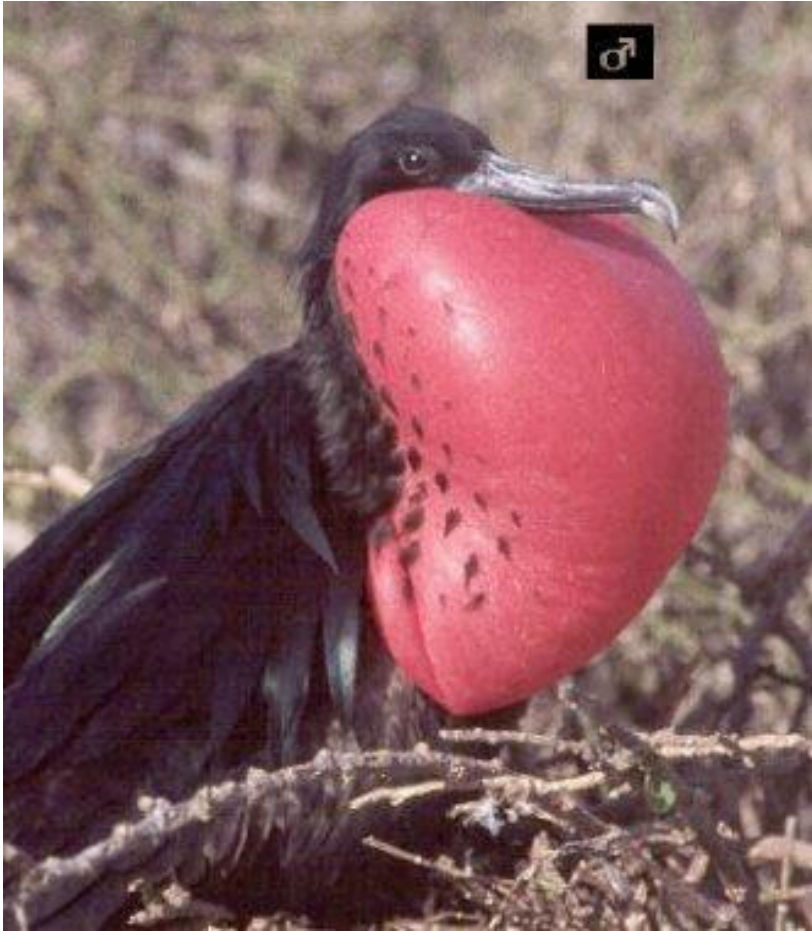
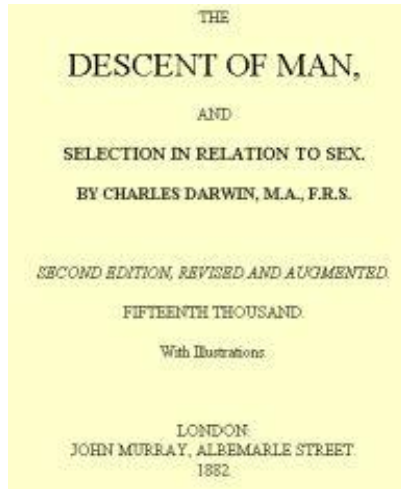
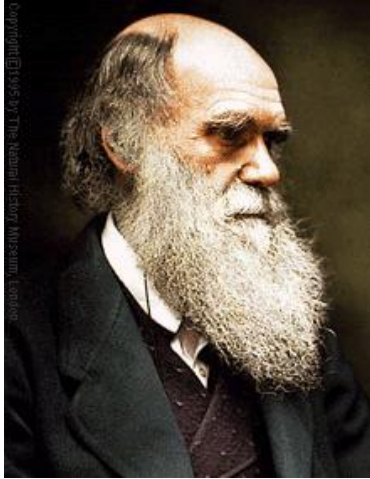


**Curso de Evolución 2020**  
**Facultad de Ciencias**  
**Montevideo, Uruguay**  
<http://evolucion.fcien.edu.uy/>  
<http://eva.fcien.udelar.edu.uy/>



