

- Exploring the enigmas of evolution: analyzing sexual selection, speciation and genomic evolution

## EXPLORANDO LOS ENIGMAS DE LA EVOLUCIÓN

# Un análisis sobre selección sexual, especiación y evolución genómica

Por:  Benjamín Padilla Morales · Fernando A. M. Arnal · Araxi Urrutia O. · Martín Alejandro Serrano Meneses



Padilla Morales, B., Arnal, F. A. M., Urrutia O., A. y Serrano Meneses, M. A. (2024). Explorando los enigmas de la evolución: un análisis sobre selección sexual, especiación y evolución genómica. *Entorno UDLAP*, 23.

➔ **Recibido:** 13 de noviembre de 2023 ✓ **Aceptado:** 12 de julio de 2024

### ◆ RESUMEN

La evolución ha moldeado la diversidad de vida en la Tierra durante miles de millones de años. Propuestos por Charles Darwin en 1859, los conceptos selección natural y sexual han emergido como motores importantes en este proceso. Particularmente, la selección sexual —cuyos efectos pueden resultar especialmente evidentes en mamíferos y aves— impulsa diferencias extremas entre los sexos, tanto en rasgos físicos como conductuales. Estudios recientes han explorado cómo la selección sexual puede influir en las tasas de especiación en diversos grupos animales, revelando conexiones complejas y a menudo contradictorias. De igual manera, se ha observado que ciertos rasgos dimórficos, como la coloración del plumaje en aves y la pigmentación alar en libélulas y caballitos del diablo, pueden exhibir tasas variables de especiación. Sin embargo, la relación precisa entre la selección sexual y la especiación sigue siendo objeto de debate. Además, la selección sexual puede tener efectos profundos en la evolución del genoma, incluyendo la expansión y contracción de familias génicas relacionadas con características clave, como el tamaño corporal y el desarrollo cerebral. Estudios futuros buscarán desentrañar aún más estas complejas inte-

racciones para comprender mejor la diversificación de la vida en nuestro planeta.

### ◆ PALABRAS CLAVE

**Selección sexual · Especiación · Dimorfismo sexual · Evolución de genomas**

### ◆ ABSTRACT

Evolution has shaped the diversity of life on Earth for billions of years. Proposed by Charles Darwin in 1859, natural and sexual selection have emerged as important drivers in this process. Sexual selection —especially evident in mammals and birds— drives extreme differences between sexes in physical and behavioral traits. Recent studies have explored how this selection can influence speciation, revealing complex and sometimes contradictory connections. Similarly, it has been observed that certain dimorphic traits, such as plumage coloration in birds, and wing pigmentation in dragonflies and damselflies, may be linked to variable speciation rates. However, the exact relationship between sexual selection and speciation remains a subject of debate. Furthermore, sexual selection can profoundly affect genome evolution, including the expansion and contraction of gene families related to key characteristics, such as body size and

- Exploring the enigmas of evolution: analyzing sexual selection, speciation and genomic evolution

## EXPLORANDO LOS ENIGMAS DE LA EVOLUCIÓN

# Un análisis sobre selección sexual, especiación y evolución genómica

Por:  Benjamín Padilla Morales · Fernando A. M. Arnal · Araxi Urrutia O. · Martín Alejandro Serrano Meneses



Padilla Morales, B., Arnal, F. A. M., Urrutia O., A. y Serrano Meneses, M. A. (2024). Explorando los enigmas de la evolución: un análisis sobre selección sexual, especiación y evolución genómica. *Entorno UDLAP*, 23.

➔ **Recibido:** 13 de noviembre de 2023 ✓ **Aceptado:** 12 de julio de 2024

### ◆ RESUMEN

La evolución ha moldeado la diversidad de vida en la Tierra durante miles de millones de años. Propuestos por Charles Darwin en 1859, los conceptos selección natural y sexual han emergido como motores importantes en este proceso. Particularmente, la selección sexual —cuyos efectos pueden resultar especialmente evidentes en mamíferos y aves— impulsa diferencias extremas entre los sexos, tanto en rasgos físicos como conductuales. Estudios recientes han explorado cómo la selección sexual puede influir en las tasas de especiación en diversos grupos animales, revelando conexiones complejas y a menudo contradictorias. De igual manera, se ha observado que ciertos rasgos dimórficos, como la coloración del plumaje en aves y la pigmentación alar en libélulas y caballitos del diablo, pueden exhibir tasas variables de especiación. Sin embargo, la relación precisa entre la selección sexual y la especiación sigue siendo objeto de debate. Además, la selección sexual puede tener efectos profundos en la evolución del genoma, incluyendo la expansión y contracción de familias génicas relacionadas con características clave, como el tamaño corporal y el desarrollo cerebral. Estudios futuros buscarán desentrañar aún más estas complejas inte-

racciones para comprender mejor la diversificación de la vida en nuestro planeta.

### ◆ PALABRAS CLAVE

**Selección sexual · Especiación · Dimorfismo sexual · Evolución de genomas**

### ◆ ABSTRACT

Evolution has shaped the diversity of life on Earth for billions of years. Proposed by Charles Darwin in 1859, natural and sexual selection have emerged as important drivers in this process. Sexual selection —especially evident in mammals and birds— drives extreme differences between sexes in physical and behavioral traits. Recent studies have explored how this selection can influence speciation, revealing complex and sometimes contradictory connections. Similarly, it has been observed that certain dimorphic traits, such as plumage coloration in birds, and wing pigmentation in dragonflies and damselflies, may be linked to variable speciation rates. However, the exact relationship between sexual selection and speciation remains a subject of debate. Furthermore, sexual selection can profoundly affect genome evolution, including the expansion and contraction of gene families related to key characteristics, such as body size and

brain development. Future studies will seek to further unravel these complex interactions for a better understanding of the diversification of life on our planet.

