

ROTEIRO DA AULA

Parte I

- Origem do sexo
- Definição dos sexos

Parte II

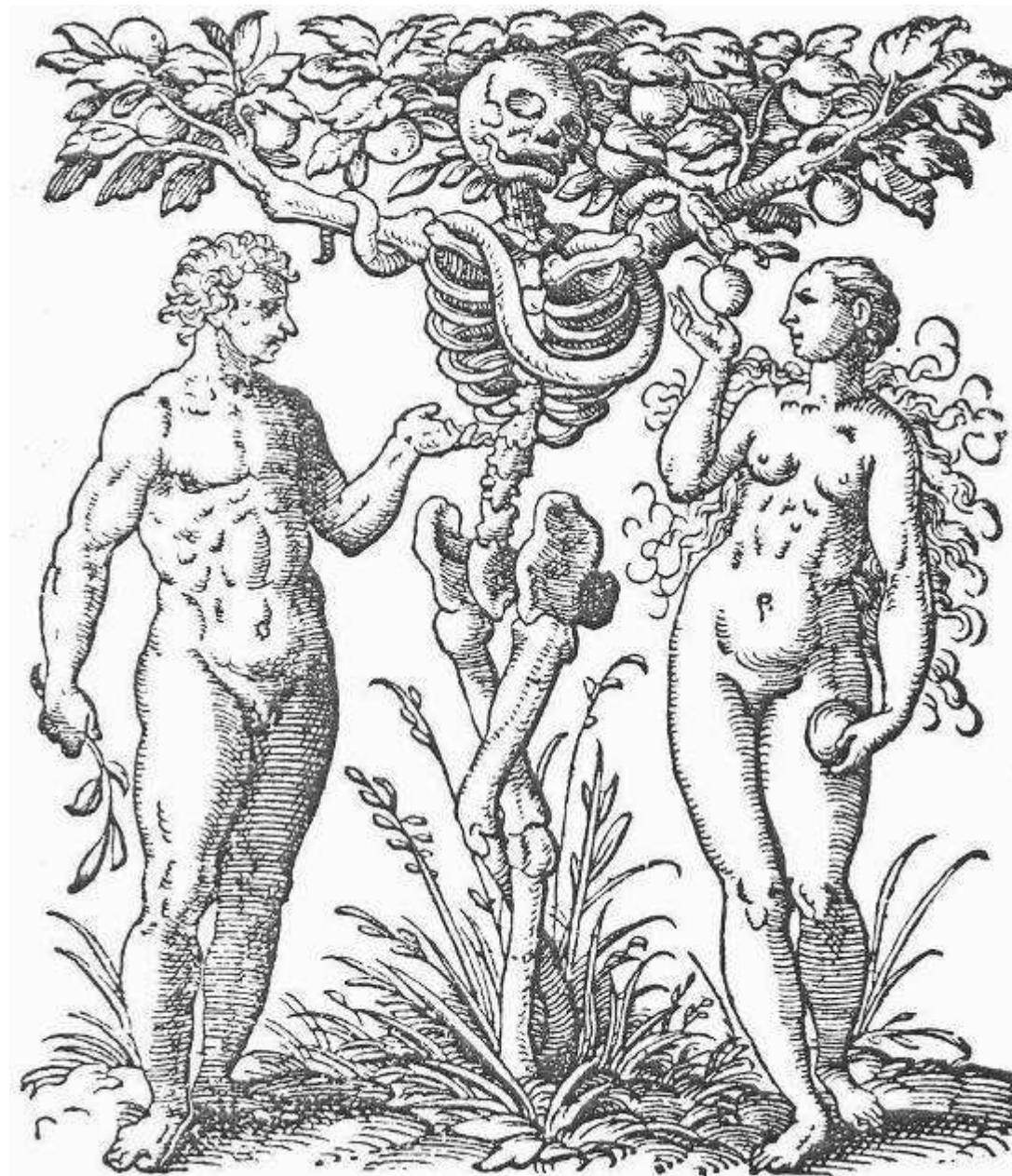
- Seleção sexual
- Evolução de caracteres sexuais secundários

Parte III

- Evolução genital



ORIGEM DO SEXO



Sexo é igual a reprodução?

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



Sexo é igual a reprodução?

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



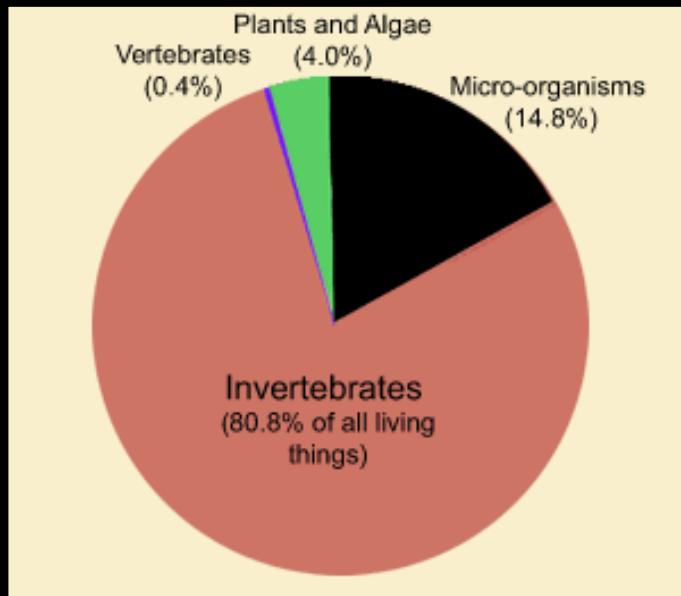
Sexo é igual a reprodução?

- Sexo sem reprodução
 - Trocas genéticas em *Paramecium*



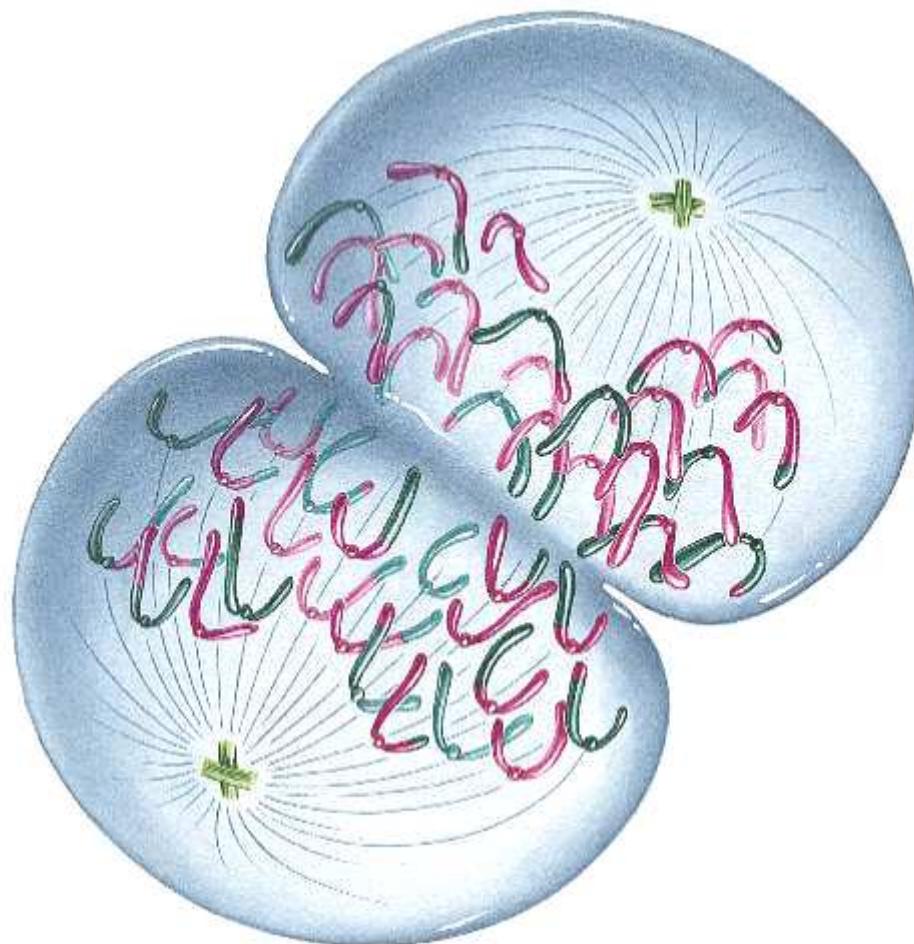
Custos e benefícios

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



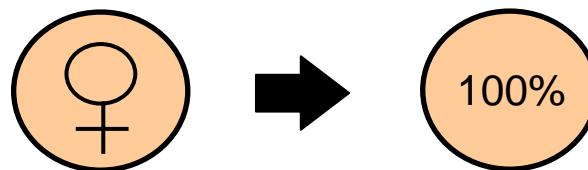
A esmagadora maioria dos grupos viventes se reproduz de forma sexuada pelo menos em uma parte da vida

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

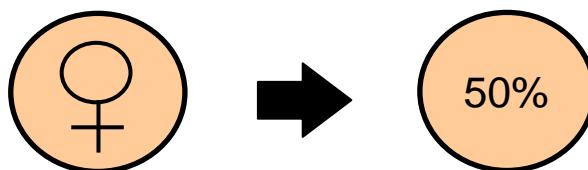


Custo da reprodução sexuada

Assexuada



Sexuada



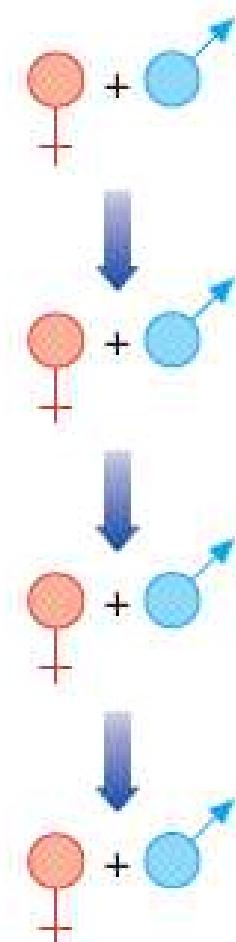
- Se o ambiente muda o tempo todo...

$$W_{(\text{reprod. sexuada})} > 2 \times W_{(\text{reprod. assexuada})}$$

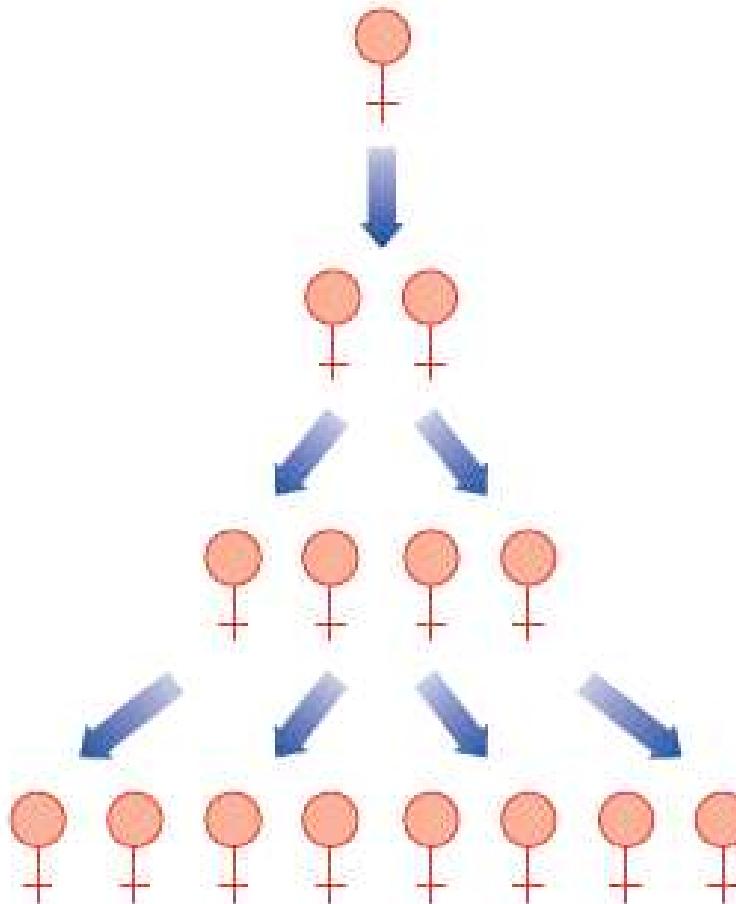
Susceptibilidade à invasão

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

Reprodução sexuada



Reprodução assexuada



Razão assexuados/total

$1/3$

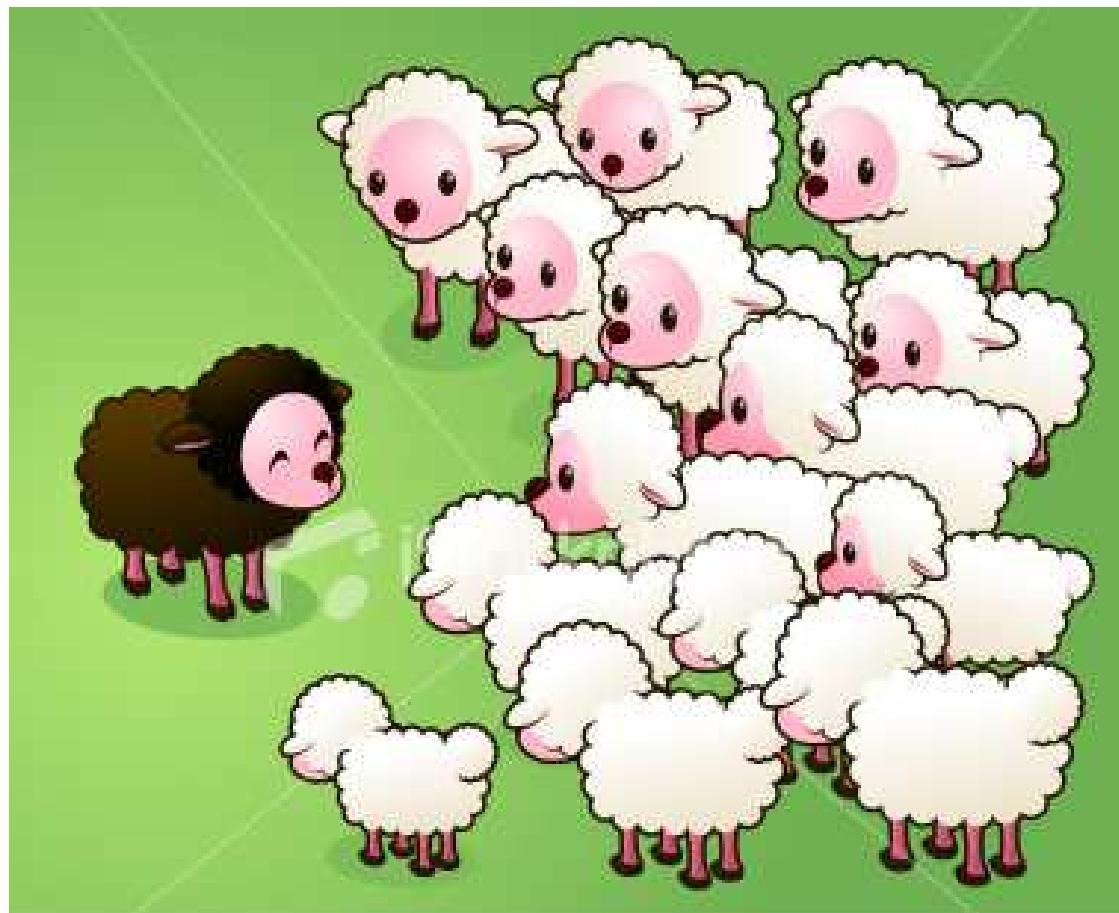
$1/2$

$2/3$

$4/5$

Conseqüência...

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



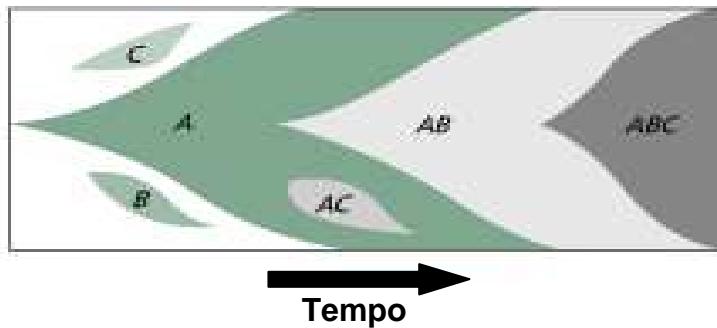
Lively (1996)

Hipóteses para explicar a origem e manutenção do sexo

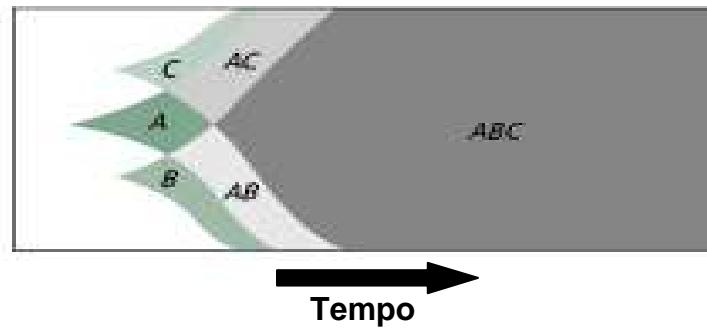


Maior taxa evolutiva

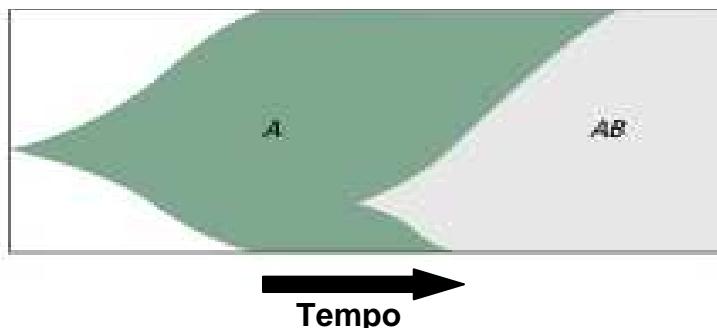
(a) Assexual: alta taxa de mutações favoráveis



(b) Sexual: alta taxa de mutações favoráveis



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



Pressupostos:

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

Fisher (1930)

