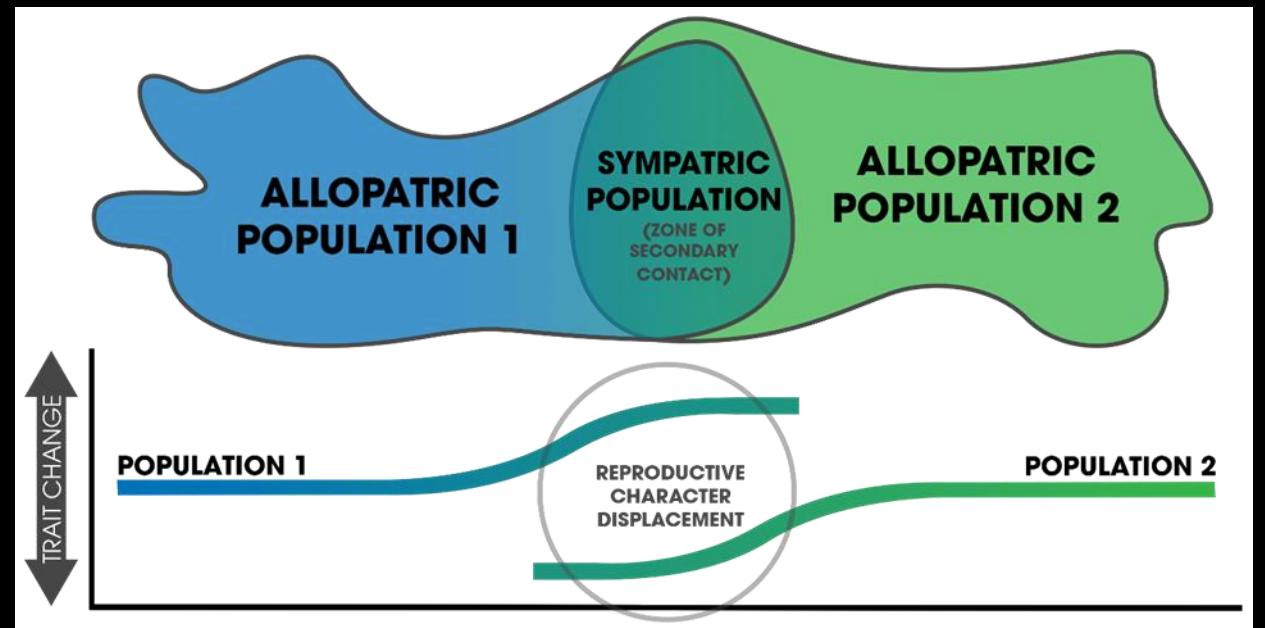
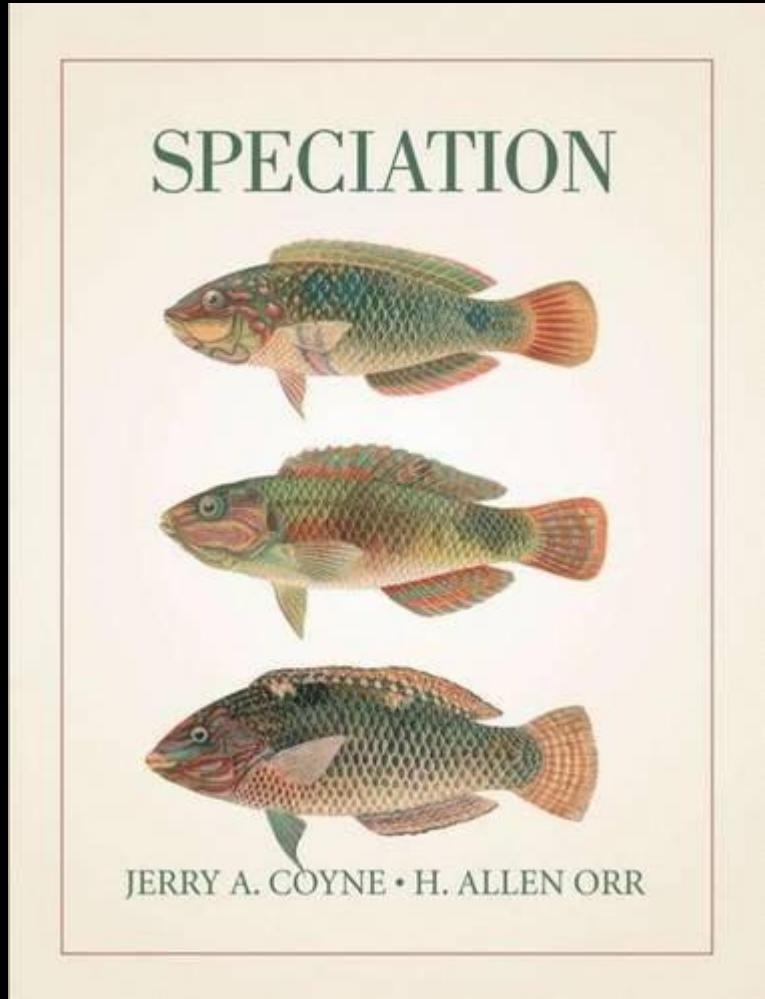
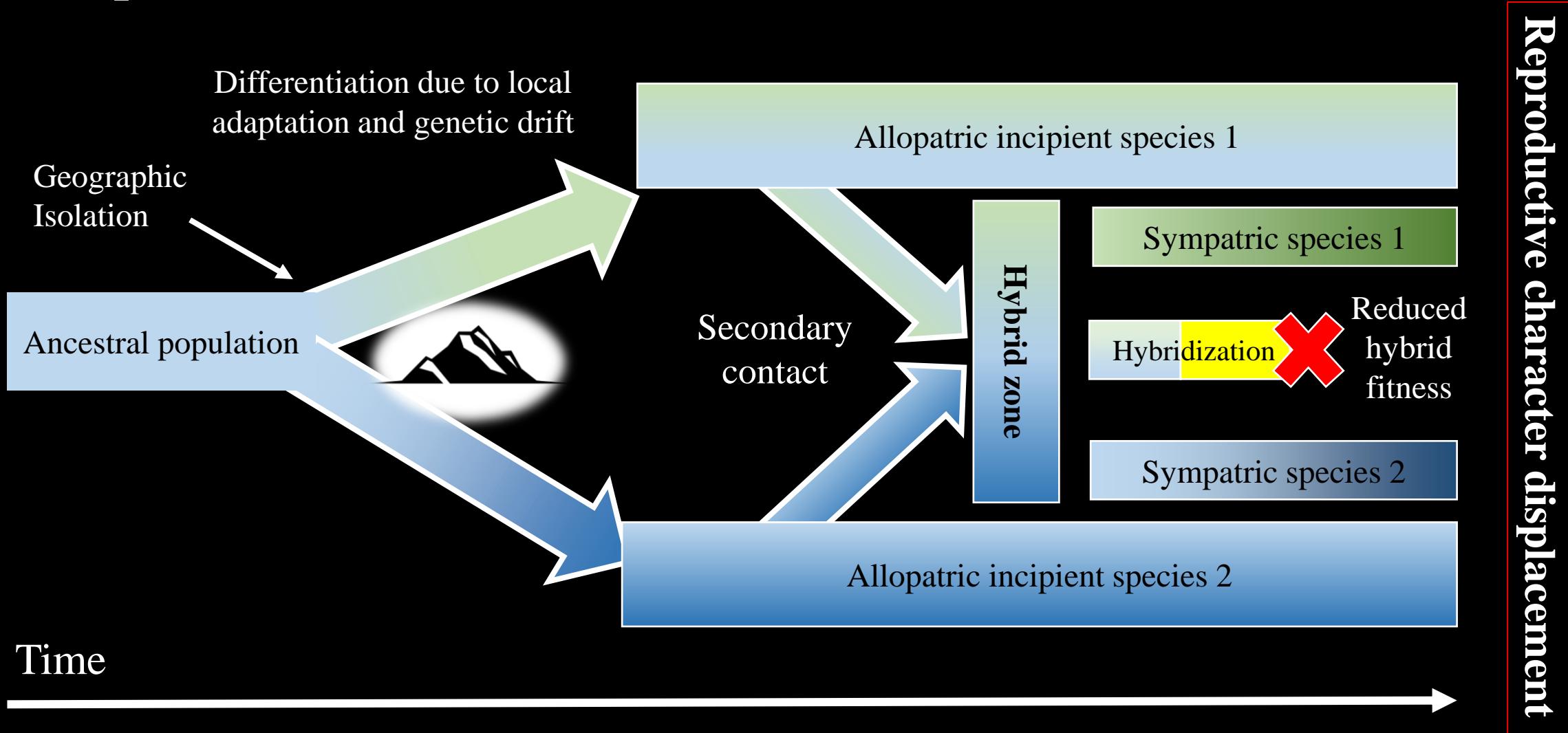


Reforzamiento del aislamiento reproductivo

Luis Rodrigo Arce Valdés

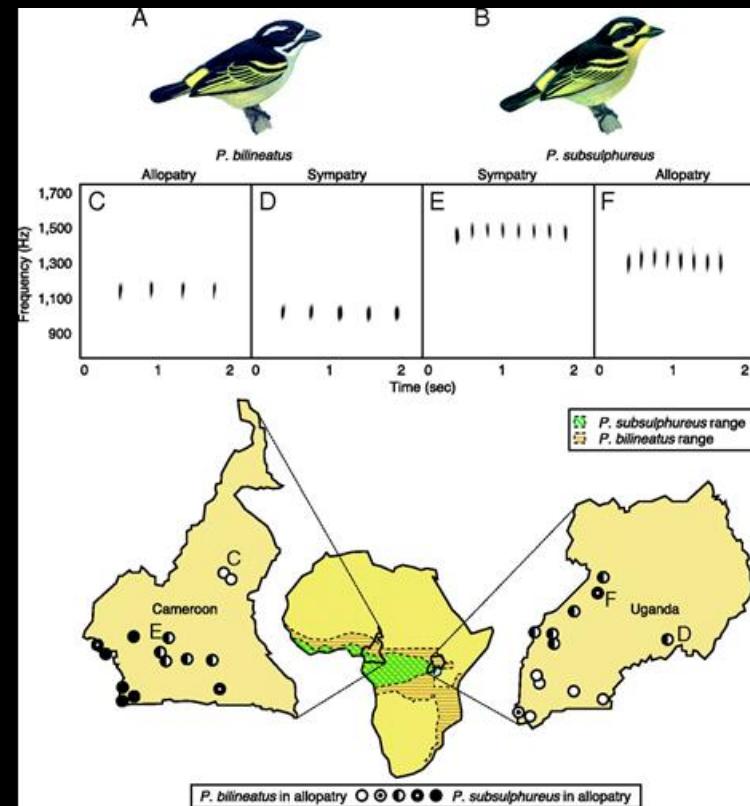
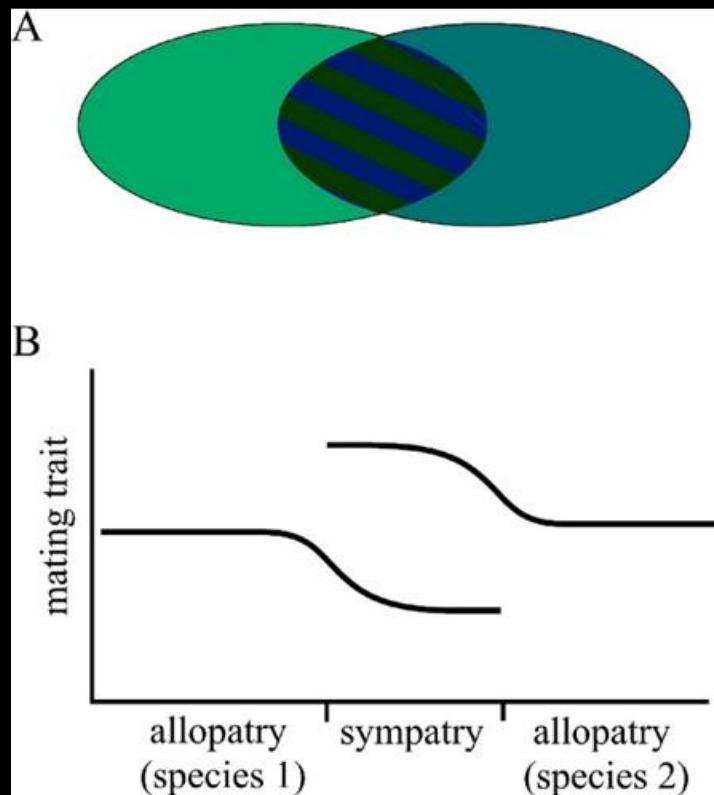


La teoría del reforzamiento explica como la selección natural puede incrementar el aislamiento reproductivo precigótico en simpatría



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

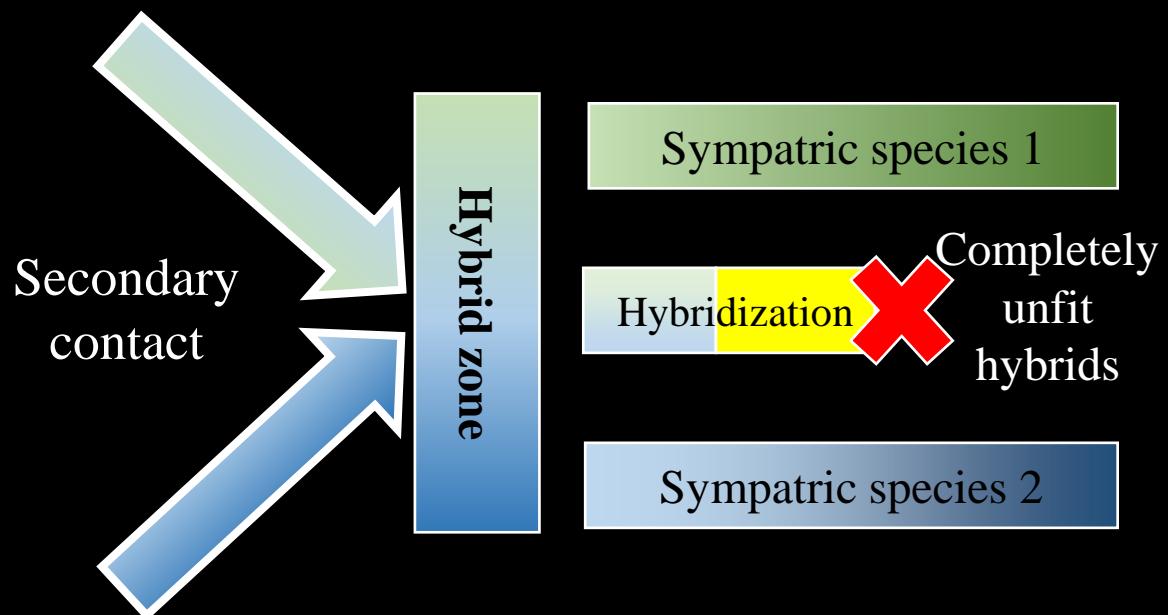
RCD describes a pattern of greater divergence of an isolating trait in areas of sympatry between closely related taxa than in areas of allopatry



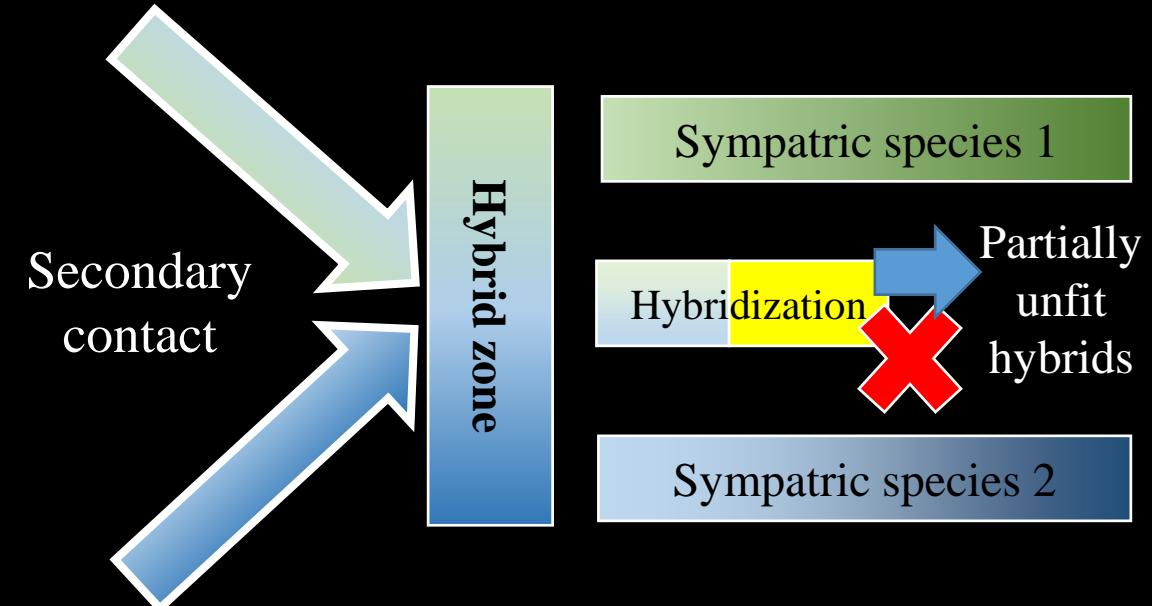
Desplazamiento de caracteres reproductivos *sensu* Butlin 1987 y Coyne & Orr 2004 – CO-RCD

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

Reproductive Character Displacement



Reinforcement



El desarrollo histórico del reforzamiento:

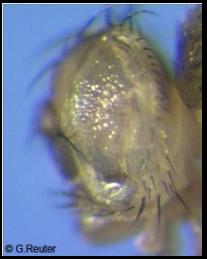
- 1.- ¿Muestran los datos de campo de forma consistente mayor aislamiento precigótico en simpatría que en alopatría?
- 2.- ¿Este patrón puede ser explicado por reforzamiento?
- 3.- ¿Cuáles hipótesis alternas explican este patrón?
- 4.- ¿Cómo distinguir eventos en los que ocurrió reforzamiento de las hipótesis alternas?



