelos de leões, um com jубa escura e outro com jубa clara, foram colocados em territórios de leões, os machos que encontravam os modelos primeiro se aproximavam daquele de jубa clara mais frequentemente do que o de jубa escura. Em contraste, leões quase sempre passavam primeiro perto dos modelos de jубa escura. Peyton West e Craig Packer descobriram que, em geral, a jубa era mais escura em machos mais velhos com níveis mais altos de testosterona.¹⁵⁴⁵ Sabendo o que você sabe sobre o comportamento social dos leões (ver capítulos 1 e 8) e a teoria da seleção sexual, como você explicaria as diferenças nas reações de machos e fêmeas para os modelos com jубa escura?

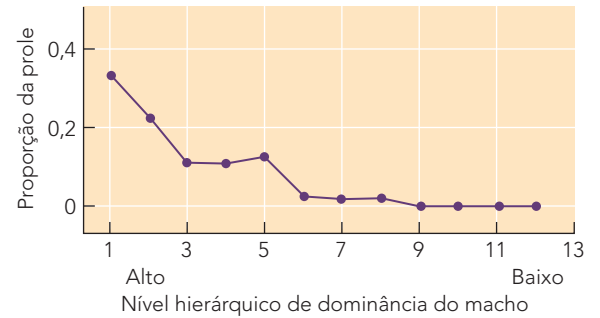


FIGURA 10.19 A dominância afeta a paternidade dos machos em babuínos da savana. Machos de *status* alto não apenas acasalam-se com mais frequência com fêmeas receptivas, como também tendem a serem pais de mais filhotes do que seus rivais subordinados. Adaptada de Alberts, Buchan e Altmann.⁹

Táticas alternativas de acasalamento

Apesar da pesquisa sobre babuínos e muitos outros animais ter confirmado que *status* de dominância alto garante benefícios à paternidade para machos aptos a manter a posição alfa, os benefícios são com frequência menores do que se esperaria (Figura 10.20).⁸ Descobriu-se que babuínos socialmente subordinados podem compensar até certo ponto sua incapacidade de dominar fisicamente outros em seu grupo. Por um lado, machos inferiores podem desenvolver e de fato desenvolvem alianças com certas fêmeas, relações que não dependam inteiramente da dominância física, mas da disposição do macho para defender a prole de uma dada fêmea (ver Figura 12.12).¹⁰⁹⁹ Assim que um macho, mesmo moderadamente subordinado, demonstra estar disposto e apto a proporcionar proteção para uma fêmea e suas crias, essa fêmea pode procurá-lo quando chegar ao estro novamente.¹³⁹⁸

Machos de babuínos também formam alianças com outros machos. Através dessas alianças, eles às vezes podem confrontar coletivamente um rival mais forte que tenha adquirido uma parceira, forçando-o a entregá-la, a despeito do fato de que o macho de *status* alto pode derrotar qualquer de seus oponentes mano-a-mano. Portanto, por exemplo, em um bando de babuínos da savana que continha oito machos adultos, três machos de baixo *status* (do quinto ao sétimo na hierarquia) regularmente formaram co-

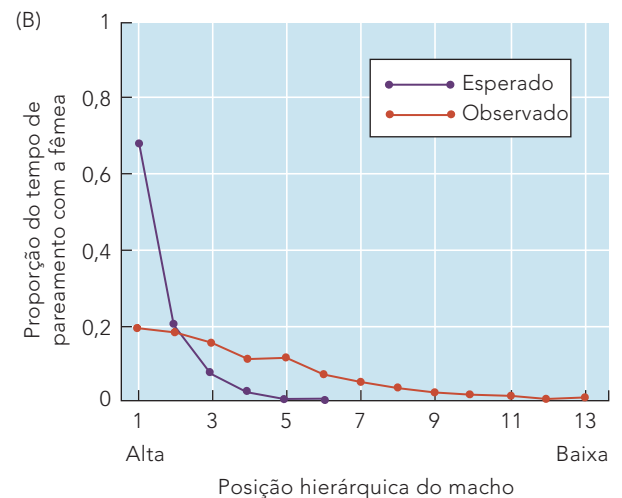


FIGURA 10.20 Machos de babuínos dominantes não controlam as fêmeas férteis tão completamente quanto se imaginaria se o macho alfa do bando sempre tivesse prioridade de acesso às fêmeas em estro num momento em que apenas uma fêmea estivesse disponível no bando. (A) Um macho guardando uma fêmea em estro. (B) Machos de *status* elevado não permaneceram próximos a uma fêmea fértil por tanto tempo quanto esperado com base unicamente no *status* dominante do macho. A, Fotografia de Joan Silk; B, adaptada de Alberts, Watts e Altmann.⁸

alizes para opor-se a um único macho de *status* mais alto quando ele estava acompanhando uma fêmea fértil. Em 18 de 28 casos, a ameaçadora gangue de subordinados forçou o oponente solitário a abrir mão da fêmea.¹⁰⁵¹

Babuínos não são a única espécie em que alguns machos utilizam táticas de acasalamento especiais de forma a evitar ser espancado por um oponente mais forte ou experiente.^{35, 590} Enquanto alguns machos de foca cinzenta, *Halichoerus grypus*, por exemplo, lutam uns com os outros para monopolizar oportunidades de acasalamento com fêmeas se arrastando na praia com seus filhotes, outros machos evidentemente procuram e encontram parceiras nadando nas águas próximas à colônia. Esses não combatentes são pais de muitos dos filhotes produzidos todos os anos, a julgar pelos testes de paternidade dos filhotes encontrados em colônias reprodutivas.¹⁵⁸⁴

Em outra espécie de foca, *Callorhinus ursinus*, quase todos os filhotes podem ser atribuídos, por testes genéticos, a machos que defendem pedaços da praia usados por suas mães como locais de descanso e parto. Mas, aqui também, uma tática alternativa é empregada por donos da praia cujos territórios tenham atraído significativamente menos fêmeas do que as propriedades de seus vizinhos. Um indivíduo menos bem-sucedido desse tipo algumas vezes tenta raptar uma fêmea ou duas de seus rivais, e ocasionalmente tem êxito em forçar uma fêmea a ficar do seu lado da divisa, onde ela pode eventualmente acasalar com o raptor.⁷⁷⁹

Outra tática que pode ajudar machos menos bem-sucedidos a se saírem um pouco melhor do que normalmente fariam evoluiu nas famosas iguanas-marinhas da espécie *Amblyrhynchus cristatus*, que vivem em densas colônias nas Ilhas Galápagos. Iguanas macho variam imensamente em tamanho, e quando um macho pequeno se apressa a cobrir uma fêmea, um macho maior pode chegar quase que imediatamente para removê-lo sem cerimônia de cima dela (Figura 10.21). Como leva três minutos para uma iguana macho ejacular, alguns pensariam que machos pequenos cujos acasalamentos foram interrompidos tão rapidamente não seriam capazes de inseminar suas parceiras. Porém, as pequenas iguanas têm uma solução para esse problema: ejacular antes de qualquer tentativa de cópula mas reter o esperma em seus corpos. Quando, no decorrer da cópula com uma fêmea o macho pequeno everte seu pênis de uma abertura na base da cauda e o insere na cloaca da fêmea, esse esperma “velho” imediatamente começa a fluir de uma fresta peniana; portanto, mesmo que não tenha tempo de atingir outra ejaculação, a iguana pequena pode pelo menos passar alguns espermatozoides viáveis para sua parceira durante seu breve tempo juntos.¹⁵⁷¹