Uma primeira hipótese

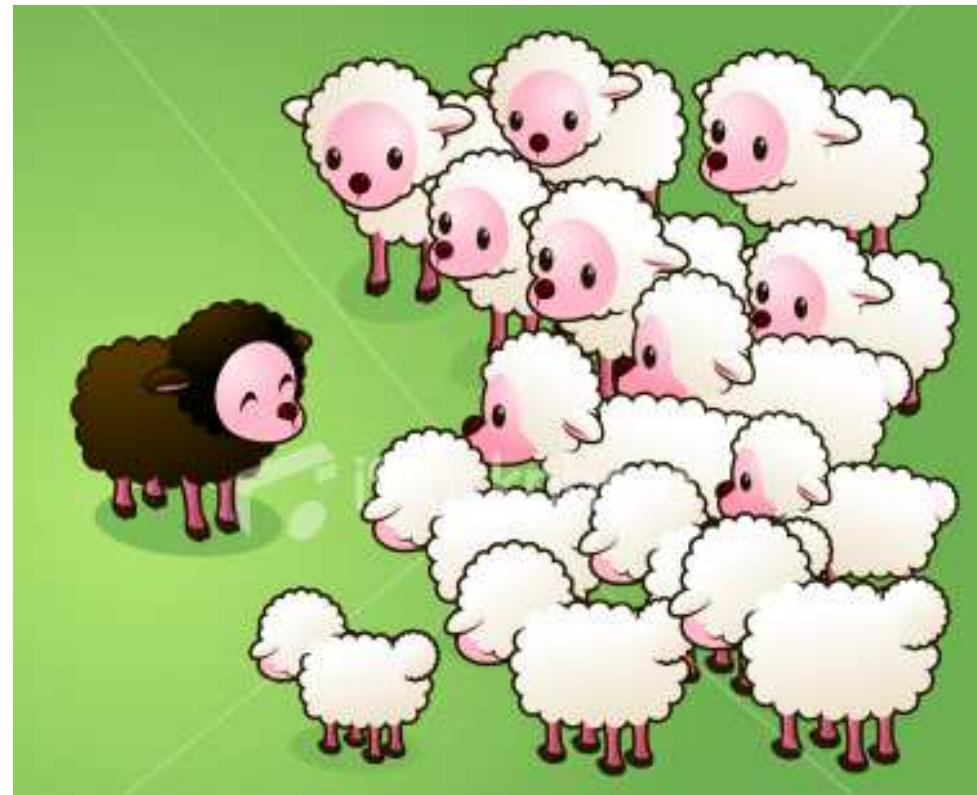
- O sexo é desvantajoso para o indivíduo por causa do seu custo de 50%
- Esse custo pode ser compensado pela reduzida taxa de extinção das populações com reprodução sexuada
- Populações sexuadas acumulam mutações adaptativas mais rapidamente que populações assexuadas
- Ao longo do tempo, populações assexuadas são extintas



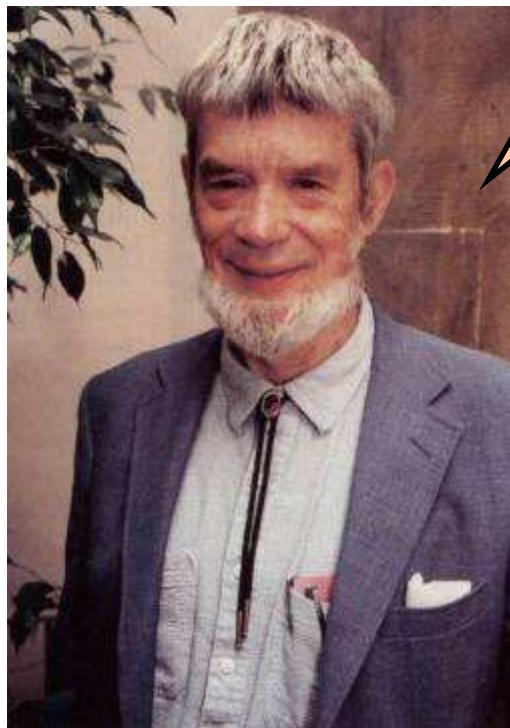
**SELEÇÃO DE
GRUPO!!!**

Argumentos contra a seleção de grupo

Invasões de indivíduos assexuados podem acontecer
(a não ser que o surgimento de assexuais seja muito raro)



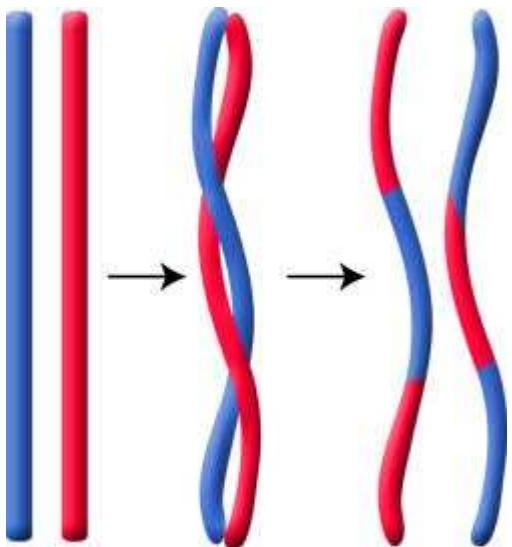
Desafio de explicar o sexo



“O maior quebra-cabeça pendente na biologia evolutiva”

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

Vantagem 1: “limpeza genômica”

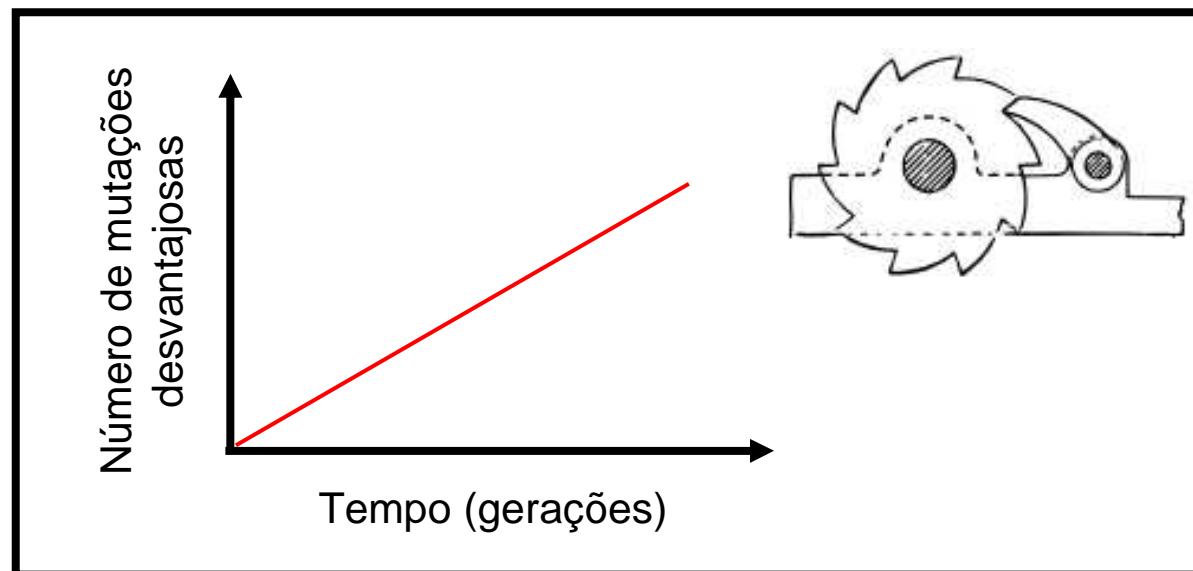
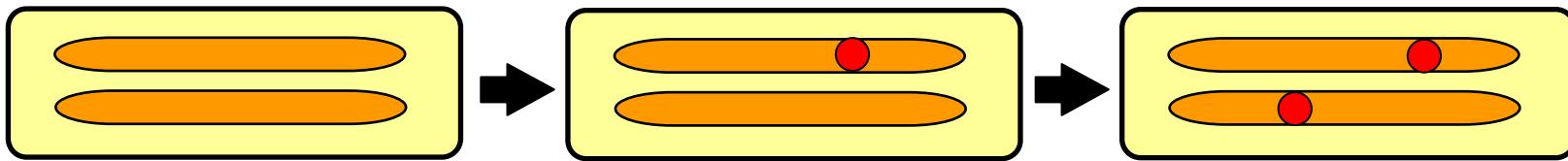


Com sexo e a recombinação a seleção se torna mais eficiente para remover mutações desvantajosas do genoma



A “catraca de Muller”

Acúmulo de mutações desvantajosas ao longo das gerações

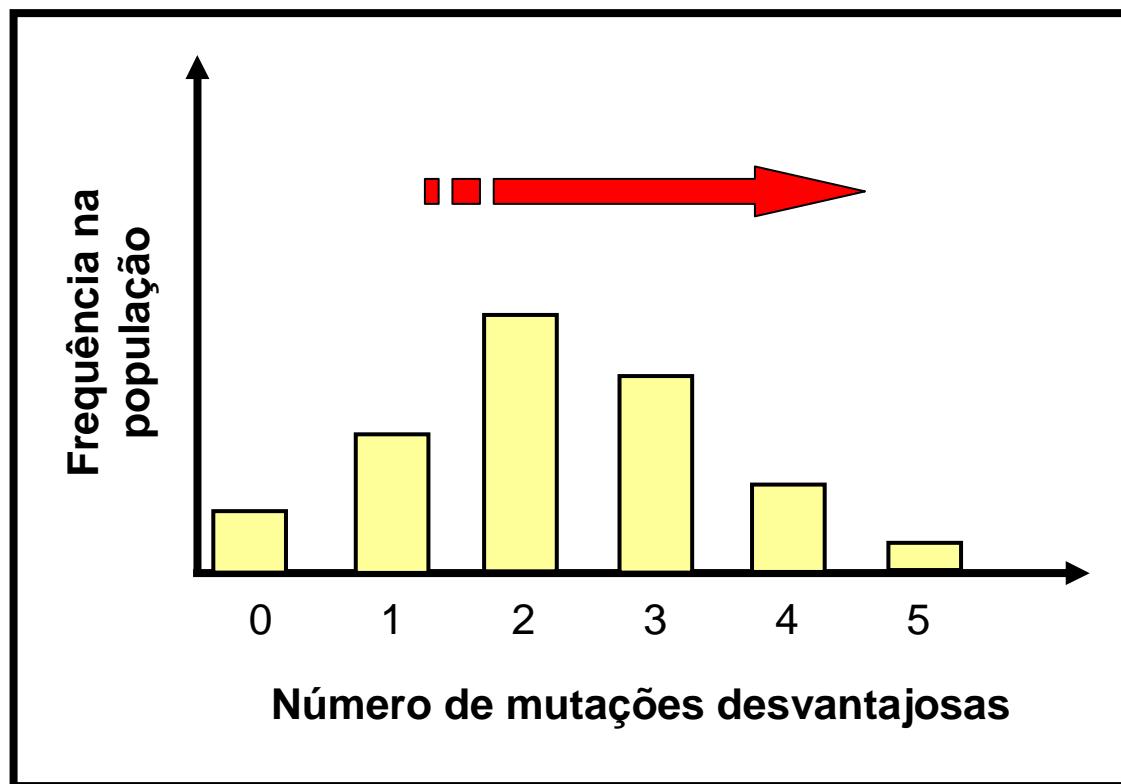


Muller (1932)



A “catraca de Muller”

Acúmulo de mutações desvantajosas ao longo das gerações

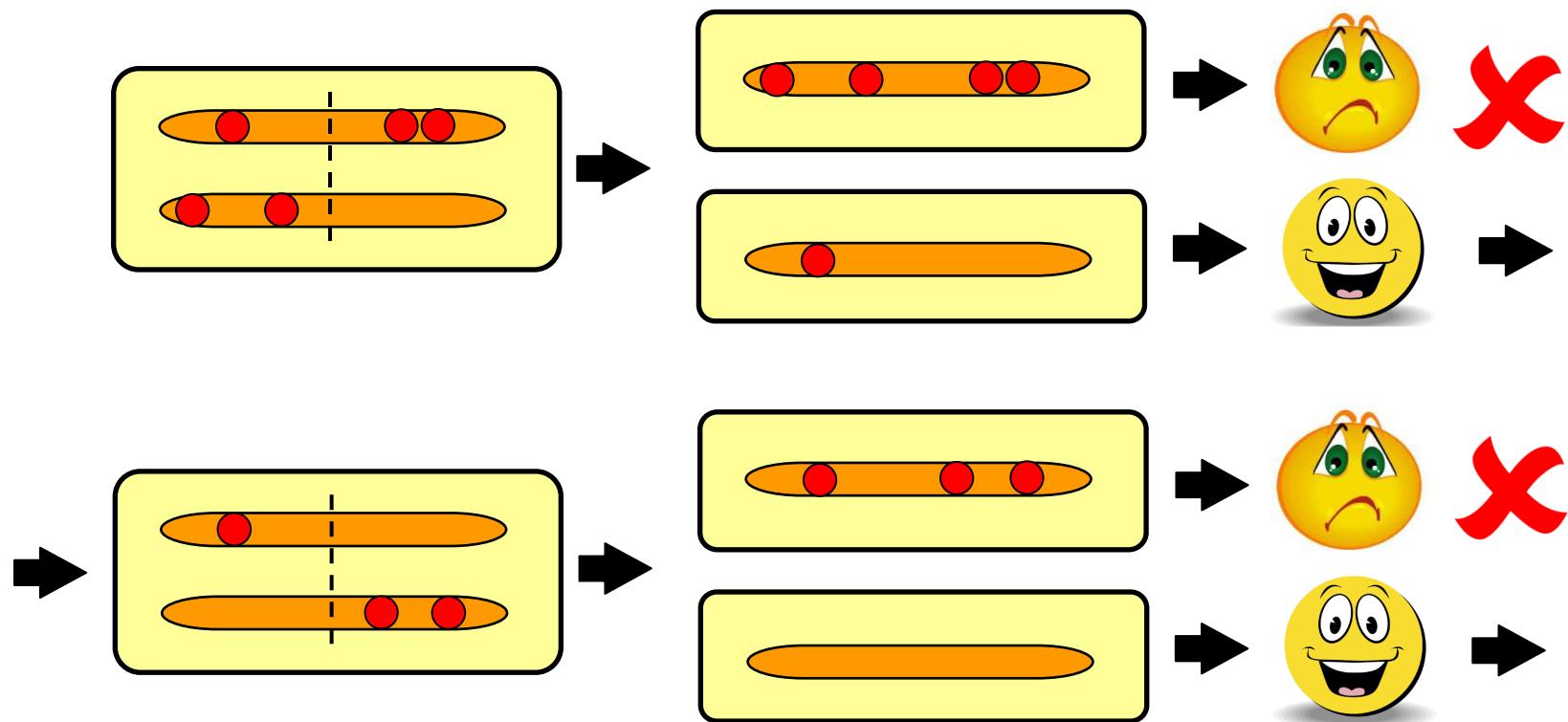


Muller (1932)



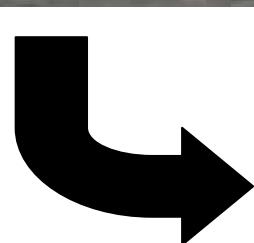
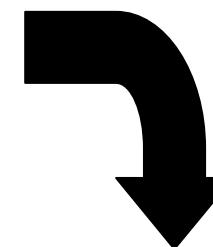
Teoria Mutacional do Sexo

Sexo reverte a catraca e “limpa” o genoma



Kondrashov (1988)

Teoria Mutacional do Sexo



Teoria Mutacional do Sexo

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

- Mutações desvantajosas abundantes



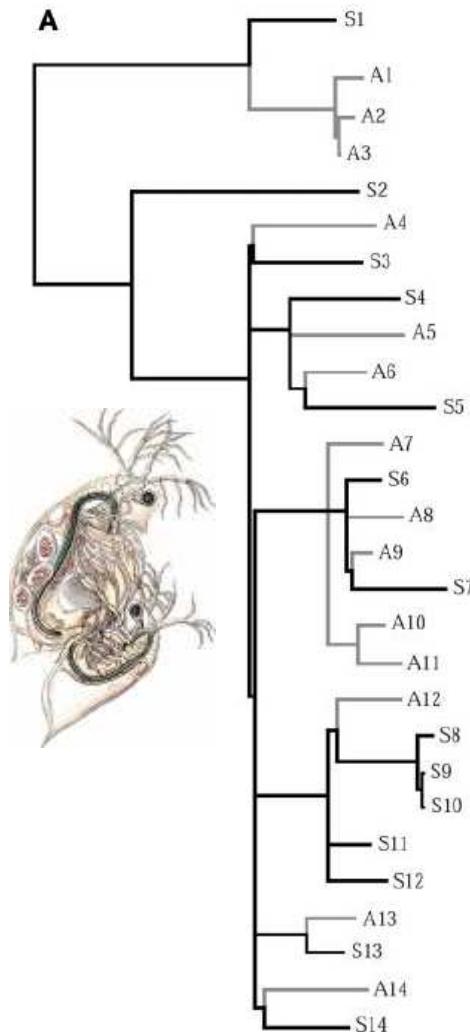
Sexo favorecido, pois aumenta eficiência de remoção de mutações desvantajosas

Teoria Mutacional do Sexo

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

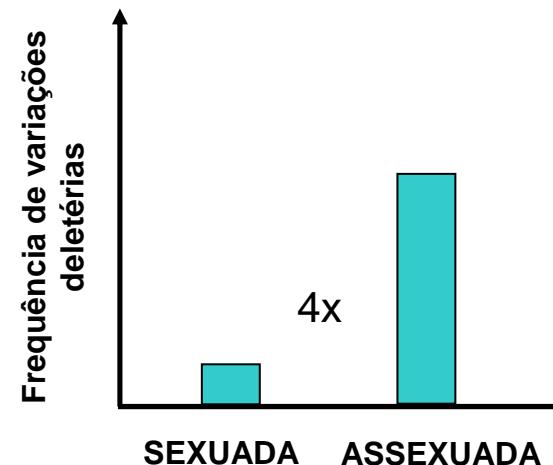
Organismo	Taxa de mutação por nucleotídeo	Comprimento do DNA	Ciclos celulares por geração	Número total de mutações	Número de mutações deletérias
Bactéria	10^{-9} a 10^{-10}	10^6	1	<< 1	<< 1
Drosófila	10^{-9} a 10^{-10}	$3,6 \times 10^8$	20	4	> 1
Humano	10^{-9} a 10^{-10}	$6,6 \times 10^9$	200	200	~ 2

Teoria Mutacional do Sexo



Daphnia pulex

- 14 populações sexuadas
- 14 populações assexuadas



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

Paland and Lynch (2006)

Vantagem 2: resistência a parasitas

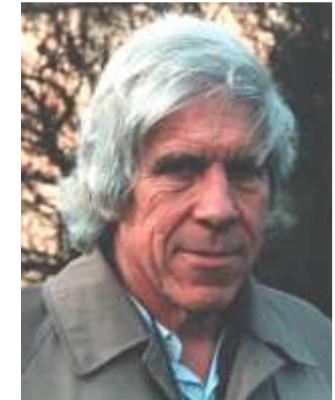
- Se o ambiente muda o tempo todo...

$$W_{(\text{reprod. sexuada})} > 2 \times W_{(\text{reprod. assexuada})}$$



Co-evolução entre hospedeiros e parasitas é um cenário evolutivo em constante mudança