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:

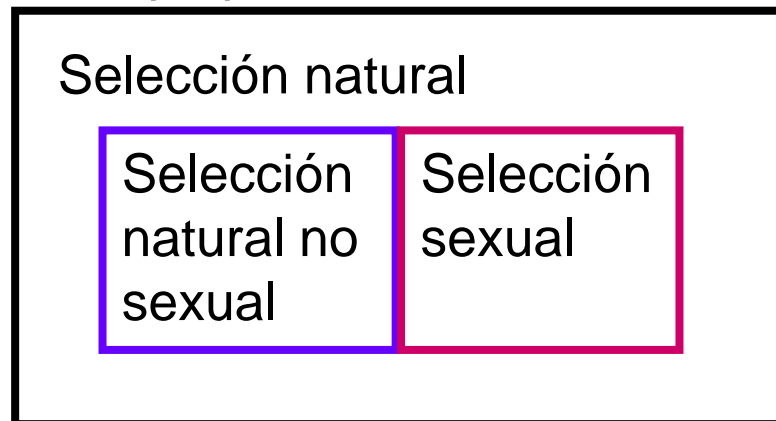
- caracteres “no adaptativos” con respecto al ambiente
- caracteres epigámicos, que hacen al dimorfismo sexual
- limitación de la reproducción de los organismos, al extremo de castas estériles en insectos sociales