FIGURA 10.21 Machos pequenos da iguana-marinha, *Amblyrhynchus cristatus*, têm que lidar com a interferência sexual de rivais maiores. Dois machos menores estão montados sobre a mesma fêmea; um macho muito maior está tentando tirá-los de cima dela. Fotografia de Martin Wikelski; para Wikelski e Baurle.¹⁵⁷¹

Estratégias de acasalamento condicionais

Apesar da habilidade das iguanas pequenas de inseminar sem ejetar ajudá-las a reproduzir, as chances dos grandalhões (que conseguem copular e inseminar à vontade) de reproduzir com sucesso são maiores. Então aqui temos outro exemplo de variação comportamental dentro de uma espécie, na qual alguns indivíduos empregam um comportamento com alto valor adaptativo, enquanto outros se comportam diferentemente e parecem tirar o melhor proveito de uma situação ruim. Esse padrão é do tipo associado a estratégias condicionais (*ver* página 231), que evolui quando a seleção favorece indivíduos de comportamento flexível que podem optar pela tática que lhes proporcione o maior retorno possível em termos de aptidão, face às restrições de seu nível social.

Aplicando essa abordagem às iguanas pequenas em desvantagem competitiva, podemos argumentar que esses machos se dariam melhor tentando inseminar fêmeas desavisadas do que brigando futilmente por acasalamentos com indivíduos maiores e mais poderosos. Da mesma forma, machos do besouro escarabídeo chifrudo *Ontophagus nigriventris* tomam decisões tanto ontogenéticas quanto comportamentais que refletem a realidade que indivíduos menores invariavelmente perderão lutas para machos providos de chifres maiores. Portanto, em algum momento de seu desenvolvimento larval, quando os mecanismos ontogenéticos percebem que seu corpo tende a ser relativamente pequeno, presumivelmente porque a larva do besouro é malnutrida, o macho troca o investimento de seus recursos do crescimento do chifre para o que se tornará seus testículos produtores de espermatozoides. Esse macho menor terá chifres menores ou não existentes quando adulto, mas testículos maiores do que o de seus oponentes grandes. De acordo com seu plano corporal, o macho menor entra furtivamente nas tocas onde uma fêmea esteja sendo guardada por um macho maior com grandes chifres e tenta inseminá-la sorrateiramente, passando grandes quantidades de esperma para ela se tiver sucesso em evitar a detecção do seu consorte.⁶⁹⁴ Os machos grandes não conseguem produzir chifres grandes e testículos grandes (Figura 10.22),¹³³¹ assim como grilos e outros insetos que investem em asas e músculos

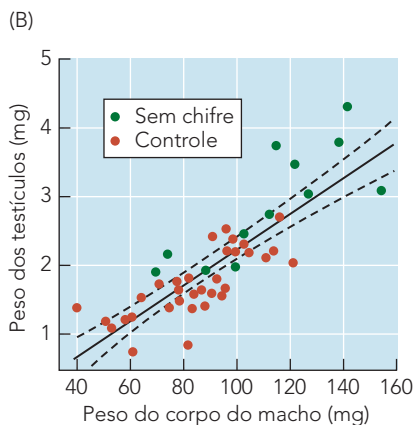


FIGURA 10.22 Chifres maiores significam testículos menores. Quando os machos do (A) besouro escarabídeo chifrudo, *Ontophagus nigriventris*, foram experimentalmente induzidos a crescer como machos sem chifres, (B) eles tenderam a crescer mais do que os controles com chifres e a investir em testículos relativamente grandes para seu tamanho corporal. A, fotografia de Doug Emlen; B, adaptada de Simmons e Emlen.¹³³¹



FIGURA 10.23 Táticas de acasalamento dos machos satélite. (A) Um macho satélite do sapo *Bufo cognatus* se abaixa perto de um macho cantando (perceba o saco vocal inflado) cujos sinais ele pode ser capaz de explorar interceptando fêmeas atraídas pelo canto. (B) Seis machos subordinados de carneiro selvagem, *Ovis canadensis*, seguem um macho dominante, que se coloca entre eles e a fêmea com quem acasalará algumas vezes. (C) Dois machos satélites de xifosuros, *Limulus polyphemus*, esperam perto da fêmea dos dois lados de um macho que se acoplou à sua parceira. A, fotografia de Brian Sullivan; B, fotografia de Jack Hogg; C, fotografia de Kim Abplanalp, cortesia de Jane Brockmann.

associados ao voo têm menos a depositar nos ovários e em outros componentes do equipamento reprodutivo (ver Figura 5.7).^{1236, 1642} Um *O. nigriventris* macho com grandes chifres e testículos relativamente pequenos pode perder a fecundação dos óvulos para um rival menor, caso o macho menor copule com a parceira do macho maior e seu esperma leve vantagem sobre o esperma que ela recebeu de seu consorte musculoso (ver Competição de Esperma nas páginas seguintes).

Em espécies com estratégias condicionais, a habilidade dos indivíduos desfavorecidos em trocar para uma tática alternativa acarreta melhor benefício do que se esse indivíduo tentasse usar a tática de seus oponentes dominantes (Figura 10.23). No xifosuro, *Limulus polyphemus*, por exemplo, alguns machos patrulham as águas próximas às praias, encontrando e agarrando fêmeas que vão em direção à areia para lá depositar seus ovos. Outros machos novatos sobem às praias sozinhos e ali se aglomeram ao redor dos casais pareados. Como seria de se supor, um macho acoplado à fêmea fecunda pelo menos 10% mais óvulos do que qualquer macho satélite concorrente.^{179, 180} Apesar dos machos satélites não serem tão bem-sucedidos quanto os xifosuros acoplados, eles se saem melhor do que se tentassem se acoplar a uma fêmea no mar por conta própria, apenas para serem empurrados de lado ou substituídos por machos em melhores condições físicas.

Para testar essa proposição, Jane Brockmann retirou amostras de machos acoplados e desacoplados de uma praia e devolveu-os ao mar com sacos plásticos sobre as pinças que eles usam para se agarrar às fêmeas. Antes de soltá-los, ela marcou cada um e classificou sua condição corporal com base em aspectos como carapaça lisa ou gasta e olhos recobertos de organismos marinhos ou livres de obs-

truções. Ela descobriu que machos de carapaças gastas e olhos obstruídos tinham mais chance de aparecer novamente na praia como indivíduos desacoplados. Em outras palavras, machos em piores condições estavam preparados para aceitar a tática com recompensa mais baixa de subir à praia desacoplado em busca de uma oportunidade como satélite, enquanto machos em boas condições evidentemente permaneceram no mar, tentando encontrar uma fêmea para agarrar e defender, apesar de estarem condenados a falhar por causa dos sacos sobre suas pinças.¹⁸¹ A decisão de tornar-se um satélite é uma tática adaptativa para tirar o melhor proveito de uma situação ruim se os indivíduos que escolhem essa opção ganham mais do que ganhariam persistindo em tentativas desesperadas de tornar-se machos acoplados (Figura 10.24).

