

## Conflicto Sexual y Selección Sexual

J. R. Krebs & N. Davies.

Los etólogos solían ver los rituales del cortejo y el apareamiento como armoniosas venturas en las cuales el macho y la hembra cooperaban para propagar sus respectivos genes. Había que admitir que algunos animales eran obviamente no cooperativos, como por ejemplo la mantis religiosa en la cual la hembra se come al macho durante la cópula, pero en general el cortejo era visto como poseedor de funciones de interés común para el macho y la hembra: para ‘sincronizar la excitación sexual de los sexos’, para ‘establecer los lazos de la pareja’, para ‘permitir la identificación de la especie’, etcétera. Sin embargo, esta visión ya no es tan ampliamente aceptada y se pone más énfasis en la idea de que existen conflictos de intereses entre macho y hembra en el cortejo y el apareamiento. Los sexos son vistos como formando una incómoda alianza en la cual cada uno trata de maximizar su propio éxito en propagar sus genes. Cooperan porque ambos propagan sus genes por medio de la misma progenie y por lo tanto cada uno apuesta el 50 por ciento en la supervivencia de las crías. Pero la elección de la pareja sexual, el aprovisionamiento de nutrientes del cigoto, y el cuidado de huevos y crías son todos temas sobre los cuales los sexos pueden no estar de acuerdo. La consecuencia de este conflicto sexual tiende más frecuentemente a la explotación de uno de los sexos por el otro que a la cooperación mutua.

Para entender porqué la reproducción sexual debería ser vista de esta forma, debemos ir directamente hacia el principio, a la diferencia fundamental entre macho y hembra.

### Machos y Hembras.

La reproducción sexual supone la formación de gametos por meiosis y la fusión de material genético proveniente de dos individuos. Casi siempre, aunque no invariablemente, involucra a dos sexos llamados macho y hembra. En animales superiores con frecuencia los sexos son más fácilmente distinguibles por rasgos externos tales como los genitales, el plumaje, el tamaño, o el color, pero estas no son diferencias fundamentales. En todas las plantas y animales la diferencia básica entre los sexos es el tamaño de sus gametos: las hembras producen gametos grandes, inmóviles y ricos en nutrientes llamados óvulos, mientras que los gametos de los machos o espermatozoides son diminutos, móviles y consisten en poco más que una porción de ADN con autopropulsión. La reproducción sexual sin machos ni hembras ocurre en muchos protistas tales como *Paramecium* donde los ‘gametos’ que se fusionan son del mismo tamaño. Esto es denominado reproducción sexual *isogámica*. La fusión de dos gametos de tamaños diferentes, uno grande y otro pequeño, es, sin embargo, mucho más común y ocurre en virtualmente todas las plantas y animales multicelulares que se reproducen sexualmente. Se la llama reproducción sexual *anisogámica*.

Se piensa que la anisogamia evolucionó a partir de la isogamia por un proceso evolutivo en el cual los gametos más pequeños que el promedio parasitaron exitosamente a aquellos que eran más grandes que el promedio. Esto condujo eventualmente a las dos

distintas especializaciones que vemos hoy: pequeños espermatozoides activos y grandes óvulos pasivos (Parker *et al.*, 1972).

Como mostraremos en el resto de este capítulo, la fundamental asimetría en el tamaño de los gametos y la asociada inversión en las crías tiene consecuencias de largo alcance para el comportamiento sexual. Debido a que las hembras invierten más recursos que los machos en cada cría, el cortejo y el comportamiento copulatorio del macho está dirigido en gran medida a la competencia por la inversión de la hembra y su explotación. Cuando se revierte la diferencia usual entre los sexos en cuanto a la inversión parental, cuando los machos proveen de mayores cuidados que las hembras, también se revierten los roles en la competencia sexual y las hembras compiten por el acceso a los machos.