A hipótese da Rainha Vermelha



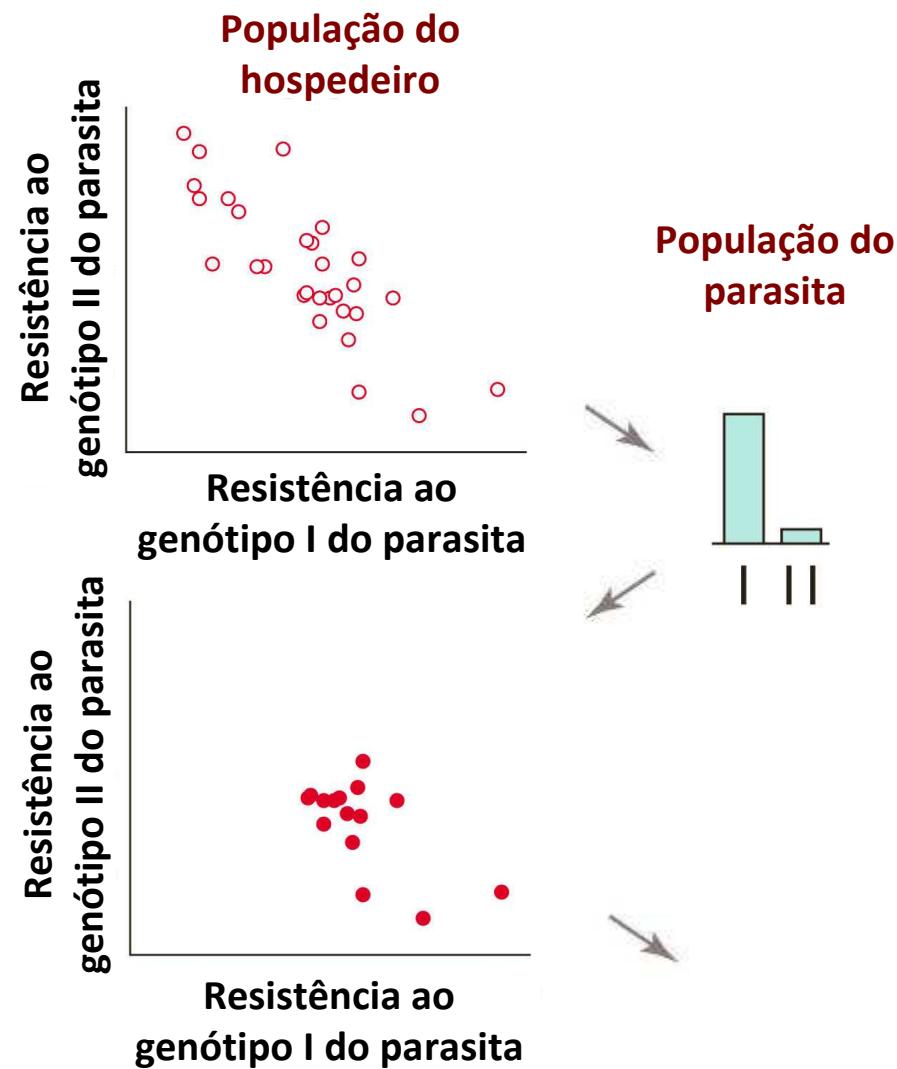
O sexo pode recriar genótipos vantajosos que foram perdidos, pois não tinham aptidão elevada na geração anterior

Hamilton (1980)

A hipótese da Rainha Vermelha

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

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



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

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

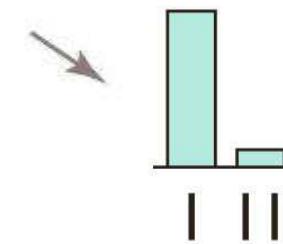
Nesse novo cenário, a maioria dos hospedeiros é resistente ao genótipo II, porém suscetível ao genótipo I do parasita



Seleção dependente de freqüência favorece os parasitas com o genótipo II

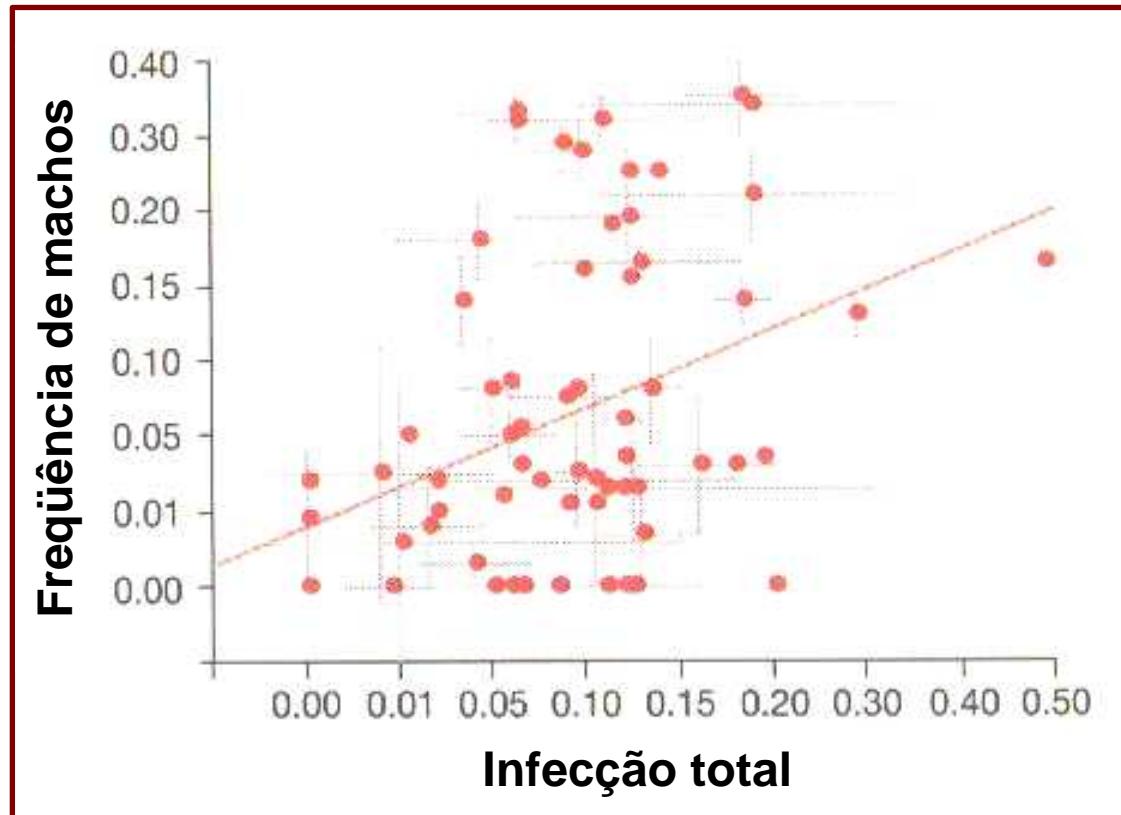


Recombinação permite a rápida recriação de genótipos vantajosos

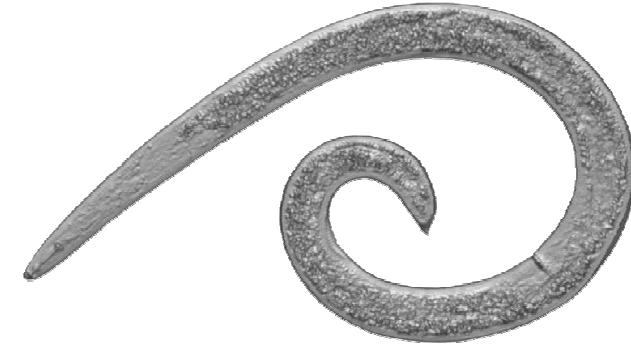
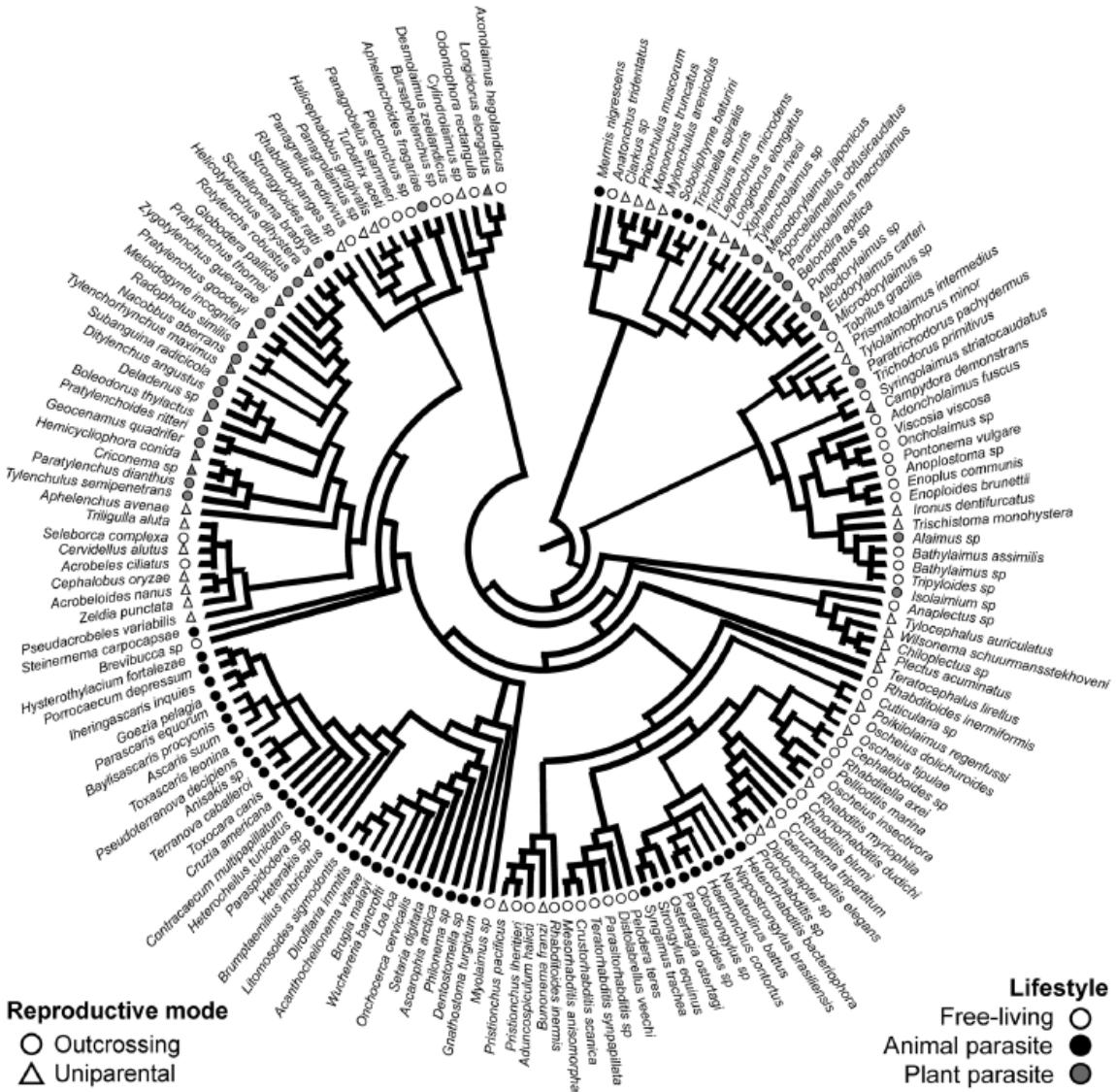


Sexo e parasitas

Infecção de caramujos *Potamopyrgus antipodarum*
por tremátodos



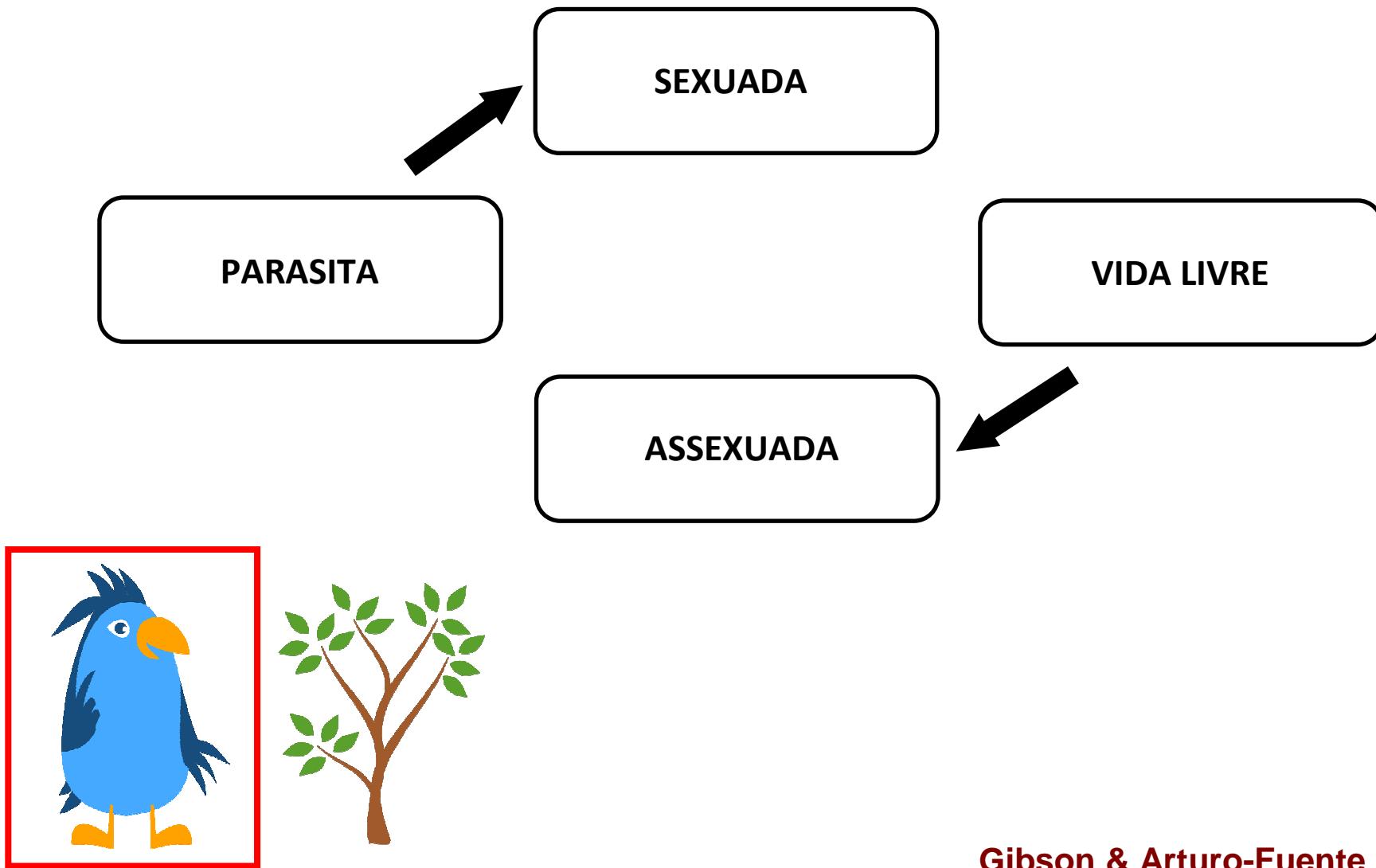
Sexo e parasitas



Nematoda

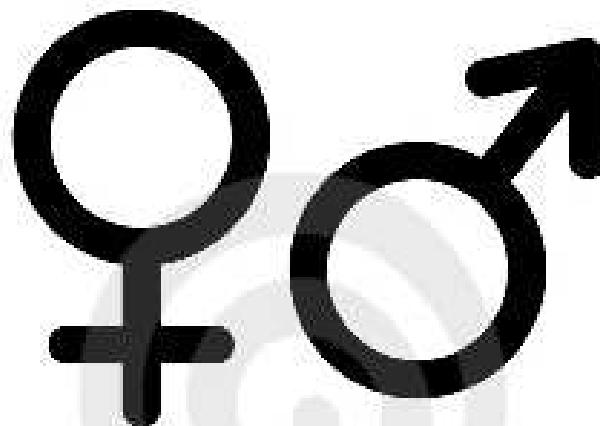
Gibson & Arturo-Fuente (2014)

Sexo e parasitas



Gibson & Arturo-Fuente (2014)

DEFINIÇÃO DOS SEXOS



Como evoluíram as diferenças entre machos e fêmeas?



O que é um macho?

O que é uma fêmea?



Mr.

Mrs.

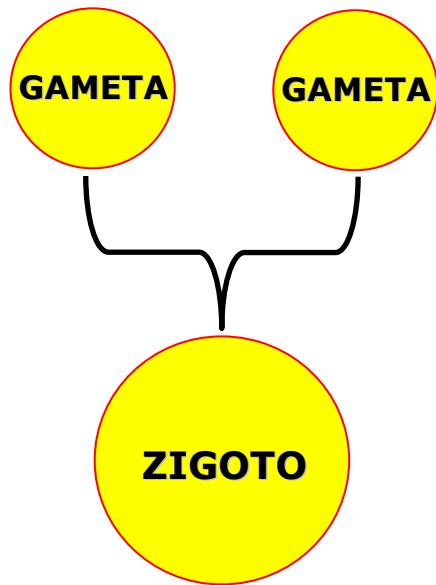
**O que é um macho?
O que é uma fêmea?**



PRÉ-CAMBRIANO

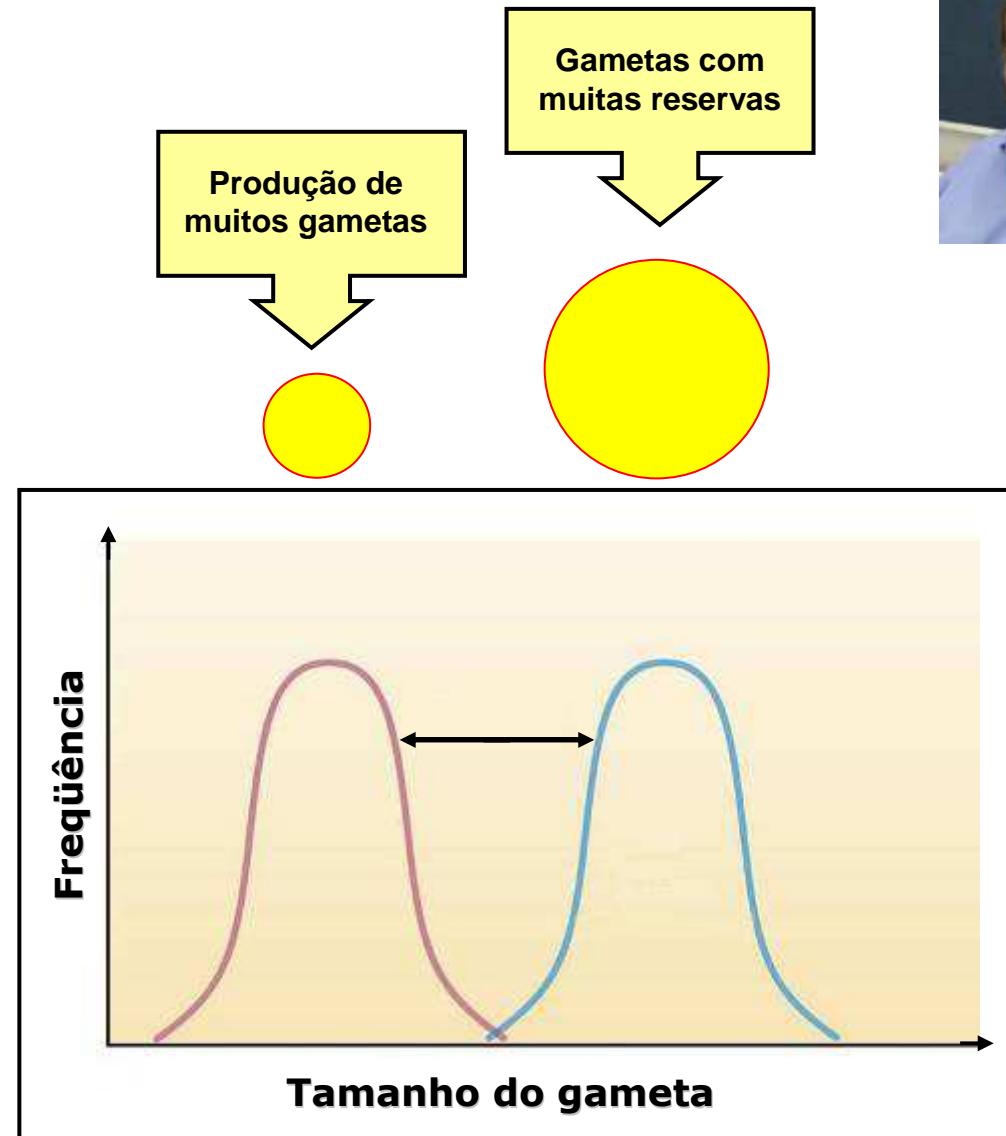
(ca. 3 bilhões de anos)