### KEYWORDS

**Sexual selection · Speciation · Sexual dimorphism  
· Genome evolution**

### INTRODUCCIÓN

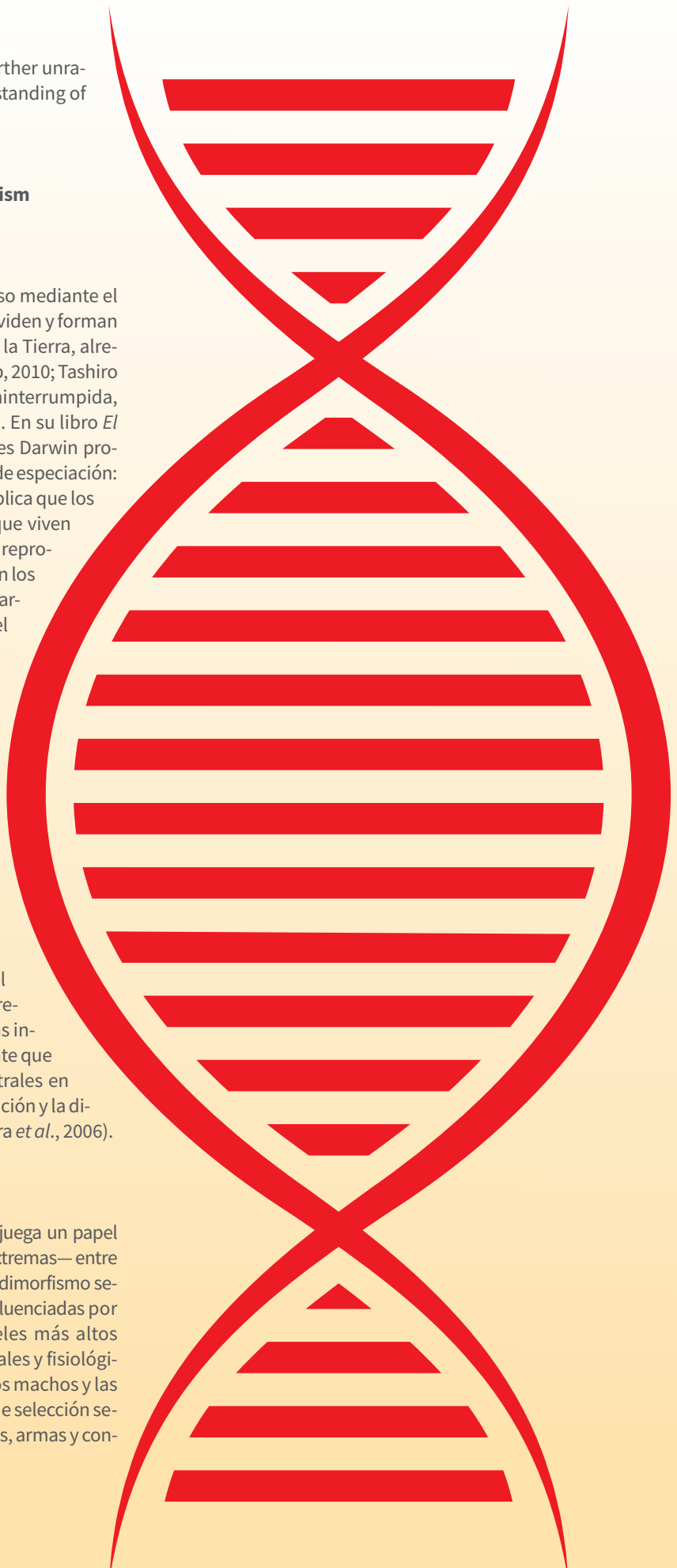
En biología se conoce como especiación al proceso mediante el cual las poblaciones de diversos organismos se dividen y forman especies nuevas. Desde la aparición de la vida en la Tierra, alrededor de 4,100-3,800 millones de años atrás (Sleep, 2010; Tashiro *et al.*, 2017), este proceso ha ocurrido de forma ininterrumpida, dando lugar a la biodiversidad actual del planeta. En su libro *El origen de las especies*, publicado en 1859, Charles Darwin propuso un mecanismo fundamental para el proceso de especiación: la selección natural. Este mecanismo evolutivo explica que los organismos mejor adaptados al ambiente en el que viven tienen una probabilidad más alta de sobrevivir y reproducirse, transmitiendo así a la siguiente generación los genes que fueron cruciales para su éxito. Por otra parte, también identificó a la selección sexual como el mecanismo más importante detrás de la evolución de los rasgos exagerados exhibidos por los machos (figura 1): un mecanismo evolutivo caracterizado por la competencia desigual entre los miembros de un mismo sexo por la oportunidad de aparearse con los miembros del sexo opuesto. Por sus poderosos efectos para llevar la expresión de los rasgos sexuales a la exageración, se propone también a la selección sexual como un potencial impulsor de la especiación (Wilkinson *et al.*, 2015).

Sin embargo —hasta la fecha y a pesar de los avances científicos—, la evidencia sobre la interacción entre estos mecanismos y la evolución del genoma es aún escasa (Wiberg *et al.*, 2021) y los resultados han sido contrastantes. Se requieren más investigaciones para llegar a un resultado concluyente que pueda responder una de las preguntas más centrales en biología actual: ¿qué impulsa realmente la especiación y la diversidad genómica en la vida en la Tierra? (O'Meara *et al.*, 2006).

### DISCUSIÓN

#### Selección y dimorfismo sexual

Es ampliamente aceptado que la selección sexual juega un papel crucial en la evolución de las diferencias —a veces extremas— entre los machos y las hembras de la misma especie (*i. e.* dimorfismo sexual). A menudo, las especies más intensamente influenciadas por la selección sexual también presentan los niveles más altos de dimorfismo en rasgos morfológicos, conductuales y fisiológicos (McPherson y Chenoweth, 2012). Asimismo, los machos y las hembras de especies que exhiben fuertes niveles de selección sexual pueden diferir entre sí en tamaño, ornamentos, armas y con-



## Ejemplos de rasgos sexuales masculinos en algunas especies animales



a)

COLORACIÓN ROJA EN EL PLUMAJE DEL PINZÓN MEXICANO (*Haemorhous mexicanus*)



b)

COLORACIÓN AZUL EN LA PIEL DE LA BASE DEL PICO DEL BOBO CAFÉ (*Sula leucogaster*)



c)

CELDA ROJA EN LA BASE DE LAS ALAS DEL CABALLITO ESCARLATA COMÚN (*Hetaerina americana*)



d)

CRESTA SAGITAL (PARTE SUPERIOR DEL CRÁNEO) DEL LOBO MARINO DE CALIFORNIA (*Zalophus californianus*)



e)

COLORACIÓN NARANJA Y AMARILLA EN EL MORFOTIPO DE COLOR DE LA LAGARTIJA ESPINOSA LLANERA (*Sceloporus aeneus*)



f)

COLORACIÓN DE LA GULA DE LA LAGARTIJA ESPINOSA MEXICANA (*S. spinosus*)

ducta (Andersson, 2019; Eberhard *et al.*, 2018; Fernandez y Morris, 2007; Lemaître *et al.*, 2020; Shuker y Kvarnemo, 2021).

Algunos de los ejemplos más claros de los efectos de la selección sexual en animales se aprecian en los mamíferos. En este grupo, los altos niveles de dimorfismo sexual en tamaño son resultado de presiones selectivas que actúan desproporcionadamente sobre el tamaño corporal de machos y hembras (Andersson, 1994; Dos Remedios *et al.*, 2015; Fairbairn, 1997), predisponiéndolos a tamaños corporales diferentes. Por ejemplo, en aproximadamente el 45 % de las especies de mamíferos, los machos son más grandes que las hembras (Fairbairn *et al.*, 2007).

En otros linajes se ha encontrado evidencia que apunta a que la selección sexual actúa como un importante impulsor en la evolución de la coloración corporal. En aves, por ejemplo, la coloración del plumaje es un rasgo bajo selección sexual intensa (Cooney *et al.*, 2019). Entre los invertebrados el dimorfismo sexual se presenta en una amplia variedad de rasgos morfológicos, incluyendo i) el tamaño y la forma de las alas, ii) el tamaño y color de las manchas de pigmento y de las regiones reflectantes de los rayos uv en las alas, así como iii) el tamaño y composición corporal (e. g., el tamaño relativo del tórax o del abdomen) (Allen *et al.*, 2011; Mori *et al.*, 2017; Santos y Machado, 2016). Otros rasgos relevantes son iv) el color y densidad de los pelos corporales, v) el tamaño y forma de las estructuras sensoriales, como los ojos, órganos auditivos y antenas, vi) las estructuras asociadas con la producción y liberación de señales químicas, y vii) el tamaño y forma de los genitales (Hopkins y Kopp, 2021; Steiger y Stökl, 2014; Cordero-Rivera y Córdoba-Aguilar, 2010), entre otros.