### **LAS HEMBRAS COMO UN RECURSO ESCASO.**

La reproducción sexual anisogamética, entonces, involucra el parasitismo de un óvulo grande por un espermatozoide pequeño. Las hembras producen relativamente pocos gametos grandes y los machos producen muchos de los pequeños. Además, las hembras frecuentemente invierten más que los machos en otras formas de cuidados. Debido a esto los machos pueden potencialmente fertilizar óvulos a una tasa mucho mayor de la que son producidos (ilustrado por el hecho de que 5 ml de semen humano contiene suficientes espermatozoides como para fertilizar en teoría una cantidad de óvulos equivalente al doble de la población de los EE.UU.), y las hembras son por lo tanto un *recurso escaso* por el cual compiten los machos. Incluso en las especies en las cuales los machos agotan temporalmente sus reservas de esperma cuando se les ofrece un exceso de hembras, su potencial para producir crías es mucho mayor que el de las hembras (Nakatsuru & Kramer, 1982).

Un macho puede aumentar su éxito reproductivo encontrando y fertilizando muchas hembras diferentes, pero una hembra sólo puede aumentar su propio éxito transformando los nutrientes en huevos o crías a una tasa más rápida (Fig. 1). Este punto es demostrado gráficamente por mamíferos tales como el hombre, en el cual la hembra pasa muchos meses para producir un único hijo, en el tiempo durante el cual un hombre podría potencialmente fertilizar a cientos de otras parejas. La hembra sólo puede aumentar el número de hijos en su vida acelerando su producción de crías. El mismo argumento se aplica siempre que las hembras inviertan más que los machos en cada cría, tanto si la inversión es en forma de nutrientes para el huevo o de cuidados para los huevos o crías más tarde.

Este punto fue resumido en forma clara por Robert Trivers (1972), quien fue la primera persona en poner énfasis en la relación entre la inversión de recursos en gametos y en otras formas de cuidados, y la competencia sexual. Escribió que ‘Cuando un sexo invierte considerablemente más que el otro, los miembros de este último competirán entre ellos para aparearse con los miembros del primero’. El término ‘inversión’ fue utilizado por Trivers para referirse al esfuerzo puesto en la crianza de una cría individual a partir de las fuentes limitadas de los recursos parentales. La suma de la inversión parental en todas las crías durante la vida del progenitor se conoce como ‘esfuerzo parental’. Las hembras generalmente ponen la mayor parte de su esfuerzo reproductivo en el ‘esfuerzo parental’, mientras que los machos ponen la mayor parte del suyo en el ‘esfuerzo de apareamiento’ (Fig. 2).

La consecuencia es que los machos usualmente poseen una tasa potencial de reproducción mucho mayor que la de las hembras (Tabla 1) (Clutton-Brock & Vincent, 1991) y por tanto se encuentran bajo una fuerte selección para ser buenos en encontrar y competir por las hembras: el pago por ser un macho exitoso en términos de paternidad de las crías es enorme. Gran parte del comportamiento reproductivo de los machos puede ser entendido con estas ideas en mente.

**Tabla 1** En especies poligínicas o promiscuas los machos poseen una tasa potencial de reproducción mucho más alta que la de las hembras. Los datos humanos provienen del Libro Guinness de los Records: el hombre era Moulay Ismail the Bloodthirsty, Emperador de Marruecos, la mujer tuvo a sus hijos en 27 embarazos. Los datos del elefante marino son de Le Boeuf y Reiter (1988), del ciervo común de Clutton-Brock *et al.* (1982). En la gaviota de Kittiwake monógama, en la cual el macho y la hembra invierten en forma similar en cada cría, la diferencia en el resultado reproductivo máximo es despreciable. De Clutton-Brock (1983).

