

El sexo

.....

y sus paradojas

.....

Como seres humanos, el sexo¹ nos parece uno de los aspectos más comunes y naturales de la vida y, sin dudas, ese es el caso. Sin embargo, con frecuencia, es justamente cuando nos permitimos preguntarnos acerca del porqué de lo más familiar cuando aparecen algunas sorpresas. En el caso que nos ocupa, como veremos, si bien es bastante claro qué es el sexo, no resulta tan claro ni evidente el porqué de su existencia. Más específicamente, podemos decir que hay dos cuestiones peliagudas cuando abordamos el sexo desde una perspectiva evolucionista: ¿Cómo surgió? Y ¿Cuáles son sus ventajas? En esta entrega de “Evolución a la deriva” nos ocuparemos de la segunda cuestión.



—

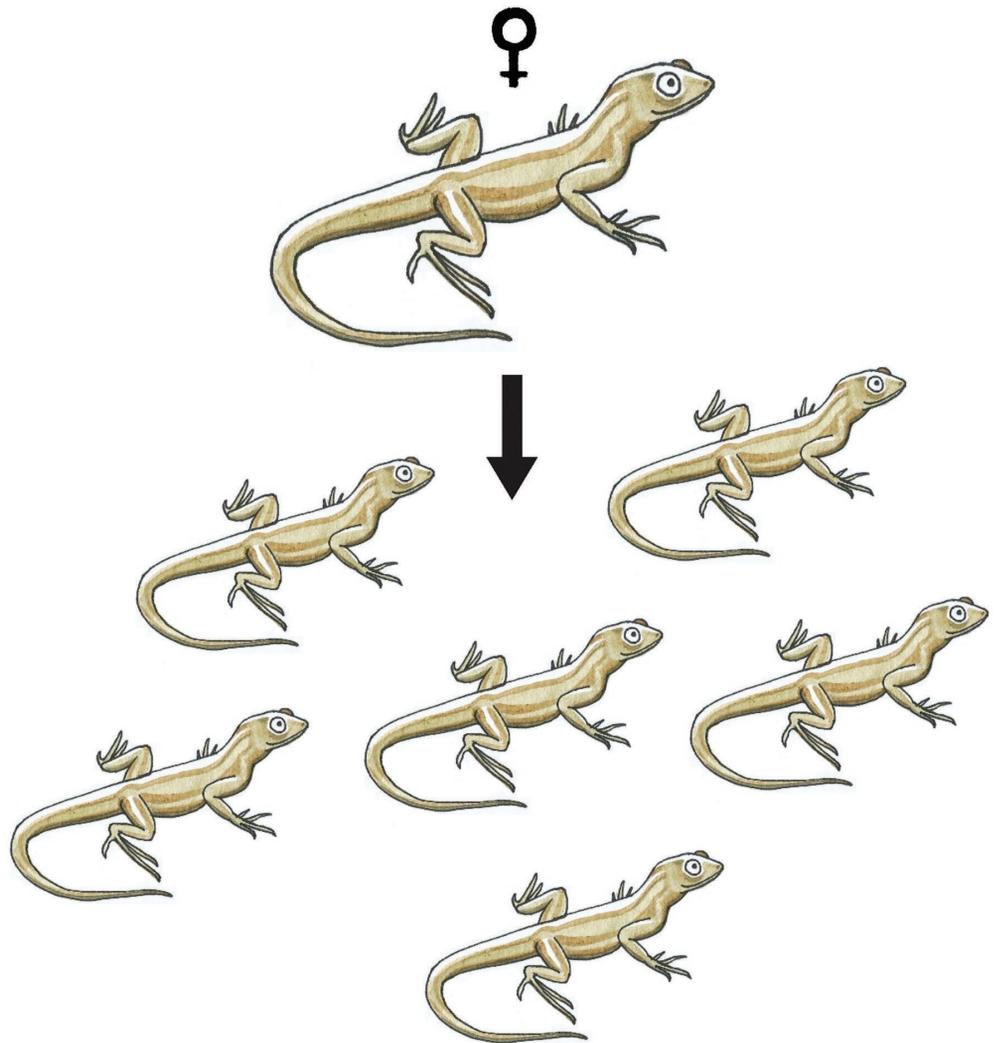
¹Para simplificar el discurso, hablaré indistintamente de “sexo” y de “reproducción sexual”, pero la segunda expresión sería la más correcta ya que el sexo (o la sexualidad) puede tener funciones no directamente relacionadas con la reproducción, –algo que resulta evidente para nuestra especie pero que también vale para otras especies– pero de lo que no me ocuparé en este artículo.

