

# ROTEIRO DA AULA

## Parte I

- Origem do sexo
- Definição dos sexos

## Parte II

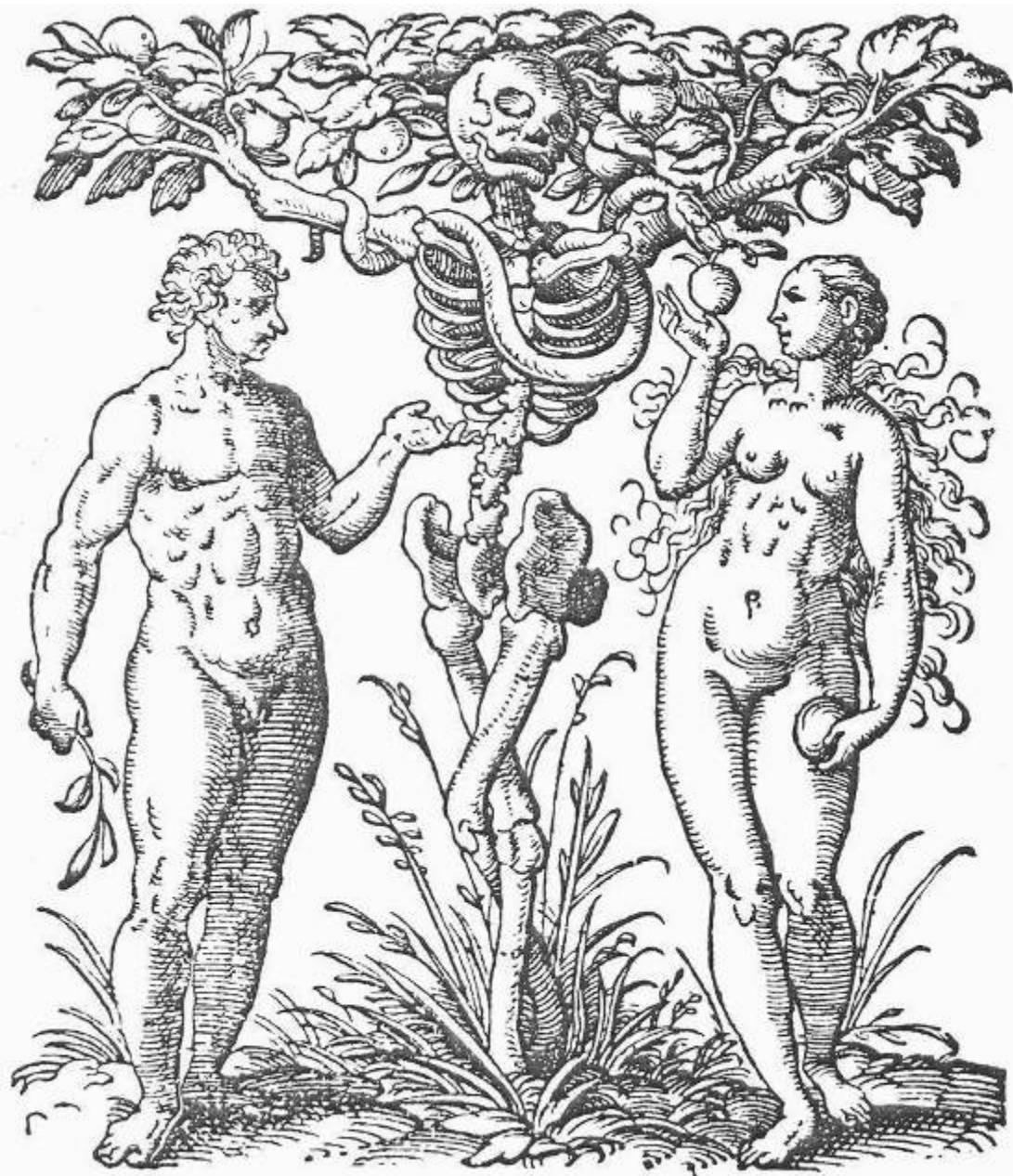
- Seleção sexual
- Evolução de caracteres sexuais secundários

## Parte III

- Evolução genital

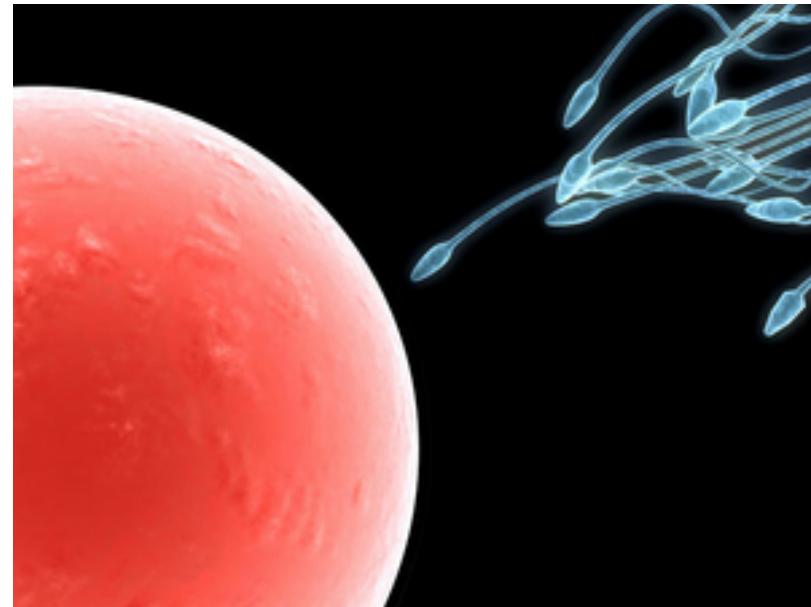


# ORIGEM DO SEXO



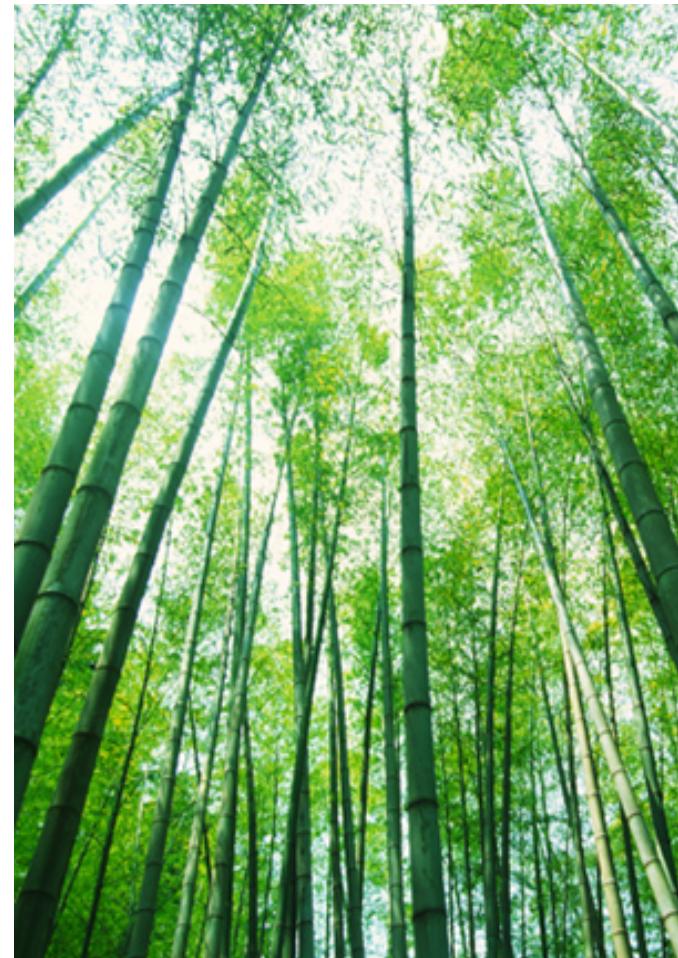
# **Sexo é igual a reprodução?**

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



# Sexo é igual a reprodução?

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



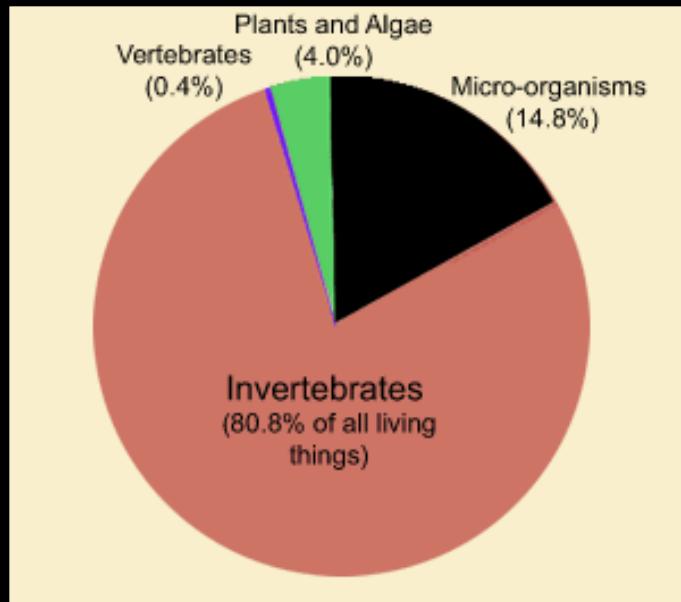
# Sexo é igual a reprodução?

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



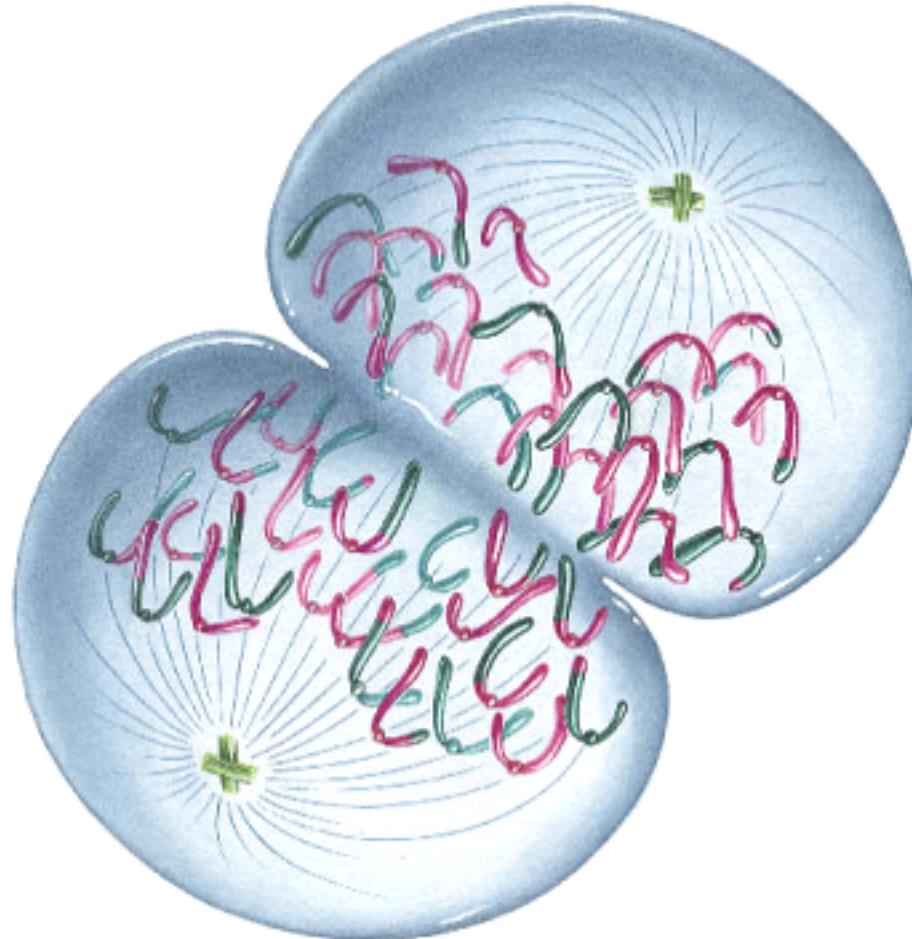
# Custos e benefícios

Vantagens	Desvantagens
Sexual	
Assexual	



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

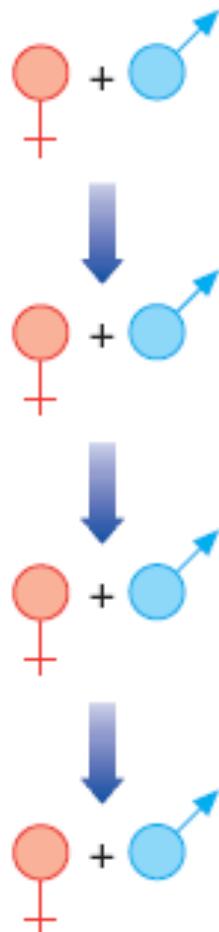
# Por que a evolução do sexo é difícil de ser compreendida?



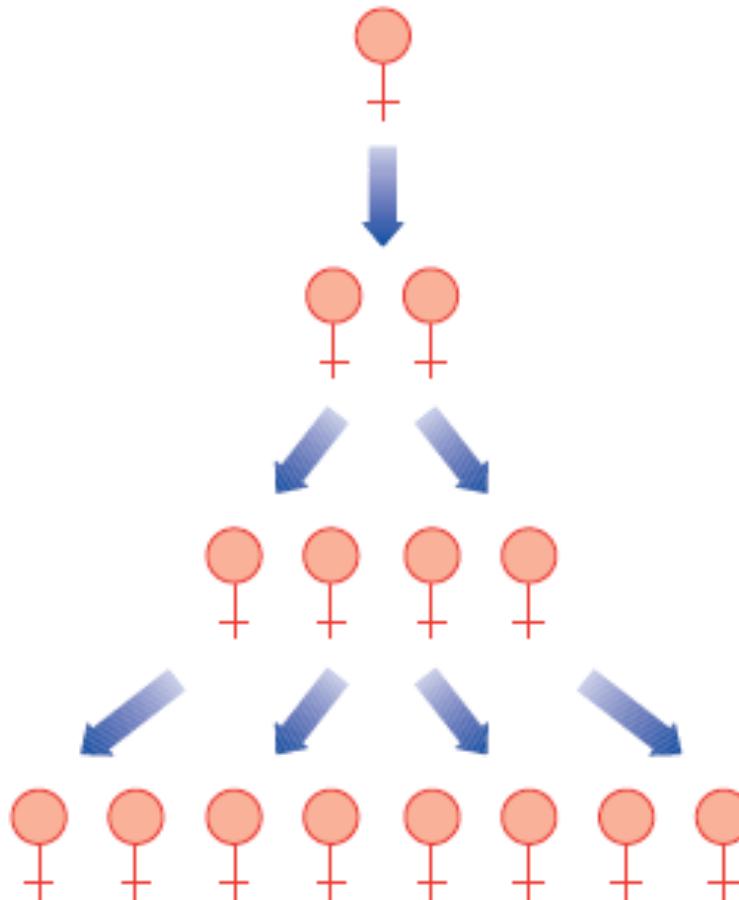
# Susceptibilidade à invasão

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

## Reprodução sexuada



## Reprodução assexuada



## Razão assexuados/total

1/3

1/2

2/3

4/5

# Conseqüência...

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



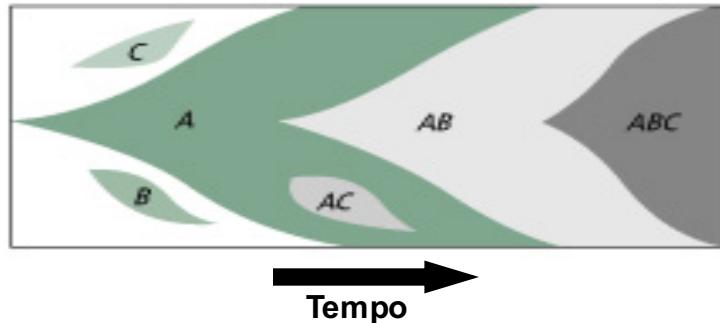
Lively (1996)