Algunos invertebrados, como los odonatos y los lepidópteros (libélulas, caballitos del diablo y mariposas o polillas), son un caso de alta diversidad en pigmentación alar, siendo de los grupos más primitivos en el árbol de la vida en los que se ha observado esta característica —comúnmente descrita como un rasgo con funciones de reconocimiento intra e interespecíficas (Futahashi, 2016)—. Sin embargo, un número importante de estudios han mostrado que la llamativa pigmentación alar de los machos de libélulas y caballitos del diablo (figura 2) es un rasgo modelado por la selección sexual (para estudios en caballitos del diablo, ver Anderson *et al.*, 2007; Córdoba-Aguilar, 2002; Serrano-Meneses *et al.*, 2008; para estudios en libélulas,

Figura 1.

Fuente: M. A. Serrano Meneses, Alejandro Arias del Razo y Aníbal Díaz de la Vega.



**Figura 2.** Variaciones en el color de las alas en libélulas y caballitos del diablo machos, desde tonos oscuros, blancos, hasta anaranjados, rojos y verdes. La especie *Neurobasis chinensis* (centro, izquierda), exhibe una coloración verde metálica en dos de sus alas y ha desarrollado iridiscencia —un fenómeno óptico en el que el tono de la luz varía de acuerdo con el ángulo desde el cual se observe la superficie—. En otras especies, como *Libellula luctuosa* (esquina inferior izquierda) se pueden observar contrastantes tonos negros y blancos.

**Fuente:** M. A. Serrano Mene-  
ses; Natural History Museum,  
Londres, Reino Unido.

ver Santos y Machado, 2016). Esta observación también ha sido reportada en mariposas y polillas, uno de los grupos de artrópodos más estudiados y carismáticos, donde se ha evidenciado que rasgos sexualmente seleccionados, como el tamaño de las alas, la coloración y las regiones que reflejan la luz ultravioleta, tienen un impacto significativo en la evolución del dimorfismo sexual (Allen et al., 2011).

**Selección sexual y especiación**

Durante décadas se ha propuesto que la selección sexual es un importante impulsor de la especiación. Sin embargo, la evidencia que respalda esta relación ha sido objeto de debate continuo (Martínez-Ruiz y Knell, 2017). La hipótesis del «motor de especiación» establece que la selección sexual, particularmente la elección de pareja por parte de las hembras, desempeña un rol crucial (Morrow et al., 2003; Panhuis et al., 2001).

Los niveles intensos de selección sexual pueden ser un catalizador para la especiación rápida a través de cuatro formas distintas. En primer lugar, el proceso de elección de pareja por parte de las hembras, basado en la preferencia por ciertos rasgos masculinos, puede llevar a una selección sexual disruptiva y, en consecuencia, promover la especiación (Ellis y Oakley, 2016;

Fowler-Finn y Rodríguez, 2016; Gavrilets, 2014; Kirkpatrick, 1982; Martínez-Ruiz y Knell, 2017; Verzijden et al., 2005). Investigaciones en peces cíclidos indican que la selección sexual disruptiva, posiblemente causada por la elección de la hembra, genera polimorfismo de color en los machos, por lo que facilita la especiación rápida (Seehausen y Van Alphen, 1999). Además, se ha observado que los linajes acuáticos que realizan cortejo bioluminiscente suelen exhibir tasas de acumulación de especies más altas que los linajes que incluyen especies que carecen de este tipo de cortejo (Ellis y Oakley, 2016).

En segundo lugar, la selección negativa (selección de características perjudiciales) dependiente de la frecuencia de los rasgos sexualmente seleccionados genera aislamiento reproductivo como un proceso de competencia intrasexual (Clutton-Brock y Huchard, 2013). En el caso de peces cíclidos, se presume que la selección negativa de la coloración nupcial entre especies estrechamente relacionadas es una fuerza importante que influye en la distribución de las especies en el lago Victoria (Seehausen y Schluter, 2004). Mientras que, en aves colorines pecho canela (*Passerina amoena*), se observa una rara cooperación entre machos, que presentan un comportamiento menos agresivo hacia machos jóvenes y de plumaje opaco, en



**DURANTE DÉCADAS SE HA PROPUESTO QUE LA SELECCIÓN SEXUAL ES UN IMPORTANTE IMPULSOR DE LA ESPECIACIÓN. SIN EMBARGO, LA EVIDENCIA QUE RESPALDA ESTA RELACIÓN HA SIDO OBJETO DE DEBATE CONTINUO (MARTÍNEZ-RUIZ Y KNELL, 2017).**

comparación con la conducta agresiva que muestran con machos más maduros de plumaje brillante. Esto permite que los machos jóvenes de plumaje opaco adquieran buenos territorios para atraer a las hembras, dando lugar a una selección disruptiva (Greene *et al.*, 2000).

En tercer lugar, la evolución divergente se ve afectada por rasgos sexualmente seleccionados —como los impulsados por los sentidos— que, a su vez, pueden influir en la especiación ecológica (Kraaijeveld *et al.*, 2011; Safran *et al.*, 2013). En aves del género *Junco*, por ejemplo, se han llevado a cabo estudios que comparan la frecuencia de cambio en morfología (rasgos de importancia ecológica en estas especies) y coloración de plumaje (rasgo sexual) contra marcadores genéticos, con el objetivo de explorar cómo ambas presiones de selección han llevado a crear la gran diversidad entre poblaciones de estas aves (Friis y Milá, 2020). Se observa una tasa de divergencia acelerada en los rasgos bajo selección sexual, en comparación con rasgos que tienen relevancia ecológica. También se encontró una relación positiva entre el grado de divergencia de color y la intensidad de la selección sexual, especialmente cuando se controla la distancia genética neutral.

En cuarto lugar, se observa que el desarrollo exagerado de los rasgos sexualmente seleccionados puede producir una barrera reproductiva y, por lo tanto, una contradaptación o «carrera armamentista» entre los sexos, llevándolos a desarrollar estructuras o comportamientos sexuales más complejos que dan pie al conflicto sexual (Gavrilets, 2014; Parker, 1979). Un ejemplo de esto ocurre en libélulas y caballitos del diablo, donde se observan contradaptaciones en los genitales de machos y hembras: los machos han desarrollado estructuras de remoción y transferencia de esperma más eficientes, mientras que las hembras parecen haber respondido con la evolución de estructuras sexuales más complejas (Cordero Rivera *et al.*, 2004; Gage, 2004; Cordero-Rivera y Córdoba-Aguilar, 2010), lo que limitaría la cantidad de esperma que los machos pueden remover de las espermatecas en las hembras, en donde ellas almacenan esperma proveniente de cópulas previas.

