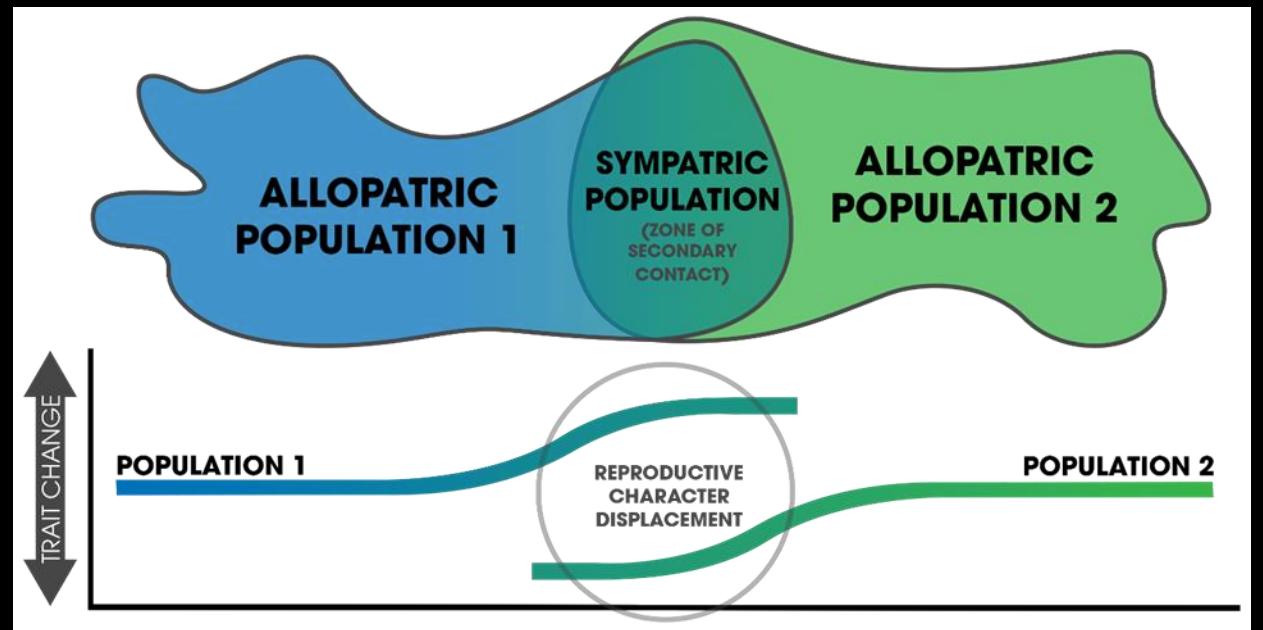
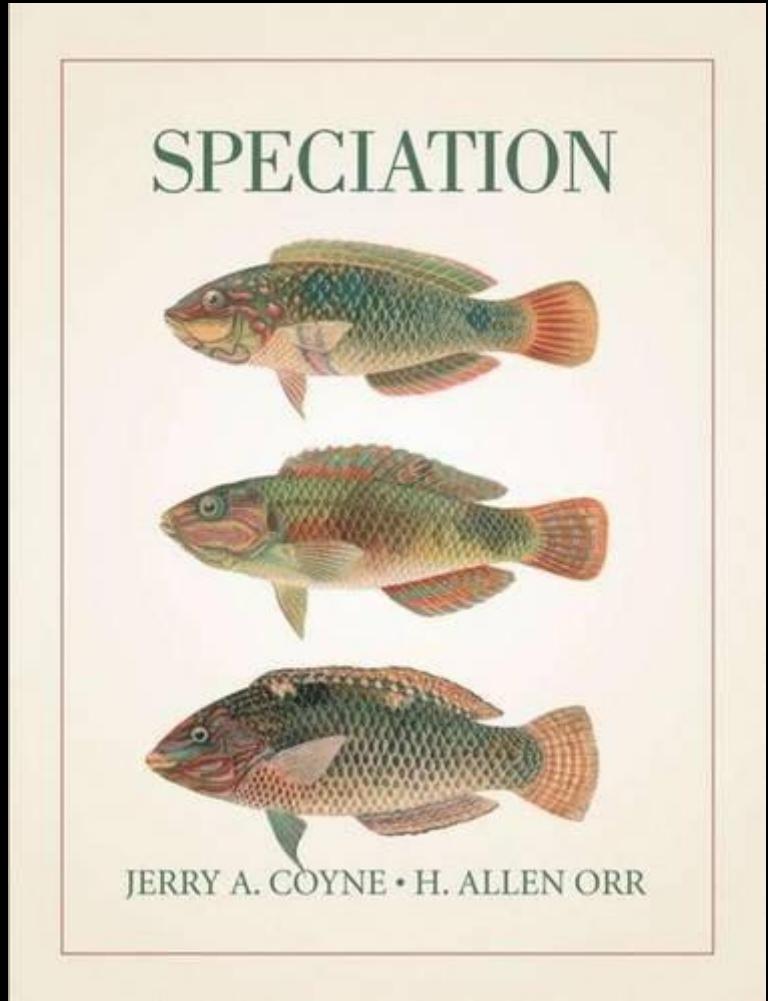
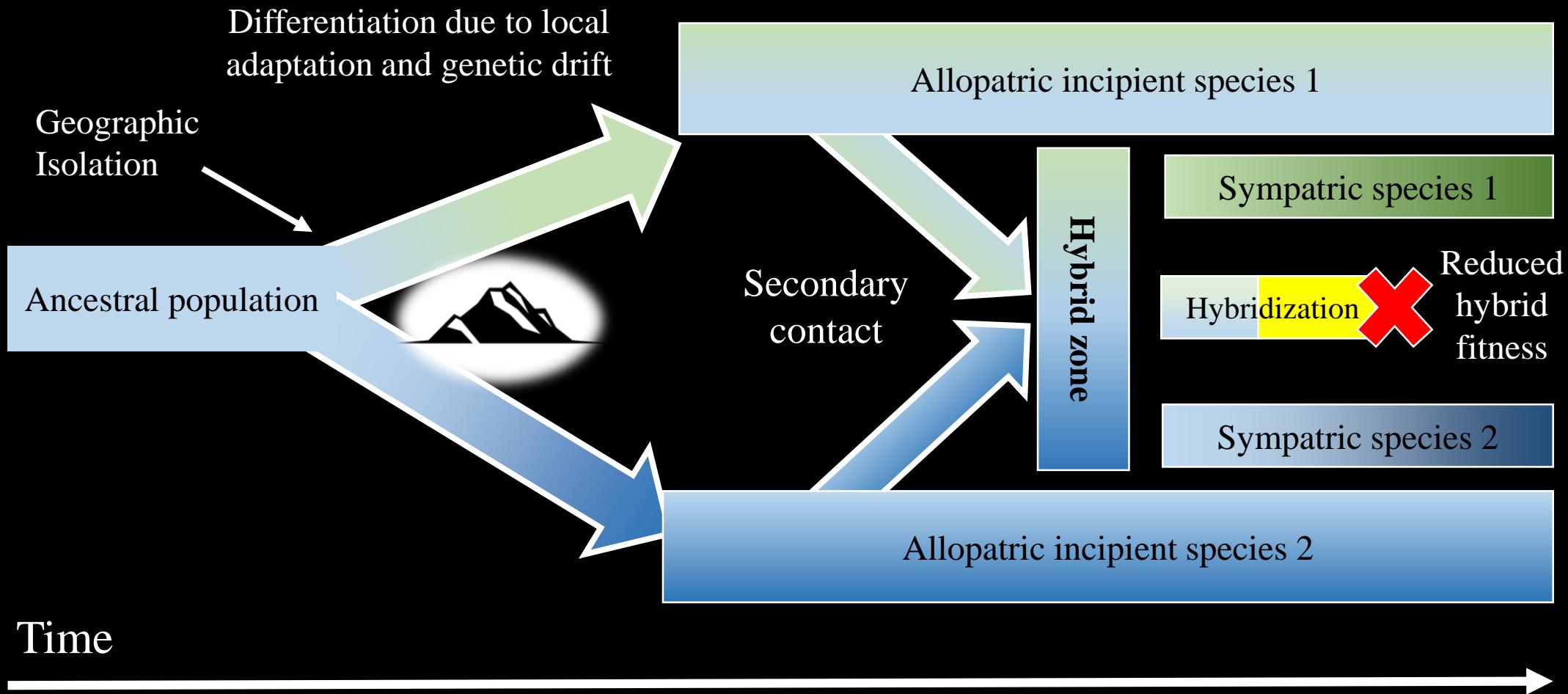


Reforzamiento del aislamiento reproductivo

Luis Rodrigo Arce Valdés

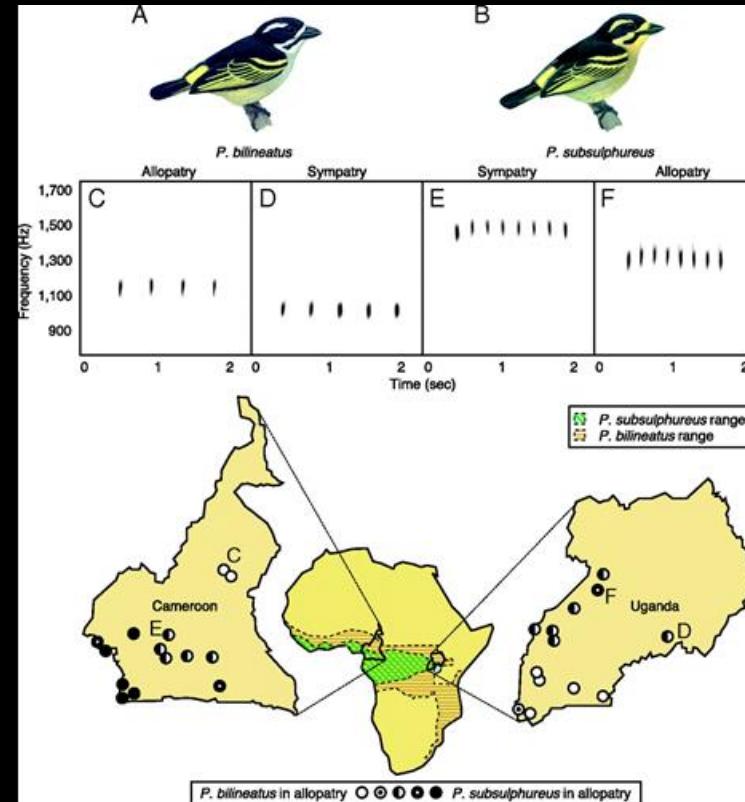
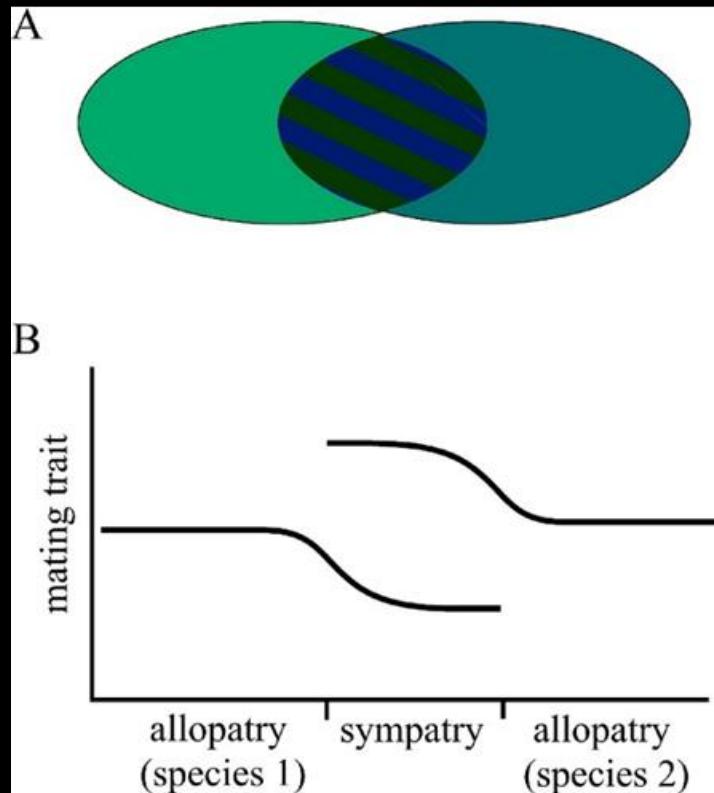


La teoría del reforzamiento explica como la selección natural puede incrementar el aislamiento reproductivo precigótico en simpatría



Desplazamiento de caracteres reproductivos *sensu* Howard, 1993 – *H-RCD*

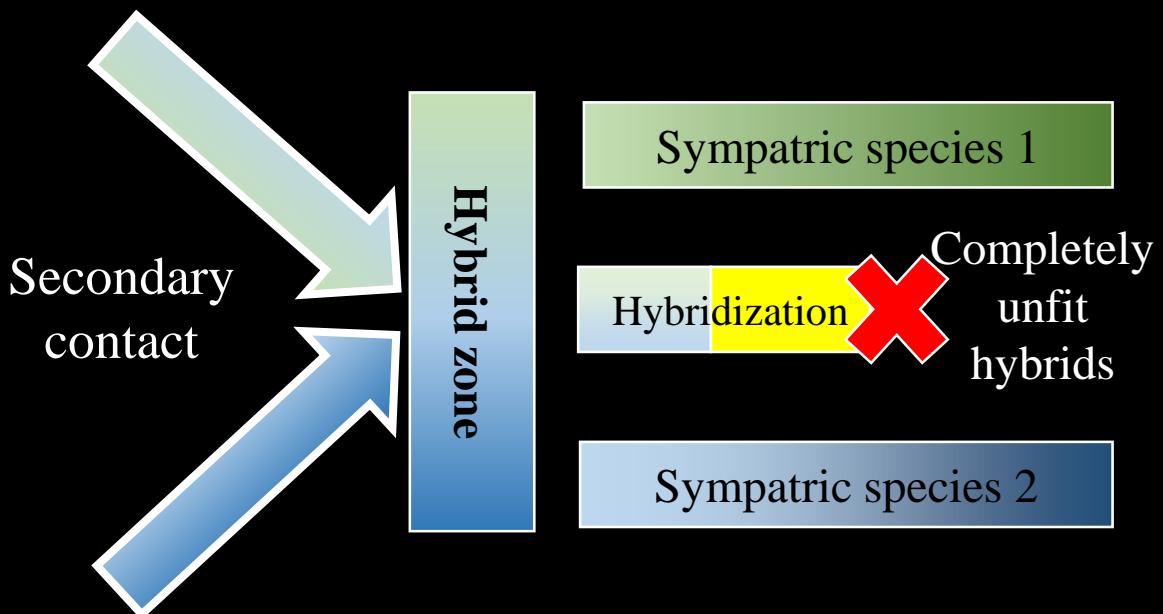
RCD describes a pattern of greater divergence of an isolating trait in areas of sympatry between closely related taxa than in areas of allopatry



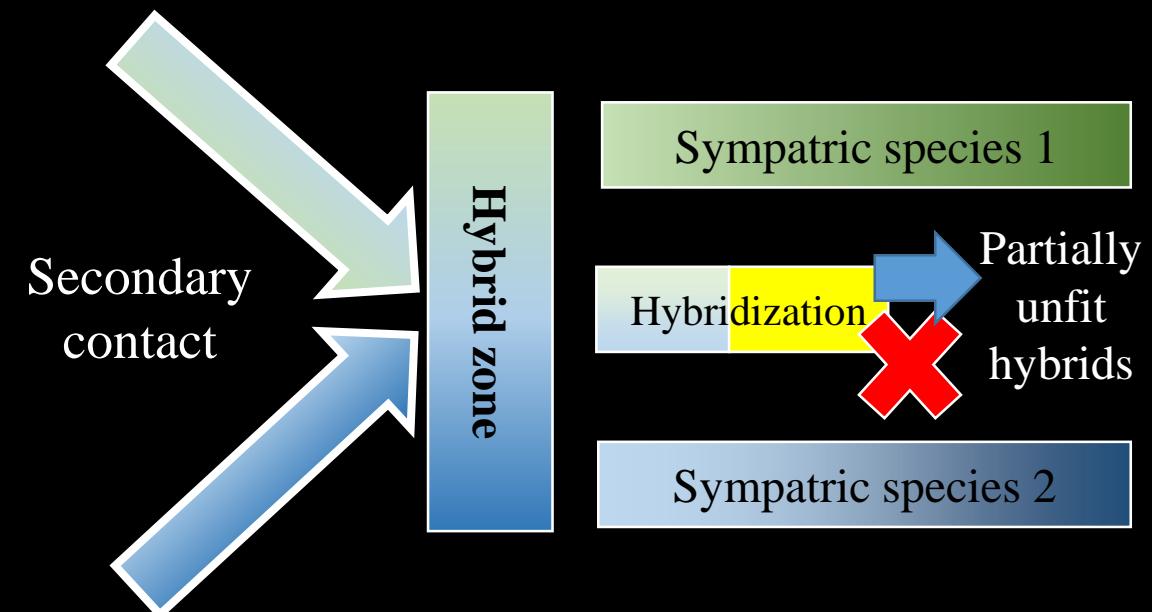
Desplazamiento de caracteres reproductivos *sensu* Butlin 1987 y Coyne & Orr 2004 – CO-RCD

[Butlin 1987] suggested the term RCD for an *increase in isolation* between taxa that are already *good species*.