# Hipóteses para explicar a origem e manutenção do sexo

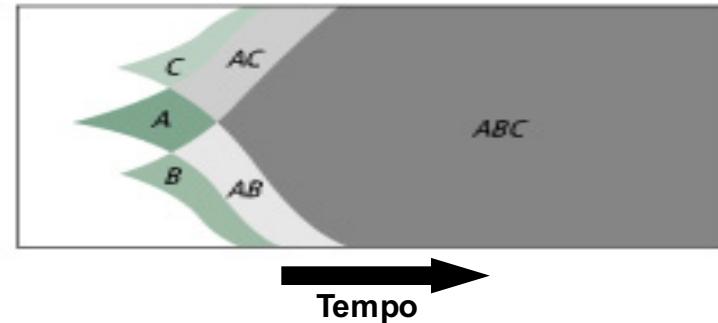


# Maior taxa evolutiva

(a) Assexual: alta taxa de mutações favoráveis

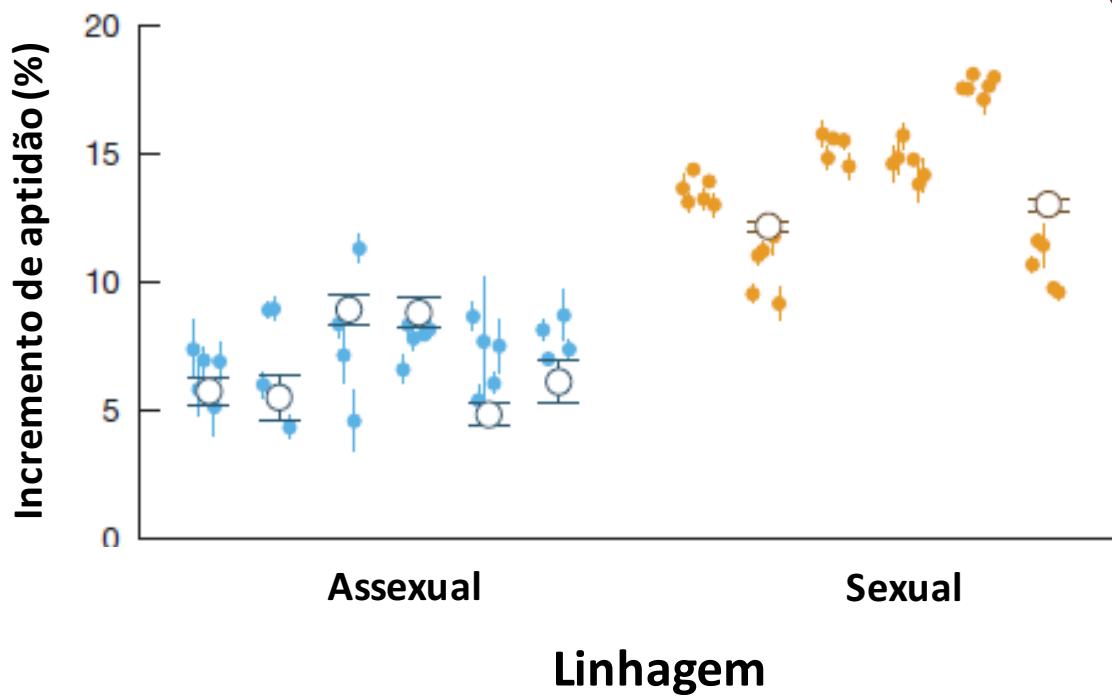


(b) Sexual: alta taxa de mutações favoráveis



# Sex speeds adaptation by altering the dynamics of molecular evolution

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



*Saccharomyces  
cerevisiae*

# **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



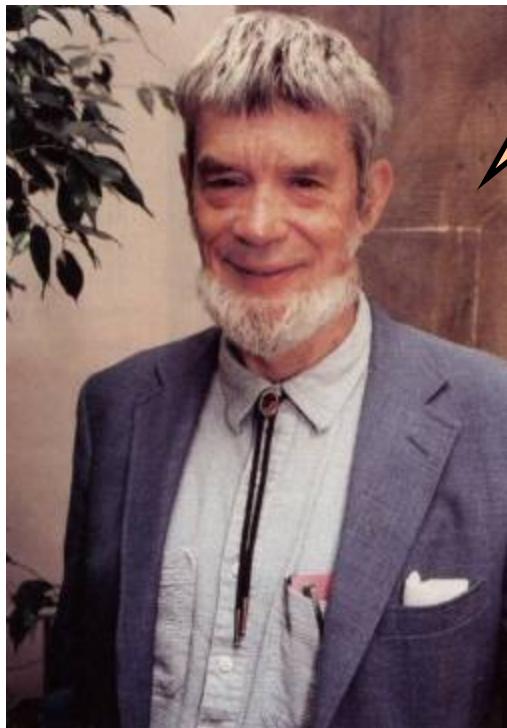
**SELEÇÃO DE  
GRUPO!!!**

# Argumentos contra a seleção de grupo

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



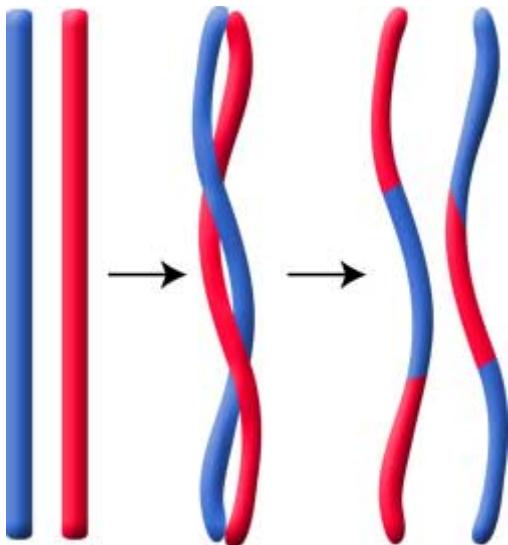
# Desafio de explicar o sexo



“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”

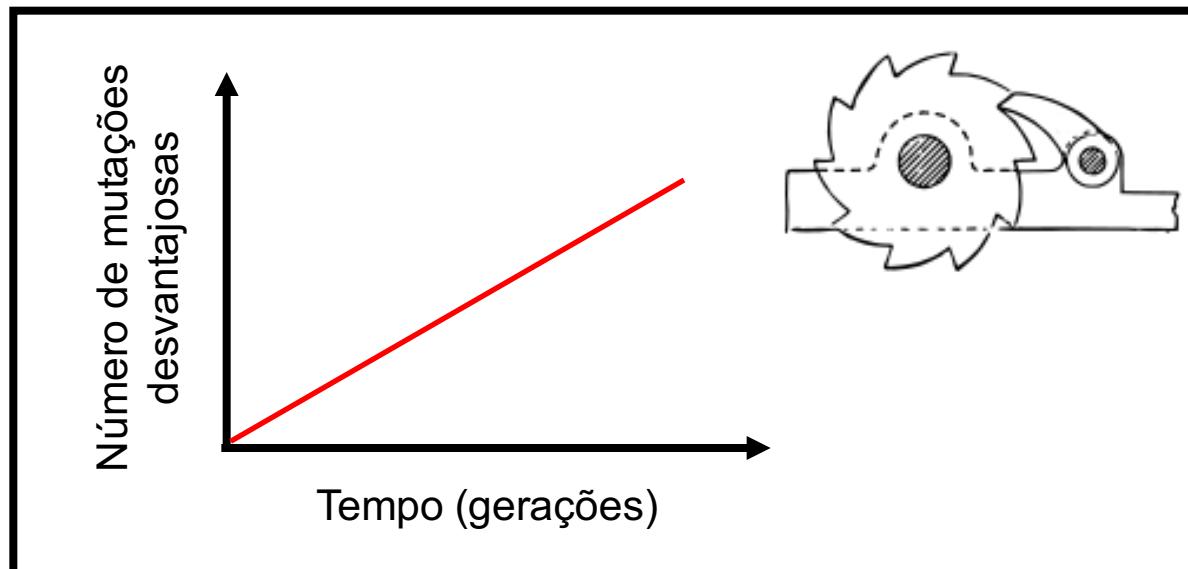
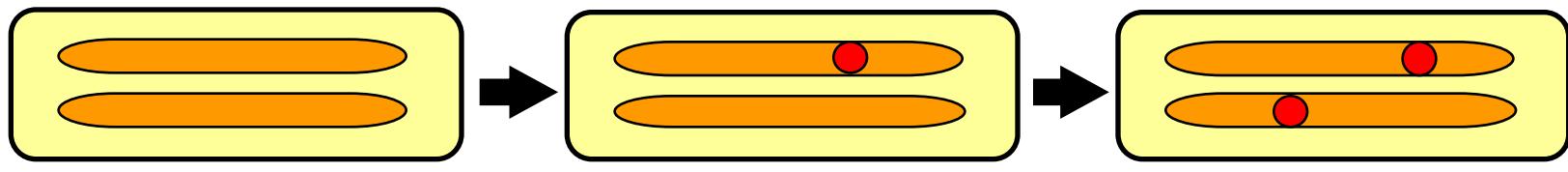


**Com sexo e a recombinação a seleção se torna mais eficiente para remover mutações desvantajosas do genoma**



# A “catraca de Muller”

Acúmulo de mutações desvantajosas ao longo das gerações

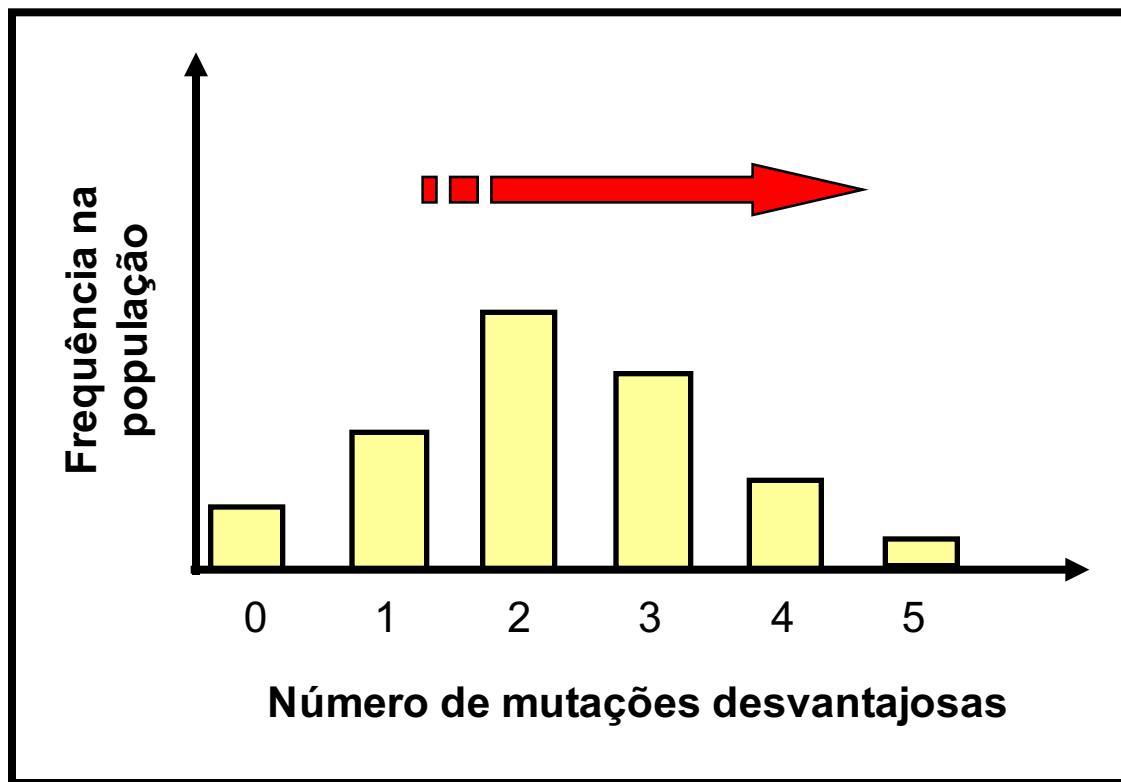


Muller (1932)



# A “catraca de Muller”

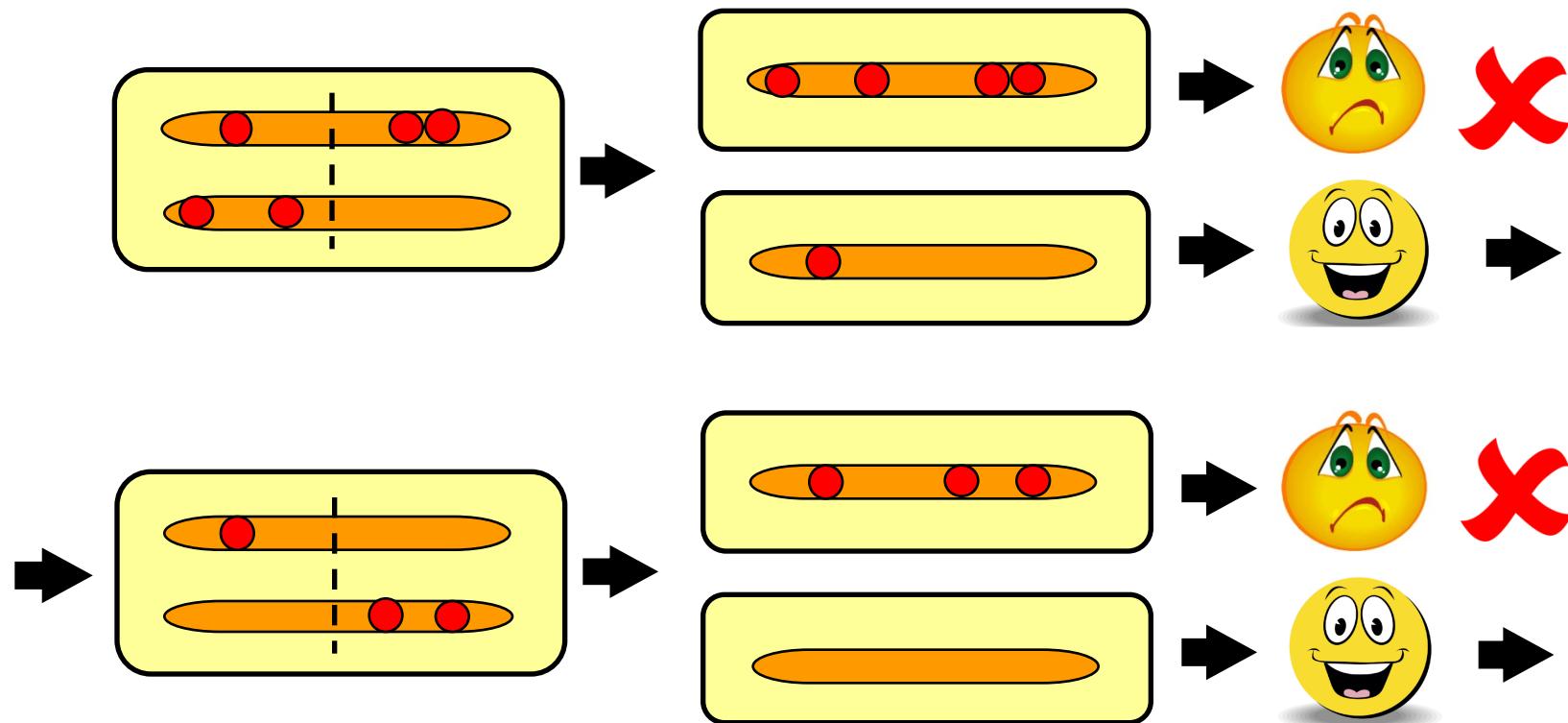
Acúmulo de mutações desvantajosas ao longo das gerações





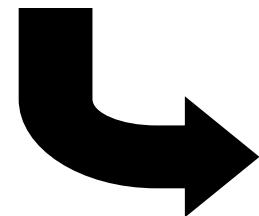
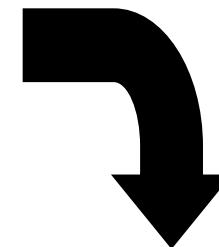
# Teoria Mutacional do Sexo

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



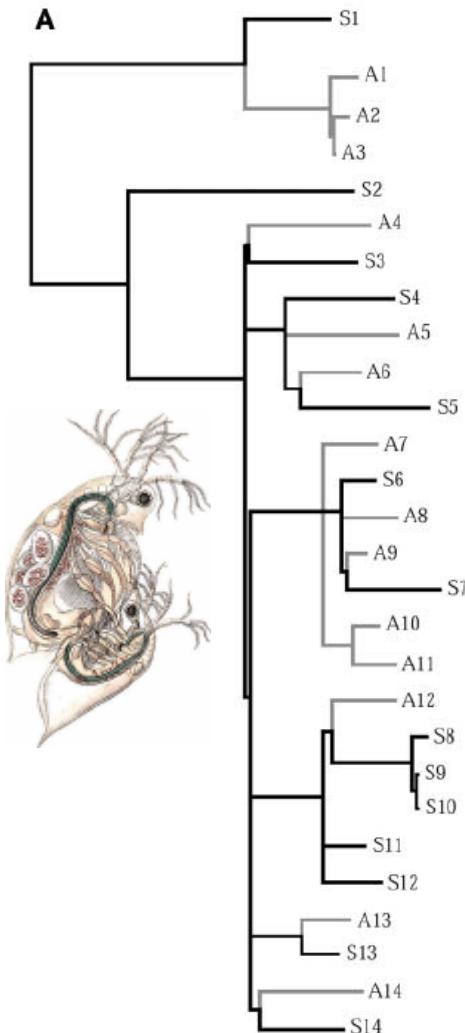
Sexo favorecido, pois aumenta eficiência de remoção de mutações desvantajosas

# 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

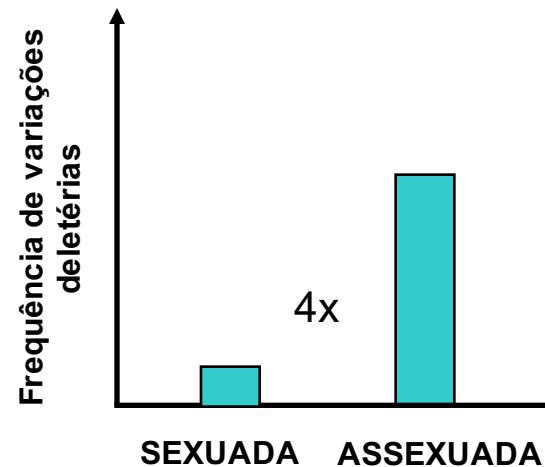
Organismo	Taxa de mutação por nucleotídeo	Comprimento do DNA	Ciclos celulares por geração	Número total de mutações	Número de mutações deletérias
Bactéria	$10^{-9}$ a $10^{-10}$	$10^6$	1	<< 1	<< 1
Drosófila	$10^{-9}$ a $10^{-10}$	$3,6 \times 10^8$	20	4	> 1
Humano	$10^{-9}$ a $10^{-10}$	$6,6 \times 10^9$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

# Teoria Mutacional do Sexo



*Daphnia pulex*

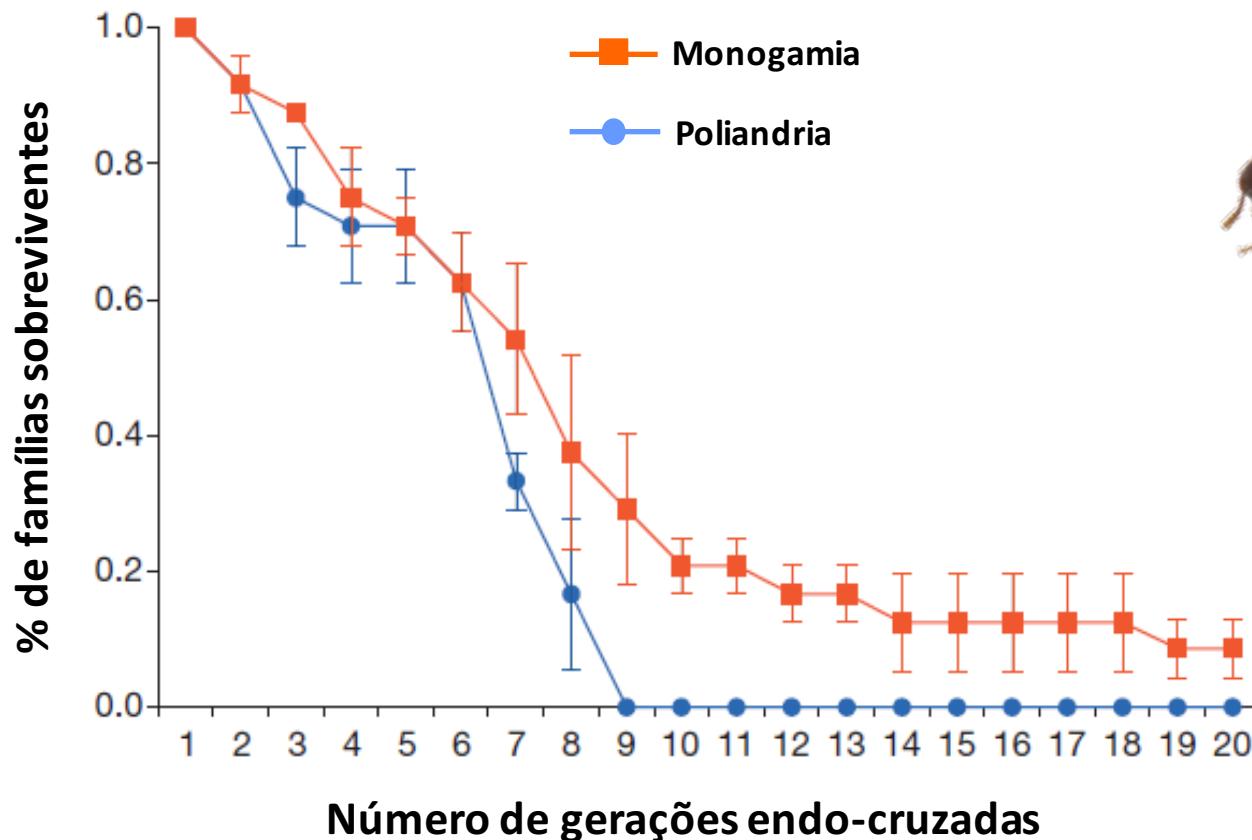
- 14 populações sexuadas
- 14 populações assexuadas