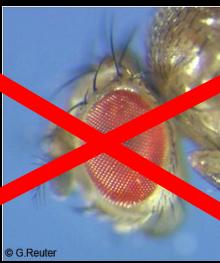
Reforzamiento: LOS DATOS



Evidencias experimentales del reforzamiento: “Eliminación de híbridos”: Koopman 1950



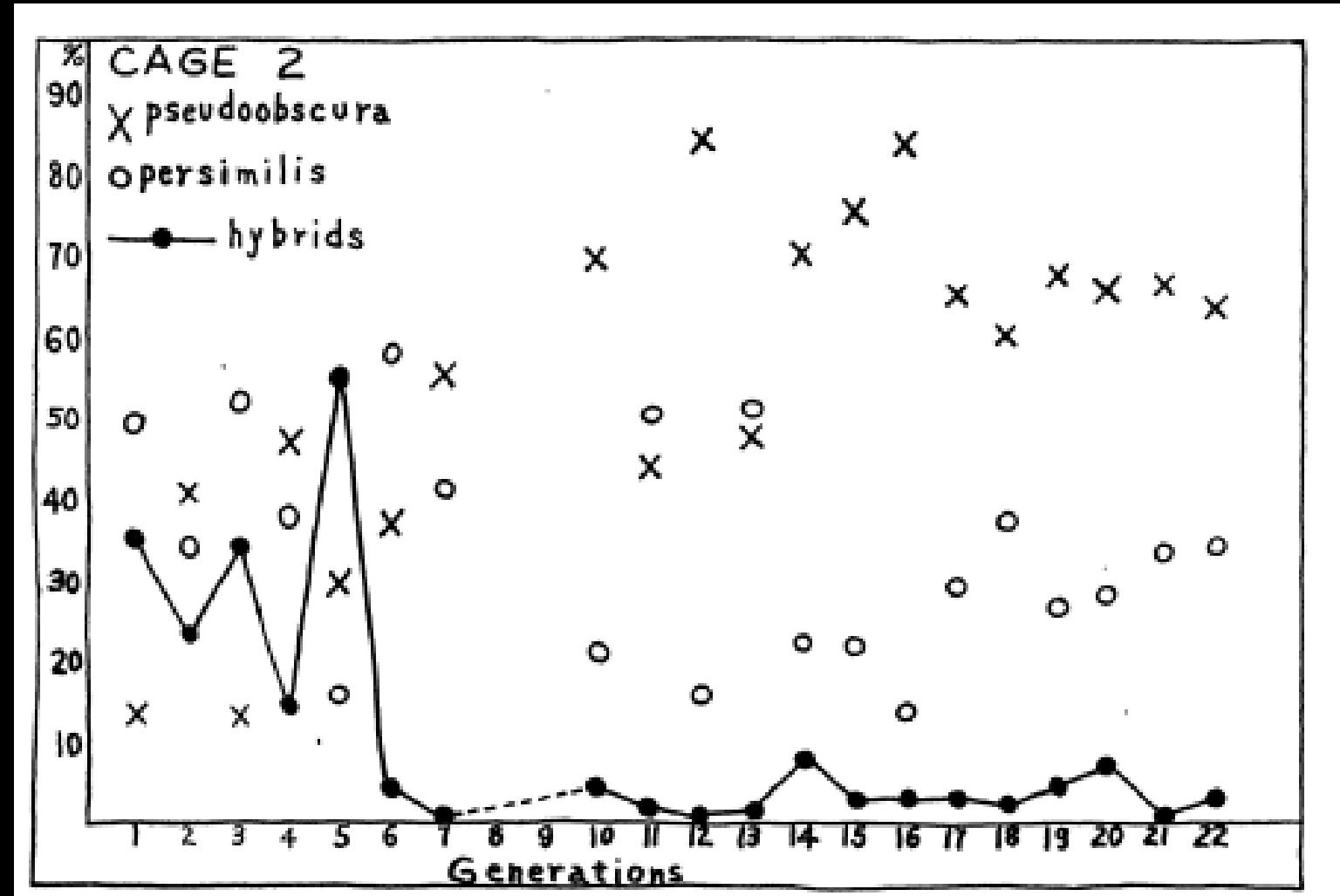
Glass (*D. pseudoobscura*)



Wildtype (Hybrids)



Orange (*D. persimilis*)



Evidencias experimentales del reforzamiento: Eliminación de híbridos



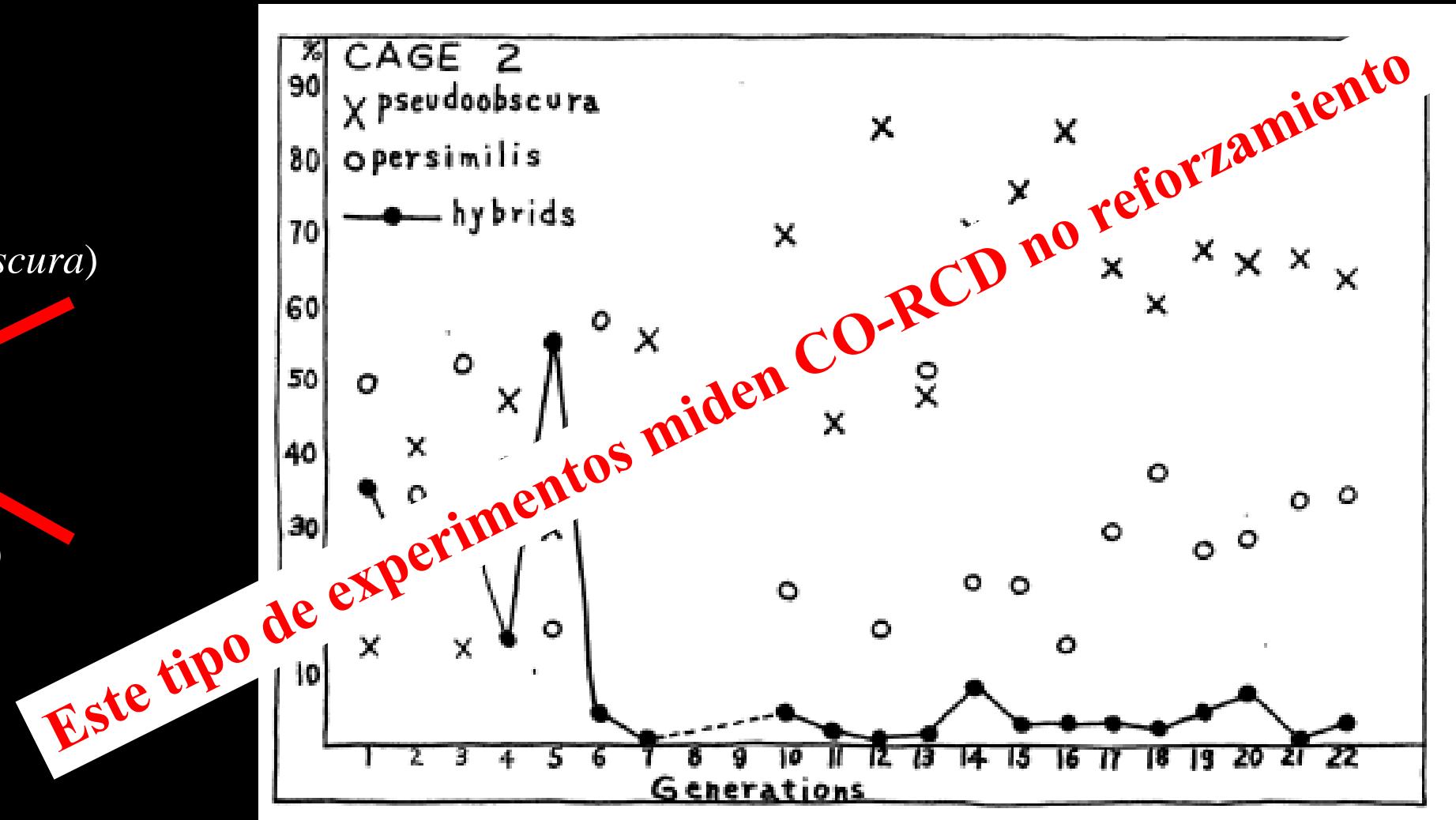
Glass (*D. pseudoobscura*)



Wildtype (Hybrids)



Orange (*D. persimilis*)

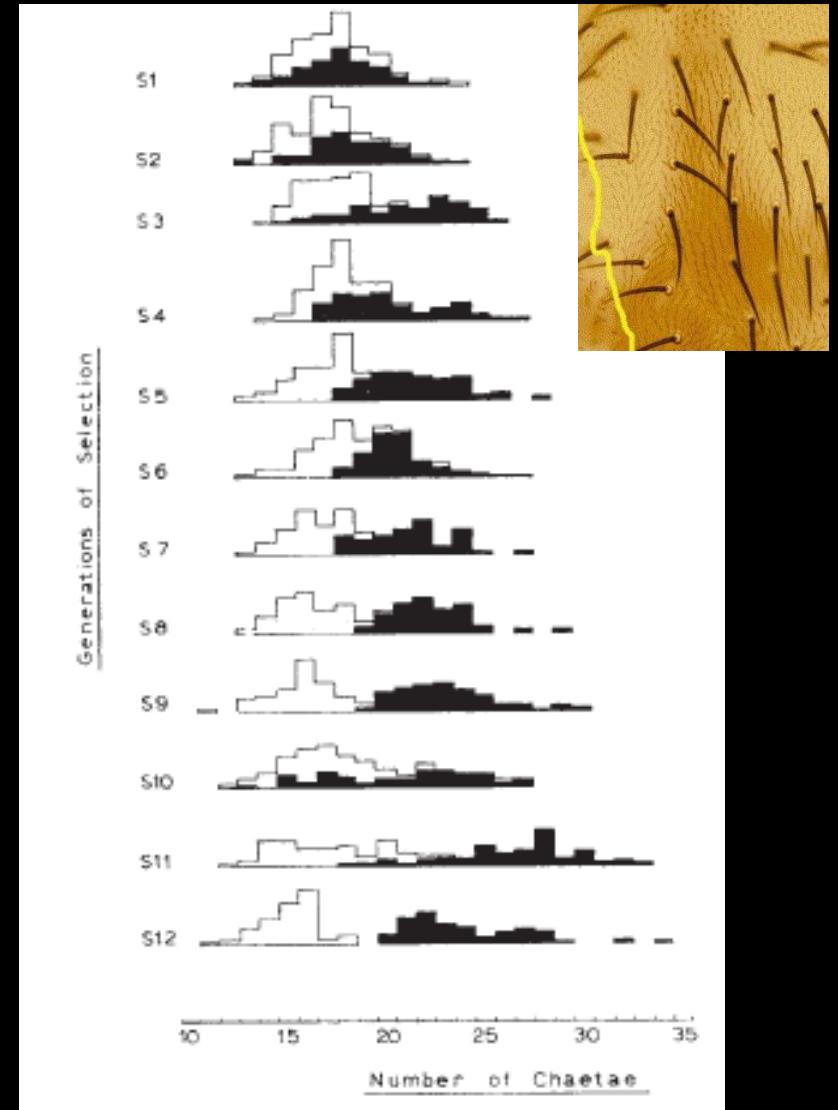


Koopman, 1950

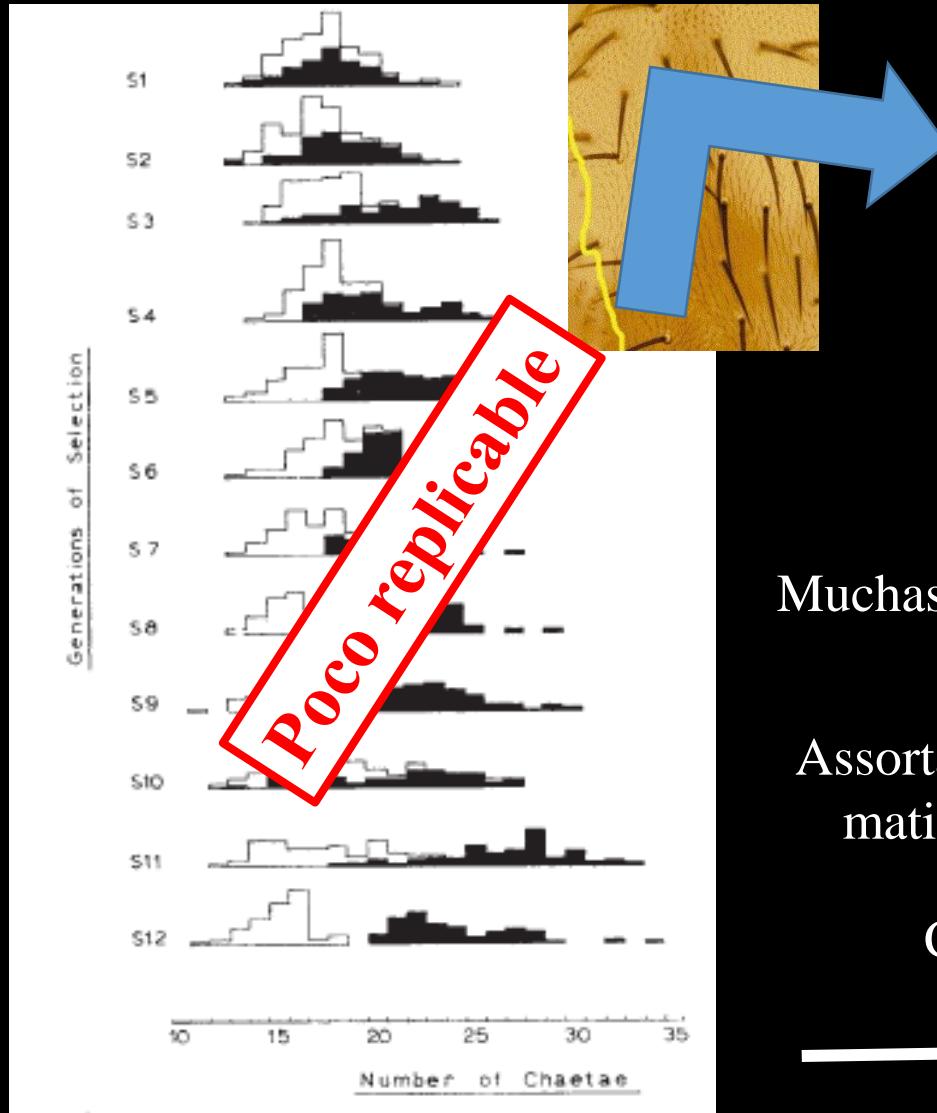
Evidencias experimentales del reforzamiento: Evolución del aislamiento precigótico mediante selección disruptiva

Cada generación:

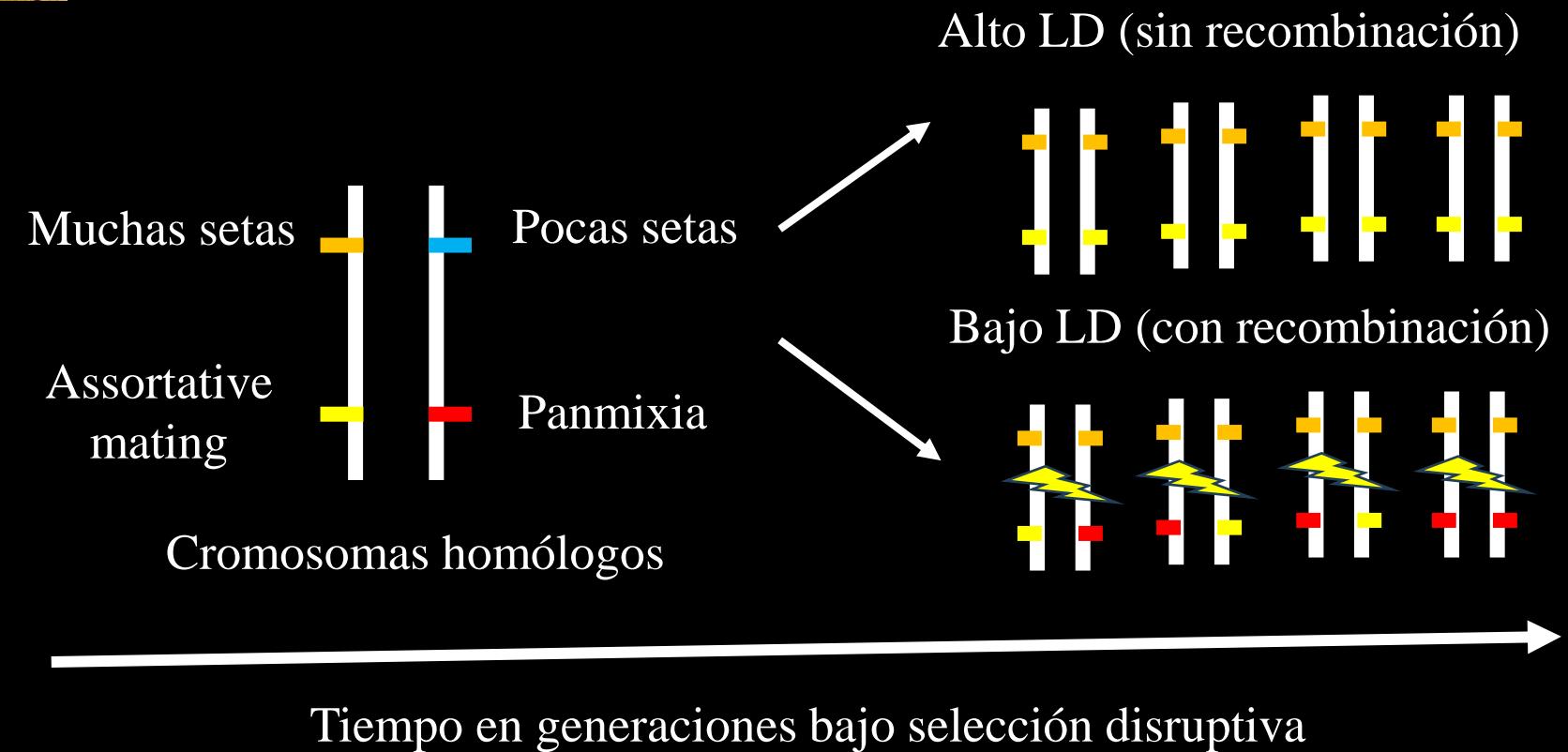
1. Moscas vírgenes con pocas (blanco) y muchas (negro) setas son seleccionadas.
2. Machos y hembras de ambos grupos son juntados y se permite reproducción aleatoria.
3. Tras la copulación, las hembras son aisladas nuevamente.
4. En la progenie de ambos grupos se cuenta la frecuencia de hijas en función al número de setas.
5. Se seleccionan nuevamente las hijas con menos setas (en el grupo blanco) y con más setas (en el grupo negro), y se repite el proceso.