Por otra parte, la selección sexual podría actuar como un amortiguador de la especiación en lugar de ser un impulsor. En la hipótesis

**LA RELACIÓN ENTRE RASGOS DIMÓRFICOS NO ES NECESARIAMENTE UNIVERSAL, INCLUSO ENTRE CLADOS HERMANOS (GRUPOS DE ORGANISMOS QUE COMPARTEN UN ANCESTRO COMÚN MÁS RECIENTE) O ESTRECHAMENTE EMPARENTADOS, LO QUE ALUDE A DIFERENCIAS FUNDAMENTALES EN SUS TRAYECTORIAS EVOLUTIVAS.**



de la «dispersión para aparearse», la selección sexual intensa entre especies polígamas podría aumentar la dispersión reproductiva (Jackson *et al.*, 2017). A medida que los individuos del sexo bajo selección más intensa (a menudo, los machos) luchan por encontrar pareja y tienen más probabilidades de migrar a otras poblaciones, la estructuración y diferenciación genética se reducen, lo que resulta en una disminución de las tasas de especiación (Jackson *et al.*, 2017). En este mosaico evolutivo, estas dinámicas añaden capas de complejidad al entendimiento de los procesos que crean diversidad en la vida en el planeta.

Estudios sobre selección sexual han analizado la asociación del dimorfismo sexual y la riqueza de especies entre clados (Kraaijeveld *et al.*, 2011; Tsuji y Fukami, 2020). Las aves, en particular, han sido objeto de estudio en este campo, revelando que aquellas especies con marcado dimorfismo sexual tienden a presentar una mayor riqueza de especies (Krüger, 2008; Møller y Cuervo, 1998; Owens *et al.*, 1999; Seddon *et al.*, 2008; Sol *et al.*, 2005). Asimismo, los altos niveles de dicromatismo del plumaje se relacionan con altas tasas de especiación (Cally *et al.*, 2021; Cooney *et al.*, 2017; Hosner *et al.*, 2020; Huang y Rabosky, 2014) pero, al mismo tiempo, se asocian con tasas igualmente altas de extinción (Hasegawa y Arai, 2018).

En otros grupos de vertebrados se han registrado resultados contradictorios que abordan la correlación entre la riqueza de especies y los indicadores de selección sexual (Gage *et al.*, 2002; Isaac *et al.*, 2005; Nunn *et al.*, 2004; Stuart-Fox y Owens, 2003). En el caso de los artrópodos, existe un estudio que correlaciona el dimorfismo sexual de tamaño y la especiación en diferentes especies (Gage *et al.*, 2002). Igualmente, otro estudio encontró una asociación entre el dicromatismo y un aumento en la riqueza de especies (Kraaijeveld *et al.*, 2011).

Asimismo, dos recientes estudios sobre libélulas y caballitos del diablo han revelado cómo los rasgos dimórficos pueden estar vinculados a la especiación. Al medir las tasas de especiación en grupos de libélulas en las que los machos exhiben pigmentación alar, se descubrió que dicho rasgo está asociado a niveles altos de especiación (Padilla-Morales *et al.*, 2022). Sin embargo, estudios posteriores que incluyeron

un mayor número de especies revelaron un giro inesperado: mientras que el dimorfismo sexual en la pigmentación alar impulsa especiación en caballitos del diablo, no parece tener el mismo efecto en libélulas (Padilla-Morales *et al.*, 2022). Estos hallazgos muestran que la relación entre rasgos dimórficos no es necesariamente universal, incluso entre clados hermanos (grupos de organismos que comparten un ancestro común más reciente) o estrechamente emparentados, lo que alude a diferencias fundamentales en sus trayectorias evolutivas. Un estudio previo sugirió una mayor riqueza de especies entre las que presentan pigmentación sexualmente dimórfica en libélulas (Misof, 2002), contrastando con los resultados iniciales de Padilla-Morales y colaboradores (2022). No obstante, es importante resaltar que este estudio se basó en una muestra más reducida y señala que la riqueza de especies y tasas de especiación no son intercambiables entre sí (Scholl y Wiens, 2016).

Los estudios futuros deben considerar otras variables. En particular, se ha propuesto al clima como un impulsor de la especiación en otros grupos (Davis *et al.*, 2016; Sun *et al.*, 2020; Tang *et al.*, 2018). Un estudio reciente en libélulas reveló que el dimorfismo sexual está relacionado con variaciones climáticas, donde la pigmentación alar de los machos se pierde cuando las especies se adaptan a ambientes más cálidos, ya que la pigmentación oscura o intensa absorbe calor y podría afectar su ecología (Moore *et al.*, 2021). Aunque las variables climáticas y su efecto en los fenómenos de especiación requieren más atención, estudios actuales sobre el efecto de diferentes variables ecológicas muestran resultados prometedores. Por ejemplo, el impacto de cuerpos de agua lénticos, vinculados con una mayor especiación en libélulas macho (en comparación con cuerpos de agua lóticos) (Letsch *et al.*, 2016; Padilla-Morales *et al.*, 2022) se debe, potencialmente, a factores relacionados con selección natural. Estos hallazgos ofrecen un vistazo intrigante al nivel de influencia que ciertos factores ambientales pueden tener en la evolución de las especies.

En los últimos años, se han desarrollado métodos de análisis para evaluar tasas de especiación. Herramientas como HiSSE y MUHiSSE utilizan «modelos ocultos de Markov», que pueden evaluar las tasas de especiación y extinción,

así como su asociación con la variación de rasgos, que son codificados en una escala discreta (Caetano *et al.*, 2018; Nakov *et al.*, 2019). Estas herramientas son útiles para evaluar el efecto de un rasgo observado bajo el supuesto de que otras variables, aún desconocidas, también podrían explicar la variación en las tasas de especiación y extinción sobre una filogenia. Estos efectos ocultos podrían explicarse en parte por otros rasgos no medidos donde también inter venga la selección sexual o natural (Cally *et al.*, 2021; Moore *et al.*, 2021; Outomuro *et al.*, 2013; Santos y Machado, 2016).

### Selección sexual y la evolución del genoma

A nivel molecular, se ha demostrado que la selección sexual es un desencadenante potencial de la evolución rápida del genoma vinculada al recambio en los genes (reemplazo gradual de variantes genéticas en una población a través del tiempo) asociados con la reproducción masculina (Dapper y Wade, 2020; Finn y Civetta, 2010; Harrison *et al.*, 2015; Ramm *et al.*, 2008; Wilburn *et al.*, 2019). Una hipótesis sostiene que una selección sexual más intensa en los machos se asocia con la evolución del genoma, al reducir las cargas de mutación y fomentar que los machos con «buenos genes» tengan más posibilidades de aparearse (Wanders, 2022; Whitlock y Agrawal, 2009). Existe evidencia que sugiere que la evolución de los cromosomas sexuales puede ser también susceptible a la selección sexual (Kirkpatrick, 2017). No obstante, a pesar de la cantidad de estudios que investigan las bases evolutivas del transcriptoma (el conjunto de moléculas de ARN mensajero expresado por un organismo) y las secuencias genéticas relacionadas con la selección sexual, nuestra comprensión de la evolución de las bases moleculares asociadas con diferencias morfológicas sexuales, como el dimorfismo sexual en tamaño, sigue siendo insuficiente (Wilkinson *et al.*, 2015).