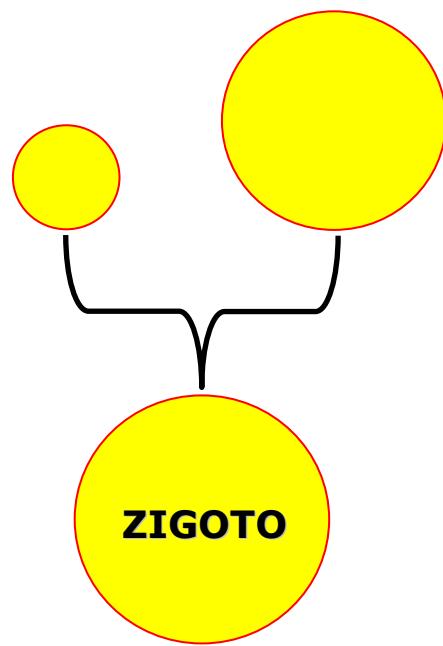


ISOGAMIA

ISO = IGUAL
GAMIA = GAMETA

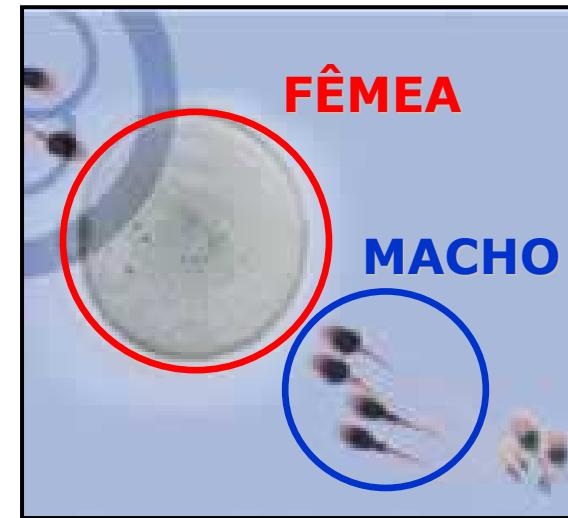


Parker et al. (1972)



ANISOGAMIA

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



Definição dos sexos

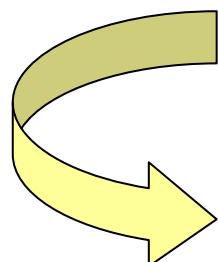
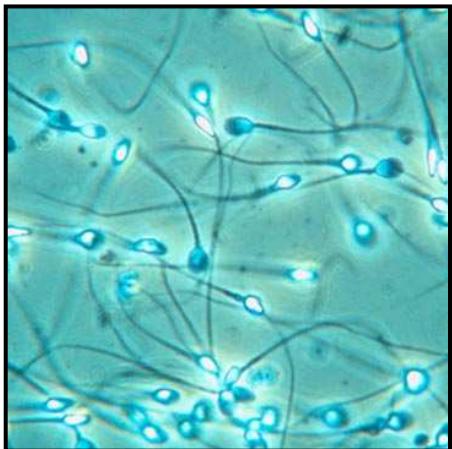


Macho é o indivíduo que possui gametas pequenos e móveis

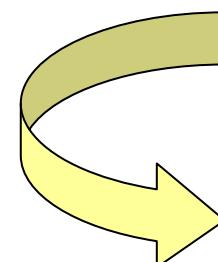


Fêmea é o indivíduo que possui gametas grandes e imóveis

DIFERENÇA NO INVESTIMENTO REPRODUTIVO DE MACHOS E FÊMEAS



**Produção BARATA
MUITO
NUMEROSOS**



**Produção CARA
POUCO
NUMEROSOS**



Número máximo de filhotes ao longo de toda a vida

- **Elefante marinho**

Machos = 100

Fêmeas = 8



- **Alce vermelho**

Machos = 24

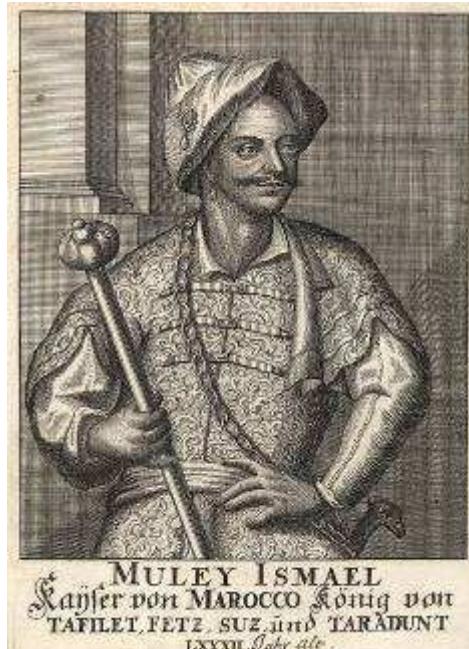
Fêmeas = 14



Feodor Vassilyev – século XVIII

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

< 1.000 óvulos no ovário



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

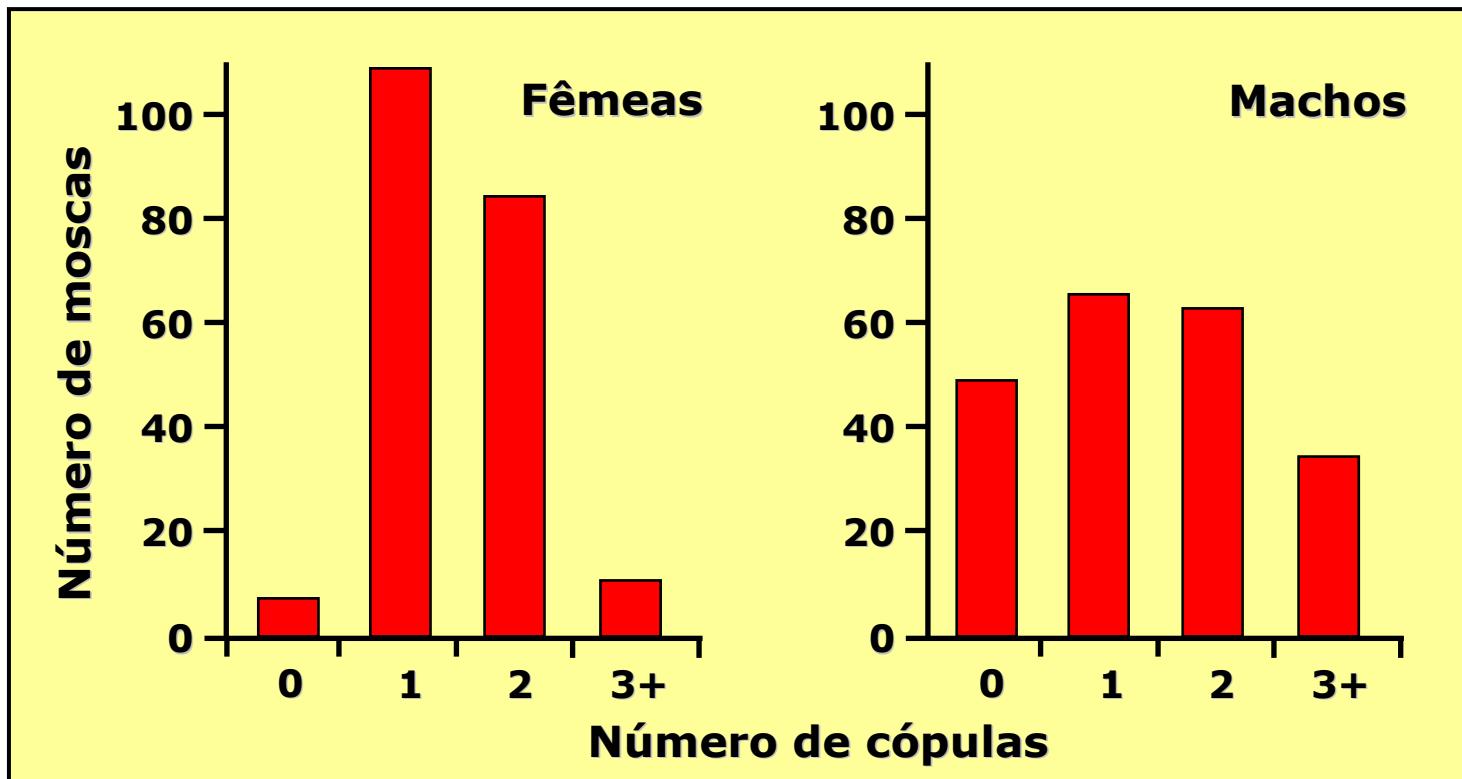
**> 350.000.000 de espermatozóides em
cada ejaculação**



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

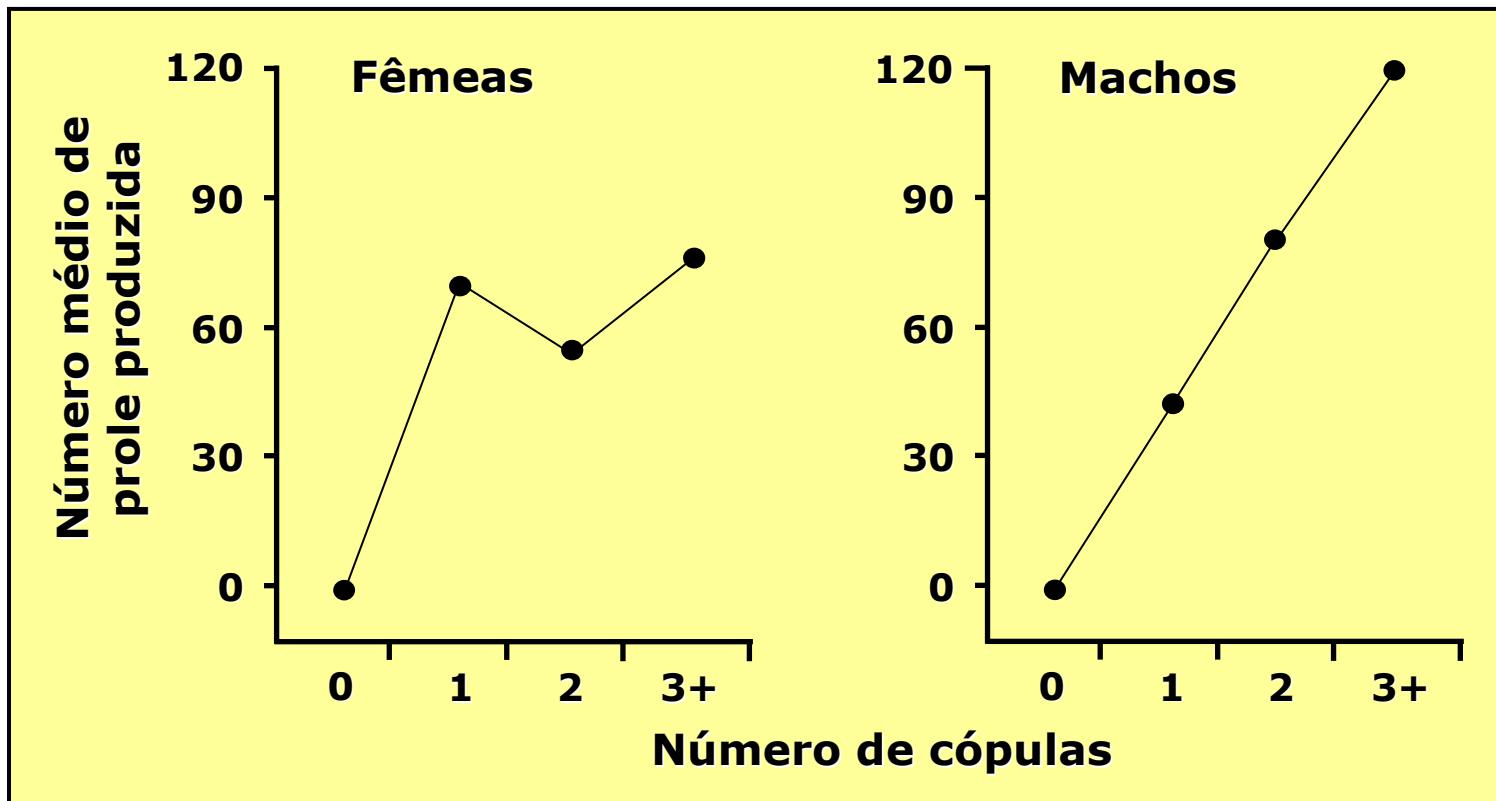
Bateman (1948)