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

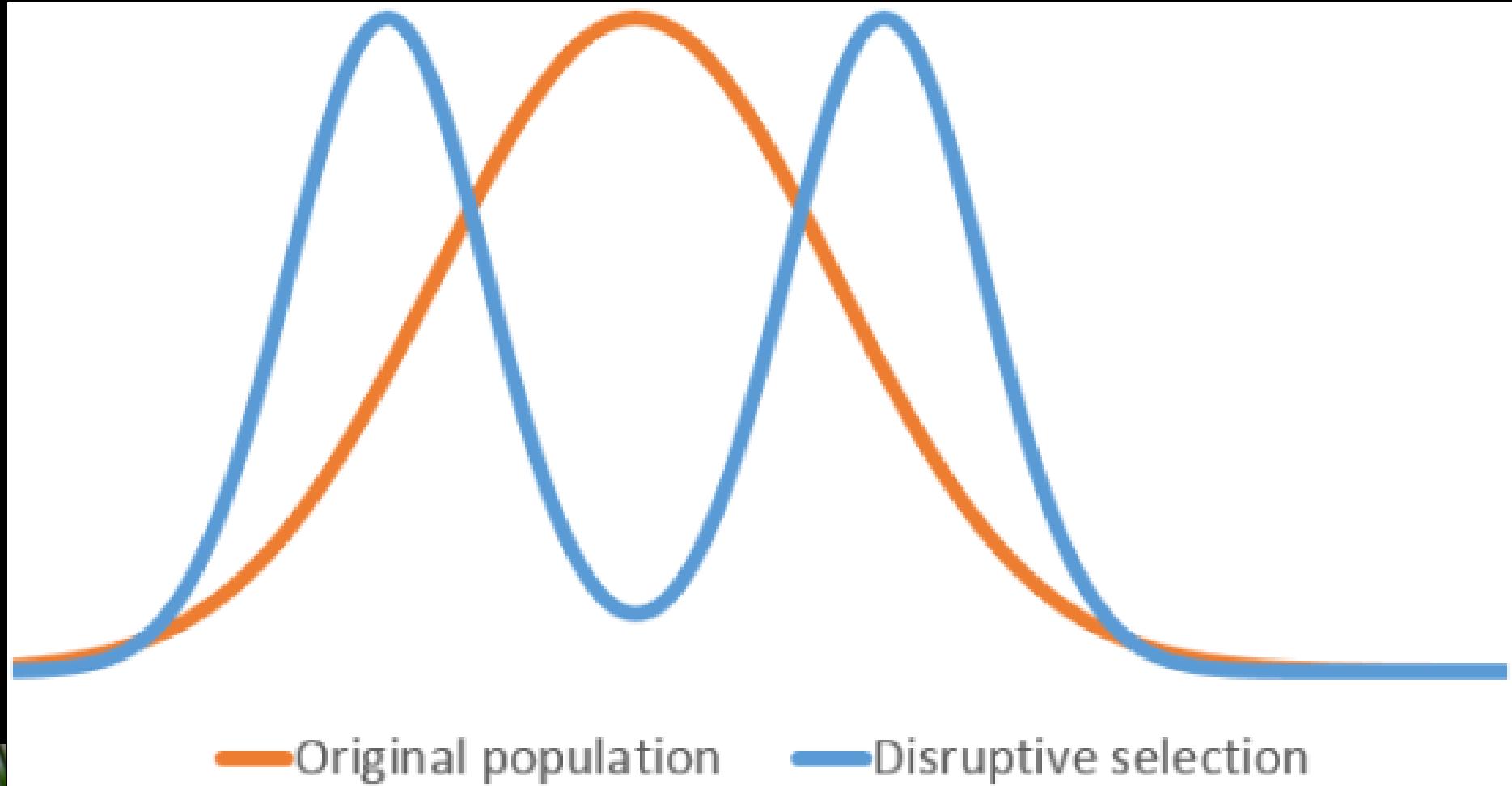


Requiere un alto desequilibrio de ligamiento entre el carácter seleccionado y un gen de *assortative mating*



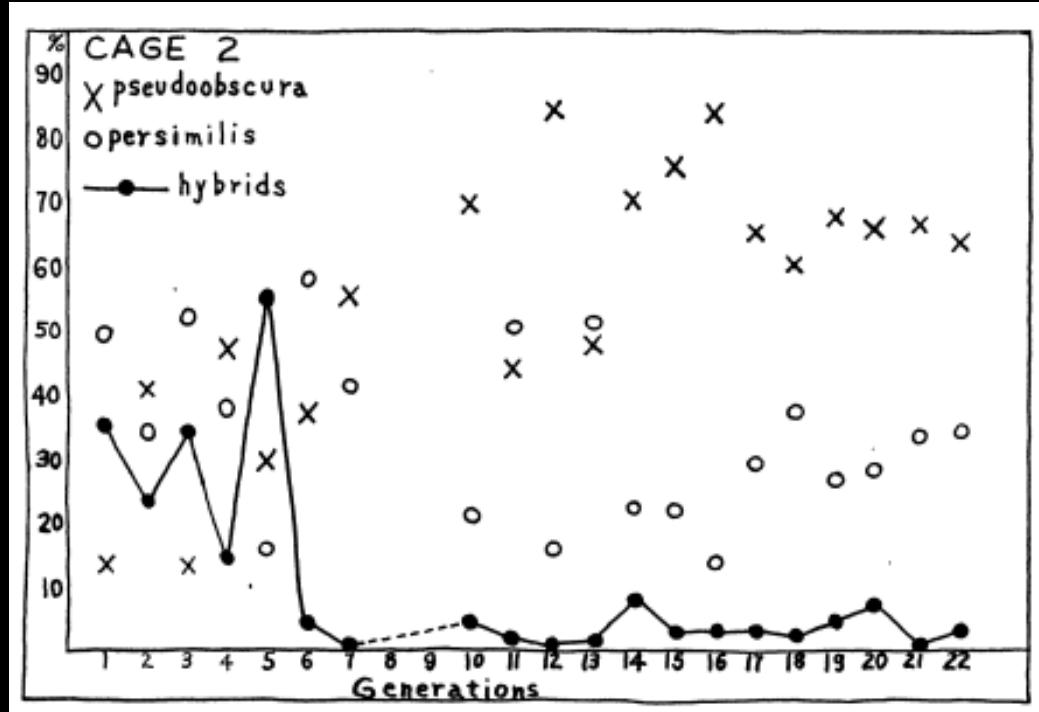
Evidencias experimentales del reforzamiento: Evolución del aislamiento precigótico mediante selección disruptiva

Frecuencia

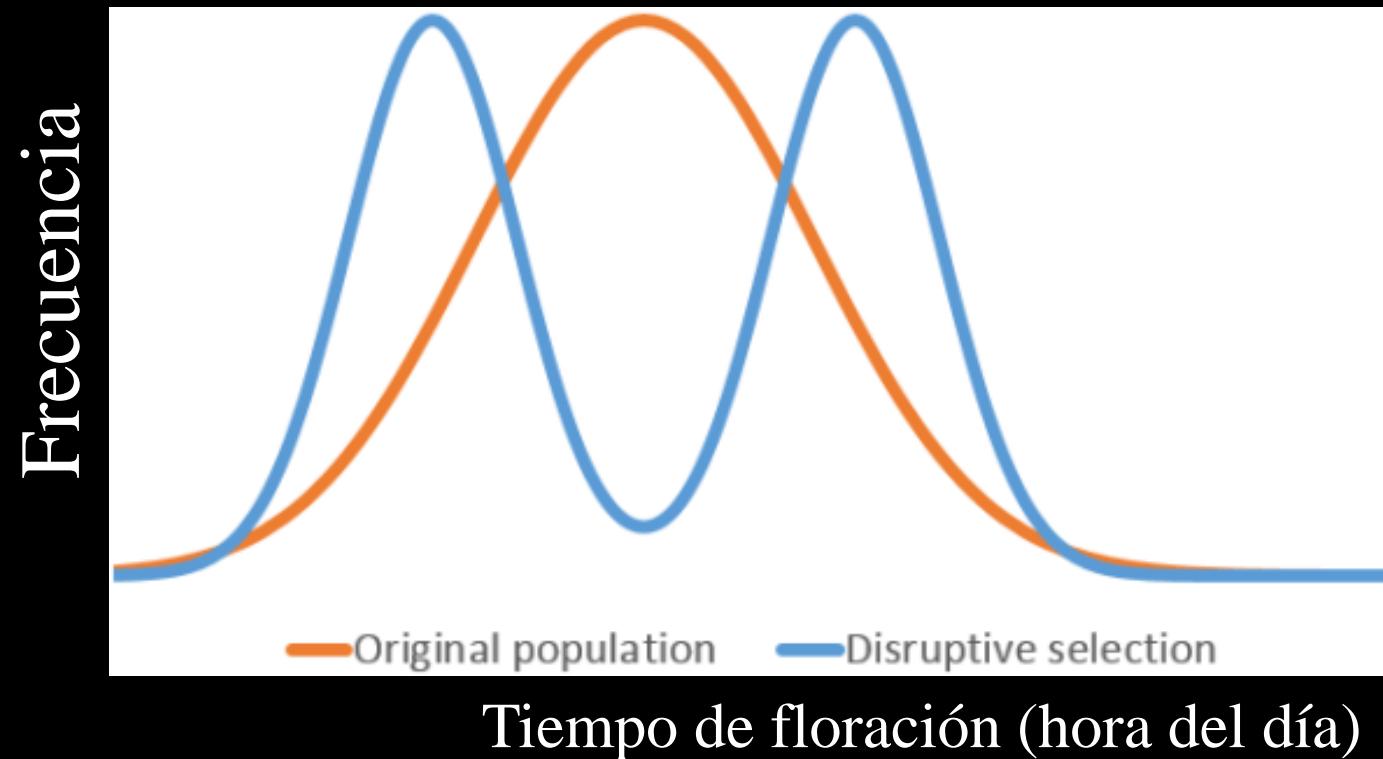


Slatkin (1982)

Evidencias experimentales del reforzamiento: NO toda selección disruptiva evidencia reforzamiento



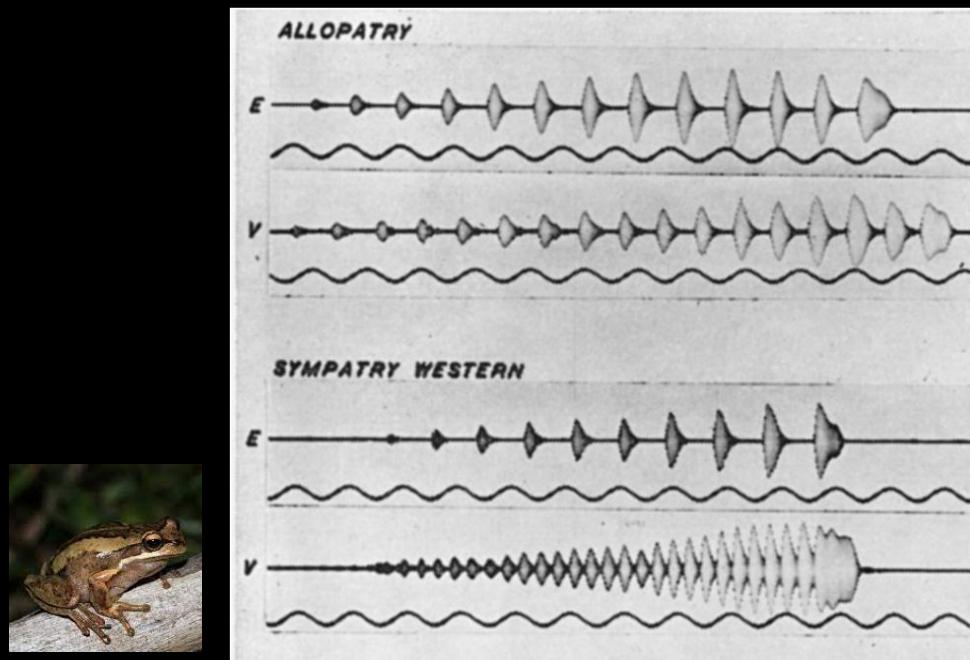
Tras eliminar híbridos, las moscas evolucionaron por si solas su mecanismo de aislamiento precigótico...
SI ES REFORZAMIENTO!!!



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 *H-RCD*)

Mayor varianza interespecífica entre simpatría que entre alopatría



Littlejohn, 1965

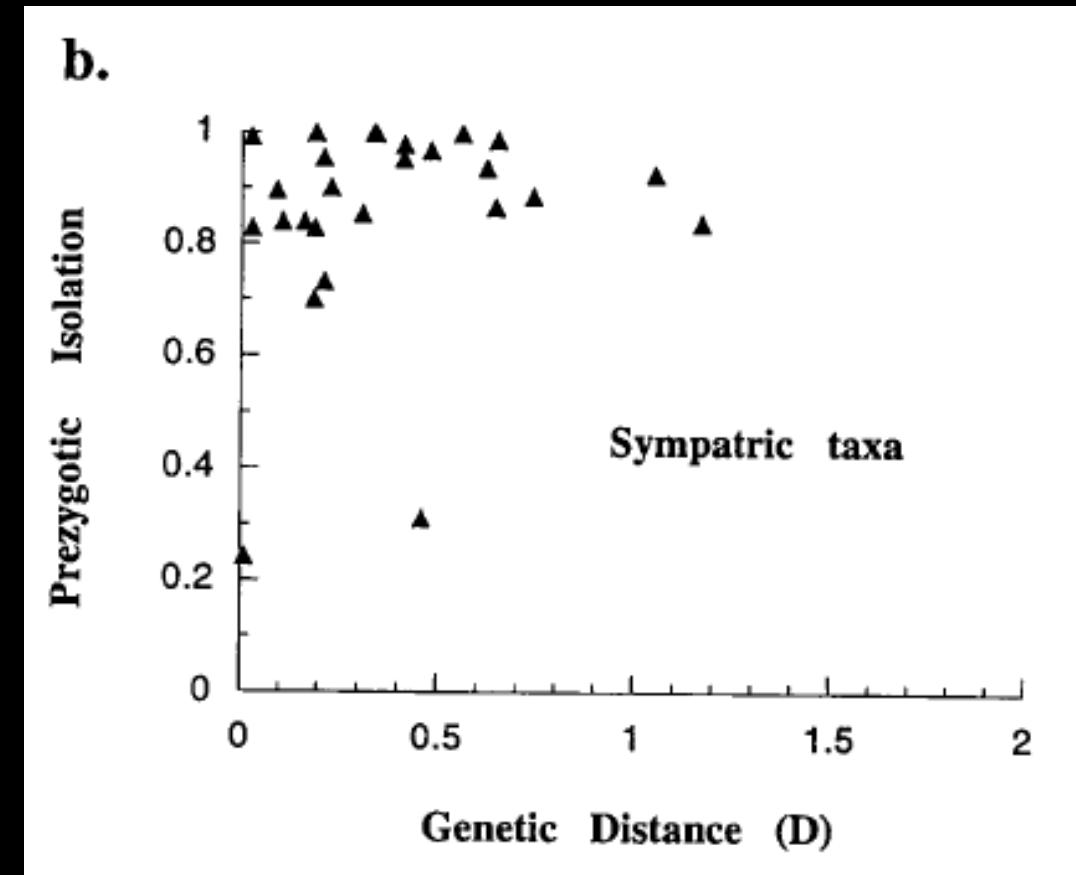
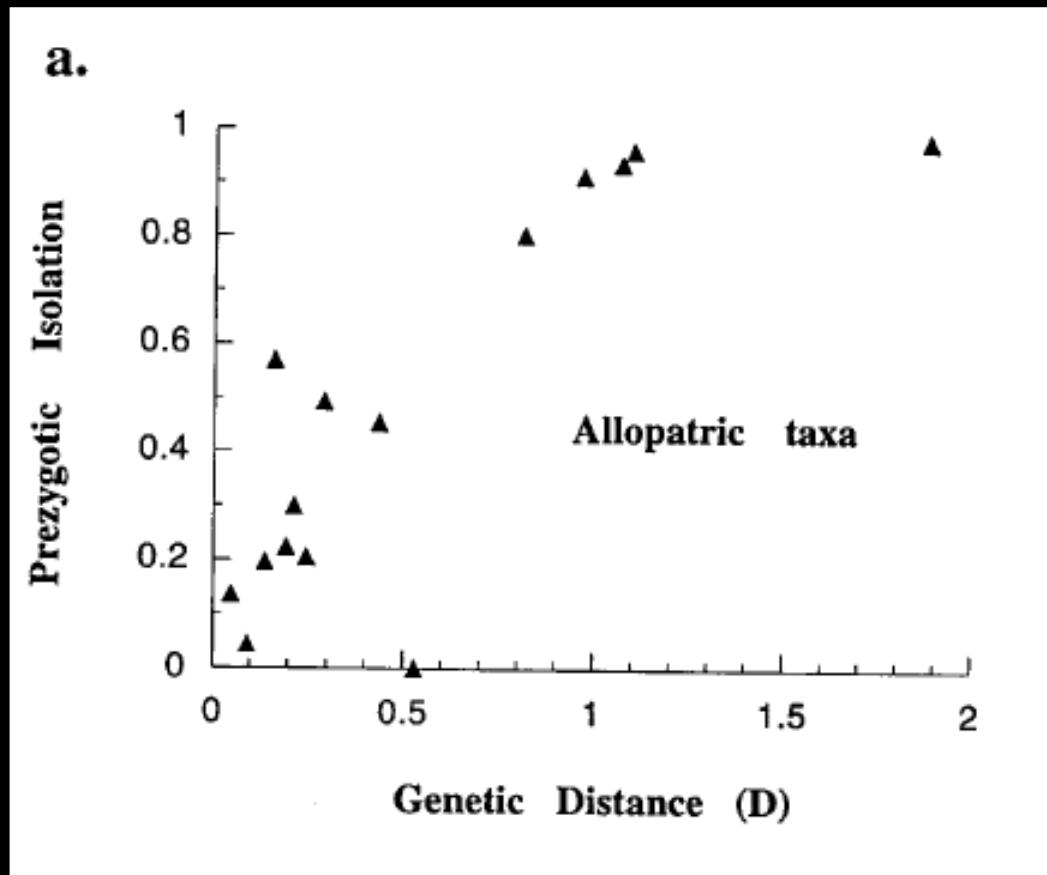
Mecanismo: Reproductive Character Displacement
Howard, 1993

Consecuencia: Reforzamiento del aislamiento reproductivo en simpatría

Críticas

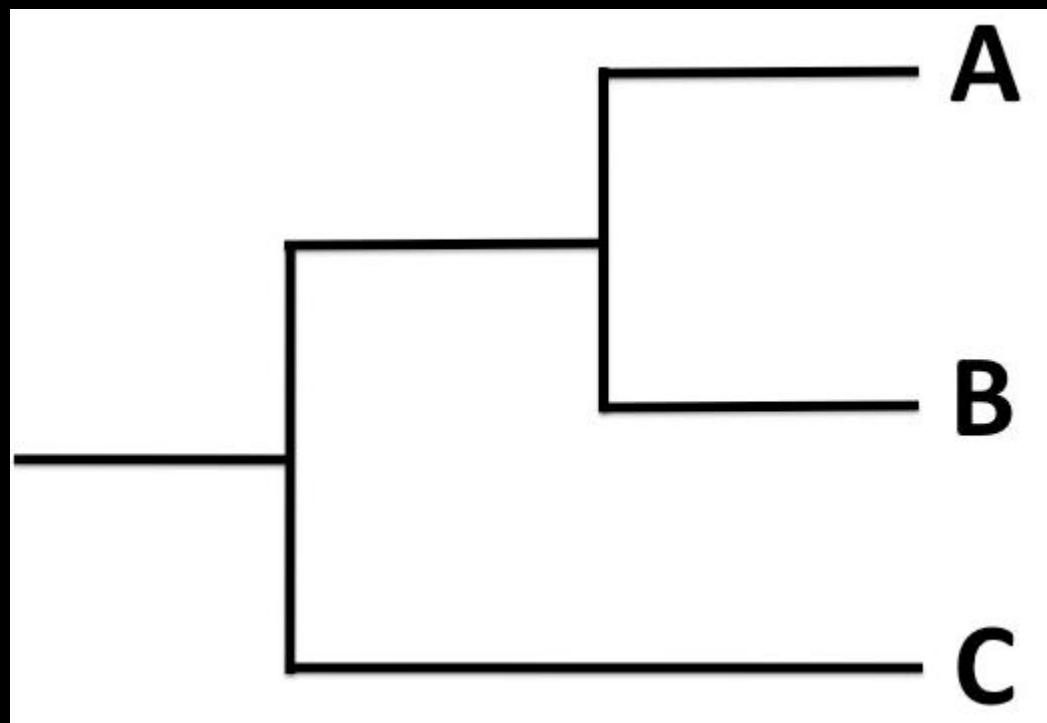
1. Algunos casos mostraban el patrón esperado bajo reforzamiento, OTROS NO (Marshal et al., 2002; Patterson & Stone, 1952; Coyne et al, 2002; Walker, 1974; Loftus-Hills, 1975; Sanderson et al. 1992; Doberty & Howard, 1996; Butlin et al (Varios trabajos) + TODO EL *PUBLICATION BIAS*).
Se desconoce el tiempo de contacto y la distancia genética de los casos específicos que estamos comparando. ¿Se encuentra a veces mayor aislamiento en simpatría 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...