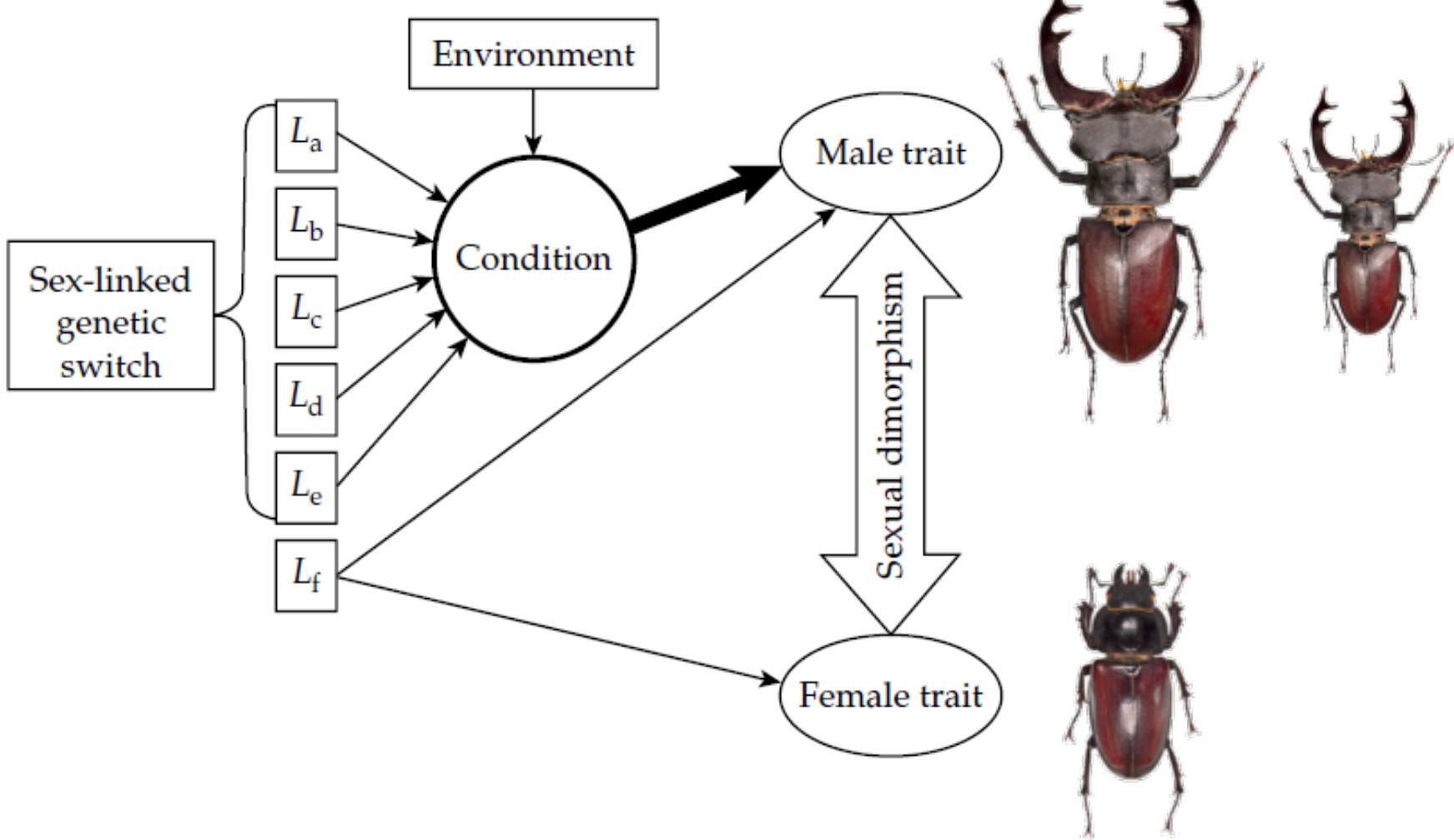


Há acúmulo de polimorfismos deletérios de aminoácidos em genes que codificam proteínas

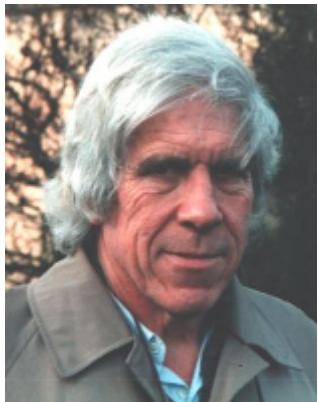
# Sexual selection protects against extinction

Alyson J. Lumley<sup>1\*</sup>, Łukasz Michalczyk<sup>2\*</sup>, James J. N. Kitson<sup>1</sup>, Lewis G. Spurgin<sup>1</sup>, Catriona A. Morrison<sup>1</sup>, Joanne L. Godwin<sup>1</sup>, Matthew E. Dickinson<sup>1</sup>, Oliver Y. Martin<sup>3</sup>, Brent C. Emerson<sup>4</sup>, Tracey Chapman<sup>1</sup> & Matthew J. Gage<sup>1</sup>





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



# Vantagem 2: resistência a parasitas

## A hipótese da Rainha Vermelha

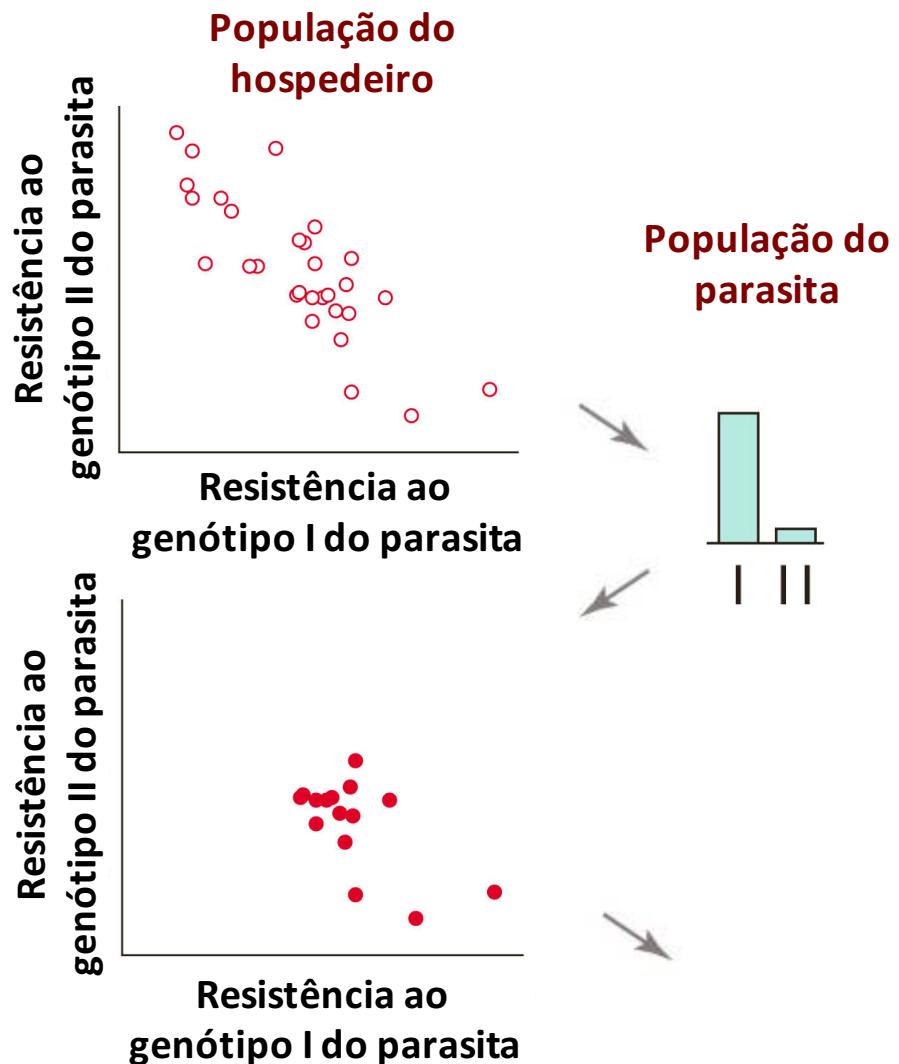


O sexo pode recriar genótipos vantajosos que foram perdidos, pois não tinham aptidão elevada na geração anterior

# 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

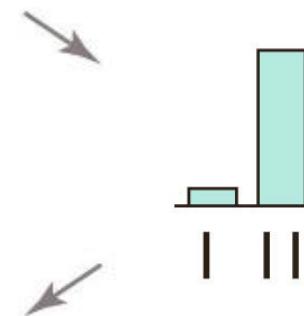


O incremento da freqüência de parasitas com o genótipo II cria nova pressão seletiva que favorece hospedeiros resistentes a este genótipo

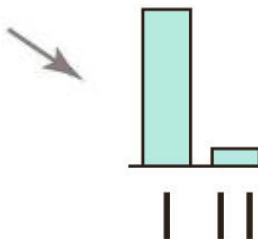


Nesse novo cenário, a maioria dos hospedeiros é resistente ao genótipo II, porém suscetível ao genótipo I do parasita

Seleção dependente de freqüência favorece os parasitas com o genótipo II

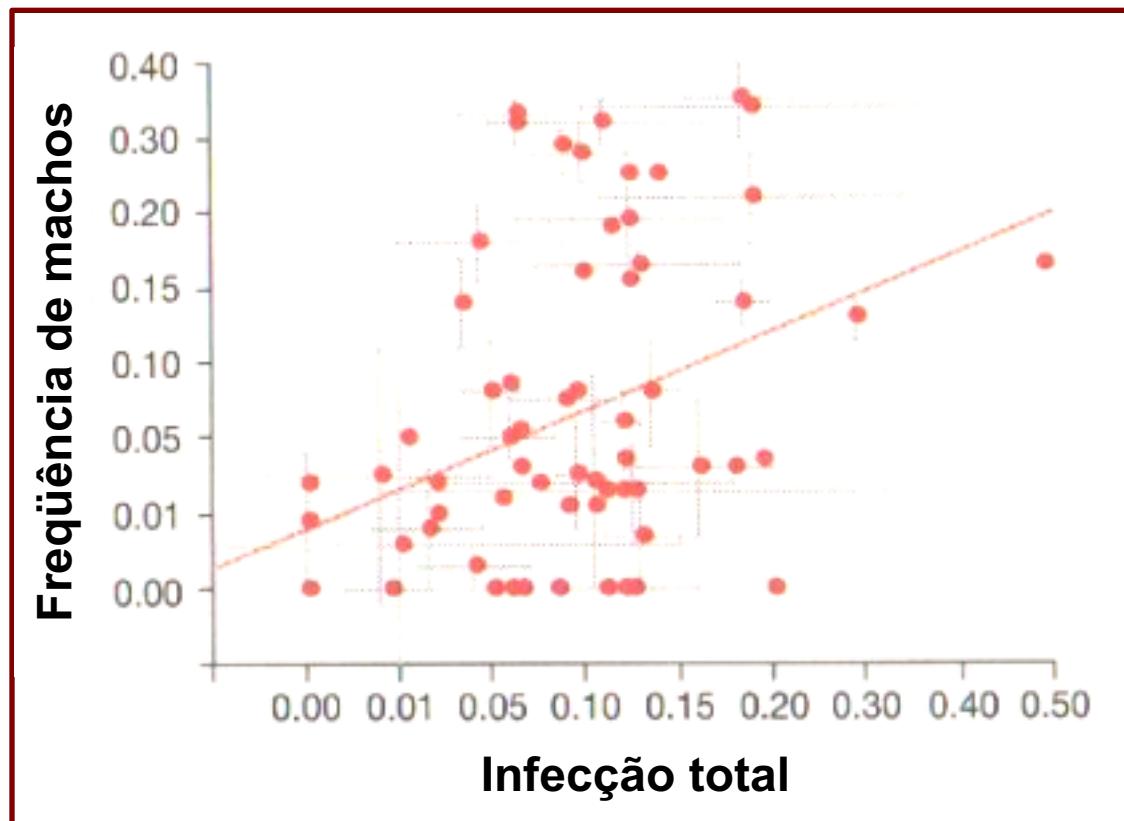


Recombinação permite a rápida recriação de genótipos vantajosos

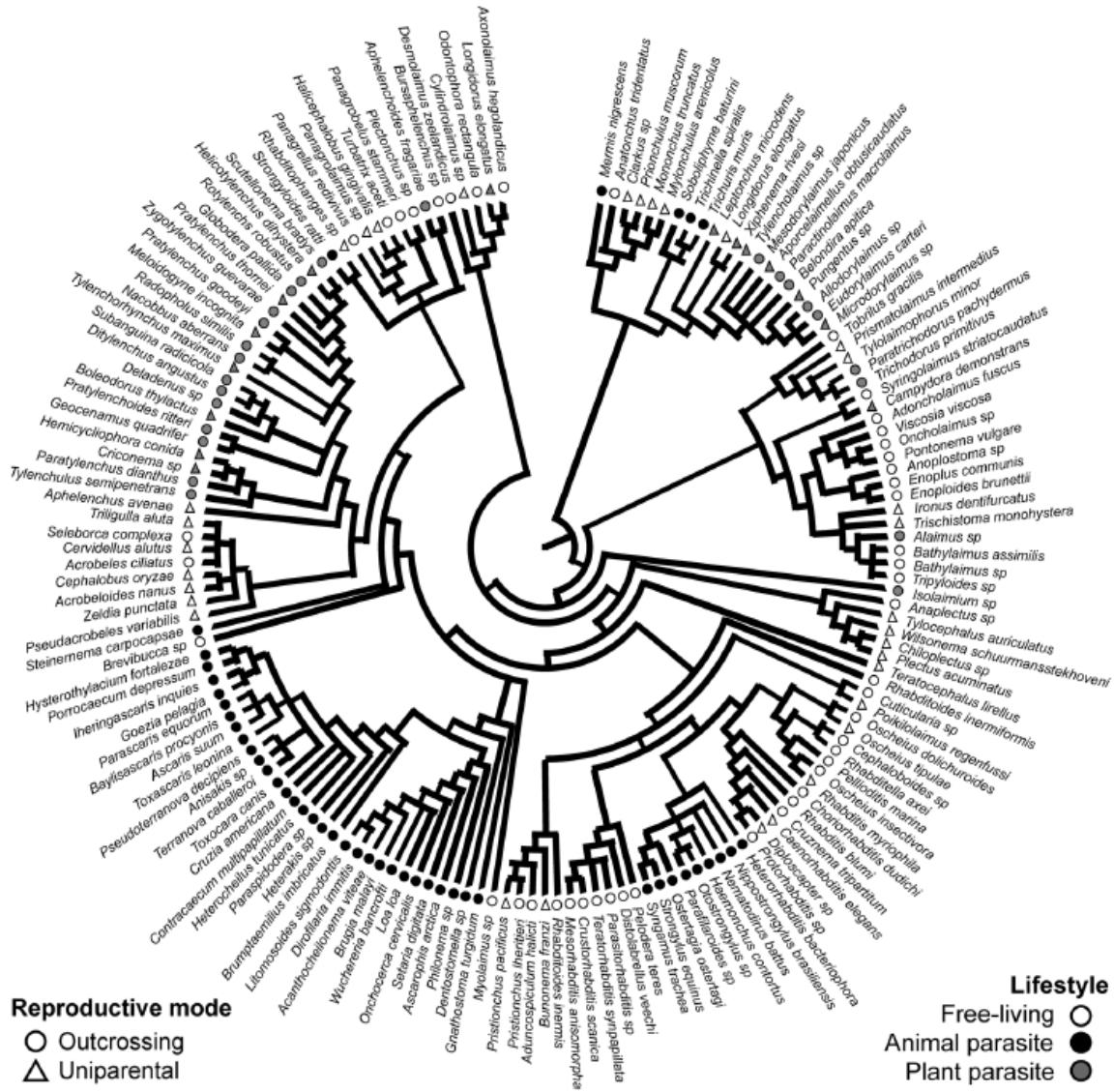


# Sexo e parasitas

Infecção de caramujos *Potamopyrgus antipodarum*  
por tremátodos



# Sexo e parasitas



# Nematoda

## Reproductive mode

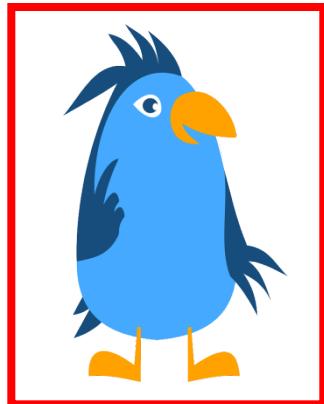
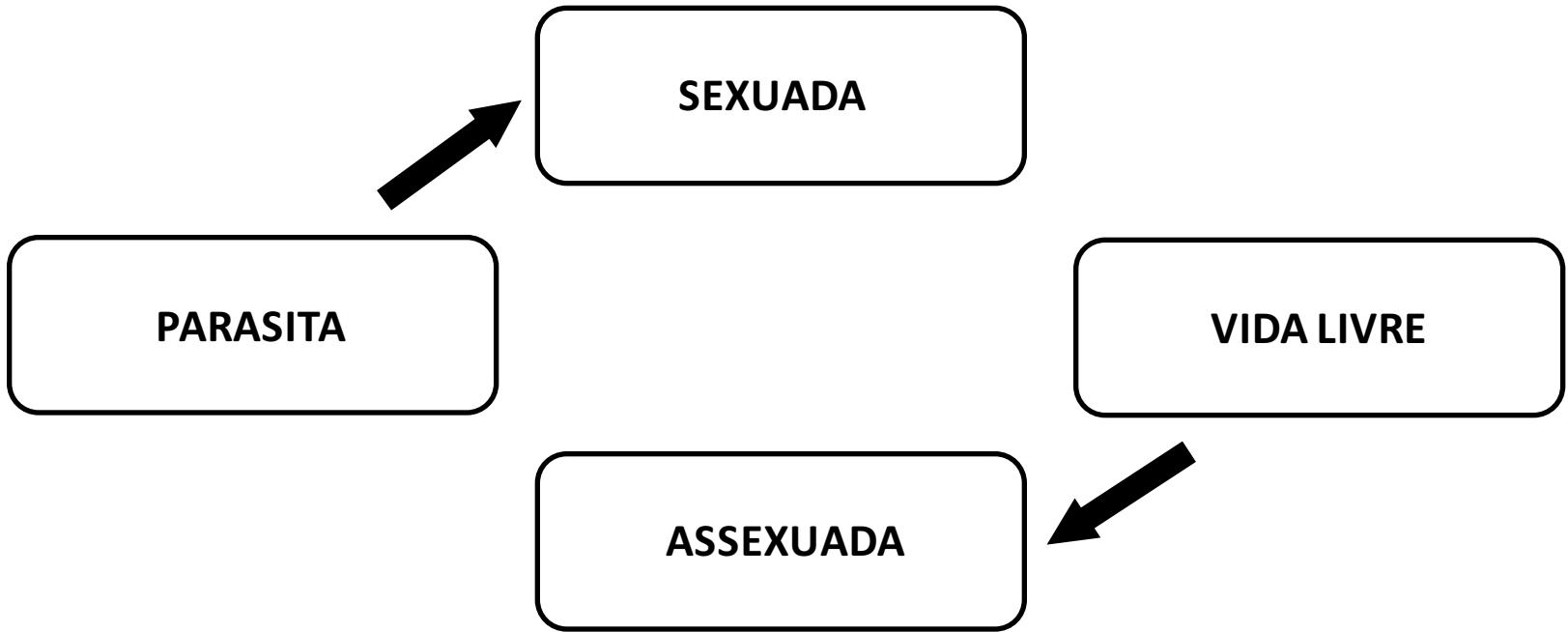
- Outcrossing
  - △ Uniparental