Princípio de Bateman



2. Nem todos os machos conseguem cópulas

Princípio de Bateman



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

Princípio de Bateman



1

Parceiros
escolhidos
pelas fêmeas

2

Parceiros
escolhidos ao
acaso

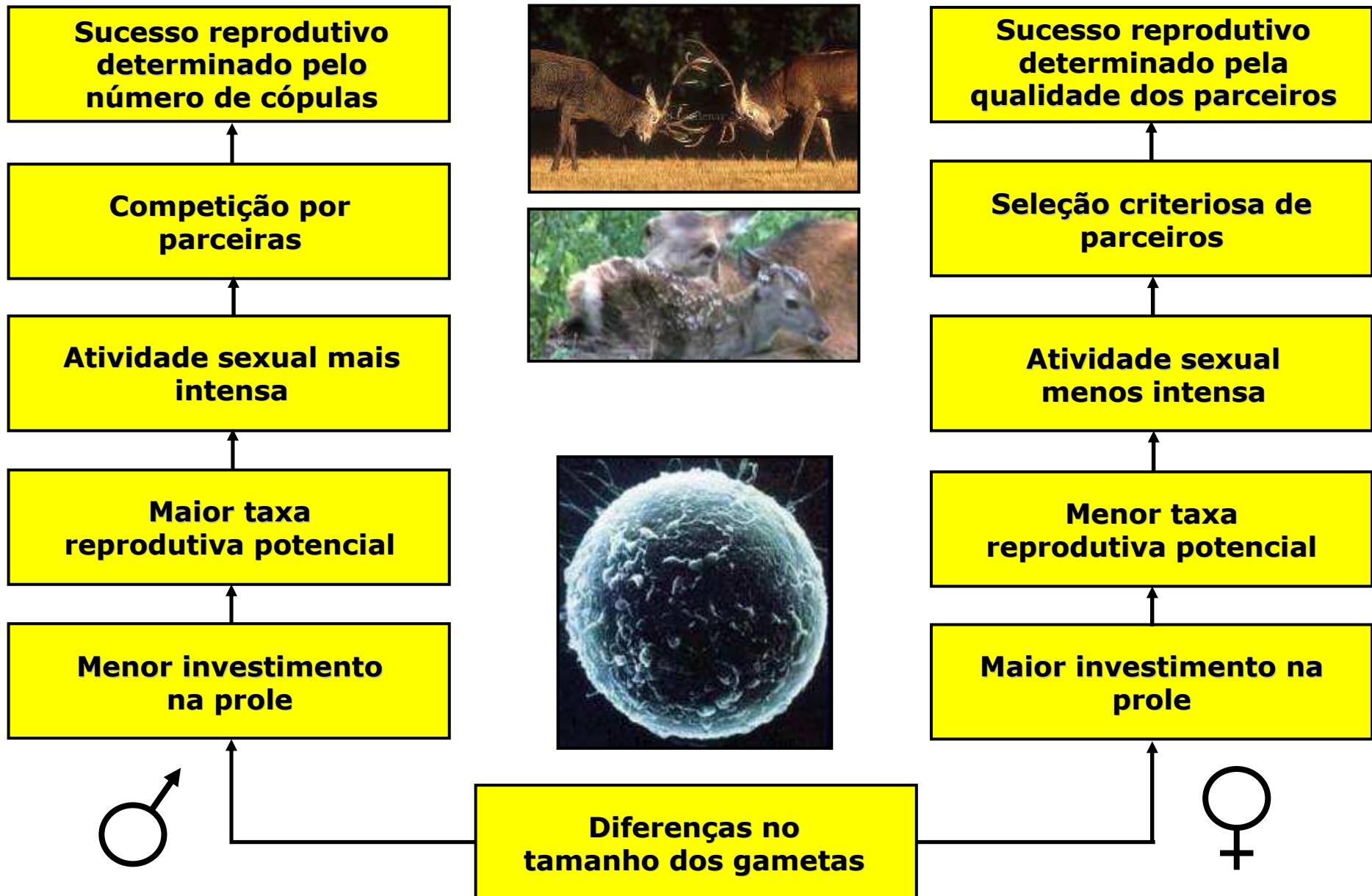


As larvas do grupo 1 se
saíram melhor

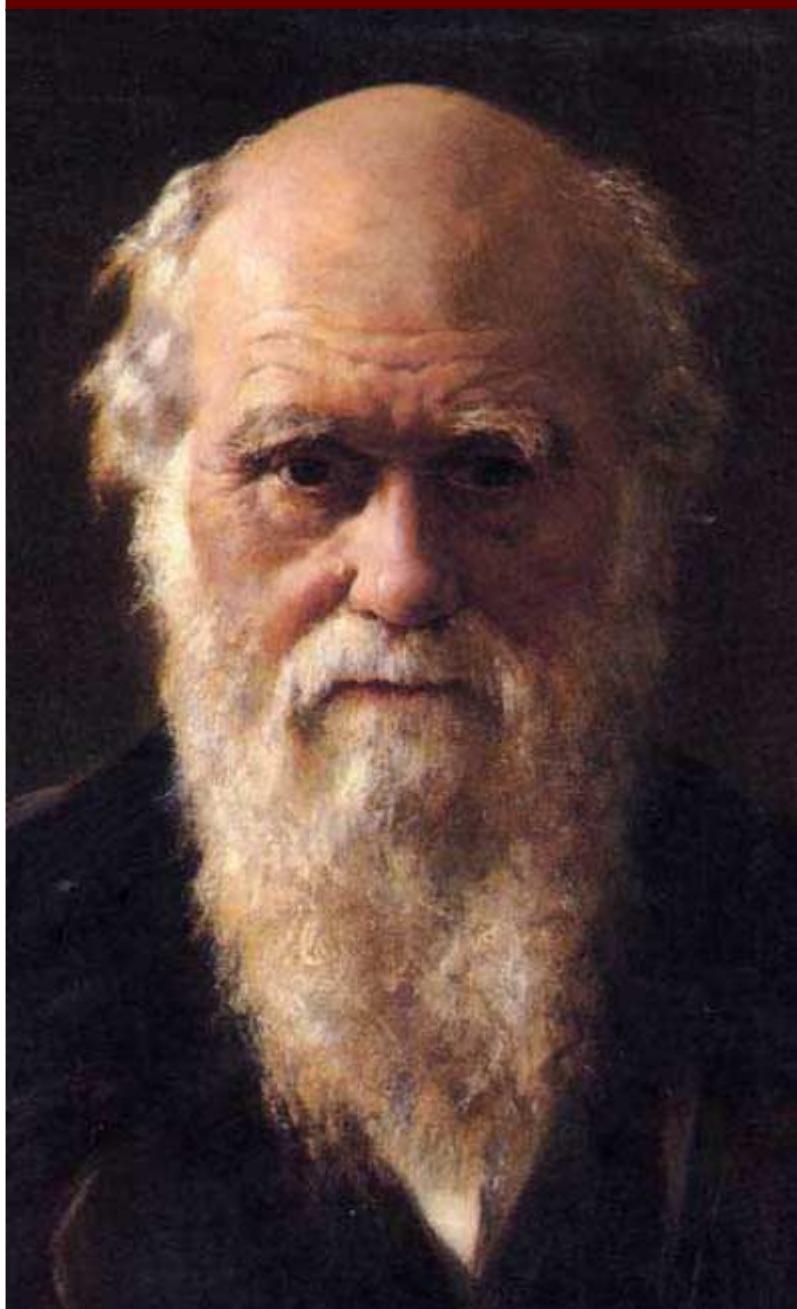
Larvas do grupo 1
+
Larvas do grupo 2

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

MORAL DA HISTÓRIA



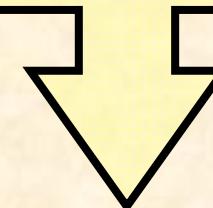
SELEÇÃO SEXUAL



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

Machos competem entre si
pelo acesso às fêmeas

Fêmeas criteriosas e
discriminadoras



Variação não aleatória no
sucesso reprodutivo

SELEÇÃO SEXUAL



ARMAS: COMPETIÇÃO ENTRE MACHOS PELOS ACESSO ÀS FÊMEAS



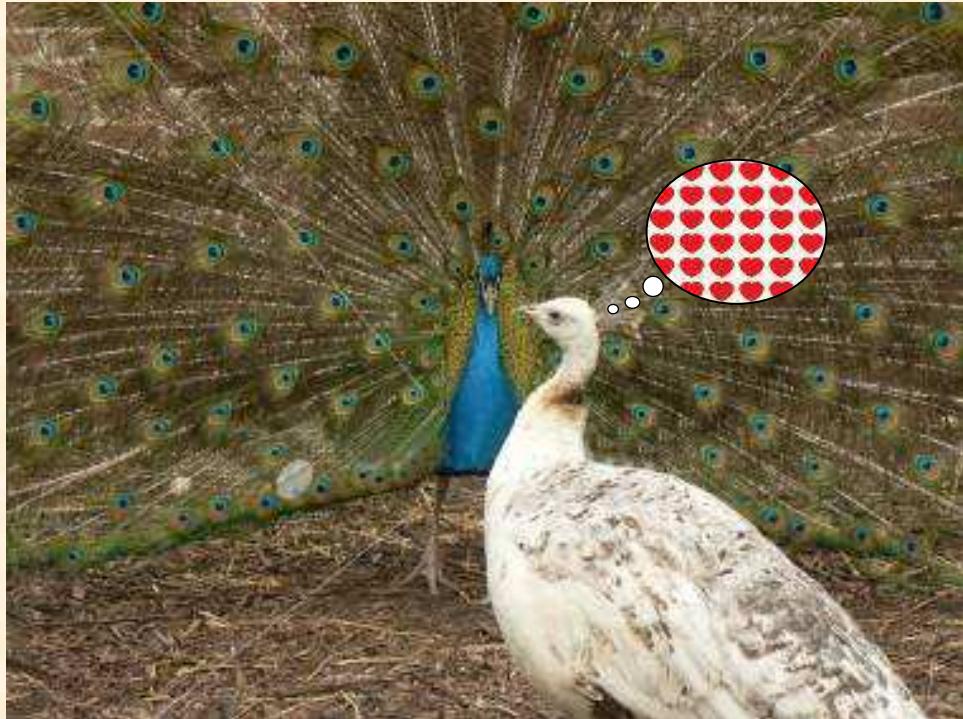


**Como uma característica que diminui
a sobrevivência dos machos pode ser
mantida por seleção natural?**

EVOLUÇÃO DE CARACTERES SEXUAIS SECUNDÁRIOS



FÊMEAS CRITERIOSAS



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

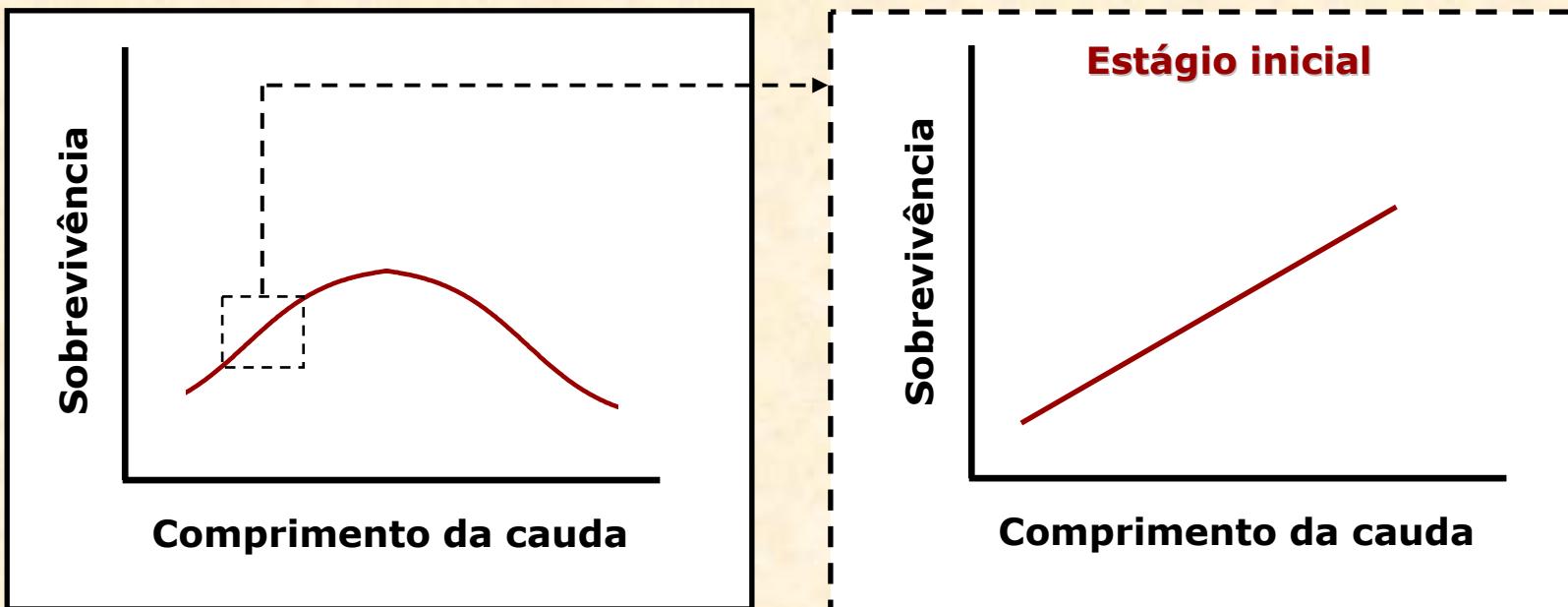
Portanto....

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

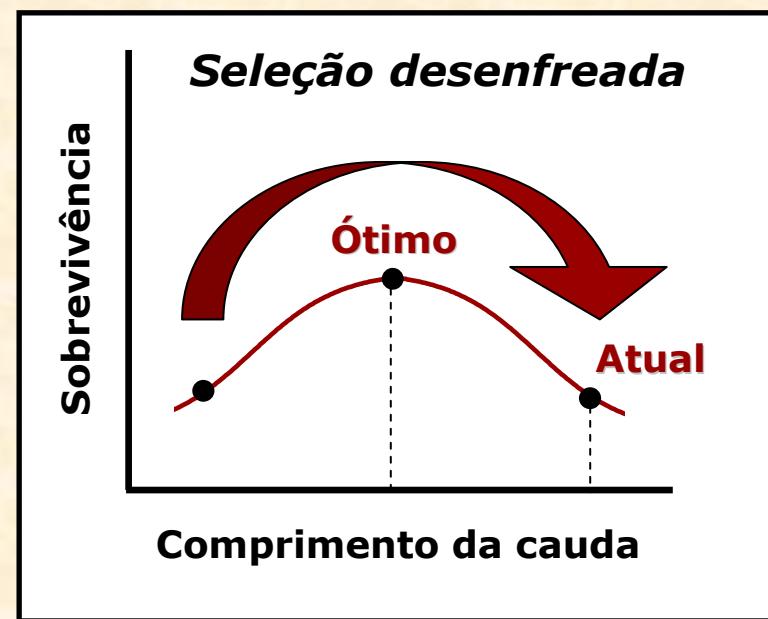
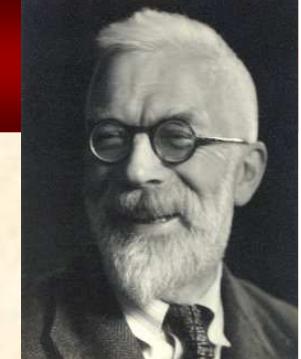
Mas como evolui a preferência das fêmeas por uma estrutura supostamente desvantajosa?

TEORIA DE FISHER (1915)

PRESSUPOSTO



TEORIA DE FISHER (1915)



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

Fêmeas escolhem machos ao azar

Fêmea mutante escolhe machos com cauda longa

Machos com cauda longa sobrevivem mais

Os filhos dessas mutantes têm cauda longa e sobrevivem mais

As filhas carregam os genes para preferência por cauda longa

Machos de cauda longa são preferidos pelas fêmeas

A freqüência do gene mutante aumenta na população

Runaway selection

TEORIA DE FISHER (1915)

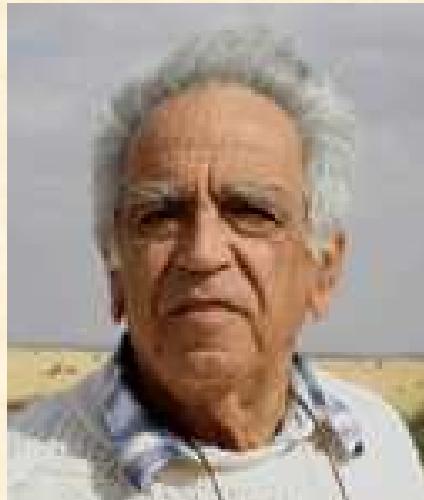
Filhotes
sobreviverão mais!



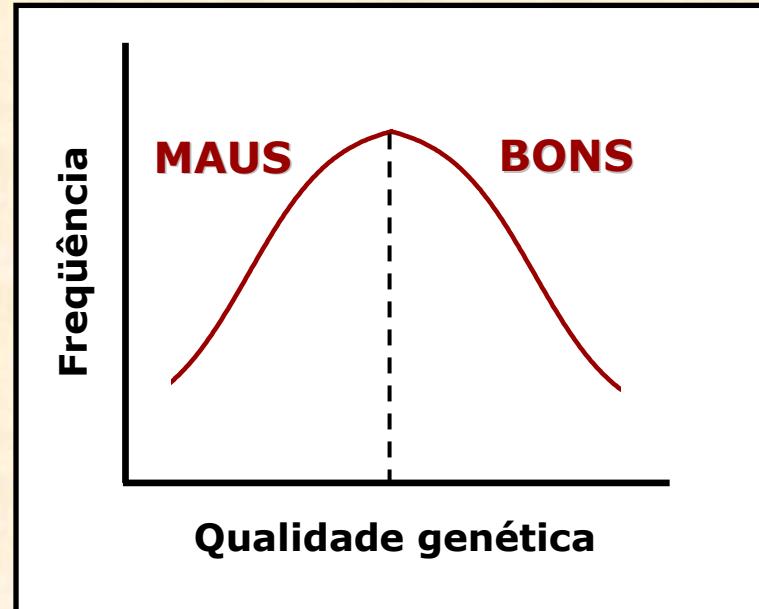
MUTANTE



TEORIA DE ZAHAVI (1975)



PRESSUPOSTO



Como as fêmeas podem reconhecer a qualidade genética nos machos?

TEORIA DE ZAHAVI (1975)

COM QUAL MACHO COPULAR???

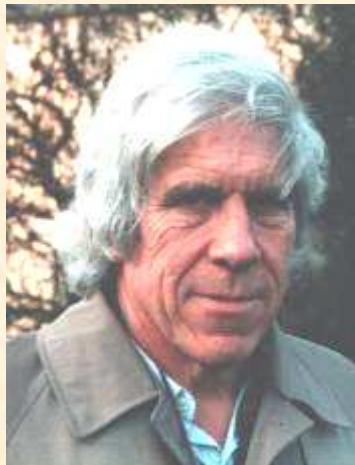
- Quanto maior for a desvantagem, mais atrativo será o macho
- A desvantagem deve ser um sinal custoso que não esteja sujeito a blefes



MACHO 3

Desvantagens agem como indicadores de qualidade genética dos machos

TEORIA DE HAMILTON & ZUK (1982)



PRESSUPOSTOS

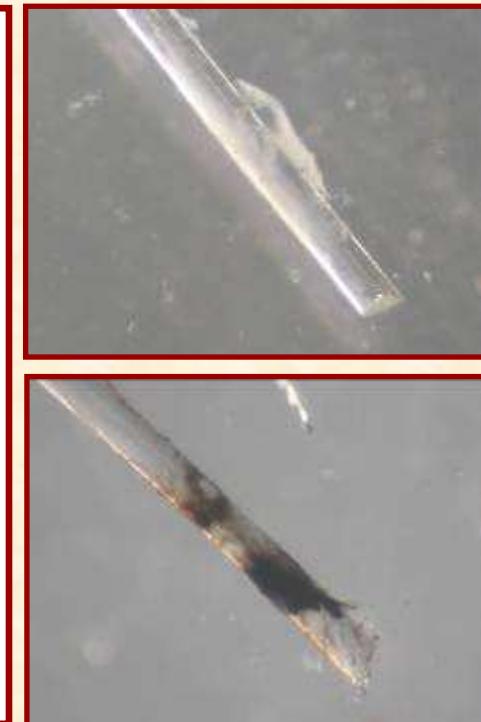
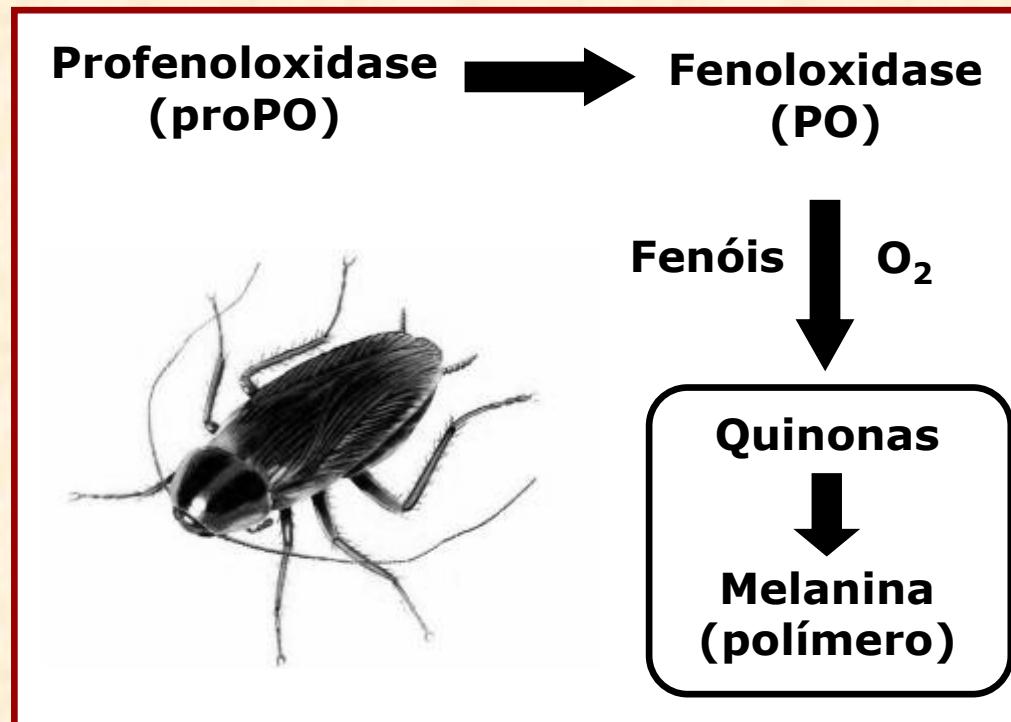
- A resistência a parasitas é herdável
- O parasita debilita o hospedeiro
- A expressão do ornamento depende da condição corporal do macho

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



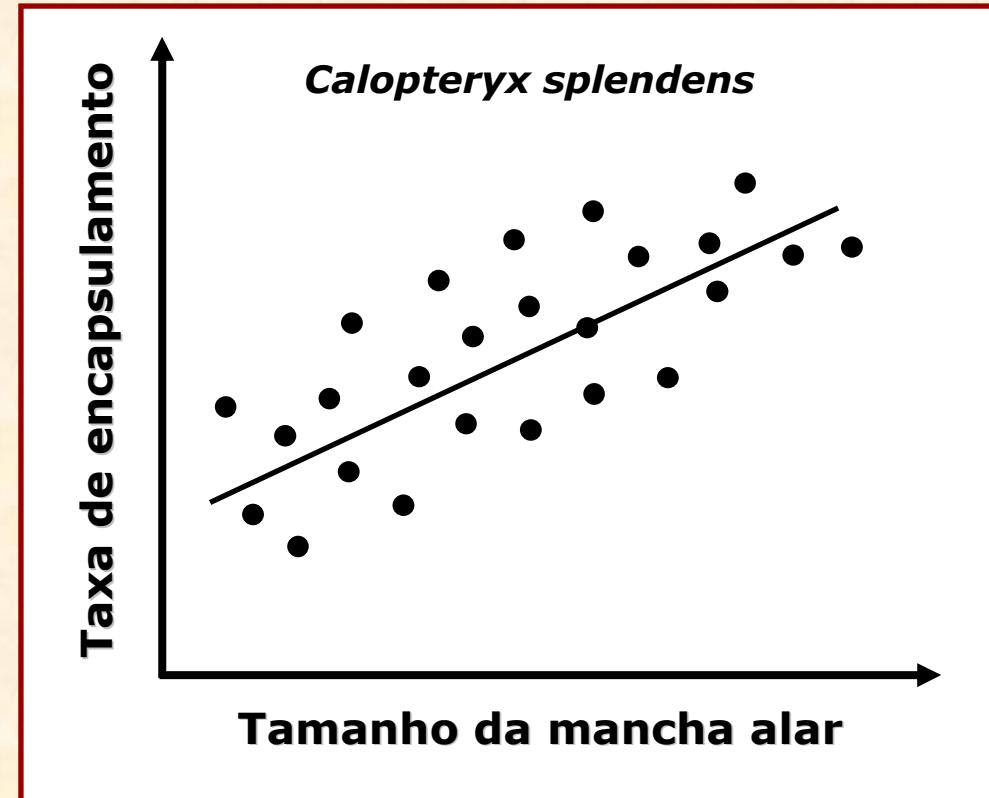
TEORIA DE HAMILTON & ZUK (1982)

Sistema imune em insetos



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

TEORIA DE HAMILTON & ZUK (1982)

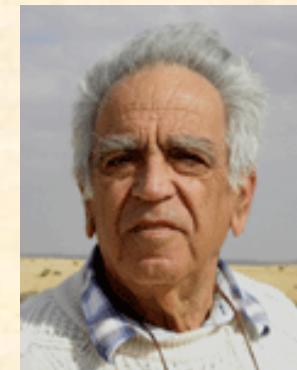


Machos com maior mancha alar são aqueles em melhor condição, com maior habilidade imunológica

COMPARAÇÃO DAS TEORIAS



SEMELHANÇA



Preferência por
uma característica
exagerada

Aumento dessa
característica ao
longo do tempo

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

COMPARAÇÃO DAS TEORIAS

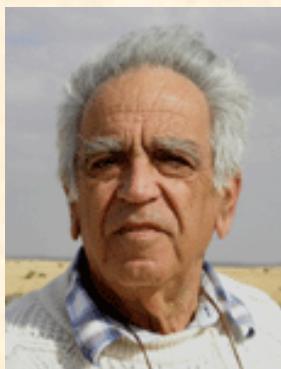
DIFERENÇA



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

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

X



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

Portanto, a teoria de Zahavi requer uma variação herdável na **qualidade genética da prole como um todo ("**BONS GENES**" ou "**INDICADORES DE VIABILIDADE**")**

POSSÍVEL MUDANÇA DE PARADIGMA?