Reproductive Character Displacement



Reinforcement



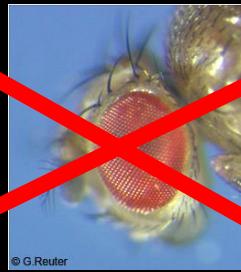
Reforzamiento: LOS DATOS



Evidencias experimentales del reforzamiento: Koopman 1950



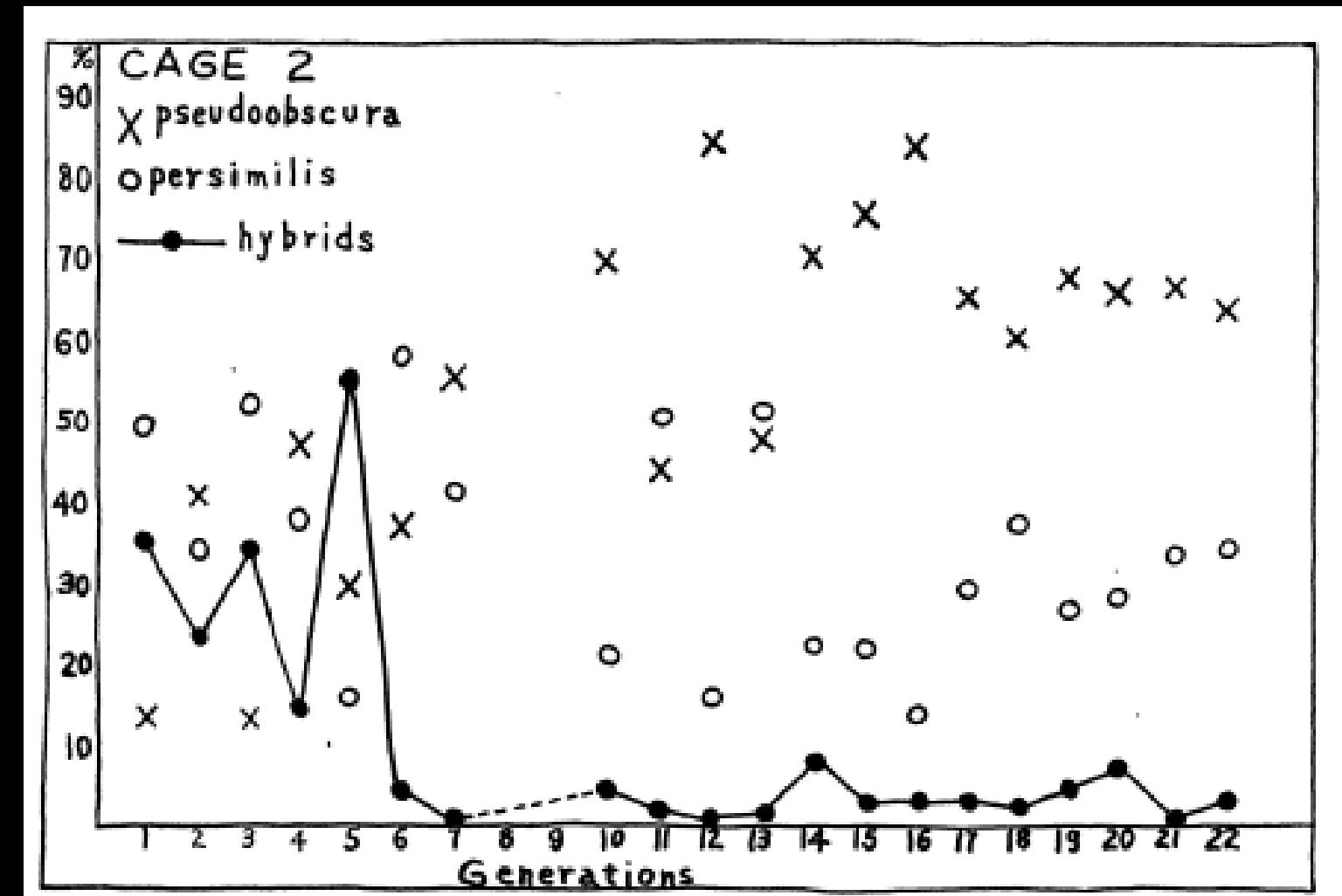
Glass (*D. pseudoobscura*)



Wildtype (Hybrids)



Orange (*D. persimilis*)



Evidencias experimentales del reforzamiento: Eliminación de híbridos



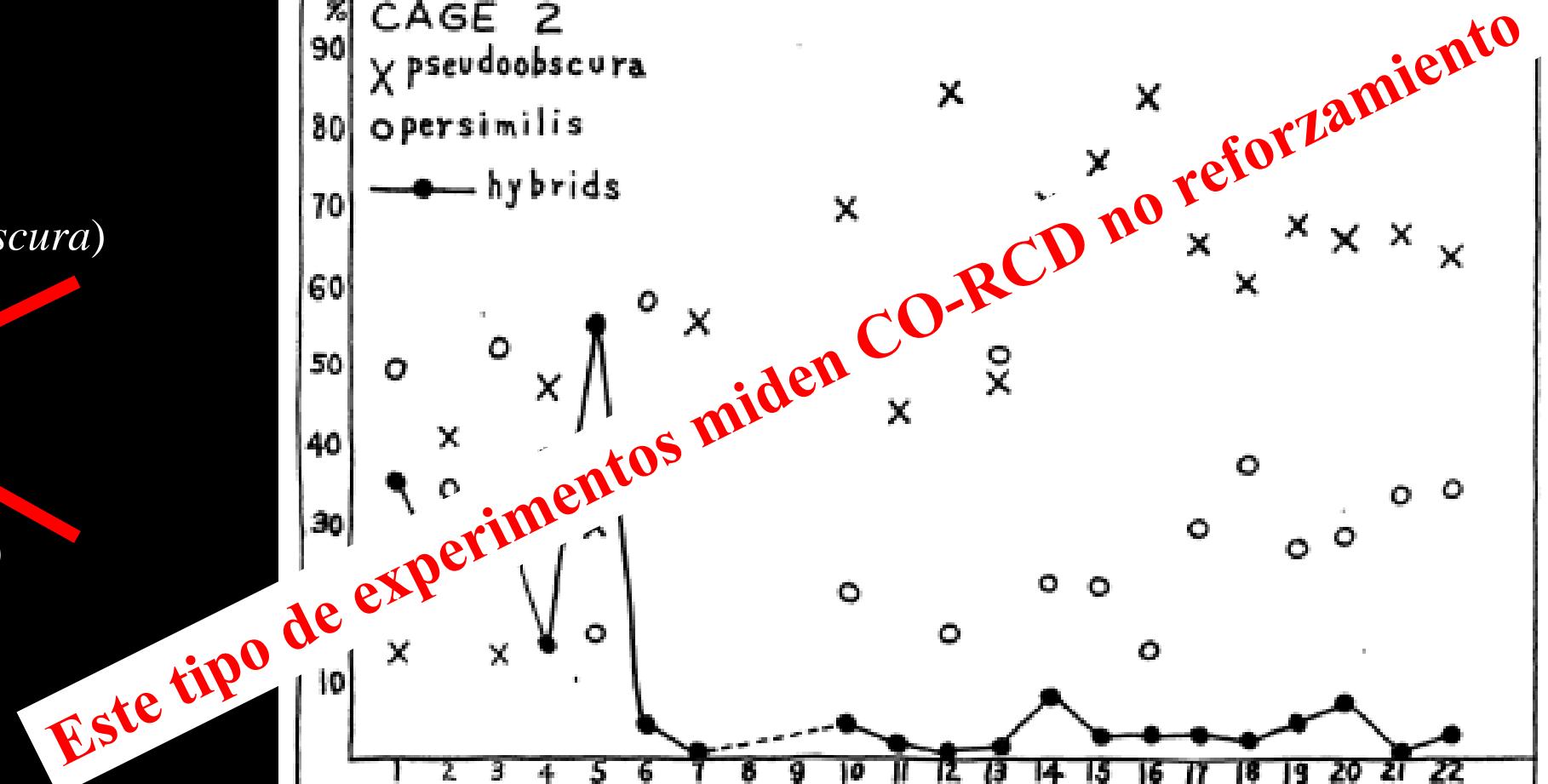
Glass (*D. pseudoobscura*)



Wildtype (Hybrids)



Orange (*D. persimilis*)

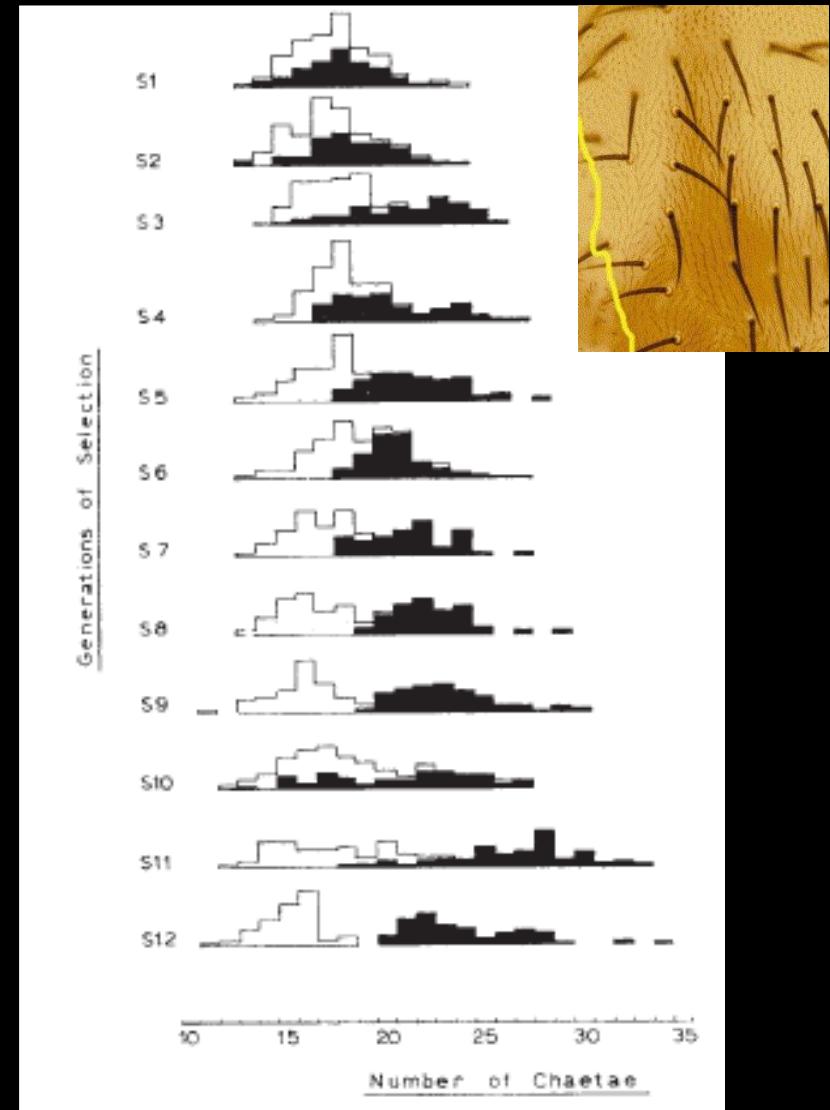


Koopman, 1950

Evidencias experimentales del reforzamiento: Evolución del aislamiento precigótico mediante selección disruptiva

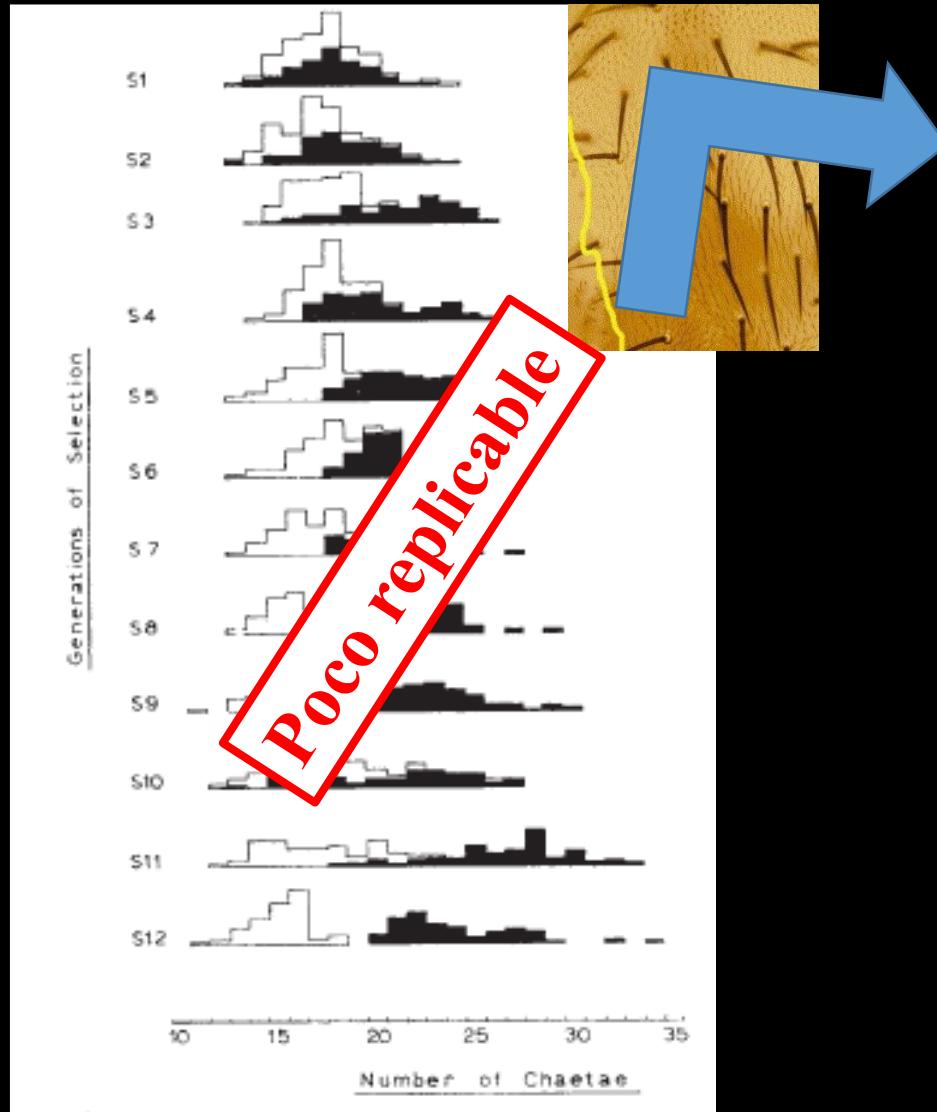
Cada generación:

1. Identificación de moscas hijas:
 1. Blanco = hijas de moscas de pocos pelos.
 2. Negro = hijas de moscas de muchos pelos.
2. Conteo de pelos en las moscas hijas.
3. Descarte de moscas con número de pelos intermedio.
4. Se permite la reproducción con elección.