Lifestyle

- Free-living ○  
Animal parasite ●  
Plant parasite ■

Gibson & Arturo-Fuente (2014)

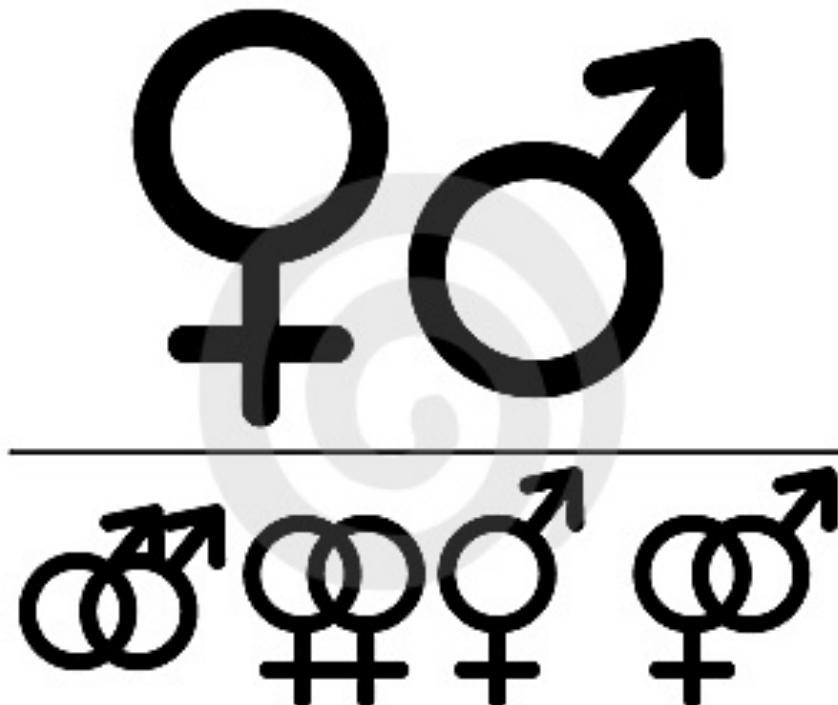
# **Sexo e parasitas**





**VOLTAMOS  
EM 15 MINUTOS**

# DEFINIÇÃO DOS SEXOS



# Como evoluíram as diferenças entre machos e fêmeas?



Editora Abril  
edição 1.894 - ano 38 - nº 9  
2 de março de 2006

**veja**

CÉLULAS-TRONCO  
A BATALHA DECISIVA

**HOMEM E MULHER**

**AGORA, AS OUTRAS DIFERENÇAS**

**QI alto** – Eles temem nelas e elas procuram neles

**Longevidade** – O coração delas envelhece menos

**Sexo** – Por que eles se excitam em situações em que elas não acham a menor graça

LEIA MAIS

www.abril.com.br

The cover of the magazine 'veja' from March 2, 2006. It features a boy and a girl in swimwear standing side-by-side. The title 'veja' is in large blue letters, and the subtitle 'HOMEM E MULHER AGORA, AS OUTRAS DIFERENÇAS' is in bold letters. The magazine is published by Abril.

**O que é um macho?**

**O que é uma fêmea?**



**Mr.**

**Mrs.**

O que é um macho?

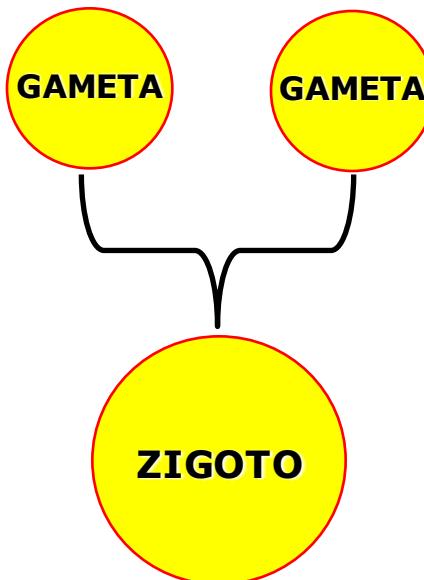
O que é uma fêmea?



# **PRÉ-CAMBRIANO**

**(ca. 3 bilhões de anos)**



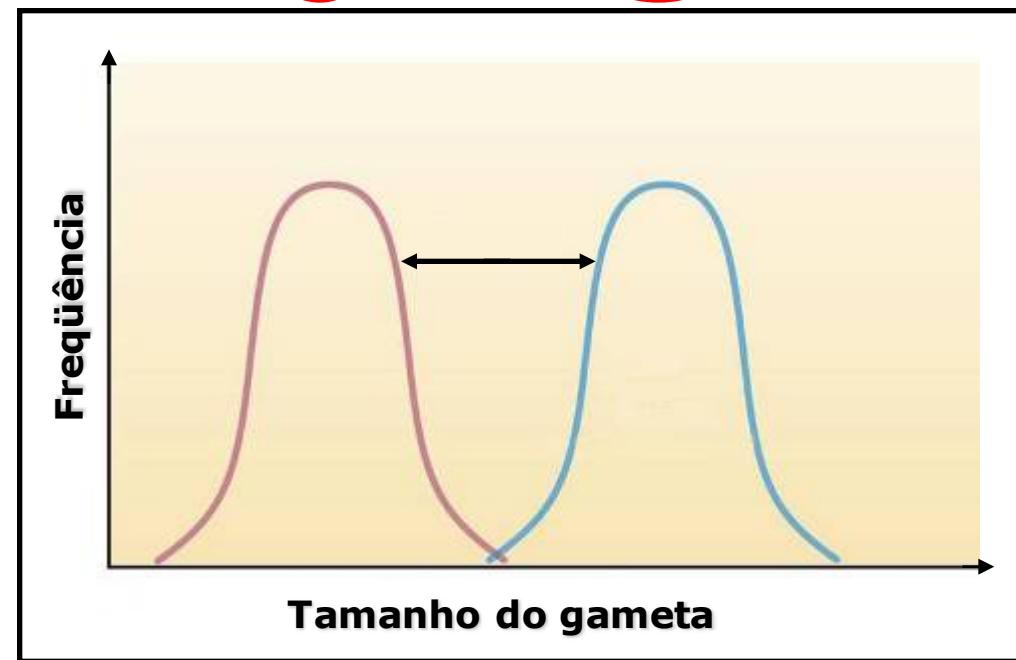


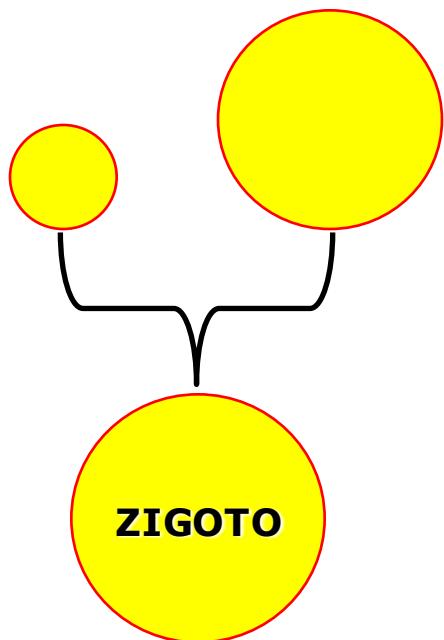
## ISOGAMIA

**ISO = IGUAL  
GAMIA = GAMETA**

Produção de muitos gametas

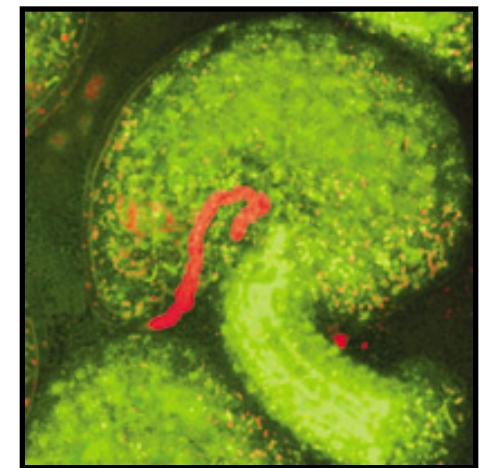
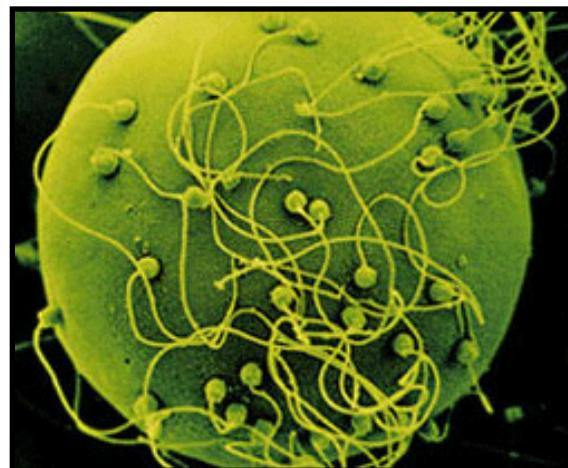
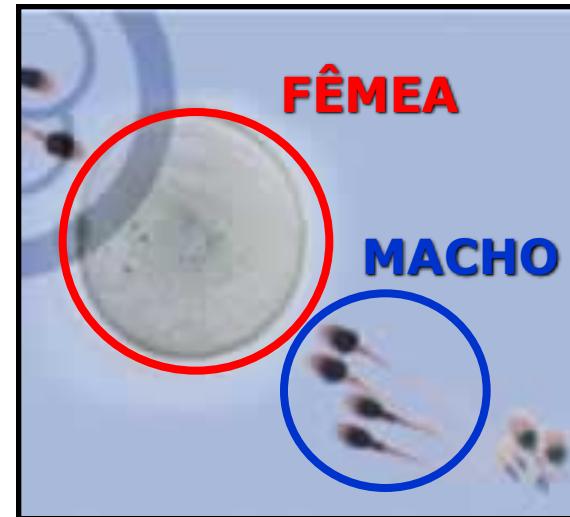
Gametas com muitas reservas





## **ANISOGAMIA**

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



# Definição dos sexos

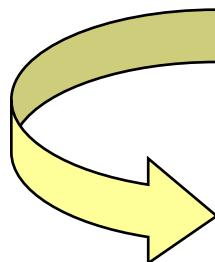
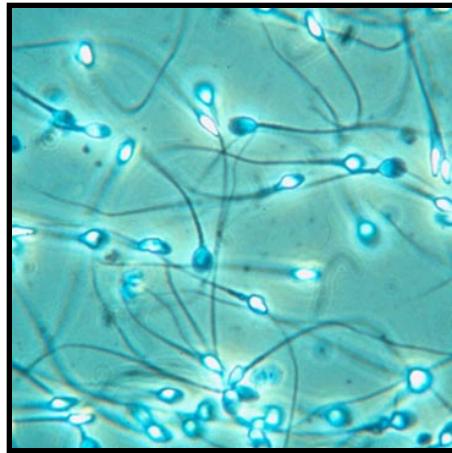


**Macho é o indivíduo que possui gametas pequenos e móveis**

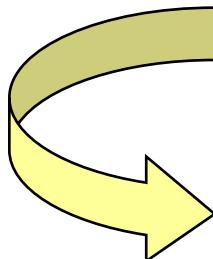
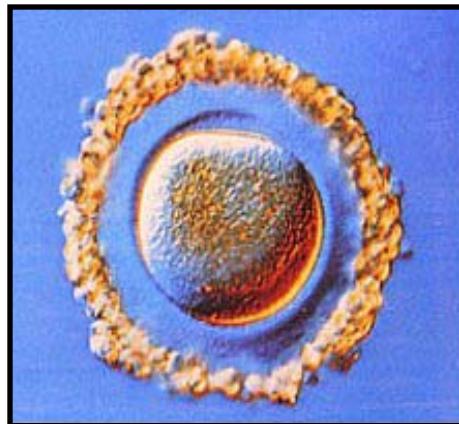


**Fêmea é o indivíduo que possui gametas grandes e imóveis**

# DIFERENÇA NO INVESTIMENTO REPRODUTIVO DE MACHOS E FÊMEAS



**Produção BARATA**  
**MUITO**  
**NUMEROSOS**



**Produção CARA**  
**POUCO**  
**NUMEROSOS**

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

- Elefante marinho**

**Machos = 100**

**Fêmeas = 8**

- Alce vermelho**

**Machos = 24**

**Fêmeas = 14**





Feodor Vassilyev – século XVIII

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

**< 1.000 óvulos no ovário**



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

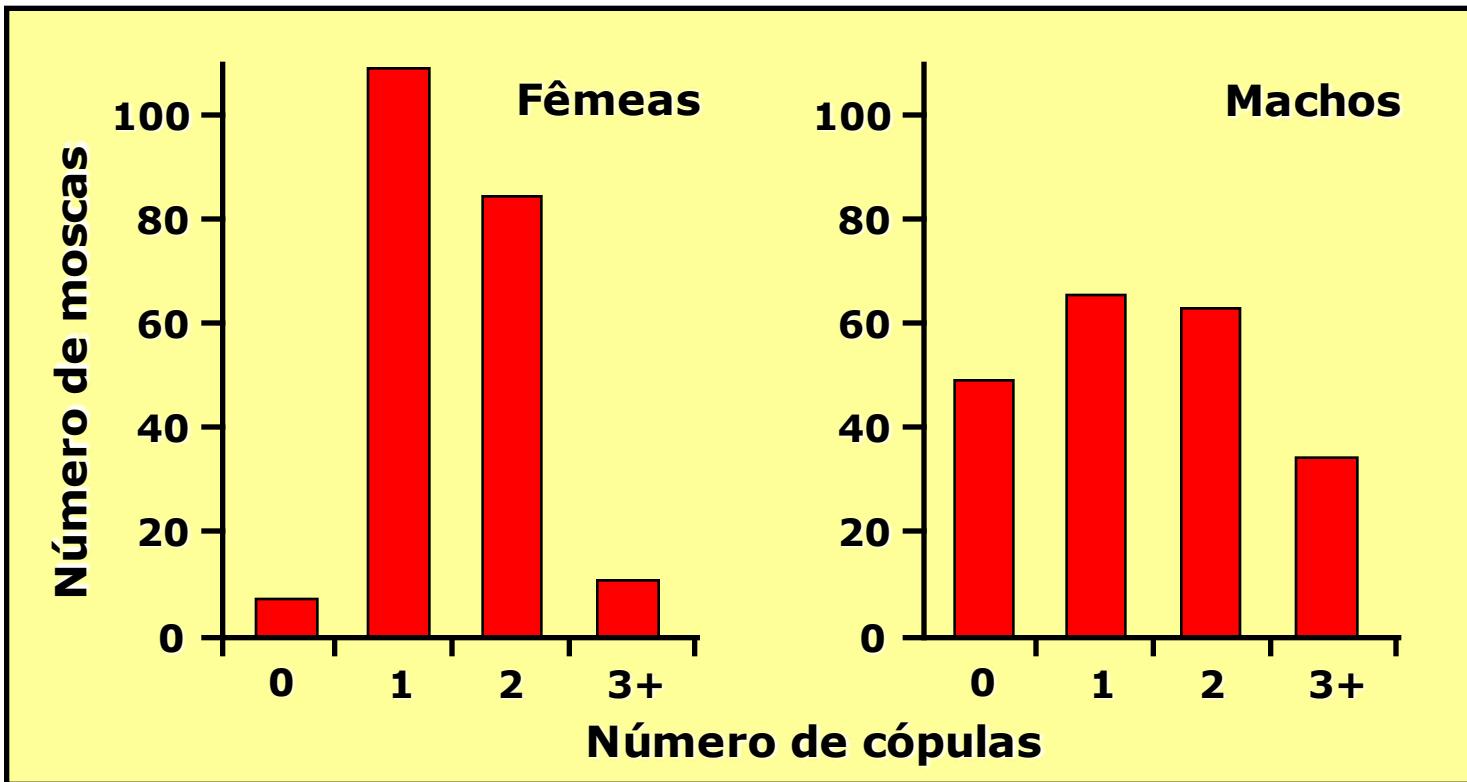
**> 350.000.000 de espermatozóides em  
cada ejaculação**