Evidencias naturales del reforzamiento: Estudios comparativos



Aunque no prueba de forma contundente el reforzamiento si demostró que es muy común que pares de especies simpátricas tengan altos niveles de aislamiento precigótico incluso en bajas distancias genéticas.

Métodos comparativos: La propuesta de Noor, 1993



Alopatría

Comparación del aislamiento precigótico:

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

Si el reforzamiento ocurre:
 B_{vsC} (simpatría) > A_{vsC} (alopatría).

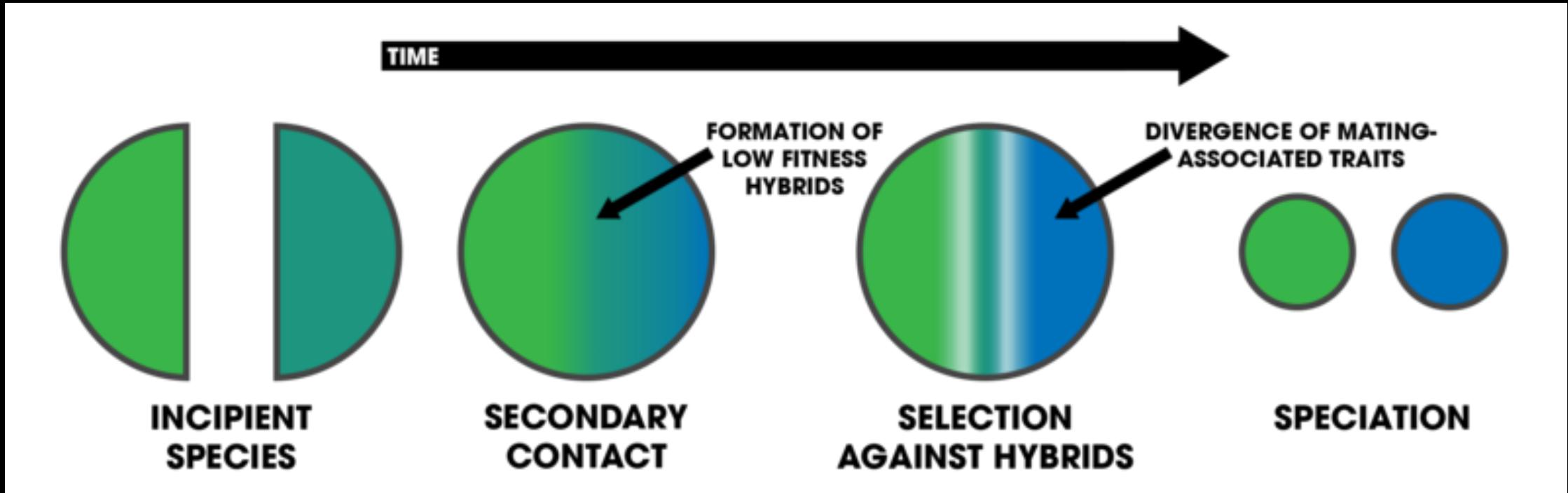
*La distancia de A a C = B a C

*Revisión aún no hecha.

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

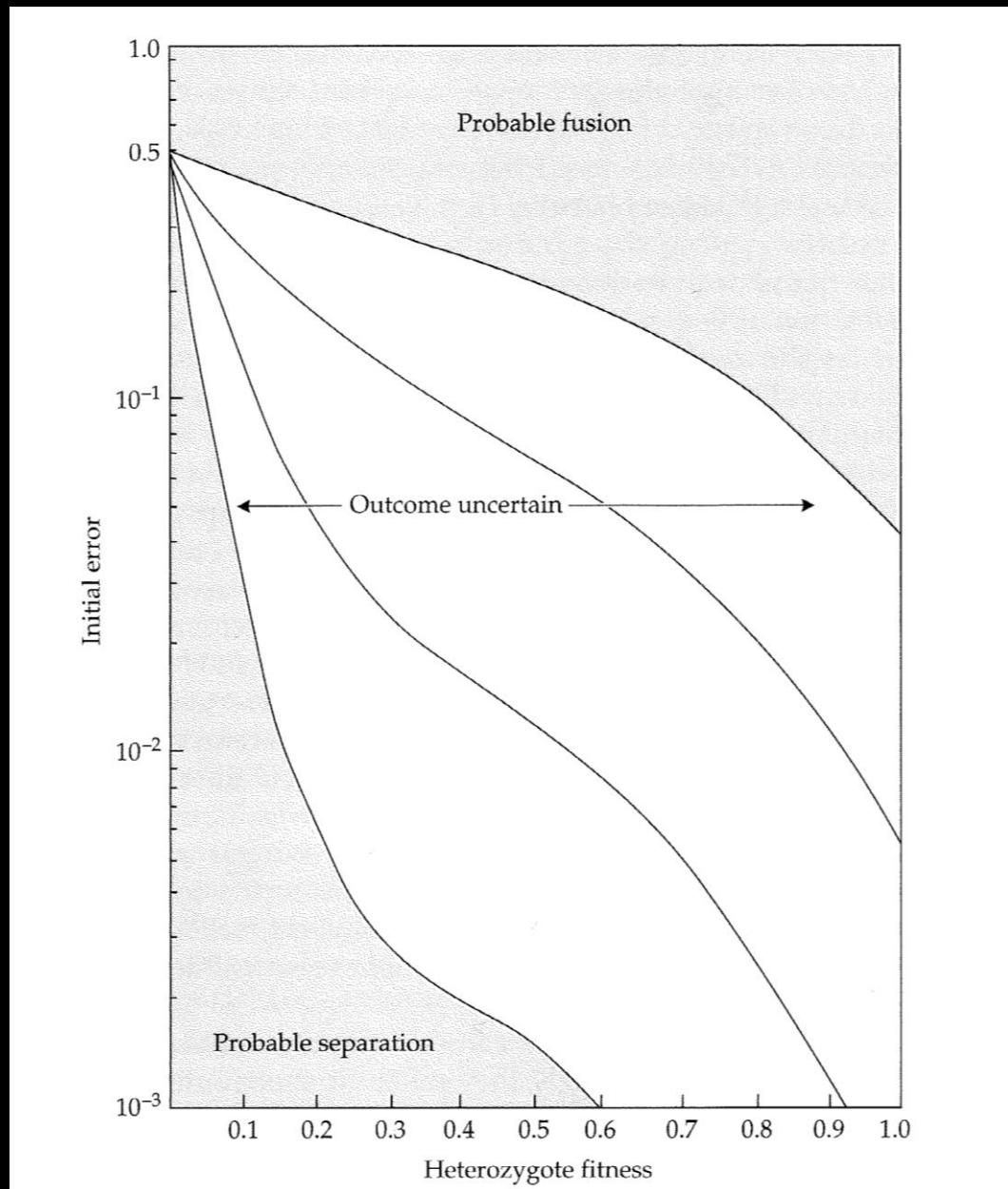
¿Es el reforzamiento el proceso que explica esta observación?

Reforzamiento: LA TEORÍA



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

La hibridación puede tener como consecuencia la fusión de especies o el reforzamiento en función del fitness híbrido y la frecuencia de cruces heteroespecíficos (error rate) (Wilson, 1965).



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”

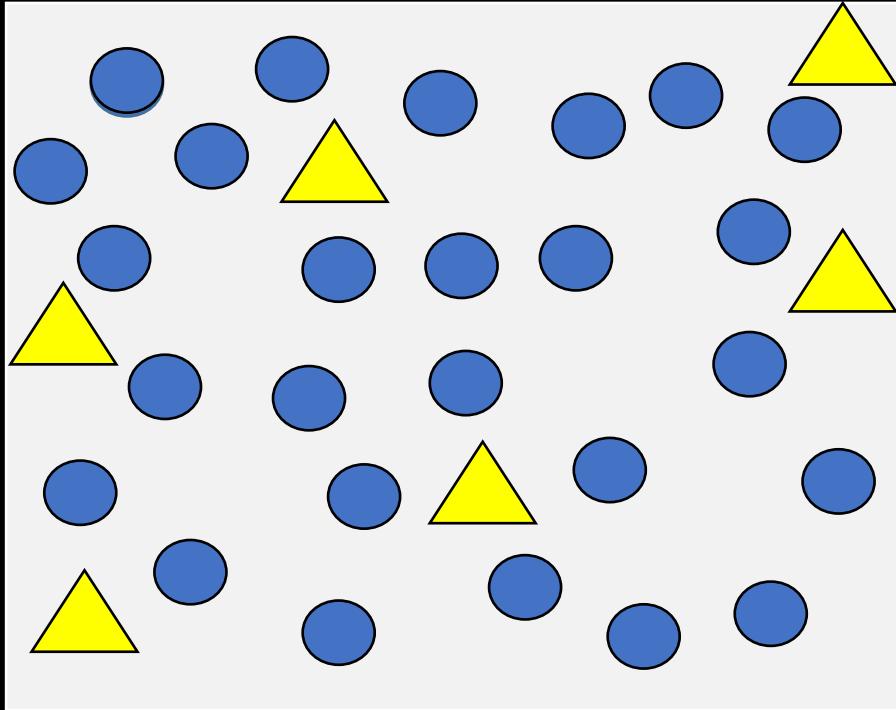
a : assortative mating con “a”

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 (especie rara).

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

Alta P de que triángulos se extinguían antes del reforzamiento

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

Premisa:

Los alelos que favorecen incrementos en el aislamiento precigótico **solo son ventajosos en simpatría**. En alopatría están ausentes de una fuerza selectiva que los favorezca.

Por lo tanto

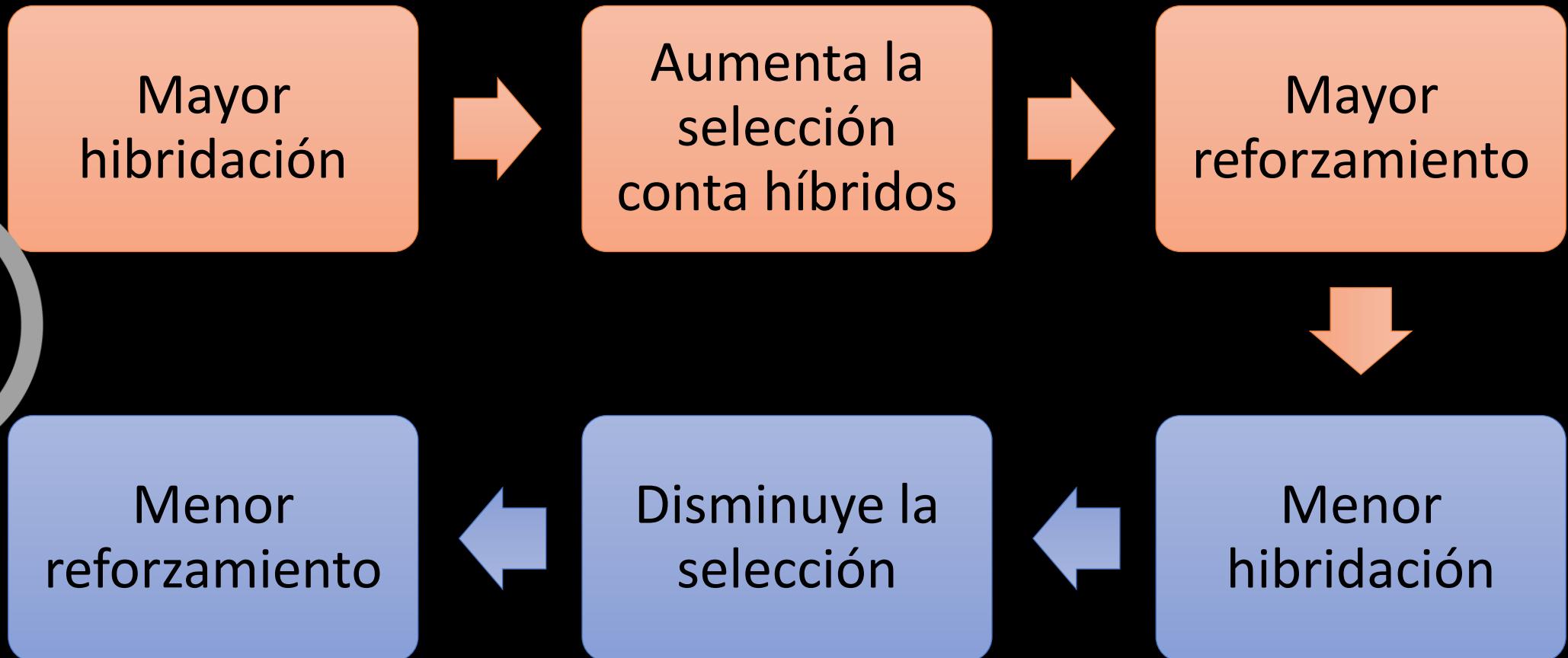
El flujo genético **intraespecífico** desde alopatría puede “inundar” el cambio en frecuencias producido por el reforzamiento.