Qué es el sexo y por qué preguntarnos sobre su evolución

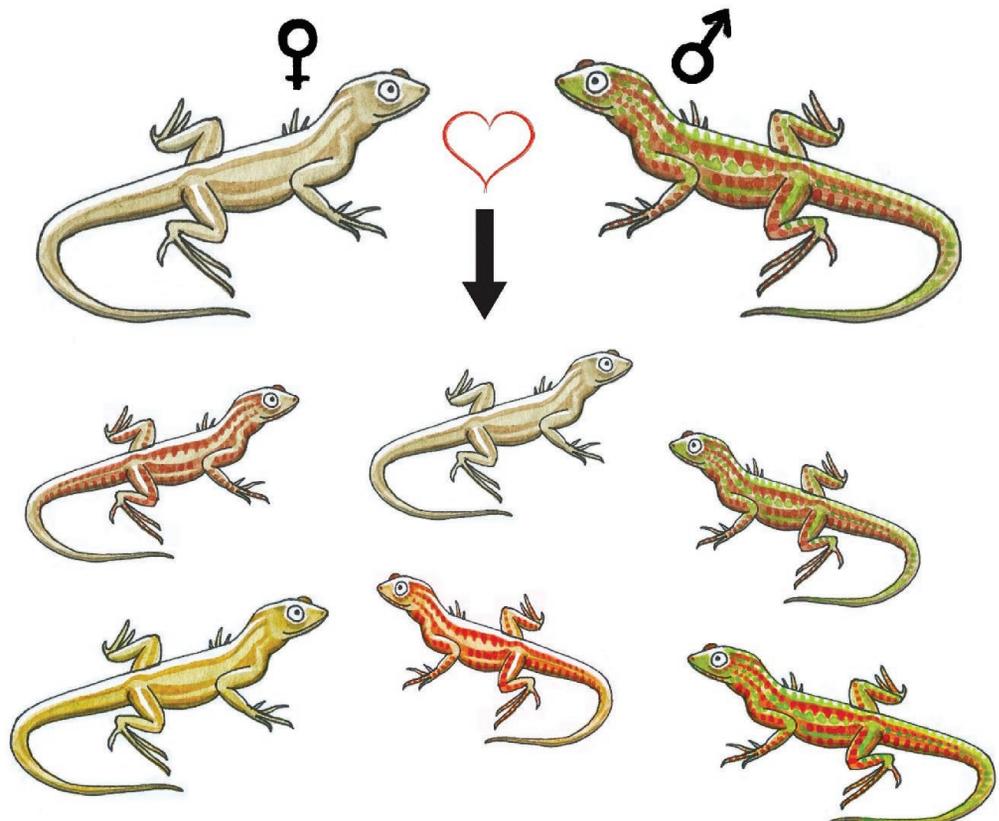
Empecemos por ponernos de acuerdo sobre qué entendemos por “sexo” desde el punto de vista estrictamente biológico. En general, se habla de reproducción asexual (sin sexo) cuando todos los descendientes son genéticamente idénticos entre sí y con respecto al individuo progenitor (constituyen un clon). Por el contrario, cuando un organismo se reproduce de tal modo que cada nuevo individuo producido es genéticamente diferente tanto de sus progenitores como, por lo general, de sus hermanos, hablamos de reproducción sexual. Así, cuando un organismo se reproduce sexualmente, cada descendiente es genéticamente único.

