

## Capítulo 8. Conflito Sexual e Seleção Sexual

**A reprodução inclui o conflito de interesses entre os sexos**

Os etólogos costumavam olhar os rituais de corte e de acasalamento como uma associação harmoniosa, na qual machos e fêmeas cooperavam para propagar os seus respectivos genes. Porém alguns animais obviamente não são cooperativos, como o louva-deus em que a fêmea devora o macho durante a cópula, mas o processo de corte como um todo era visto como preenchendo funções de interesse comum aos dois sexos, tais como: a “sincronização da receptividade sexual de ambos os sexos”, a “consolidação das ligações entre parceiros”, a “identificação de co-específicos”, e assim por diante. Entretanto, esta concepção está se modificando, e mais ênfase tem sido colocada na idéia de que há conflitos de interesse entre macho e fêmea durante a corte e o acasalamento. Admite-se que os sexos façam uma aliança incômoda, na qual cada um tenta maximizar o próprio sucesso na propagação de genes. Eles cooperam porque ambos propagam os genes através da mesma progênie e, portanto, cada um tem pelo menos 50% de interesse na sobrevivência da prole. Mas a escolha do parceiro sexual, o provisionamento do zigoto com alimento, e o cuidado com os ovos e filhotes são aspectos sobre os quais os sexos podem discordar. O resultado deste conflito sexual é freqüentemente mais semelhante à exploração de um sexo pelo outro do que da cooperação mútua.

Para entender porque a reprodução sexuada deveria ser concebida desta maneira, precisamos antes analisar a diferença fundamental entre machos e fêmeas.

### Machos e fêmeas

**Fêmeas: o sexo que produz os maiores gametas**

A reprodução sexuada envolve a formação de gametas por meiose e a fusão do material genético de dois indivíduos. Quase sempre, envolve dois sexos denominados de macho e fêmea. Nos animais superiores os sexos podem, freqüentemente, ser prontamente diferenciados por fatores externos, como a genitalia, plumagem, tamanho ou cor, mas estas não são diferenças fundamentais. Em todas as plantas e animais, a diferença básica entre os sexos é o tamanho dos gametas: as fêmeas produzem gametas grandes, imóveis e ricos em reservas alimentares, chamados de óvulos; enquanto os gametas ou espermatozóides masculinos são minúsculos, móveis, constituindo pouco mais do que uma porção autopropulsora de DNA. A reprodução sexual sem machos e fêmeas ocorre em muitos protistas, como o *Paramecium*, onde os “gametas” que se fundem durante o sexo são do mesmo tamanho. Isto é conhecido como reprodução sexual *isogâmica*. Entretanto, a fusão de dois gametas de tamanhos distintos, um grande e outro pequeno,

é muito mais comum e aparece em virtualmente todas as plantas e animais multicelulares com reprodução sexuada. Nestes casos, o sexo é chamado de *anisogâmico*.

Admite-se que a anisogamia se originou a partir da isogamia, através de um processo evolutivo em que gametas menores do que a média parasitaram de modo bem sucedido gametas maiores do que a média. Isto, finalmente, levou às duas especializações distintas encontradas hoje em dia: espermatozóide pequeno e ativo e óvulo grande e passivo (Parker *et al.*, 1972).

Como pretendemos mostrar neste capítulo, a assimetria fundamental no tamanho do gameta associado ao investimento na prole têm conseqüências profundas sobre o comportamento sexual. Como as fêmeas dispõem de mais recursos com cada descendente do que os machos, a corte e o comportamento de acasalamento do macho estão em grande parte direcionados para a competição e exploração do investimento da fêmea. Quando a diferença no investimento parental entre os sexos está invertida, isto é, os machos fornecem mais cuidado do que as fêmeas, os papéis na competição sexual também se invertem e as fêmeas competem pelo acesso aos machos.

#### FÊMEAS COMO UM RECURSO ESCASSO

A reprodução sexual anisogâmica envolve o parasitismo de um grande óvulo por um pequeno espermatozóide. As fêmeas produzem relativamente poucos gametas grandes e os machos muitos gametas pequenos. Além disso, as fêmeas freqüentemente investem mais do que os machos em outras formas de cuidado. Por isso, potencialmente, os machos são capazes de fertilizar os óvulos à uma taxa maior do que as fêmeas conseguem produzi-los (ilustrado pelo fato de que 5ml de sêmem humano contém espermatozóides suficientes para, teoricamente, fertilizar os óvulos produzidos pelo dobro da população dos E.U.A.), de modo que as fêmeas são um *recurso escasso* pelo qual os machos competem. Mesmo nas espécies em que o macho esgota, temporariamente, o seu suprimento de esperma se exposto a um excesso de fêmeas, o seu potencial para produção de descendentes é maior do que o das fêmeas (Nakatsuru & Kramer, 1982).

Um macho pode aumentar seu sucesso reprodutivo encontrando e fertilizando muitas fêmeas, enquanto estas só podem fazê-lo transformando alimento em ovos ou filhotes a uma taxa mais alta (Fig. 8.1). Este aspecto é ilustrado por mamíferos, como o ser humano, nos quais as fêmeas gastam muitos meses produzindo um único filhote e, neste mesmo período, um macho poderia fertilizar centenas de outras parceiras. Uma fêmea só é capaz de gerar mais descendentes ao longo de toda a vida se acelerar sua produção. Esse argumento se aplica sempre que as fêmeas investem mais do que os machos em cada descendente, tanto na forma de nutrientes armazenados no óvulo, como de cuidado com os ovos e filhotes.

Este aspecto foi resumido com precisão por Robert Trivers (1972), a primeira pessoa a enfatizar a relação entre investimentos

O sucesso reprodutivo dos machos está freqüentemente limitado pelo acesso às fêmeas...

enquanto as fêmeas são limitadas pelos recursos

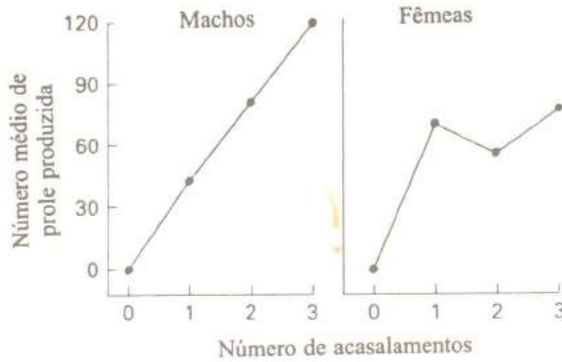


Fig. 8.1 A.J. Bateman (1984) colocou quantidades iguais de machos e fêmeas de moscas de frutas (*Drosophila melanogaster*) em garrafas e contou o número de acasalamentos e de prole de cada indivíduo, usando marcadores genéticos para determinar pais. O sucesso reprodutivo se eleva com o número de acasalamentos para os machos mas não para as fêmeas. Extraído de Trivers (1985).

### Investimento parental, taxa reprodutiva potencial e competição sexual

de recursos na produção de gametas (além de outras formas de cuidado) e competição sexual. Ele escreveu "Quando um dos sexos investe muito mais do que o outro, os indivíduos do sexo que investe menos irão competir entre si para se acasalar com os membros do sexo que investe mais". O termo "investimento" foi usado por Trivers para se referir ao esforço dos pais direcionado para a criação de cada filhote a partir do suprimento limitado de recursos disponíveis. A soma do investimento em todos os filhotes, ao longo da vida dos pais, é conhecida como "esforço parental". Geralmente, as fêmeas colocam a maior parte do esforço reprodutivo em "esforço parental" e os machos em "esforço de acasalamento" (Fig. 8.2).

Como consequência, geralmente, os machos têm uma taxa potencial de reprodução muito maior do que as fêmeas (Tabela 8.1) (Clutton-Brock & Vincent, 1991) e, por isso, estão sob forte seleção para a procura e competição por fêmeas: o lucro para um macho bem sucedido em termos de paternidade é enorme. Com essas idéias em mente, pode-se entender grande parte do comportamento reprodutivo dos machos.