Para discussão

10.7 Machos de xifosuros satélites e acoplados não têm o mesmo sucesso reprodutivo. Por que a seleção sexual não eliminou a opção satélite com baixo retorno, se os machos que exercem essa opção não deixam tantos descendentes quanto os machos acoplados?

10.8 Galos competem uns com os outros pela dominância social, e, previsivelmente, machos dominantes têm maior sucesso copulatório do que machos subordinados. Use a teoria da seleção sexual para avaliar essas diferenças entre duas categorias de machos: machos dominantes produzem mais esperma do que subordinados, e dominantes transferem espermatozoides em maior quantidade e melhores (mais velozes) para fêmeas com cristas grandes e vermelhas, enquanto subordinados fornecem a todas as suas parceiras esperma da mesma qualidade (com a mesma velocidade).²⁹⁹ Além disso, use a teoria da estratégia condicional para prever o que deveria acontecer se dois machos dominantes fossem colocados juntos até que um se tornasse subordinado.

Portanto, xifosuros machos parecem avaliar sua condição corporal, e usam essa informação para adotar uma ou outra tática de acasalamento, evidenciando que possuem uma estratégia condicional. Aplicaremos a mesma teoria para táticas de acasalamento alternativas no panorπίdeo chamado mosca-escorpião (*Panorpa* sp), inseto da ordem Mecoptera (Figura 10.25). Nessa espécie, (1) alguns machos defendem agressivamente insetos mortos, recurso alimentar altamente atrativo para fêmeas receptivas, (2) outros machos secretam saliva sobre uma folha e esperam fêmeas ocasionais virem

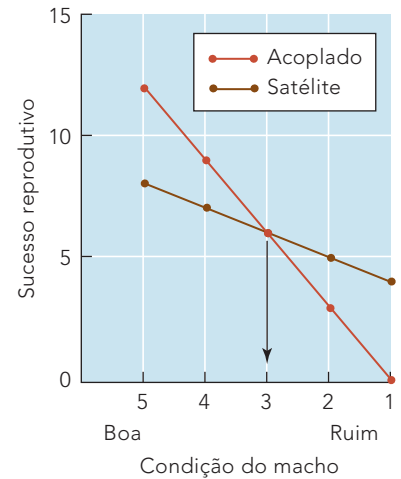


FIGURA 10.24 Um modelo de estratégia condicional da relação entre a condição do macho e o sucesso reprodutivo do xifosuro, *Limulus polyphemus*. Este modelo prevê que quando a condição do macho cai para três em uma escala de cinco pontos, os machos mudam de tática porque então ganham mais sucesso reprodutivo na opção satélite do que tentando acoplar-se a fêmeas. “Sucesso reprodutivo” e “condição do macho” são dados em unidades arbitrárias. Adaptada de Brockmann.¹⁸¹

FIGURA 10.25 Um mecóptero *Panorpa* sp. macho com sua estranha ponta do abdome semelhante à cauda de um escorpião, a qual ele pode usar para agarrar a fêmea em um prelúdio à cópula forçada, uma das três táticas de acasalamento disponíveis aos machos desta espécie. Fotografia de Jim Lloyd.

consumir esse presente nutricional e (3) outros ainda não oferecem nada à fêmea mas agarram-nas e forçam-nas a copular.¹⁴³⁴ Em experimentos em gaiolas com grupos de dez machos e dez fêmeas de *Panorpa*, Randy Thornhill mostrou que os machos maiores monopolizaram os dois grilos mortos colocados na gaiola, o que deu a esses machos fácil acesso às fêmeas e uma média de seis cópulas por teste. Machos de tamanho médio não podiam derrotar os panorpídeos maiores na disputa pelos grilos, então em geral produziam presentes de saliva para atrair as fêmeas, mas ganhavam apenas duas cópulas cada. Machos pequenos eram incapazes de reivindicar grilos e também não conseguiam gerar presentes de saliva, então esses insetos forçavam as fêmeas a copular, mas obtinham apenas cerca de uma cópula por teste.

Thornhill propôs que, nesse caso, tanto os machos grandes quanto os pequenos igualmente possuíam uma estratégia que permitia a cada indivíduo escolher uma dentre três opções com base em sua situação social. Essa hipótese prediz que as diferenças entre os fenótipos comportamentais são causadas pelo ambiente e não por diferenças hereditárias entre os indivíduos, e que os machos deveriam trocar para uma tática de maior sucesso reprodutivo se a condição social que eles experimentam tornar a mudança possível.

Para testar essa previsão, Thornhill removeu os machos grandes que estavam defendendo os grilos mortos. Quando essa mudança ocorreu, alguns machos prontamente abandonaram seus montinhos de saliva e tomaram os grilos mais valiosos. Outros machos que vinham apostando nas cópulas forçadas se apressaram para dominar as secreções abandonadas dos machos que as deixaram para defender o grilo morto. Portanto, um *Panorpa* macho pode adotar qualquer das três táticas que lhe dê a maior chance possível de acasalar-se, dado seu *status* competitivo corrente. Esses resultados decidem o caso em favor da estratégia condicional como explicação para a coexistência de três táticas de acasalamento nos *Panorpa*.¹⁴³⁴

Estratégias de acasalamento distintas

É de aceitação geral que quase todos os casos de táticas de acasalamento alternativas podem ser explicados pela teoria da estratégia condicional (Gross,⁵⁰⁰ ver Shuster e Wade¹³²⁸). Porém, existem exceções a essa regra geral. O combatente, *Philomachus pugnax*, por exemplo, é um maçarico cujos machos são territorialistas “independentes” ou satélites subordinados ou imitadores de fêmeas, características que passam adiante para seus filhotes machos.⁸⁴⁰ Os machos territorialistas defendem sítios de exibição, para onde tentam atrair uma fêmea receptiva. Satélites diferem levemente dos machos territorialistas na plumagem e são tolerados nos locais de corte, onde às vezes conseguem acasalar quando a atenção do macho dono do território está em outro lugar. Os raros imitadores de fêmeas se parecem com fêmeas de sua espécie; com isso, machos territorialistas os atacam com menos frequência.⁷⁴¹ Durante uma visita a um território, um imitador de fêmea, que tem testículos muito grandes, pode às vezes ser capaz de cobrir uma fêmea e lhe entregar grandes quantidades de esperma, talvez superando numericamente o esperma que ela recebeu do dono do território.

O isópode marinho *Paracerceis sculpta* é outra espécie com três estratégias reprodutivas coexistindo. Essa criatura lembra vagamente os tatuzinhos-de-jardim terrestres mais familiares, mas não vive em objetos úmidos em jardins de casas e sim em esponjas encontradas na zona entremarés do Golfo da Califórnia. Se você abrisse um número suficiente de esponjas, encontraria fêmeas, que se parecem todas mais ou menos iguais, e machos, que vêm em três tamanhos drasticamente diferentes: grande (alfa), médio (beta) e pequeno (gama) (Figura 10.26), cada qual com seu próprio fenótipo comportamental.