# 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

hembras



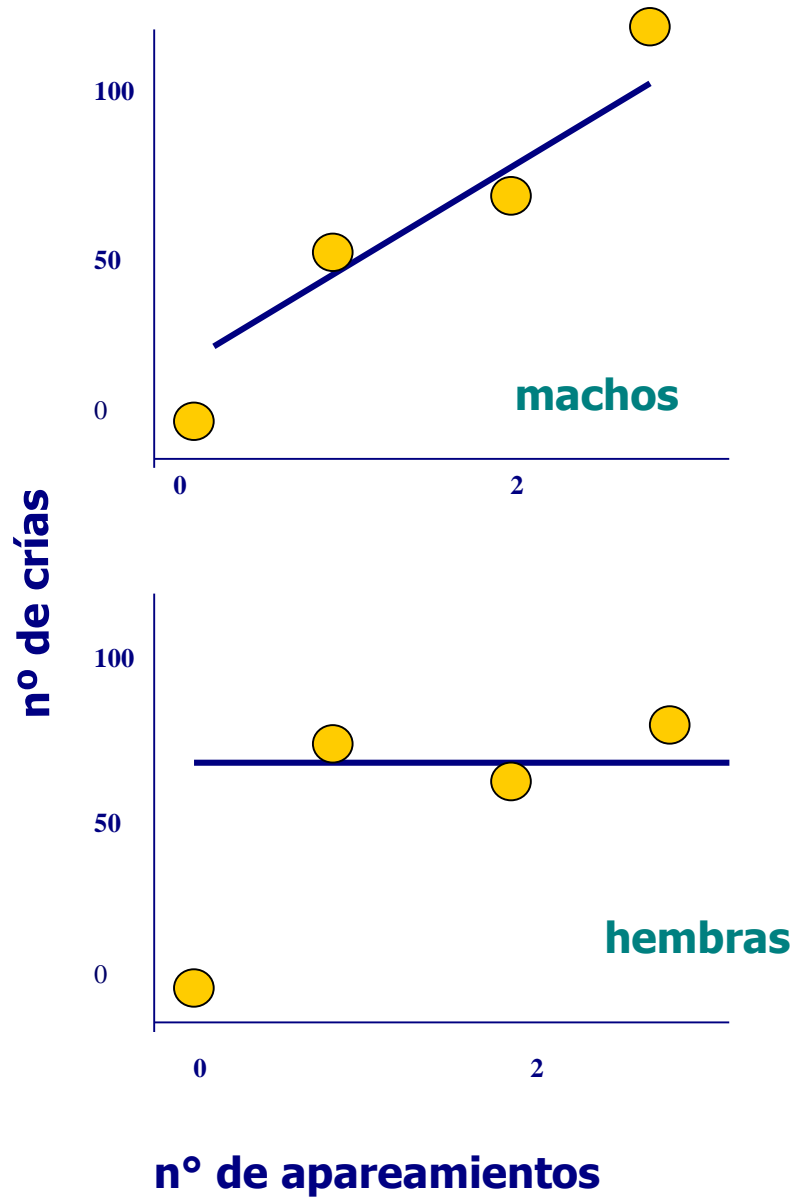
óvulos



grandes y  
escasos



gasto  
energético  
alto



*Drosophila melanogaster*

Bateman, 1948



**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**



## diferentes estrategias

### **machos**

- ✓ competir por parejas
- ✓ desarrollar comportamientos y estructuras para localizar y atraer parejas

### **hembras**

- ✓ selectividad

Principio de Bateman (1948)

# Selección sexual

**selección intrasexual**

**competencia entre  
machos**

**selección intersexual**

**(epigámica)**

**elección 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

## Caracteres favorecidos en el sexo que compete

competencia espermática

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



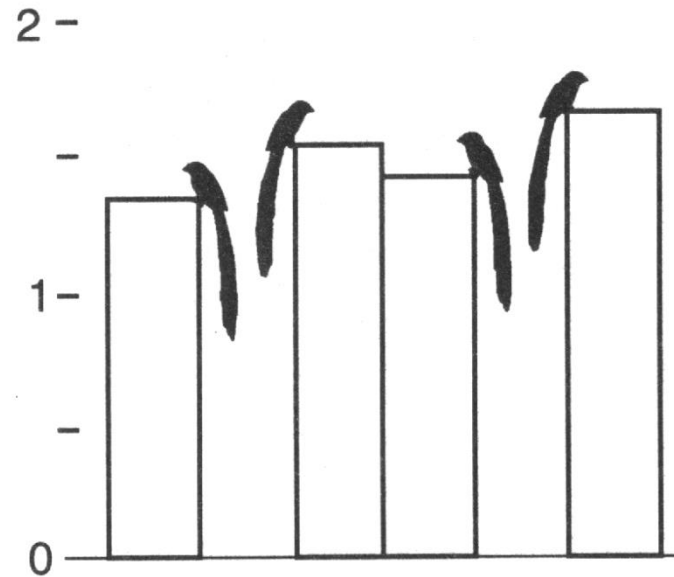
Darwin:  
caracteres sexuales  
secundarios evolucionarían por  
preferencias de las hembras