Típicamente, la reproducción sexual implica la producción – mediante el proceso de reducción o meiosis - de células sexuales o gametas cada una de las cuales tiene la mitad de la dotación genética típica de la especie (son haploides). Luego, tiene lugar la fecundación, esto es, la unión de dos gametas de modo de dar origen a una nueva célula, el cigoto, que tiene la dotación genética completa (es diploide). A partir de este cigoto se desarrolla el nuevo individuo. Este tipo de reproducción puede darse en dos modalidades. En la reproducción sexual isogamética, frecuente en organismos eucariotas unicelulares, todas las gametas son iguales. En la variante anisogamética, en cambio, hay dos tipos de gametas: unas pequeñas y móviles (los espermatozoides o sus equivalentes, producidos por los machos) y otras grandes e inmóviles (los óvulos, producidos por las hembras). Esta última modalidad nos resulta más familiar porque es el caso de los organismos eucariotas pluricelulares (hongos, plantas y animales, incluida nuestra especie).

Ahora bien, ¿por qué preguntarnos por la evolución del sexo? El interés de esta pregunta se empieza a hacer evidente cuando consideramos los siguientes hechos. En primer lugar, las primeras formas de vida que existieron en este planeta se reproducían asexualmente, por lo que la sexualidad evolucionó (varias veces, en diferentes linajes de forma independiente) a partir de la asexuali-



En la reproducción asexual todos los descendientes son genéticamente idénticos a su progenitor y entre sí, por lo que la progenie es fenotípicamente muy poco diversa. Ilustración: del autor.



En la reproducción sexual cada descendiente es genéticamente único, por lo que la progenie es fenotípicamente muy diversa. Ilustración: del autor.

dad. Esto plantea dos cuestiones. La primera, que no abordaremos en este artículo, se refiere a cómo se originó el sexo. Basta asomarse a la complejidad de los procesos celulares y moleculares implicados en la sexualidad, tales como la meiosis, para sospechar que resolver este acertijo evolutivo no es tarea sencilla. Por otro lado, la sexualidad está ampliamente difundida en todos los organismos pluricelulares, ¡parece que fue un éxito evolutivo! En efecto, solo alrededor del 0,1 por ciento de los animales y el uno por ciento de las plantas se reproduce exclusiva o principalmente de modo asexual. Además, el hecho de que los parientes cercanos de estas especies asexuales se reproduzcan sexualmente sugiere que las especies asexuales tienen una corta vida a escala evolutiva (de lo contrario estas especies darían origen a nuevas especies asexuales como ellas y veríamos grupos de muchas especies asexuales cercanamente emparentadas). Estas observaciones nos llevan a plantear la segunda cuestión relacionada con las posibles ventajas del sexo. Esta pregunta es especialmente importante cuando tomamos conciencia de que la sexualidad implica importantes costos o desventajas cuando se la compara con la asexualidad, y esto es lo que hace enigmático el hecho de que la primera sea tanto más frecuente que la segunda. Aquí nos centraremos la cuestión de las ventajas del sexo: ¿qué grandes ventajas supone la sexualidad como para que durante la evolución de todos los grandes grupos de organismos haya sido seleccionada? De los hechos mencionados es probable que uno de ellos, el referido a los costos del sexo, no resulte evidente, por lo que le dedicaremos la siguiente sección a esa cuestión.

Los costos del sexo

Haciendo historia (evolutiva), lo más probable es que la primera versión de la sexualidad fuera isogamética, es decir, todas las gametas era iguales (no había óvulos y espermatozoides diferenciados). De hecho, esta es (probablemente, ¡porque se sabe aún muy poco sobre la vida sexual de los microorganismos!) la forma de sexualidad más frecuente aún entre los eucariotas unicelulares actuales (por ejemplo, la ameba *Dictyostelium discoideum* y el *Trypanosoma brucei* causante de la llamada “enfermedad del sueño”): mediante meiosis,

cada célula produce células hijas con la mitad de la dotación cromosómica, y luego estas gametas se unen con otra igual (fecundación), dando lugar a una nueva célula con una dotación cromosómica doble. Esto ya supone algunas complicaciones en comparación con la asexualidad, ya que el mismo proceso de meiosis es extremadamente complejo. Pero la sexualidad, especialmente su versión anisogamética, implica otros problemas en comparación con la asexualidad. En general se identifican dos grandes problemas que llevan a hablar del “doble costo del sexo”. Como veremos, es la existencia de los machos la que genera estos costos, por lo que también se habla del “doble costo del macho”. Uno de estos costos se relaciona con una reducción en la cantidad de descendientes, mientras que el otro se refiere a una reducción en la probabilidad de que los propios genes pasen a la siguiente generación. El primero de los problemas solo aparece en los casos de especies con reproducción sexual anisogamética, mientras que el segundo es una consecuencia inevitable de toda forma de sexualidad. Veamos cada uno de estos costos.