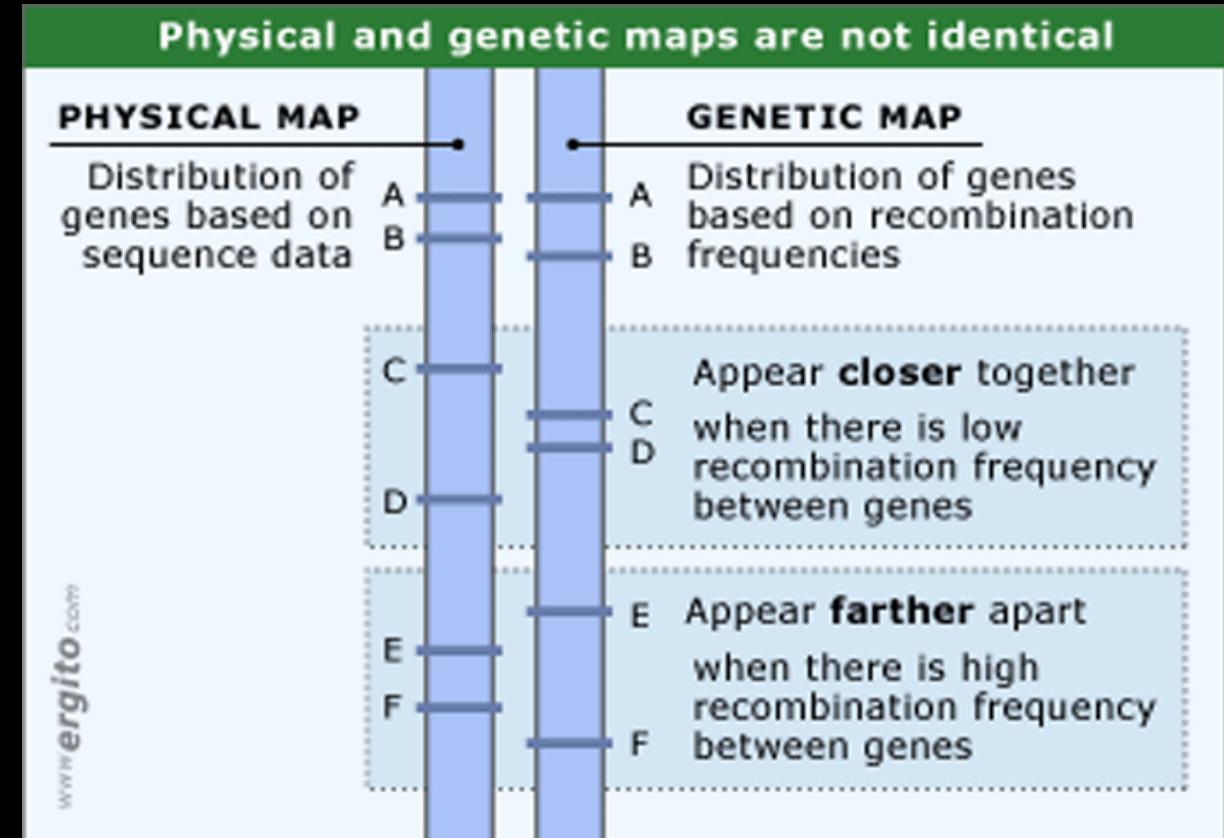


Thoday & Gibson 1962

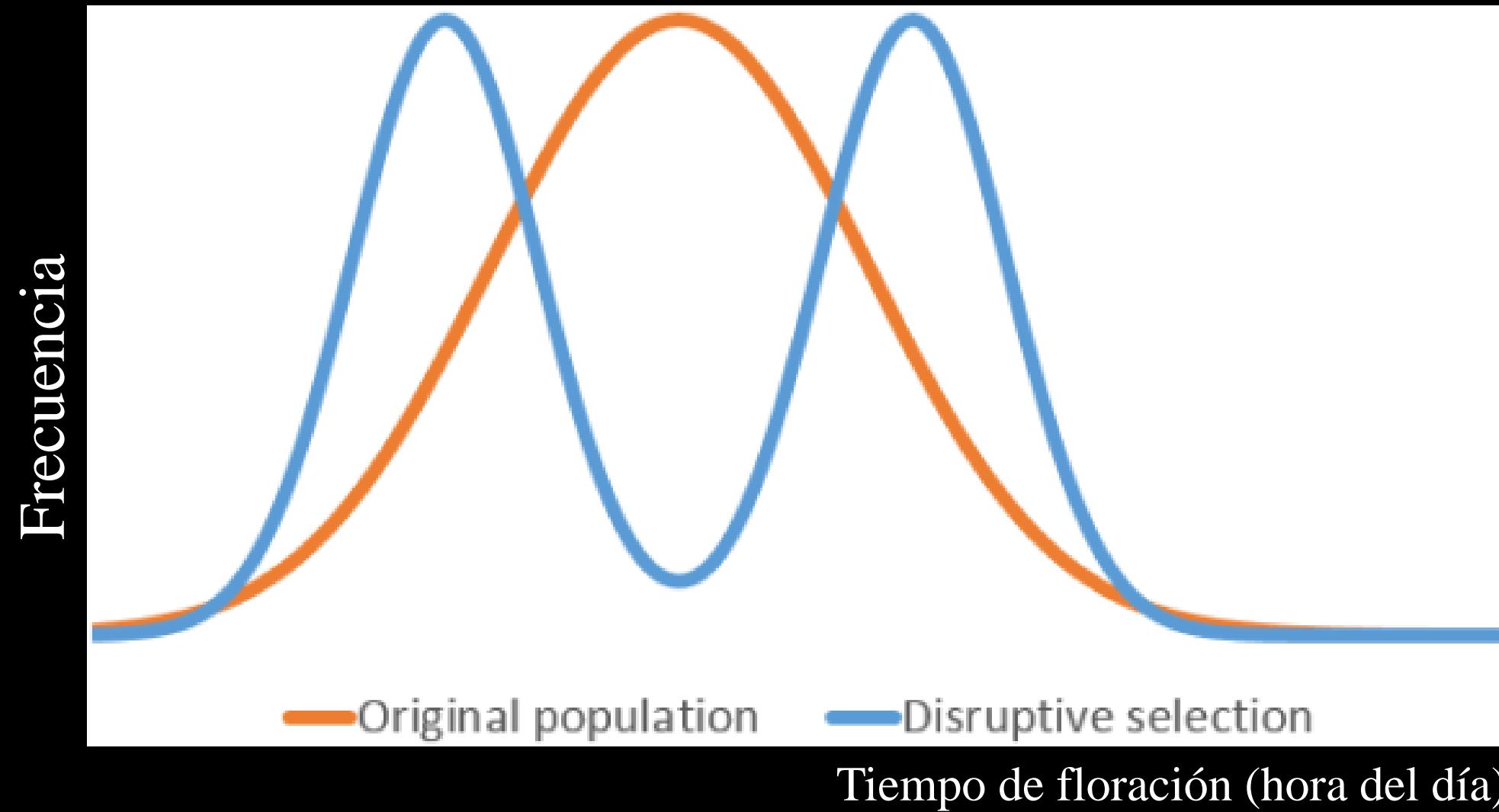
Evidencias experimentales del reforzamiento: Evolución del aislamiento precigótico mediante selección disruptiva



Requiere un alto desequilibrio de ligamiento entre el carácter seleccionado y un gen de *assortative mating*

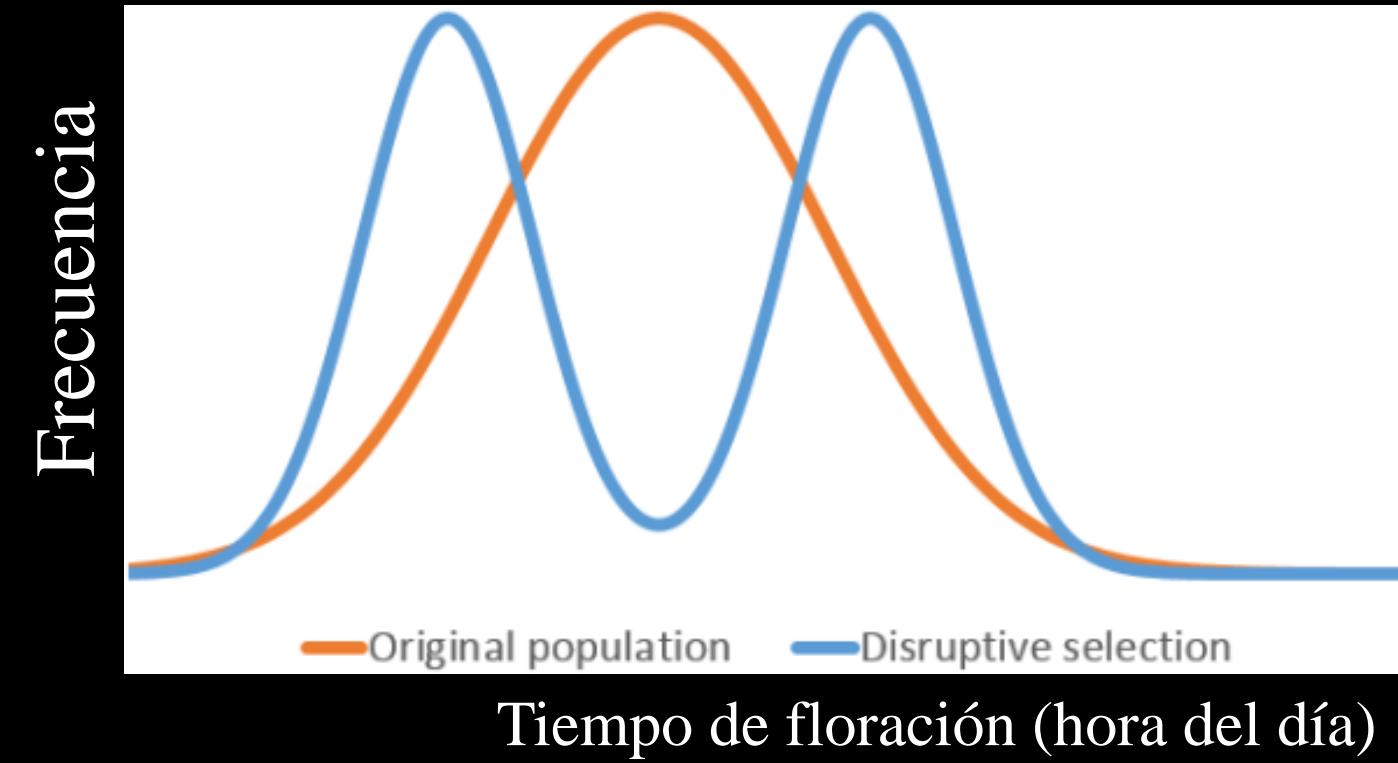
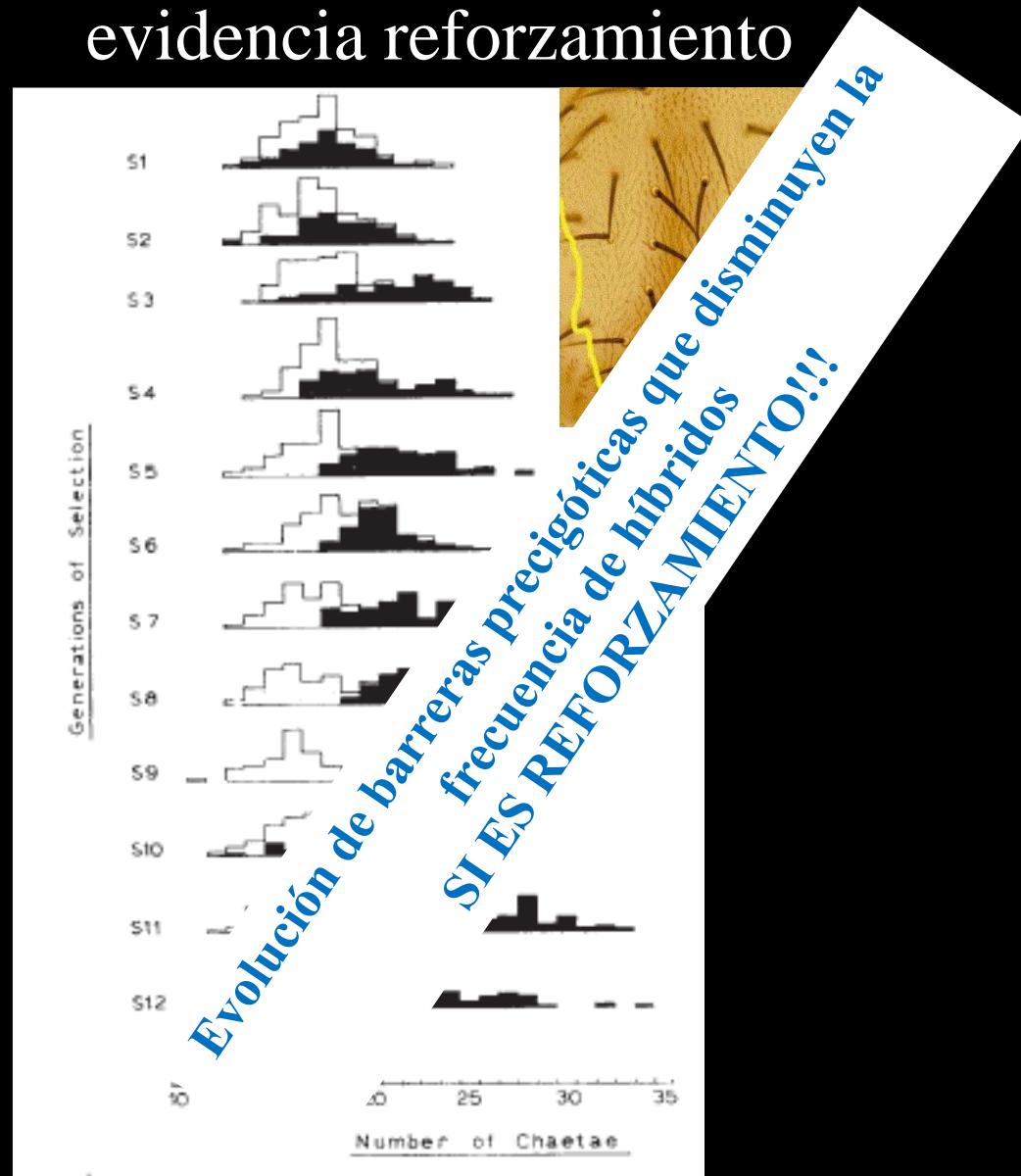


Evidencias experimentales del reforzamiento: Evolución del aislamiento precigótico mediante selección disruptiva



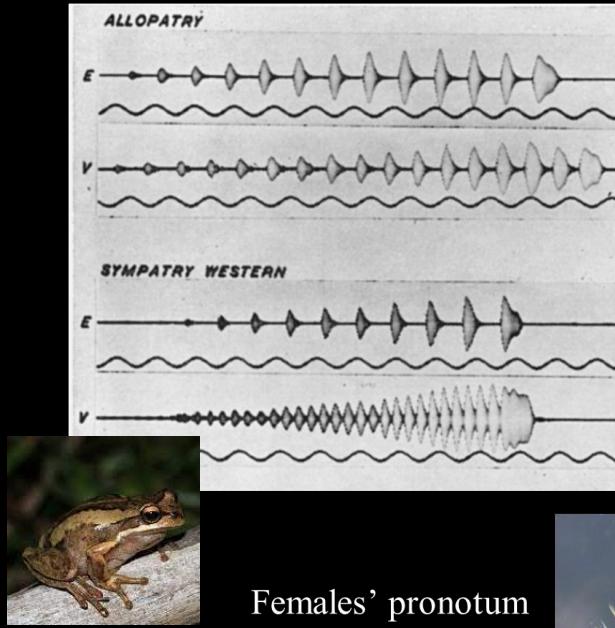
Slatkin (1982)

Evidencias experimentales del reforzamiento: NO toda selección disruptiva evidencia reforzamiento

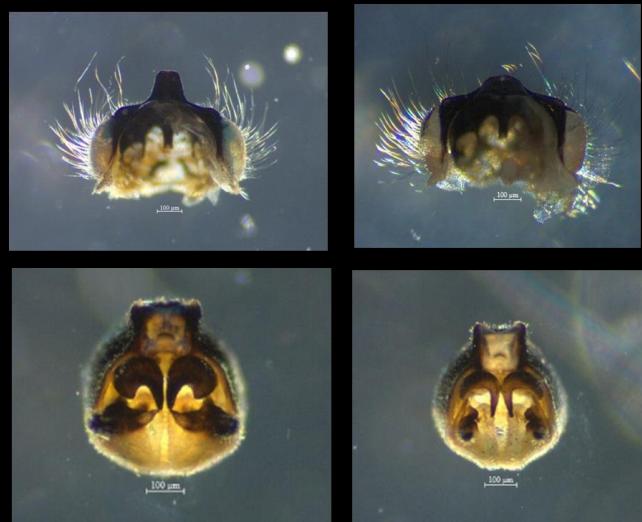


Uno esta seleccionando una característica que
apropósito evita la formación de híbridos
NO ES REFORZAMIENTO!!!

Evidencias naturales del reforzamiento: El patrón de mayor aislamiento simpátrico que alopátrico (o RCD)



Littlejohn, 1965

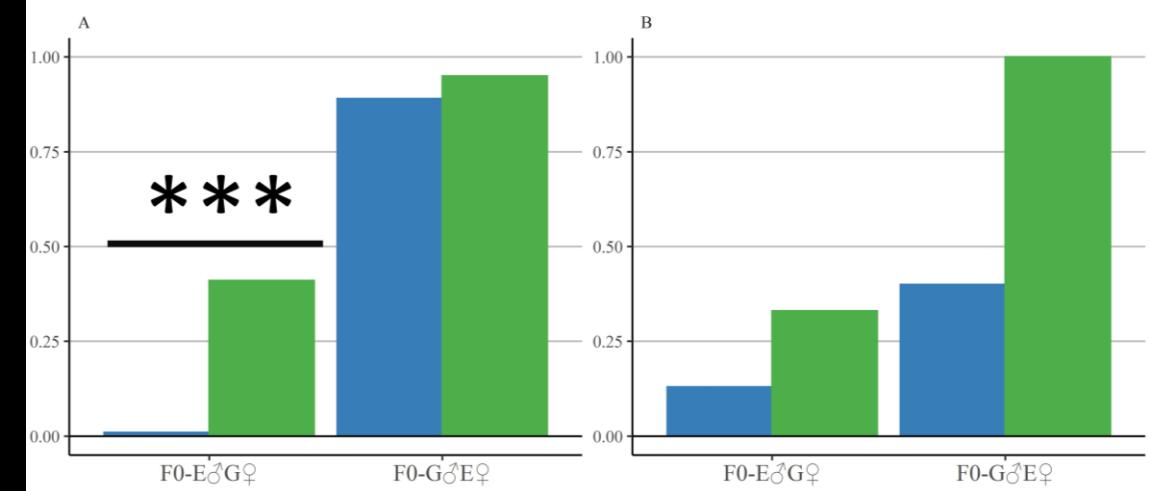


Mecanismo: Reproductive Character Displacement
Howard, 1993

Varianza en
alopatría
vs
en simpatría



Aislamiento reproductivo



Consecuencia: Reforzamiento del aislamiento reproductivo

Críticas

1. Algunos casos mostraban el patrón esperado bajo reforzamiento,
OTROS NO.

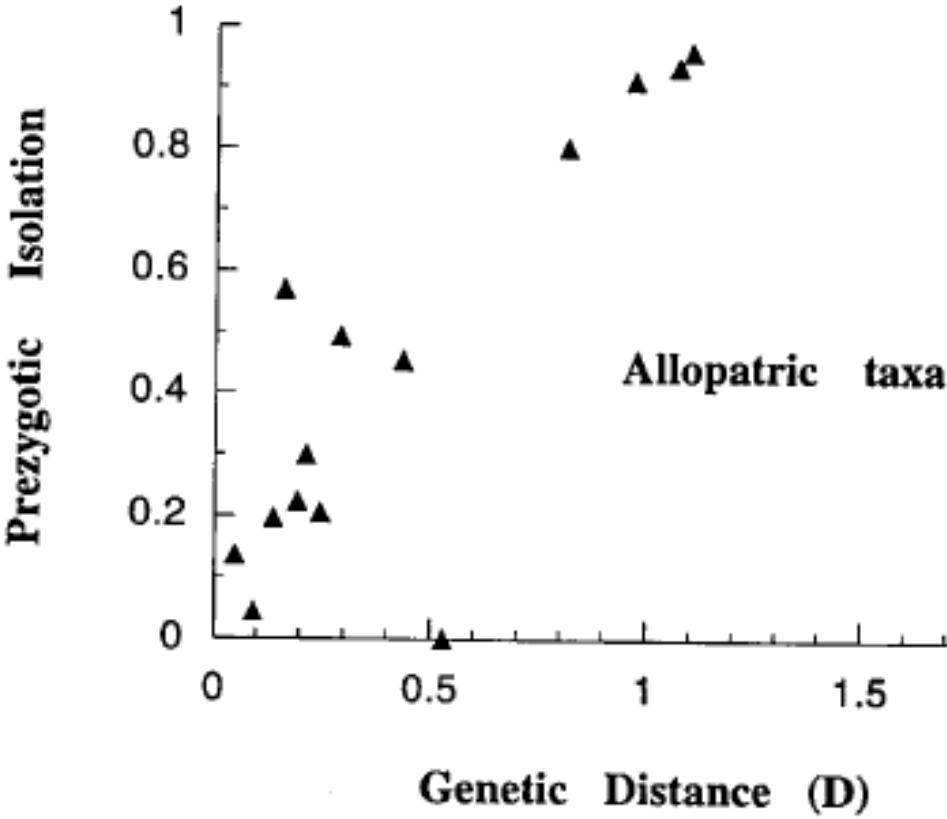
Se desconoce el tiempo de contacto y la distancia genética de los casos específicos que estamos comparando. ¿Se encuentra a veces reforzamiento y a veces no, porque el reforzamiento es raro? O, ¿es debido a que estamos comparando grupos muy distintos?

2. Al evaluar de esta forma el reforzamiento estamos observando un patrón pero no, el proceso evolutivo que lo produjo... Y existen otras teorías que explican H-RCD y mayor aislamiento simpátrico además del reforzamiento...