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

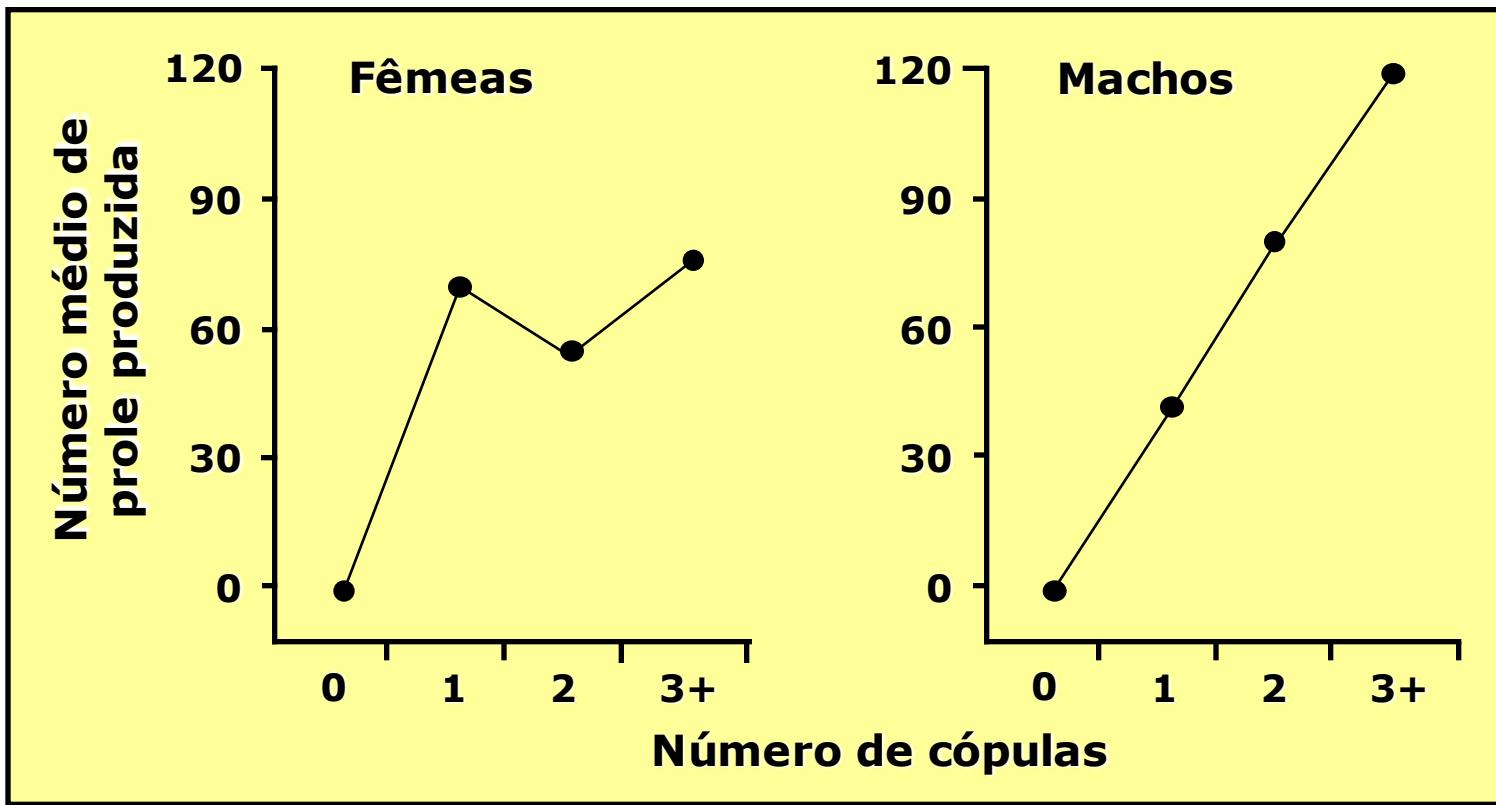
Bateman (1948)

# Princípio de Bateman



2. Nem todos os machos conseguem cópulas

# Princípio de Bateman



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

# Princípio de Bateman



1 ↘

Parceiros  
escolhidos  
pelas fêmeas

2 ↘

Parceiros  
escolhidos ao  
acaso

Larvas do grupo 1  
+  
Larvas do grupo 2



COMPETIÇÃO

As larvas do grupo 1 se  
saíram melhor

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

# MORAL DA HISTÓRIA

Sucesso reprodutivo determinado pelo número de cópulas

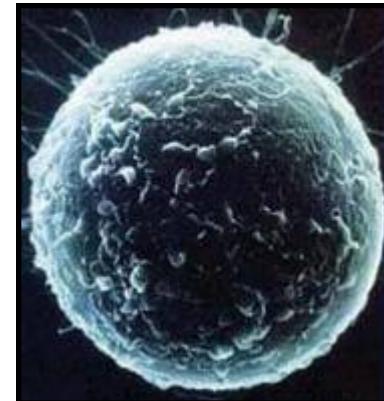


Competição por parceiras



Atividade sexual mais intensa

Maior taxa reprodutiva potencial



Menor investimento na prole

Sucesso reprodutivo determinado pela qualidade dos parceiros

Seleção criteriosa de parceiros

Atividade sexual menos intensa

Menor taxa reprodutiva potencial

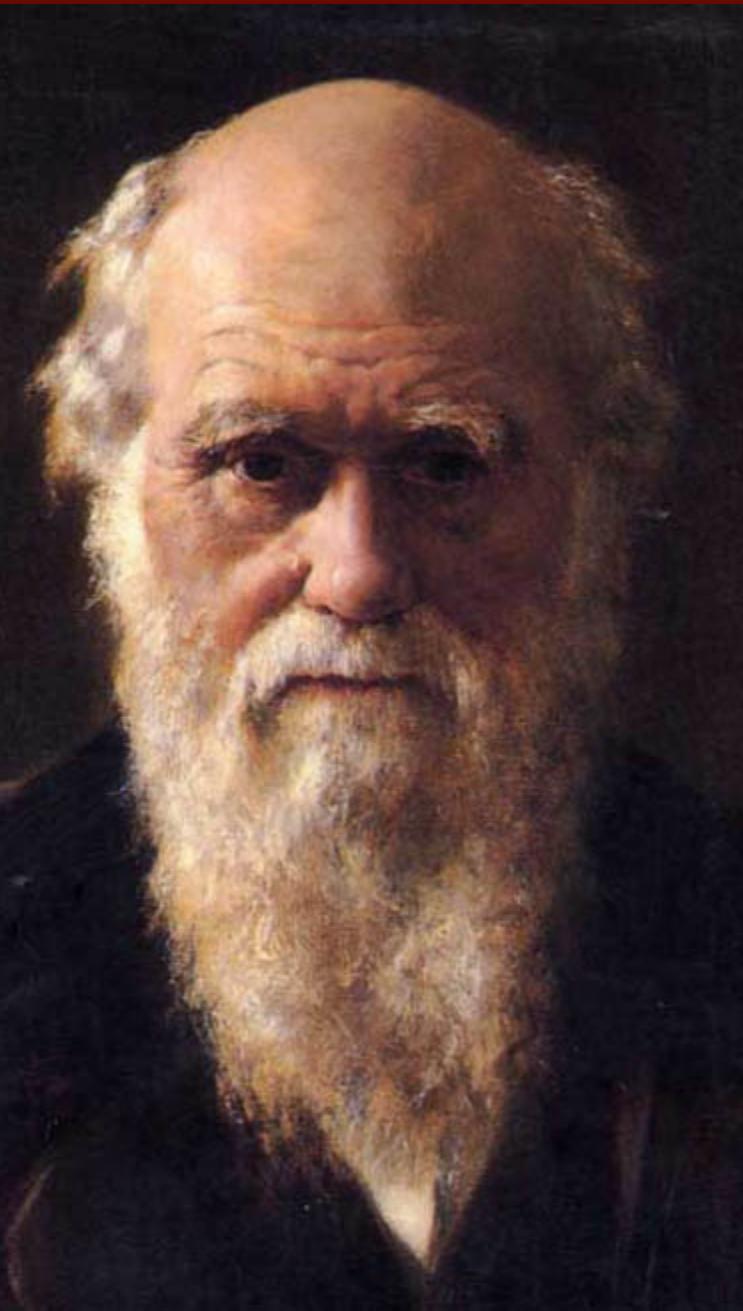
Maior investimento na prole



Diferenças no tamanho dos gametas



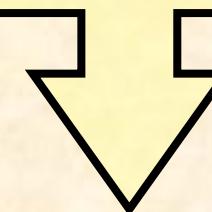
# SELEÇÃO SEXUAL



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

Machos competem entre si  
pelo acesso às fêmeas

Fêmeas criteriosas e  
discriminadoras



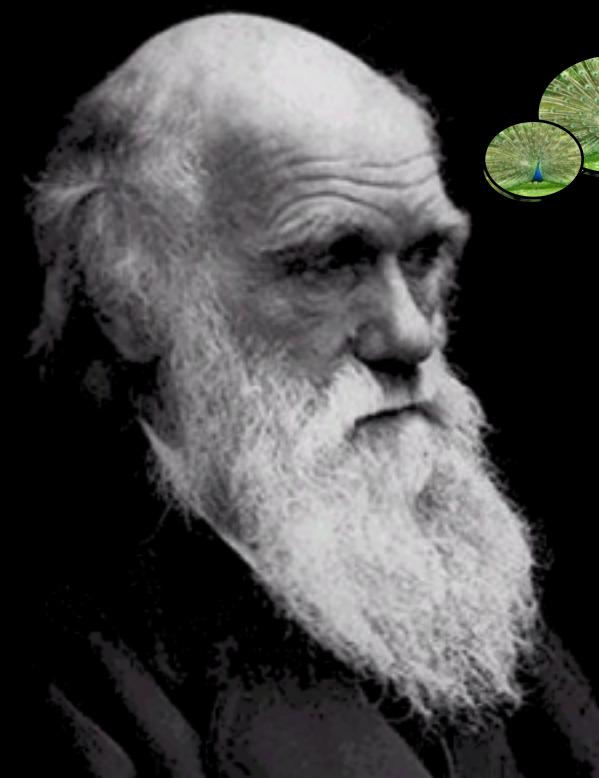
Variação não aleatória no  
sucesso reprodutivo

**SELEÇÃO SEXUAL**



## ARMAS: COMPETIÇÃO ENTRE MACHOS PELOS ACESSO ÀS FÊMEAS



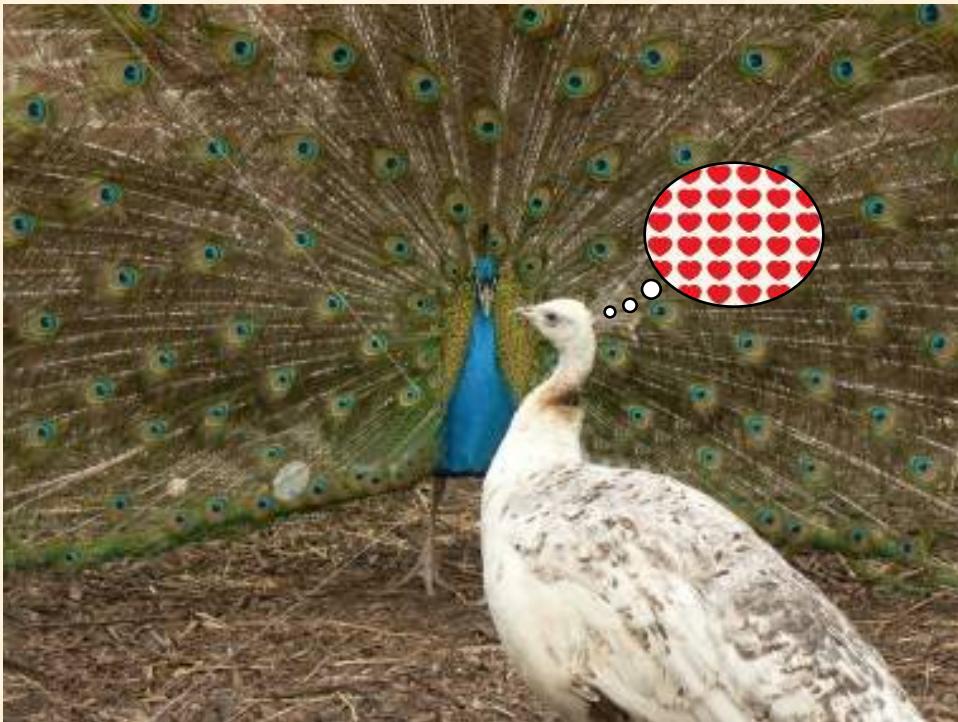


**Como uma característica que diminui a sobrevivência dos machos pode ser mantida por seleção natural?**

# EVOLUÇÃO DE CARACTERES SEXUAIS SECUNDÁRIOS



# FÊMEAS CRITERIOSAS



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

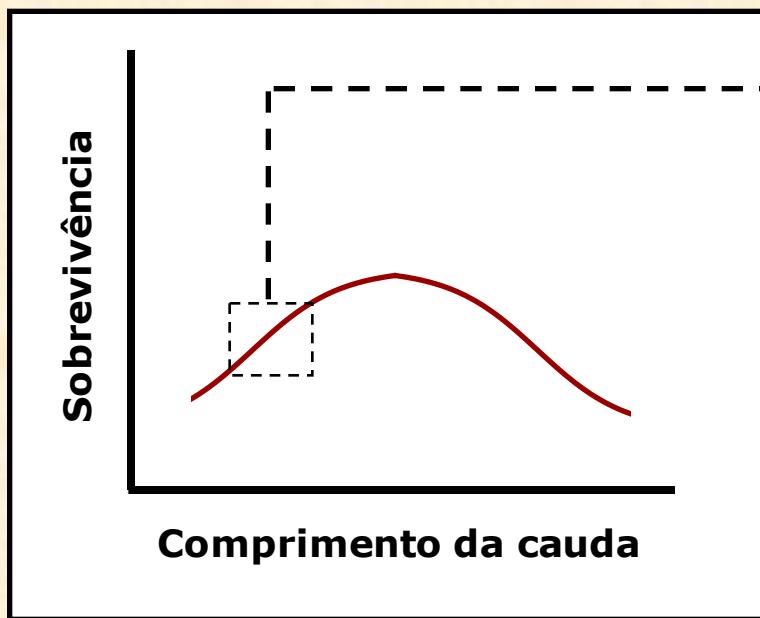
Portanto....

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

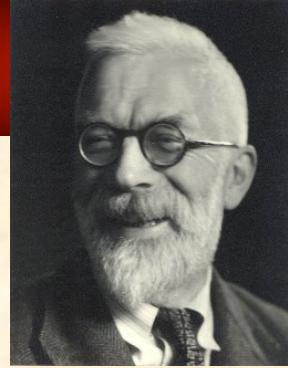
**Mas como evolui a preferência das fêmeas por uma estrutura supostamente desvantajosa?**

# TEORIA DE FISHER (1915)

## PRESSUPOSTO

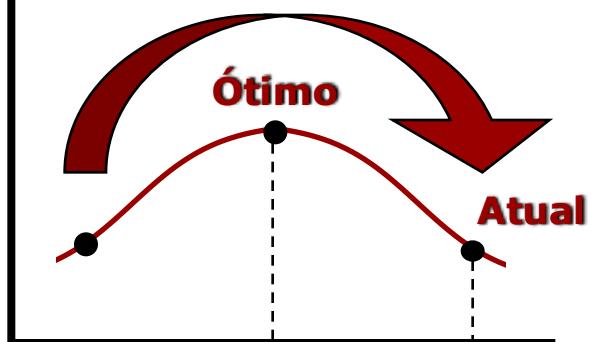


# TEORIA DE FISHER (1915)



## Seleção desenfreada

Sobrevivência



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)

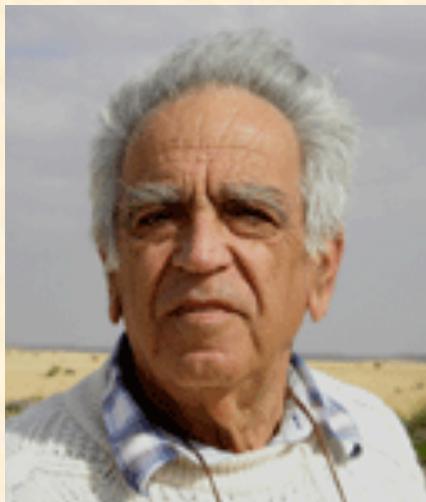
Filhotes  
sobreviverão mais!