### A RAZÃO SEXUAL

Se um macho pode fertilizar os óvulos de dezenas de fêmeas, então por que não se produz uma razão sexual de, por exemplo, 1 macho para cada 20 fêmeas? Com essa razão sexual, o sucesso reprodutivo da população seria maior do que com a razão de 1:1, porque haveriam mais óvulos disponíveis para a fertilização. Ainda assim, na natureza a razão é geralmente muito próxima de 1:1, mesmo quando os machos não fazem nada além de fertilizar as fêmeas. Como vimos no Capítulo 1, o valor adaptativo de qualquer característica não deve ser entendida como algo "para o benefício

ME: mating effort  
PE: parental effort

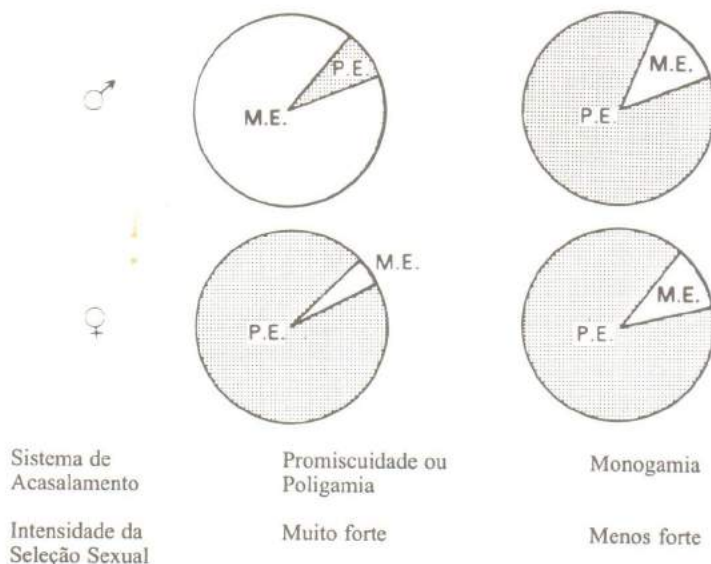


Fig. 8.2 O total de recursos sob a forma de tempo e energia usado por um animal na reprodução é denominado de esforço reprodutivo, aqui representado por um círculo. O esforço reprodutivo pode ser subdividido em esforço parental (aprovisionamento e cuidado com a prole) e esforço de acasalamento (aquisição de parceiros), que estão representados pelas áreas pontilhada e colorida, respectivamente. Em geral, os machos dispõem relativamente mais com esforço de acasalamento do que as fêmeas, mas há variação entre espécies. Logo, a intensidade de seleção sexual (ver definição à página 183\*) também varia. As diferenças no esforço parental relativo entre os sexos está frequentemente relacionado com o sistema de acasalamento. Em espécies monogâmicas, os esforços de macho e fêmea são mais similares do que em espécies poligâmicas ou promíscuas (ver Capítulo 9). Extraído de Alexander & Borgia (1979).

A razão sexual geralmente é de 50:50

da população”, mas sim como algo “para o benefício do indivíduo”, ou mais precisamente, “para o benefício do gene”. Como R.A. Fisher (1930) notou, a razão sexual de 1:1 pode ser prontamente explicada em termos de seleção agindo sobre o indivíduo; o seu argumento é simples mas sutil.

Suponha que uma população contenha 20 fêmeas para cada macho. Cada macho tem 20 vezes o sucesso reprodutivo esperado de uma fêmea (porque há, em média, 20 parceiras por macho) e, assim, os pais que têm exclusivamente filhos machos podem contar com quase 20 vezes mais netos do que os pais que geram principalmente fêmeas. Logo, uma razão sexual enviesada a favor de fêmeas não é evolutivamente estável (p. 149), porque um gene que produz um viés a favor de machos na razão sexual da prole de determinado casal irá se espalhar rapidamente, levando a um aumento gradual na proporção de machos. Mas, agora, imagine o inverso. Se os machos forem 20 vezes mais numerosos do que as fêmeas, os casais que gerarem apenas filhas estarão em vantagem. Como apenas um espermatozóide fertiliza cada óvulo, somente um em cada 20 machos poderá contribuir com seus genes

**Tabela 8.1** Em espécies poligâmicas ou promiscuas, os machos têm uma taxa reprodutiva potencial muito maior do que as fêmeas. Os dados para o ser humano foram obtidos no livro Guinness de Recordes: o homem foi Moulay Ismail, o Sanguinário, imperador do Marrocos; e a mulher teve os filhos em 27 gestações. Os dados sobre os elefantes marinhos são de Le Bocuf & Reiter (1988) e sobre o cervo são de Clutton-Brock *et al.* (1982). Os casais são monogâmicos na gaivota *Rissa*, ambos os parceiros investem igualmente em cada prole e a diferença no sucesso reprodutivo máximo é desprezível. Dados de Clutton-Brock (1983).

Espécies	Número máximo de prole produzida ao longo da vida	
	Macho	Fêmea
Elefante marinho	100	8
Cervo	24	14
Ser humano	888	69
Gaivota <i>Rissa</i>	26	28

para cada filhote e, assim, cada fêmea alcança 20 vezes o sucesso reprodutivo de um macho. Logo, uma razão sexual enviesada a favor de machos também não é estável. A conclusão é que o sexo em menor número sempre tem vantagens e os pais que concentram a produção de prole neste sexo são favorecidos pela seleção.

→ Somente quando a razão sexual é 1:1 o sucesso esperado de um macho e de uma fêmea torna-se igual e há estabilidade na população. Mesmo um ligeiro desvio favorece o sexo em menor número: em uma população de 51 fêmeas e 49 machos, na qual cada fêmea gera um filhote, um macho tem, em média, 51/49 filhos. Este valor *médio* será o mesmo se apenas um dos machos for pai de todos os filhos ou se a paternidade estiver igualmente distribuída entre os machos.

**Mais precisamente, a razão de investimento em machos e fêmeas é equalizada**

O argumento de que a razão sexual deve permanecer em 1:1 pode ser refinado colocando-o em termos de investimento. Suponha que a produção de filhos seja duas vezes mais onerosa do que a de filhas porque, por exemplo, eles são duas vezes maiores e precisam do dobro de alimento durante desenvolvimento. Quando a razão sexual na população é 1:1, um filho consegue ter o mesmo número médio de descendentes de uma filha. Mas como a produção de filhos é duas vezes mais onerosa, eles se tornam um investimento ruim para os pais: cada neto produzido por um filho sai duas vezes mais caro do que um neto produzido por uma filha. Então, valeria a pena para os pais concentrarem a procriação em filhas. À medida que a razão sexual na população desvia-se a favor de fêmeas, o sucesso reprodutivo esperado de um filho vai aumentando até que, à razão sexual de duas fêmeas para cada macho, produza em média o dobro de prole de uma filha. Neste momento, filhos e filhas dão o mesmo retorno por unidade de investimento; custa duas vezes mais a produção de um macho que, em contrapartida, oferece o dobro de retorno. Isto significa que

→ se a produção de filhos e filhas tem custos diferentes, a estratégia estável durante a evolução surge quando os pais investem igualmente em ambos os sexos e não simplesmente quando produzem quantidades iguais de filhos machos e fêmeas. Vamos ilustrar esse argumento com o estudo de Bob Metcalf (1980) sobre a razão sexual em duas espécies de vespas: *Polistes metricus* e *P. variatus*. Na primeira espécie as fêmeas são menores do que os machos, enquanto na segunda têm tamanhos similares. Como previsto, a razão sexual está desviada na população de *P. metricus* mas não na de *P. variatus*, mas em ambas as espécies a razão de investimento é 1:1.

A previsão de que os pais deveriam investir igualmente em filhos e filhas nem sempre se confirma e as demonstrações destes desvios em relação ao investimento 1:1 estão entre as evidências mais convincentes de que razão sexual evolui do modo sugerido por Fisher. Irems destacar alguns exemplos nos parágrafos seguintes.

#### (a) Competição por parceiros locais

**Se os irmãos competem pelas parceiras, a razão sexual deve ser desviada em favor das fêmeas**

A teoria de Fisher prevê uma consequência diferente quando irmãos competem uns com os outros pelos parceiros (competição por parceiros locais). Suponha, por exemplo, que dois irmãos têm somente uma chance para se acasalar e competem pela mesma fêmea. Apenas um deles será bem sucedido no acasalamento e sob o ponto de vista da mãe o outro será "desperdiçado". Este é um exemplo extremo, mas mostra que há uma redução no valor dos filhos para a mãe quando eles competem por parceiras. A mãe deveria então enviezar a sua taxa de investimento a favor de filhas. O grau exato de viés previsto pela teoria de Fisher depende do grau de competição por parceiras locais. Competição extrema é esperada nas espécies com pequena capacidade de dispersão (porque os irmãos permanecerão juntos no mesmo local) e, portanto, está associada com endocruzamento. No caso extremo de endocruzamento, uma mãe "sabe" que todas as suas filhas serão fertilizadas pelos seus filhos. A melhor razão sexual nestes casos é produzir apenas a quantidade suficiente de filhos para fertilizar as filhas, já que qualquer macho excedente será desperdiçado. A diferença crucial entre este argumento e o anterior sobre a razão sexual 1:1 é que a razão de machos para fêmeas no restante da população não tem importância. Uma razão desviada a favor de fêmeas em uma ninhada não dará chances para que outros pais se beneficiem concentrando-se na geração de machos. Um exemplo que apoia esta previsão é o do ácaro vivíparo *Acarophenox*, que produz uma prole de 1 macho e até 20 fêmeas. O macho acasala com suas irmãs dentro do corpo materno e morre antes de nascer (Hamilton, 1967).