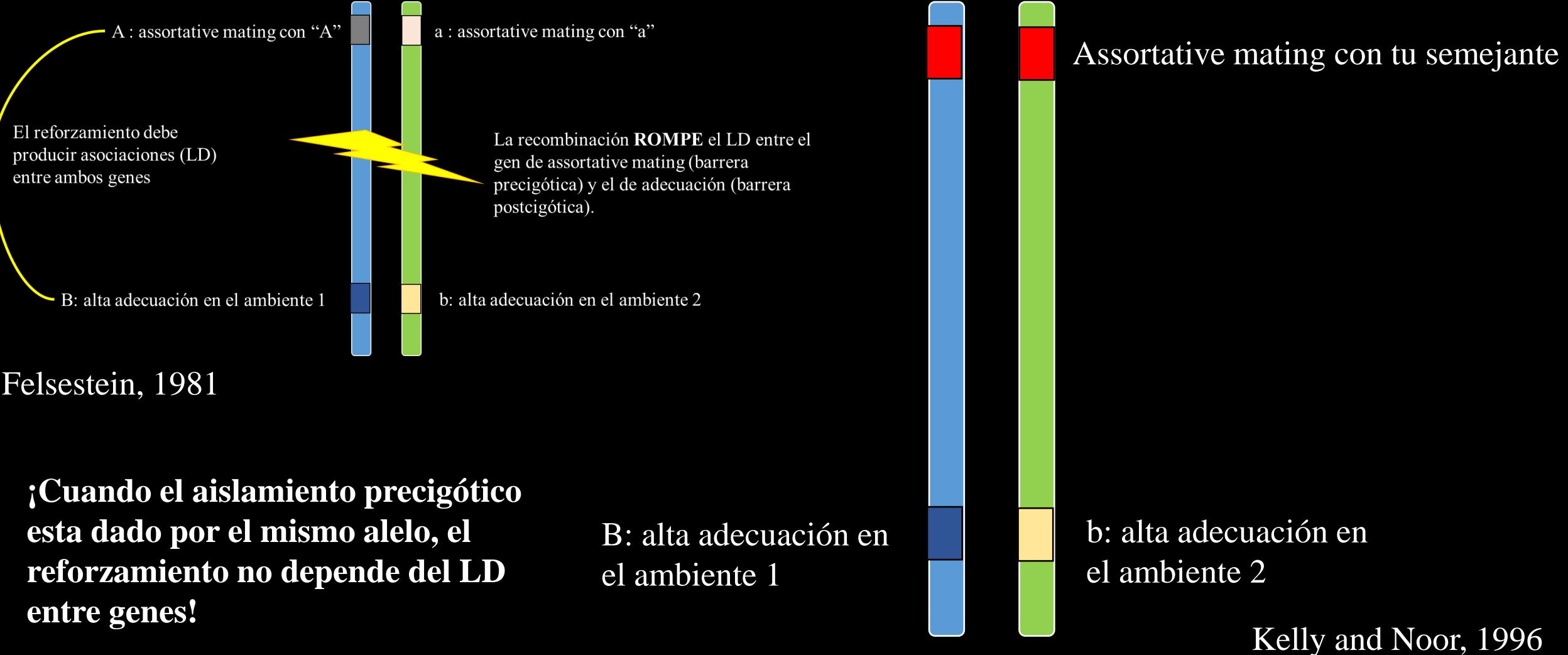
Alopatría:
Alelos de panmixía

Simpatría:
Alelos de assortative mating

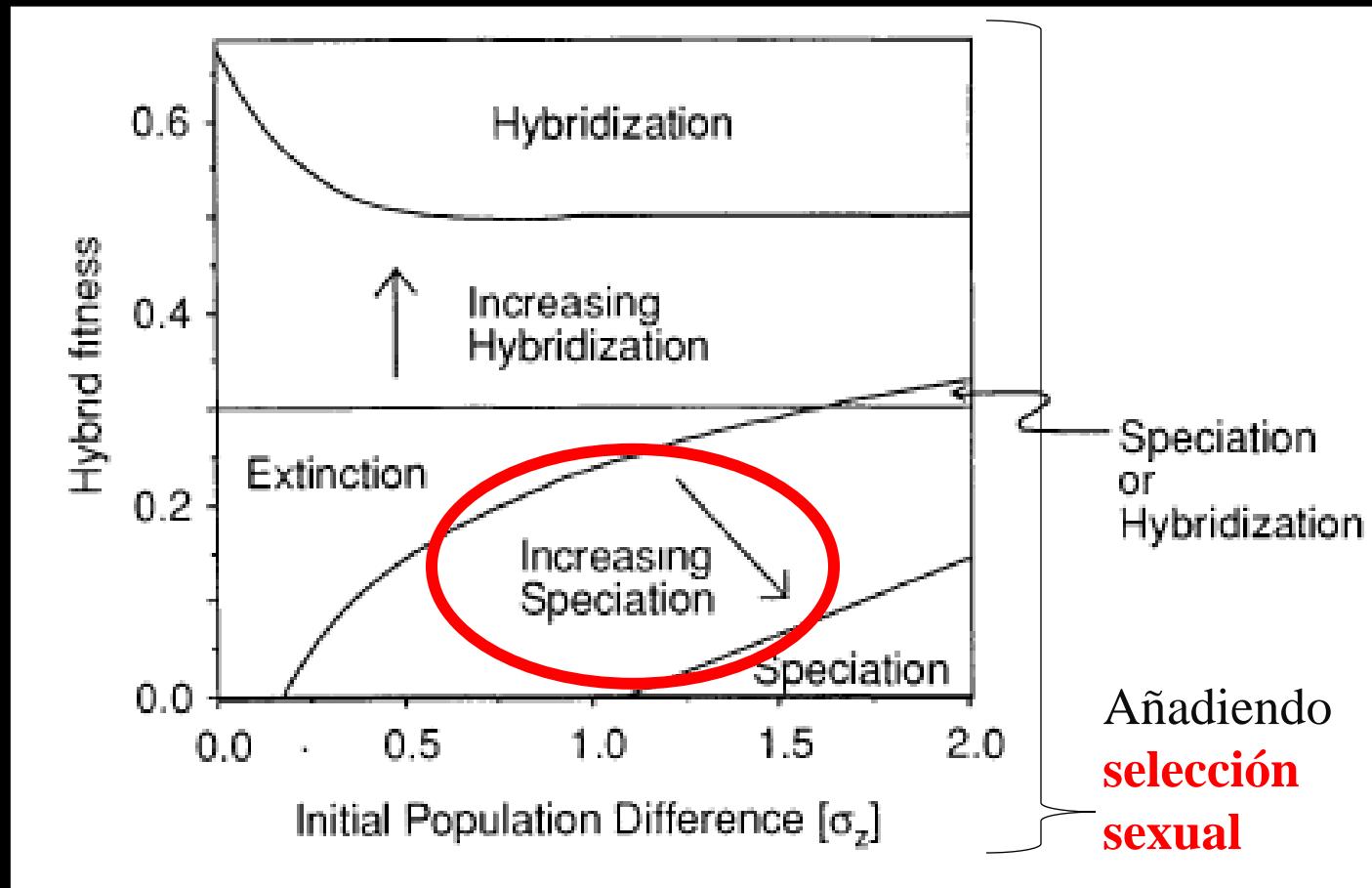
4. Spencer, 1986: El reforzamiento es autodestructivo



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



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



Selección negativa de hembras que no copularon con conspecíficos
+
Presencia de selección sexual (no disminuye con la reducción en flujo genético)

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

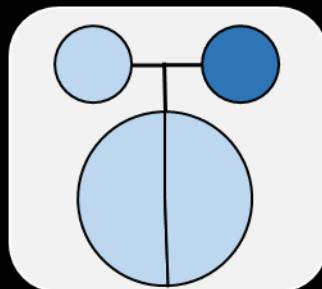
Templeton effect:

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

A) Extinction / Introgression

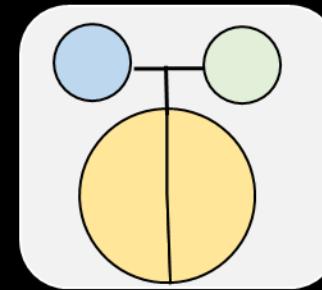
tiempo
↓

Allopatry
Simpatry



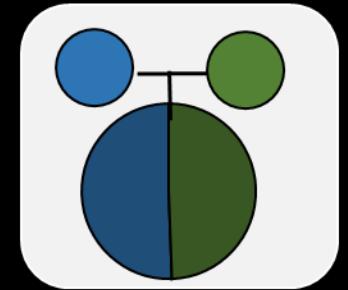
B) Hybrid speciation

Allopatry
Simpatry

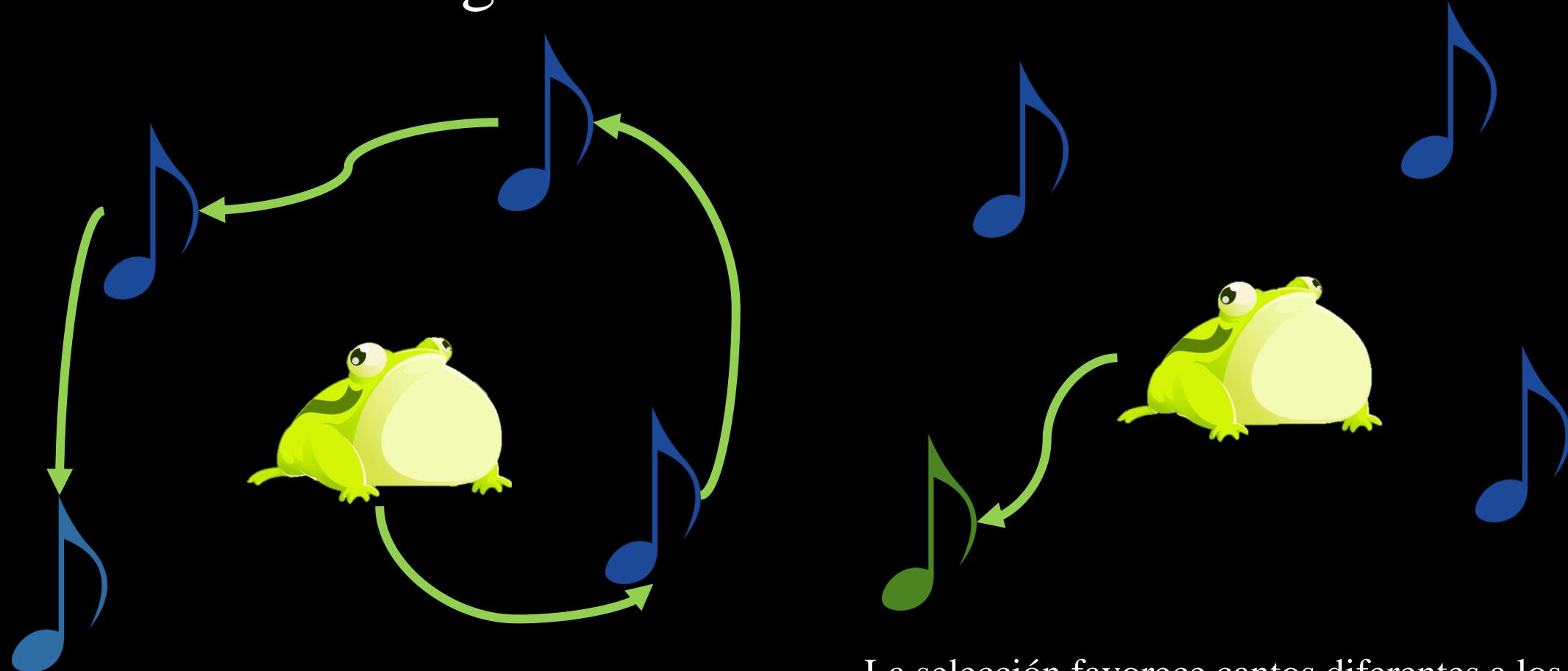


C) Templeton Effect

Allopatry
Simpatry



Alternativas al reforzamiento: Desplazamiento de caracteres ecológicos



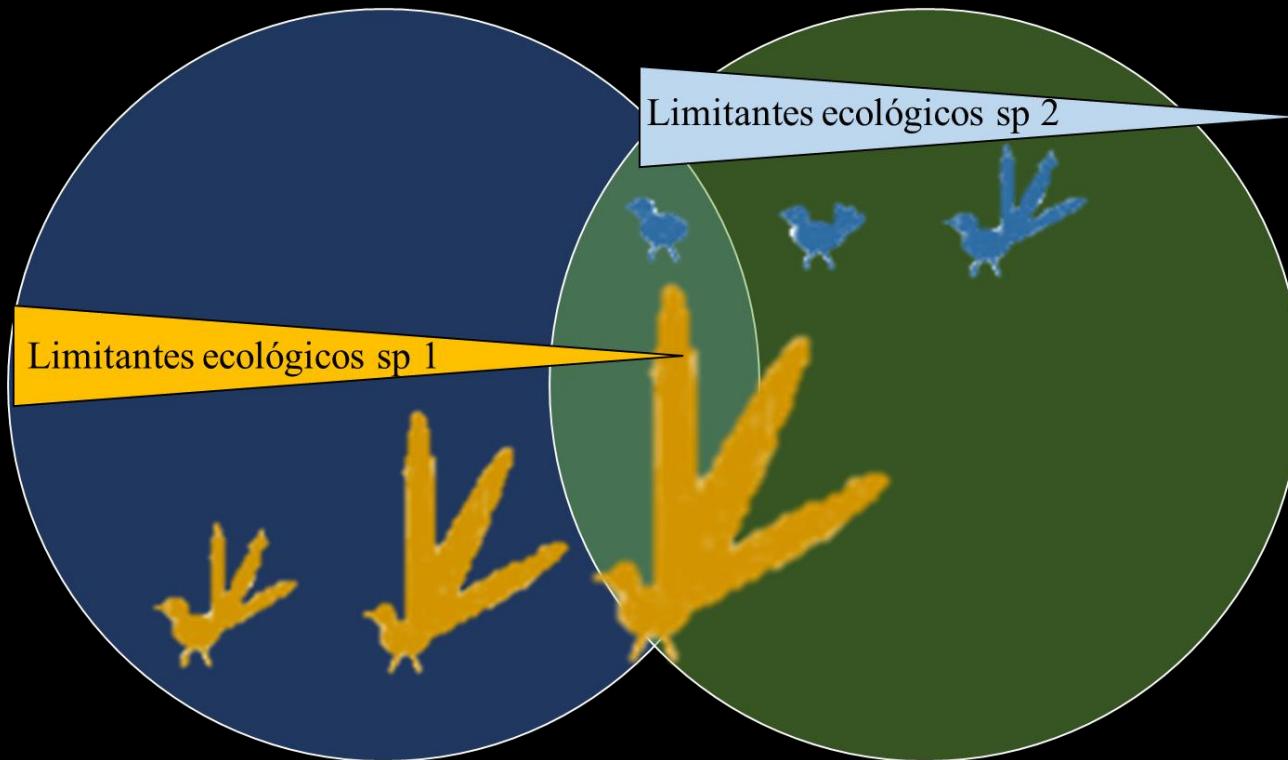
Gasto energético al buscar entre diferentes posibles parejas

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

Mientras una especie presente menos presión ambiental los caracteres sexuales secundarios pueden ser más exagerados.



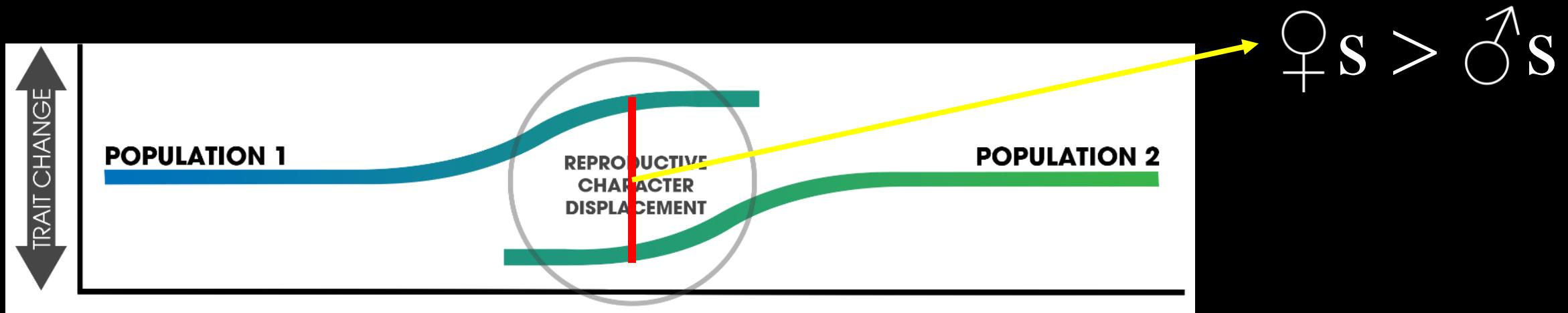
H-RCD dado por runaway sexual selection (Day, 2000)

Diferenciando el reforzamiento de procesos alternos

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

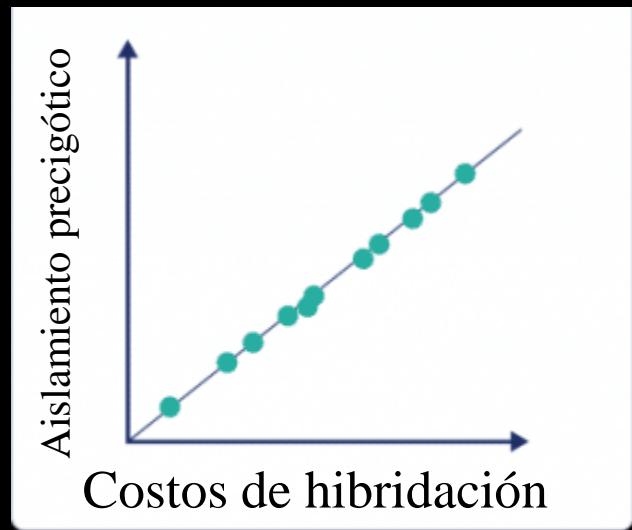
POR LO TANTO...

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.- Asimetrías concordantes



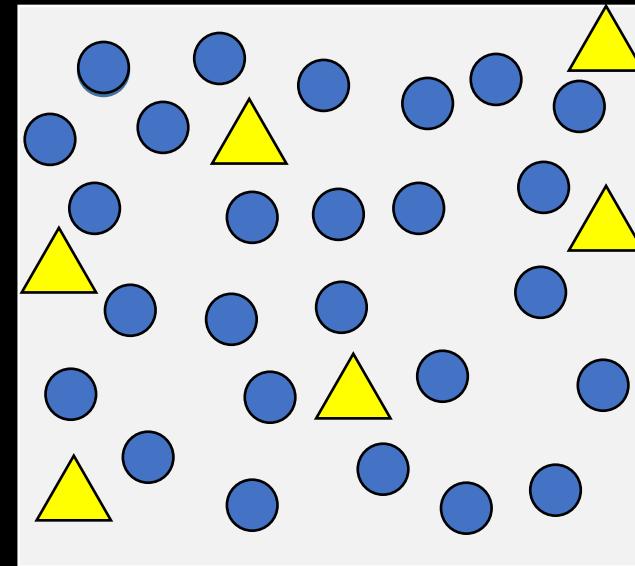
Aislamiento post:
 $\sigma^1 \times \varphi^2 > \sigma^2 \times \varphi^1$

Aislamiento pre:
 $\sigma^1 \times \varphi^2 > \sigma^2 \times \varphi^1$

¡Sí hay
reforzamiento!

Los híbridos de ambas direcciones de hibridación difieren frecuentemente en viabilidad. Por lo tanto, se espera más aislamiento precigótico en la dirección menos viable.

2.- El efecto de las hembras raras.



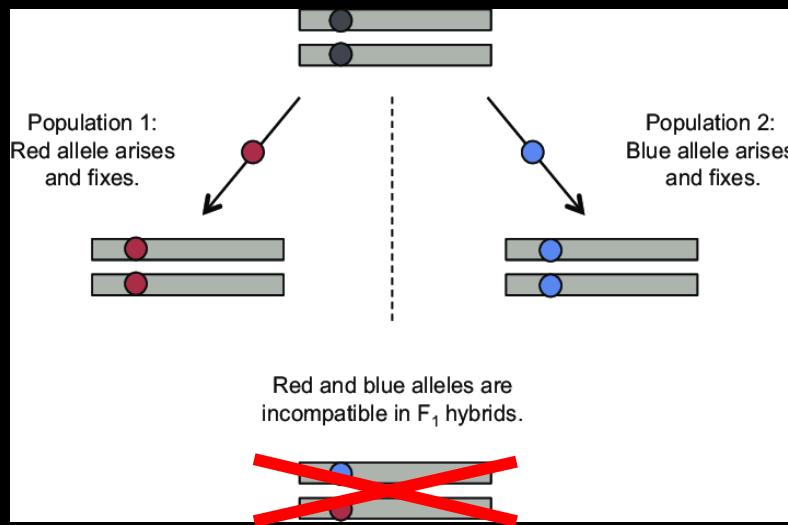
Sp rara: 2
Aislamiento pre:
 $\sigma^1 \times \varphi^2 > \sigma^2 \times \varphi^1$

¡Sí hay
reforzamiento!