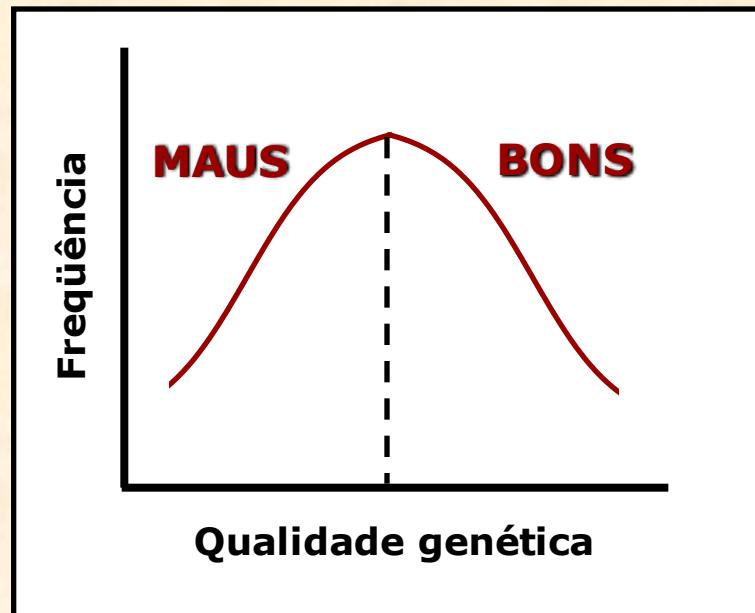
MUTANTE



# TEORIA DE ZAHAVI (1975)



## PRESSUPOSTO



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

# TEORIA DE ZAHAVI (1975)

## COM QUAL MACHO COPULAR???

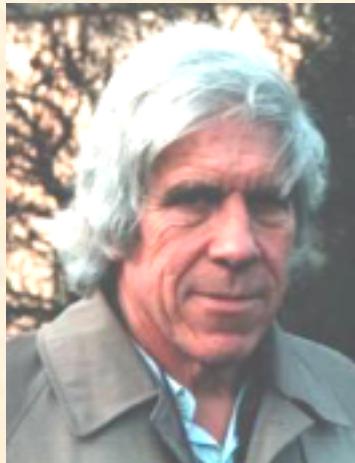
- Quanto maior for a desvantagem, mais atrativo será o macho
- A desvantagem deve ser um sinal custoso que não esteja sujeito a blefes



MACHO 3

Desvantagens agem como indicadores de qualidade genética dos machos

# TEORIA DE HAMILTON & ZUK (1982)



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

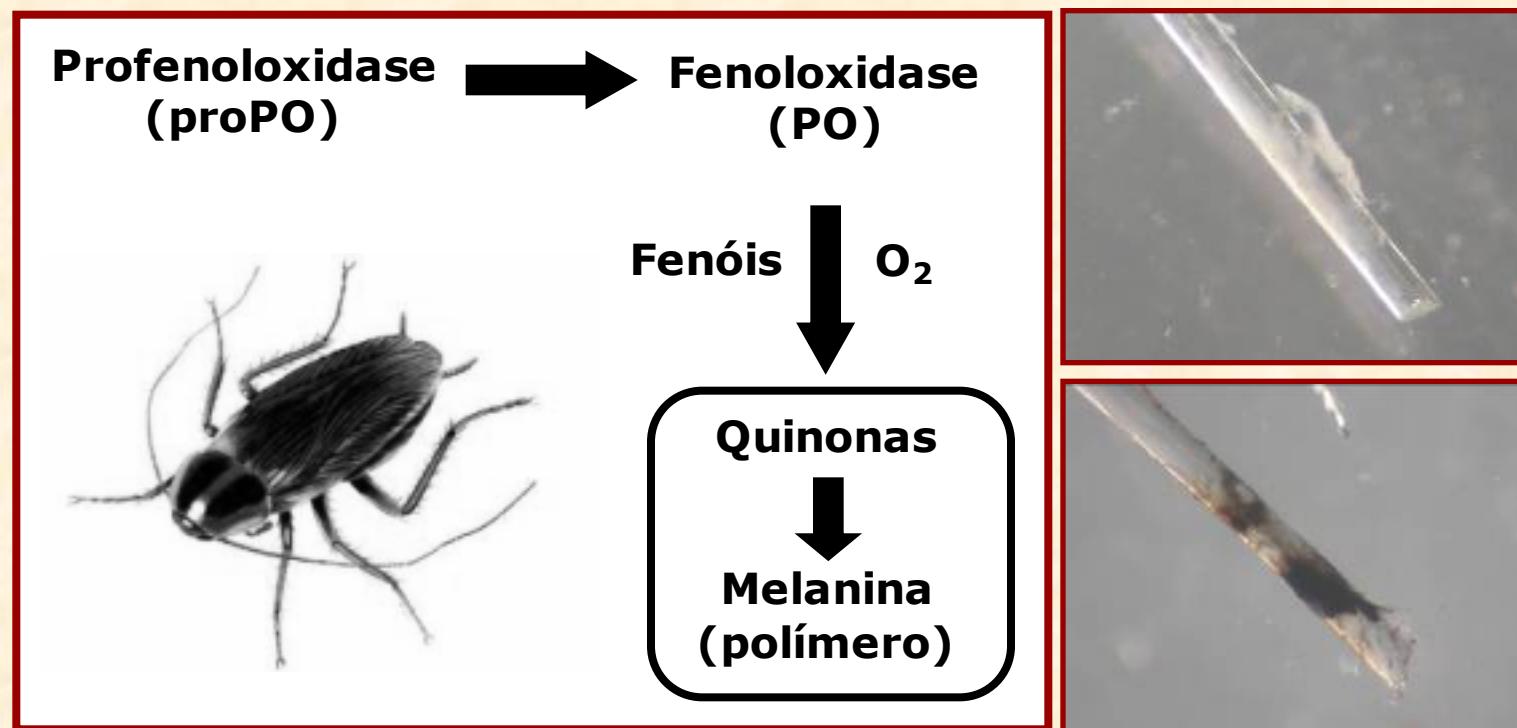
## PRESSUPOSTOS

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



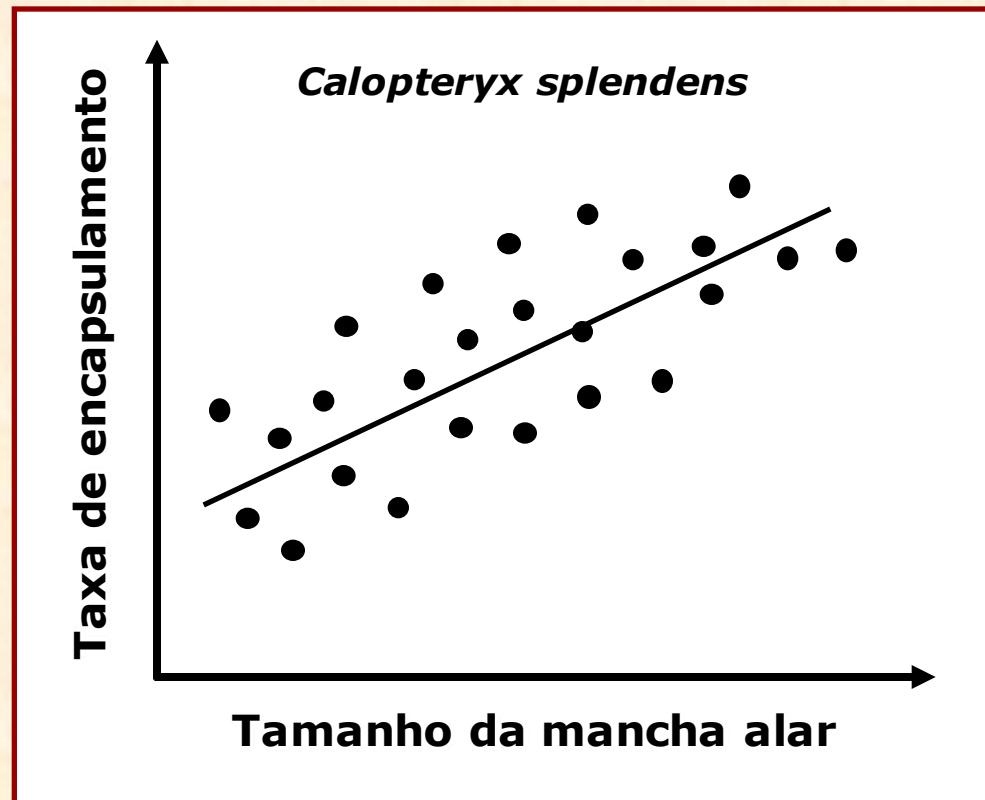
# TEORIA DE HAMILTON & ZUK (1982)

## Sistema imune em insetos



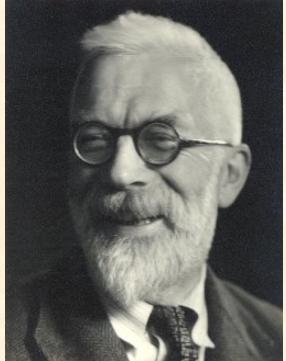
- Técnicas de desafio com implantes de nylon permitem a quantificação da resposta imunológica em vários grupos

# TEORIA DE HAMILTON & ZUK (1982)

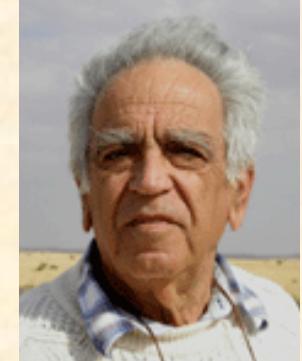


Machos com maior mancha alar são aqueles em melhor condição, com maior habilidade imunológica

# 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

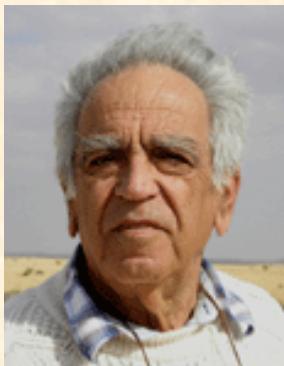
## DIFERENÇA



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")**

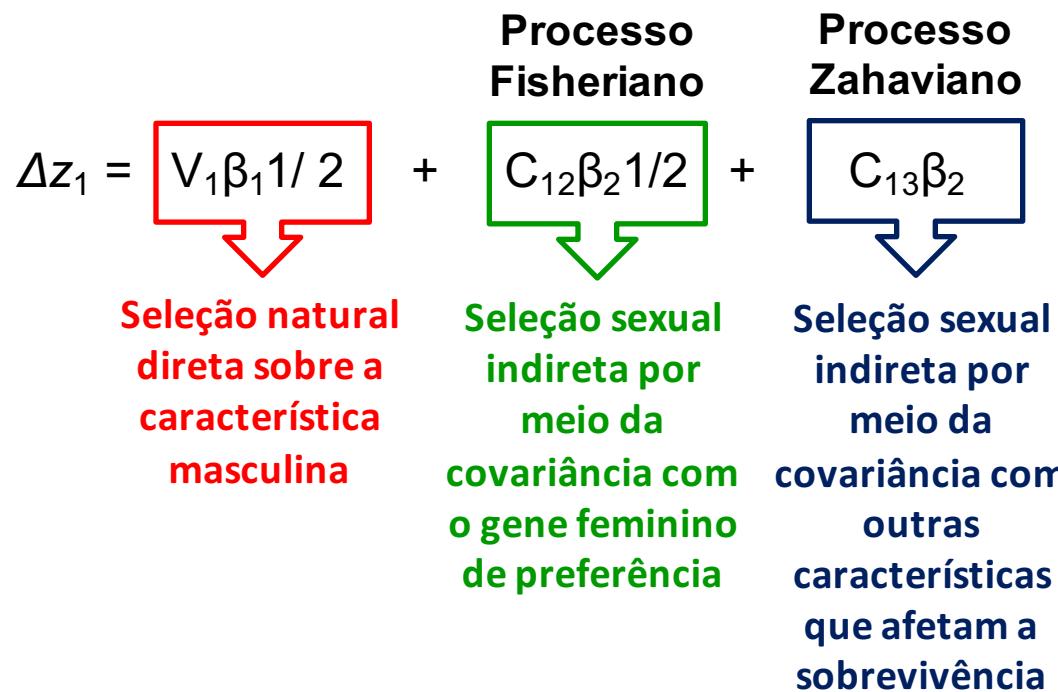
# POSSÍVEL MUDANÇA DE PARADIGMA?



2002

## The sexual selection continuum

Hanna Kokko<sup>1\*</sup>, Robert Brooks<sup>2</sup>, John M. McNamara<sup>3</sup>  
and Alasdair I. Houston<sup>4</sup>





**VOLTAMOS  
EM 15 MINUTOS**

# EVOLUÇÃO DE CARACTERES SEXUAIS PRIMÁRIOS



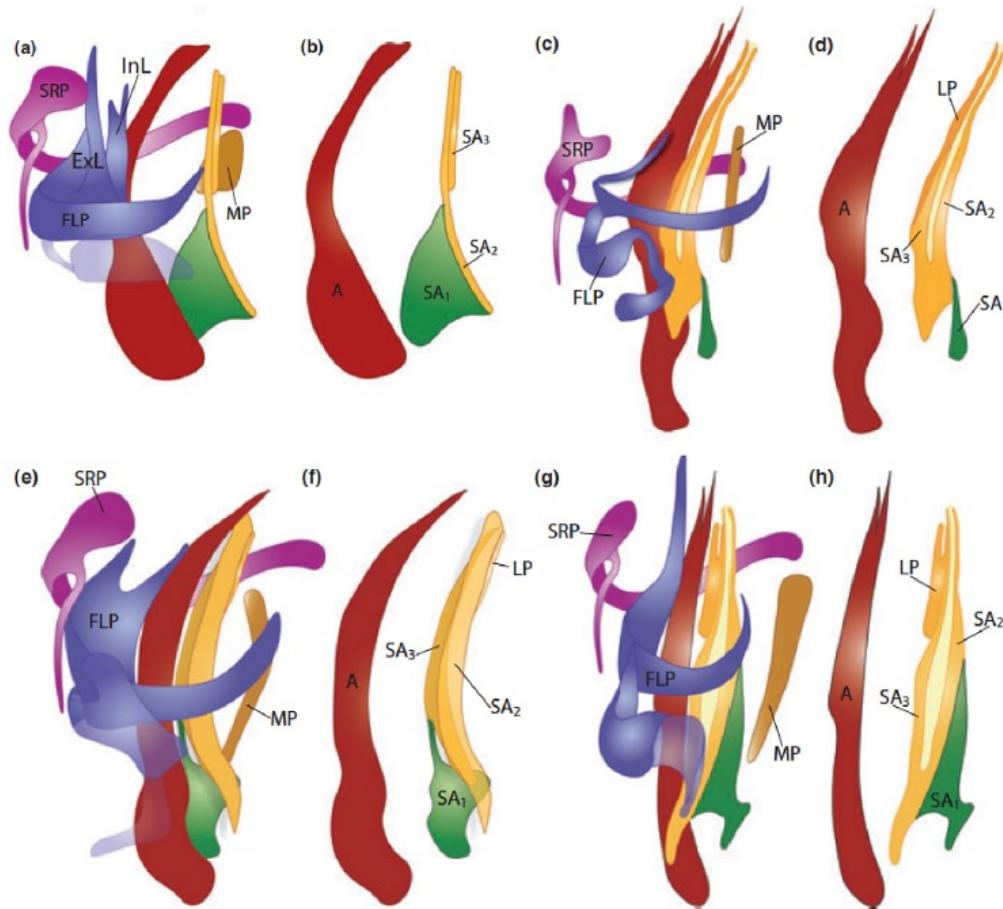
# TRÊS PADRÕES GERAIS

RÁPIDA



# TRÊS PADRÕES GERAIS

## AUMENTO DE COMPLEXIDADE



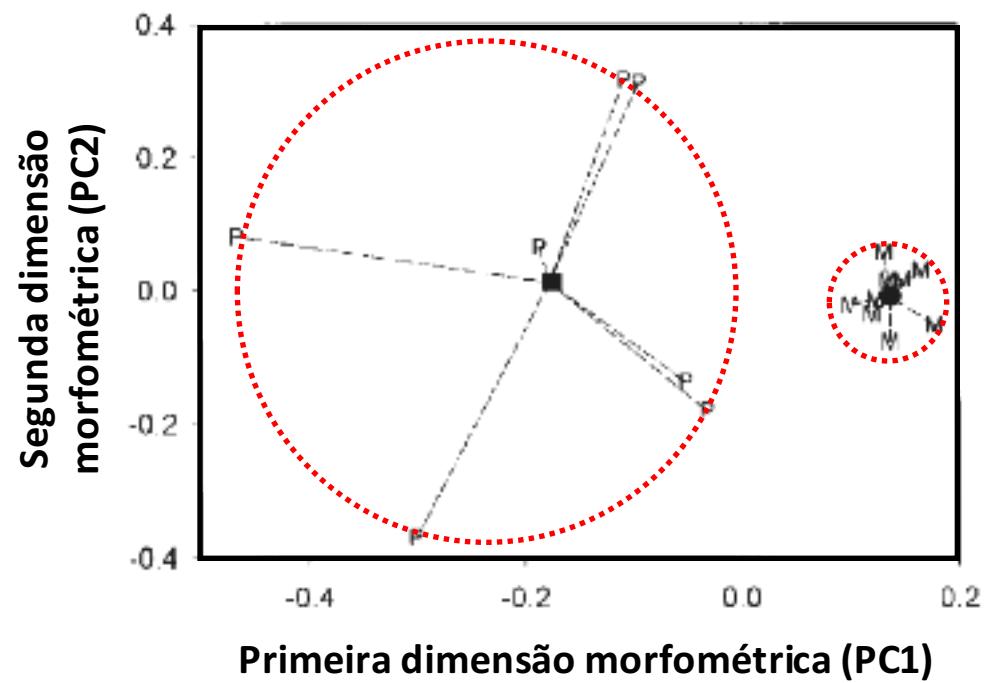
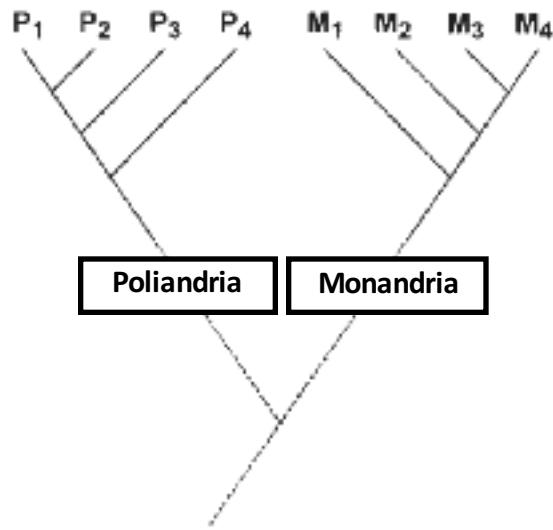
*Onthophagus*

Simmons (2013)

Austral. J. Entomol.