La duplicación de genes es uno de los ejemplos más emblemáticos de la evolución funcional del genoma (Holland *et al.*, 2017; Tickle y Urrutia, 2017); cuando se ven implicadas en el desarrollo, contribuyen de manera importante en la evolución de varios rasgos en vertebrados —como ocurre en la duplicación de los grupos de genes Hox (un conjunto de genes que participan de manera crucial en el desarrollo embrionario)



**AUNQUE LAS  
VARIABLES CLIMÁTICAS  
Y SU EFECTO EN  
LOS FENÓMENOS  
DE ESPECIACIÓN  
REQUIEREN MÁS  
ATENCIÓN,  
ESTUDIOS ACTUALES  
SOBRE EL EFECTO DE  
DIFERENTES VARIABLES  
ECOLÓGICAS  
MUESTRAN  
RESULTADOS  
PROMETEDORES.**



## LA RÁPIDA EVOLUCIÓN DEL TAMAÑO DE LA FAMILIA GÉNICA DE FENOTIPOS CON CATEGORÍAS FUNCIONALES TIENE UN PAPEL IMPORTANTE EN LOS MECANISMOS EVOLUTIVOS CON IMPLICACIONES ADAPTATIVAS ESPECÍFICAS.

(Holland *et al.*, 2017; Wagner *et al.*, 2003)—. Del mismo modo, se reconoce que el tamaño de la familia de genes es extremadamente variable a lo largo del tiempo y esas variaciones pueden ser una ventana para observar cambios en las funciones protagonistas de los procesos moleculares o funciones asociadas con diferentes rasgos morfológicos observables (fenotipos) (Castillo-Morales *et al.*, 2016, 2014; Demuth *et al.*, 2006; Niimura y Nei, 2005). El estudio del tamaño de las familias génicas puede proporcionar una visión importante respecto a las bases moleculares de los fenotipos sobre los recursos filogenéticos disponibles. Algunos estudios han demostrado la relación entre la evolución del tamaño de la familia génica y los fenotipos, como es el caso de la morfología y el tamaño cerebral (Castillo-Morales *et al.*, 2016, 2014). Igualmente, estudios sobre el sexo de moscas de la fruta (*Drosophila* spp.) han revelado un gran número de ganancias y pérdidas de genes, donde algunas de esas familias de genes están relacionadas con la función reproductiva, y tal vez las altas tasas de evolución de secuencias genéticas podrían ser producto del antagonismo sexual (Hahn *et al.*, 2007). Dicho esto, la rápida evolución del tamaño de la familia génica de fenotipos con categorías funcionales tiene un papel importante en los mecanismos evolutivos con implicaciones adaptativas específicas. En ratones y ratas, se observó una rápida expansión de genes y familias de genes asociados con las principales proteínas urinarias (Logan *et al.*, 2008; Sheehan *et al.*, 2019). Estas son cruciales en la selección sexual, ya que desempeñan un papel en la comunicación de señales de genotipo y fenotipo entre roedores de la misma especie.

Hallazgos recientes en mamíferos evidencian una asociación entre el dimorfismo sexual en tamaño y los cambios en el tamaño de la familia de genes (Padilla-Morales *et al.*, 2023).

Curiosamente, las especies con el menor dimorfismo de tamaño y las especies en las que las hembras son más grandes que los machos muestran una marcada expansión de las familias asociadas con el desarrollo del cerebro, lo que podría apoyar las presiones selectivas de interacciones sociales más complejas entre especies con menor intensidad de selección sexual.

### CONCLUSIÓN

En el intrincado baile de la evolución, impulsado por diversas fuerzas, como la selección natural y la selección sexual, la vida en la Tierra se ha diversificado durante miles de millones de años. Desde las teorías innovadoras de Charles Darwin, hasta estudios modernos, continuamos desentrañando las complejidades de la especiación y sus vínculos con los rasgos sexuales. Aunque ciertos rasgos, como el color del plumaje en aves y la pigmentación alar en libélulas y caballitos del diablo, insinúan conexiones con la especiación, la conexión precisa entre la selección sexual y la divergencia evolutiva sigue siendo objeto de investigación y debate. Nuevas fronteras, creadas por los estudios del impacto profundo de la selección sexual en la evolución del genoma, que dan forma a rasgos que abarcan desde el tamaño corporal hasta el desarrollo cerebral, subrayan la complejidad de la diversidad de la vida y los procesos que la modelan. A medida que avanzamos hacia el futuro, desarrollando nuevas herramientas e ideas, nuestra búsqueda por comprender los diferentes matices de la evolución de la vida en nuestro planeta continúa.

### Agradecimientos

A los investigadores Alejandro Arias del Razo y Aníbal Díaz de la Vega, por la contribución a la figura 1 con las fotografías (d), (e) y (f), respectivamente. El resto de las fotografías, (a), (b) y (c), fueron tomadas por M. A. Serrano Meneses.



 REFERENCIAS

- Allen, C. E., Zwaan, B. J. y Brakefield, P. M. (2011). Evolution of sexual dimorphism in the Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 56, 445-464. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144828>
- Anderson, C., Llesher-Treviño, A. y Córdoba-Aguilar, A. (2007). Sexual selection in *Hetaerina titia* males: a possible key species to understand the evolution of pigmentation in calopterygid damselflies (Odonata: Zygoptera). *Behaviour*, 144(8), 931-952. <https://doi.org/10.1163/156853907781492672>
- Andersson, M. (1994). Tail ornamentation, size dimorphism and wing length in the Genus euplectes (Ploceinae). *The Auk*, 111(1), 80-86. <https://doi.org/10.2307/4088507>
- Andersson, M. (2019). *Sexual Selection*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9780691207278>
- Caetano, D. S., O'Meara, B. C. y Beaulieu, J. M. (2018). Hidden state models improve state-dependent diversification approaches, including biogeographical models. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 72(11), 2308-2324. <https://doi.org/10.1111/evo.13602>
- Cally, J. G., Stuart-Fox, D., Holman, L., Dale, J. y Medina, I. (2021). Male-biased sexual selection, but not sexual dichromatism, predicts speciation in birds. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 75(4), 931-944. <https://doi.org/10.1111/evo.14183>
- Castillo-Morales, A., Monzón-Sandoval, J., de Sousa, A. A., Urrutia, A. O. y Gutiérrez, H. (2016). Neocortex expansion is linked to size variations in gene families with chemotaxis, cell-cell signalling and immune response functions in mammals. *Open Biology*, 6(10), 160132. <https://doi.org/10.1098/rsob.160132>
- Castillo-Morales, A., Monzón-Sandoval, J., Urrutia, A. O. y Gutiérrez, H. (2014). Increased brain size in mammals is associated with size variations in gene families with cell signalling, chemotaxis and immune-related functions. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 281(1775), 20132428. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2428>
- Clutton-Brock, T. H. y Huchard, E. (2013). Social competition and selection in males and females. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 368(1631), 20130074. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0074>
- Cooney, C. R., Tobias, J. A., Weir, J. T., Botero, C. A. y Seddon, N. (2017). Sexual selection, speciation and constraints on geographical range overlap in birds. *EcoLetters*, 20(7), 863-871. <https://doi.org/10.1111/ele.12780>
- Cooney, C. R., Varley, Z. K., Nouri, L. O., Moody, C. J. A., Jardine, M. D. y Thomas, G. H. (2019). Sexual selection predicts the rate and direction of colour divergence in a large avian radiation. *Nature Communications*, 10(1), 1773. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09859-7>
- Cordero Rivera, A., Andrés, J. A., Córdoba-Aguilar, A. y Utzeri, C. (2004). Postmating sexual selection: allopatric evolution of sperm competition mechanisms and genital morphology in calopterygid damselflies (Insecta: Odonata). *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 58(2), 349-359. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01650.x>
- Cordero-Rivera, A. y Córdoba-Aguilar, A. (2010). Selective forces propelling genitalic evolution in Odonata. En J. Leonard y A. Córdoba-Aguilar (ed.), *The Evolution of Primary Sexual Characters in Animals* (pp. 332-352). Oxford University Press, [https://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=wmlnDAAQBAJ&oi=fnd&pg=PA332&dq=arms+race+speciation+odonata+&ots=3Y\\_IYQ9g4z&sig=Pi-EokA5t19x8ilk-gruaXskv9aM](https://books.google.com/books?hl=en&lr=&id=wmlnDAAQBAJ&oi=fnd&pg=PA332&dq=arms+race+speciation+odonata+&ots=3Y_IYQ9g4z&sig=Pi-EokA5t19x8ilk-gruaXskv9aM)
- Córdoba-Aguilar, A. (2002). Wing pigmentation in territorial male damselflies, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. *Animal Behaviour*, 63(4), 759-766. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1974>
- Dapper, A. L. y Wade, M. J. (2020). Relaxed selection and the rapid evolution of reproductive genes. *Trends in Genetics: TIG*, 36(9), 640-649. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2020.06.014>
- Davis, K. E., Hill, J., Astrop, T. I. y Wills, M. A. (2016). Global cooling as a driver of diversification in a major marine clade. *Nature Communications*, 7, 13003. <https://doi.org/10.1038/ncomms13003>
- Demuth, J. P., De Bie, T., Stajich, J. E., Cristianini, N. y Hahn, M. W. (2006). The evolution of mammalian gene families. *PLoS One*, 1, e85. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000085>
- Dos Remedios, N., Székely, T., Küpper, C., Lee, P. L. M., & Kosztolányi, A. (2015). Ontogenic differences in sexual size dimorphism across four plover populations. *The Ibis*, 157(3), 590-600. <https://doi.org/10.1111/ibi.12263>
- Eberhard, W. G., Rodríguez, R. L., Huber, B. A., Speck, B., Miller, H., Buzzatto, B. A. y Machado, G. (2018). Sexual selection and static allometry: the importance of function. *The Quarterly Review of Biology*, 93(3), 207-250. <https://doi.org/10.1086/699410>
- Ellis, E. A. y Oakley, T. H. (2016). High rates of species accumulation in animals with bioluminescent courtship displays. *Current Biology: CB*, 26(14), 1916-1921. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.05.043>