El costo reproductivo

Por razones que no discutiré aquí, en los organismos pluricelulares (animales, plantas y hongos) la isogamia evolucionó hacia la anisogamia (gametas diferentes), lo que sumó importantes costos asociados a la sexualidad. La principal consecuencia de la anisogamia es que casi toda la inversión energética en la producción de la descendencia la hacen las hembras, es decir, toda la energía necesaria para la producción

de cada descendiente es aportada por el óvulo, mientras que el espermatozoide solo aporta material genético. El hecho de que la mitad de los individuos (los machos) en una población sexual anisogamética no aporte recursos para la producción de descendientes reduce esa producción a la mitad.

Tal vez ponerle números al razonamiento ayude a su comprensión. Supongamos que producir cada descendiente “cuesta” 10 unidades de energía. Imaginemos ahora una población de 100 individuos, cada uno de los cuales tiene 10 unidades de energía para invertir en reproducción. En tal caso, esa población dispone de 10×100 unidades de energía para la producción de descendientes, lo que resulta en un total de 1.000 unidades de energía que permitirá producir $1000/10$ descendientes, es decir, 100 nuevos individuos. Este sería el caso de una población isogamética, en la que cada individuo aportara por igual a la producción de cada descendiente. Pero, como ya se explicó, cuando hay anisogamia, solo las hembras invierten en la producción de descendientes. En ese caso, suponiendo –como suele ser el caso– que la proporción de sexos en la población es cercana a 1:1, la cantidad de energía total disponible para la reproducción resulta ser $50 \times 10 = 500$ unidades de energía. De aquí se sigue que esta población solo podrá producir $500 / 10$ hijos/as, es decir, 50 descendientes. En consecuencia, una población sexual isogamética crecerá dos veces más rápido que una población sexual anisogamética. Desde ya, una población asexual también crecería dos veces más rápido, o más aún, ya que evitaría otras complicaciones como la meiosis.

Generación	Sexuales	Asexuales	Proporción de individuos asexuales
1	HS x M ↓	HA ↓	1/3
2	HS x M HS x M ↓ ↓	HA HA HA HA ↓ ↓ ↓ ↓	1/2
3	HS x M HS x M HS x M HS x M	HA HA HA HA HA HA HA HA HA HA HA HA	2/3

El costo reproductivo de la reproducción sexual anisogamética.

Esquema: modificado a partir de Freeman y Herron, 2002.

Un modo alternativo de explicar los costos del sexo anisogamético en comparación con la asexualidad es el siguiente. Imaginemos una población fundada por tres individuos: un macho (M), una hembra sexual (HS) y una hembra asexual (HA). En esta generación fundadora (G1) la proporción de individuos asexuales es $1/3$. Supongamos que en cada generación cada hembra produce cuatro descendientes. En ese caso, en la siguiente generación (G2) tendremos dos M y dos HS descendientes de la HS fundadora (en promedio se produce mitad de machos y mitad de hembras), y cuatro HA descendientes de la HA fundadora (suponemos que las HA siempre producen hembras). Así, en G2 la proporción de individuos asexuales es $1/2$. En la G3 tendremos cuatro M y cuatro HS, y dieciséis HA, con lo que la proporción de individuos asexuales habrá ascendido a $2/3$. Como puede observarse, la proporción de individuos asexuales se incrementaría constantemente por lo que la sexualidad terminaría por desaparecer.