Jack Werren (1980) testou a previsão de que o grau de viés dependeria da intensidade da competição por parceiros locais. Estudou a vespa parasitóide *Nasonia vitripennis*, que coloca os

ovos dentro de pupas de moscas, como *Sarcophaga bullata*. Se uma única fêmea parasita uma pupa, as suas filhas serão todas fertilizadas pelos seus filhos e, como previsto, a razão sexual de cada ninhada de ovos está enfiada a favor de fêmeas. Somente 8,7% da prole é de machos. Se uma segunda fêmea coloca seus ovos na mesma pupa, qual deveria ser a razão sexual da sua prole? Se ela coloca poucos ovos, deveria produzir principalmente filhos, já que a primeira fêmea colocou principalmente ovos que originarão fêmeas. Mas, à medida que a proporção de ovos da segunda fêmea aumenta na mesma pupa, a chance de que os filhos da segunda fêmea irão competir por parceiras também aumenta. Portanto, a prole dela também deveria ter uma razão sexual desviada a favor de fêmeas. Werrren encontrou exatamente este padrão: a segunda fêmea produzia apenas machos quando ela colocava 1/10 da quantidade de ovos da primeira, mas produzia apenas 10% de machos quando a sua prole era duas vezes mais numerosa do que a da primeira fêmea, de modo que os detalhes quantitativos das mudanças na razão sexual em função do tamanho relativo da ninhada se comportavam da maneira prevista.

#### (b) Competição por recursos locais ou valorização

Anne Clark (1978) notou que o prossímio sul africano *Galago crassicaudatus* tem uma taxa de investimento enfiada a favor de machos em cada prole. Ela argumentou que isso podia ser explicado pelo ciclo vital da espécie. Como na maioria dos mamíferos, as fêmeas do *Galago* dispersam para mais perto do que os machos e freqüentemente acabam competindo com suas mães e umas com as outras pelas fontes ricas de alimento, como árvores frutíferas ou gomíferas na área de ação materna. Esta competição por recursos locais reduz o valor das fêmeas enquanto prole: no caso extremo somente uma filha será capaz de sobreviver com o alimento disponível nas proximidades e, assim, o investimento em outras filhas seria desperdiçado.

O efeito exatamente oposto pode aparecer se os indivíduos do sexo que permanece próximo de casa ajudam uns aos outros ou a seus pais. Como veremos no Capítulo 12, em algumas espécies de aves os machos e não as fêmeas permanecem em casa como ajudantes. Como consequência, isto torna os machos um investimento ligeiramente mais valioso do que as fêmeas (já que ajudam os pais em sua reprodução futura) e, assim, pode-se esperar uma taxa de investimento desviada a favor de machos (Emlen *et al.*, 1986).

#### (c) Condição materna

Vimos no Capítulo 7 que os machos do cervo disputam as fêmeas, com rugidos prolongados e lutas. Nessas disputas é vantajoso para o macho ser grande, e o tamanho depende, entre outras coisas, de quão

O sexo que não compete com os pais pode ser mais valioso

Se um dos sexos ajuda os pais, a razão sexual pode ser desviada em favor deste sexo

As fêmeas do cervo em bom estado físico tendem a produzir mais filhotes machos

bem o macho se alimentou quando era jovem, que por sua vez depende da habilidade de sua mãe em competir por fontes boas de alimento e, assim, produzir um suprimento satisfatório de leite. Em outras palavras, há uma relação direta entre a habilidade competitiva da mãe durante a lactação e o sucesso reprodutivo esperado de seu filho. Então, se uma mãe "soubesse" que seus filhos seriam bem sucedidos na formação de harens, valeria a pena investir maciçamente em filhos em vez de filhas: os lucros em termos de neto(a)s seriam muito maiores. De modo semelhante, uma mãe "sabendo" que seu filho não iria ficar grande e forte se sairia melhor se gerasse filhas, já que o sucesso reprodutivo futuro delas não depende tanto do leite materno. Exatamente este padrão foi encontrado no cervo: fêmeas dominantes, com acesso a bons locais de alimentação durante a lactação e capazes de produzir filhotes robustos, tendem a gerar filhos, enquanto as fêmeas subordinadas têm filhas (Clutton-Brock *et al.*, 1984). Não se sabe como a razão sexual é ajustada no cervo ou no *Galago*, mas o fato disto ocorrer é por si só instigante, pois, por exemplo, os zootecnistas não conseguiram fazer a seleção para ajuste na razão sexual ou em separar espermatozóides com cromossomos para machos e fêmeas em mamíferos domésticos (imagine o valor de uma razão sexual desviada a favor de fêmeas para um produtor de leite), e muitas vezes se afirmou que a razão sexual em mamíferos era pouco flexível (Williams, 1979; Maynard Smith, 1980). O ajuste da razão sexual em Hymenoptera, como na vespa estudada por Werren, não é um problema porque a mãe pode determinar se um óvulo irá dar origem a macho ou fêmea simplesmente decidindo fertilizá-lo ou não (Capítulo 13).

#### (d) Razão sexual na população

Desvios na razão sexual encontrado em ninhos de algumas vespas pode ser influenciado pela razão sexual da população

Quando a razão de investimento desvia-se de 1:1, deveria ocorrer um viés compensatório a favor do sexo menos abundante na população. No estudo sobre *P. metricus*, Metcalf constatou que alguns ninhos produziam apenas machos. Como está explicado no Capítulo 13, esta prole resulta de óvulos não fertilizados, produzidos por operárias quando a rainha de um ninho morre. Nos demais ninhos, Metcalf encontrou uma razão sexual enviesada a favor de fêmeas, de modo que na população como um todo a taxa de investimento era de 1:1.

Finalmente, é importante assinalar que a teoria sobre a razão sexual é um exemplo de uma teoria ainda mais geral sobre alocação sexual (Charnov, 1982). Outros exemplos sobre a questão da alocação de recursos para a reprodução de machos e de fêmeas incluem o direcionamento de recursos para óvulos ou espermatozóides em hermafroditas simultâneos e a escolha do momento para mudança de sexo em hermafroditas seqüenciais (veja Capítulo 10).



### Seleção sexual

**Seleção sexual: seleção de caracteres que aumentam o sucesso de acasalamento**

A combinação entre o investimento maior em fêmeas do que em machos e a razão sexual de 1:1 na população faz com que geralmente os machos entrem em competição pelas fêmeas. O lucro potencial com o sucesso de um macho é alto, de modo que a capacidade do macho adquirir parceiras está sob forte pressão seletiva. Geralmente, a seleção de caracteres relacionados apenas com o aumento do sucesso de acasalamento é denominada de seleção sexual. Ela pode atuar de duas maneiras: favorecendo a capacidade dos indivíduos de um dos sexos (geralmente os machos) para competir pelas fertilizações, por exemplo, através de lutas (seleção intra-sexual), ou favorecendo caracteres em um dos sexos que atraem o outro (seleção inter-sexual). Frequentemente, os dois tipos de seleção atuam ao mesmo tempo.

**As diferenças do investimento que os pais fazem nos sexos e a razão sexual operacional influenciam a força da seleção sexual**

A intensidade da seleção sexual depende do grau de competição pelos parceiros, que por sua vez depende de dois fatores: a diferença em esforço parental entre os sexos (Fig. 8.2) e a razão entre o número de machos e fêmeas disponíveis para acasalamentos a cada momento (conhecida como razão sexual operacional). Quando o esforço parental é mais ou menos igual, por exemplo nas aves monogâmicas em que macho e fêmea alimentam os filhotes, a seleção sexual é menos intensa do que em espécies com níveis muito diferentes de esforço parental entre os sexos. Isto resulta, como assinalado previamente, de que o sexo que faz um investimento menor tem uma taxa potencial de reprodução maior. Se números iguais de indivíduos de ambos os sexos entram em atividade reprodutiva ao mesmo tempo, o grau de seleção sexual diminui porque há menos chances de que poucos machos controlem o acesso a um grande número de fêmeas. Ao contrário, quando as fêmeas entram em atividade reprodutiva de maneira assíncronica, há mais chances de que um pequeno número de machos controlem muitas fêmeas, uma após a outra. Com esse alto potencial de lucro, a competição sexual torna-se muito intensa (ver Capítulo 9). A relação entre investimento parental, razão sexual operacional e seleção sexual foi discutida com mais detalhes por Clutton-Brock & Vincent (1991).