Especie	Número máximo de descendientes producidos durante toda la vida	
	Macho	Hembra
Elefante marino	100	8
Ciervo común	24	14
Humano	888	69
Gaviota de Kittiwake	26	28

## LA PROPORCIÓN DE SEXOS.

Si un macho puede fertilizar los óvulos de docenas de hembras, ¿por qué no producir una proporción de sexos de, digamos, un macho por cada 20 hembras? Con esta proporción el éxito reproductivo de la población sería más alto que con una proporción de 1 : 1 ya que habría muchos más óvulos disponibles para fertilizar. No obstante, en la naturaleza la proporción es usualmente muy cercana a 1 : 1 aún cuando los machos no hacen nada más que fertilizar a la hembra. Como vimos en el capítulo 1, el valor adaptativo de los rasgos no debería ser visto como si fuese ‘por el bien de la población’, sino ‘por el bien del individuo’, o más precisamente ‘por el bien del gen’. Como R. A. Fisher se percató por primera vez, la proporción de sexos de 1 : 1 puede ser prontamente explicada en términos de selección actuando al nivel del individuo; su argumento es simple pero sutil.

Supóngase una población que contenga 20 hembras por cada macho. Cada macho posee un éxito reproductivo esperado 20 veces mayor que el de una hembra (porque hay en promedio 20 parejas sexuales por macho) y por lo tanto un progenitor cuyos hijos sean exclusivamente machos puede esperar tener casi 20 veces el número de nietos producidos por un progenitor con una mayoría de crías hembras. Una proporción de sexos sesgada hacia las hembras no es por tanto evolutivamente estable (p. 149) debido a que un gen que

cause que los progenitores sesguen la proporción de sexos de sus crías hacia machos se propagaría rápidamente, y la proporción de sexos cambiaría gradualmente hacia una mayor proporción de machos que la inicial de 1 en 20. Pero ahora imaginemos lo contrario. Si los machos son 20 veces más comunes que las hembras un progenitor que produzca sólo hembras estaría en ventaja. Como un espermatozoide fertiliza a cada óvulo, sólo uno de cada 20 machos puede contribuir con sus genes para cualquier cría individual y las hembras entonces poseen un éxito reproductivo promedio 20 veces mayor que el de un macho. Por lo tanto una proporción de sexos sesgada hacia los machos no es estable tampoco. La conclusión es que el sexo más raro siempre tiene una ventaja, y los progenitores que se concentran en producir crías del sexo más raro son por tanto favorecidos por la selección. Sólo cuando la proporción de sexos es exactamente de 1 : 1 los éxitos esperados de un macho y una hembra serán iguales y la población será estable. Incluso un sesgo minúsculo favorece al sexo más raro: en una población de 51 hembras y 49 machos en la cual cada hembra tiene un hijo, un macho promedio tiene 51/49 hijos. Este valor *promedio* es el mismo cuando es un sólo macho el que se encarga de la paternidad o cuando la paternidad se reparte en partes iguales entre los machos.

El argumento de que la proporción de sexos debería ser 1 : 1 puede refinarse redefiniéndolo en términos de inversión. Supóngase que los hijos son doblemente más costosos de producir que las hijas debido a que, por ejemplo, son el doble de grandes y requieren el doble de alimentos durante su desarrollo. Cuando la proporción de sexos es de 1 : 1 un hijo macho tiene el mismo número promedio de hijos que una hija hembra. Pero como los hijos machos son doblemente costosos de producir son una mala inversión para un progenitor: cada uno de los nietos producidos por un hijo macho es el doble de costosos que los producidos por una hija hembra. Esto hará por tanto que los padres se concentren en producir hijas. A medida que la proporción de sexos se desvía hacia un sesgo en favor de las hembras, el éxito reproductivo esperado de un hijo macho aumenta hasta que en una proporción de dos hembras por cada macho un hijo promedio produce el doble de hijos producidos por una hija promedio. En este punto, hijos e hijas dan exactamente las mismas ganancias por unidad de inversión; producir un hijo macho cuesta el doble pero da el doble de ganancias. Esto significa que cuando se producen hijos e hijas a un costo diferente, la estrategia estable en evolución es que el progenitor *invierta* en forma equivalente en los dos sexos y no que los produzca en números iguales. Un ejemplo que ilustra este punto es el estudio de Bob Metcalf (1980) sobre la proporción de sexos en dos especies de avispa: *Polistes metricus* y *P. variatus*. En la primera las hembras son más pequeñas que los machos, mientras que en la segunda son de tamaño similar. Como se predijo, la proporción de sexos de la población está sesgada en *P. metricus* y no en *P. variatus*. En ambas especies la proporción de la inversión es de 1 : 1.