2002

The sexual selection continuum

Hanna Kokko^{1*}, Robert Brooks², John M. McNamara³
and Alasdair I. Houston⁴

$$\Delta z_1 = V_1 \beta_1 1/2 + C_{12} \beta_2 1/2 + C_{13} \beta_2$$

Processo Fisheriano **Processo Zahaviano**

$V_1 \beta_1 1/2$ **$C_{12} \beta_2 1/2$** **$C_{13} \beta_2$**

Seleção direta sobre a característica masculina

Seleção indireta por meio da covariância com o gene feminino de preferência

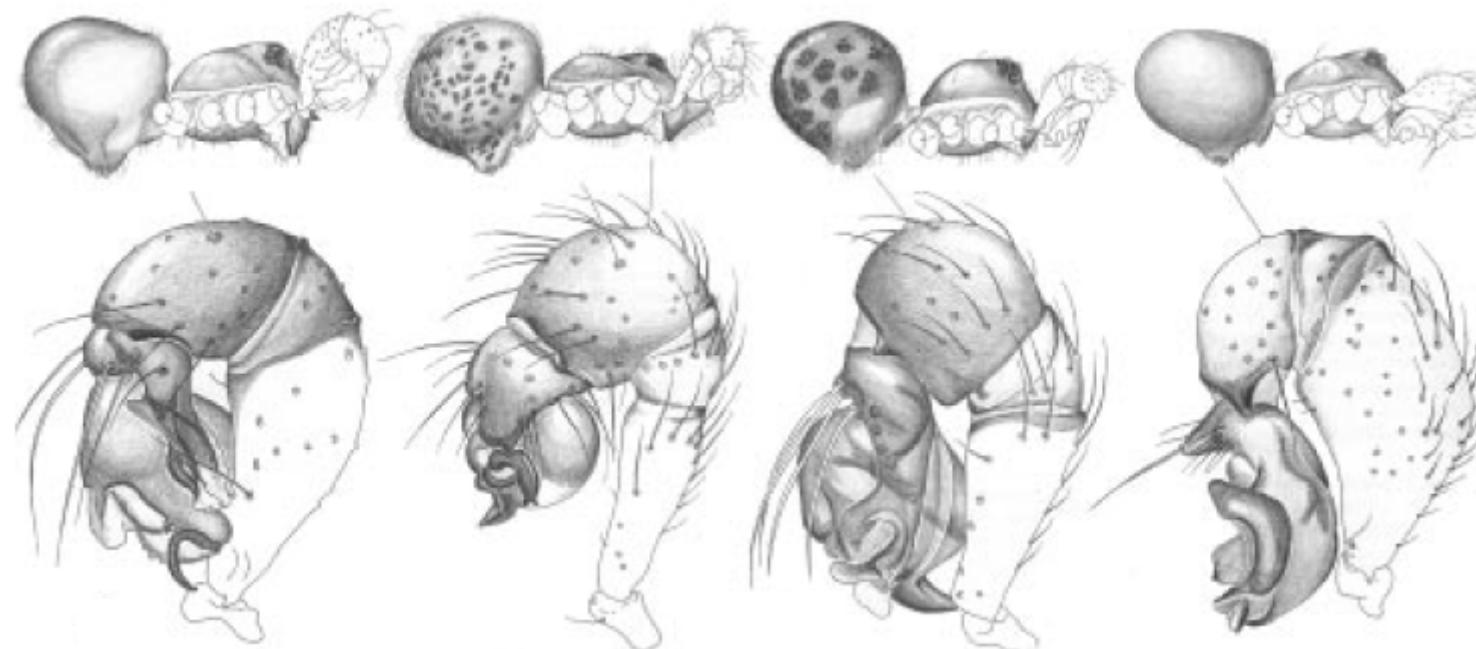
Seleção indireta por meio da covariância com outras características que afetam a sobrevivência

EVOLUÇÃO DE CARACTERES SEXUAIS PRIMÁRIOS



TRÊS PADRÕES GERAIS

RÁPIDA

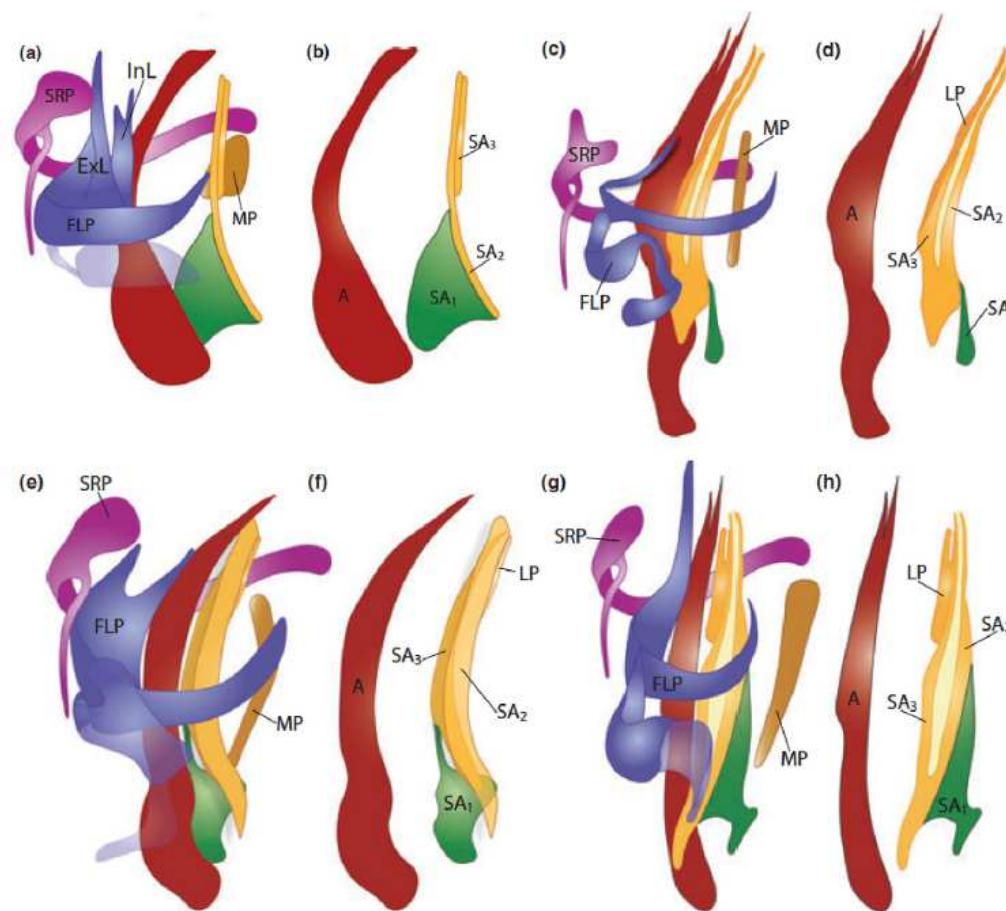


Huber (2003)

Org. Divers. Evol.

TRÊS PADRÕES GERAIS

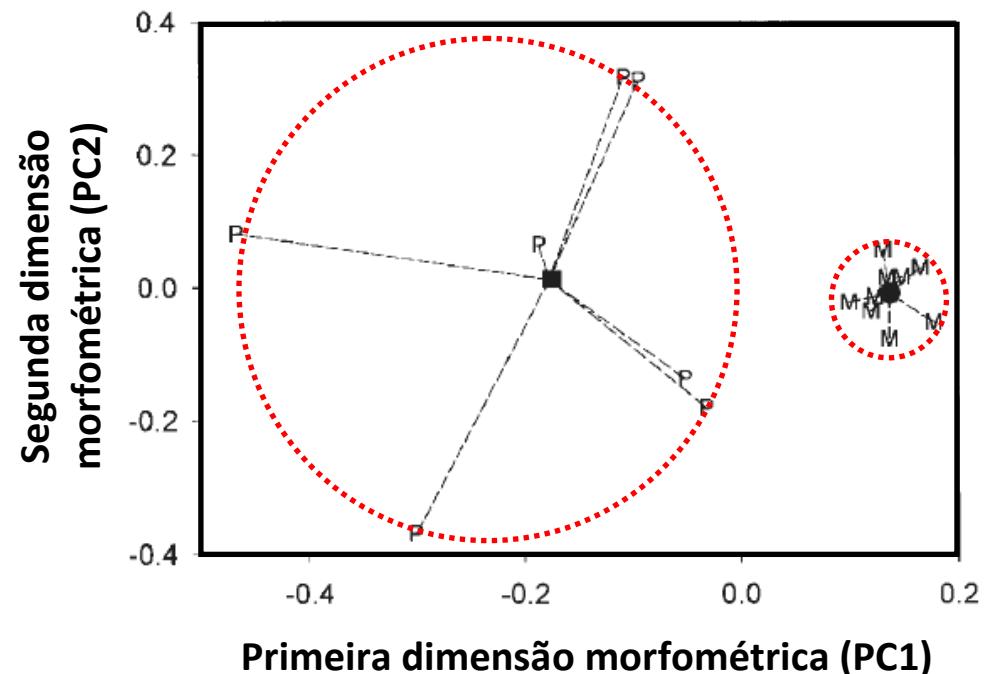
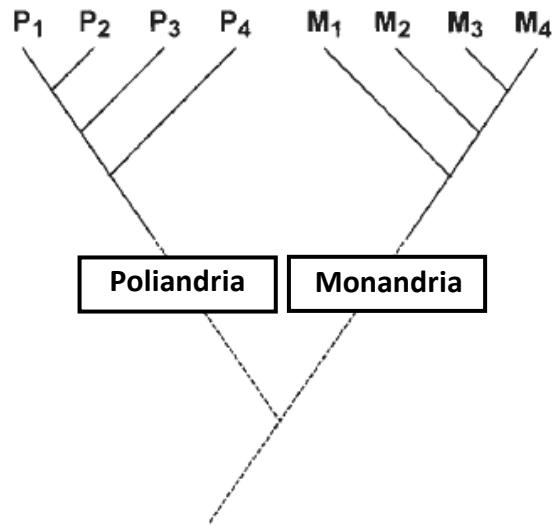
AUMENTO DE COMPLEXIDADE



Onthophagus

Simmons (2013)
Austral. J. Entomol.

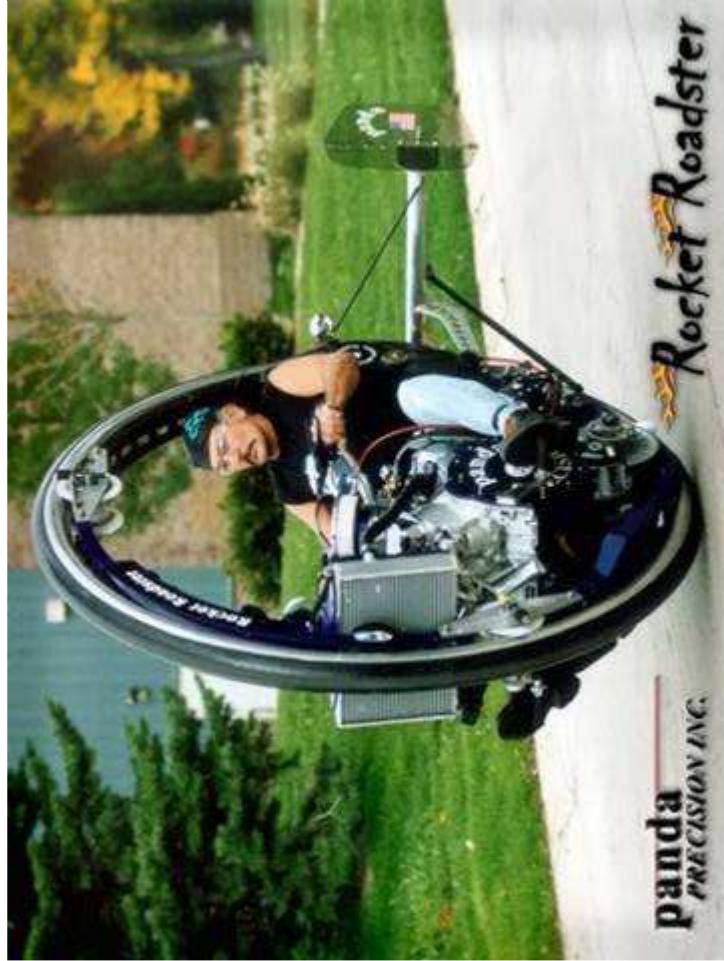
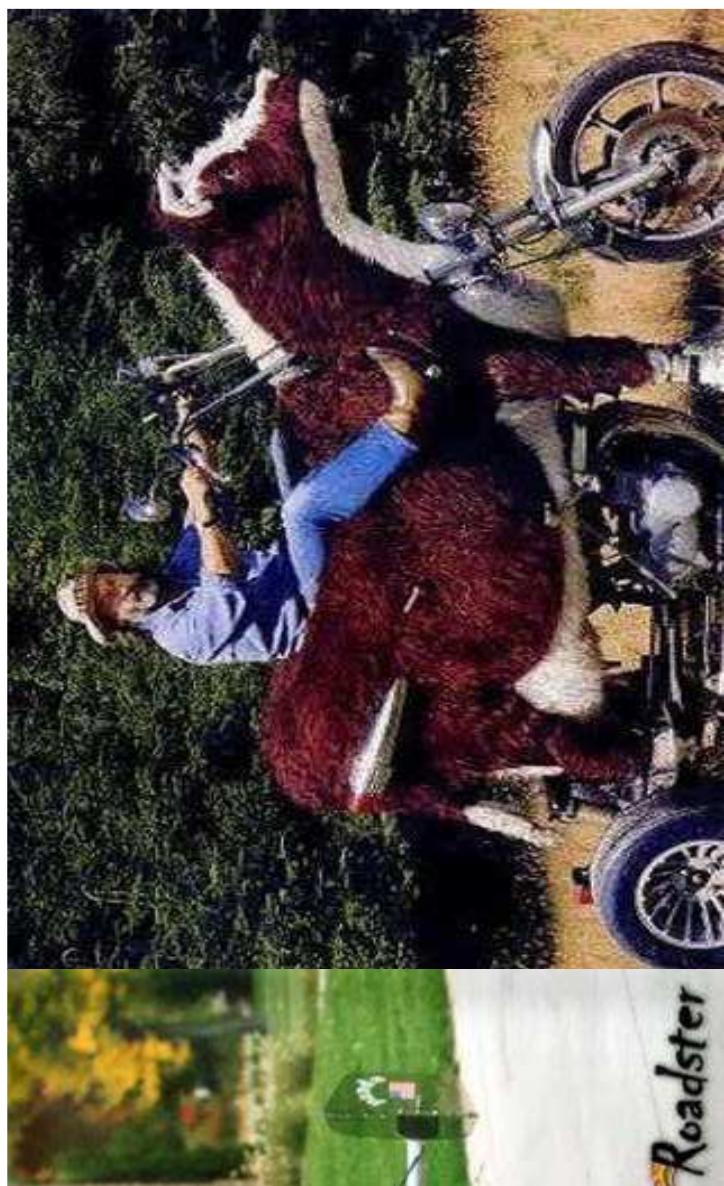
TRÊS PADRÕES GERAIS ASSOCIADA À PROMISCUIDADE FEMININA