### MACHOS ZELOSOS

**Os machos lutam pelo acesso às fêmeas**

O modo mais dramático e óbvio dos machos competirem por parceiras é através de confrontos ritualizados e lutas, para os quais, frequentemente, desenvolveram armas específicas. Os machos podem entrar em disputas pelo acesso direto às fêmeas ou pelos locais para onde as fêmeas se deslocam, como os machos da libélula *Calopteryx maculata* que defendem porções de vegetação (Capítulo 7). Lutar é frequentemente um empreendimento arriscado, como revelam as injúrias sofridas pelos machos do cervo, mencionado no Capítulo 7. Em muitas espécies, as lutas mais

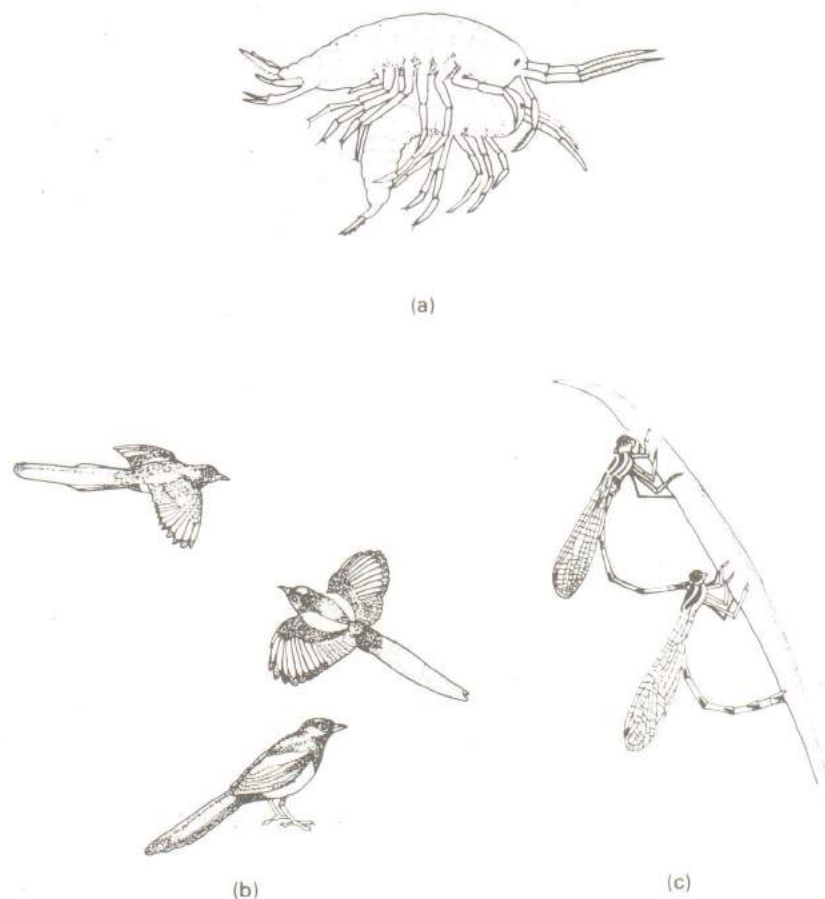
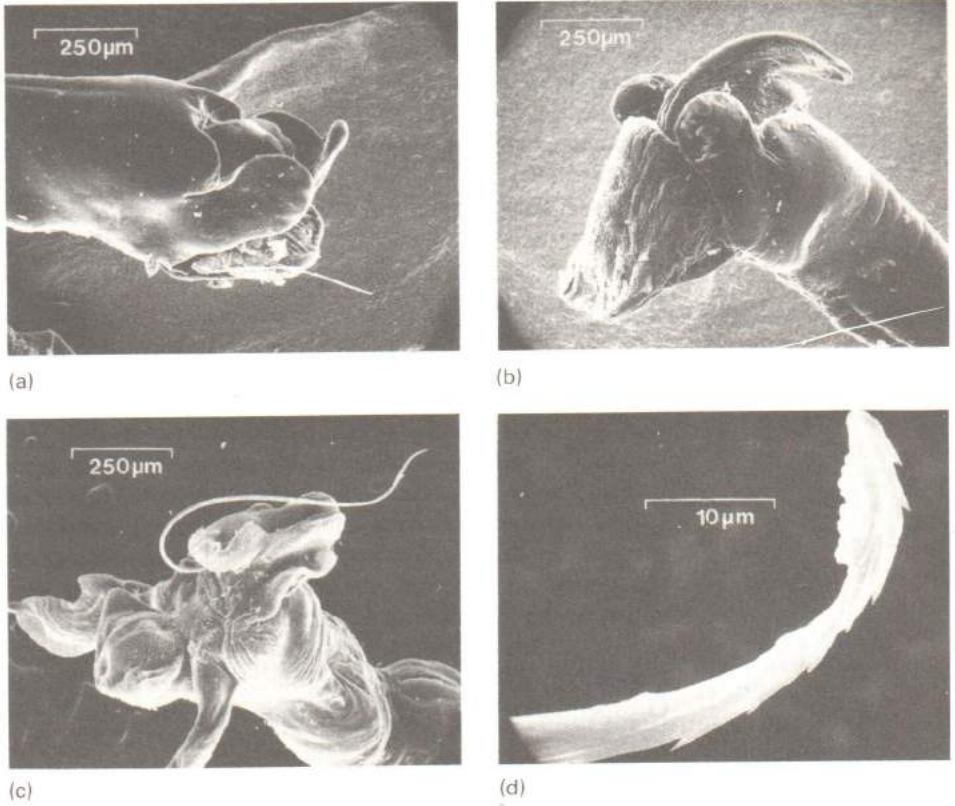


Fig. 8.3 Guarda do parceiro como forma de competição sexual. (a) Guarda precopulatória do parceiro no anfípoda de água-doce *Gammarus*. A fêmea está pronta para ser fertilizada logo após a muda. Os machos guardam as fêmeas nos dias que precedem a muda. Dados de Birkhead & Clarkson (1980). (b) Os machos do corvêdo *Pica pica* guardam assiduamente as suas parceiras contra rivais antes e durante o período de oviposição. Dados de Birkhead (1979). (c) Após a cópula o macho da libélula protege a fêmea enquanto coloca os ovos, prendendo o tórax dela com a ponta do abdômen em posição alinhada. Dados de Corbet (1962).

intensas ocorrem quando as fêmeas estão prontas para ser fertilizadas, e uma vez que um macho encontra uma delas frequentemente passa a guardá-las (Fig. 8.3).

Os machos frequentemente competem de outras maneiras não tão evidentes como as lutas, mas igualmente efetivas e às vezes mais bizarras. Os invertebrados são uma fonte particularmente rica de exemplos. Como em muitos outros insetos, as fêmeas de libélulas acasalam com um certo número de machos e estocam esperma em um recipiente especial (a espermateca) do corpo, para uso futuro. Os machos competem pelas fertilizações tentando

... ou competem através da competição espermática



**Fig. 8.4** Dois mecanismos de deslocamento de esperma em Odonata. Fotos de M.Siva-Jothy. *Crocethemis erythraea*: (a) Pênis relaxado. (b) Pênis inflado. A estrutura em forma de corno empurra o esperma de machos anteriores para as bordas da espermateca. *Orthetrum cancellatum*: (c) O flagelo é evertido durante a cópula. (d) Ele tem farpas que removem o esperma dos ductos estreitos da espermateca (Siva-Jothy, comunicação pessoal).

assegurar que o esperma previamente acumulado por uma fêmea não seja usado. O pênis do macho de *Orthetrum cancellatum* está equipado com um flagelo farpado, que é usado para raspar o esperma deixado por outros machos antes de injetar o próprio esperma na espermateca da fêmea. Em uma outra libélula, a *Crocethemis erythraea*, os machos usam um pênis inflável com um apêndice em forma de corno para empurrar o esperma de seus competidores para cantos da espermateca (Fig. 8.4, veja também Waage, 1979).