Os grandes machos alfa tentam excluir outros machos da cavidade interna de esponjas que tenham uma ou mais fêmeas morando. Se um macho alfa encontra outro macho alfa em uma esponja, uma batalha que pode levar horas se sucede até

que um dos machos ceda. Caso um macho alfa encontre um pequeno macho gama, o isópode maior simplesmente agarra o pequeno e o atira para fora da esponja. Previsivelmente, machos gama evitam machos alfa tanto quanto possível enquanto tentam conseguir acasalamentos das fêmeas que vivem na esponja.¹³²⁴ Quando um alfa e um macho beta de tamanho médio se encontram na cavidade de uma esponja, o beta se comporta como fêmea, e o macho corteja inutilmente seu rival. Pela imitação da fêmea, os machos beta do tamanho de fêmeas coexistem com rivais muito maiores e mais fortes e, portanto, ganham acesso às verdadeiras fêmeas que de outra maneira o macho alfa monopolizaria.

Nesta espécie, portanto, temos três tipos diferentes de macho, e um tipo tem o potencial de dominar outros na competição macho-macho. Se os três tipos representam estratégias distintas, então (1) as diferenças entre eles têm que ser rastreáveis até diferenças genéticas, e (2) o sucesso reprodutivo médio dos três tipos deve ser igual. Caso, contudo, machos alfa, beta e gama usem três táticas diferentes resultando da mesma estratégia condicional, então (1) as diferenças comportamentais entre elas deveriam ser induzidas por condições ambientais distintas, e não genes diferentes, e (2) o sucesso reprodutivo médio dos machos que usam as táticas alternativas não precisa ser igual.

Steve Shuster e colaboradores coletaram as informações necessárias para checar as previsões derivadas dessas duas hipóteses.^{1325, 1327} Primeiro, eles demonstraram que o tamanho e a diferença do comportamento entre os três tipos de isópodes machos são o resultado hereditário de diferenças em um único gene representado por três alelos. Segundo, eles mediram o sucesso reprodutivo dos três tipos no laboratório colocando várias combinações de machos e fêmeas em esponjas artificiais. Os machos usados nesse experimento tinham marcadores genéticos especiais – características distintivas que podiam ser passadas adiante para seus filhotes – permitindo aos pesquisadores identificar qual macho havia sido pai de quais filhotes isópodes que cada fêmea porventura produziu. Shuster descobriu que o sucesso reprodutivo de um macho depende de quantas fêmeas e machos rivais viviam junto a ele em uma esponja. Por exemplo, quando um macho alfa e um macho beta viviam junto com uma fêmea, o macho alfa era pai da maioria da prole. Mas quando essa combinação de machos ocupava uma esponja com muitas fêmeas, o macho alfa não podia controlar todas, e o macho beta superava seu rival, gerando 60% da prole resultante. Em outras combinações, machos gama superavam os outros. Para cada combinação, era impossível calcular um valor médio do sucesso reprodutivo do macho para machos alfa, beta e gama.

Shuster e Michael Wade então voltaram ao Golfo da Califórnia para coletar uma grande amostra aleatória de esponjas, cada uma das quais eles abriram para contar os isópodes de dentro.¹³²⁵ Saber com que frequência alfas, betas e gamas viviam em várias combinações com competidores e fêmeas permitiu a Shuster e Wade estimar o sucesso reprodutivo médio dos três tipos de machos, levando em conta os dados de laboratório reunidos previamente. Quando a poeira matemática assentou, eles estimaram que machos alfa acasalaram com 1,51 fêmeas na média, enquanto betas copularam com 1,35 e gamas tiveram 1,37 parceiras. Já que essas médias não diferiam significativamente em termos estatísticos, Shuster e Wade concluíram que os três tipos de machos geneticamente diferentes tinham aptidões essencialmente iguais na natureza. Os pressupostos de uma explicação de três estratégias coexistentes foram preenchidos (se os autores fizeram sua estatística direito).

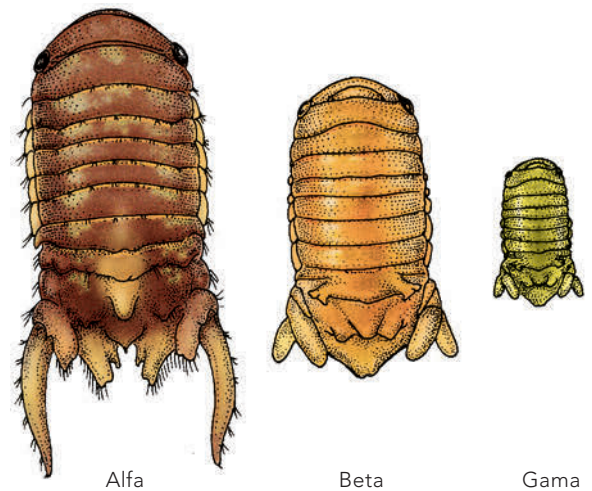


FIGURA 10.26 Três diferentes formas do isópode de esponja: o grande macho alfa, o macho beta do tamanho de uma fêmea e o minúsculo macho gama. Cada tipo não apenas tem tamanho e forma diferentes, mas também usa uma estratégia hereditária diferente para adquirir parceiras. Adaptada de Shuster.¹³²⁶

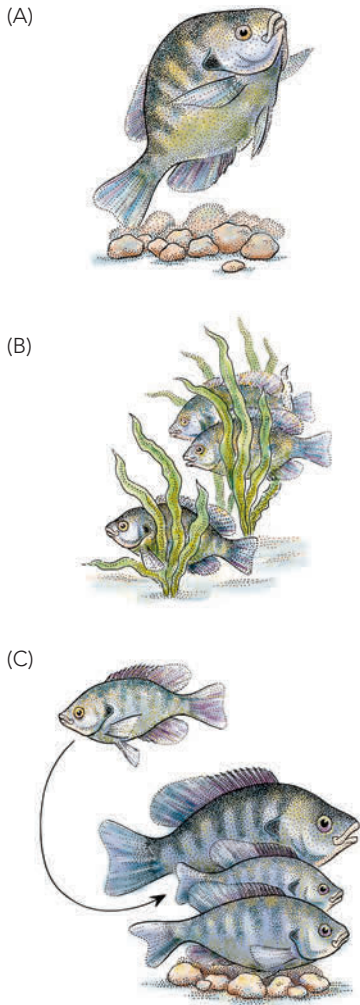


FIGURA 10.27 Três comportamentos de fertilização de ovos coexistem no sargo-de-orelha azul (*Lepomis macrochirus*). (A) Um macho territorialista guarda um ninho que pode atrair fêmeas grávidas. (B) Pequenos machos sorrateiros (*sneaker males*) aguardam uma oportunidade para se introduzir entre um par 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 estridentes 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 cláspes 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 abdome; 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.