Estos razonamientos tienen dos supuestos: (1) toda la inversión energética necesaria para producir un descendiente la hacen las hembras y (2) los descendientes de las HS y los de las HA tienen la misma probabilidad de supervivencia y reproducción. El supuesto (1) puede

parecer sospechoso para muchas personas que tienden a pensar que, aunque es cierto que un espermatozoide es mucho más pequeño y “barato” que un óvulo, un macho típico produce muchos más espermatozoides que óvulos una hembra típica, por lo que ambos estarían haciendo una gran inversión en reproducción. Pero esta observación confunde lo que un macho invierte en total en reproducción con lo que aporta a cada descendiente concreto producido. Aunque fuera cierto que los machos invierten lo mismo que las hembras en reproducción, es igualmente cierto que la mayor parte de la inversión masculina se pierde en espermatozoides que no participan de ninguna fecundación y que aquellos que sí participan de una fecundación solo aportan ADN. Otra razón que podría llevar a desconfiar del supuesto (1) es la observación de que los machos muchas veces hacen inversiones en la descendencia posteriores a la fecundación, por ejemplo, alimentando a las crías o ayudando a construir un nido. Sin embargo, esos casos constituyen una minoría y, además, en las primeras formas de vida en las que evolucionó la sexualidad la fecundación era externa y no había ninguna inversión paterna posterior.

El costo genético

Muchas veces la evolución se piensa desde el punto de vista de los genes que portan la información para la construcción de los rasgos (recordemos que en dicho proceso siempre influye también el ambiente). En esta línea de pensamiento, las ventajas o desventajas se suelen analizar en términos de en qué medida la influencia de cierto alelo (cierta variante de un gen) en el organismo incrementa o reduce las probabilidades de que en la siguiente generación haya más o menos copias de ese alelo. Desde este punto de vista, cualquier gen que se encuentre en el cuerpo de un individuo que se reproduce asexualmente tiene una probabilidad del cien por ciento de estar presente en un descendiente, ya que en este tipo de reproducción el progenitor y todos sus descendientes son genéticamente idénticos. En cambio, en un individuo que se reproduce sexualmente, cualquier gen individual (incluidos aquellos responsables de la reproducción sexual) solo tiene una probabilidad del cincuenta por ciento de estar presente en un descendiente. Esto se debe a que durante la producción de las células sexuales (meiosis) solo un cromosoma de cada par llega a formar parte de una gameta. Así, en promedio,



Costos de la reproducción sexual. Mariposas monarcas (*Danaus erippus*) apareándose. En muchos animales, además de los costos mencionados en el texto, la reproducción sexual supone otros problemas como encontrar pareja y, muchas veces, competir para lograr aparearse. Foto: Bárbara Lombardi.



Costos de la reproducción sexual. Flor de "azucenita de bañado" (*Zephyranthes candida*) y mariposa "saltarina amarilla" (*Hylephila phyleus*). En las plantas con flores (angiospermas) el polen debe llegar desde la parte masculina (estambres: las estructuras amarillas en la flor de la foto) de una flor hasta la parte femenina (estigmas: las estructuras blancas en la flor de foto) de otra flor. Muchas veces, son algunos animales, como la mariposa de la foto, quienes transportan el polen de flor en flor. Foto: Amalia Suárez.

la mitad de las gametas portarán un alelo y la otra mitad portará el alelo del otro cromosoma de cada par. Simplificando la cuestión, si imaginamos un alelo cuyo efecto es la reproducción sexual en competencia en una población con otro alelo cuyo efecto es la reproducción asexual, este último tendrá más probabilidades de pasar a la siguiente generación.

Luego, podemos imaginar otros costos de la sexualidad. En la sexualidad las gametas deben reunirse para que tenga lugar la fecundación, algo siempre costoso e incierto. En los primeros organismos sexuales acuáticos, lo más probable es que la fecundación fuera externa: simplemente las gametas se liberan al agua en grandes cantidades y luego se deben producir los encuentros, en gran medida de un modo aleatorio. Este sigue siendo el

tipo de fecundación más frecuente en los organismos acuáticos. En muchos animales la sexualidad implica encontrar pareja y aparearse exitosamente, mientras que en las plantas implica lograr que el polen viaje de una planta a otra. Podemos imaginar aún otros problemas como, por ejemplo, la transmisión de enfermedades durante el apareamiento. Los organismos asexuales se ahorran todos estos onerosos problemas.