Em alguns invertebrados (especialmente insetos), o macho obstrui a abertura genital da fêmea depois da cópula para impedir que outros machos a fertilizem. No verme acantocéfalo *Moniliformes dubius*, parasita do intestino de ratos, os machos produzem um tipo de cinto de castidade e, além de obstruírem as fêmeas, algumas vezes “copulam” com machos rivais fazendo o mesmo com eles

### Tampões copulatórios

**Cópulas homossexuais**

para impedir que se acasalem outra vez (Abele & Gilchrist, 1977). Não menos surpreendentes são os hábitos do hemíptero *Xylocoris maculipennis*. Em cópulas normais o macho simplesmente fura a parede corporal da fêmea e injeta espermatozóides, que nadam pelo corpo dela até encontrar e fertilizar os óvulos. Como no verme acantocéfalo, os machos às vezes se engajam em "cópulas" homossexuais, quando um pode injetar esperma no corpo do outro. Os espermatozóides nadam então até os testículos da vítima que, na próxima vez em que se acasalar, irá injetá-los no corpo de uma fêmea (Carayon, 1974).

A competição entre machos para prevenir que o esperma de rivais fertilizem os óvulos é, algumas vezes, denominada de "competição de espermas" (Birkhead & Moller, 1992). Outro exemplo deste fenômeno em inseto foi descrito no Capítulo 3: na mosca do esterco, o esperma do segundo macho desloca o do primeiro a se acasalar com a fêmea. A competição de esperma também aparece em vertebrados. Por exemplo, durante a corte, os machos de salamandras depositam pequenos bastões gelatinosos recobertos de esperma (espermatóforos) no fundo de lagoas e, então, tentam manobrar as fêmeas até o local para desencadear a fertilização. Na salamandra *Ambystoma maculatum*, os machos competem depositando os espermatóforos em cima uns dos outros. O espermatóforo do topo fertilizará os óvulos da fêmea (Arnold, 1976).

**Odores anti afrodisíacos**

Um quarto exemplo destes métodos sofisticados de competição entre machos, encontrado também em invertebrados, é o uso de odores anti-afrodisíacos. Larry Gilbert (1976) notou que as fêmeas da borboleta *Heliconius erato* tinham sempre um perfume peculiar após o acasalamento. Ele foi capaz de demonstrar experimentalmente que o odor não provinha da própria fêmea, mas era depositado sobre seu corpo pelo macho ao final do acasalamento. Gilbert também constatou que o odor inibia o acasalamento de outros machos com a fêmea, talvez porque fosse semelhante ao cheiro usado pelos machos para se repelirem em outros contextos.

**FÊMEAS RELUTANTES**

Como na maioria das espécies as fêmeas são os principais fornecedores de recursos para o zigoto, espera-se que escolham os seus parceiros cuidadosamente, a fim de obterem alguma compensação. Em outras palavras, se comparado com um espermatozóide, cada óvulo representa uma proporção relativamente grande dos gametas produzidos pela fêmea ao longo de toda a vida e, por isso, ela tem mais a perder se alguma coisa sair errado. O acasalamento com a espécie errada poderia custar para uma fêmea de rã o seu suprimento anual total de óvulos, mas custaria para um macho pouca coisa além da perda de tempo -

ele ainda poderia se acasalar com um membro da espécie certa no dia seguinte. Portanto, não surpreende que, durante a corte, as fêmeas sejam mais cuidadosas na escolha do que os machos. A escolha implica não apenas na discriminação entre espécies, mas também entre machos dentro da espécie. As fêmeas frequentemente selecionam os machos com base nos recursos materiais que podem oferecer e, possivelmente, algumas vezes com base nos benefícios genéticos para a sua prole.

(a) *Benefícios não-genéticos: bons recursos e habilidade parental*

**As fêmeas da rã touro escolhem machos com bons territórios**

Em muitas espécies animais, os machos defendem territórios de reprodução contendo recursos, que têm um papel crucial na sobrevivência de ovos ou filhotes (ver também Capítulo 9). Por exemplo, o macho da rã-touro (*Rana catesbeiana*) defende territórios em poças e lagoas pequenas para onde as fêmeas se dirigem durante a desova (Fig. 8.5). Em alguns territórios a sobrevivência dos ovos é muito maior e estes são preferidos pelas fêmeas. Um fator que exerce influência importante sobre a sobrevivência dos ovos é a predação por sanguessugas (*Macrobdella decora*). Dois fatores ambientais modificam a predação por sanguessugas nos territórios: se a água é morna, os ovos se desenvolvem mais rápido e, assim, ficam expostos à predação durante menos tempo; e se a vegetação aquática não for densa demais, os ovos podem formar aglomerados que dificultam o ataque das sanguessugas. Nos territórios com vegetação densa, os ovos formam uma fina película sobre a vegetação e são mais facilmente atacados. O estudo da rã-touro também mostra que a escolha da fêmea e a competição



**Fig. 8.5** Seleção sexual na rã-touro. Os machos competem com empurrões e vocalizações (esquerda e centro) pelos bons territórios, no quais as fêmeas preferem colocar os ovos (direita). Os bons territórios levam à alta sobrevivência de ovos porque têm temperatura morna e a vegetação não é densa demais. Dados de Howard (1978a,b).

entre machos podem caminhar juntos. Os territórios preferidos são calorosamente disputados pelos machos e os maiores e mais fortes conquistam os melhores locais.

### Alimentação de corte e nutrição maternal

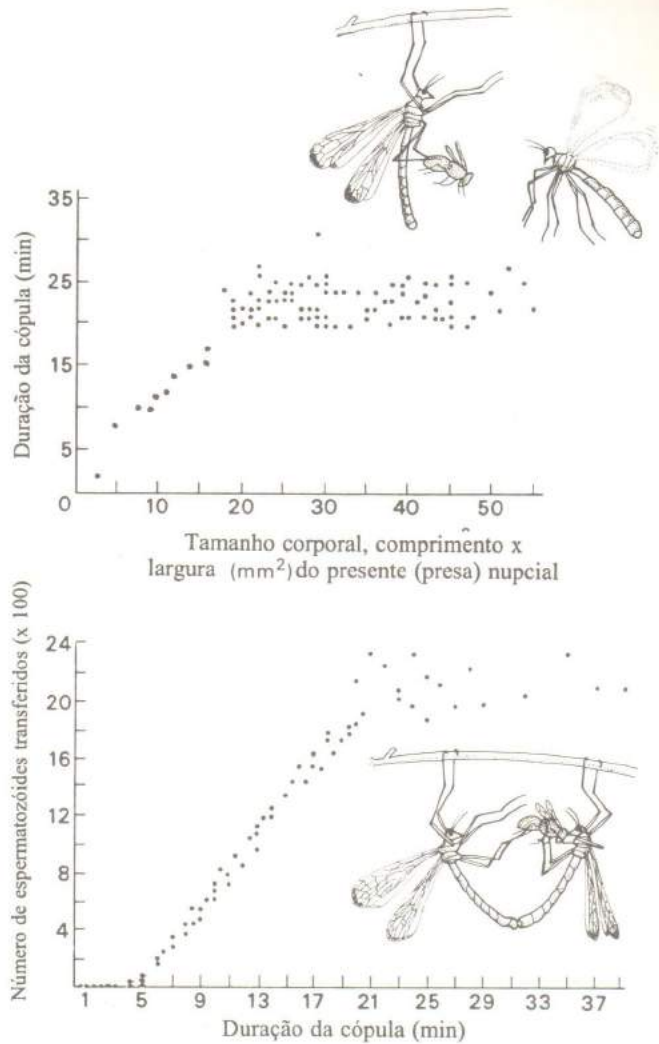
O alimento é um recurso que sempre limita a capacidade de uma fêmea formar óvulos e, durante a corte, as fêmeas podem decidir se acasalam ou não com um macho com base na sua habilidade de prover alimento. Em algumas aves e insetos, por exemplo, os machos podem oferecer alimento para as fêmeas durante a corte ("alimentação de corte") dando uma contribuição importante para a formação dos óvulos. A fêmea do díptero *Hylobittacus apicalis* acasalará com um macho somente se ele trouxer um grande inseto para ela consumir durante a cópula. Quanto maior o inseto, mais tempo ela permite que o macho copule e mais óvulos ele fertiliza (Fig. 8.6). A fêmea se beneficia com um grande inseto por obter mais recursos para os óvulos. Os presentes dados pelos insetos durante a corte podem ajudar a proteger os óvulos, mais do que servir para nutri-los. Na mariposa *Utethesia ornatrix*, o macho transfere alcalóides protetores para a fêmea durante o acasalamento. Esses mesmos alcalóides são usados pelo macho como feromônio de atração. A fêmea é capaz de avaliar a quantidade de veneno que irá receber, a partir da concentração do feromônio liberado pelo macho (Dussourd *et al.*, 1991). Em aves, o macho geralmente ajuda a alimentar os filhotes e a alimentação de corte pode ter a função adicional de indicar para a fêmea se o macho será um bom provedor de alimento para a prole. Na andorinha-do-mar (*Sterna fuscata*) há uma correlação entre a habilidade do macho oferecer alimento durante a corte e sua habilidade para alimentar os filhotes mais tarde. Os casais se desfazem com frequência durante o período de alimentação de corte e é possível que as fêmeas avaliem e rejeitem parceiros de má qualidade (Nisbet, 1977).

