

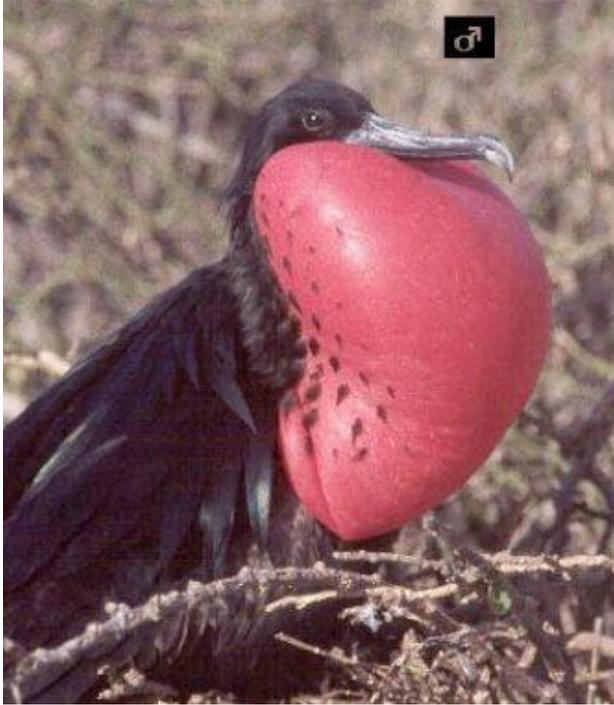
Curso de Evolución 2024
Facultad de Ciencias
Montevideo, Uruguay

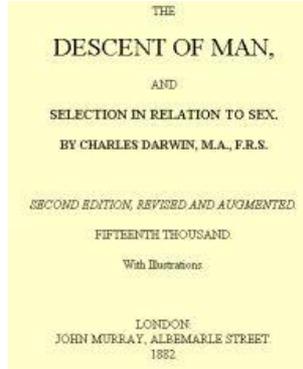
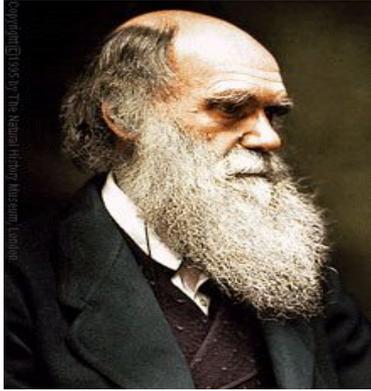
<http://eva.fcien.universidad.edu.uy/>

<https://www.youtube.com/@CursoEvolucion/videos>



6. Selección sexual. Concepto de eficacia darwiniana inclusiva.
Evolución de sistemas sociales.





Charles Darwin

1871- La selección en relación al sexo

(antecedentes en artículo de 1858 y en el Origen de las especies)

“la ventaja que tienen ciertos individuos sobre otros del mismo sexo y especie solamente con respecto a la reproducción”

Problemas:

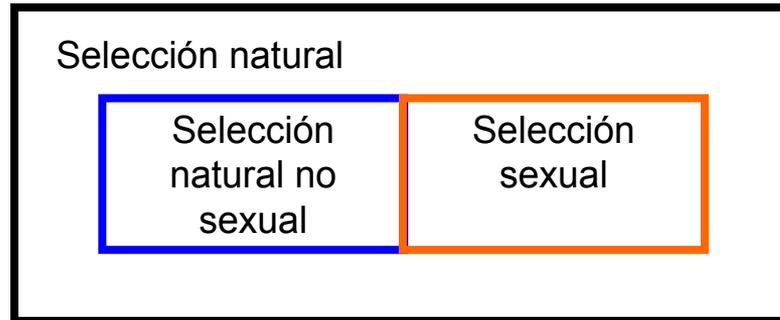
- caracteres “no adaptativos” con respecto al ambiente
- caracteres epigámicos, que hacen al dimorfismo sexual
- limitación de la reproducción de los organismos, al extremo de castas estériles en insectos sociales