Sintetizando lo dicho hasta aquí, si suponemos que toda la inversión energética en la descendencia la hacen las hembras y que los descendientes de las hembras sexuales tienen la misma probabilidad de supervivencia que los de las hembras asexuales, entonces, es difícil imaginar que la sexualidad reemplace a la asexualidad en cualquier población. Sin embargo, como diji-

mos, la sexualidad fue un gran éxito evolutivo. Algo está mal, entonces, en nuestro razonamiento. En el párrafo anterior defendí el primer supuesto, lo que nos deja con un único sospechoso: ¿Será que, por alguna razón, no se cumple el supuesto de igual probabilidad de supervivencia de los hijos de las hembras sexuales y los de las hembras asexuales? O, para decirlo de otro modo, ¿será que los descendientes producto de la sexualidad tienen alguna ventaja (en términos de supervivencia y/o reproducción) en comparación con aquellos que son producto de la asexualidad? En efecto, esto es lo que creemos, y eso nos lleva a preguntarnos por las posibles ventajas del sexo. ¿Por qué, entonces, la selección natural favoreció la reproducción sexual?

Las posibles ventajas del sexo

Una sección con este título debe comenzar advirtiendo que existen al menos una decena de hipótesis, y que no existe entre los especialistas un consenso total sobre ninguna de ellas, en el sentido de que ninguna por sí sola parece explicar por completo este fenómeno. A esto hay que agregar la gran dificultad para evaluar empíricamente este tipo de hipótesis. De todos modos, algunas hipótesis gozan de un amplio consenso y, además, las distintas hipótesis no son necesariamente excluyentes. Algunos autores agrupan estas hipótesis en dos categorías: mutacionales (en referencia a las consecuencias del sexo en relación con los efectos de las mutaciones genéticas) y ambientales (en referencia a las consecuencias del sexo en relación con la adaptación al ambiente). Tanto por una cuestión de espacio como por la complejidad conceptual del tema me limitaré a presentar solo una hipótesis ambiental. Esta hipótesis es quizá la más aceptada y porque abordarla ayudará también a los/as lectores/as a repensar algunas intuiciones más generales sobre el valor adaptativo de la diversidad.

Una hipótesis ambiental: la hipótesis de la Reina Roja

Una primera intuición es que la ventaja del sexo reside en que genera diversidad genética y que dicha diversidad es *per se* ventajosa porque aumenta las probabilidades de que la progenie esté adaptada al ambiente. Sin embargo, esta hipótesis tiene un problema: si un individuo llega a la madurez en condiciones de reproducirse es porque, plausiblemente, porta una buena combinación de genes que implica una buena adaptación a su ambiente. Considerando esto, ¿es realmente evidente que a ese individuo le convenga recombinar sus genes (mediante meiosis) y combinarlos con los de otro individuo? Recordemos que todas estas recombinaciones son aleatorias, por lo que es improbable que ese individuo produzca una progenie

mejor adaptada al medio. Esto se debe a que si alteramos aleatoriamente un sistema complejo bien adaptado hay más probabilidades de empeorar su adaptación que de mejorarla, ¡simplemente porque hay muchas más formas de hacer las cosas mal que bien! Por lo tanto, no resulta evidente que la diversidad *per se* suponga una ventaja en términos de adaptación inmediata al ambiente (si el/la lector/a está pensando que, de todos modos, esta variabilidad podría ser ventajosa a mediano o largo plazo para la población, o algo por el estilo, le recomendamos leer, el artículo “El extraño caso de las nutrias suicidas”, en esta misma sección de la revista Azara N°2).