### As fêmeas da andorinha-do-mar avaliam a capacidade parental dos machos

#### (b) Benefícios genéticos

Se alguns machos têm genes "melhores" do que outros, então, será que a fêmea poderia elevar o sucesso de sua progênie escolhendo aqueles com bons genes? Bons genes são aqueles que aumentam a capacidade da prole sobreviver, competir e se reproduzir. Um dos poucos estudos que tentou testar essa idéia experimentalmente foi feito por Linda Partridge (1980). Ela pegou grupos de fêmeas da mosca de frutas (*Drosophila*) e permitiu que seacasalasse livremente com uma população de machos ou forçou-as a fazê-lo com um parceiro escolhido ao acaso. As proles das fêmeas "com escolha" e "sem escolha" foram então testadas quanto à capacidade competitiva, criando as larvas em garrafas com um número fixo de competidores padrão (diferenciados por um marcador genético). Partridge notou nesses experimentos que a prole do grupo "com escolha" se saiu ligeira, mas consistentemente melhor do que

### A escolha das fêmeas de *Drosophila* podem aumentar o valor adaptativo da progênie



**Fig. 8.6** Escolha de bons recursos pelas fêmeas. As fêmeas do díptero *Hylobittacus apicalis* copulam mais tempo com os machos que trazem uma grande presa para elas consumirem durante o acasalamento. O macho se beneficia com a cópula prolongada porque fertiliza mais ovos. Dados de Thornhill (1976).A

aquela do grupo de fêmeas “sem escolha”. Isto sugere que as fêmeas são capazes de incrementar a sobrevivência da própria prole, escolhendo genes bons nos seus parceiros, mas deve-se ter em mente que estes resultados também podem ser explicados em parte pela competição intra-sexual: no experimento “com escolha”, os machos que se acasalaram poderiam ser competidores superiores em relação aos demais.

## ORNAMENTOS ELABORADOS: A HIPÓTESE DE FISHER E A HIPÓTESE DA DESVANTAGEM

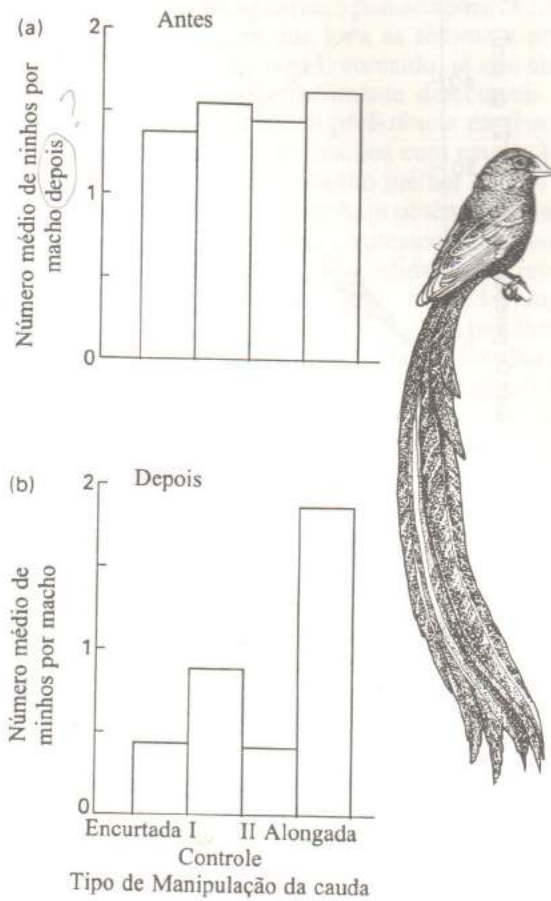
**Duas hipóteses para os adornos elaborados**

A teoria da seleção sexual é mais conhecida como uma tentativa de explicar a evolução de adornos e exibições extremamente elaborados em pavões (Petrie *et al.*, 1991), faisões, aves do paraíso, etc. (Prancha 8.1, Capítulo 9). Algumas exibições elaboradas podem ter evoluído para uso nos confrontos entre machos, mas algumas certamente evoluíram como resultado da seleção de benefícios genéticos pelas fêmeas. Há duas alternativas para explicar como a seleção de benefícios genéticos pode produzir características elaboradas: A hipótese de Fisher (algumas vezes conhecida como "processo trajetória" porque postula uma trajetória evolutiva traçada por retroalimentação positiva entre a preferência da fêmea e as exibições do macho), e a hipótese da desvantagem. Na seção seguinte, primeiro, descreveremos dois exemplos que mostram a preferência das fêmeas por caracteres elaborados nos machos e, então, consideraremos como as duas hipóteses explicam os resultados. Finalmente, consideraremos se há alguma evidência a favor de uma ou de ambas as hipóteses.

*(a) Exemplos de que as fêmeas preferem exibições elaboradas dos machos.***As fêmeas preferem caracteres elaborados**

Muitos estudos procuraram estabelecer correlações entre o sucesso de acasalamento do macho ou preferência da fêmea e as exibições sexuais dos machos. Entretanto, estudos baseados unicamente em observações ou correlações não permitem estabelecer uma relação de causa-efeito. Em um estudo experimental clássico, Malte Andersson (1982) mostrou que as fêmeas da viúva (*Euplectes progne*), no Kênia, preferem machos com cauda longa. Esta espécie, altamente poligínica, é uma candidata ideal para a seleção sexual; o macho é uma ave do tamanho de um pardal com uma cauda de até 50 cm de comprimento. A cauda da fêmea tem cerca de 7cm, supostamente próximo do ótimo para um bom vôo. Andersson estudou 36 machos que separou em 4 grupos. No grupo I ele cortou a cauda a cerca de 14 cm, colando as pontas em outro grupo. Com isto, o comprimento da cauda do grupo II aumentou cerca de 25 cm, em média. Os dois grupos restantes permaneceram como controles: um lote não foi manipulado e outro teve a cauda cortada e recolocada, sem alteração do comprimento. A partir da contagem do número de ninhos em cada território, Anderson mostrou que antes das manipulações experimentais não havia diferença no sucesso de acasalamento entre os diferentes grupos, mas depois os machos com cauda longa passaram a ter resultados significativamente melhores do que os controles e do que as aves com cauda encurtada (Fig. 8.7).





**Fig. 8.7** Seleção sexual para o comprimento da cauda na viúva de cauda longa. A linha superior mostra que não havia diferença entre os quatro grupos, antes da alteração da cauda. A linha de baixo mostra após o encurtamento ou alongamento das caudas, o sucesso de acasalamento caiu e aumentou, respectivamente. Os dois tipos de controle são (I) não-manipulados e (II) cauda cortada e colada sem alteração do comprimento. O sucesso de acasalamento é medido pelo número de ninhos ativos no território de cada macho. Dados de Andersson (1982).