- Fairbairn, D. J. (1997). Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 659-687. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.659>
- Fairbairn, D. J., Blanckenhorn, W. U. y Székely, T. (ed.). (2007). *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199208784.001.0001>
- Fernandez, A. A. y Morris, M. R. (2007). Sexual selection and trichromatic color vision in primates. *The American Naturalist*, 170(1), 10-20. <https://doi.org/10.1086/518566>
- Finn, S., y Civetta, A. (2010). Sexual selection and the molecular evolution of ADAM proteins. *Journal of Molecular Evolution*, 71(3), 231-240. <https://doi.org/10.1007/s00239-010-9382-7>
- Fowler-Finn, K. D. y Rodríguez, R. L. (2016). The causes of variation in the presence of genetic covariance between sexual traits and preferences. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 91(2), 498-510. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/brv.12182>
- Friis, G. y Milá, B. (2020). Change in sexual signalling traits outruns morphological divergence across an ecological gradient in the post-glacial radiation of the songbird genus Junco. *Journal of Evolutionary Biology*, 33(9), 1276-1293. <https://doi.org/10.1111/jeb.13671>
- Futahashi, R. (2016). Color vision and color formation in dragonflies. *Current Opinion in Insect Science*, 17, 32-39. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.05.014>
- Gage, M. (2004). Evolution: sexual arms races. *Current Biology: CB*, 14(10), R378-80. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2004.05.010>
- Gage, M. J. G., Parker, G. A., Nylin, S. y Wiklund, C. (2002). Sexual selection and speciation in mammals, butterflies and spiders. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 269(1507), 2309-2316. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2154>
- Gavrillets, S. (2014). Is sexual conflict an "engine of speciation"? *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 6(12), 1-13. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a017723>
- Greene, E., Lyon, B. E., Muehler, V. R., Ratcliffe, L., Oliver, S. J. y Boag, P. T. (2000). Disruptive sexual selection for plumage coloration in a passerine bird. *Nature*, 407(6807), 1000-1003. <https://doi.org/10.1038/35039500>

- Hahn, M. W., Han, M. V. y Han, S.-G. (2007). Gene family evolution across 12 *Drosophila* genomes. *PLoS Genetics*, 3(11), e197. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0030197>
- Harrison, P. W., Wright, A. E., Zimmer, F., Dean, R., Montgomery, S. H., Pointer, M. A. y Mank, J. E. (2015). Sexual selection drives evolution and rapid turnover of male gene expression. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(14), 4393-4398. <https://doi.org/10.1073/pnas.1501339112>
- Hasegawa, M. y Arai, E. (2018). Sexually dimorphic swallows have higher extinction risk. *Ecology and Evolution*, 8(2), 992-996. <https://doi.org/10.1002/ece3.3723>
- Holland, P. W. H., Marlétaz, F., Maeso, I., Dunwell, T. L. y Paps, J. (2017). New genes from old: asymmetric divergence of gene duplicates and the evolution of development. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 372(1713). <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0480>
- Hopkins, B. R. y Kopp, A. (2021). Evolution of sexual development and sexual dimorphism in insects. *Current Opinion in Genetics & Development*, 69, 129-139. <https://doi.org/10.1016/j.gde.2021.02.011>
- Hosner, P. A., Owens, H. L., Braun, E. L. y Kimball, R. T. (2020). Phylogeny and diversification of the gallopheasants (Aves: Galliformes): Testing roles of sexual selection and environmental niche divergence. *Zoologica Scripta*, 49(5), 549-562. <https://doi.org/10.1111/zsc.12441>
- Huang, H. y Rabosky, D. L. (2014). Sexual selection and diversification: reexamining the correlation between dichromatism and speciation rate in birds. *The American Naturalist*, 184(5), E101-14. <https://doi.org/10.1086/678054>
- Isaac, N. J. B., Jones, K. E., Gittleman, J. L. y Purvis, A. (2005). Correlates of species richness in mammals: body size, life history, and ecology. *The American Naturalist*, 165(5), 600-607. <https://doi.org/10.1086/429148>
- Jackson, J. D., dos Remedios, N., Maher, K. H., Zefania, S., Haig, S., Oyler-McCance, S., Blomqvist, D., Burke, T., Bruford, M. W., Székely, T. y Küpper, C. (2017). Polygamy slows down population divergence in shorebirds. *Evolution*, 71(5), 1313-1326. <https://doi.org/10.1111/evo.13212>
- Kirkpatrick, M. (1982). Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution*, 36(1). <https://doi.org/10.2307/2407961>