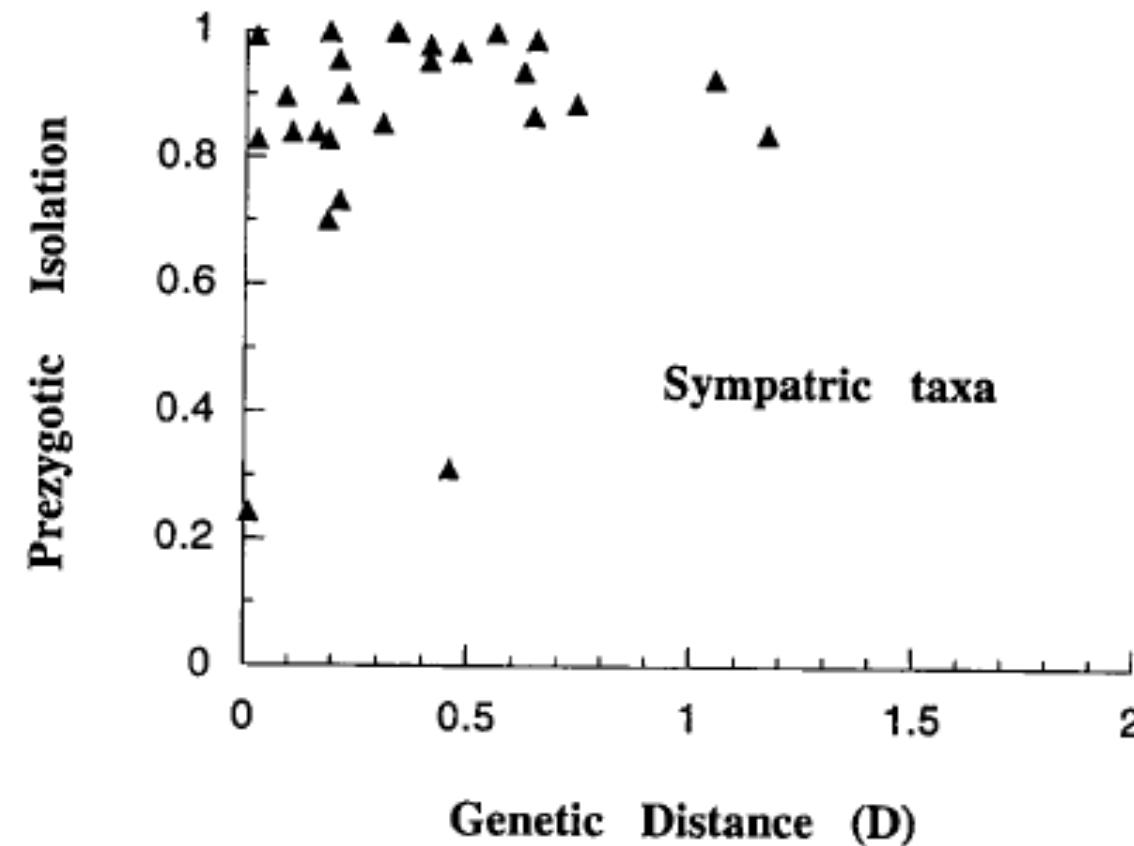
Marshal et al., 2002; Patterson & Stone, 1952; Coyne et al, 2002; Walker, 1974;
Loftus-Hills, 1975; Sanderson et al. 1992; Doberty & Howard, 1996; Butlin et al (Varios trabajos)
+ TODO EL PUBLICATION BIAS

Evidencias naturales del reforzamiento: Estudios comparativos

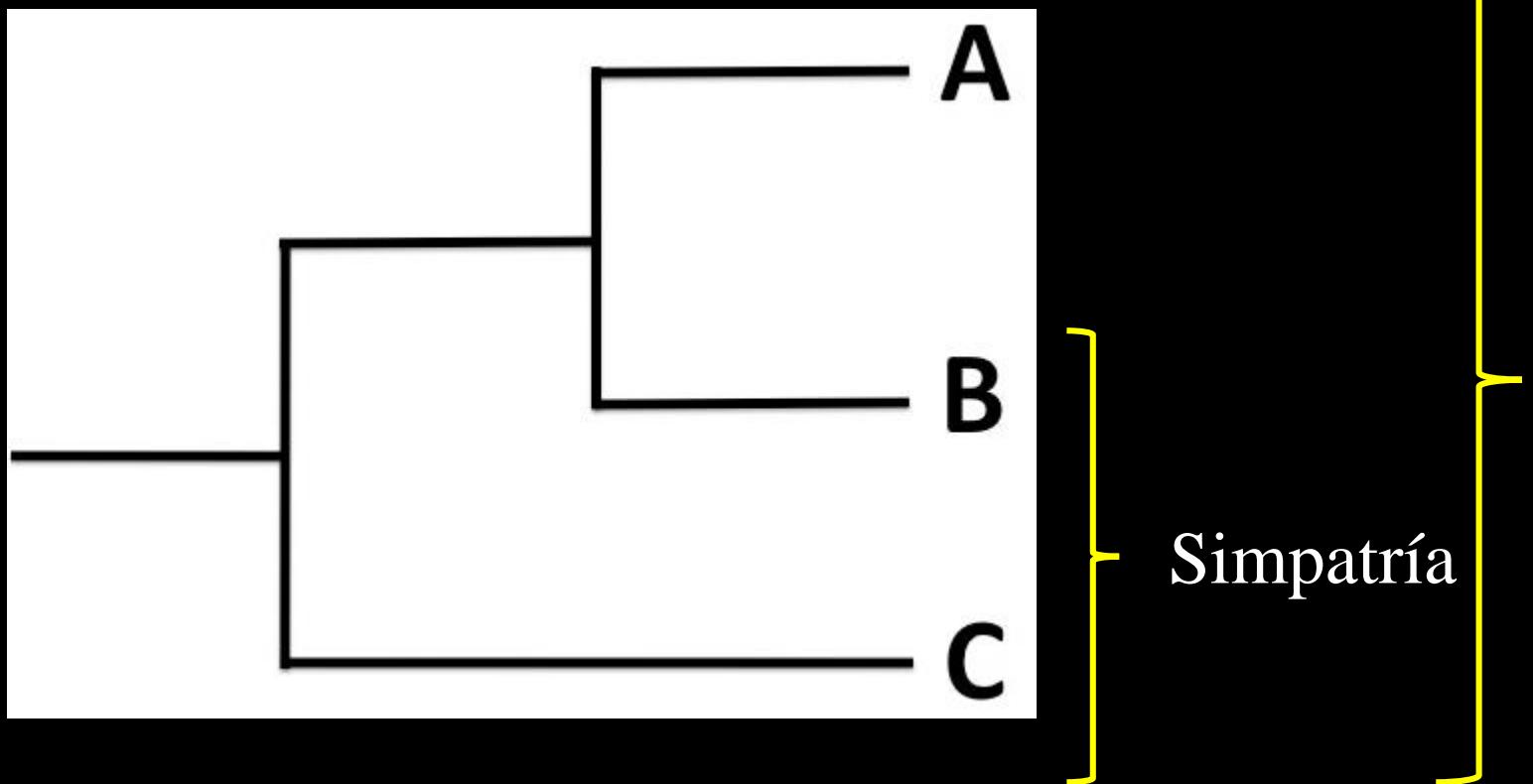
a.



b.



Métodos comparativos: La propuesta de Noor, 1993



Comparación del aislamiento
precigótico:

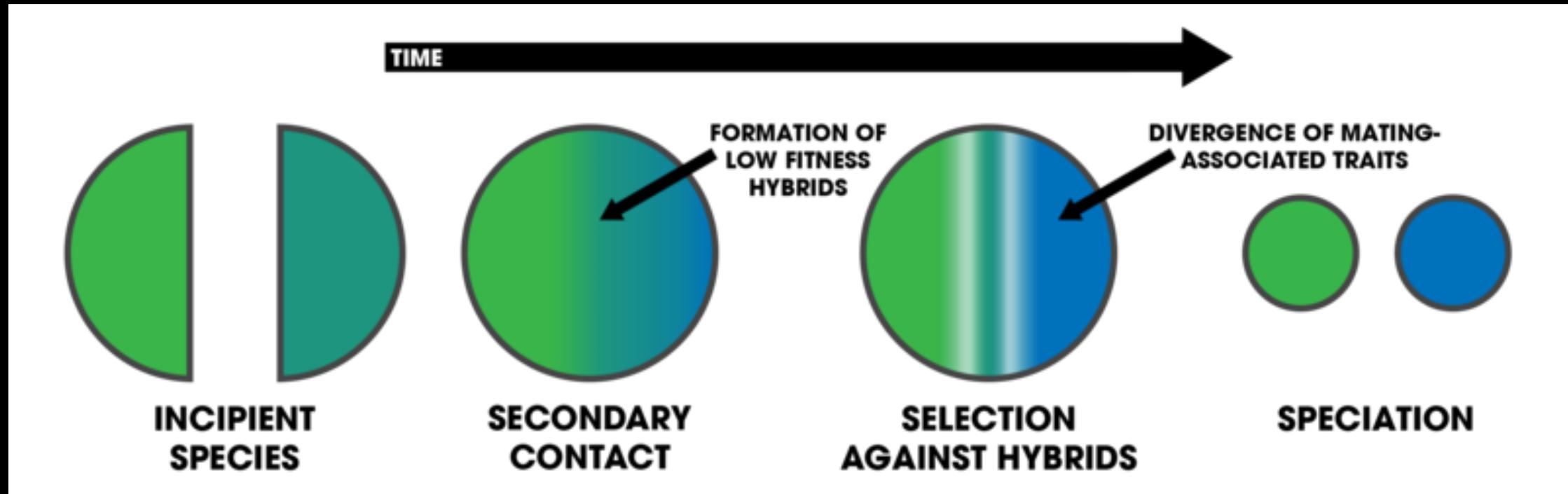
- a) A vs C
- b) B vs C

Si el reforzamiento ocurre:
 $A_{vsC} < B_{vsC}$

**EXISTE UN PATRÓN FRECUENTE DE
MAYOR AISLAMIENTO EN SIMPATRÍA VS
EN ALOPATRÍA**

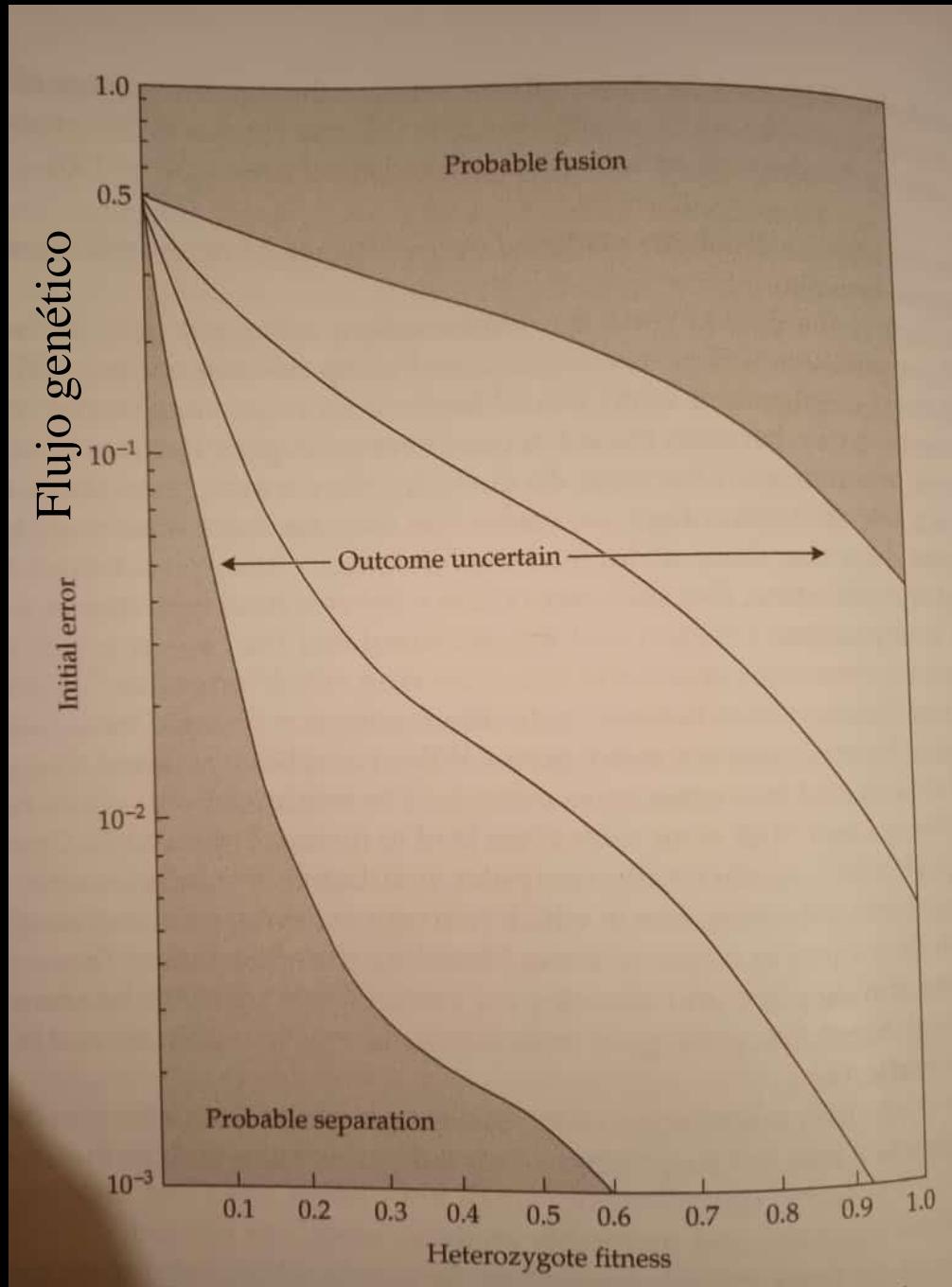
¿Es el reforzamiento el proceso que explica esta observación?

Reforzamiento: LA TEORÍA



Parte 1. Entusiasmo temprano de los 60s a los 80s

El resultado
de la
simpatría es
una carrera
entre el
reforzamiento
y el flujo
genético



Parte 2. Las objeciones de los 80s

1. Felsenstein, 1981: La recombinación es la barrera clave al reforzamiento

El reforzamiento debe producir asociaciones (LD) entre ambos genes

B: alta adecuación en el ambiente 1

A : assortative mating con “A”

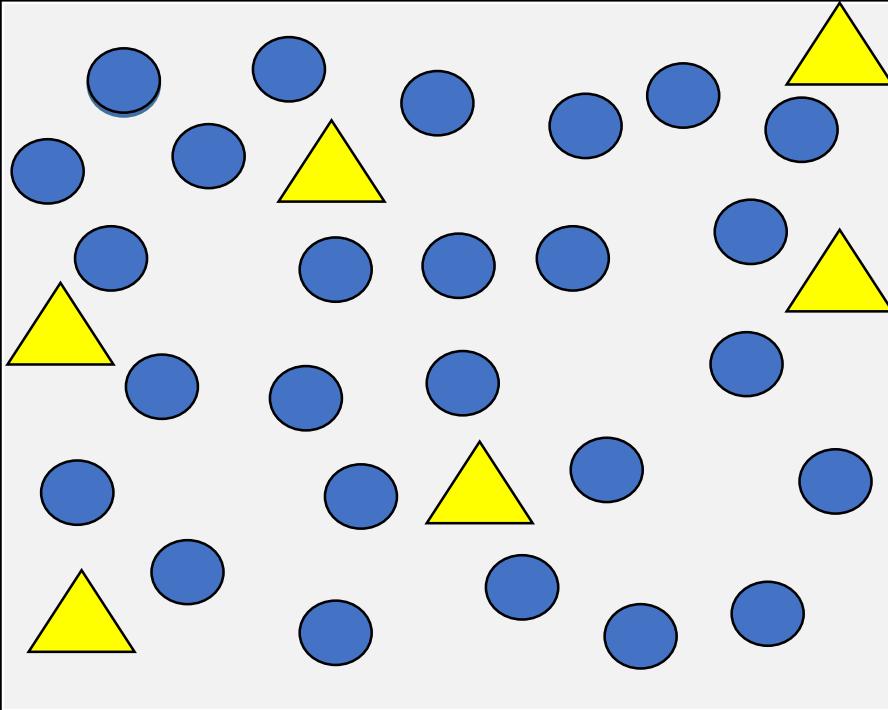
a : assortative mating con “a”

La recombinación **ROMPE** el LD entre el gen de assortative mating (barrera precigótica) y el de adecuación (barrera postcigótica).

b: alta adecuación en el ambiente 2

Heterocigotos Bb no tienen adecuación ni en 1 ni en 2

2. Templeton, 1981 el reforzamiento es una carrera en contra de la extinción



Híbridos tienen una menor adecuación, por lo que las tasas de natalidad se ven reducidas en la especie con mayor incidencia de cruces heteroespecíficos

$$P[\text{encuentro heteroespecífico en triángulos}] > P[\text{encuentro heteroespecífico en círculos}]$$