Arnqvist (1998)
Nature

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



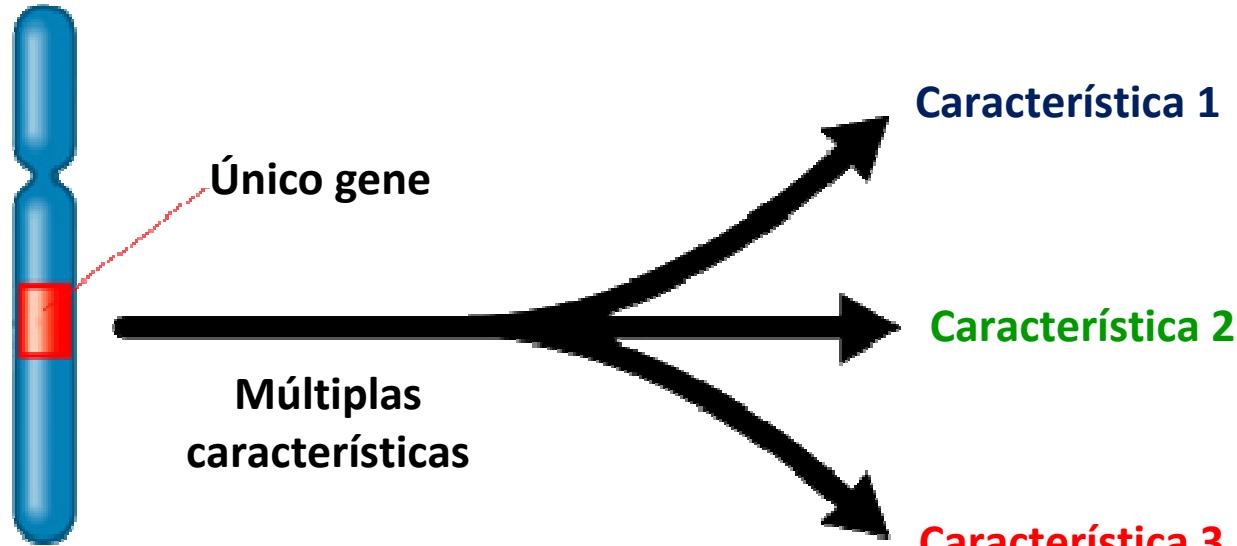


HIPÓTESE DA CHAVE-FECHADURA

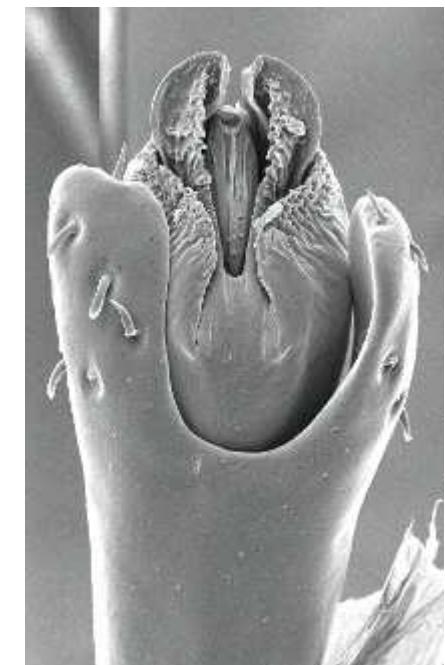


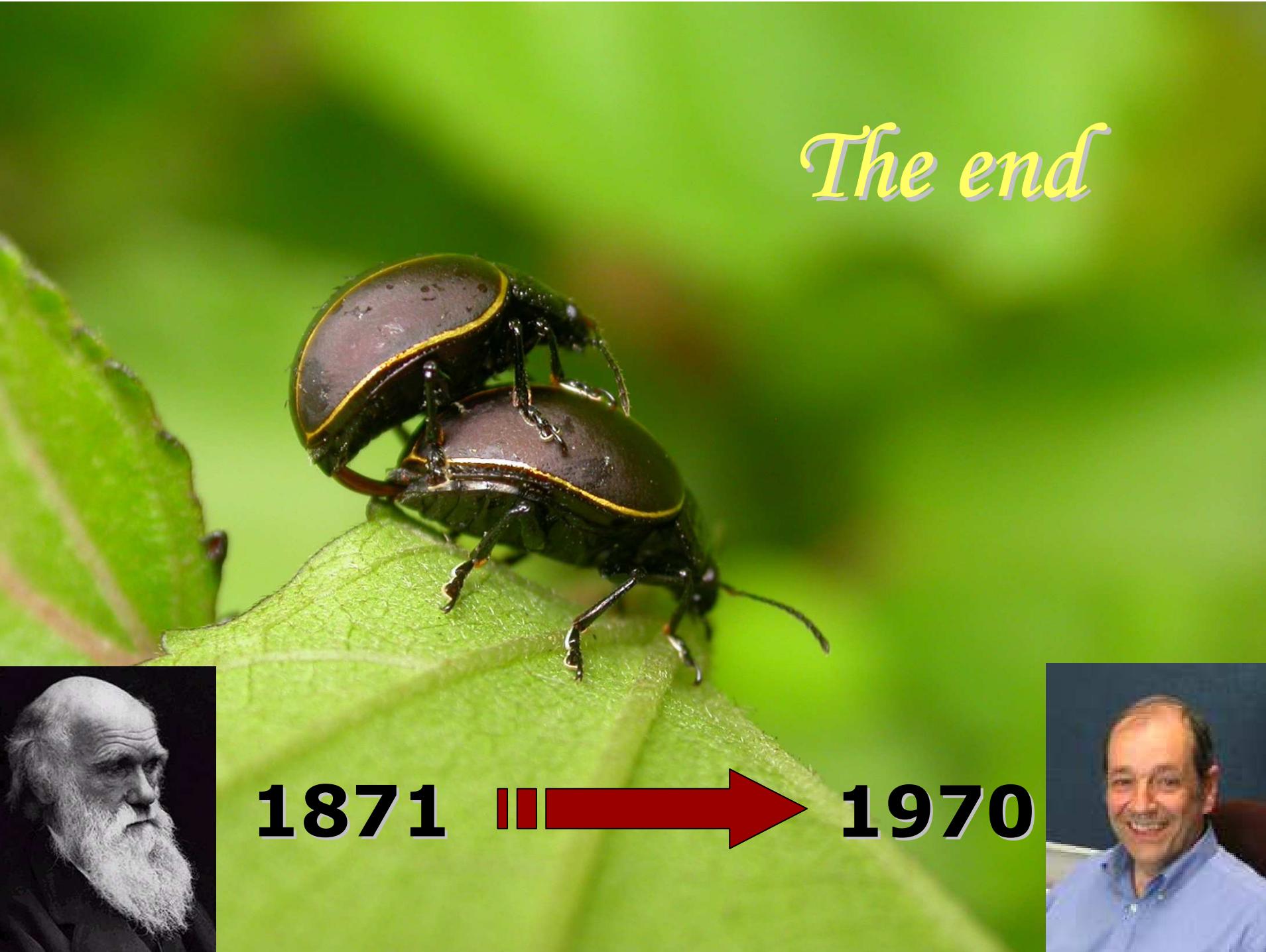
Dufour (1848)

HIPÓTESE DA PLEIOTROPIA

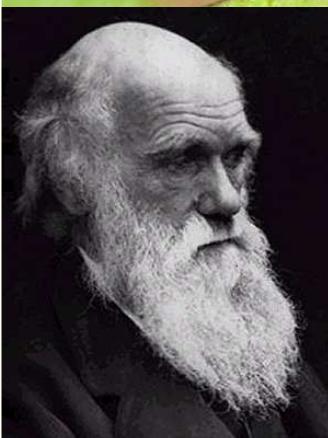


“Dado que a genitália masculina geralmente é uma estrutura interna, ela estaria protegida da ação da seleção natural e livre para divergir aleatoriamente em resposta a efeitos pleiotrópicos de seleção sobre outras estruturas morfológicas.”



A close-up photograph of two dark brown beetles with yellow stripes on their elytra, mating on a bright green leaf. The background is a soft-focus green.

The end



1871



1970



A microscopic image showing numerous sperm cells swimming in a liquid medium. The sperm heads are dark, and their tails appear as thin, wavy lines. They are scattered across a light-colored, textured background.

COMPETIÇÃO DE ESPERMA

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



Waage (1979)

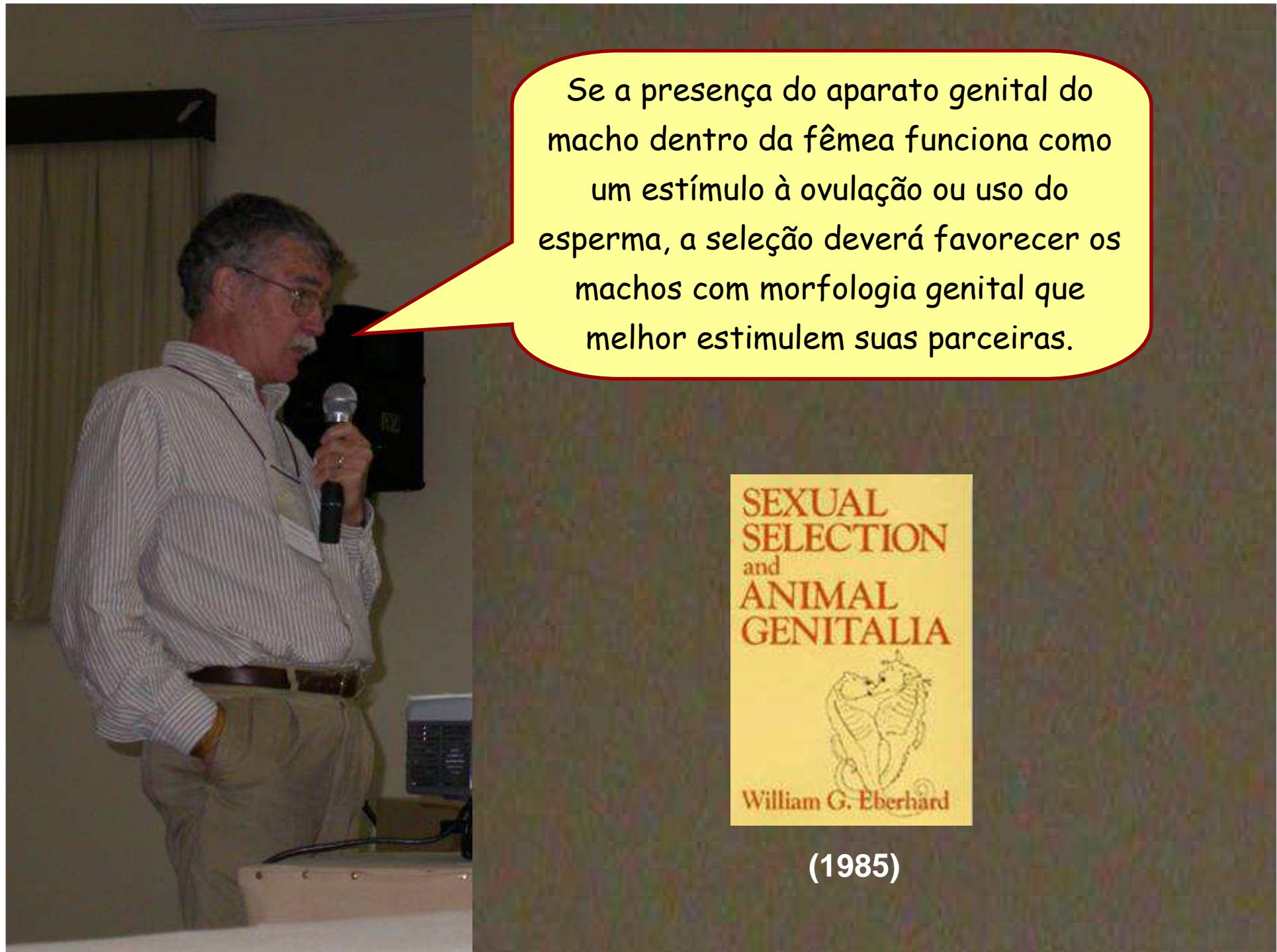
Original Article



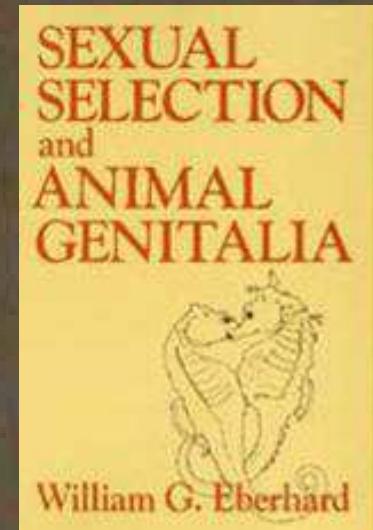
Semen Displacement as a Sperm Competition Strategy in Humans

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

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

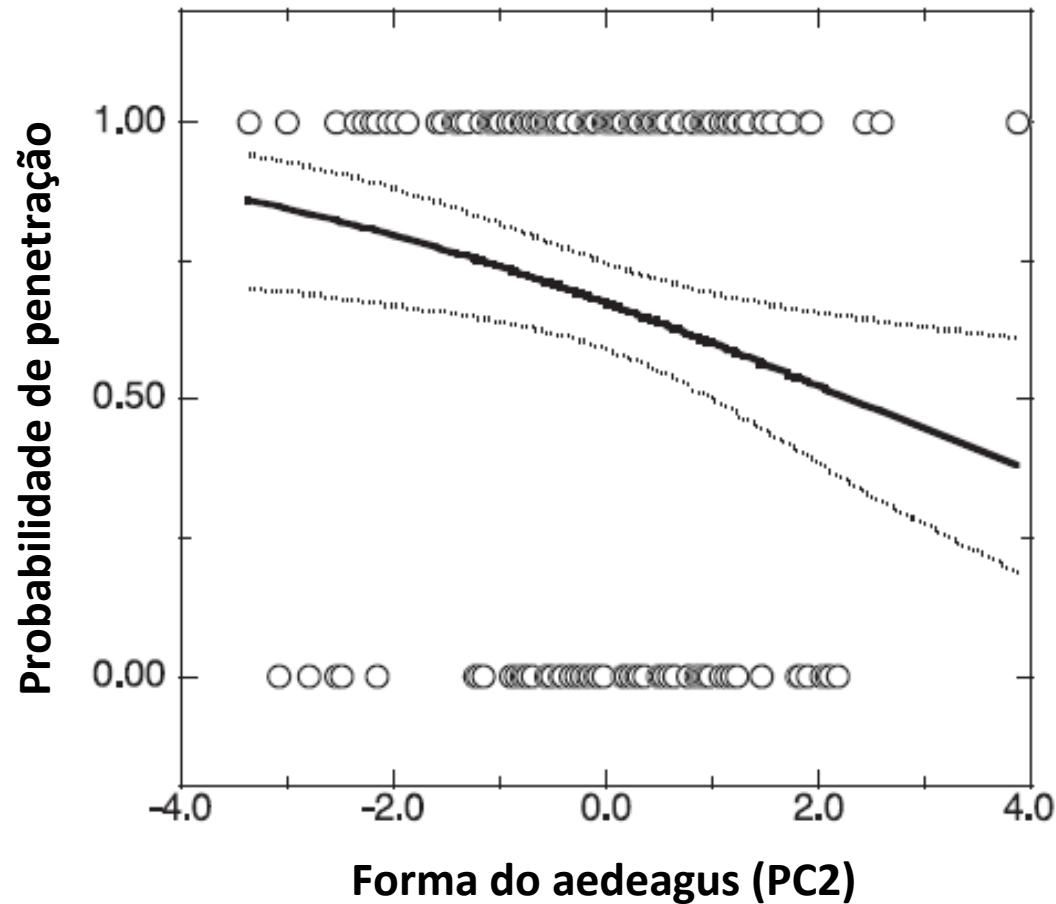


Se a presença do aparato genital do macho dentro da fêmea funciona como um estímulo à ovulação ou uso do esperma, a seleção deverá favorecer os machos com morfologia genital que melhor estimulem suas parceiras.



(1985)

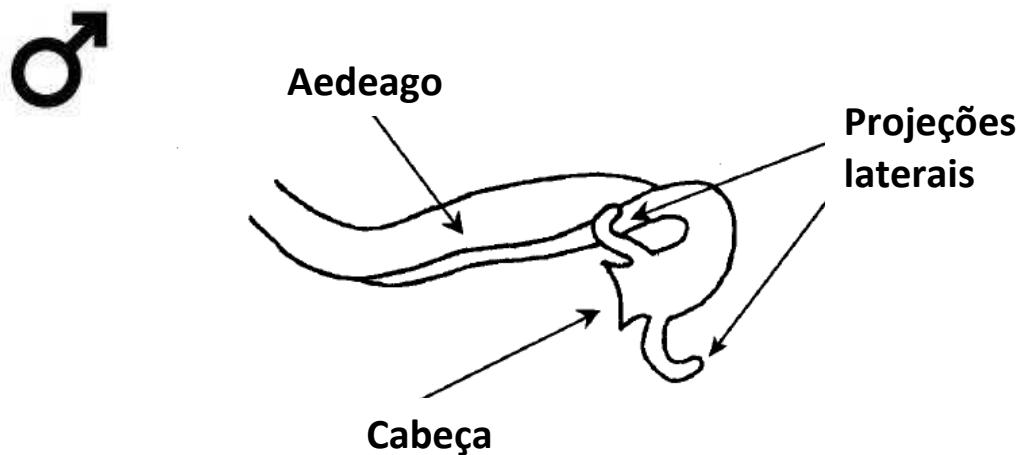
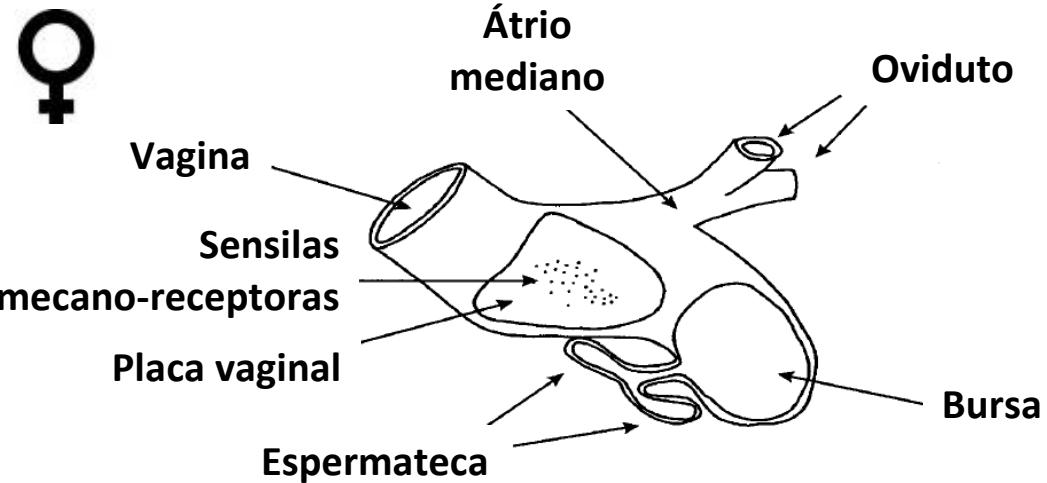
SELEÇÃO SEXUAL E A FORMA DA GENITÁLIA



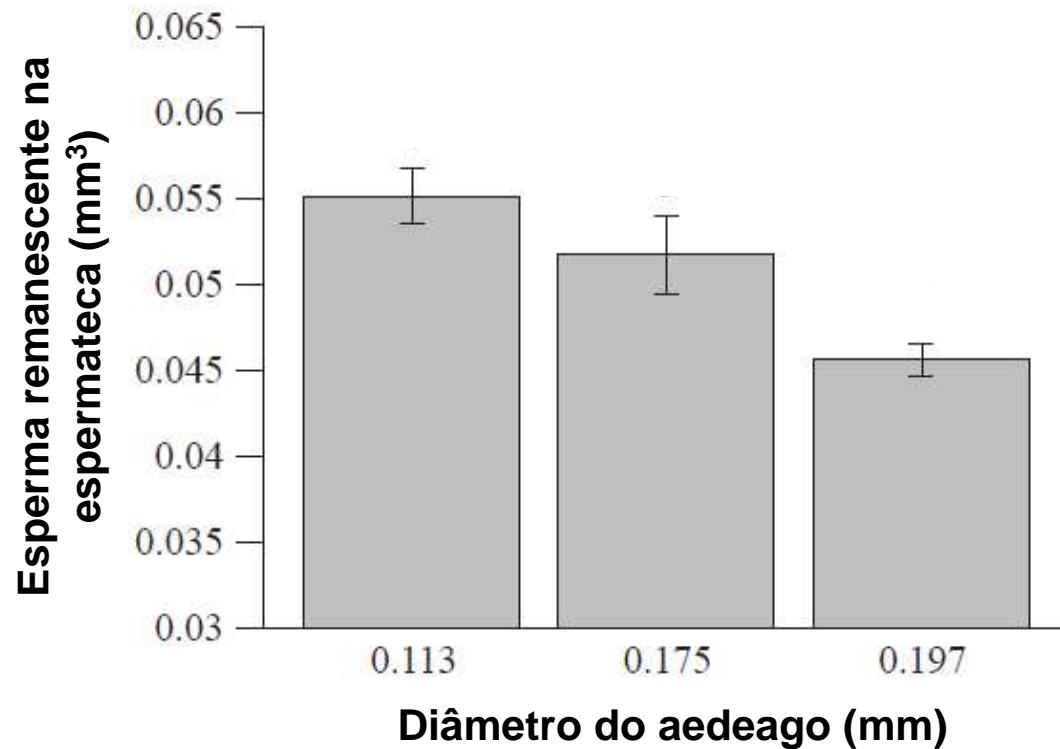
Onthophagus

Simmons et al. (2009)
Current Biology

Calopteryx haemorrhoidalis



Calopteryx haemorrhoidalis

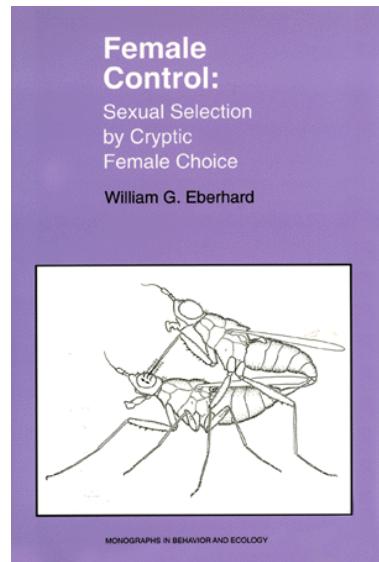


E se o macho estiver
induzindo a fêmea a
cópulas subótimas?