# Experimento de Andersson



Mean no.  
of nests  
per male

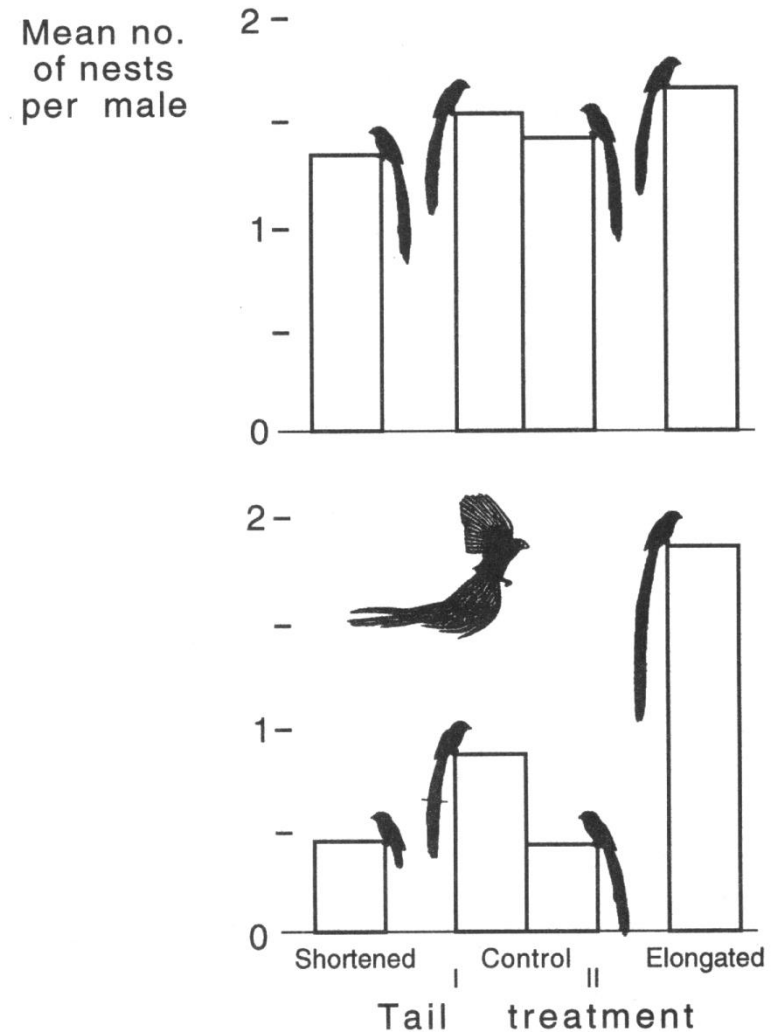


machos asignados al azar a cuatro grupos:

- 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)



# 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  
- 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

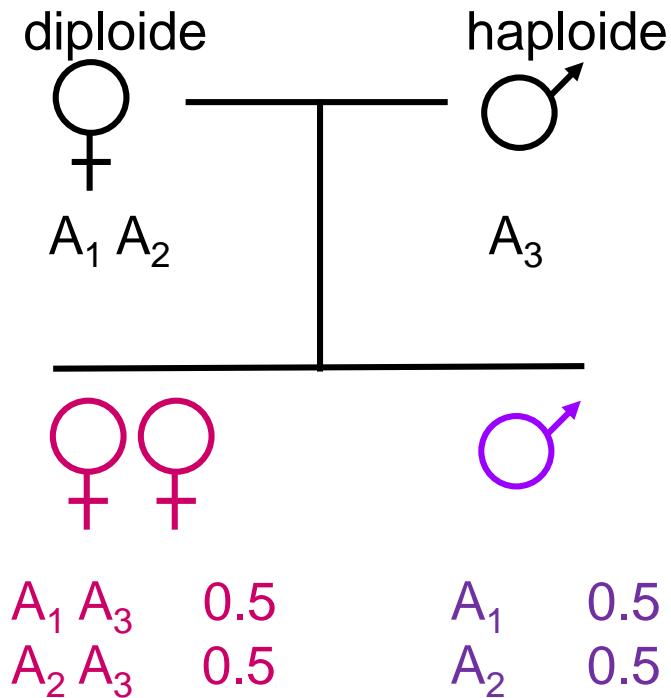
- directo (propio)
- indirecto (el de los parientes x  $r$ )

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

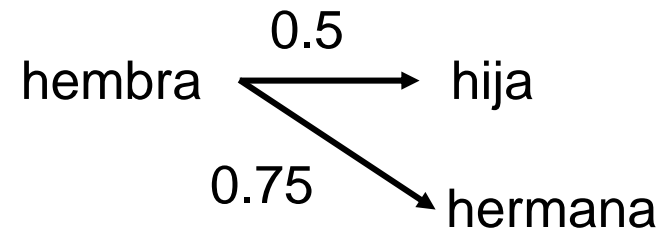
**Selección por parentesco** – proceso por el que un acto altruista se ve favorecido por producir beneficios para individuos emparentados