- Kirkpatrick, M. (2017). The evolution of genome structure by natural and sexual selection. *The Journal of Heredity*, 108(1), 3-11. <https://doi.org/10.1093/jhered/esw041>
- Kraaijeveld, K., Kraaijeveld-Smit, F. J. L. y Maan, M. E. (2011). Sexual selection and speciation: the comparative evidence revisited. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 86(2), 367-377. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00150.x>
- Krüger, O. (2008). Engines of speciation: a comparative study in birds of prey. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(3), 861-872. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01502.x>
- Lemaître, J.-F., Ronget, V., Tidière, M., Allainé, D., Berger, V., Cohas, A., Colchero, F., Conde, D. A., Garratt, M., Liker, A., Marais, G. A. B., Scheuerlein, A., Székely, T. y Gaillard, J.M. (2020). Sex differences in adult lifespan and aging rates of mortality across wild mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, (15), 8546-8553. <https://doi.org/10.1073/pnas.1911999117>
- Letsch, H., Gottsberger, B. y Ware, J. L. (2016). Not going with the flow: a comprehensive time-calibrated phylogeny of dragonflies (Anisoptera: Odonata: Insecta) provides evidence for the role of lentic habitats on diversification. *Molecular Ecology*, 25(6), 1340-1353. <https://doi.org/10.1111/mec.13562>
- Logan, D. W., Marton, T. F. y Stowers, L. (2008). Species specificity in major urinary proteins by parallel evolution. *PloS One*, 3(9), e3280. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0003280>
- Martínez-Ruiz, C. y Knell, R. J. (2017). Sexual selection can both increase and decrease extinction probability: reconciling demographic and evolutionary factors. *The Journal of Animal Ecology*, 86(1), 117-127. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12601>
- McPherson, F. J. y Chenoweth, P. J. (2012). Mammalian sexual dimorphism. *Animal Reproduction Science*, 131(3-4), 109-122. <https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2012.02.007>
- Misof, B. (2002). Diversity of Anisoptera (Odonata): inferring speciation processes from patterns of morphological diversity. *Zoology*, 105(4), 355-365. <https://doi.org/10.1078/0944-2006-00076>
- Møller, A. P. y Cuervo, J. J. (1998). Speciation and feather ornamentation in birds. *Evolution*, 52(3), 859-869. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb03710.x>
- Moore, M. P., Hersch, K., Sricharoen, C., Lee, S., Reice, C., Rice, P., Kronick, S., Medley, K. A. y Fowler-Finn, K. D. (2021). Sex-specific ornament evolution is a consistent feature of climatic adaptation across space and time in dragonflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(28), e2101458118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2101458118>
- Mori, E., Mazza, G. y Lovari, S. (2017). Sexual dimorphism. En J. Vonk y T. Shakelford (ed.), *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. Springer International Publishing. [https://www.researchgate.net/profile/Sandro-Lovari/publication/319275172\\_Sexual\\_Dimorphism/links/59a7a0cf0f7e9b41b78998c0/Sexual-Dimorphism.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Sandro-Lovari/publication/319275172_Sexual_Dimorphism/links/59a7a0cf0f7e9b41b78998c0/Sexual-Dimorphism.pdf)
- Morrow, E. H., Pitcher, T. E. y Arnqvist, G. (2003). No evidence that sexual selection is an "engine of speciation" in birds. *Ecology Letters*, 6(3), 228-234. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00418.x>
- Nakov, T., Beaulieu, J. M. y Alverson, A. J. (2019). Diatoms diversify and turn over faster in freshwater than marine environments. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 73(12), 2497-2511. <https://doi.org/10.1111/evo.13832>
- Niimura, Y. y Nei, M. (2005). Evolutionary dynamics of olfactory receptor genes in fishes and tetrapods. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(17), 6039-6044. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501922102>
- Nunn, C. L., Altizer, S., Sechrest, W., Jones, K. E., Barton, R. A. y Gittleman, J. L. (2004). Parasites and the evolutionary diversification of primate clades. *The American Naturalist*, 164(5), S90-103. <https://doi.org/10.1086/424608>
- O'Meara, B. C., Ané, C., Sanderson, M. J. y Wainwright, P. C. (2006). Testing for different rates of continuous trait evolution using likelihood. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 60(5), 922-933. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16817533>
- Outomuro, D., Adams, D. C. y Johansson, F. (2013). The evolution of wing shape in ornamented-winged damselflies (Calopterygidae, Odonata). *Evolutionary Biology*, 40(2), 300-309. <https://doi.org/10.1007/s11692-012-9214-3>
- Owens, I. P. F., Bennett, P. M. y Harvey, P. H. (1999). Species richness among birds: body size, life history, sexual selection or ecology? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1422), 933-939. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0726>



• Padilla-Morales, B. (2023). *Evolution and genomic signatures of phenotype adaptation in eukaryotes* [Tesis doctoral, University of Bath]. University of Bath <https://researchportal.bath.ac.uk/en/studentTheses/evolution-and-genomic-signatures-of-phenotype-adaptation-in-eukar>

• Padilla-Morales, B., Cornejo-Páramo, P., García-Miranda, O., Carrillo Muñoz, A. I., Nieto López, A., Castillo-Morales, D. L., Barragán, G. W., Urrutia, A. O. y Serrano-Meneses, M. A. (2022). Fast species diversification among dragonflies (Anisoptera: Odonata: Insecta) inhabiting lentic environments regardless of wing pigmentation. *Ecological Entomology*, 47(3), 314-322. <https://doi.org/10.1111/een.13115>

• Padilla-Morales, B., Davis, K., Barnes, C., García-Miranda, Carrillo Muñoz, A., Castillo-Morales, D., Wapper Barragán, G., Nieto López, A., Kilili, H., Delmer, C. et al. (25 de agosto de 2022). Sexual dimorphism in wing pigmentation promotes rapid species diversification in Zygoptera but not Anisoptera. *Authorea*. DOI: 10.22541/au.166134985.56454193/v2

• Panhuis, T. M., Butlin, R., Zuk, M. y Tregenza, T. (2001). Sexual selection and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(7), 364-371. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(01\)02160-7](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(01)02160-7)

• Parker, G. A. (1979). Sexual selection and sexual conflict. En M. S. Blum y N. A. Blum (ed.), *Sexual Selection and Reproductive Competition*. Academic Press (pp. 123-166) [https://books.google.co.uk/books?hl=en&lr=&id=aatuLjuWBCC&oi=fnd&pg=PA123&dq=Sexual+selection+and+sexual+conflict&ots=\\_HLRzaTXK0&sig=WC-ZwBvo7iHc1HUg3iq3JMkN5gO8](https://books.google.co.uk/books?hl=en&lr=&id=aatuLjuWBCC&oi=fnd&pg=PA123&dq=Sexual+selection+and+sexual+conflict&ots=_HLRzaTXK0&sig=WC-ZwBvo7iHc1HUg3iq3JMkN5gO8)

• Ramm, S. A., Oliver, P. L., Ponting, C. P., Stockley, P. y Emes, R. D. (2008). Sexual selection and the adaptive evolution of mammalian ejaculate proteins. *Molecular Biology and Evolution*, 25(1), 207-219. <https://doi.org/10.1093/molbev/msm242>

• Safran, R. J., Scordato, E. S. C., Symes, L. B., Rodríguez, R. L. y Mendelson, T. C. (2013). Contributions of natural and sexual selection to the evolution of premating reproductive isolation: a research agenda. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(11), 643-650. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.08.004>