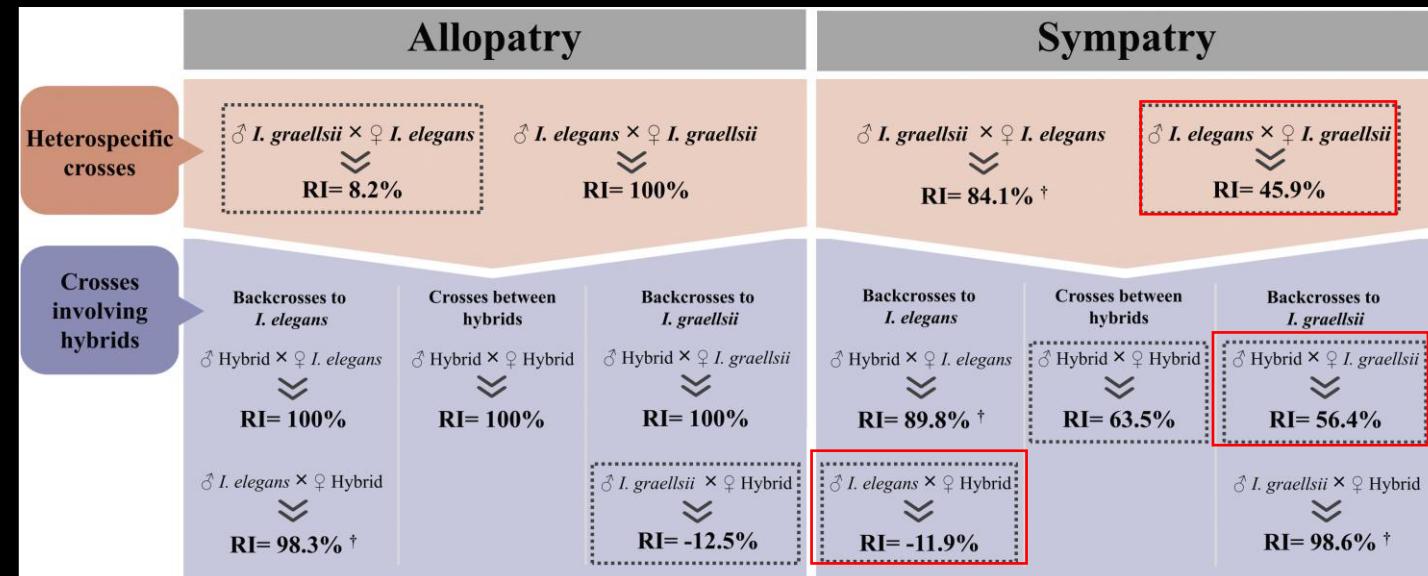
Las hembras de la especie rara tienen mayor probabilidad de hibridar. Por lo tanto, si hay reforzamiento esta dirección debe tener mayor aislamiento precigótico.

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

3.- Purga de incompatibilidades BDM



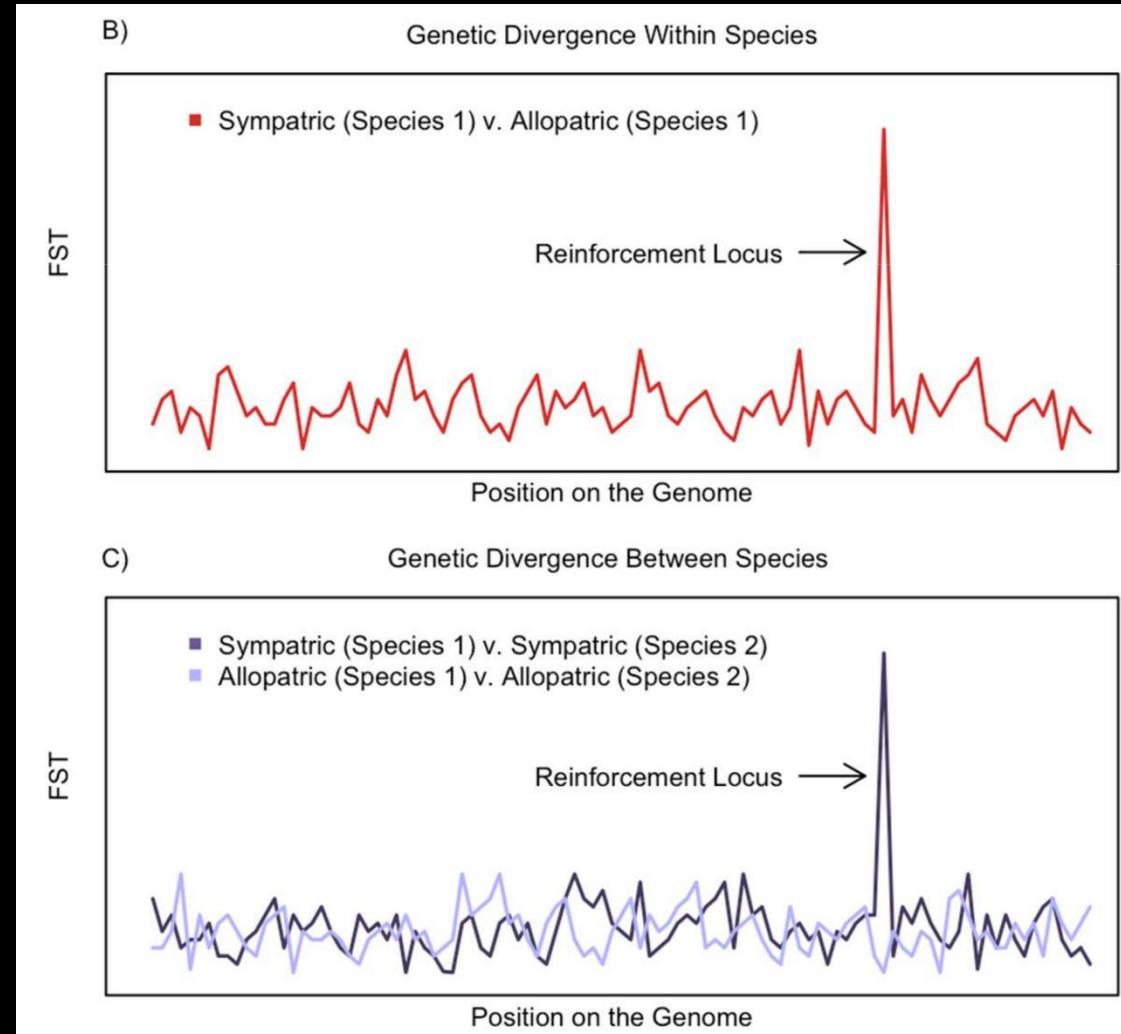
4.- La prueba de los retrocruces.



La selección negativa de híbridos elimina los alelos responsables de incompatibilidades BDM por lo tanto el aislamiento **postcigótico** se reduce en simpatría (Turelli et al., 2014).

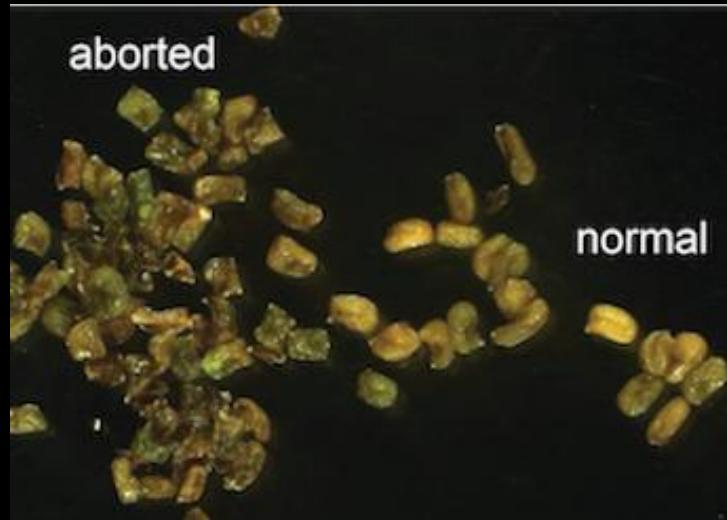
Al retrocruzar los híbridos el flujo genético sigue un patrón consistente con las direcciones precigóticas en simpatría pero no en alopatría (Arce-Valdés et al., 2024).

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

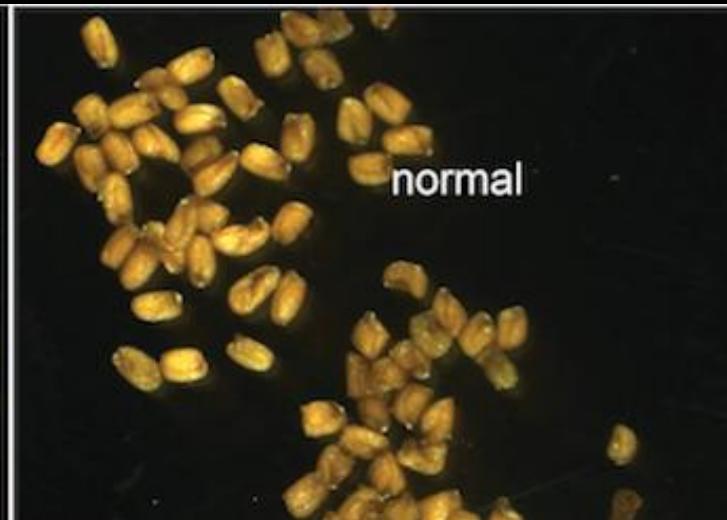


Post – Coyne&Orr, 2004: El reforzamiento del aislamiento reproductivo... postcigótico?

Cruza heteroespecífica en simpatría



Cruza heteroespecífica en alopatría



Evolución de estrategias de sacrificio de productos híbridos inviables.

Reducción de costos de cuidado parental.

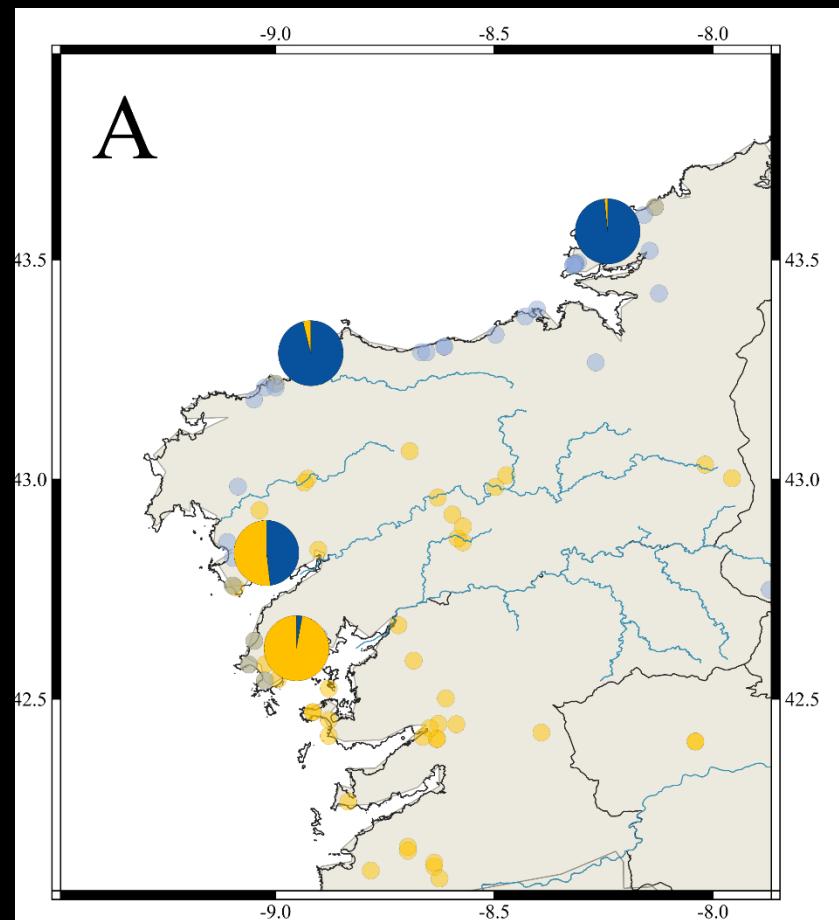
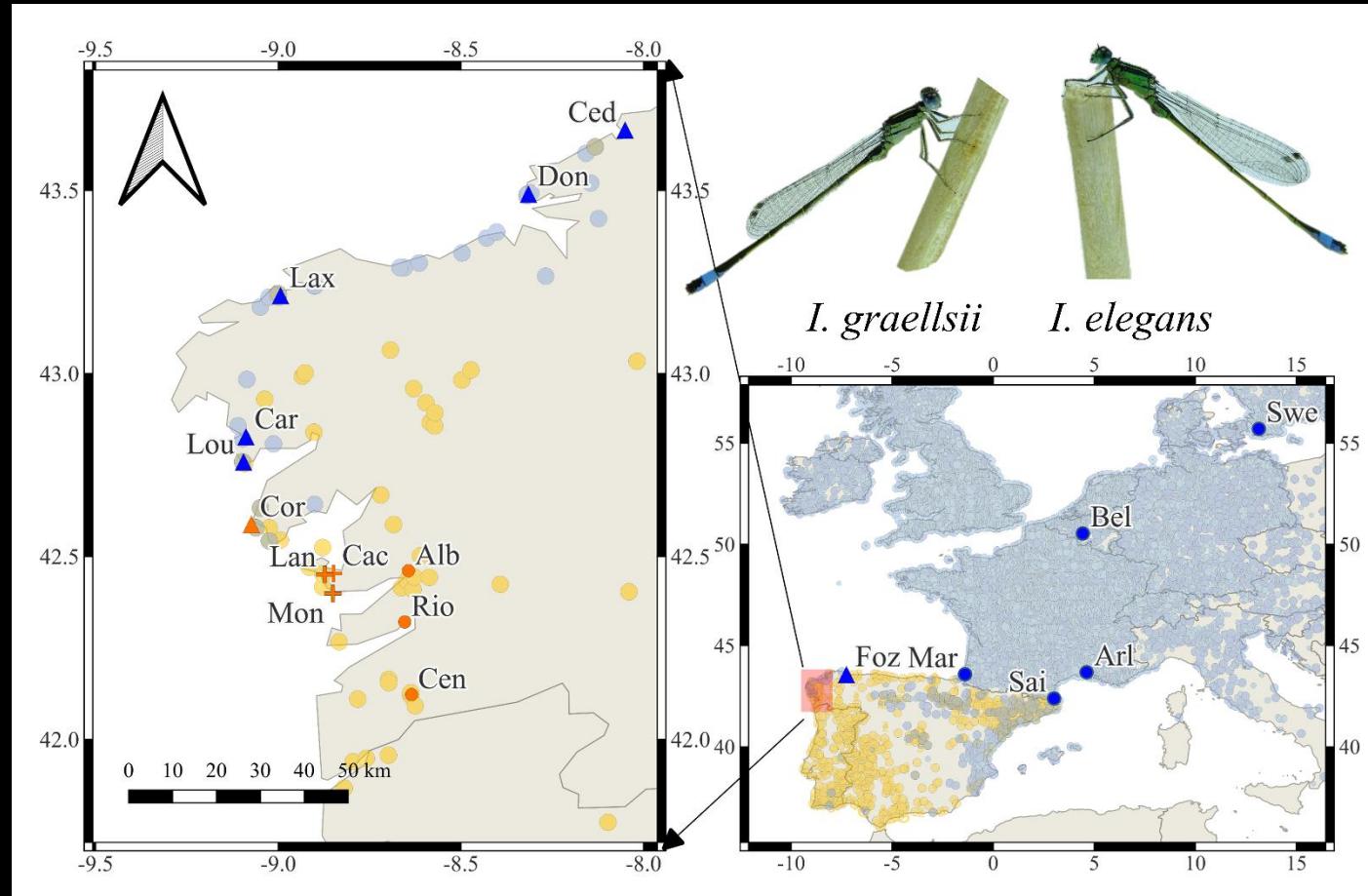
Plantas, mamíferos y otros grupos con alta inversión energética en cuidados parentales.

Taller: Demostrando la presencia de reforzamiento

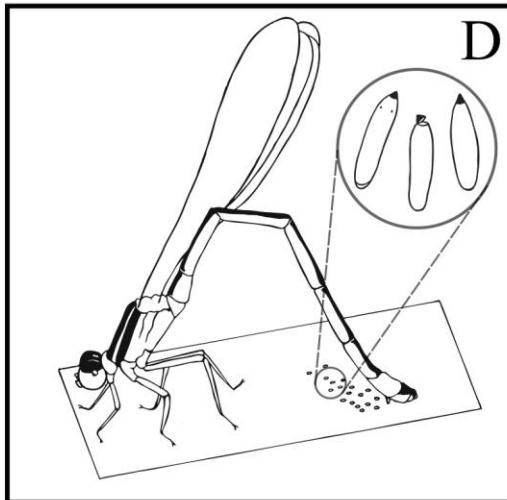
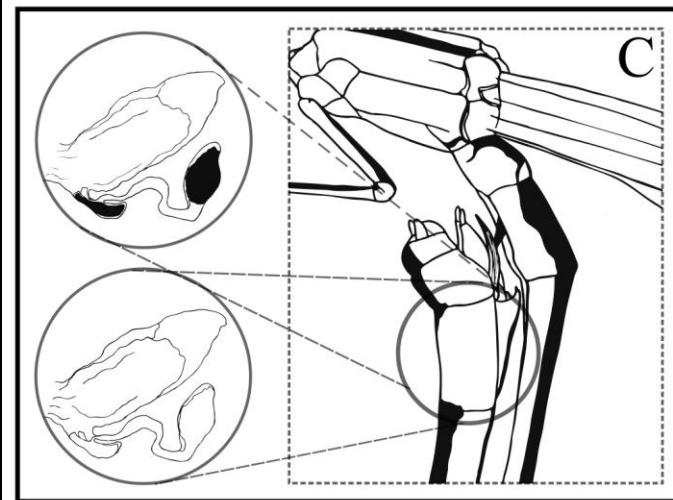
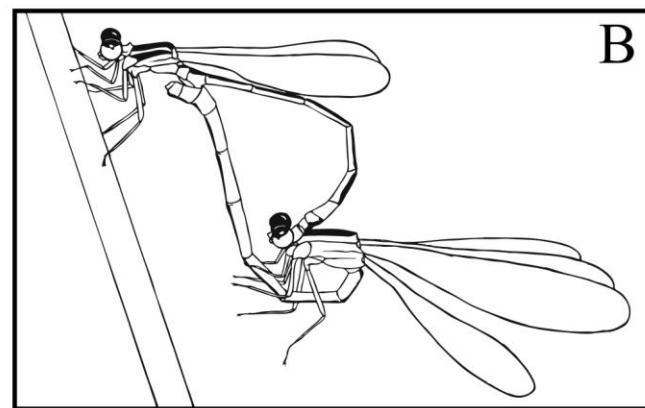
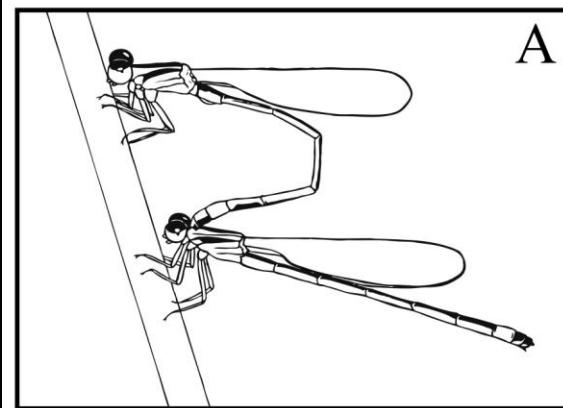
1. Recordaremos nuevamente como funcionan las barreras reproductivas entre *Ischnura elegans* e *Ischnura graellsii*.
2. Posteriormente les compartiré un Excel con los valores de aislamiento reproductivo para cada una de las barreras que medimos. Con ellos podremos poner a prueba si ha ocurrido reforzamiento.
3. Por parejas analizarán esta tabla para identificar **que barrera ha sido reforzada y en que dirección de hibridación** evaluando las diferentes predicciones teóricas que se esperan del reforzamiento.