Sin embargo, hay algo de cierto en esa intuición según la cual hay alguna ventaja en relación con la adaptación al ambiente en producir una progenie diversa. Pero, con frecuencia, para que una intuición se constituya en una hipótesis científica respetable hay que refinarla bastante. En este caso, en algún sentido, la clave está en refinar la idea de “ambiente”. La hipótesis en cuestión es conocida como “Hipótesis de la Reina Roja”, en referencia al personaje de “*A través del espejo*”, de Lewis Carroll, que debía correr todo el tiempo solo para mantenerse en el mismo lugar. La idea principal es que todos los organismos ven mermada su supervivencia y éxito reproductivo por parásitos (incluidos en esta categoría patógenos tales como virus y bacterias). Entre estos parásitos y sus hospedadores tiene lugar lo que –siguiendo con las metáforas– se denomina una “carrera armamentista”. Esto significa que la selección favorece en los hospedadores cualquier variación que suponga una mejora en la defensa frente a los parásitos. Esto, a su vez, hace que en los parásitos se seleccione cualquier mejora en sus estrategias de evasión de las defensas de los hospedadores. Este proceso de retroalimentación entre las adaptaciones de parásitos y hospedadores (un caso de coevolución) no tiene fin y da como resultado estrategias cada vez más sofisticadas en ambos “bandos”. Pues bien, el punto es que esos patógenos evolucionan rápidamente, por lo que cada nueva generación de hospedadores enfrenta una versión del parásito mejor adaptada para explotarlo. En este escenario, la variación genética

producto del sexo permite producir nuevas combinaciones de alelos raros que pueden mejorar la defensa frente a los parásitos. Pensemos que esa mejora puede deberse a una ligera variación en algún componente bioquímico: en la medida en que el parásito está especializado para explotar cierta “versión” del hospedador, una ligera variación puede “descolocarlo” parcialmente. Desde ya, los parásitos serán seleccionados de modo que se originará una nueva “versión” mejorada con respecto a las mejoras del hospedador. Y así, el proceso sigue sin fin. Por eso decimos, metafóricamente, que los hospedadores deben correr para estar siempre en el mismo lugar, porque por más mejoras que surjan y sean seleccionadas el hospedador nunca logrará deshacerse totalmente de los parásitos (ni el parásito logrará nunca reducir a cero los costos que las defensas de los hospedadores les provocan). Como se ve, de acuerdo con esta hipótesis, la ventaja del sexo reside en que la progenie genéticamente diversa tiene en efecto ventajas en relación con las condiciones ambientales en comparación con los descendientes de la reproducción asexual. Sin embargo, esta ventaja se relaciona con un componente muy específico del ambiente: no es la temperatura, la salinidad del agua ni otras variables por el estilo (que no suelen cambiar drásticamente entre una generación y la siguiente) las que determinan esta selección sino los parásitos.

Tal como mencioné, la evaluación de este tipo de hipótesis es un asunto complejo. A modo de ilustración, mencionemos que un caso especialmente interesante para esta evaluación es el de algunas especies que presentan dos variantes (debidas a diferencias genéticas): una que se reproduce sexualmente y otra que lo hace asexualmente. Especies como estas permiten evaluar en qué condiciones ambientales le va mejor a una u otra variante. Por ejemplo, una especie de caracol de agua dulce de Nueva Zelandia presenta estas variaciones. En esta especie, se ha podido determinar que la variante sexual es más frecuente en las poblaciones que están expuestas a una mayor densidad de parásitos. Casos como estos constituyen evidencias a favor de la “Hipótesis de la Reina Roja”.

A modo de conclusión

En este artículo hemos visto que comprender la evolución de la reproducción sexual no es tarea sencilla. La cuestión del origen del este complejo fenómeno es extremadamente peliaguda y no la hemos abordado aquí. En cambio, a partir de explicar los gravosos costos que implica la sexualidad, me he centrado en explorar sus posibles ventajas. Comentamos aquí que una vez que la sexualidad evolucionó en general derivó hacia la modalidad anisogamética, tanto en plantas como en animales. Además de ser especialmente costosa, esta modalidad de la reproducción sexual tuvo importantes consecuencias en relación con el dimorfismo sexual (las diferencias entre machos y hembras) en los animales, tema que hemos explorado en una entrega anterior de “Evolución a la deriva” (¿Por qué los machos y las hembras somos tan diferentes? Qué es la selección sexual y qué nos enseña sobre la evolución, en la revista Azara N° 3). En síntesis, la reproducción sexual –especialmente en su modalidad anisogamética presente en organismos pluricelulares– implica grandes costos en comparación con la asexual: supone producir menos descendientes debido a que toda la inversión energética para tal fin procede solo de las hembras y supone una reducción del cincuenta por ciento en las probabilidades de que cualquier gen presente en el progenitor también lo esté en un descendiente. Sin embargo, esta forma de reproducción se volvió ampliamente dominante en los organismos pluricelulares, lo que nos llevó a preguntarnos por sus ventajas. En relación con esta cuestión vimos que la intuición según la cual producir una prole genéticamente diversa es ventajosa porque incrementa las probabilidades de que algunos descendientes estén bien adaptados al ambiente no es tan convincente como parece a primera vista. Dando una “vuelta de tuerca” a esta idea, comentamos la “Hipótesis de la Reina Roja”. La idea es que, probablemente, la producción de descendientes genéticamente diversos “resetee” la “carrera armamentista” con los parásitos. Esto no permitiría a los hospedadores ganar la guerra, pero sí, al menos no perderla: como la Reina Roja, metafóricamente decimos que los organismos corren solo para estar siempre en el mismo lugar. La “Hipótesis de la Reina Roja” es tal vez