Alta P de que triángulos se extinguían antes del reforzamiento

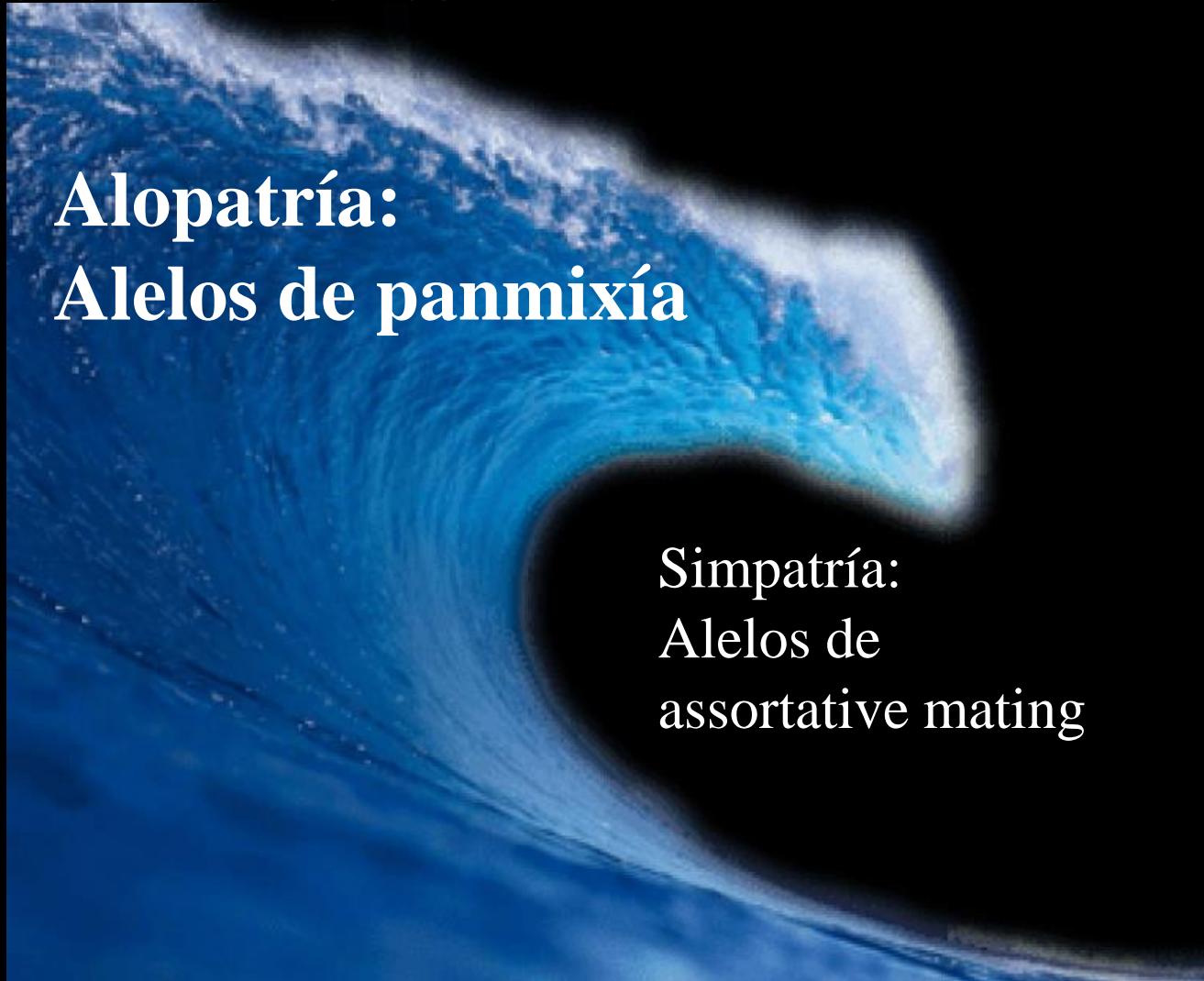
3. Sanderson, 1989: El flujo genético puede *inundar* (swamp) a la selección de reforzamiento

Premisas

Si los alelos que producen reforzamiento *fueran* selectivamente exitosos en alopatría estos se fijarían

Por lo tanto

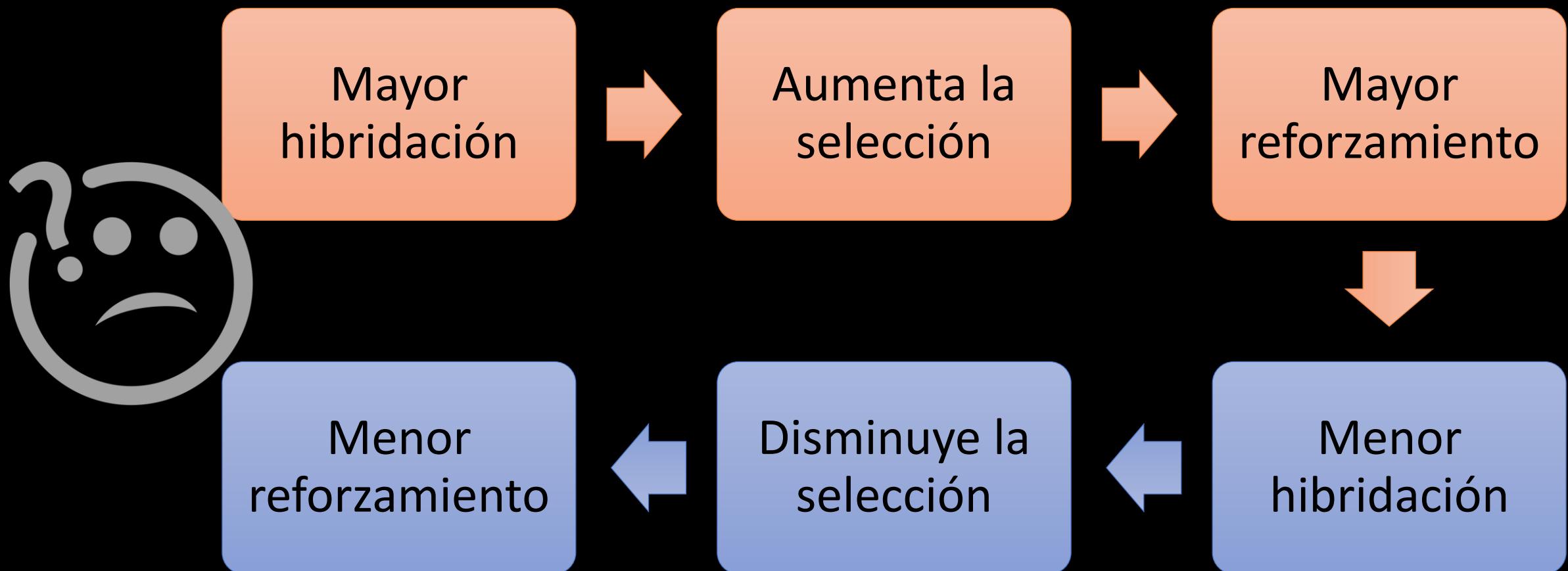
Estos alelos solamente tienen ventaja en simpatría



Alopatría:
Alelos de panmixia

Simpatría:
Alelos de
assortative mating

4. Spencer, 1986: El reforzamiento es autodestructivo

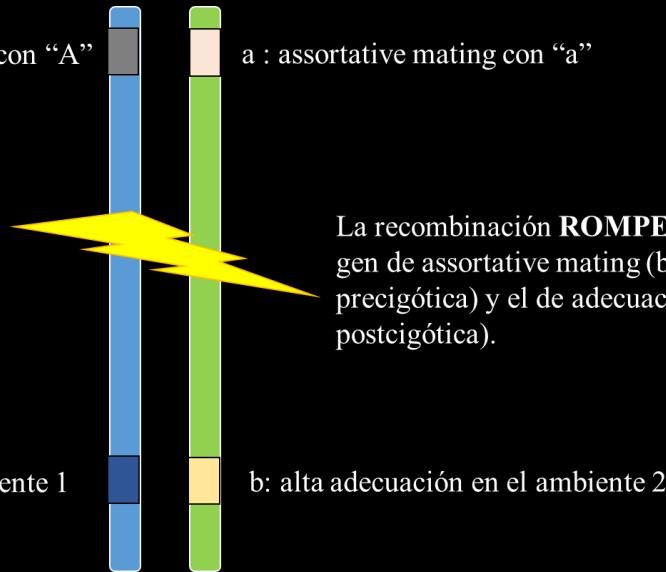


Parte 3. El renacimiento teórico del reforzamiento en los 90s

El reforzamiento debe producir asociaciones (LD) entre ambos genes

Felsestein, 1981

¿Cuando el aislamiento precigótico esta dado por el mismo alelo, el reforzamiento no depende del LD entre genes!

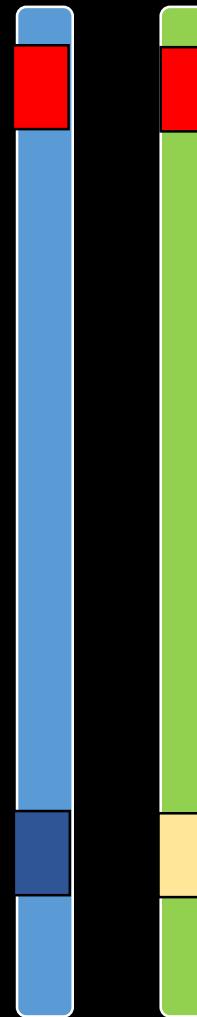


B: alta adecuación en el ambiente 1

La recombinación **ROMPE** el LD entre el gen de assortative mating (barrera precigótica) y el de adecuación (barrera postcigótica).

assortative mating con tu semejante

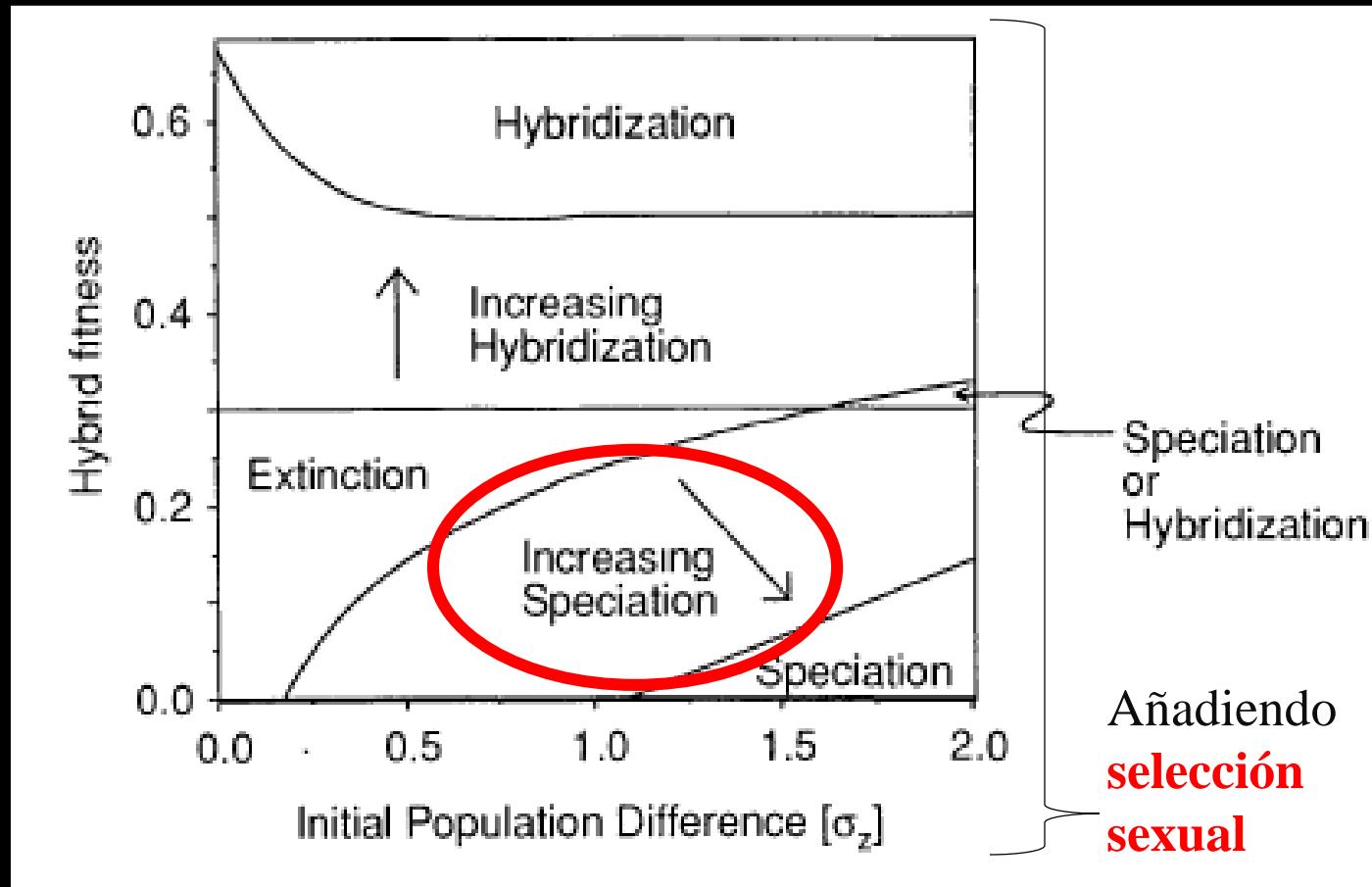
B: alta adecuación en el ambiente 1



b: alta adecuación en el ambiente 2

Kelly and Noor, 1996

Liou and Price, 1994 demostraron que el reforzamiento puede ocurrir en un amplio espacio paramétrico



Selección positiva de hembras que copularon con conspecíficos

+

Selección sexual de machos Y mayor adecuación indirecta de las hembras que los escogieron

REFORZAMIENTO

**LA TEORÍA EXPLICA QUE EL
REFORZAMIENTO PUEDE OCURRIR Y LA
EVIDENCIA EMPÍRICA SUGIERE QUE
ALGO SEMEJANTE AL REFORZAMIENTO
ESTA OCURRIENDO**

**¿Es el reforzamiento el proceso causa esto o son otros procesos?
¿Qué tan frecuente es el reforzamiento?**

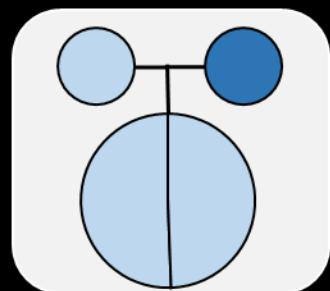
Alternativas al reforzamiento: Templeton (1981): Fusión diferencial

Templeton effect:

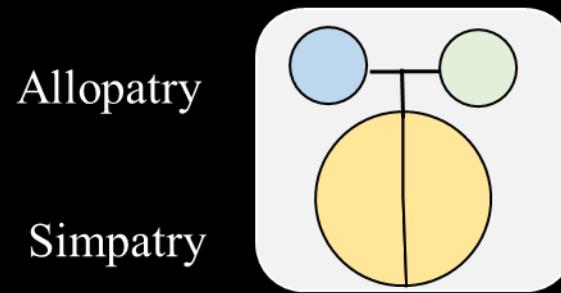
*Sympatric populations persist in nature **only** when strong or complete prezygotic reproductive isolation has already been achieved allopatrically.*

tiempo ↓

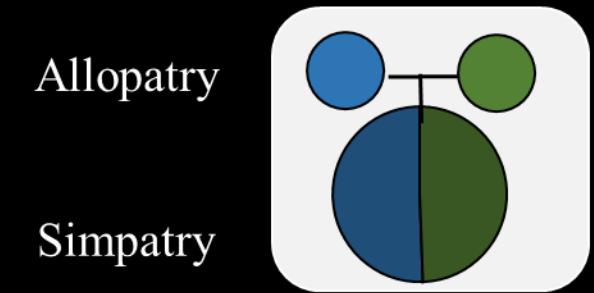
A) Extinction / Introgression



B) Hybrid speciation



C) Templeton Effect



Alternativas al reforzamiento: Desplazamiento de caracteres ecológicos

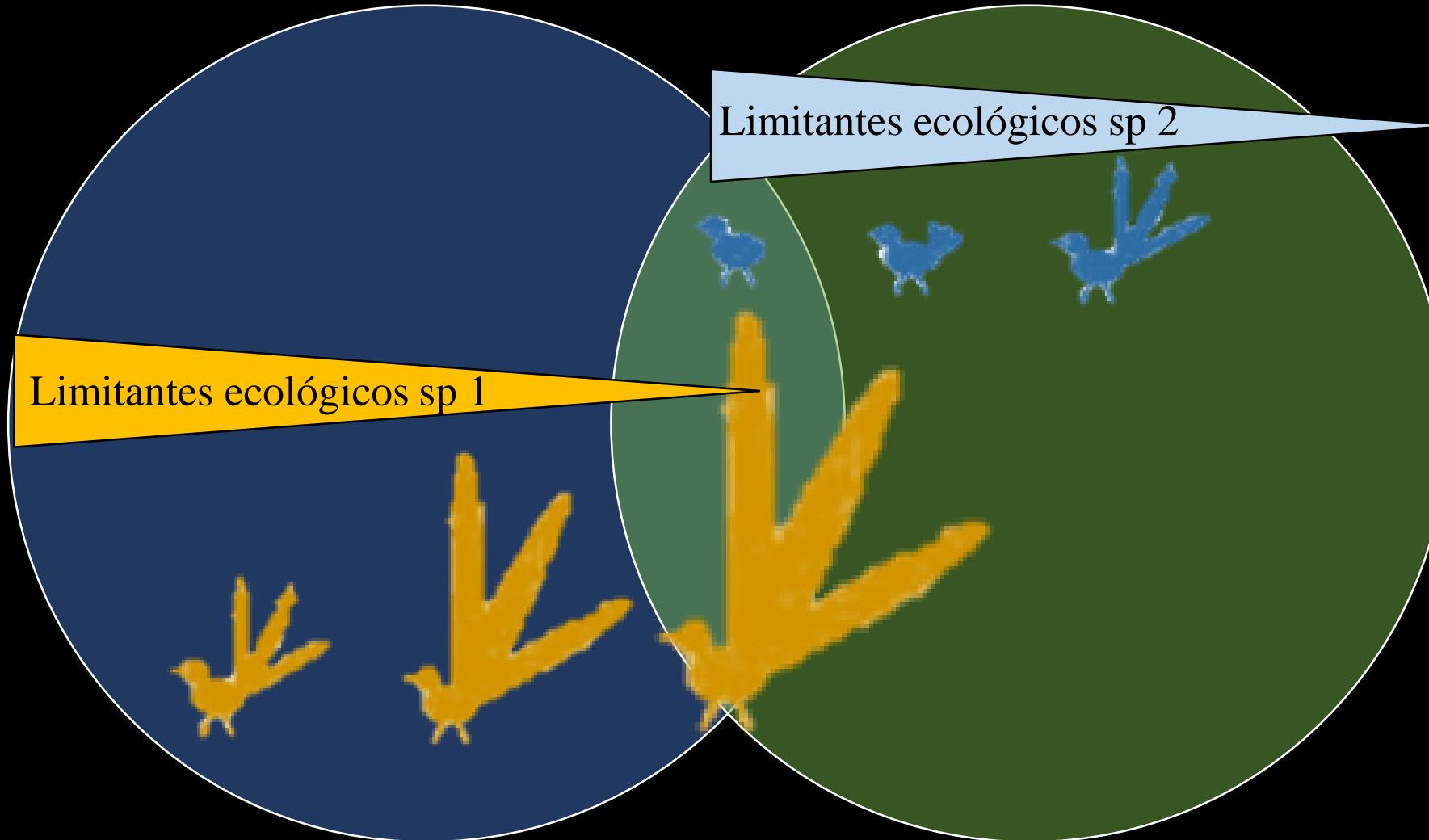


Gasto energético al buscar entre diferentes posibles parejas

La selección favorece cantos diferentes a los del vecindario **sin la formación de híbridos**

Hipótesis del vecindario ruidoso (Otte, 1989; Noor 1999)

Alternativas al reforzamiento: Runaway sexual selection



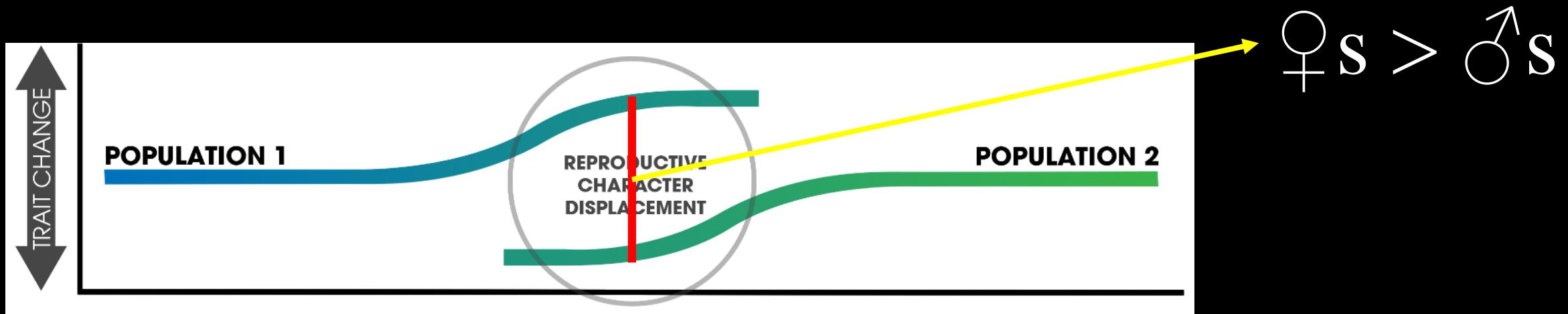
H-RCD dado
por runaway
sexual
selection
(Day, 2000)

Diagnosis de casos de reforzamiento sobre otros procesos

En los animales las hembras pagan costos más elevados en la reproducción heterospecífica que los machos.