La predicción de que los progenitores deberían invertir de la misma manera en hijos e hijas no se aplica siempre, y las demostraciones de estas desviaciones de la inversión 1 : 1 se encuentran dentro de las evidencias más convincentes de que la proporción de sexos ha evolucionado de la forma sugerida por Fisher. En los siguientes párrafos tomaremos algunos ejemplos de esto.

### **a) Competencia local por el apareamiento.**

La teoría de Fisher predice un desenlace diferente cuando los hermanos compiten entre ellos por las parejas sexuales (la llamada 'competencia local por el apareamiento'). Supóngase, por ejemplo, que dos hijos machos tienen sólo una posibilidad de aparearse y que compiten por la misma hembra. Solo uno de ellos puede tener éxito en el apareamiento, entonces desde el punto de vista de su madre uno de ellos se 'desperdicia'. Este es un ejemplo extremo, pero ilustra el punto general de que cuando los hijos compiten por las parejas para su madre su valor se ve reducido. La madre debería entonces sesgar su proporción de inversión hacia las hijas. El grado exacto de sesgo predicho por la teoría de Fisher depende del grado de competencia local por el apareamiento. Una competencia extrema se esperaría en especies con limitados poderes de dispersión (ya que los hermanos permanecerán juntos en el mismo lugar) y por lo tanto tiende a estar asociada con la endogamia. En el caso extremo de endogamia, una madre 'sabe' que todas sus hijas serán fertilizadas por sus hijos. La mejor proporción de sexos en esta circunstancia es producir sólo los hijos machos necesarios para fertilizar a las hijas hembras, dado que cualquier otro macho sería desperdiciado. La diferencia crucial entre este argumento y el de la proporción 1 : 1 de sexos es que aquí no interesa la proporción de machos y hembras del resto de la población. Una proporción de sexos sesgada hacia las hembras dentro de una misma camada no les dará a otros progenitores la oportunidad de beneficiarse concentrándose en los hijos machos. Un ejemplo que apoya esta predicción es el del ácaro vivíparo *Acarophenox*, el cual posee camadas de un hijo macho y hasta 20 hijas hembras. El macho se aparea con sus hermanas dentro de la madre y muere antes de nacer (Hamilton, 1967).

Jack Werren (1980) ha puesto a prueba la predicción de que el grado de sesgo depende de cuánto ascienda la competencia local por el apareamiento. Estudió la avispa parásita, *Nasonia vitripennis*, la cual pone sus huevos dentro de las pupas de moscas tales como *Sacrophaga bullata*. Si una hembra parasita una pupa, todas sus hijas son fertilizadas por sus hijos, y como se predijo, la proporción de sexos de la puesta está sesgada en favor de las hembras. Sólo el 8,7 por ciento de la camada son machos. Si una segunda hembra pone sus huevos en la misma pupa, ¿cuál debería ser su proporción de sexos? Si pone pocos huevos debería producir mayormente hijos machos, dado que la primera hembra ha puesto predominantemente huevos hembras. Pero a medida que aumenta la proporción del número total de huevos en la pupa que provienen de la segunda hembra, también aumenta la probabilidad de que los hijos machos de la segunda hembra tengan que competir por los apareamientos. Por lo tanto su camada debería poseer una proporción de sexos sesgada hacia las hembras. Werren halló exactamente este patrón: cuando la puesta de la segunda hembra era 1/10 del tamaño de la de la primera hembra contenía sólo machos, pero cuando era dos veces más grande que la de ésta contenía sólo un 10 por ciento de machos, y los detalles cuantitativos del cambio en la proporción de sexos en relación al tamaño de la camada fueron tal como se predijeron.