SELECCIÓN SEXUAL

Proceso especial que modela los mecanismos anatómicos, fisiológicos y de comportamiento que tienen lugar poco antes o al mismo tiempo que el apareamiento y son útiles en el proceso de obtener pareja

Proceso que modela los mecanismos que optimizan la obtención de pareja, la cópula y el cuidado de las crías (Wilson, 1975)

Se trata de un tipo particular de selección natural



Reproducción sexual

costos

actividad biológicamente costosa
recorta inversión genética individual a la mitad

beneficios

aumento de la gama de variación potencial de la población —¿beneficios a nivel individual ?

- ante cambios en el medio ambiente
- reducción de competencia entre hermanos
- cambios en el medio biótico (Hipótesis de la Reina Roja)

Reproducción sexual



anisogamia



anisogamia

machos



espermatozoides



pequeños,
abundantes y móviles



gasto energético bajo
(por gameto)

hembras



óvulos



grandes y
escasos



gasto
energético
alto

Bateman (1948), en base a las ideas de Darwin

La observación central: debido a la anisogamia (en la cual basamos la distinción entre machos y hembras), la selección sexual afecta más fuertemente a los machos; a su vez, ésto favorece los roles sexuales convencionales (cuidado parental sesgado hacia las hembras y dimorfismo sexual sesgado hacia los machos).

Antes de seguir adelante, anotamos:

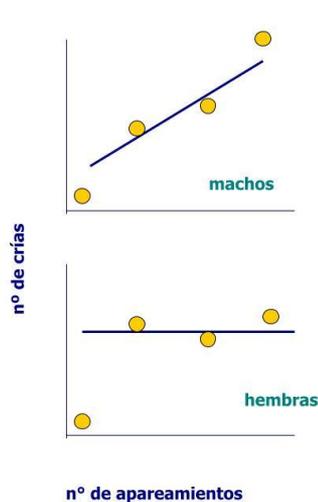
- así planteada, la teoría aborda un número importante de casos
- dicho ésto, la diversidad biológica incluye muchas otras situaciones, aún para especies con reproducción sexuada (múltiples sexos, sexo sin cromosomas sexuales, sexo facultativo, dominancia de la fase haploide en el ciclo vital...)
- la selección sexual es importante para abordar esos casos, pero vamos a restringirnos al caso “estándar” (machos y hembras, sexo completamente heredable...).

“..bajo condiciones de vida complejas, y a veces cambiantes...”

El estudio de Bateman

En *Drosophila* (variación en el número de descendientes):

- mayor varianza reproductiva en machos
- éxito reproductivo más dependiente del número de cópulas en machos