Clive Catchpole (1980) fez um outro estudo experimental elegante sobre o canto do silvídeo *Acrocephalus schoenobaenus*, uma exibição elaborada que passou por seleção sexual (Catchpole *et al.*, 1984). O canto consiste de um encadeamento quase contínuo e variável de trinados, assobios e zumbidos, executado pelo macho quando retorna dos refúgios de inverno para o território de reprodução. Logo que um macho forma um casal, deixa de cantar. As medidas de Catchpole mostraram que os machos com os cantos mais elaborados eram os primeiros a obter parceiras (Fig 8.9). Além disso, quando algumas fêmeas foram levadas para o

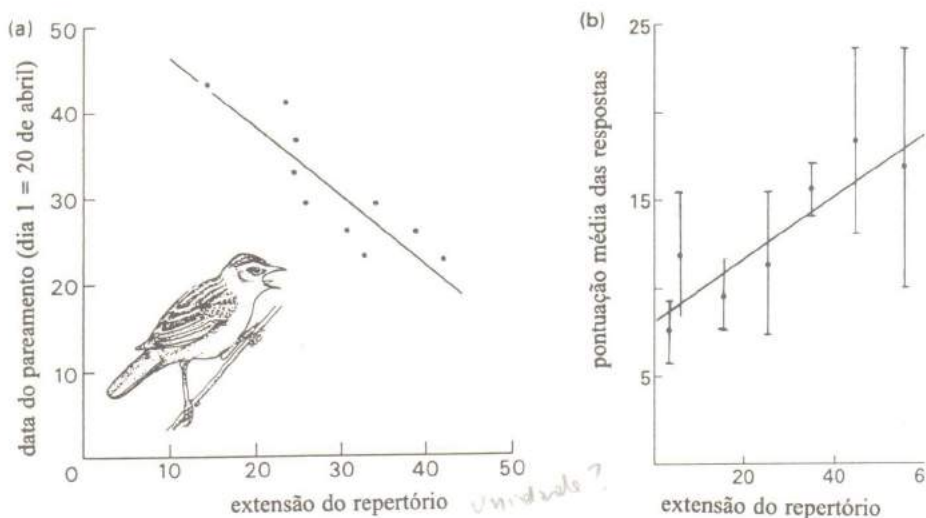


Fig. 8.8. (a) Os machos do silvéio *Acrocephalus schoenobaenus* com os maiores repertórios de canto são os primeiros a obterem fêmeas, na primavera. A extensão do repertório foi estimada com amostras do canto de cada macho gravadas em fita. Os dados foram coletados de modo a controlar a possibilidade de que os machos mais velhos ou nos melhores territórios se acasalssem antes e tivessem repertórios maiores. Dados de Catchpole (1980). (b) A pontuação média  $\pm$  EP de respostas de 5 fêmeas aos repertórios de diferentes extensões. A pontuação mede o comportamento sexual. Dados de Catchpole *et al.* (1984).

laboratório e tratadas com estradiol, para torná-las sexualmente ativas, mostraram-se mais receptivas aos repertórios longos do que aos curtos. Ao contrário da cauda longa da ave viúva, não ficou evidente qual poderia ser a seleção contra a maior elaboração do canto; mas, uma possibilidade é que os cantos mais elaborados sejam mais rapidamente detectados por predadores, como se observou na rã-leopardo (Ryan *et al.*, 1982).

### (b) Hipótese de Fisher

R.A. Fisher (1930) foi o primeiro a formular claramente a idéia de que as exibições elaboradas do macho podem ser sexualmente selecionadas, simplesmente porque tornam os machos mais atrativos para as fêmeas. Isto pode parecer circular, e de fato é, mas é justamente aí que está a elegância do argumento de Fisher. Ele supôs que, no início, as fêmeas prefeririam um caráter particular do macho (vamos considerar a cauda longa como um exemplo) por indicar algo sobre a sua qualidade. Talvez os machos com caudas mais longas também voassem melhor e, por isso, fossem mais eficientes na coleta de alimento e na evitação de predadores. Um ponto de partida alternativo seria supor que as caudas maiores fossem mais fáceis de detectar (Arak, 1983) ou que as fêmeas tivessem uma pré-disposição sensorial para responder a certos estímulos (Ryan *et al.*, 1990; ver Capítulo 14). Se há alguma base genética para as diferenças no comprimento da

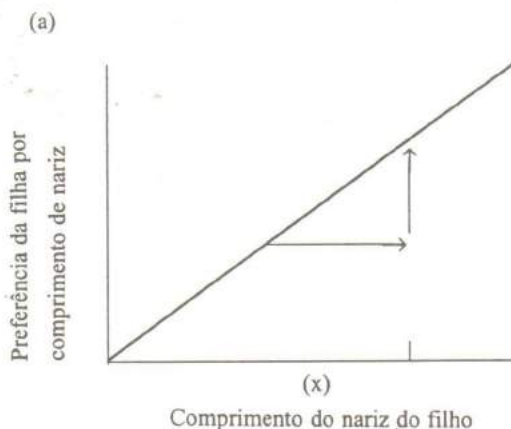
A seleção para a atratividade somente

cauda entre machos, a vantagem será passada para os filhos da fêmea. Ao mesmo tempo, um gene que leva as fêmeas a preferirem uma cauda maior do que a média será favorecido, já que elas terão filhos mais hábeis no vôo ou mais facilmente detectáveis por parceiras potenciais. Então, uma vez que a preferência da fêmea por caudas longas começa a se espalhar, os machos com caudas longas passam a ter uma dupla vantagem: eles voarão melhor e terão mais chances de obter uma parceira. A fêmea também obtém uma vantagem dupla com tal escolha: terá filhos que são ao mesmo tempo voadores hábeis e mais atrativos para as fêmeas. À medida que a retroalimentação positiva entre a preferência da fêmea e caudas mais longas se desenvolve, aos poucos o benefício obtido com os filhos atrativos vai se tornando o motivo mais importante para a escolha da fêmea, e o caráter favorecido pode, eventualmente, provocar um decréscimo na habilidade de sobrevivência do macho. Quando o decréscimo na sobrevivência contra-balança a atratividade sexual, a seleção a favor do aumento da cauda desaparece. O quadro 8.1 descreve alguns aspectos da hipótese de Fisher com mais detalhes.

**Quadro 8.1** *Seleção sexual para comprimento do nariz: a importância da covariância na hipótese de Fisher. Modificado de Lande (1981).*

1. Imagine que haja uma variação no comprimento do nariz e na preferência das fêmeas em uma população. As fêmeas com uma preferência para nariz ligeiramente mais longo do que a média irão se acasalar com machos de nariz longo e vice-versa. O fato crucial é que a prole resultante destes acasalamentos irão ter ambos os genes, do nariz e da preferência: os genes para nariz longo e preferência por longo ou os genes para nariz curto e preferência por curto. A preferência se expressa apenas nas fêmeas o comprimento do nariz apenas nos machos, mas todos carregam os dois tipos de genes. Em resumo, se estabelece uma associação ou *covariância* entre genes para o nariz e para preferência. Você poderia olhar para a preferência de uma fêmea e prever que tipo de genes para o nariz ela possui e transmitirá para os seus filhos (Fig. a).

2. Como a evolução irá prosseguir, dada esta covariância? Se quantidades iguais de fêmeas tiverem preferências por comprimentos de nariz acima e abaixo da média ( $x$ ), não haverá nenhuma mudança. Mas, se ao acaso houver um ligeiro predomínio de fêmeas em um dos lados da média (poderia ser do lado do nariz longo ou curto, mas vamos escolher o longo), então a retroalimentação positiva irá ter início. Isto está indicado pelas setas na Fig. a. As fêmeas selecionam nariz longo (machos de nariz longo têm chances maiores de acasalamento) e, assim, *devido à covariância*,

Quadro 8.1 *Continuação*

(a) Genes para nariz longo e para preferência por longo são herdados conjuntamente pela prole. A inclinação da reta representa o grau de associação ou covariância.

selecionam a preferência por nariz longo. Isto, por sua vez, produz um impulso maior nos narizes longos e portanto no aumento da preferência por tais narizes.

3. Em modelos quantitativos desta hipótese, a consequência final da seleção sexual depende de pressupostos particulares, por exemplo se há ou não um custo com a escolha para as fêmeas (Pomiankowski *et al.*, 1991). Entretanto, o aspecto básico importante é que a covariância entre a característica do macho e a preferência da fêmea está subjacente à hipótese de Fisher.