la más convincente de todas las que buscan dar cuenta de las ventajas del sexo. Desde ya, quedan pendientes muchas preguntas sobre este tema, por lo que, seguramente, volveremos sobre el mismo en futuras entregas de “Evolución a la deriva”. ■ ■ ■

Por Leonardo González Galli

CONICET

Instituto de Investigaciones CeFIEC - FCEN - UBA

GLOSARIO

Anisogamia. Condición en la que hay dos tipos de gametas de diferentes formas y tamaños, una grande e inmóvil (el óvulo) y otra pequeña y en general móvil (el espermatozoide).

Eucariotas. Organismos formados por una célula (por ejemplo, la ameba) o más de una célula (plantas, hongos y animales) de tipo eucariota. Las células eucariotas se diferencian de las procariontas principalmente porque contienen un sistema de membranas interno y un núcleo que contiene la mayor parte del material genético. Todos los organismos excepto las bacterias son eucariotas.

Gameta. Célula reproductora sexual madura (óvulo o espermatozoide). Las gametas son haploides y cuando se fusionan en la fecundación dan lugar a una nueva célula diploide (el cigoto).

Isogamia. Condición en la que todas las gametas son semejantes en forma y tamaño.

Meiosis. División de un núcleo celular diploide (con un doble conjunto cromosómico) en la que se producen cuatro células hijas haploides (con un único conjunto cromosómico). Tras una única duplicación de los cromosomas se producen dos divisiones nucleares. En la primera se separan al azar los cromosomas homólogos y en la segunda se separan al azar las cromátidas hermanas. Durante la meiosis se produce el intercambio recíproco de fragmentos de ADN entre cromátidas de los cromosomas homólogos.

Agradecimientos:

A Amalia Suárez y a Bárbara Lombardi por ceder generosamente sus fotos. A Gastón Zurbarán por la identificación de los insectos de las fotos.

SOBRE LOS PROTAGONISTAS

Animales

Insectos - Lepidópteros - Hesperidae - *Hylephila phyleus* (Saltarina amarilla).
Insectos - Lepidópteros - Nymphalidae - *Danaus erippus* (Mariposa monarca de América del Sur).

Plantas

Equisetopsida - Asparagales - Amaryllidaceae - *Zephyranthes candida* (Azucena de bañado).

Amebozoos

Mycetozoa - Dictyostelales - Dictyostelidae - *Dictyostelium discoideum* (ameba social).

Euglenozoos

Kinetoplastids - Trypanosomatidae - *Trypanosoma brucei* (triptanosoma africano).

LECTURAS SUGERIDAS

Carranza Almanza, J. 2002. La evolución del sexo. En Soler, M. (Ed.). Evolución. La base de la biología. p. 177-192.

Carranza, J. 2016. Sexo y sistemas de apareamiento. En Carranza, J. (Ed.). Etología adaptativa. El comportamiento como producto de la selección natural. p. 373-406.

Maynard Smith, J. y Szathmáry, E. 2001. Ocho hitos de la evolución. Del origen de la vida a la aparición del lenguaje. Barcelona: Tusquets.

Freeman, S. y Herron, J. 2002. Análisis evolutivo. Madrid: Pearson.