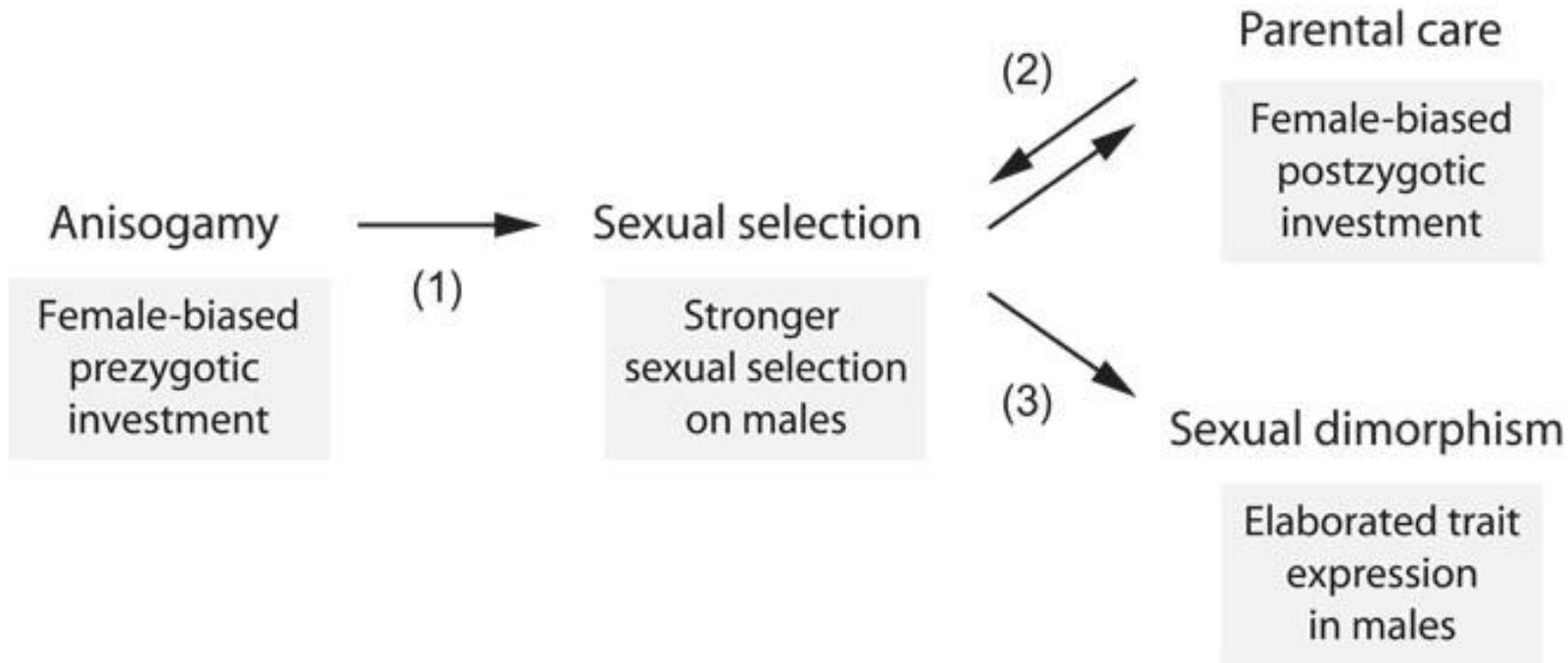
Drosophila melanogaster
Bateman, 1948

Cuestionamientos

- dificultades para reproducir los resultados
- existen numerosas excepciones (contraejemplos); los roles sexuales no están tan claramente definidos, o pueden no ser siquiera fijos
- factores adicionales o alternativos, como los del ambiente (alternativas: modelos neutrales con respecto al género)
- sesgos culturales en la elaboración de las hipótesis