(c) *A hipótese da desvantagem*

Amotz Zahavi (1975, 1977) propôs uma interpretação alternativa para as exibições sexuais elaboradas do macho. Ele destacou que a cauda longa do pavão seria uma desvantagem para a sobrevivência no dia-a-dia, uma visão que poucos contestariam. A partir daí, sugeriu que as fêmeas preferem caudas longas (ou outros caracteres equivalentes) justamente porque são desvantajosos e, portanto, fornecem um sinal confiável sobre a qualidade genética de um macho. A cauda demonstra a habilidade de um macho sobreviver apesar da desvantagem, o que significa que ele deve ser extremamente bom em outros aspectos. Se qualquer dessas habilidades for herdável, então a tendência para ser “bom” sobrevivente será passada para a prole. Logo, as fêmeas selecionam genes bons, escolhendo para se acasalar somente machos cujas exibições indicam “honestamente” as suas qualidades genéticas. Note que nesta hipótese “bons genes” são genes com utilidade para

## A hipótese da desvantagem

**A seleção sobre a qualidade dos machos pode funcionar se as desvantagens forem caracteres flexíveis**

a sobrevivência e para a reprodução, em vez de genes unicamente para atração de fêmeas, como foi assumido na hipótese de Fisher. Assim que foi publicada, a idéia de Zahavi não foi aceita, mas artigos teóricos subseqüentes (Kodric Brown & Brown, 1984; Nur & Hasson, 1984; Grafen, 1990a,b) levaram a crer que a hipótese da desvantagem oferece uma explicação plausível sobre a evolução de exibições sexuais elaboradas e, talvez, sobre as sinalizações em geral nos animais (Zahavi, 1987; ver Capítulo 14). A característica mais importante nos modelos teóricos sobre o princípio da desvantagem (que mostra que as fêmeas poderiam se beneficiar com a escolha dos machos apesar de certas desvantagens) é o uso da premissa de que os machos expressam o caráter desvantajoso, isto é, desenvolvem totalmente a exibição sexual, somente quando estão em boas condições. Esta premissa resolve a limitação que alguns críticos viam na idéia original de Zahavi: o fato de que os machos são forçados a carregar a desvantagem, sendo ou não capaz de mantê-la, porque pressupõe-se que seja um caráter fixo. Há variantes da idéia da desvantagem flexível (alguns autores chamam de "desvantagens reveladoras" que expressam o vigor instantâneo de um macho, outros de "desvantagens dependentes-da-condição" expressas, proporcionalmente, em relação à condição do macho), mas a característica essencial de todos esses modelos é que o grau de expressão da exibição sexual informa a fêmea sobre a qualidade genética do macho.

**A resistência a doenças e a hipótese da desvantagem**

A versão mais estudada da hipótese da desvantagem foi proposta por Bill Hamilton & Marlene Zuk (1982). Pressupõe-se que as exibições sexuais são indicadores confiáveis da resistência genética à doenças. Se os machos são capazes de mostrar um desenvolvimento completo das características sexuais secundárias somente quando livres de doenças, então, as fêmeas podem de fato estar fazendo diagnoses como se fossem veterinários quando se baseiam nas exibições para fazer suas escolhas. Esta versão particular da hipótese tem duas características que a tornam especialmente atraente. Primeiro, as doenças são agentes de seleção amplamente difundidos, logo a idéia poderia oferecer uma explicação geral para a seleção de machos com caracteres desvantajosos. Segundo, as doenças têm a propriedade de desenvolver variantes, de maneira contínua, portanto impondo novas barreiras seletivas, constantemente. A importância disto pode ser ilustrada com um exemplo hipotético.

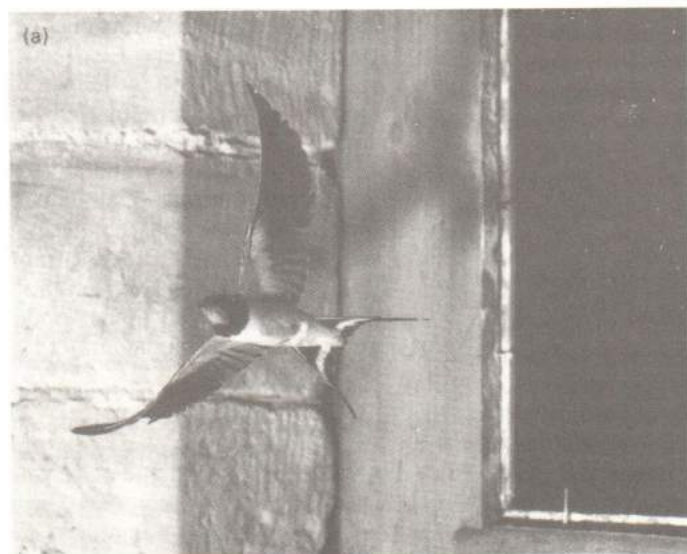
**Exaurindo a variação genética**

Suponha que um fazendeiro queira selecionar tamanhos coporais maiores em uma população de porcos. Ele pega o macho e a fêmea mais pesados para iniciar a nova cria e repete esta prática por várias gerações. O que acontecerá? Assumindo que há certa variação genética em peso corporal, a princípio, a seleção será razoavelmente efetiva, mas logo o estoque se tornará menos variável geneticamente quanto ao peso corporal, porque se permitiu que apenas poucos genótipos se reproduzissem (os mais pesados). Quando a variação genética fica "esgotada", a seleção deixará de ser efetiva para a mudança do tamanho corporal. Do mesmo modo,

**Quadro 8.2** *Um estudo de caso: a cauda da andorinha.*

O teste da hipótese de Hamilton-Zuk não é simples e direto. Por exemplo, não é suficiente mostrar apenas que as fêmeas preferem machos com baixa incidência de parasitoses. Elas podem fazer isso não apenas porque estão à procura de bons genes para a prole, mas simplesmente porque querem evitar infecções durante o ato de acasalamento ou porque desejam um parceiro capaz de dar um cuidado parental eficiente (machos intensamente parasitados podem estar debilitados). Os quatro pressupostos-chave que precisam de teste são: (a) os parasitas reduzem o valor adaptativo do hospedeiro; (b) a resistência ao parasita é genética; (c) a resistência aos parasitas é indiretamente sinalizada pela elaboração de ornamentos sexuais; (d) as fêmeas preferem machos com sinais mais elaborados. Todos os quatro fatores foram demonstrados em um estudo detalhado da andorinha *Hirundo rustica*, na Dinamarca por Anders Pape Møller (1988, 1989, 1990).

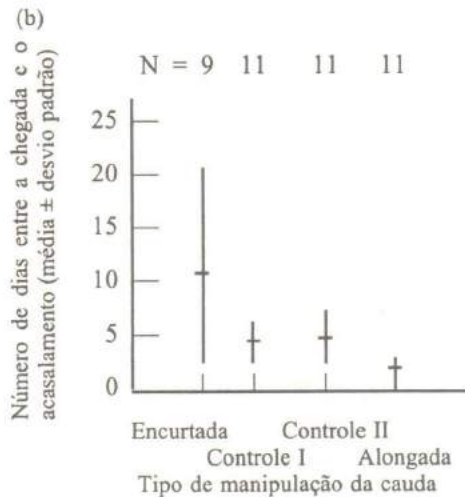
A andorinha *H.rustica* é uma ave monogâmica e insetívora, que se alimenta em vôo e nidifica com frequência em colônias em edificações rurais. Há pouca diferença entre os sexos, exceto pelo fato dos machos terem as penas externas da cauda mais alongadas, as quais são exibidas em vôo ou em repouso para atração de fêmeas. (Fig. a). Apesar da expectativa geral de que



(a) Um macho da andorinha *H.rustica* em vôo, exibindo as penas externas alongadas da cauda. Cortesia da FLPA. Foto de Hugh Clark.

a seleção sexual seja menos intensa em espécies monogâmicas do que em espécies poligâmicas como na viúva (ver acima), ainda assim haverá competição entre machos desta espécie por causa da vantagem com o acasalamento mais cedo. Isto leva a um maior sucesso reprodutivo não apenas porque há maior disponibilidade de alimento no início da estação, mas também porque a reprodução precoce aumenta a chance de produzir mais ninhadas ao longo do ano. Assim, os machos competem a fim de formar casais o mais cedo possível.

Em primeiro lugar, Møller mostrou que as fêmeas preferiam machos com caudas mais longas. Machos com caudas alongadas experimentalmente acasalavam mais rapidamente e também eram preferidos pelas fêmeas que procuravam parceiros extra-casal (Fig. b). Como resultado do acasalamento mais cedo, os machos com cauda alongada tinham mais chance de produzir duas crias em uma estação e, assim, desfrutavam maior sucesso reprodutivo. Então, por que os machos não apresentavam este crescimento extra da cauda naturalmente? A resposta é porque há um custo. Os machos com caudas alongadas experimentalmente tinham desvantagem no forrageamento; capturavam presas menores e menos adequadas, e desenvolviam penas de menor qualidade e caudas mais curtas depois da próxima muda, provavelmente como resultado de deficiência alimentar. Assim, demoravam mais para atrair uma parceira no ano seguinte, apresentando uma diminuição no sucesso reprodutivo.



b) Machos da andorinha *H. rustica* com caudas alongadas experimentalmente acasalam-se mais cedo do que indivíduos controle (I, com penas cortadas e coladas na mesma posição; II, não manipulados) enquanto os machos com caudas encurtadas acasalam-se por último. Dados de Møller (1988).