La zona híbrida del Noroeste de España puede ser utilizada como un laboratorio natural para evaluar la presencia de Reforzamiento

1980
→



Se evaluaron 5 barreras reproductivas tanto a nivel precigótico (cruces heteroespecíficos) como postcigótico (cruces con híbridos), en alopatría y en simpatría.



Mecánico

Táctil

Oviposición

Fecundidad

Fertilidad

$$RI = 1 - \frac{\text{number of successful tandems}}{\text{number of tandem attempts}} / \text{conspecific tandem success rate}$$

$$RI = 1 - \frac{\text{number of successful matings}}{\text{number of mating attempts}} / \text{Average conspecific mating success rate}$$

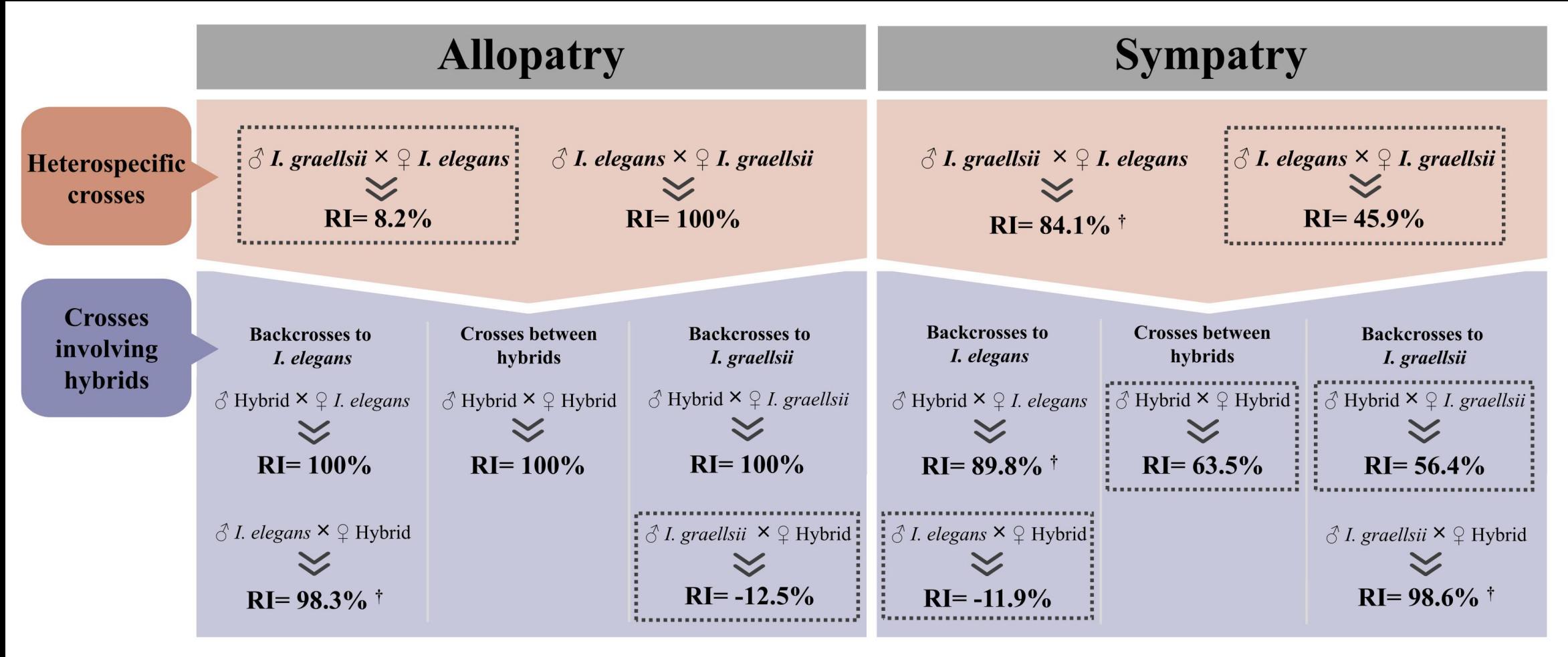
$$RI = 1 - \frac{\text{number of mated females that laid eggs}}{\text{number of mated females}} / \text{Average conspecific oviposition success rate}$$

$$RI = 1 - \frac{(\sum_{i=1}^n \text{eggs per clutch index})/n}{\text{Average conspecific fecundity}}$$

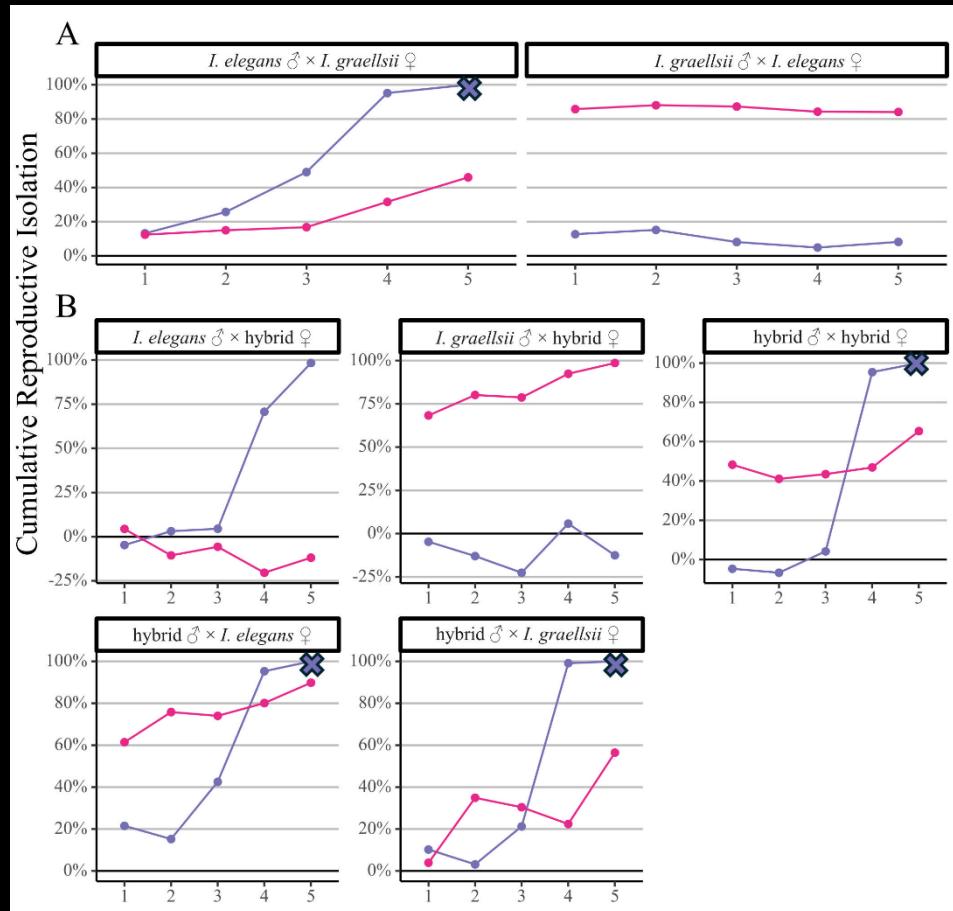
$$RI = 1 - \frac{(\sum_{i=1}^n \frac{\text{fertile eggs}}{\text{total laid eggs}})/n}{\text{Average conspecific fertility}}$$

$$AC_n = Ri_n (1 - \sum_i^n AC_i)$$

El experimento evidenció cambios en las direcciones de hibridación tanto en alopatría como en simpatría



Ecolog	Type	Male	Fema	Mechanic	Mechanical-Tacti	Ovipositi	Fecundi	Fertiliz
Allopatry	Conspecifics	Elegans	Elegans	0.005	0.034	0.039	-0.226	0.025
Allopatry	Conspecifics	Graellsii	Graellsii	-0.005	-0.034	-0.039	0.226	-0.025
Allopatry	Heterospecifics	Elegans	Graellsii	0.132	0.144	0.313	0.907	1.000
Allopatry	Heterospecifics	Graellsii	Elegans	0.127	0.029	-0.085	-0.034	0.035
Allopatry	Postzygotics	Elegans	Hybrid	-0.047	0.075	0.014	0.694	0.942
Allopatry	Postzygotics	Graellsii	Hybrid	-0.047	-0.079	-0.085	0.232	-0.195
Allopatry	Postzygotics	Hybrid	Elegans	0.215	-0.079	0.322	0.918	1.000
Allopatry	Postzygotics	Hybrid	Graellsii	0.102	-0.079	0.187	0.988	1.000
Allopatry	Postzygotics	Hybrid	Hybrid	-0.047	-0.019	0.102	0.952	1.000
Sympatry	Conspecifics	Elegans	Elegans	0.108	0.048	0.070	-0.074	-0.038
Sympatry	Conspecifics	Graellsii	Graellsii	-0.108	-0.048	-0.070	0.074	0.038
Sympatry	Heterospecifics	Elegans	Graellsii	0.124	0.030	0.021	0.178	0.209
Sympatry	Heterospecifics	Graellsii	Elegans	0.858	0.161	-0.070	-0.235	-0.013
Sympatry	Postzygotics	Elegans	Hybrid	0.044	-0.157	0.044	-0.140	0.071
Sympatry	Postzygotics	Graellsii	Hybrid	0.683	0.371	-0.070	0.643	0.813
Sympatry	Postzygotics	Hybrid	Elegans	0.614	0.371	-0.070	0.234	0.489
Sympatry	Postzygotics	Hybrid	Graellsii	0.039	0.323	-0.070	-0.115	0.439
Sympatry	Postzygotics	Hybrid	Hybrid	0.483	-0.138	0.040	0.060	0.348



Simpatría vs Alopatría

Predicciones teóricas a evaluar:

1. Prueba clásica de Dobzhansky: Mayor aislamiento precigótico en simpatría que en alopatría.
2. Asimétricas concordantes: Mayor aislamiento precigótico en la dirección con mayor aislamiento postcigótico en simpatría.
3. El efecto de las hembras raras: Mayor aislamiento precigótico en la dirección de hibridación que incluya las hembras de la especie rara que en la dirección opuesta (¿Con lo que sabemos del sistema *Ischnura* cuál consideraríamos la especie rara?).
4. Purga de incompatibilidades BDM: Menor aislamiento postcigótico en simpatría que en alopatría.
5. ¿Qué otra evidencia esperarías? ¿Si pudieras seguir estudiando este sistema que medirías?

1. Prueba clásica de Dobzhansky: Mayor aislamiento precigótico en simpatría que en alopatría.

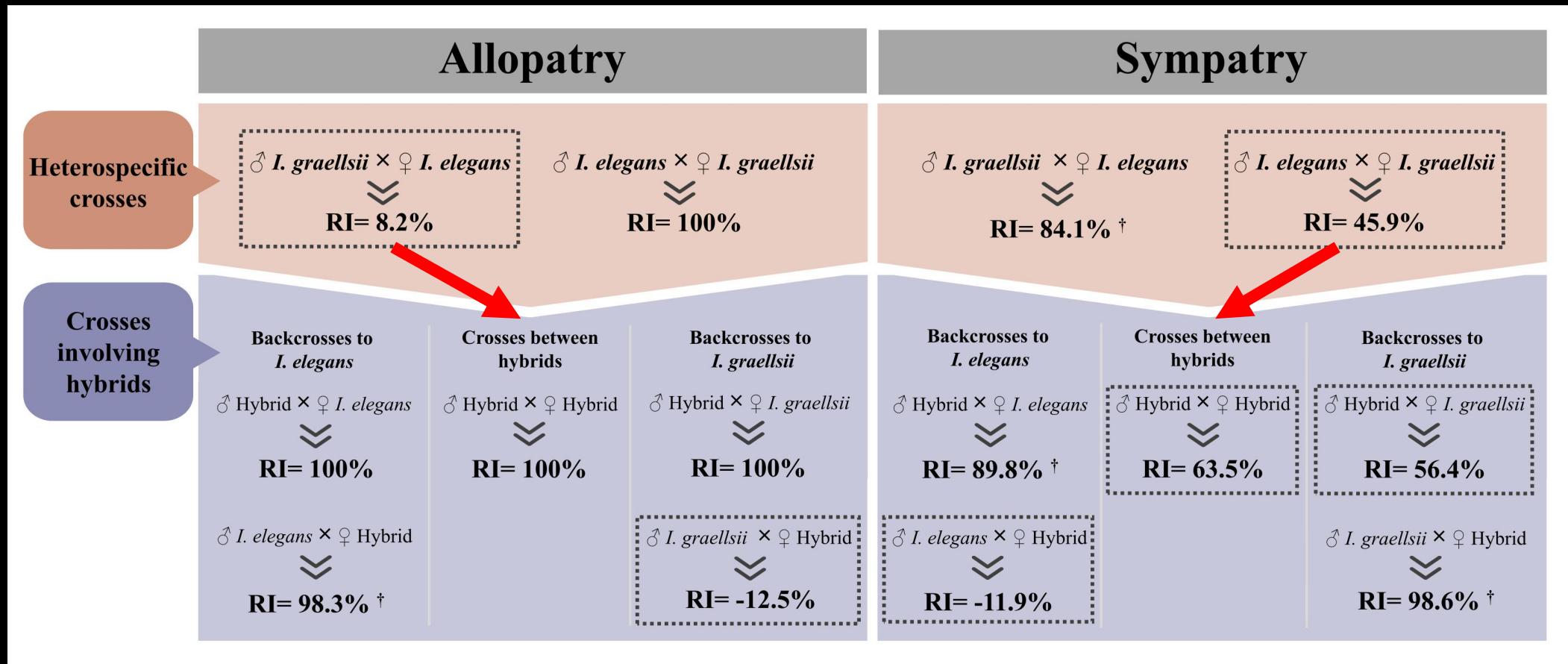
Ecology	Type	Male	Female	Mechanical	Mechanical-Tactile	Oviposition	Fecundity	Fertility
Sympatry	Heterospecifics	Elegans	Graellsii	0.124	0.030	0.021	0.178	0.209
Allopatry	Heterospecifics	Elegans	Graellsii	0.132	0.144	0.313	0.907	1.000
			DIF	-0.009	-0.114	-0.292	-0.729	-0.791
Sympatry	Heterospecifics	Graellsii	Elegans	0.858	0.161	-0.070	-0.235	-0.013
Allopatry	Heterospecifics	Graellsii	Elegans	0.127	0.029	-0.085	-0.034	0.035
			DIF	0.731	0.133	0.014	-0.201	-0.048

Dirección: Machos Graellsii con Hembras Elegans.

Barreras: Mecánica, Táctil y Oviposición.

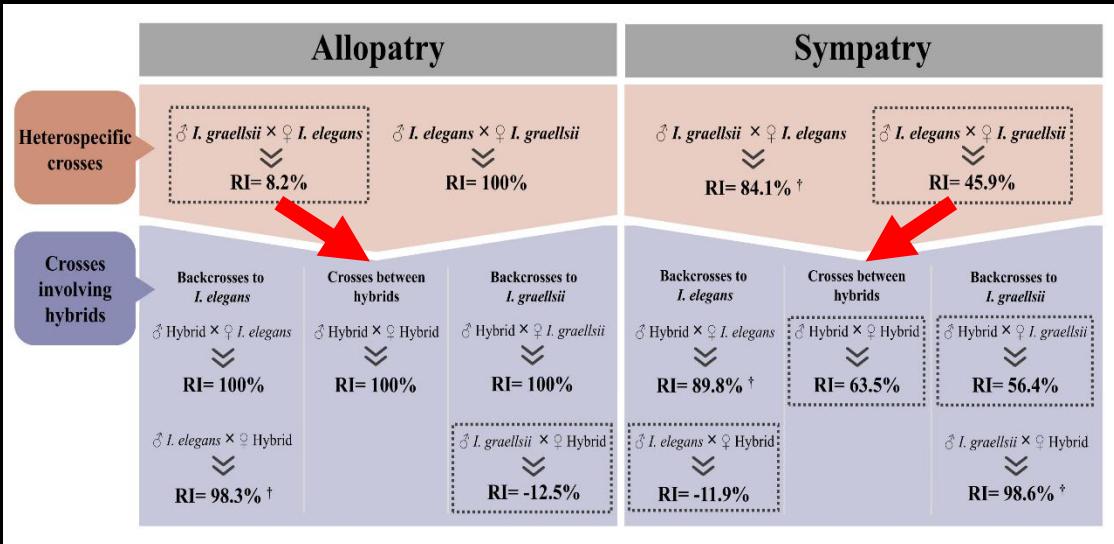
2. Asimétricas concordantes: Mayor aislamiento precigótico en la dirección con mayor aislamiento postcigótico en simpatría.

¡Nuestro sistema no nos permitió poner a prueba esta predicción!



2. Asimétricas concordantes: Mayor aislamiento precigótico en la dirección con mayor aislamiento postcigótico en simpatría.

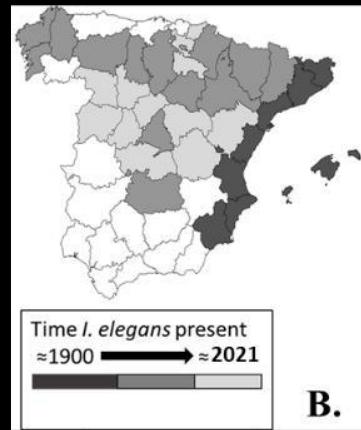
¡Nuestro sistema no nos permitió poner a prueba esta predicción!