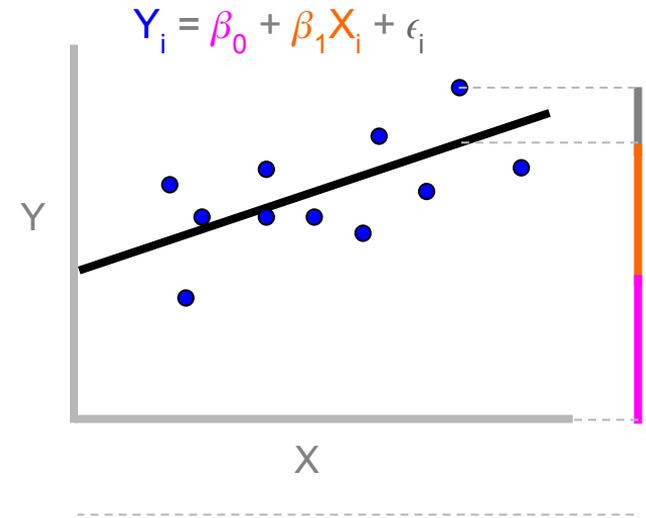
Contraejemplos





Indicadores

- **Oportunidad de selección:** mayor varianza en éxito reproductivo en machos que en hembras. Métrica: ΔI diferencia entre varianzas reproductivas normalizadas de éxito reproductivo entre ambos sexos.
- **Oportunidad de selección sexual:** mayor varianza en éxito de apareamiento en machos que en hembras. Métrica: ΔI_s diferencia entre varianzas normalizadas de éxito de apareamiento entre ambos sexos.
- **“Gradiente de Bateman:”** Intensidad media y dirección de la selección sexual. Correlación entre ambos factores. $\Delta\beta_{SS}$ Diferencia entre las pendientes de la regresión simple del éxito reproductivo contra el éxito de apareamiento. **Usando métodos filogenéticos comparativos.**