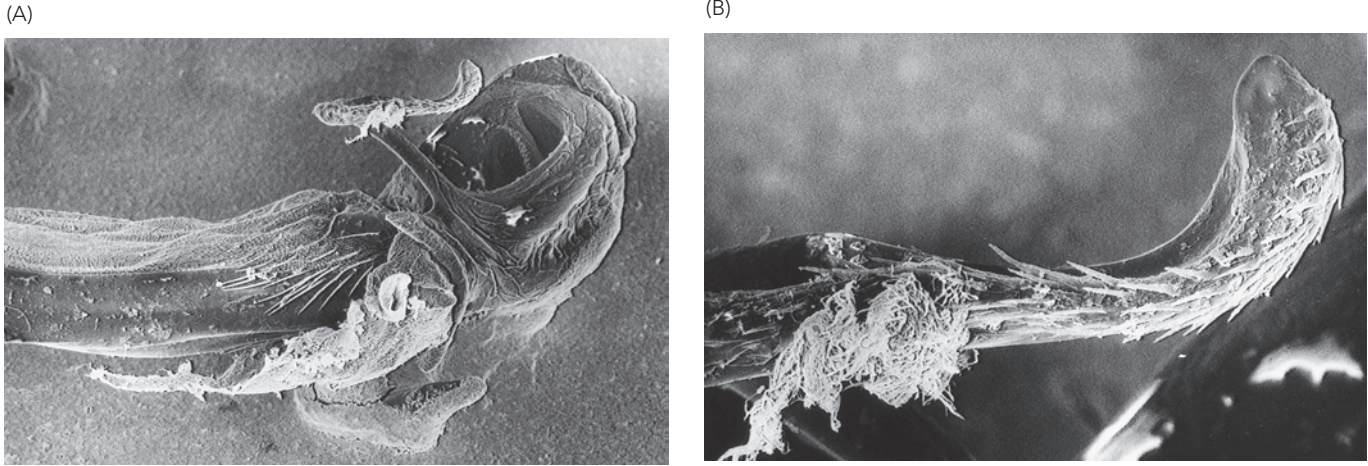


FIGURA 10.29 A competição de esperma moldou a forma do pênis da libélula de asas negras. (A) O pênis tem pontas nas laterais e espinhos que permitem limpar o órgão armazenador de esperma da fêmea antes de passar seu próprio esperma para ela. (B) Um close de uma ponta lateral revela espermatozoides rivais 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 disponível 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 expelle uma gota de ejaculado contendo espermatozoides recém recebidos do outro macho. Adaptada de Davies.³⁵³

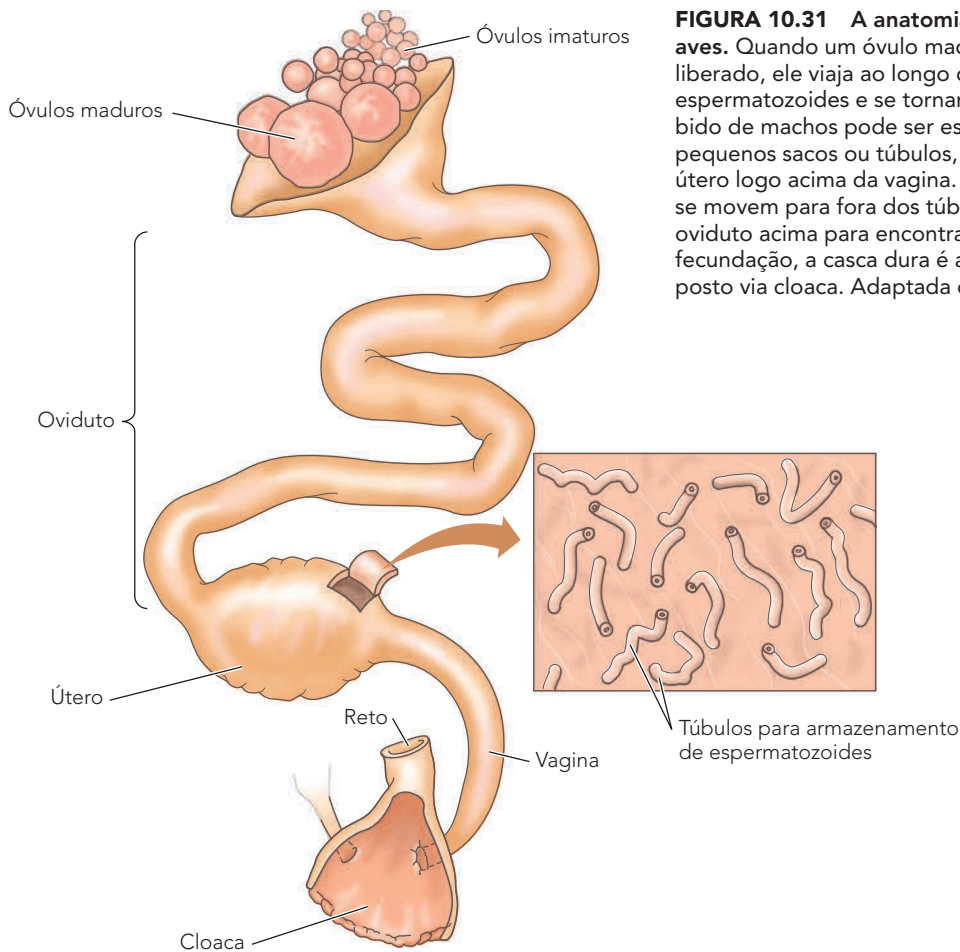


FIGURA 10.31 A anatomia reprodutiva da fecundação nas aves. Quando um óvulo maduro produzido em um ovário é liberado, ele viaja ao longo do oviduto, onde pode encontrar espermatozoides e se tornar fecundado. Esperma viável recebido de machos pode ser estocado por longos períodos em pequenos sacos ou 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 Bakst⁶³ e Birkhead e Møller.¹²¹

Para discussão

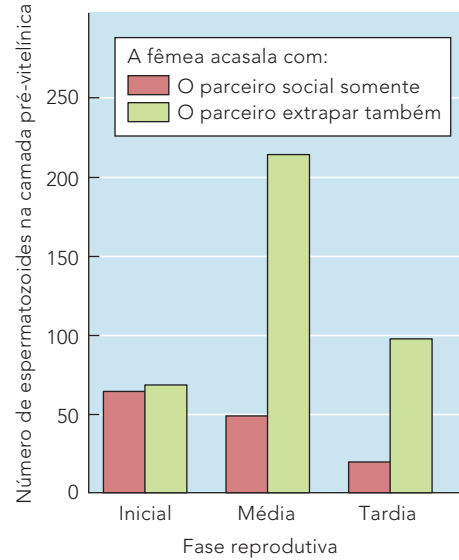
10.12 A fêmea da gaivota tridáctila, *Rissa tridactyla*, pode expelir o esperma recebido de um parceiro.¹⁵⁰⁵ Se você ficasse sabendo que essa ave é monogâmica, você rejeitaria a hipótese de que a expulsão de esperma nessa espécie evoluiu por seleção sexual? Por quê? Nessa espécie, pares monogâmicos começam 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 extra-conjugais 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

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



Papa-mosca-de-colar



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



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, *Valencienna 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 “pluque 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