### **b) Competencia o colaboración local por los recursos.**

Anne Clark (1978) halló que el prosimio sudafricano, *Galago crassicaudatus*, posee un sesgo en la inversión a favor de los machos entre sus crías. Señaló que esto podría ser explicado por la historia de vida de la especie. Como la mayoría de los mamíferos, las hembras de *Galago* se dispersan mucho menos que los machos, y a menudo terminan compitiendo tanto con su madre como entre ellas por recursos ricos de alimentos tales como frutas y goma de los árboles en el "home range" de su madre. Esta competencia local por los recursos entre las hembras reduce su valor como descendientes: en el caso extremo sólo una hija será capaz de sobrevivir del alimento disponible cercano al sitio de su nacimiento, y entonces la inversión en otras hijas se desperdiciaría.

Podría surgir el efecto exactamente opuesto si el sexo que permanece en el hogar, en vez de ser un estorbo para los padres, los ayuda. Como veremos en el capítulo 12, en algunas especies de aves son los machos y no las hembras los que permanecen en el nido y colaboran. La consecuencia de esto sería hacer a los machos levemente más valiosos como inversión que las hembras (dado que ayudan a su progenitor en su reproducción futura) y por tanto se esperaría una proporción de inversión sesgada hacia los machos (Emlen *et al.*, 1986).

### **c) La condición materna.**

Vimos en el capítulo 7 que los machos del ciervo común europeo compiten por las hembras mediante prolongados bramidos y contiendas de lucha con las astas. En estas contiendas ser grande es ventajoso para un macho, y el tamaño depende entre otras cosas de cuán bien alimentado fue el macho durante su infancia, lo cual a su vez depende de la capacidad de su madre para competir por buenas fuentes de alimentos y por tanto de producir un copioso suministro de leche. En otras palabras, hay una relación directa entre la capacidad competitiva de la madre durante la lactancia y el éxito reproductivo esperado de su hijo macho. Entonces, si una madre 'sabe' que sus hijos machos serán exitosos poseedores de harenes le conviene invertir fuertemente en hijos machos más que en hijas hembras: el pago en términos de nietos será mucho mayor. En forma similar una madre que 'sepa' que sus hijos machos no serán ni grandes ni fuertes cuando crezcan haría mejor en tener hijas hembras, dado que el éxito reproductivo futuro de una hija no depende tanto de la leche de su madre. En el ciervo común se halló exactamente este patrón: las hembras dominantes que son capaces de ganar el acceso a buenos sitios de alimentación durante la lactancia y por tanto de producir hijos robustos, tienden a tener hijos machos, mientras que las hembras subordinadas tienen hijas hembras (Clutton-Brock *et al.*, 1984). No se sabe cómo la proporción de sexos es ajustada por la madre en el ciervo común o en los galagos estudiados por Clark, pero es sorprendente el hecho de que sean ajustados ya que los genetistas agrónomos no han podido ajustar la proporción de sexos ni separar los espermatozoides machos y hembras de mamíferos domésticos (¡imagínese el valor de una proporción de sexos sesgada hacia las hembras para un granjero lechero!), y frecuentemente se ha concluido que las proporciones de sexos son muy inflexibles en mamíferos (Williams, 1979; Maynard Smith, 1980). El ajuste de la proporción de sexos en himenópteros tales como las avispas estudiadas por Werren no presenta ningún problema ya que la madre

puede determinar si un huevo dará lugar a un macho o a una hembra fertilizándolo o no (Capítulo 13).