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 (promediales) 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

$$C < r B$$

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

- contexto ecológico



## 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

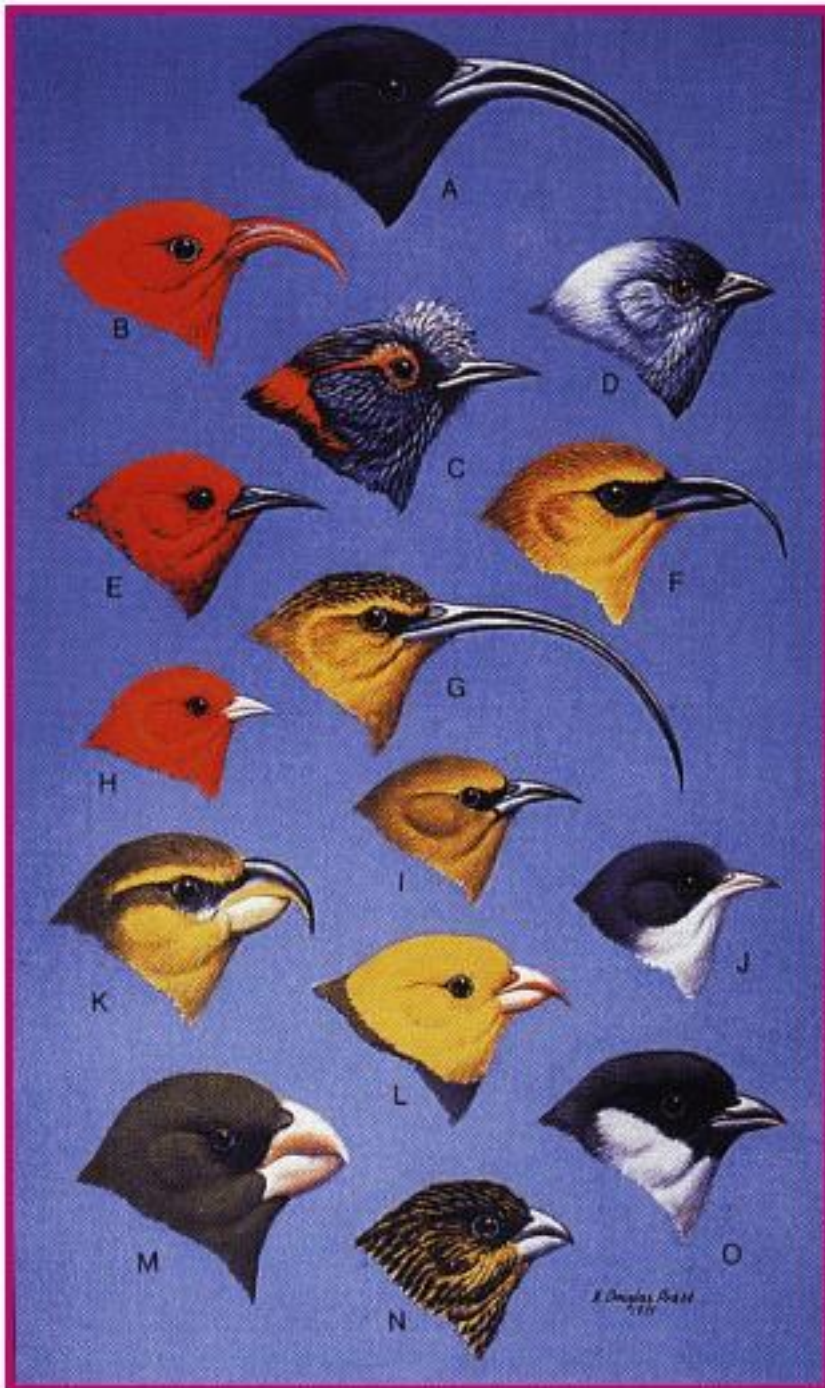
- “ayudantes”
- juveniles permanecen en nido materno
- cooperan en el cuidado de hermanos
- implica al menos la postergación de la reproducción del juvenil





## 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
- 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