Córdoba-Aguilar (1999)
Proc. R. Soc. London

Goran Arnqvist



(1994)



(2005)

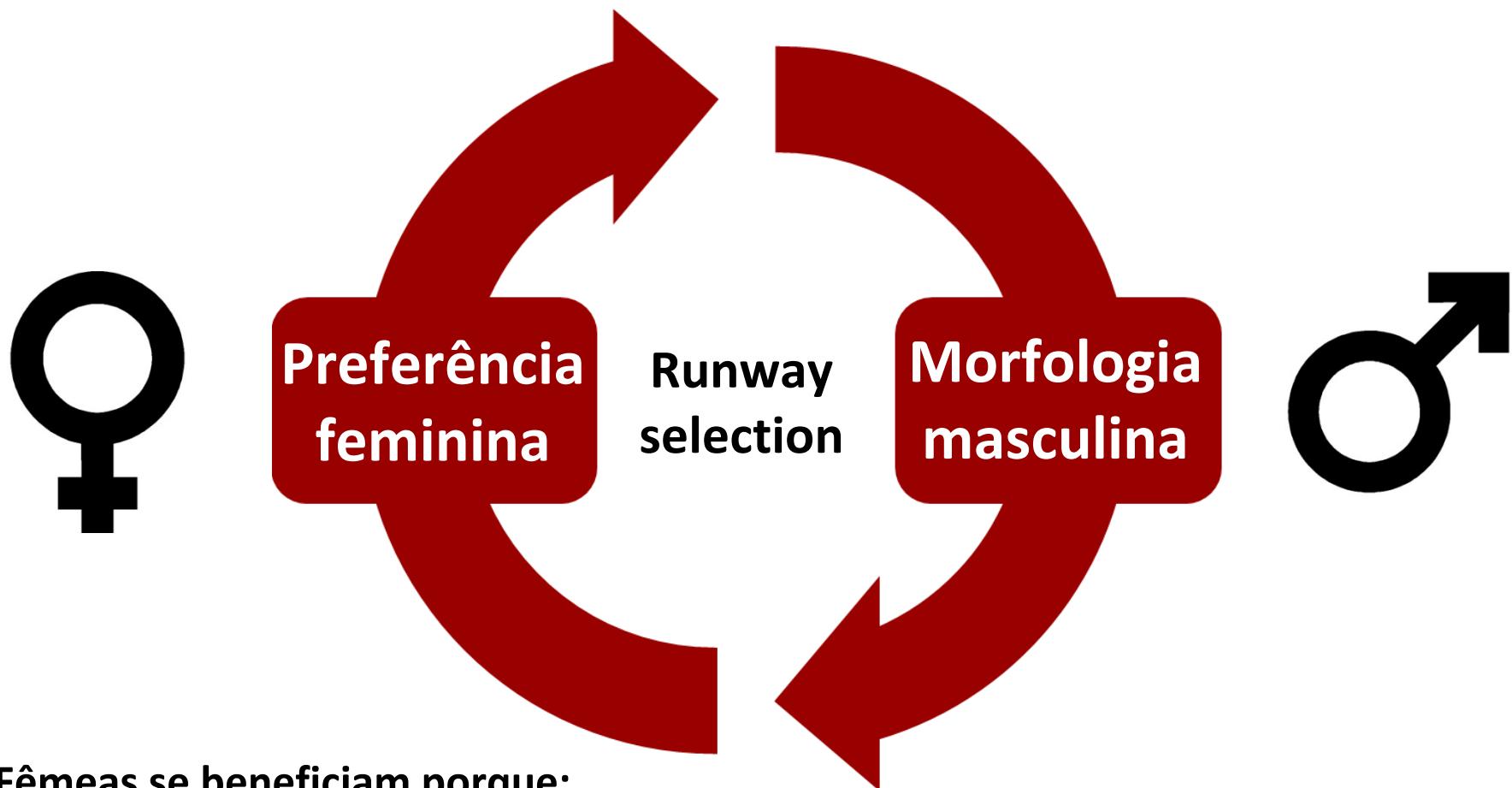
Escolha críptica feminina

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

Seleção sexual antagonística

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

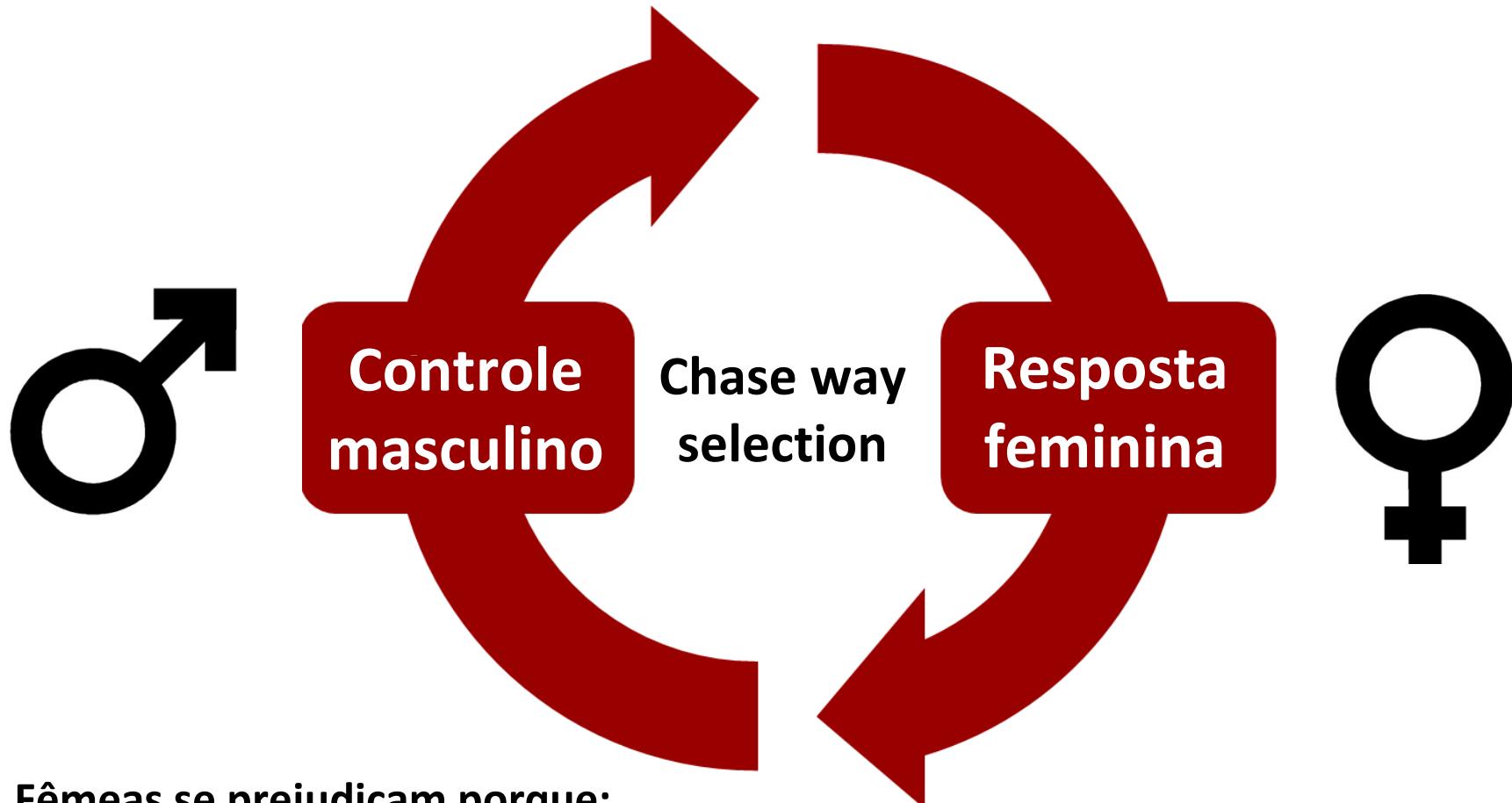
ESCOLHA CRÍPTICA FEMININA



Fêmeas se beneficiam porque:

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

COEVOLUÇÃO SEXUAL ANTAGONÍSTICA



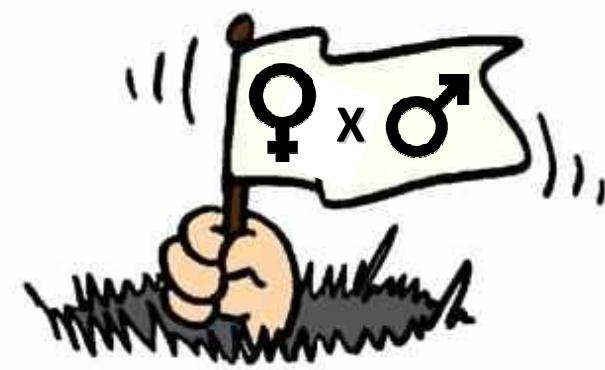
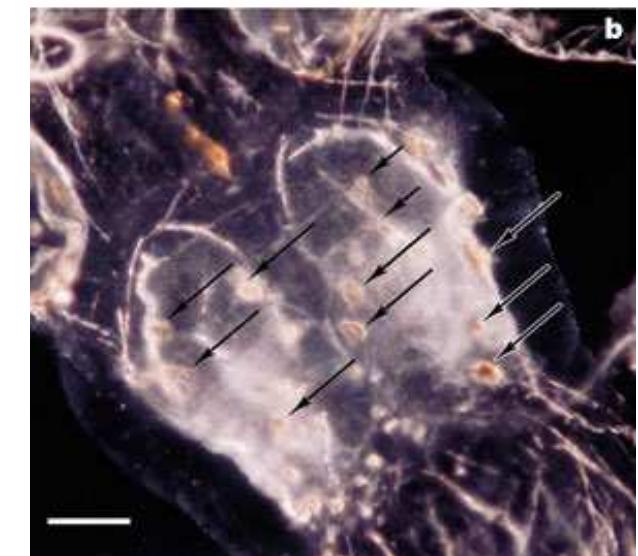
Fêmeas se prejudicam porque:

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





Callosobruchus maculatus



Why do male *Callosobruchus maculatus* harm their mates?

Martin Edvardsson^a and Tom Tregenza^b

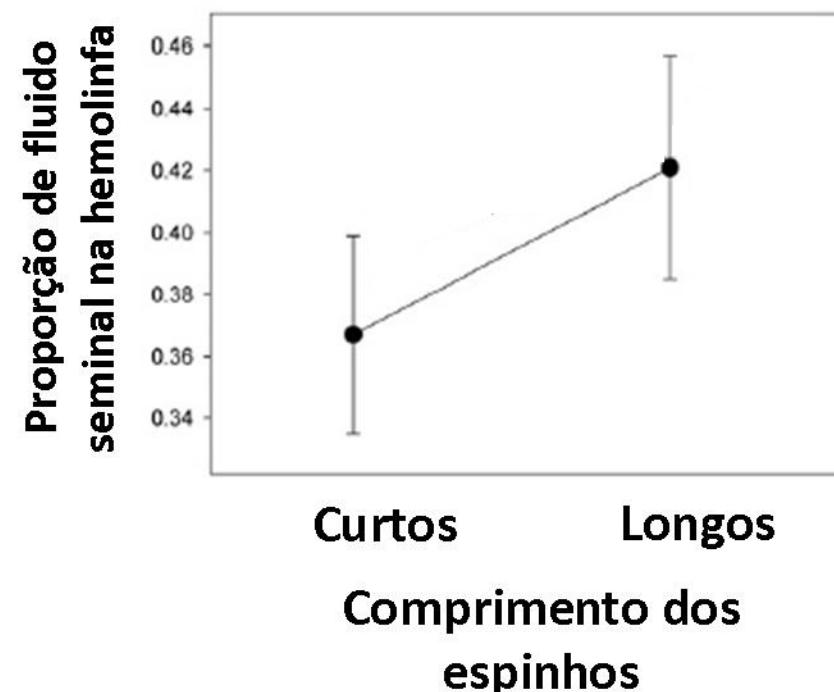
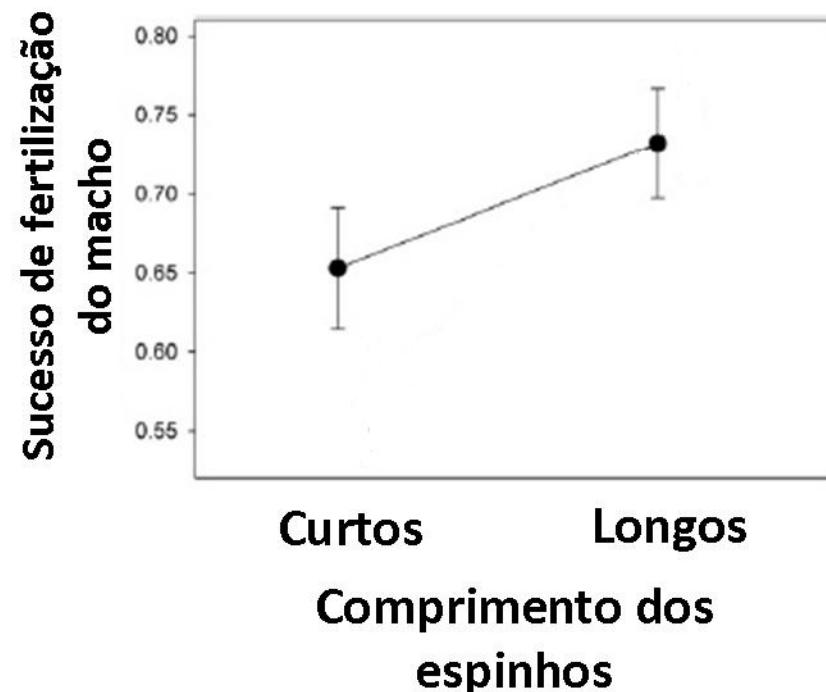
- Fêmeas impedidas de chutar o macho durante a cópula sofrem mais injúrias
- Os machos não parecem obter nenhum benefício, pois:
 1. A probabilidade de recópula não diferiu em relação a fêmeas controle
 2. A taxa de oviposição não diferiu em relação a fêmeas controle



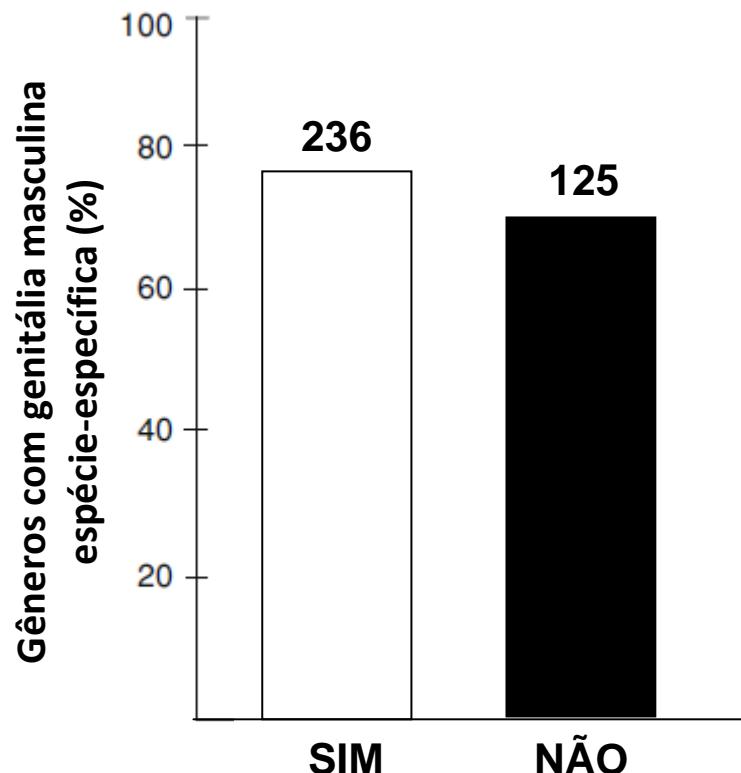
ALÉM DISSO....

Phenotypic Engineering Unveils the Function of Genital Morphology

Cosima Hotzy,¹ Michal Polak,² Johanna L. Rönn,³
and Göran Arnqvist^{3,*}



EVIDÊNCIA EMPÍRICA CONTRA A COEVOLUÇÃO SEXUAL ANTAGONÍSTICA



HIPÓTESE:

Em espécies nas quais os machos podem forçar cópulas, o conflito sexual é mais intenso e a coevolução antagonística deve promover diversificação da genitália masculina



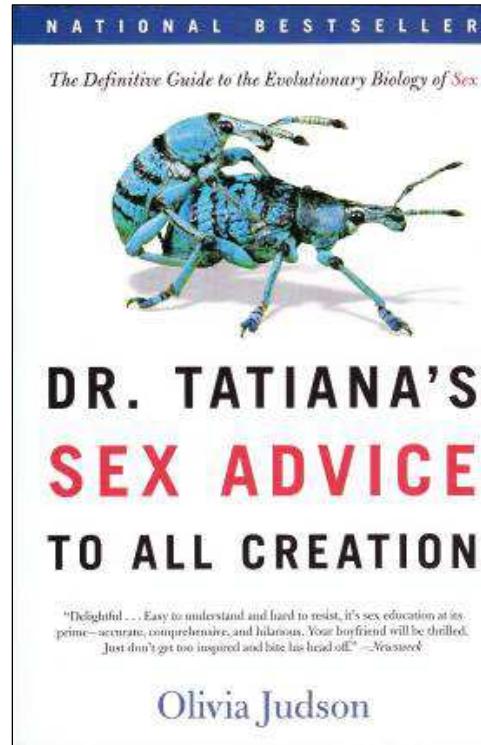
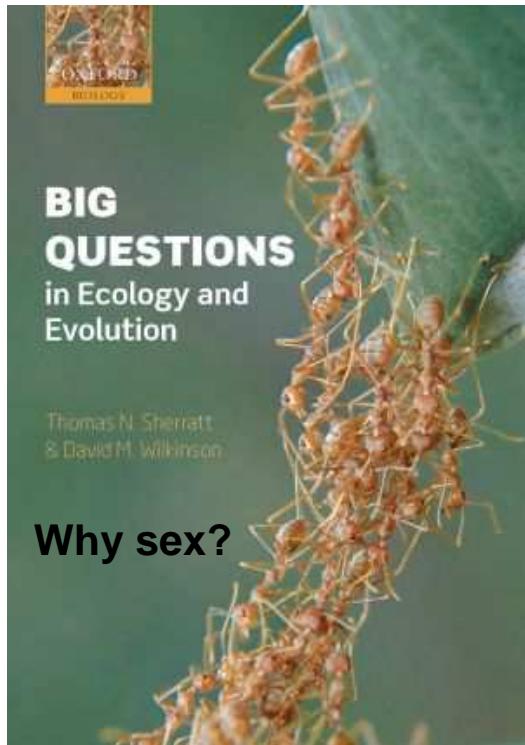
Presents...

*Copulation is just
the beginning!*

VISÃO ATUAL SOBRE SELEÇÃO SEXUAL

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

SUGESTÕES DE LEITURA



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