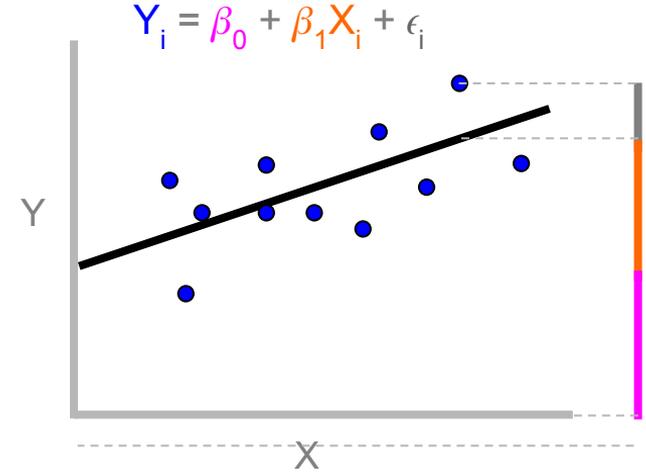


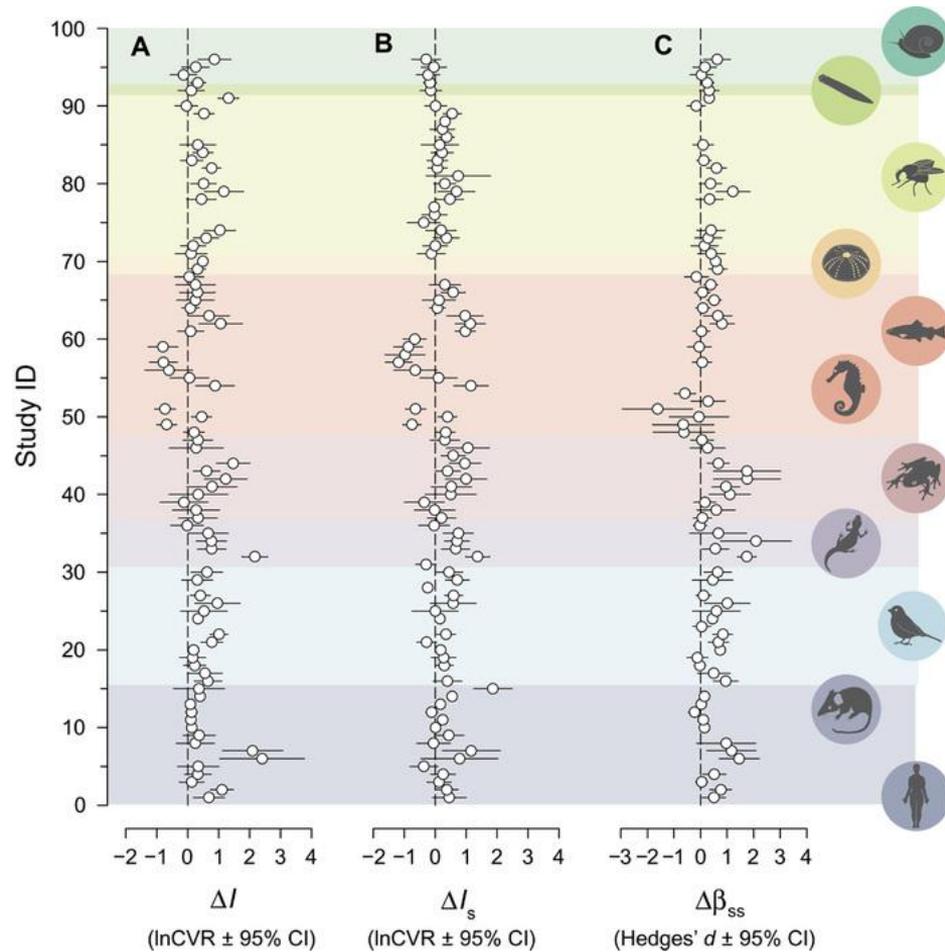
Para discutir

- **Oportunidad de selección:** mayor varianza en éxito reproductivo en machos que en hembras.
- **Oportunidad de selección sexual:** mayor varianza en éxito de apareamiento en machos que en hembras.
- **“Gradiente de Bateman:”** Intensidad media y dirección de la selección sexual. Correlación entre ambos factores. $\Delta\beta_{SS}$

Hipótesis

- Nula
- Alternativa(s)
- Predicciones del modelo Darwin-Bateman





hembras ➔ recurso limitante para el éxito reproductivo de los **machos**



alta varianza en la división del recurso



éxito reproductivo diferencial



evolución de caracteres sexuales secundarios
en el sexo más competitivo

La inversión reproductiva asimétrica se traduce en un **conflicto**



machos **diferentes estrategias** **hembras**

competir por parejas

selectividad

desarrollar comportamientos
y estructuras para localizar y
atraer parejas

Principio de Bateman (1948)

Selección sexual: escenario estándar

selección intrasexual

**competencia entre
machos**

selección intersexual

(epigámica)

**elección por parte de la
hembra**

Formas de competencia por pareja

Caracteres favorecidos en el sexo que compete

arrebatos
“scrambling”

búsqueda temprana y localización de pareja
desarrollo de órganos sensoriales y locomotores

resistencia

habilidad para permanecer activo reproductivamente por períodos prolongados

enfrentamientos

1. caracteres que aumenten éxito en las peleas
2. tácticas alternativas de apareamiento de los competidores inferiores

elección de pareja

1. caracteres morfológicos y comportamentales de atracción y estimulación de la pareja
2. oferta de alimentos, territorios, sitios de nidificación etc.
3. tácticas alternativas de apareamiento – cópula forzada

Formas de competencia por pareja

competencia
espermática

Caracteres favorecidos en el sexo que compete

1. Vigilancia de la pareja, secuestro, cópulas frecuentes, formación de tapones u otras formas de prevenir cópulas con rivales
2. Habilidad para desplazar esperma rival, producción de abundante esperma

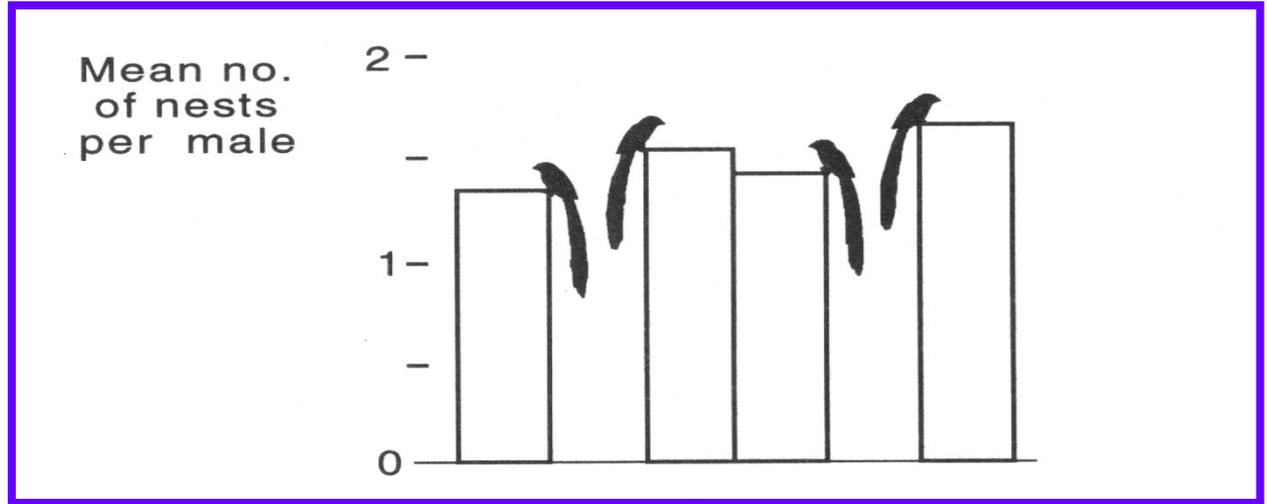
Modificado de Andersson, M. and Y. Iwasa. 1996. Trends in Ecology and Evolution