POR LO TANTO...

Se esperaría mayor *H-RCD* en la conducta, morfología o la fisiología de las hembras que de los machos.



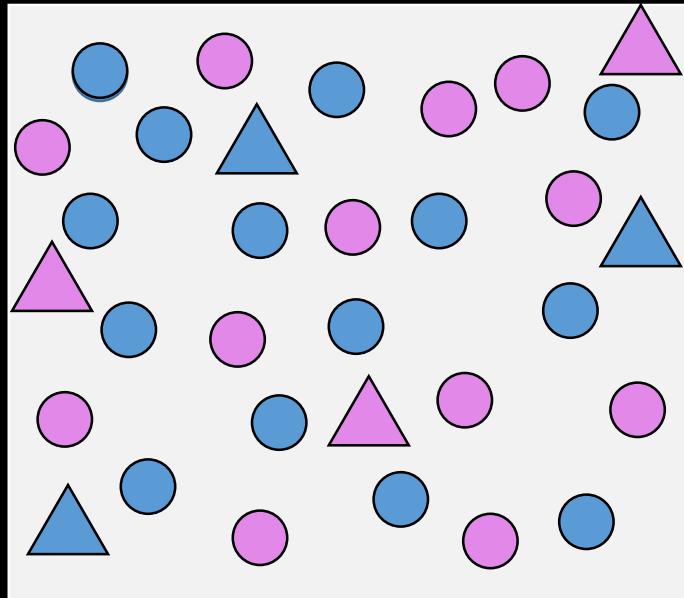
Post – Coyne&Orr, 2004: Otras predicciones para detectar casos de reforzamiento

1.- Concordant asymmetries



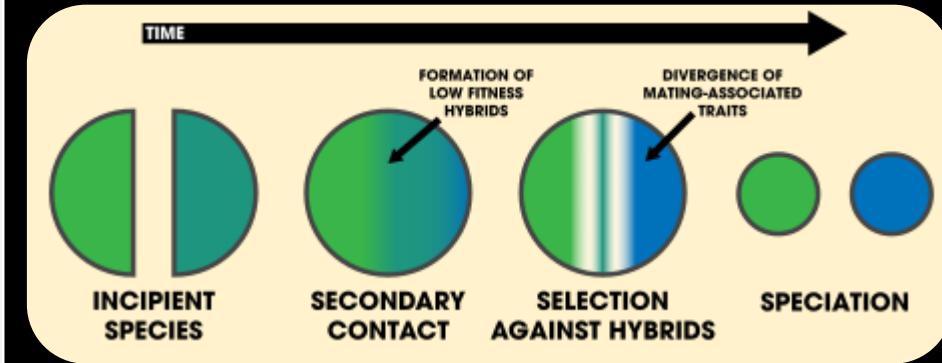
Darwin's corollary creates higher selective pressures on one reciprocal cross thus higher prezygotic isolation is expected in that same direction

2.- Rarer-female effect



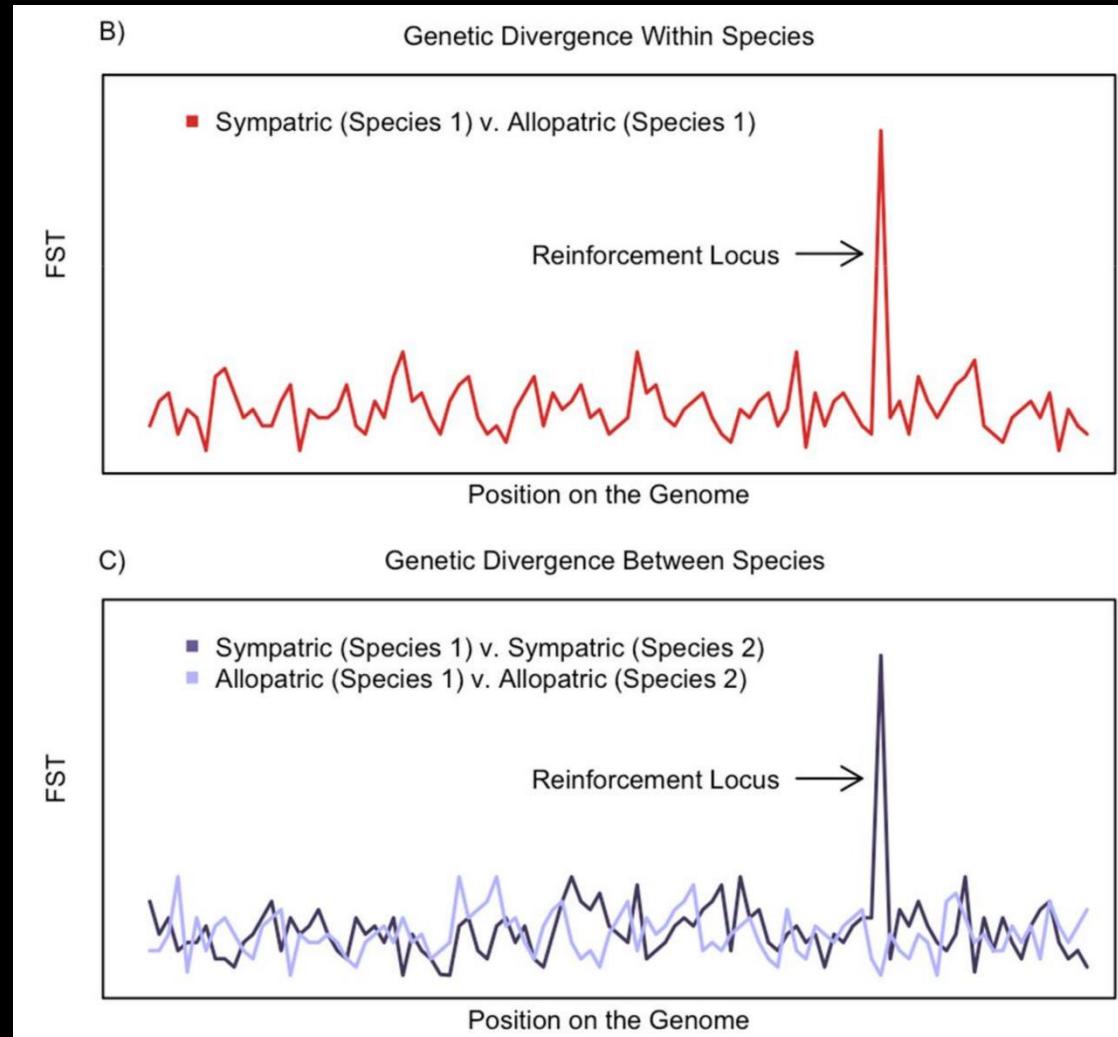
The probability of a heterospecific mating is higher for females of the rarer species thus reinforcement should be acting more in that direction

3.- Increasing sympatric Reproductive Isolation (RI)



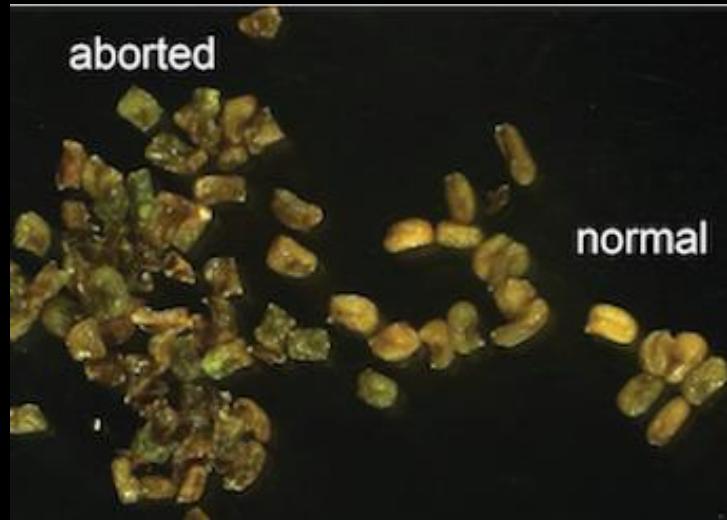
Reinforcement should increase RI levels by sampling the sympatric population at two different times

Post – Coyne&Orr, 2004: Buscando las bases genéticas del reforzamiento



Post – Coyne&Orr, 2004: El reforzamiento del aislamiento reproductivo... postcigótico?

Cruza heteroespecífica en simpatría



Cruza heteroespecífica en alopatría



Evolución de estrategias de sacrificio de productos híbridos inviables.

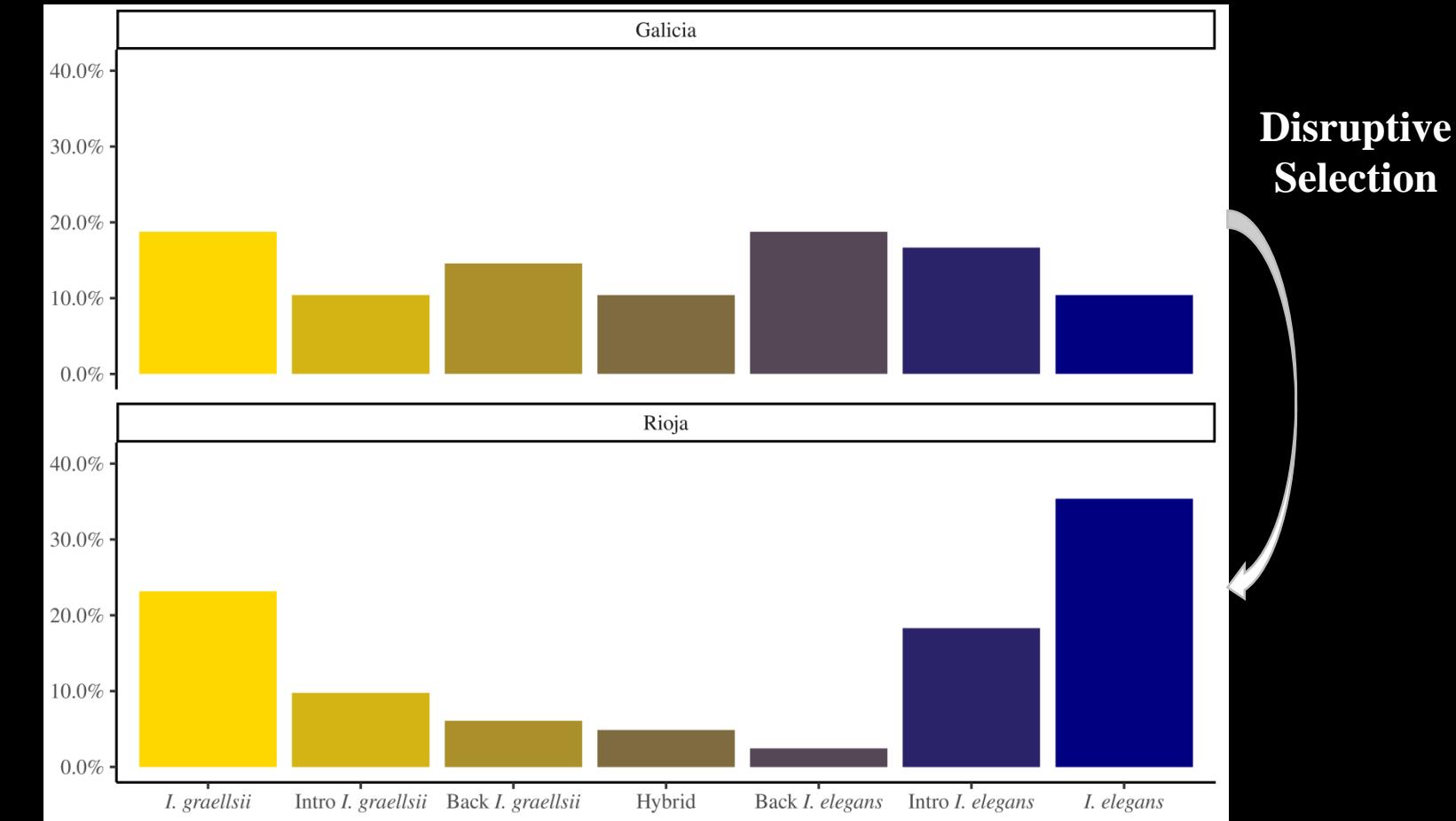
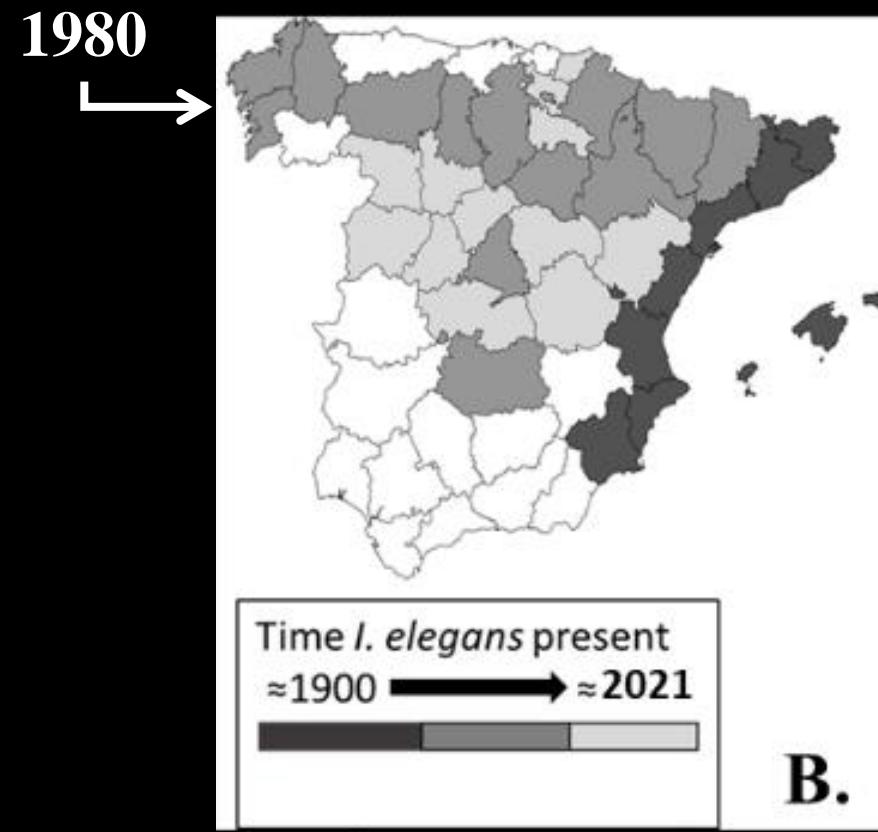
Reducción de costos de cuidado parental.

Plantas, mamíferos y otros grupos con alta inversión energética en cuidados parentales.