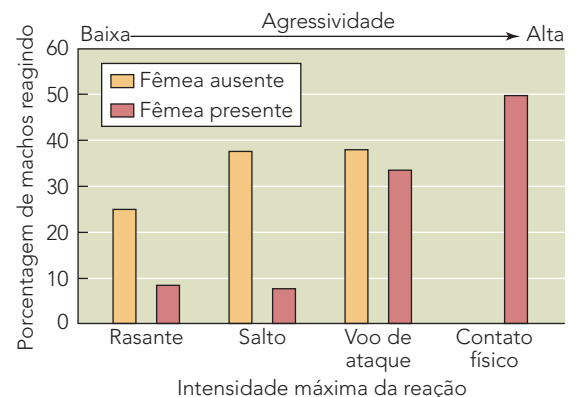


FIGURA 10.34 Evidência da guarda de parceiro. As reações ao invasor por um macho territorialista de petinha-dos-prados, *Anthus pratensis*, tornam-se muito mais agressivas se a parceira do macho estiver presente. Adaptada de Petrusková e colaboradores.¹¹²⁶

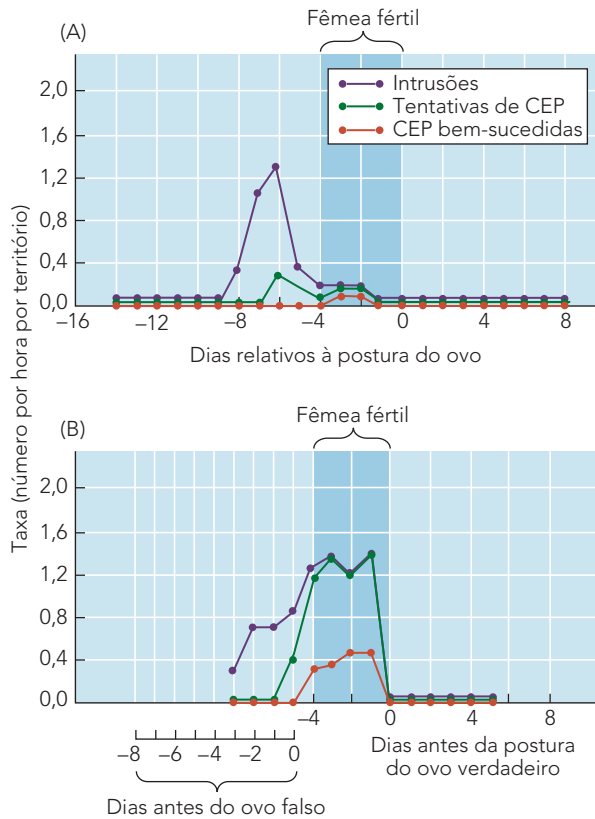
legas demonstraram esse ponto com um experimento de *playback*. Quando machos “solteiros” escutaram a gravação do chamado de cópula de uma fêmea cerca de 25 m para um dos lados e o grunhido de seu consorte cerca de 25 m para o outro lado, eles perceberam e com frequência aproximaram-se do alto-falante 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 carnicero, *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 carniceros 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 extrapair (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 extrapair 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.

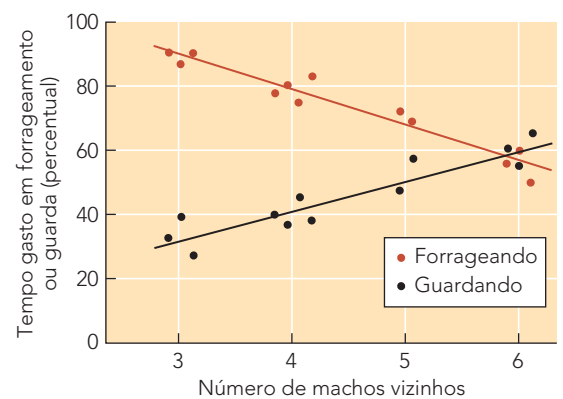


FIGURA 10.36 Machos de felosas-das-seychelles, *Acrocephalus sechellensis*, ajustam sua guarda de parceiro em relação ao risco de perder a paternidade para rivais. Quanto mais vizinhos machos próximos de um par reprodutivo, mais tempo as felosas macho passam com suas parceiras. Adaptada de Komdeur.⁷⁹⁵

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

Podemos 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 bitacédeo, *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 espermatozóides 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

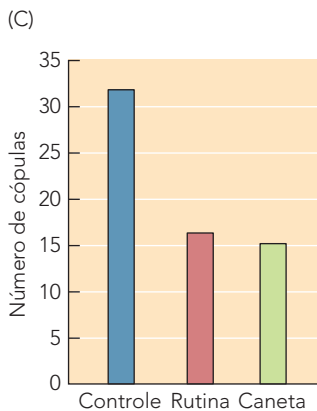
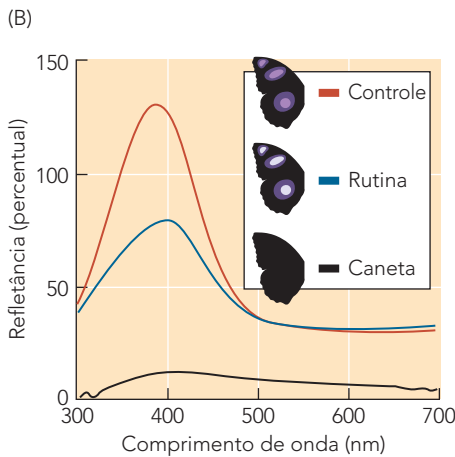


FIGURA 10.37 Escolha do parceiro baseada em padrões de coloração iridescente. (A) Machos da borboleta *Hypolimnas bolina* têm grandes manchas azuis iridescentes na superfície superior das asas. (B) Se a iridescência for completamente eliminada com tinta de caneta preta ou mesmo parcialmente pela aplicação 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

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 bitácido, 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.

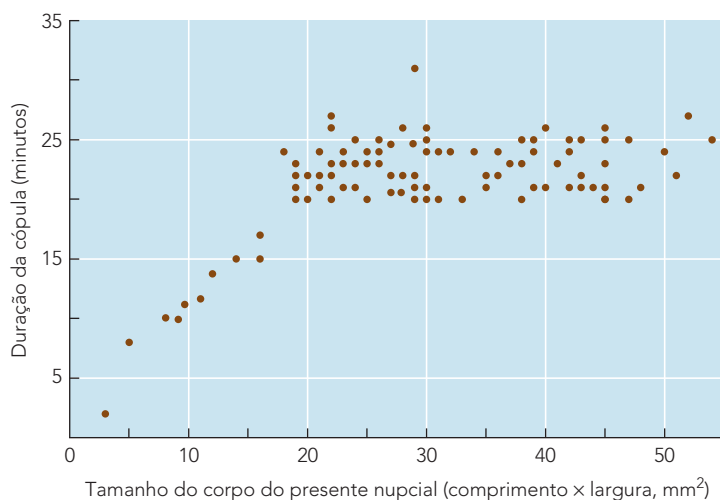


FIGURA 10.39 Transferência do esperma e tamanho do presente nupcial. No inseto mecóptero *Hylobittacus apicalis*, quanto maior o presente nupcial, mais longo o acasalamento, e mais esperma o macho é capaz de passar para a fêmea. Adaptada de Thornhill.¹⁴³³