Dimorfismo sexual



Darwin: caracteres sexuales secundarios evolucionarían por preferencias de las hembras

Experimento de Andersson



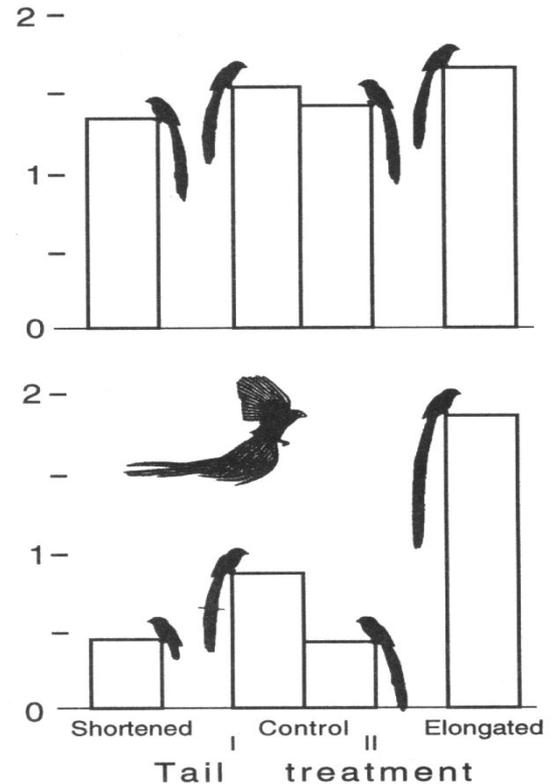
machos asignados al azar a cuatro grupos:

- control : intactos
 - tratamiento 1: cortarles la cola
 - tratamiento 2: cortarles la cola y volver a pegárselas (control sobre efecto de la manipulación)
 - tratamiento 3: alargarlos la cola (pegándoles un pedazo adicional)
- no hubo diferencias significativas en el número de nidos por macho antes de los tratamientos

Resultados

- el largo de la cola afecta probabilidad de éxito en el cortejo y, como consecuencia, la eficacia darwiniana
- en éste y otros casos (aunque aquí no lo demostramos), la selección sexual y no sexual pueden tener efectos contrapuestos
- la exageración del carácter resultará de un balance (costo no sexual vs. beneficio sexual)

Mean no.
of nests
per male



Teoría de la elección de pareja

¿Por qué las hembras eligen machos con costosos ornamentos?