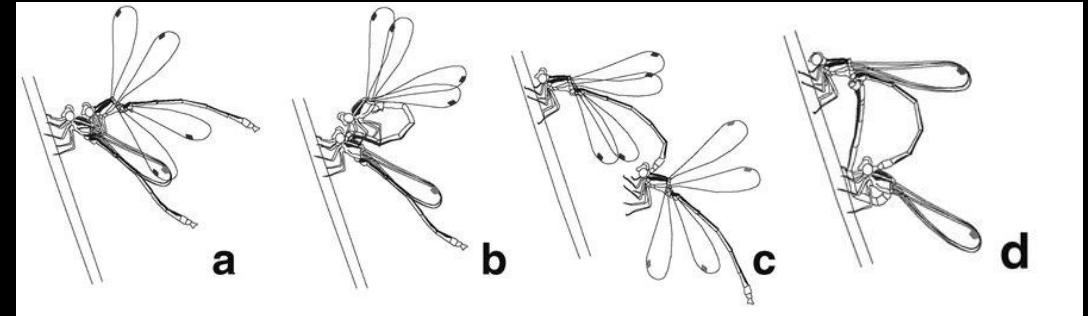
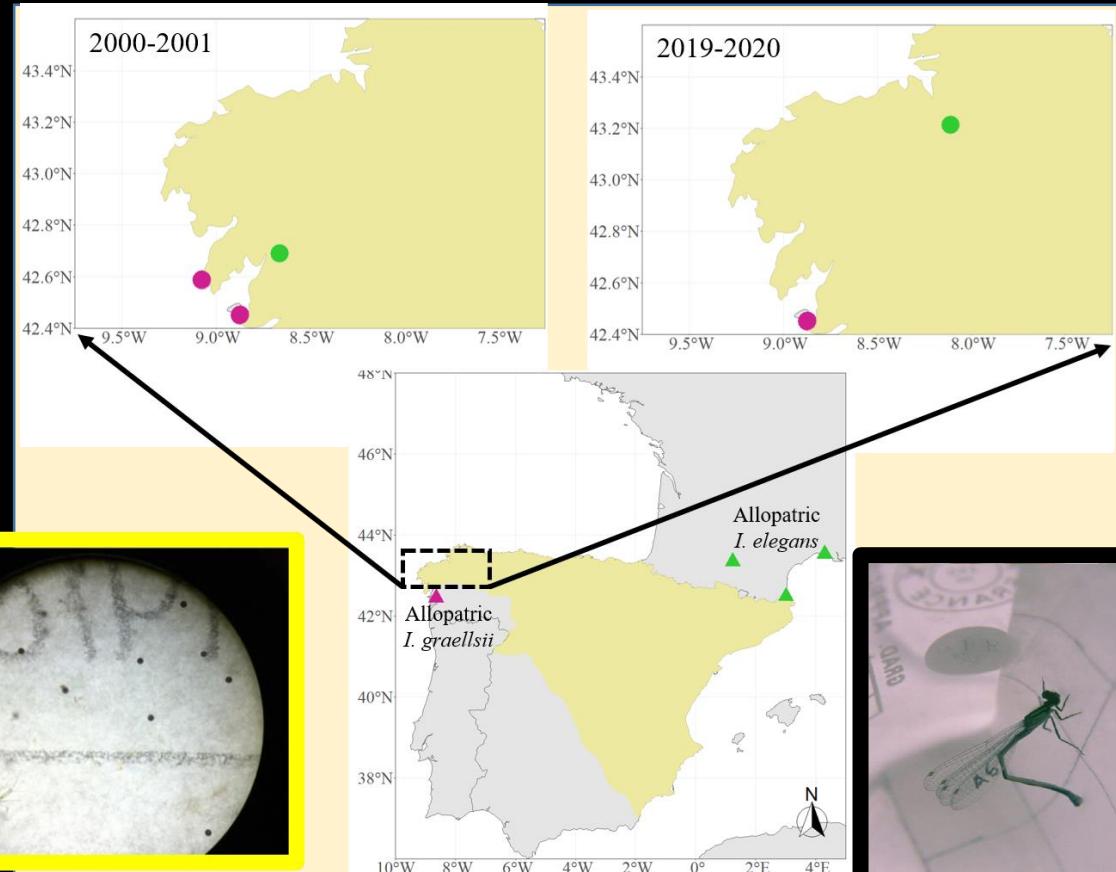
Taller: Siendo revisores de un trabajo de reforzamiento

1. Les voy a presentar el borrador de un trabajo que sometimos al *Proceedings of the Royal Society B*. En este argumentábamos tener **fuertes evidencias** de reforzamiento operando en la zona de simpatría de *I. elegans* e *I. graellsii*. Ambos revisores identificaron un **error crítico** en nuestros razonamientos, por lo que rechazaron el artículo. Nos pidieron eliminar ese análisis, *bajarle de tono* a nuestras conclusiones y someter a la revista más *light* del Royal Society: *Royal Society Open Access*.
2. Por parejas tendrán una hora para discutir ese trabajo que sometimos, redactar una cuartilla de su crítica y subirla al classroom. Tendrán a la mano esta presentación, el borrador rechazado de nuestro artículo y yo estaré conectado para responder dudas. **Incluyan propuestas sugiriéndonos que cambiarían, que agregarían o que quitarían.** Intenta identificar el error que nos señalaron los revisores.
3. Al terminar la clase explicaré el error que identificaron en nuestro trabajo los revisores del Royal Society. Si no lo encontraste, no te preocupes, esto no afectará tu calificación.

The hybrid zone between *Ischnura elegans* and *I. graellsii* in Galicia works as a natural experiment to test the presence of reinforcement



Evaluation of reinforcement in Galicia between *I. elegans* and *I. graellsii* using a long-term temporal approach



Type	Barrier	Formula
Premating	I. Tandem	$RI_1 = 1 - (\text{tandems/tandem attempts})$
Premating	II. Copulas	$RI_2 = 1 - (\text{matings/tandems})$
Postmating	I. Oviposition	$RI_3 = 1 - (\text{females that laid eggs/females that mated})$
Postmating	II. Fecundity	$RI_4 = (2 * \text{mean laid eggs}) / \sum \text{conspecific fecundity}$
Postmating	III. Fertility	$RI_5 = 1 - (\text{fertile eggs/laid eggs})$

Concordant assymmetries are important sources of reinforcement evidence

It is expected prezygotic barriers (where reinforcement usually acts) to be correlated with postzygotic barriers (hybridization costs).

Barrier	Example	First Direction	Second Direction	Operation
Prezygotic	Mechanical compatibility	$\text{♂ Sp1} \times \text{♀ Sp2}$	$\text{♂ Sp2} \times \text{♀ Sp1}$	$\text{♂ Sp1} \times \text{♀ Sp2} -$ $\text{♂ Sp2} \times \text{♀ Sp1}$
Postzygotic	Hybrid survival	$\text{♂ Sp1} \times \text{♀ Sp2}$	$\text{♂ Sp2} \times \text{♀ Sp1}$	$\text{♂ Sp1} \times \text{♀ Sp2} -$ $\text{♂ Sp2} \times \text{♀ Sp1}$

Result	Interpretation
Same signs (++, or --)	Reinforcement evidence
Different signs (+-, or -+)	Isolation could be caused by other process

Evaluation of concordant asymmetries

Accumulative Isolation

$$AC_n = R_i n \left(1 - \sum_i^n AC_i \right)$$

Coyne & Orr 1989, 1997; Ramsey et al., 2003

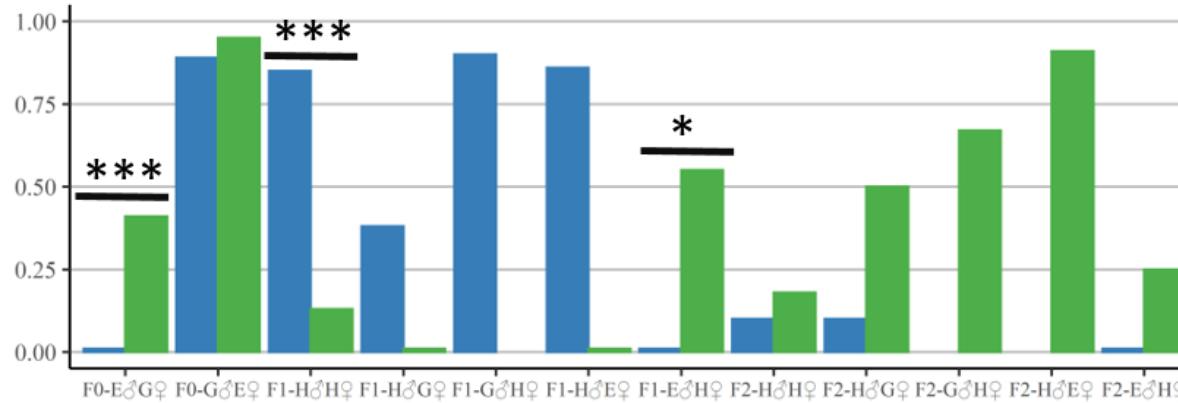


Concordant assymmetries

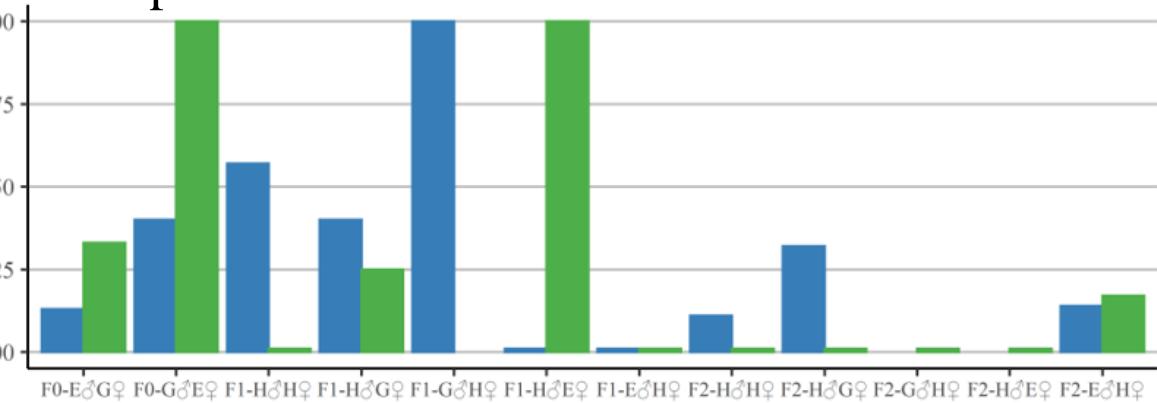
$$\text{Asymmetry} = \text{PrematingAC}_{\text{Backcross}} - \text{PrematingAC}_{\text{Reciprocal cross}}$$