# TRÊS PADRÓES GERAIS

ASSOCIADA À  
PROMISCUIDADE FEMININA



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



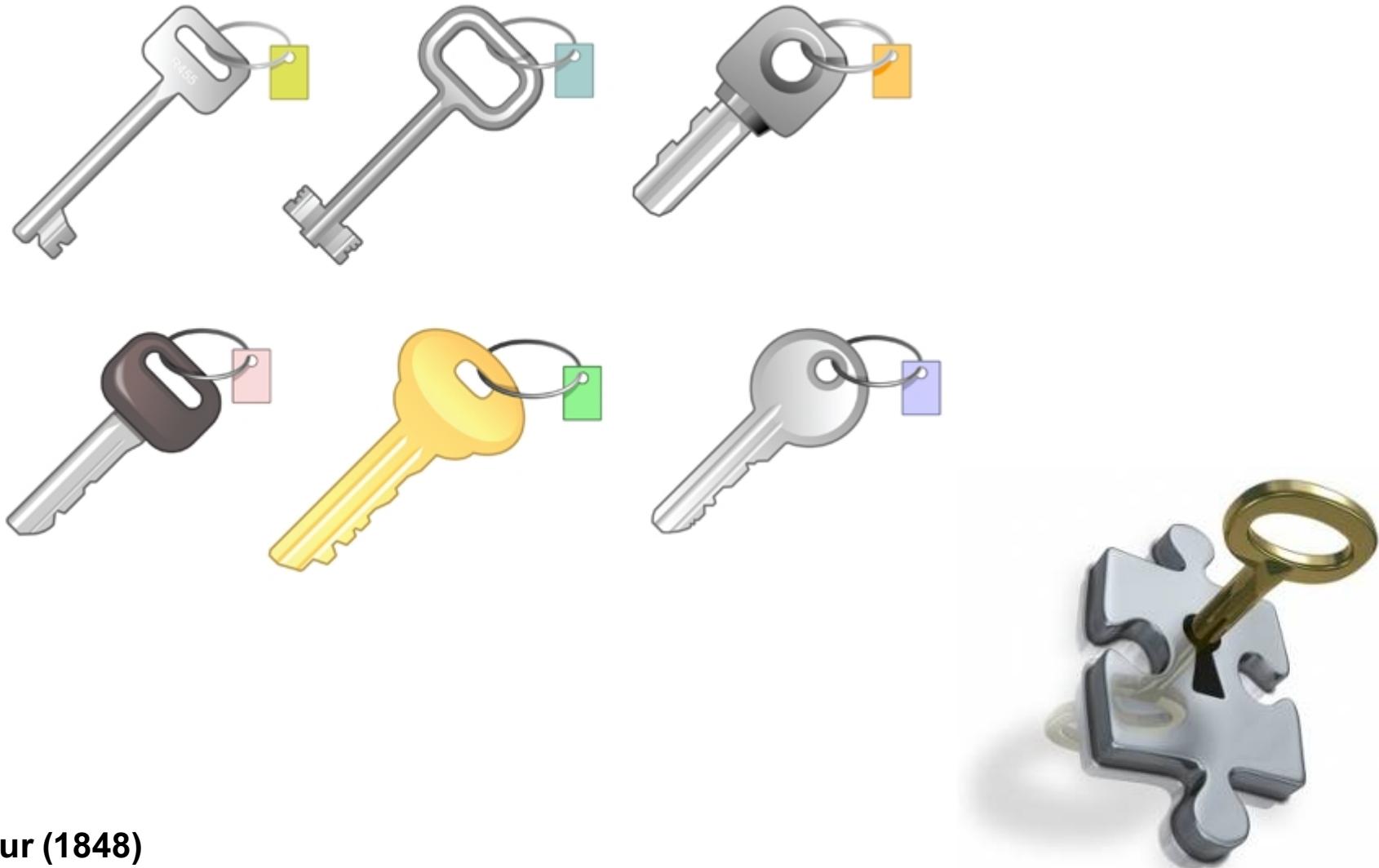


panda  
PRECISION INC.

*Rocket Roadster*

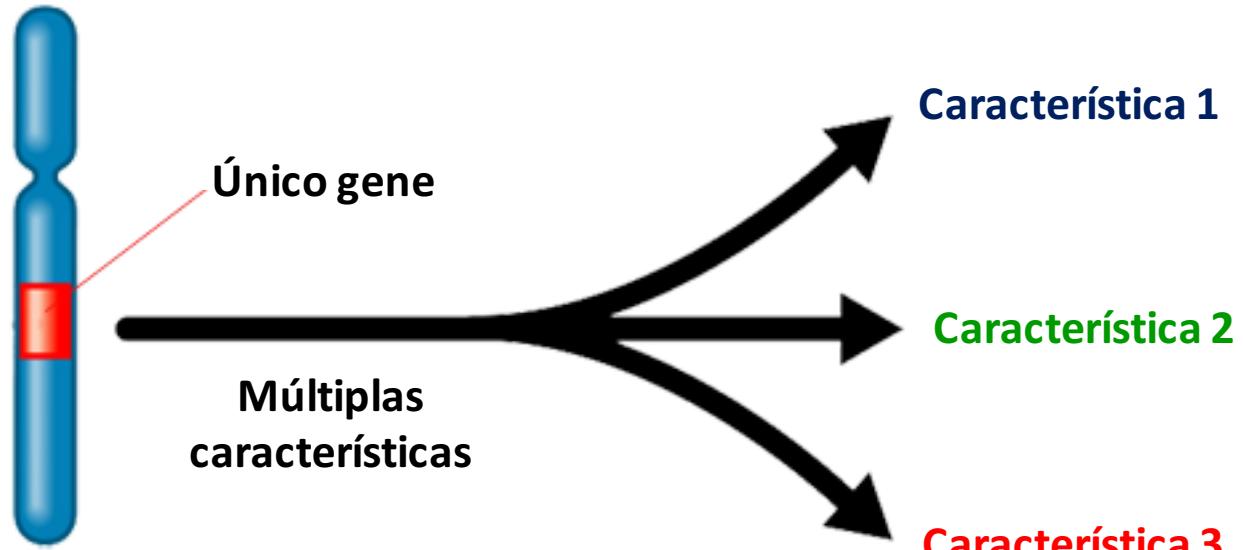


# HIPÓTESE DA CHAVE-FECHADURA

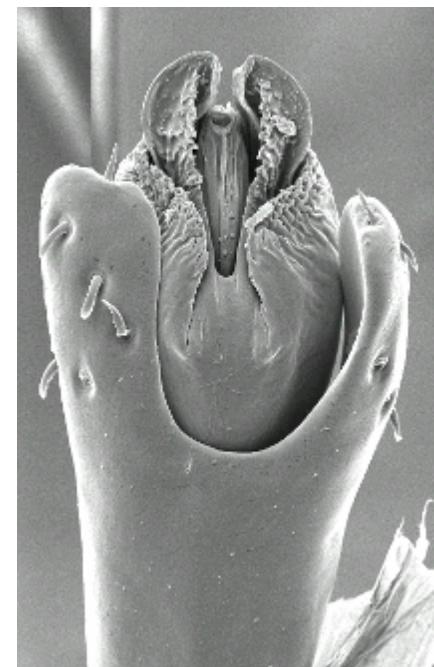


Dufour (1848)

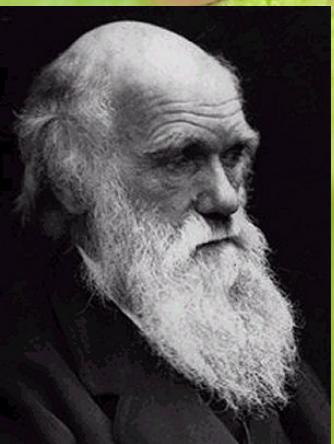
# HIPÓTESE DA PLEIOTROPIA



“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.”



*The end*



**1871**  **1970**

A large red arrow points from the year 1871 to the year 1970, indicating a time span of approximately 100 years.

A microscopic image showing numerous sperm cells swimming in a fluid medium. The sperm are small, dark, oval-shaped cells with long, thin tails (flagella) extending from their rear. They are scattered across the frame, some moving towards the center. The background is a light beige color.

# COMPETIÇÃO DE ESPERMA

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



Waage (1979)

Original Article

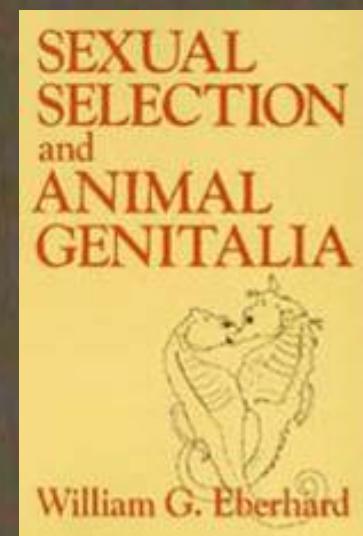


## Semen Displacement as a Sperm Competition Strategy in Humans

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

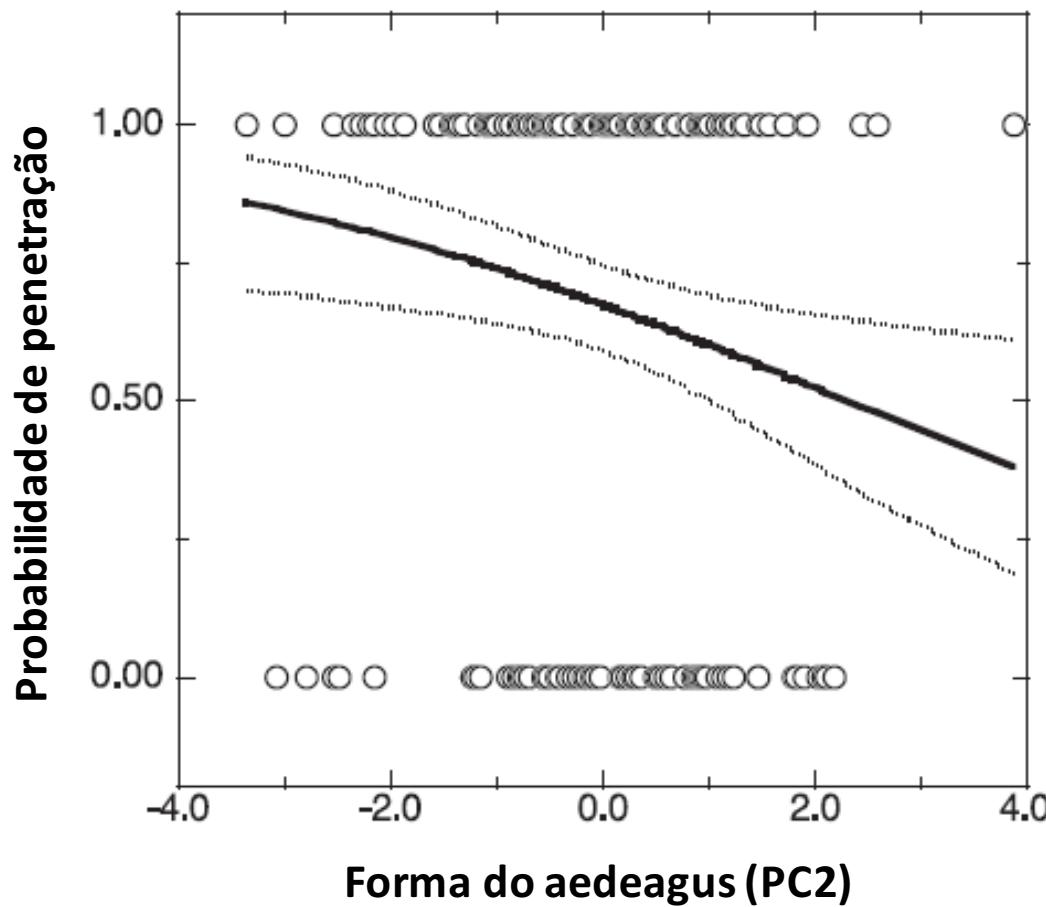
- **O pênis humano também é capaz de remover esperma de cópulas anteriores**
- **A capacidade de remoção é maior em homens circuncidados**

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)

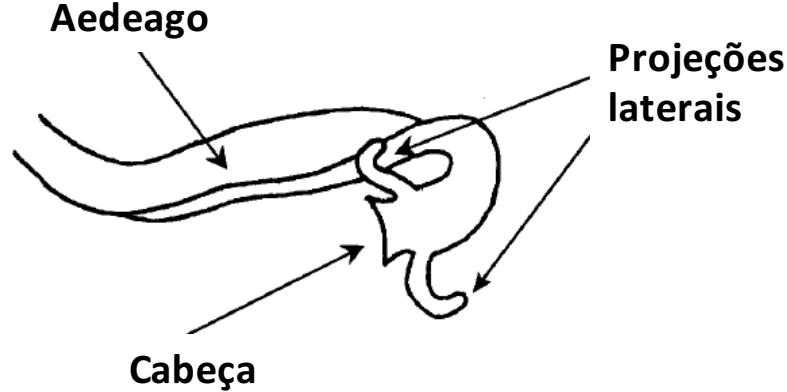
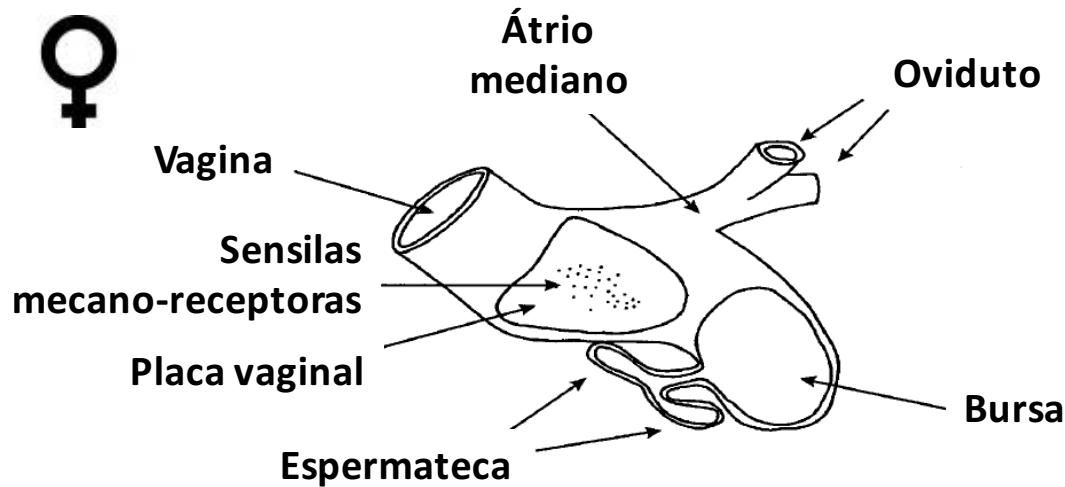
# SELEÇÃO SEXUAL E A FORMA DA GENITÁLIA



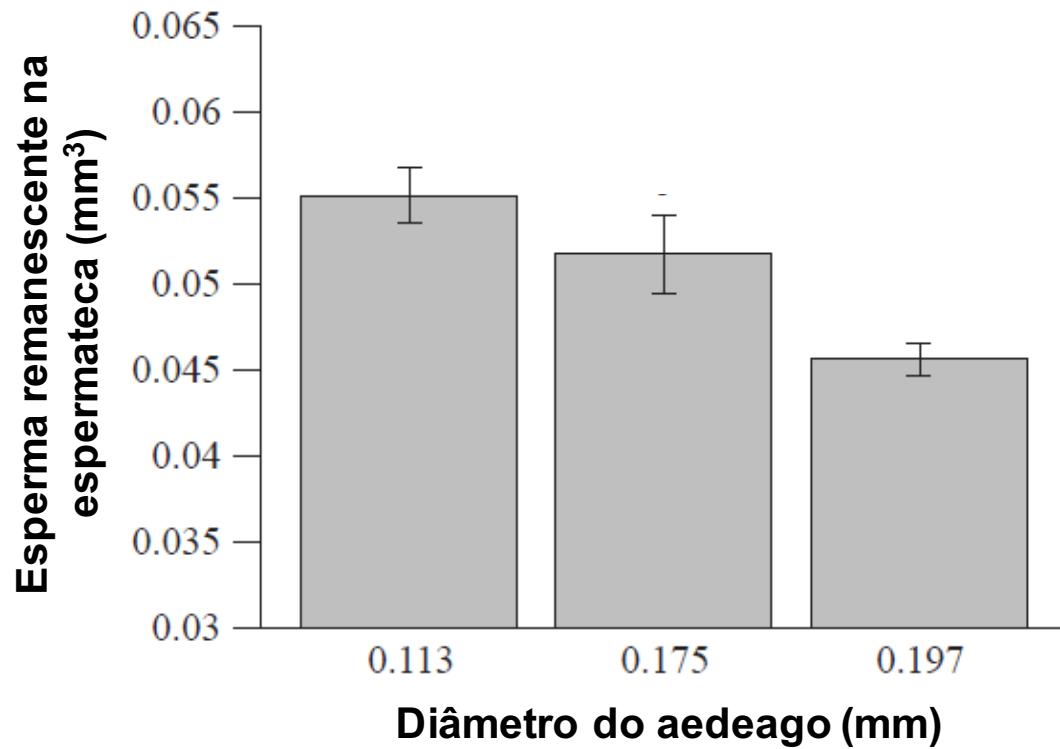
*Onthophagus*

Simmons et al. (2009)  
Current Biology

# *Calopteryx haemorrhoidalis*



# *Calopteryx haemorrhoidalis*



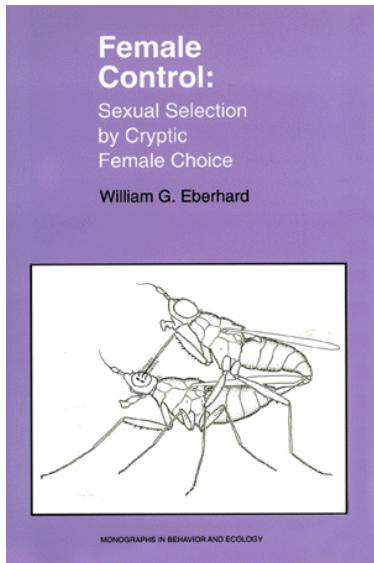
E se o macho estiver  
induzindo a fêmea a  
cópulas subótimas?