1. Beneficios genéticos indirectos

Procesos fisherianos – Fisher 1930

Mecanismos indicadores – Zahavi 1975
 (“handicap”) - Hamilton y Zuck 1982

2. Beneficios fenotípicos directos

Resistencia a enfermedades

Mayor fecundidad o mejor cuidado parental

3. Sesgo sensorial

Intensidad de la selección sexual

Depende del grado de competencia por pareja

diferencia en el **esfuerzo parental** entre sexos

proporción sexual operacional

Costos de la selección sexual

señalización y búsqueda de pareja – aumenta riesgo de predación

luchas por territorio y hembras- más probabilidad de daños

corporales y muerte

tamaño corporal grande – altos costos en forrajeo y mantenimiento

Hasta aquí

- selección sexual como tipo particular de selección natural
- puede dar cuenta de caracteres epigámicos
- competencia intrasexo (comunmente entre machos)
- elección de pareja (típicamente por parte de las hembras)
- balances entre selección sexual y selección no sexual

Limitación del esfuerzo reproductivo

- **observación 1**: casi todos los organismos postergan en alguna medida su reproducción, y limitan la inversión reproductiva
- **observación 2**: el caso extremo de las castas estériles de los insectos sociales
 -
 - si la selección se basa en el éxito reproductivo de los organismos, ¿puede dar cuenta de estas observaciones?

Los insectos sociales y el concepto de eficacia inclusiva (Hamilton, 1964.... o Darwin, 1859 y otros)

éxito reproductivo

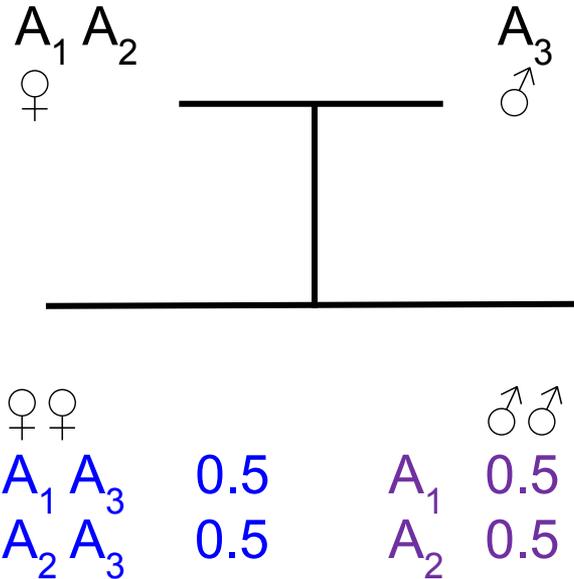
- directo (propio)
- indirecto (el de los parientes x r)

r	parentesco descendiente	otro parentesco
0,5	hijos	hermanos completos
0,25	nietos	medio hermanos, sobrinos
0,125	bisnietos	primos

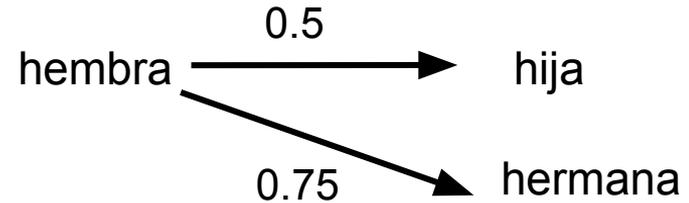
Selección por parentesco – proceso por el que un acto altruista se ve favorecido por producir beneficios para individuos emparentados

Haldane: “debería estar dispuesto a dar mi vida por más de dos hermanos, más de cuatro primos”....

Las hormigas (y también las abejas) son haplodiploides



algunos parentescos (medios)
resultantes



siguiendo a Haldane, la hormiga debería ser más proclive a dar su vida por sus hermanas que a darla por sus hijas

Concepto de eficacia inclusiva

- no excluye cooperación entre organismos no emparentados
- pero predice una relación entre cooperación y parentesco
- identifica un sustrato genético (la haplodiploidía) favorable para la evolución de la socialidad: desigualdad de Hamilton

$$C < r B$$

C: costo

r: coef. de parentesco

B: beneficio

El altruismo es más común

entre individuos emparentados

en especies con bajos índices de dispersión desde el grupo de nacimiento

Rata topo africana (*Heterocephalus glaber*)

mamífero eusocial



Tucu-tucus



Ctenomys sociabilis



Ctenomys rionegrensis

- diferentes **grados de socialidad** permiten investigar contextos ecológicos y factores históricos, genéticos, etc., potencialmente involucrados en la evolución de sistemas sociales
- **contexto filogenético** permite evaluar el grado de independencia de los casos