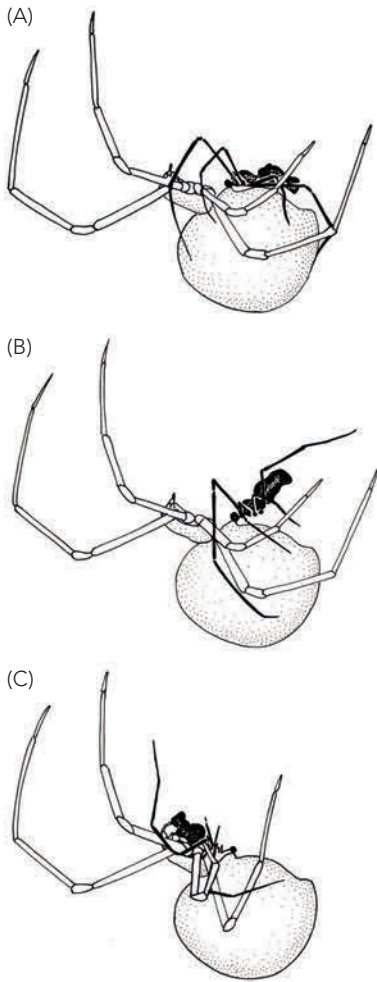


FIGURA 10.40 Suicídio sexual na aranha australiana *Latrodectus hasselti*. (A) O macho primeiro se alinha virado para a frente na superfície ventral do abdome da fêmea enquanto insere seu órgão transferidor de espermatozoides no trato reprodutivo dela. (B) Então ele ergue seu corpo e (C) rola para dentro 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 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 “serpentinhas” 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,

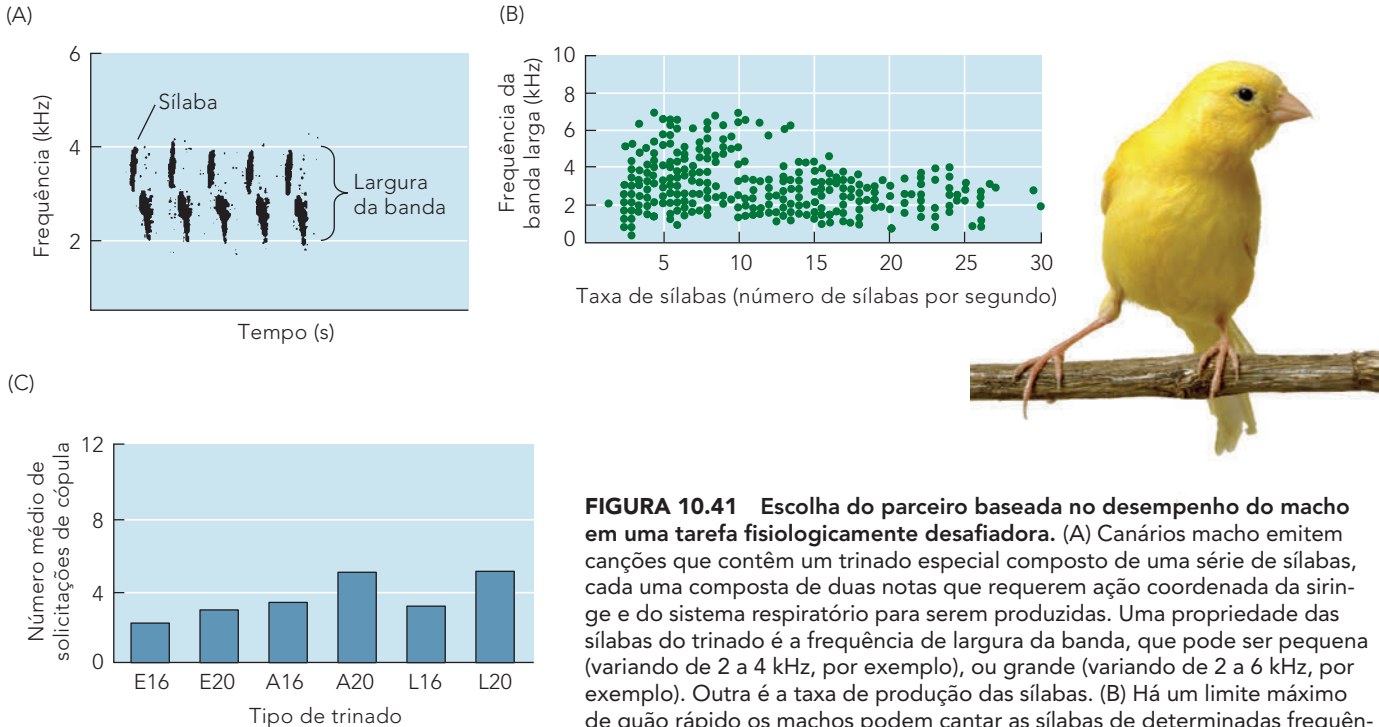


FIGURA 10.41 Escolha do parceiro baseada no desempenho do macho em uma tarefa fisiologicamente desafiadora. (A) Canários macho emitem canções que contêm um trinado especial composto de uma série de sílabas, cada uma composta de duas notas que requerem ação coordenada da sirinxe e do sistema respiratório 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 exhibições 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 bitacádeo *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.

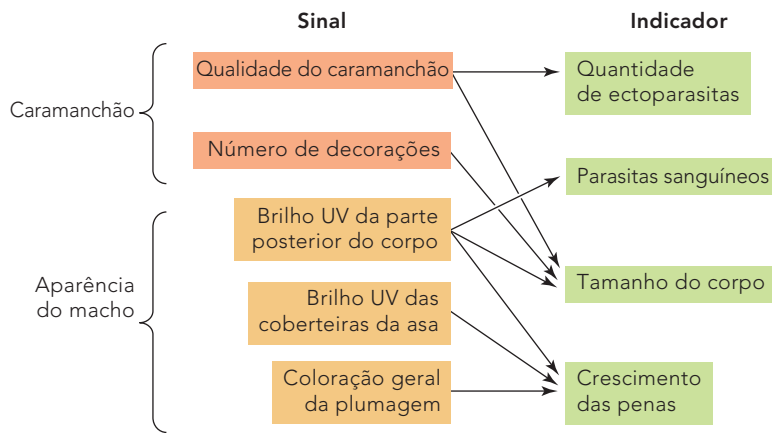


FIGURA 10.43 Machos de pássaros-caramanchão-acetivados, *Ptilonorhynchus violaceus*, oferecem às fêmeas múltiplos sinais indicadores de sua saúde e condição psicológica. Adaptada de Doucet e Montgomerie.⁴⁰⁸

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 Eberhard⁴²⁵ (ver também Hosken e Stockley⁶⁸³). 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 <i>runaway</i>	Sexualmente atraentes	Filhos herdam características que os tornam sexualmente atraentes; filhas herdam a preferência de parceiro da maioria
Seleção <i>chase-away</i>	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 exhibições de corte extremas, esboçaremos o argumento subjacente aos modelos matemáticos de Russell Lande⁸³³ 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

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 bitácideo agarra a fêmea por uma asa e acasala com ela sem oferecer presente