Aislamiento total	Precigótico	Postcigótico
Simpatría E♂xG♀	45.9	59.28 (promedio)
Simpatría G♂xE♀	84.1*	?
Alopatría E♂xG♀	100*	?
Alopatría G♂xE♀	8.2	77.16 (promedio)

Sabemos cuáles son las direcciones con más aislamiento precigótico en ambas ecologías (*), pero dado que no pudimos crías híbridos de ambas direcciones en ambas ecologías no sabemos si en simpatría la dirección con más aislamiento precigótico es *a la vez la que posee mayor aislamiento postcigótico*.

3. El efecto de las hembras raras: Mayor aislamiento precigótico en la dirección de hibridación que incluya las hembras de la especie rara que en la dirección opuesta.

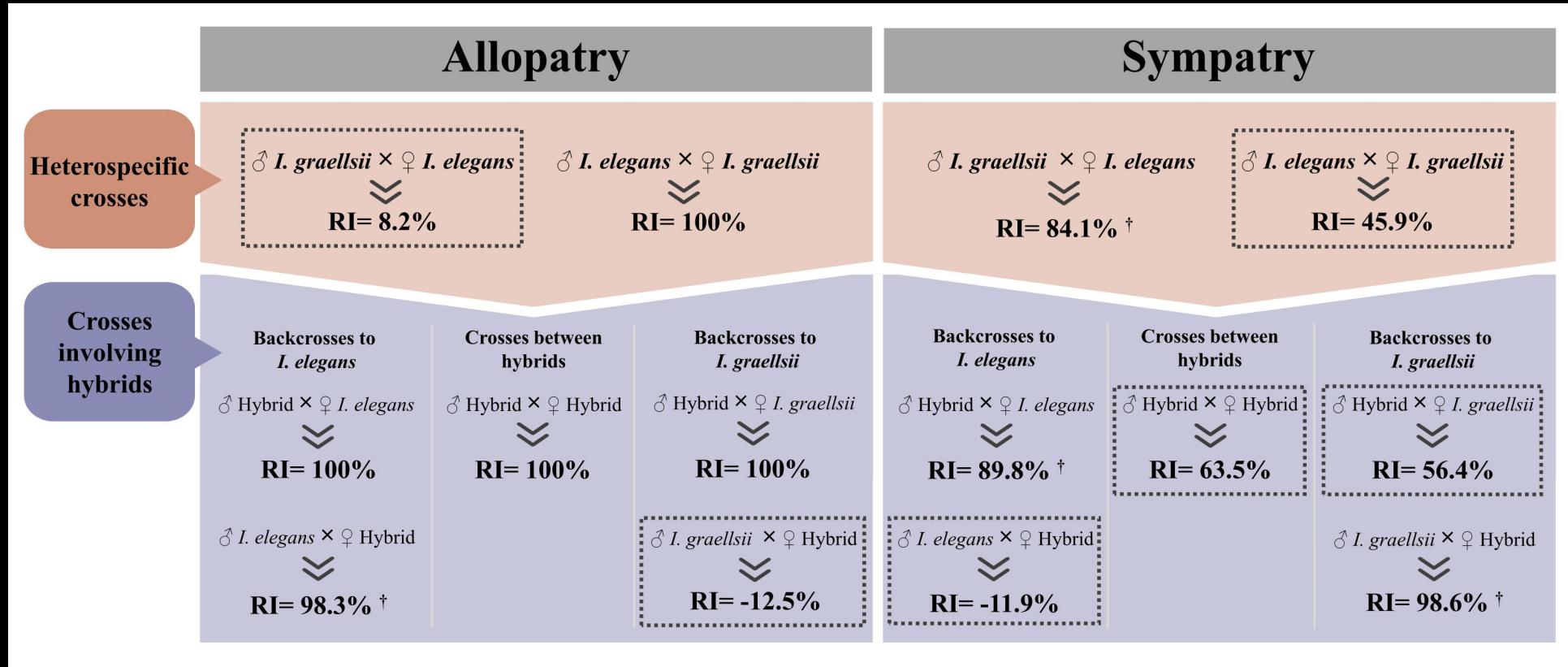


I. elegans es la especie invasora. Se espera con eso que hubiera sido ella quien tuviera menor frecuencia relativa mientras colonizaba el oeste de España que la nativa *I. graellsii*. Por lo tanto, se considera a *I. elegans* como la especie rara. Bajo el reforzamiento se espera más aislamiento de cruzas que incluyan hembras de esta dirección que en la dirección opuesta.

Ecology	Type	Male	Female	Mechanical	Mechanical-Tactile	Oviposition	Fecundity	Fertility
Sympatry	Heterospecifics	Graellsii	Elegans	0.858	0.161	-0.070	-0.235	-0.013
Sympatry	Heterospecifics	Elegans	Graellsii	0.124	0.030	0.021	0.178	0.209
			DIF	0.735	0.131	-0.091	-0.413	-0.222

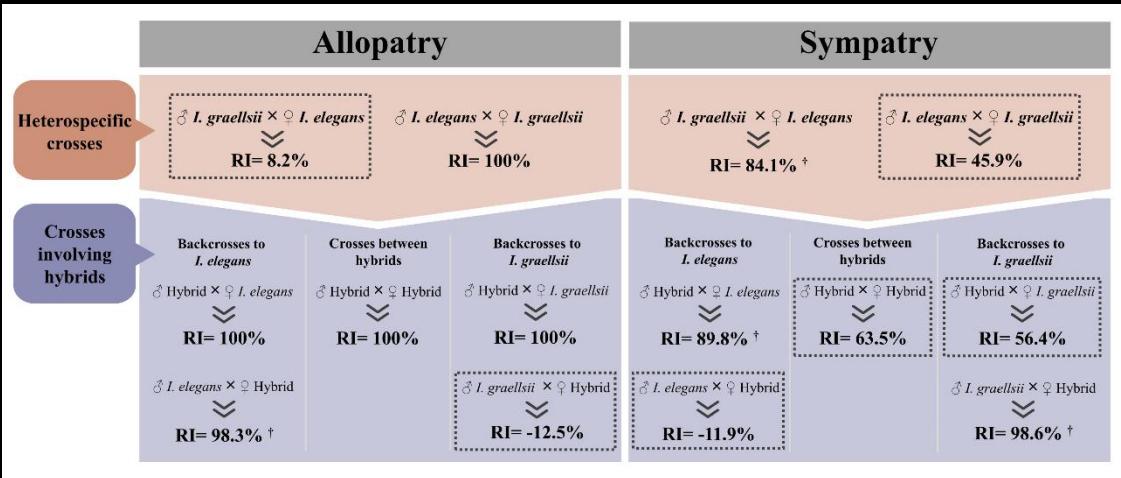
Dirección: Machos Graellsii con Hembras Elegans.
Barreras: Mecánica y Táctil.

4. Purga de incompatibilidades BDM: Menor aislamiento postcigótico en simpatría que en alopatría.



¡Efectivamente, el aislamiento postcigótico es más bajo en simpatría que en alopatría! Pero...

4. Purga de incompatibilidades BDM: Menor aislamiento postcigótico en simpatría que en alopatría.



Aislamiento total	Precigótico	Postcigótico
Simpatría E♂xG♀	45.9	59.28 (promedio)
Simpatría G♂xE♀	84.1*	?
Alopatría E♂xG♀	100*	?
Alopatría G♂xE♀	8.2	77.16 (promedio)

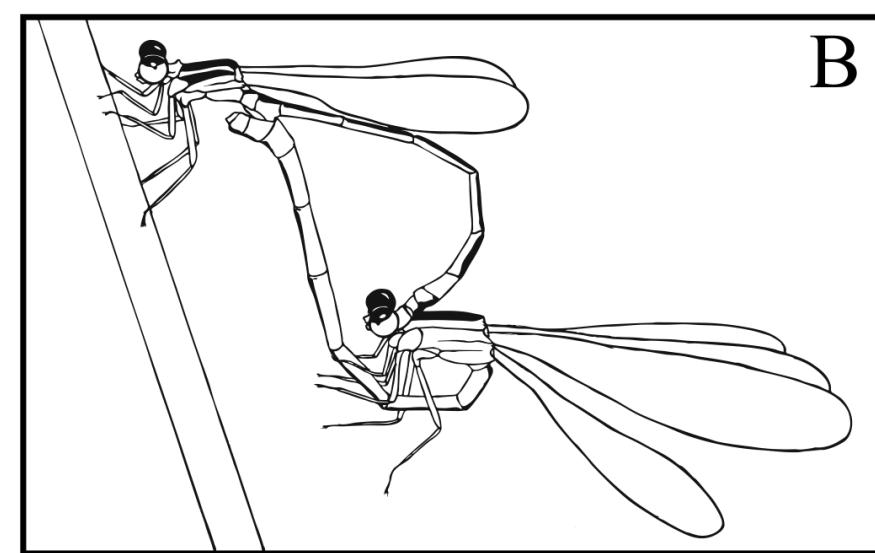
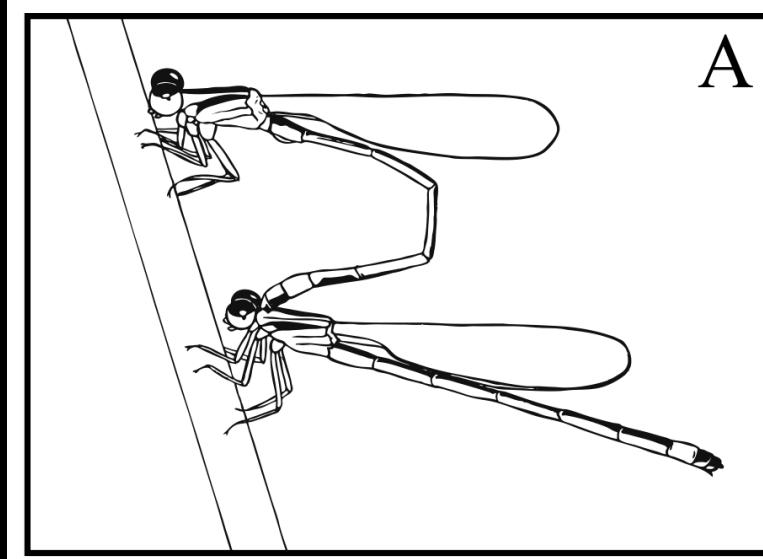
¡Efectivamente, el aislamiento postcigótico es más bajo en simpatría que en alopatría! Pero...
Puede ser más bajo porque:

- Los híbridos de ambas direcciones difieren en fitness (asimetrías BDM heredadas asimétricamente), o...
- La selección a purgado las incompatibilidades en simpatría pero no en alopatría.

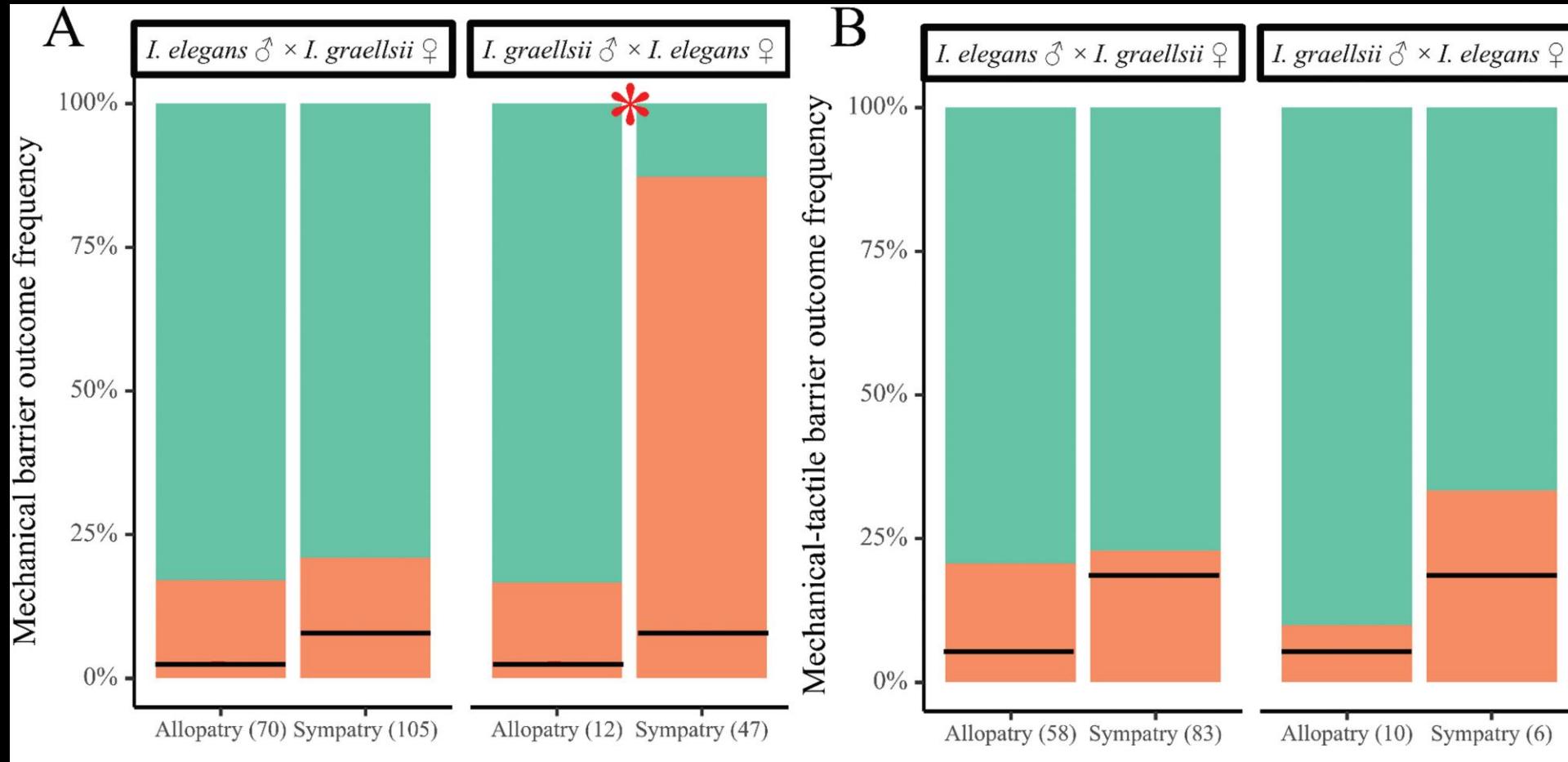
Por ahora, sin tener a los 2 tipos de híbridos restantes no podemos diferenciar ambos procesos.

Evidencias hasta ahora:

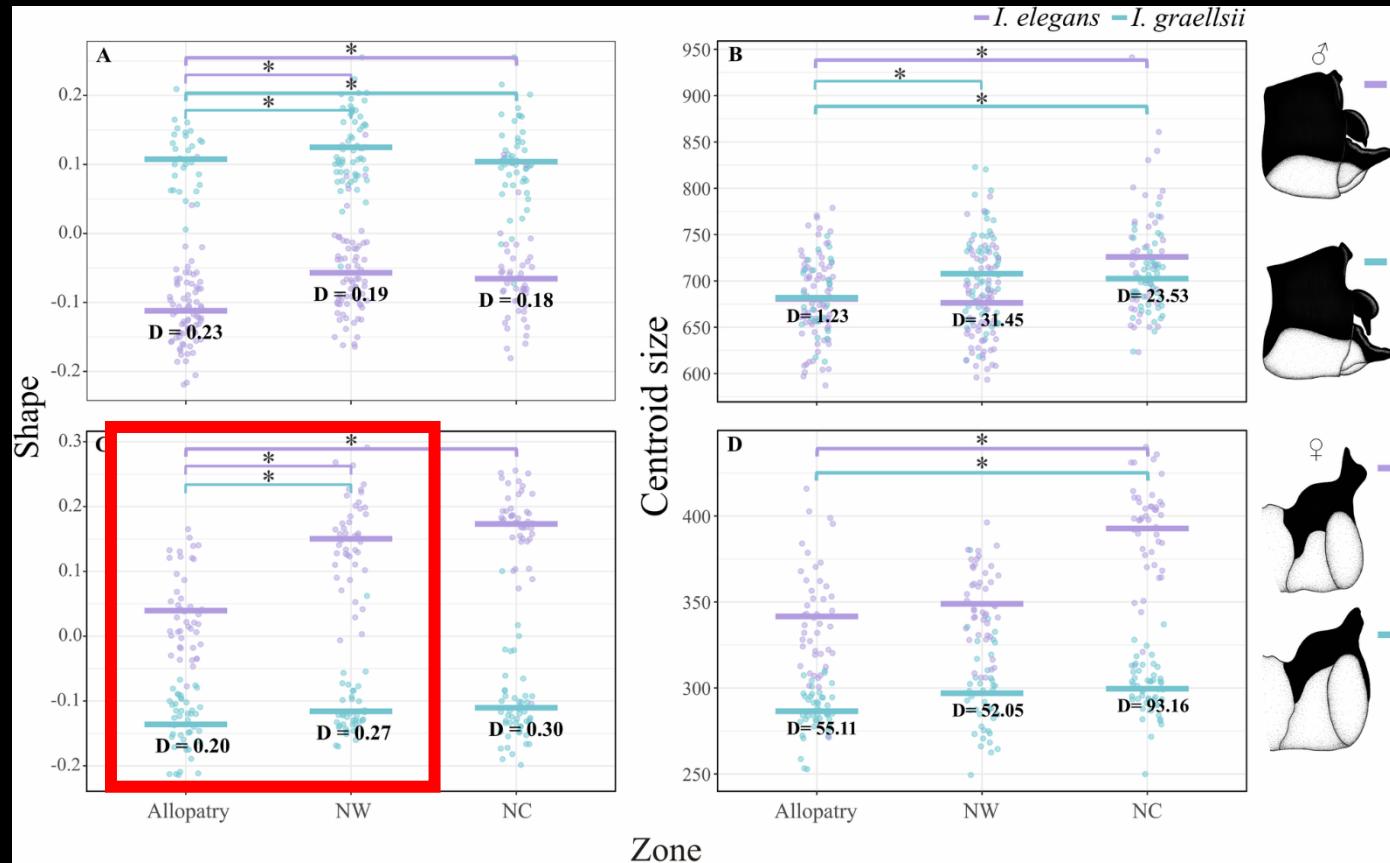
Prueba	Dirección	Barrera
Clásica	G♂xE♀	Mecánica, Táctil y Oviposición.
Hembras raras	G♂xE♀	Mecánica y Táctil.



¿Se reforzó la barrera mecánica o la barrera táctil?: ¡Estadística!



5. Evidencia extra: ¡Desplazamiento de caracteres reproductivos (*sensu* Howard)!



Mayor varianza en la morfometría de caracteres femeninos entre ambas especies en simpatría que en alopatría (Ballén-Guapacha et al., 2024).