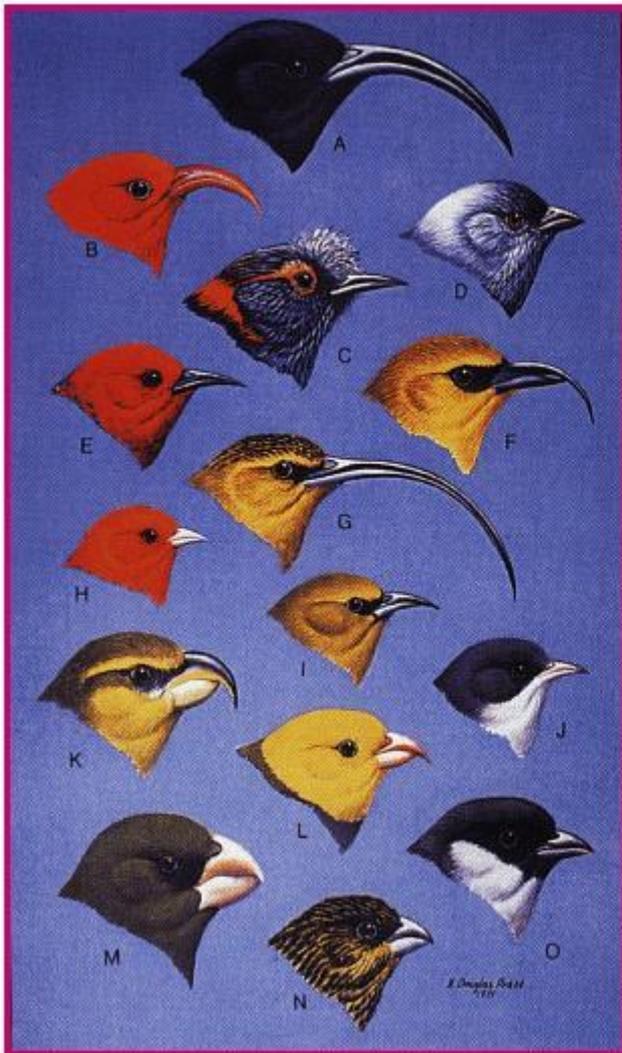
Otra modalidad de cooperación

- “ayudantes”
- juveniles permanecen en nido materno
- cooperan en el cuidado de hermanos
- implica al menos la postergación de la reproducción del juvenil



Hemos agregado

- concepto de eficacia inclusiva
- vínculo potencial entre cooperación y parentesco
- diversos grados de sacrificio/postergación de la reproducción



- radiación de un grupo de aves (fringílidos) en Hawaii
- divergencia adaptativa de picos (como en pinzones de Darwin)
- variación en coloración
 - ligada a cortejo
 - incluyendo reconocimiento específico

urracas



- al igual que el caso anterior, plantean la posibilidad de que la selección sexual tenga un papel en la formación de especies (especiación), o al menos en su persistencia

Síntesis

- la selección sexual es un tipo particular de selección natural
- la anisogamia es la base del “principio” de Bateman, que ofrece un marco de análisis para entender casos “estándar” y analizar la evolución de variantes y alternativas, incluyendo la reversión completa de roles

- la selección sexual contribuye a entender diversos fenómenos
 - caracteres epigámicos
 - cooperación
 - socialidad
 - reducción o eliminación de reproducción

- eficacia inclusiva: complemento del concepto de eficacia darwiniana estrictamente individual

- el papel de la selección sexual, su balance con la selección no sexual, y su importancia en la especiación son temas de muy activa investigación