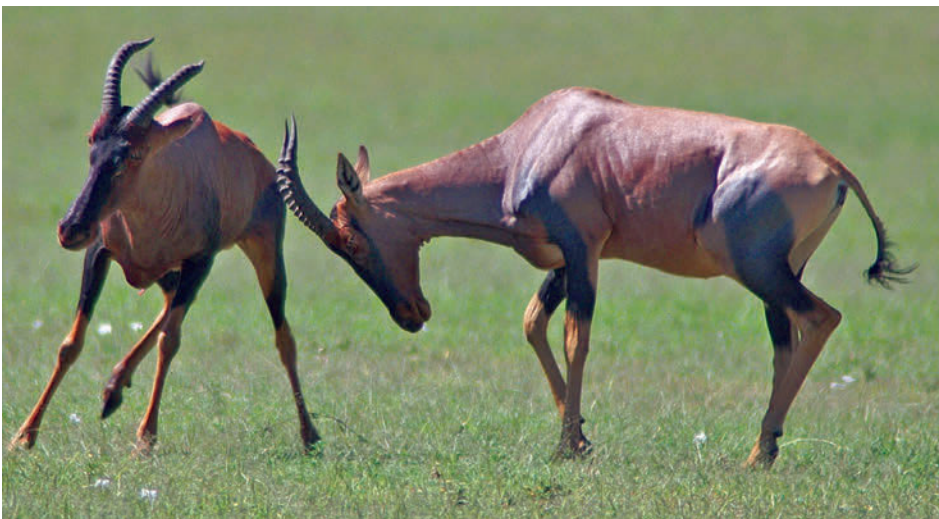


FIGURA 10.46 Conflito sexual em uma espécie formadora de arenas. Um antílope fêmea, *Damaliscus lunatus*, ataca um macho em seu território de exibição após ele recusar copular com ela novamente. Machos que podem ficar sem esperma talvez se beneficiem ao recusar acasalar-se com todas as parceiras sexuais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

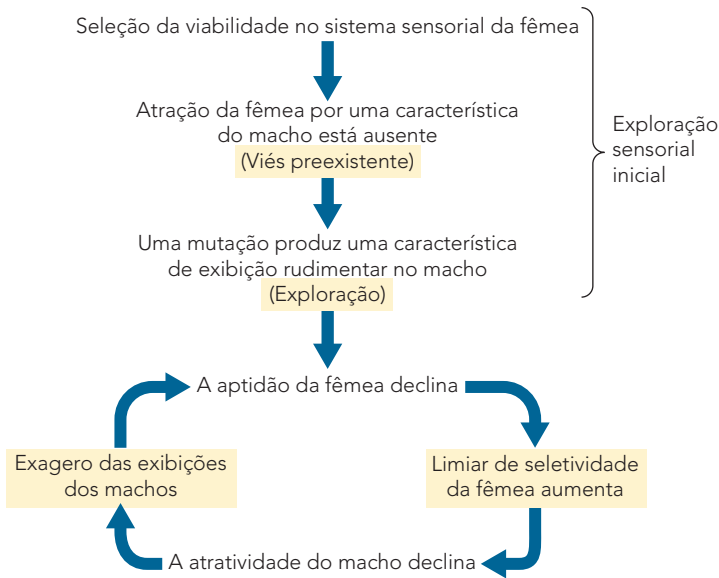


FIGURA 10.47 A teoria da seleção *chase-away*. A evolução de ornamentos extremos nos machos e exibições de corte pode se originar da exploração de preferências sensoriais preexistentes das fêmeas. Se a exploração sensorial pelos machos reduzir a aptidão das fêmeas, o palco está montado para um ciclo 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-

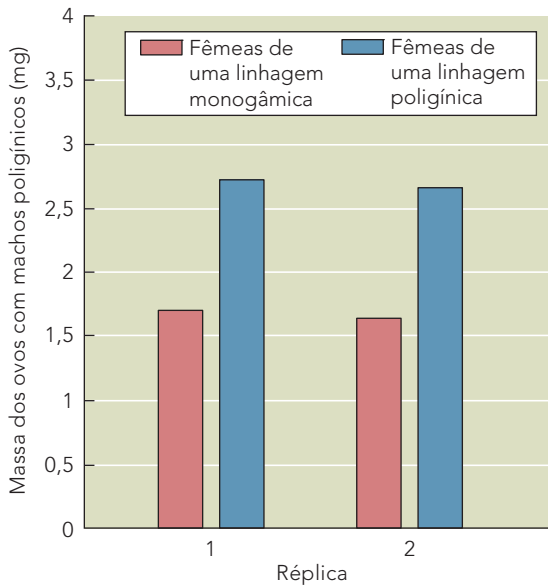


FIGURA 10.48 A seleção sexual e a evolução de características masculinas prejudiciais às fêmeas. Fêmeas de uma linhagem experimental monogâmica de moscas-das-frutas, *Drosophila melanogaster*, perderam muito da sua resistência química devido às substâncias danosas presentes no fluido seminal de machos 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?

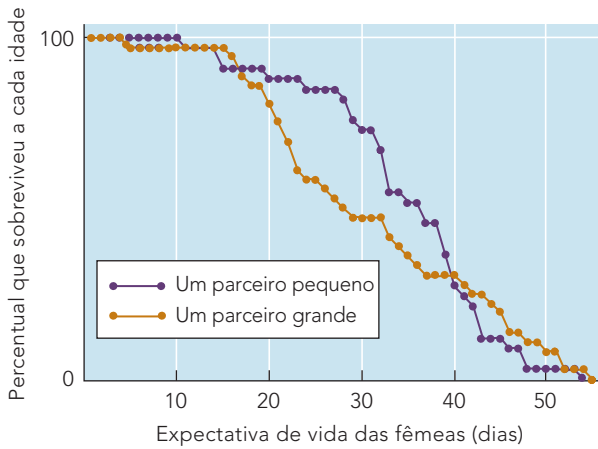


FIGURA 10.49 Acasalar-se com machos grandes reduz a aptidão da fêmea em moscas-das-frutas. Apesar de as fêmeas preferirem acasalar-se com machos grandes, as taxas de mortalidade são mais altas para fêmeas que se acasalam com machos maiores. Adaptada de Friberg e Arnqvist.⁴⁹²

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}

(A)



(B)



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 acasarem-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.

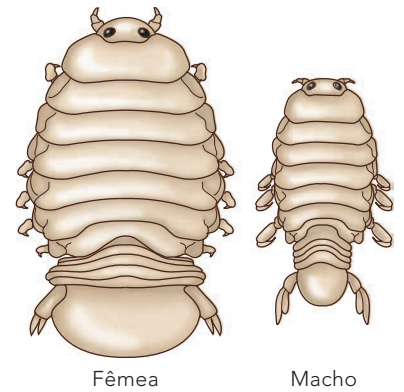


FIGURA 10.51 Uma espécie mutuamente canibalística: o máximo em conflito sexual. Tanto a fêmea grande quanto o macho pequeno do isópode de água doce *Ichthyoxenus fushanensis* podem matar e consumir seu parceiro. Desenho cortesia de C.-F.Dai.

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 Gross⁵⁹⁰ 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. Williams¹⁵⁷⁹ e Bob Trivers,¹⁴⁶⁸ assim como em Laurence Hurst e Joel Peck.⁷⁰⁰