Yukilevich, 2012

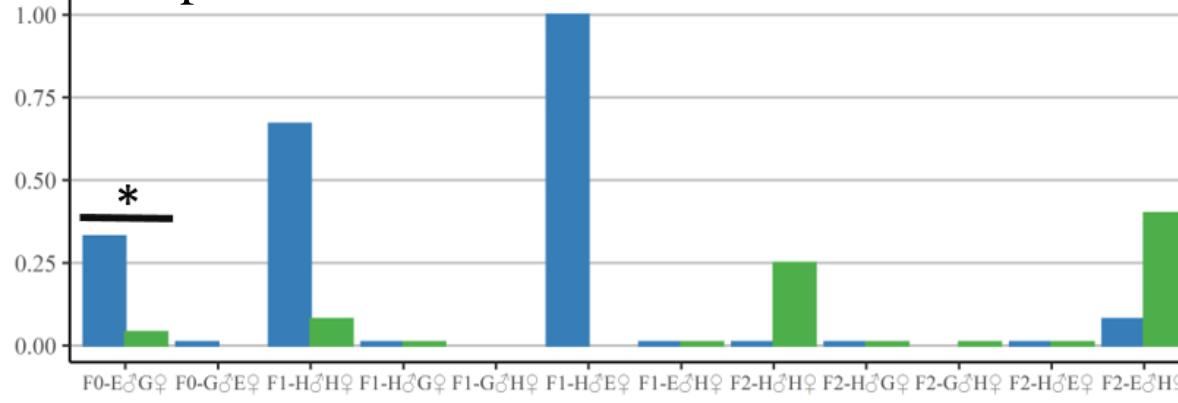
A Tandem



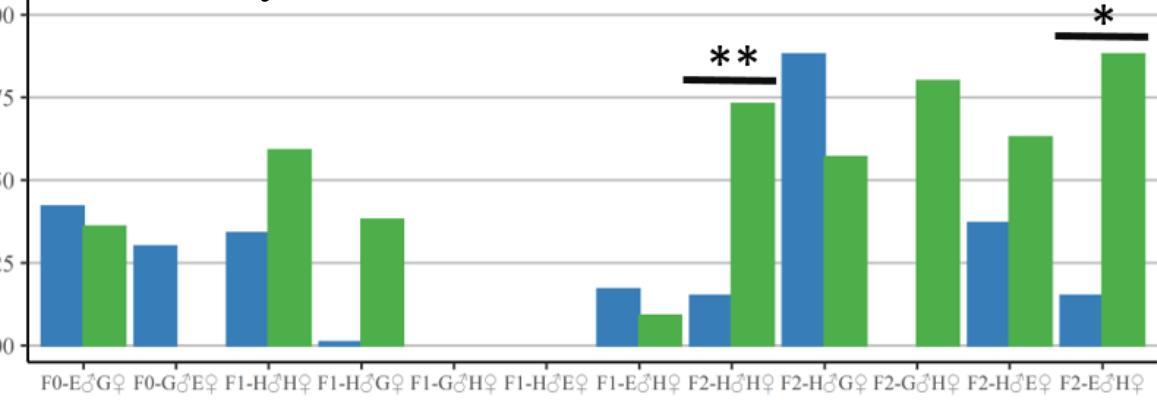
B Copula



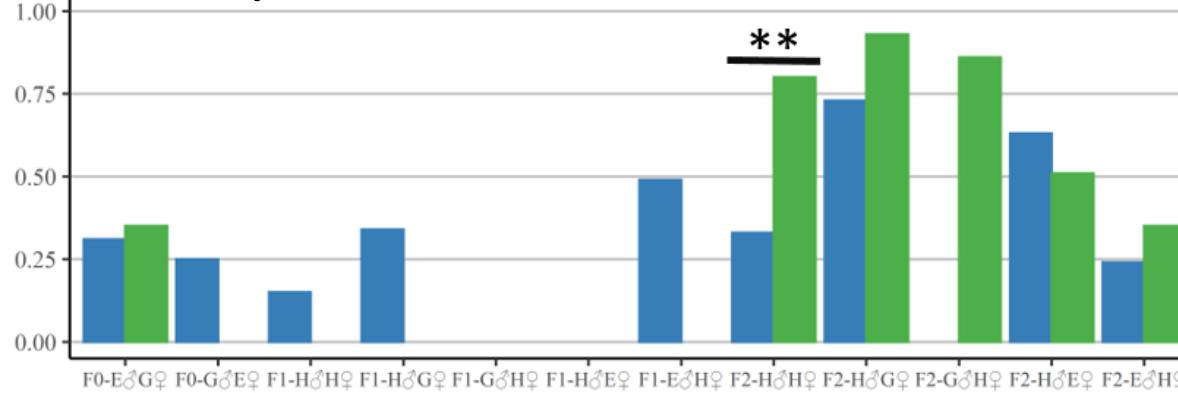
c Oviposition



D Fecundity

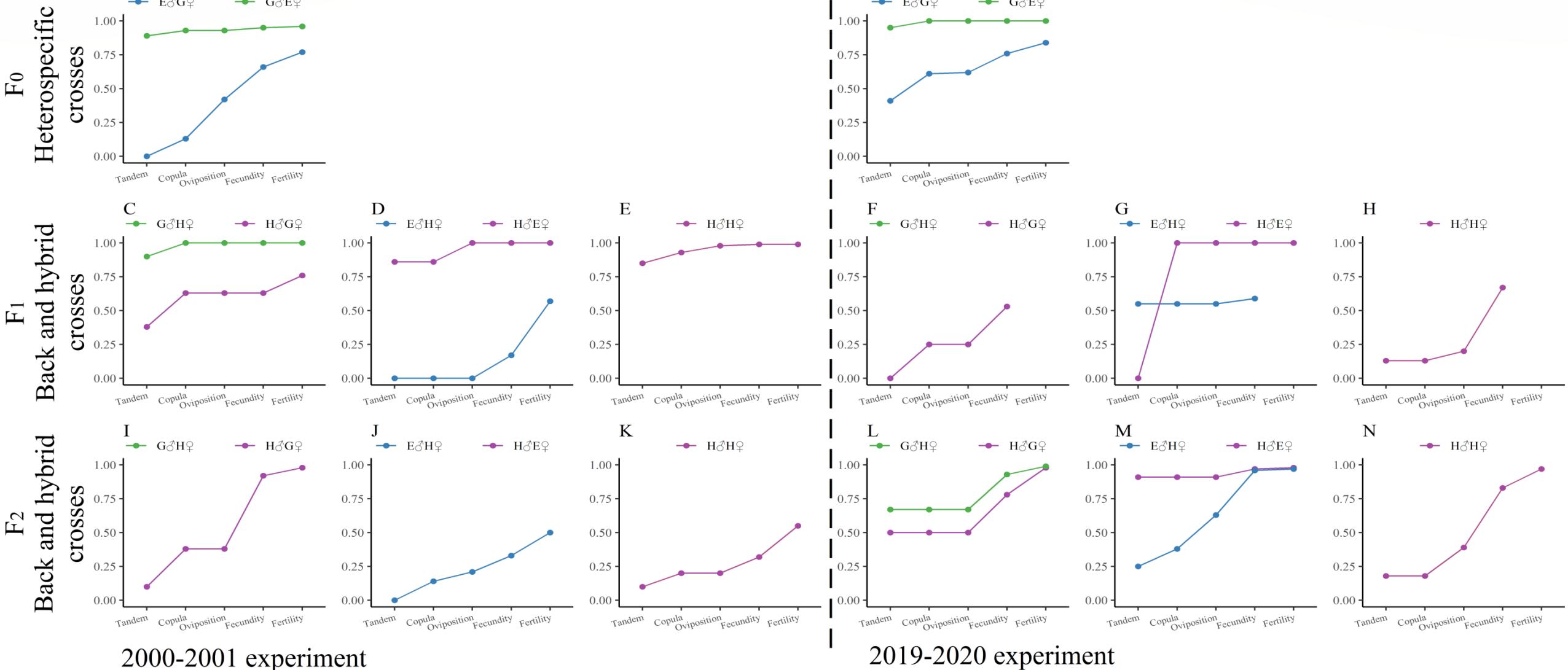


E Fertility

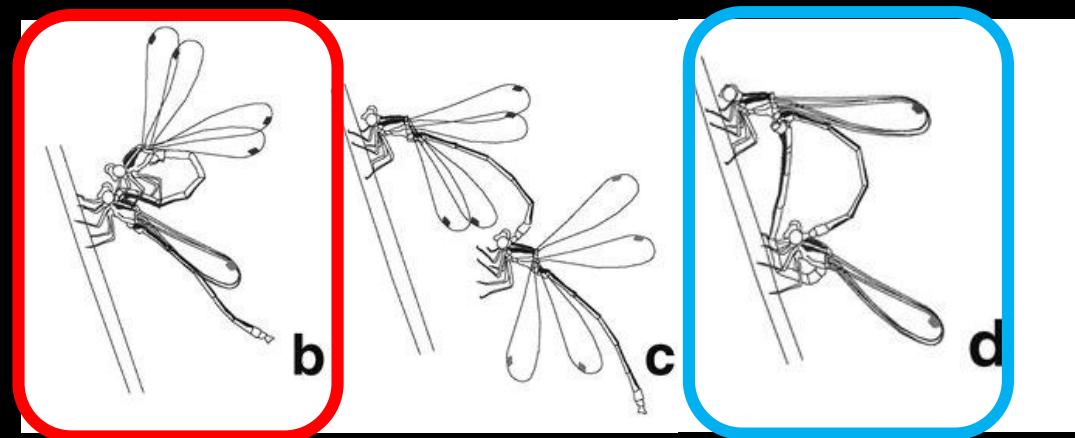
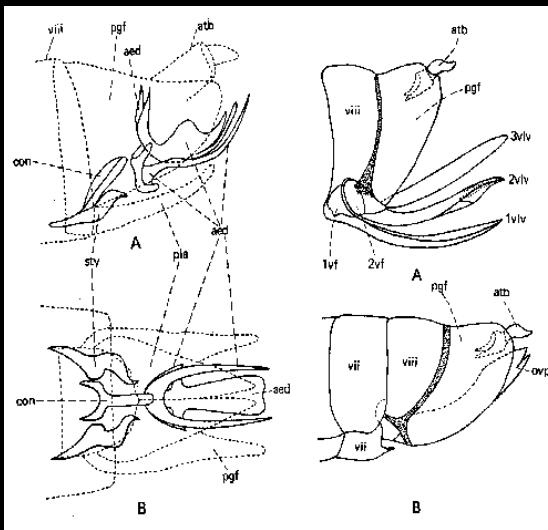
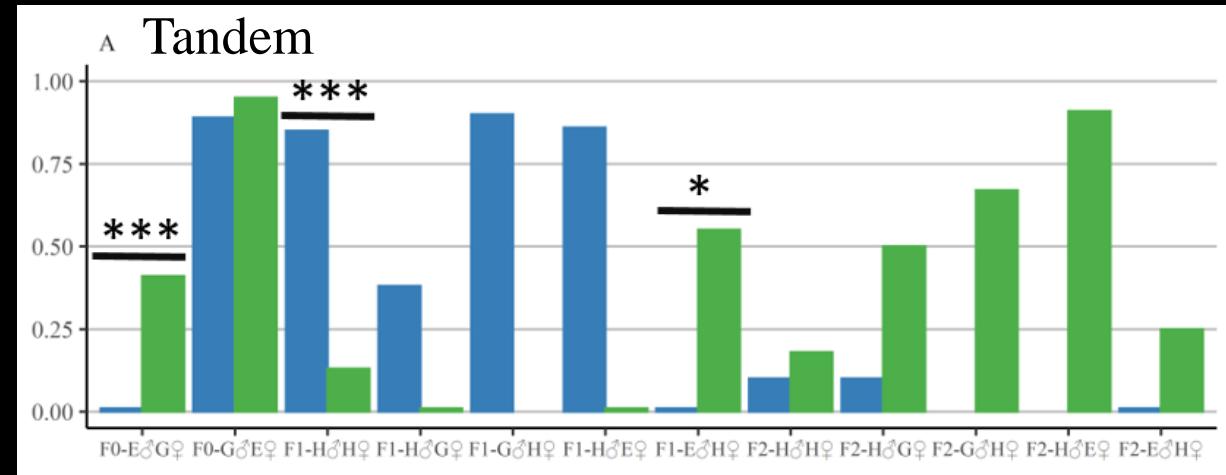
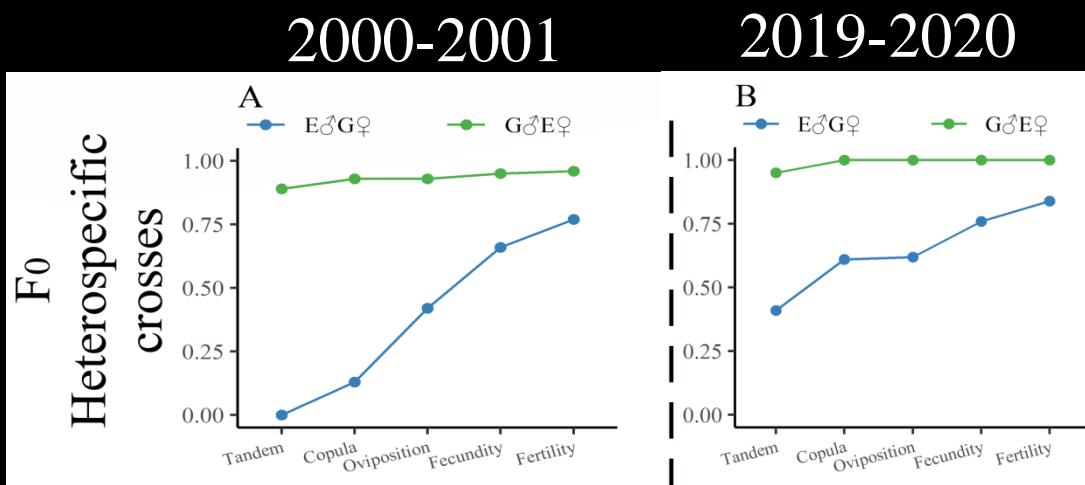


2000
2019





Mechanical barriers in *Ischnura* support the key-and-lock mechanism of isolation



Paulson 1974; Masly 2012

¿RCD in the morphology of tandem related structures?

Females' pronotum



I. elegans

I. graellsii

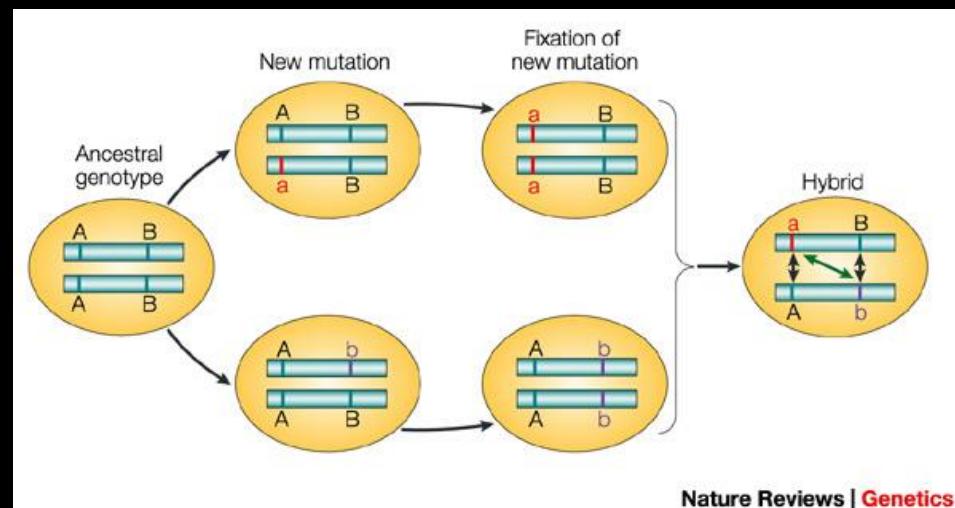
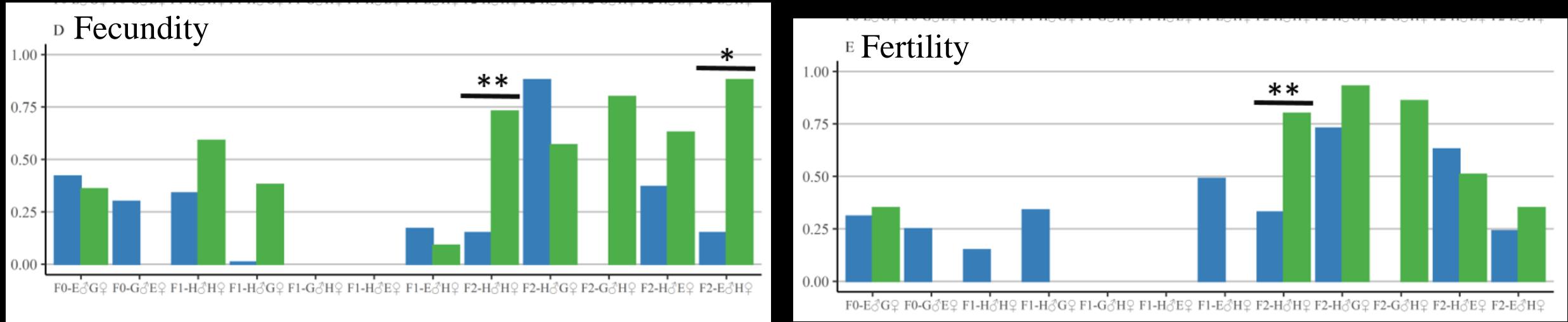


Males' cerci

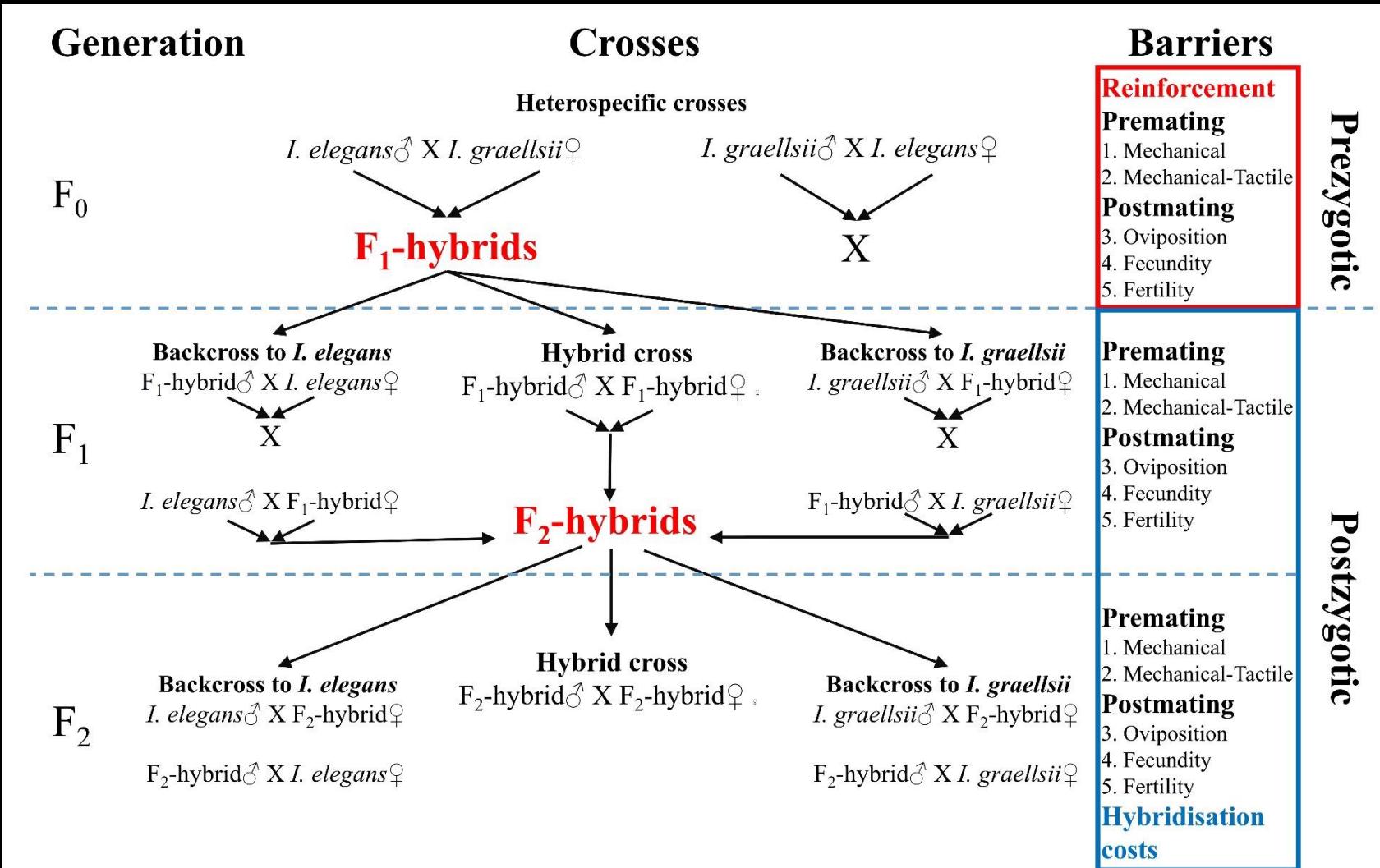


¿Variance between
sympatric and
allopatric samples?

Bateson-Dobzhansky-Muller incompatibilities in later generation hybrids



One reciprocal cross completed reproductive isolation (all F1 hybrids came from a single direction)



... so we decided to change concordant
asymmetries calculation

Traditional approach

Prezygotic Assymetry = Prezygotic Direction 1 – Prezygotic Direction 2

Postzygotic Assymetry = Postzygotic Direction 1 – Postzygotic Direction 2

Postzygotic Assymetry = Hybrid 1 survival – Hybrid 2 survival

New approach

Prezygotic Assymetry = Prezygotic Direction 1 – Prezygotic Direction 2

Postzygotic Assymetry = Backcross Direction 1 – Backcross Direction 2

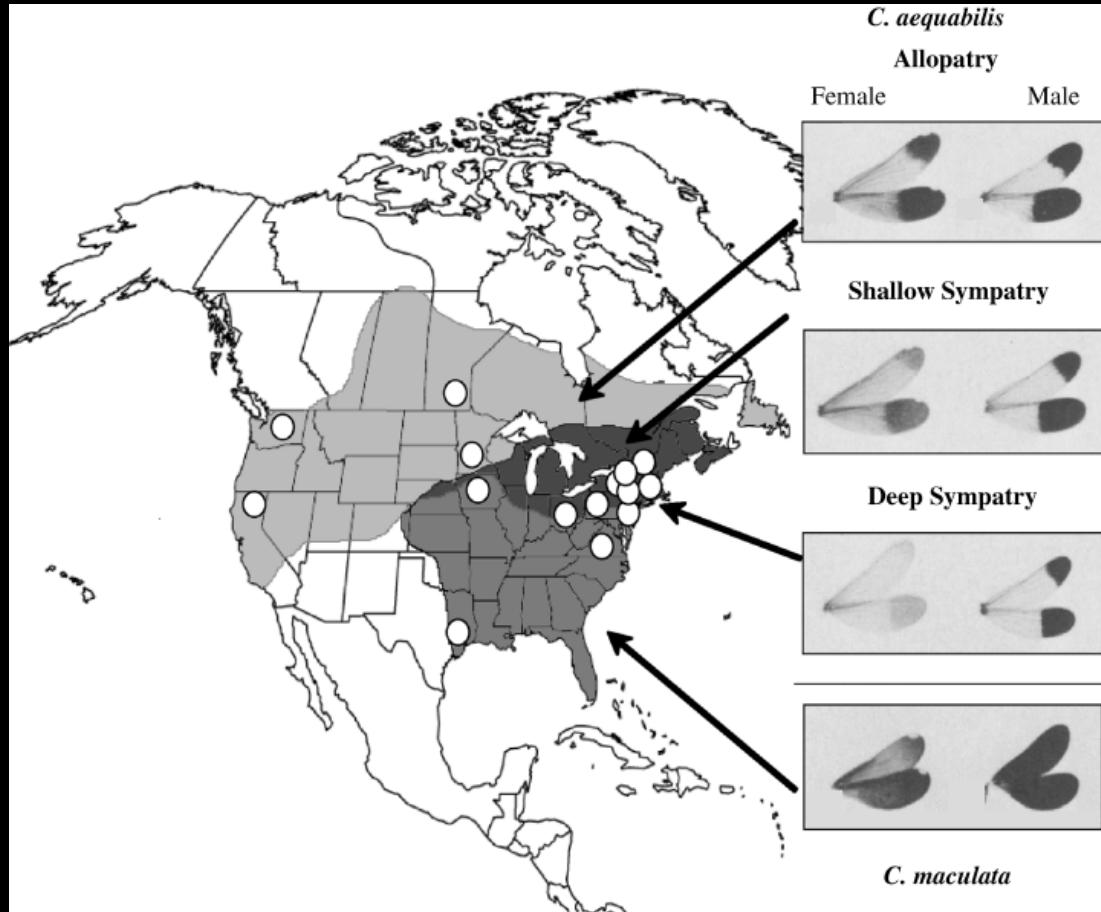
Postzygotic Assymetry = Mechanical.compatibility1 (HxI.e) – Mechanical.compatibility2 (I.exH)

Concordant assymetries evidence reinforcement acting on premating barriers

Generation	Reciprocal crosses	RI Strength	RI Strength	Asymmetry
2000–2001 experiment				
F ₀ : Prezygotic	G♂E♀ - E♂G♀	0.93	0.13	0.93-0.13 = 0.80
F ₁ : Postzygotic	G♂H♀ - H♂G♀	1	0.63	1-0.63 = 0.37
F ₁ : Postzygotic	H♂E♀ - E♂H♀	0.86	0	0.86-0 = 0.86
F ₂ : Postzygotic	G♂H♀ - H♂G♀	NA	0.38	NA
F ₂ : Postzygotic	H♂E♀ - E♂H♀	NA	0.14	NA
2019–2020 experiment				
F ₀ : Prezygotic	G♂E♀ - E♂G♀	1	0.61	1-0.61 = 0.39
F ₁ : Postzygotic	G♂H♀ - H♂G♀	NA	0.25	NA
F ₁ : Postzygotic	H♂E♀ - E♂H♀	1	0.55	1-0.55 = 0.45
F ₂ : Postzygotic	G♂H♀ - H♂G♀	0.67	0.50	0.67-0.50 = 0.17
F ₂ : Postzygotic	H♂E♀ - E♂H♀	0.91	0.38	0.91-0.38 = 0.53

First conclusive evidence of reinforcement in odonates?

Calopteryx a genus
of territorial
damselflies with
species visual
recognition
systems



Waage, 1979

However recent
molecular evidence
suggests that the
speciation event
between this
species precedes
the evolution of
color morphs
(Mullen & Andrés,
2007)