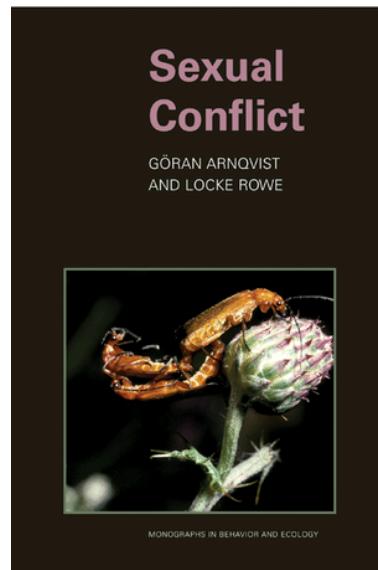
Córdoba-Aguilar (1999)

Proc. R. Soc. London

Goran Arnqvist



(1994)



(2005)

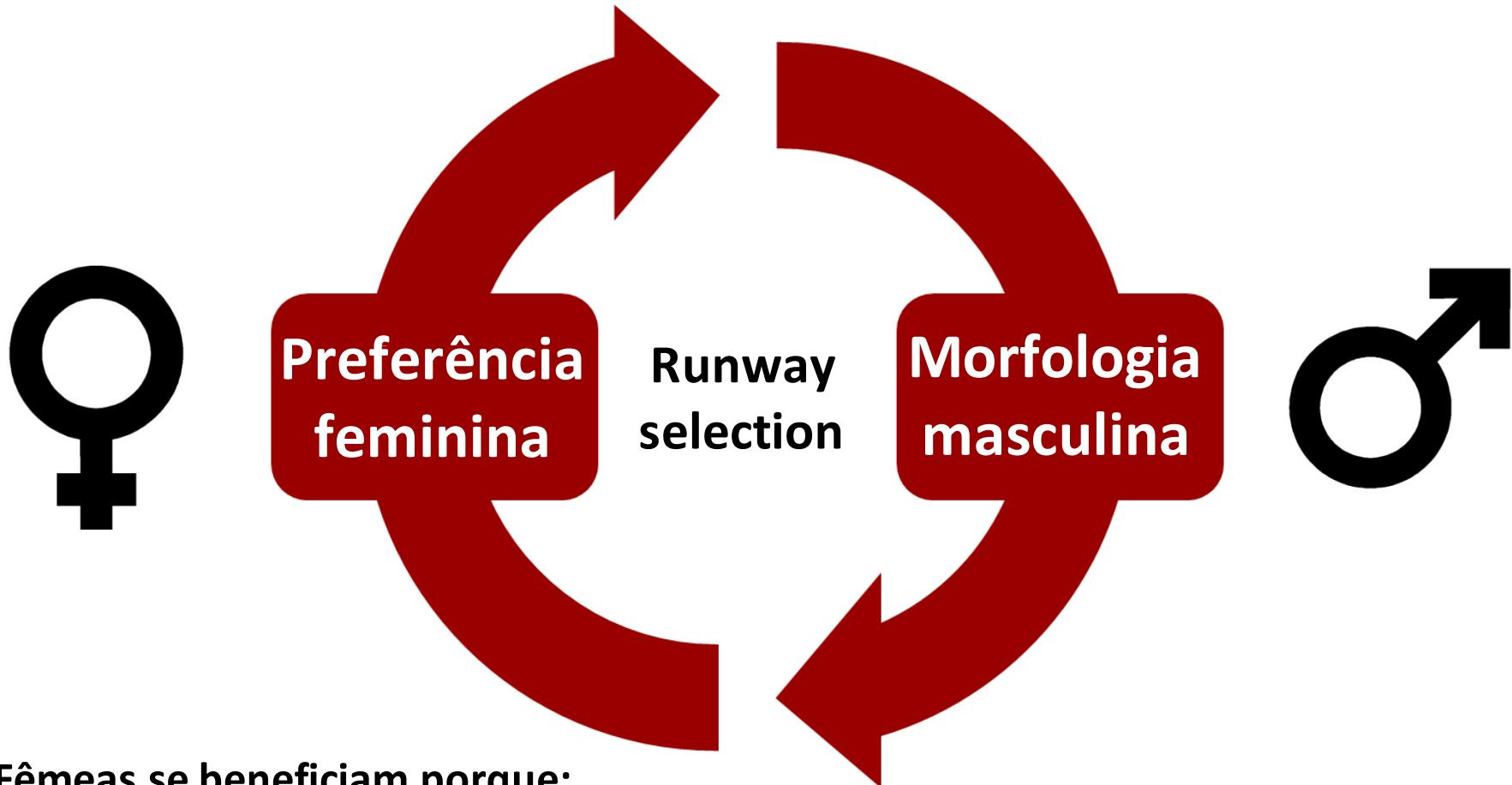
## Escolha críptica feminina

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.

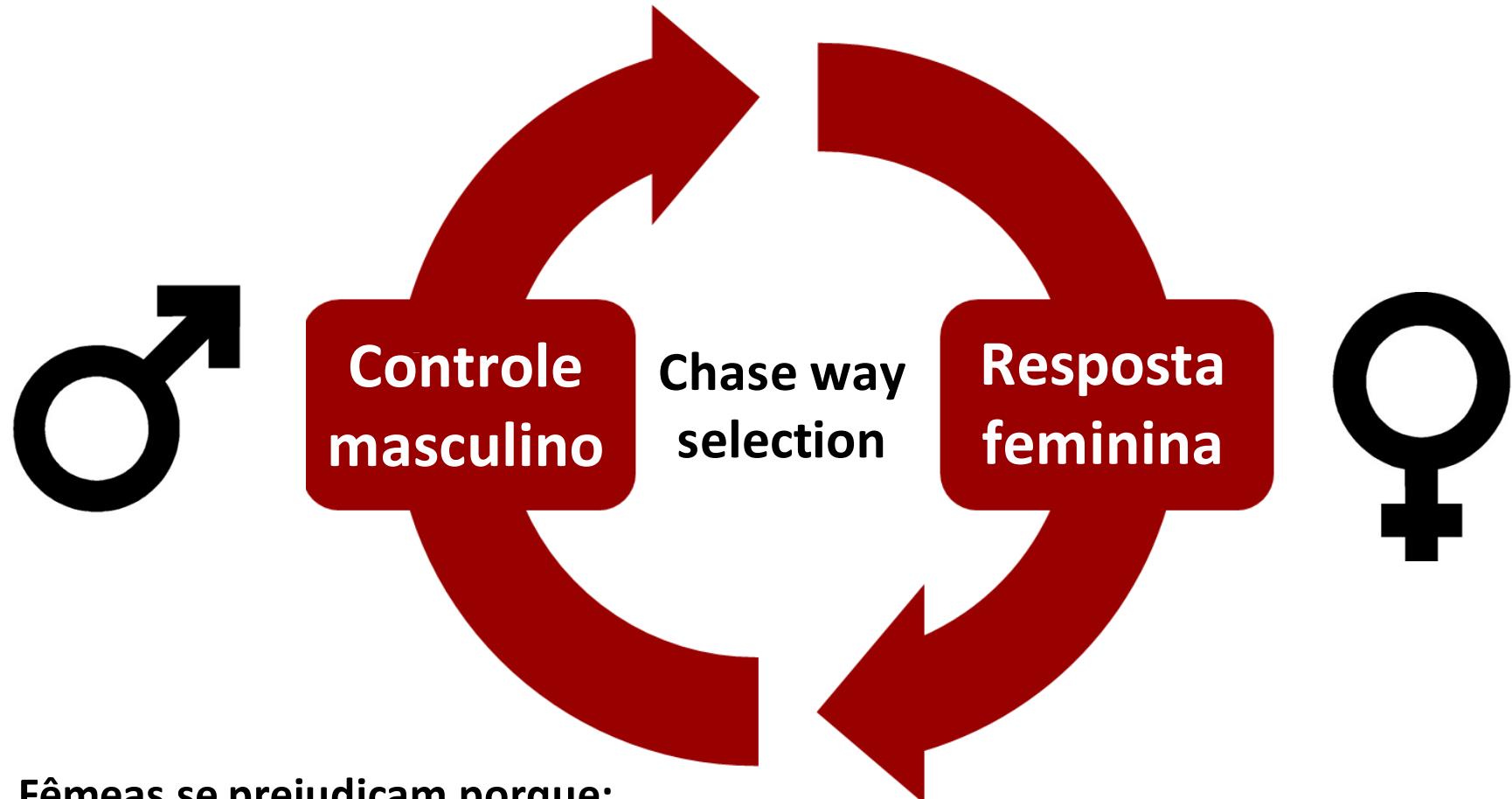
# ESCOLHA CRÍPTICA FEMININA



Fêmeas se beneficiam porque:

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

# COEVOLUÇÃO SEXUAL ANTAGONÍSTICA

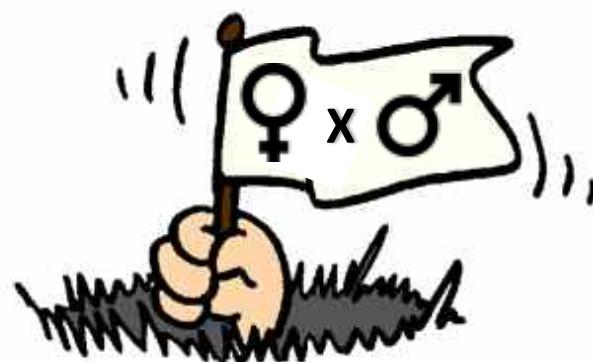
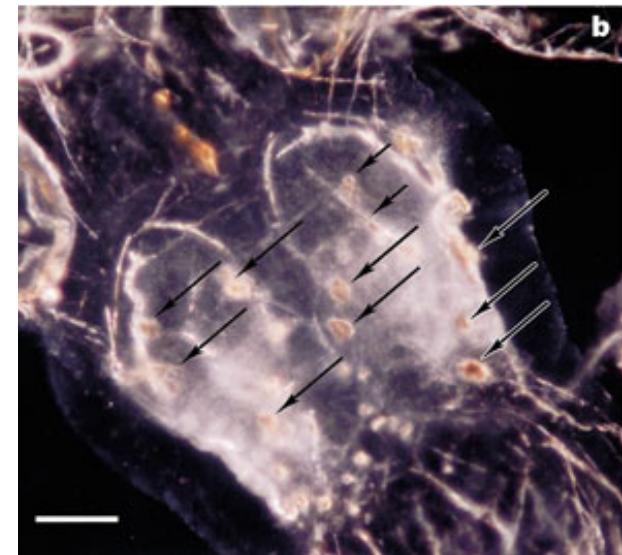
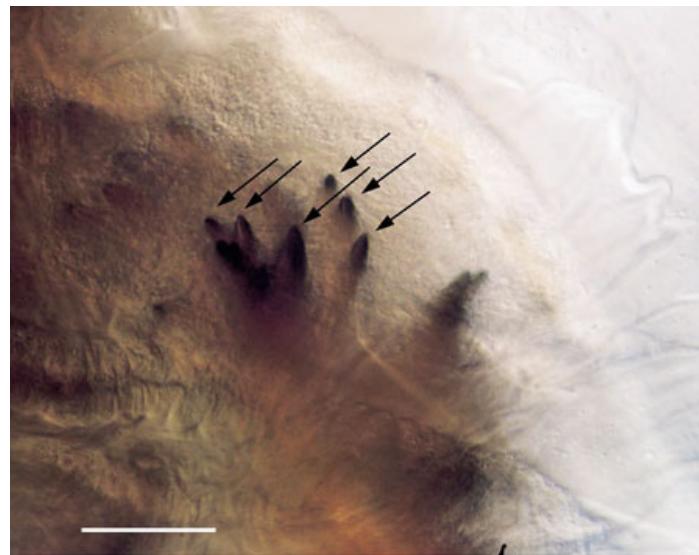


Fêmeas se prejudicam porque:

- 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<sup>a</sup> and Tom Tregenza<sup>b</sup>

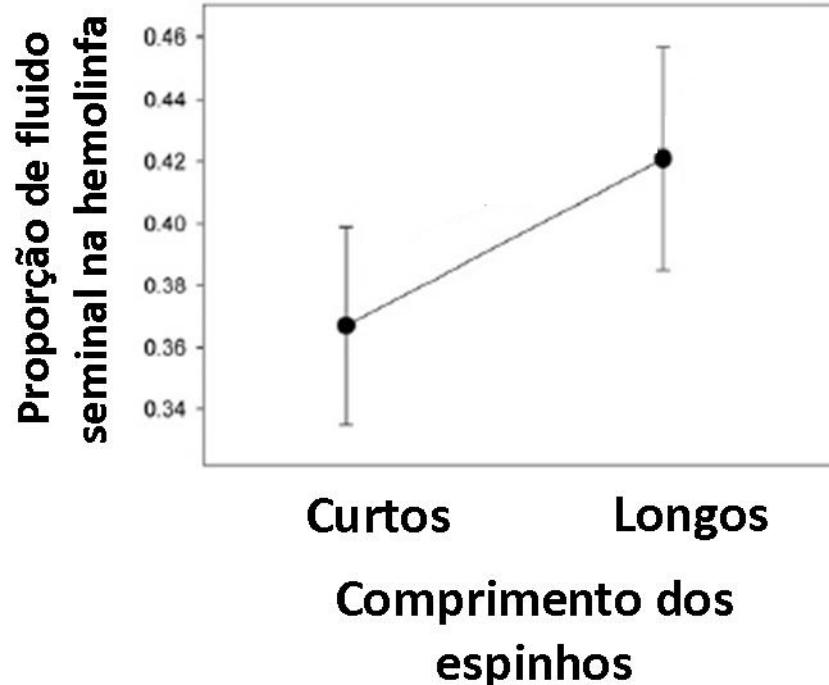
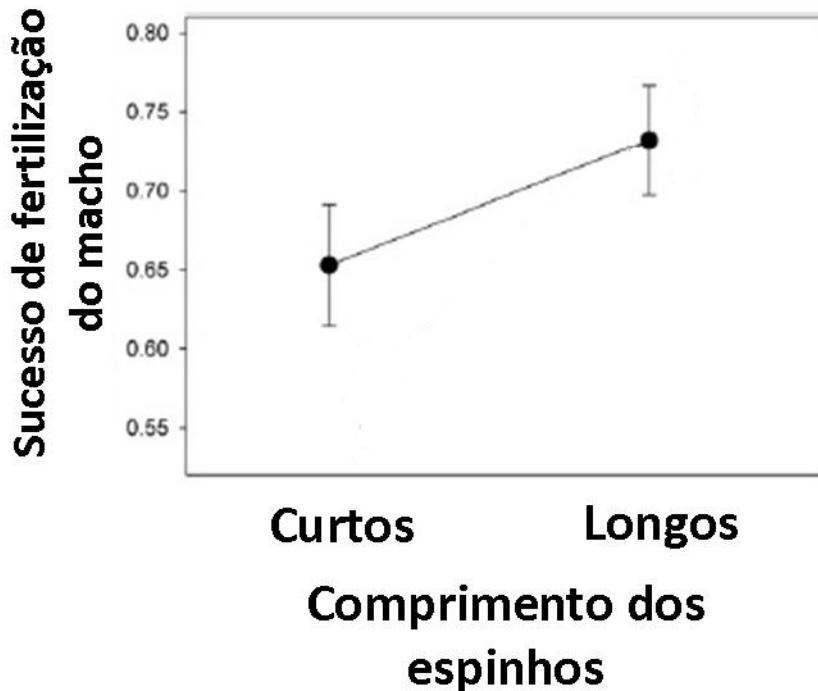
- Fêmeas impedidas de chutar o macho durante a cópula sofrem mais injúrias
- Os machos não parecem obter nenhum benefício, pois:
  1. A probabilidade de recópula não diferiu em relação a fêmeas controle
  2. A taxa de oviposição não diferiu em relação a fêmeas controle



# ALÉM DISSO....

## Phenotypic Engineering Unveils the Function of Genital Morphology

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





Presents...

*Copulation is just  
the beginning!*



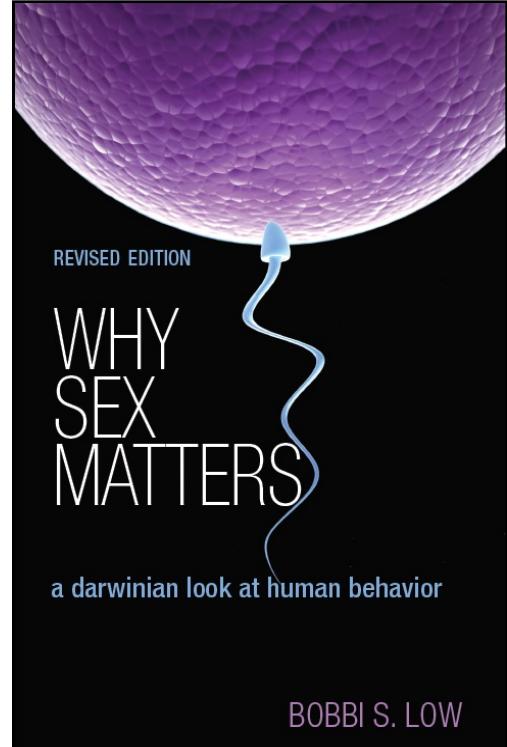
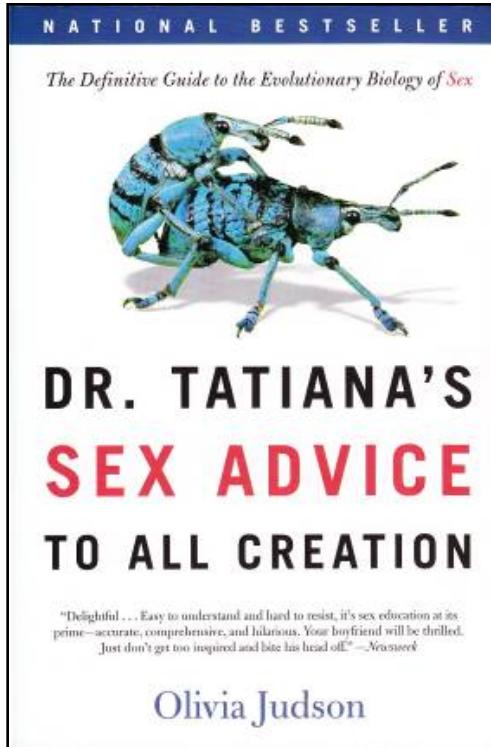
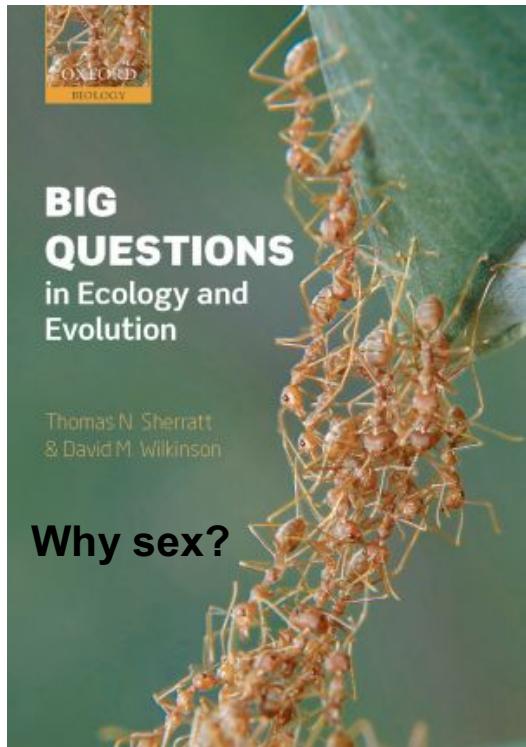
Estrutura de cortejo,  
estimulação, remoção  
de esperma



# VISÃO ATUAL SOBRE SELEÇÃO SEXUAL

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

# SUGESTÕES DE LEITURA



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