• Santos, E. S. A. y Machado, G. (2016). Sexual dichromatism in wing pigmentation of New World dragonflies follows Rensch's rule. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(7), 1447-1454. <https://doi.org/10.1111/jeb.12885>

• Scholl, J. P. y Wiens, J. J. (2016). Diversification rates and species richness across the Tree of Life. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1838), 20161334. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1334>

• Seddon, N., Merrill, R. M. y Tobias, J. A. (2008). Sexually selected traits predict patterns of species richness in a diverse clade of su-boscine birds. *The American Naturalist*, 171(5), 620-631. <https://doi.org/10.1086/587071>

• Seehausen, O. y Schluter, D. (2004). Male-male competition and nuptial-colour displacement as a diversifying force in Lake Victoria cichlid fishes. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 271(1546), 1345-1353. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2737>

• Seehausen, O. y Van Alphen, J. J. M. (1999). Can sympatric speciation by disruptive sexual selection explain rapid evolution of cichlid diversity in Lake Victoria? *Ecology Letters*, 2(4), 262-271. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.1999.00082.x>

• Serrano-Meneses, M. A., Sánchez-Rojas, G. y Córdoba-Aguilar, A. (2008). Sexual selection as the possible underlying force in calopterygid wing pigmentation: comparative evidence with Hetaerina and Calopteryx (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 37(3), 221-233. <https://natuurtijdschriften.nl/pub/592631>

• Sheehan, M. J., Campbell, P. y Miller, C. H. (2019). Evolutionary patterns of major urinary protein scent signals in house mice and relatives. *Molecular Ecology*, 28(15), 3587-3601. <https://doi.org/10.1111/mec.15155>

• Shuker, D. M. y Kvarnemo, C. (2021). The definition of sexual selection. *Behavioral Ecology: Official Journal of the International Society for Behavioral Ecology*, 32(5), 781-794. <https://doi.org/10.1093/beheco/arab055>

• Sleep, N. H. (2010). The Hadean-Archaeon environment. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2(6), a002527. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a002527>

• Sol, D., Stirling, D. G. y Lefebvre, L. (2005). Behavioral drive or behavioral inhibition in evolution: subspecific diversification in Holarctic passerines. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 59(12), 2669-2677. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16526513>

• Steiger, S. y Stöckl, J. (2014). The role of sexual selection in the evolution of chemical signals in insects. *Insects*, 5(2), 423-438. <https://doi.org/10.3390/insects5020423>

• Stuart-Fox, D. y Owens, I. P. F. (2003). Species richness in agamid lizards: chance, body size, sexual selection or ecology? *Journal of Evolutionary Biology*, 16(4), 659-669. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2003.00573.x>

• Sun, M., Folk, R. A., Gitzendanner, M. A., Soltis, P. S., Chen, Z., Soltis, D. E. y Guralnick, R. P. (2020). Estimating rates and patterns of diversification with incomplete sampling: a case study in the rosids. *American Journal of Botany*, 107(6), 895-909. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1479>

• Tang, C., Davis, K. E., Delmer, C., Yang, D. y Wills, M. A. (2018). Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> promoted speciation in mosquitoes (Diptera, Culicidae). *Communications Biology*, 1, 182. <https://doi.org/10.1038/s42003-018-0191-7>

• Tashiro, T., Ishida, A., Hori, M., Igisu, M., Koike, M., Méjean, P., Takahata, N., Sano, Y. y Komiya, T. (2017). Early trace of life from 3.95 Ga sedimentary rocks in Labrador, Canada. *Nature*, 549(7673), 516-518. <https://doi.org/10.1038/nature24019>

• Tickle, C. y Urrutia, A. O. (2017). Perspectives on the history of evo-devo and the contemporary research landscape in the genomics era. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 372(1713). <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0473>

• Tsuji, K. y Fukami, T. (2020). Sexual dimorphism and species diversity: From clades to sites. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(2), 105-114. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.09.001>

• Verzijden, M. N., Lachlan, R. F. y Servedio, M. R. (2005). Female mate-choice behavior and sympatric speciation. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 59(10), 2097-2108. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb00920.x>

• Wagner, G. P., Amemiya, C. y Ruddle, F. (2003). Hox cluster duplications and the opportunity for evolutionary novelties. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(25), 14603-14606. <https://doi.org/10.1073/pnas.2536656100>

• Wanders, K. (2022). Polygamy and purifying selection in birds. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 77(1), 276-288. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpac010>

• Whitlock, M. C. y Agrawal, A. F. (2009). Purging the genome with sexual selection: reducing mutation load through selection on males. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 63(3), 569-582. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00558.x>

• Wiberg, R. A. W., Veltsos, P., Snook, R. R. y Ritchie, M. G. (2021). Experimental evolution supports signatures of sexual selection in genomic divergence. *Evolution Letters*, 5(3), 214-229. <https://doi.org/10.1002/evl3.220>

• Wilburn, D. B., Tuttle, L. M., Klevit, R. E. y Swanson, W. J. (2019). Indirect sexual selection drives rapid sperm protein evolution in abalone. *ELife*, 8. <https://doi.org/10.7554/eLife.52628>

• Wilkinson, G. S., Breden, F., Mank, J. E., Ritchie, M. G., Higginson, A. D., Radwan, J., Jaquiere, J., Salzburger, W., Arriero, E., Barribeau, S. M., Phillips, P. C., Renn, S. C. P. y Rowe, L. (2015). The locus of sexual selection: moving sexual selection studies into the post-genomics era. *Journal of Evolutionary Biology*, 28(4), 739-755. <https://doi.org/10.1111/jeb.12621>



### Benjamín Padilla Morales

Bioinformático especializado en biología evolutiva, especiación y genómica. Es doctor en Biología por la Universidad de Bath, donde actualmente ejerce como investigador en el Milner Centre for Evolution. Egresado de la Licenciatura en Biología de la UDLAP.  
[bpm29@bath.ac.uk](mailto:bpm29@bath.ac.uk)



### Araxi Urrutia O.

Doctora en Genética Evolutiva por la Universidad de Bath y egresada de Psicología en la UNAM, es investigadora en genómica evolutiva y funcional. Ha publicado más de 50 artículos científicos en revistas de alto impacto y pertenece al Instituto de Ecología de la UNAM. Ha recibido múltiples premios, como el L'Oréal Rising Talent. Es fundadora del Consorcio Universidades por la Ciencia y miembro de la Royal Institution of London y del SNI (nivel II).  
[araxiuo@gmail.com](mailto:araxiuo@gmail.com)



### Fernando Antonio Martín Arnal

Paleobiólogo especializado en la morfometría geométrica y análisis de redes anatómicas de estructuras esqueléticas de vertebrados. Doctor en Biología por la Universidad de Bath, ha estudiado sinápsidos, peces primitivos, tortugas y lacértidos, destacando los placodermos.  
[fama25@bath.ac.uk](mailto:fama25@bath.ac.uk)



### Martín Alejandro Serrano Meneses

Ph. D. en Evolution and Mathematical Biology por la Universidad de Bath, Reino Unido. Desde 2017 es profesor titular del Departamento de Ciencias Químico Biológicas de la UDLAP, decano de Investigación y Posgrado de la UDLAP (2019-2024), y miembro del SNI (nivel II) desde 2019.  
[martin.serrano@udlap.mx](mailto:martin.serrano@udlap.mx)