#### ***d) La proporción de sexos de la población.***

Cuando la proporción de la inversión de la población se desvía de 1 : 1, debería ocurrir un sesgo compensatorio en favor del sexo más raro. En sus estudios de *P. metricus* Metcalf halló que algunos nidos producían sólo descendientes machos. Como se explicó en el capítulo 13 estos descendientes son producto de huevos no fertilizados y son producidos por las obreras en los nidos en los cuales la reina ha muerto. En los restantes nidos de la población Metcalf halló una proporción de sexos sesgada hacia las hembras, tal que la proporción de la inversión de la población en conjunto es de 1 : 1.

Finalmente es bueno señalar que la teoría de las proporciones de los sexos discutida aquí es un ejemplo de una teoría más general de la *asignación* de los sexos ('sex allocation') (Charnov, 1982). Otros ejemplos del problema de la asignación de los recursos para la reproducción masculina y femenina incluyen la división de los recursos en óvulos y espermatozoides por hermafroditas simultáneos y la regulación del tiempo para el cambio de sexo en hermafroditas secuenciales (ver Capítulo 10).

#### **Selección sexual.**

La combinación de hembras invirtiendo más que los machos y la proporción 1 : 1 de los sexos significa que los machos usualmente compiten por las hembras. El potencial pago por el éxito de un macho es alto, por tanto la selección que favorece la capacidad de un macho de hacerse con más apareamientos es muy fuerte. A la selección de rasgos que se relacionan solamente con el incremento del éxito reproductivo se le denomina usualmente *selección sexual*. Puede funcionar de dos formas: favoreciendo la capacidad de un sexo (usualmente los machos) de competir directamente entre ellos por las fecundaciones, por ejemplo luchando (*selección intrasexual*), o favoreciendo rasgos en un sexo que atraen al otro (*selección intersexual*). Frecuentemente ambos tipos de selección actúan al mismo tiempo.

La intensidad de la selección sexual depende del grado de competencia por los apareamientos. Esto a su vez depende de dos factores: la diferencia en el esfuerzo parental entre los sexos (Fig. 2) y la proporción de machos y hembras disponibles para el apareamiento en un momento dado (denominada *proporción operacional de sexos*). Cuando el esfuerzo parental es más o menos igual, como por ejemplo en aves monógamas en las cuales tanto el macho como la hembra alimentan a los pequeños, la selección sexual es menos intensa que en las especies con niveles de esfuerzo parental muy diferentes. Esto se continúa con el punto hecho anteriormente de que el sexo que hace la inversión menor tiene una tasa reproductiva potencial más alta (p. 177). Si un número igual de representantes de ambos sexos alcanza la condición reproductiva al mismo tiempo, el grado de selección sexual se reduce debido a que existen menos oportunidades para unos pocos machos de controlar el acceso a un número muy grande de hembras. En cambio, cuando las hembras llegan al período reproductivo asincrónicamente existe la posibilidad de que un número pequeño de machos controle a muchas hembras una tras otra. Con tales pagos

potenciales, la competencia sexual es muy intensa (ver Capítulo 9). La relación entre la inversión parental, la proporción operacional de sexos y la selección sexual es discutida en más detalle por Clutton-Brock & Vincent (1991).

## MACHOS ARDIENTES.

La forma más dramática y obvia por la cual los machos compiten por las hembras es por medio de luchas y contiendas ritualizadas, y a menudo los machos han desarrollado armas para la lucha. Los machos pueden disputar el acceso directo a las hembras o los lugares por donde las hembras suelen ir, como por ejemplo cuando el macho de la libélula defiende parches de vegetación (Capítulo 7). Luchar es frecuentemente un asunto riesgoso, como lo ilustran las heridas sufridas por los machos del ciervo común a las cuales nos referimos en el capítulo 7. En muchas especies las luchas más intensas suceden cuando las hembras están prontas para ser fertilizadas y una vez que un macho encuentra a una hembra frecuentemente la vigila (Fig. 3).

Los machos muchas veces compiten en formas que son menos conspicuas que las luchas, pero que no son menos efectivas y son frecuentemente más extrañas. Los invertebrados son una veta de ejemplos particularmente rica. Las hembras de la libélula, como sucede con muchos otros insectos, se aparean con varios machos y guardan el esperma en un compartimiento especial del cuerpo (la espermateca) para utilizarlo más tarde. Los machos compiten por las fecundaciones tratando de asegurarse de que el esperma anterior no sea utilizado por la hembra. El pene del macho de *Orthetrum cancellatum* está equipado con un látigo con cerdas en la punta que es utilizado para retirar del interior de la hembra el esperma depositado por machos anteriores antes de inyectar el nuevo esperma dentro de la espermateca. *Crocethemis erythraea*, otra libélula, utiliza un pene inflable con un apéndice en forma de cuerno para apretar el esperma de machos previos en los rincones de la espermateca (Fig. 4; ver también Waage, 1979).

En algunos invertebrados (especialmente en insectos) el macho cementa la abertura genital de la hembra luego de la cópula para evitar que otros machos la fecunden. El macho de *Moniliformes dubius*, un gusano acantocéfalo parásito del intestino de las ratas, produce un cinturón de castidad de este tipo pero además de sellar a la hembra luego de la cópula, el macho a veces 'copula' con los machos rivales y les aplica cemento en sus regiones genitales para impedirles volver a copular (Abele & Gilchrist, 1977). No menos interesantes son los hábitos del insecto hemíptero *Xylocoris maculipennis*. En una cópula normal de la especie el macho simplemente perfora la pared corporal de la hembra e inyecta el esperma, el cual nada entonces dentro de la hembra hasta encontrar y fertilizar sus óvulos. Al igual que los gusanos acantocéfalos, los machos a veces se involucran en 'cópulas' homosexuales. Un macho de *Xylocoris* puede inyectar su esperma dentro de un macho rival. El esperma nada entonces dentro del cuerpo hacia los testículos de la víctima, donde espera a ser traspasado al cuerpo de una hembra la próxima vez que la víctima se aparee (Carayon, 1974).

La competencia entre los machos para evitar que el esperma del otro fertilice a los óvulos se denomina 'competencia espermática' (Birkhead & Müller, 1992). Otro ejemplo de los insectos fue descrito en el capítulo 3: en la mosca del estiércol el esperma de un segundo macho desplaza al del primer macho que se apareó con la hembra. La competencia



espermática también ocurre en vertebrados. Por ejemplo, durante el cortejo los machos de salamandras y tritones depositan bastoncillos de gelatina cubiertos de esperma (espermátóforos) en el fondo del estanque y luego intentan maniobrar con la hembra sobre el espermátóforo para lograr la fertilización. En la salamandra *Ambystoma maculatum*, los machos compiten depositando sus espermátóforos encima de los de otros machos. El espermátóforo de más arriba es el que fecunda los huevos de la hembra (Arnold, 1976).

Un cuarto ejemplo hallado entre los invertebrados de los arcanos métodos de la competencia entre machos es el uso de olores antiafrodisíacos. Larry Gilbert (1976) notó que las hembras de la mariposa *Heliconius erato* siempre huelen de forma peculiar luego de haberse apareado. Fue capaz de demostrar experimentalmente que la esencia no provenía de la propia hembra, sino que es depositada por el macho al término de la cópula. Gilbert halló también que la esencia desmotivaba a otros machos de aparearse con la hembra, quizás porque se asemejaba a una esencia utilizada por los machos para repelerse entre ellos en otros contextos.

## HEMBRAS DIFÍCILES.

Dado que en la gran mayoría de las especies las hembras son las principales proveedoras de recursos para el cigoto, se esperaría de ellas que eligieran cuidadosamente a sus parejas para así obtener algo a cambio. Dicho de otro modo, cada óvulo representa una proporción relativamente grande de la producción de gametos de la hembra de toda su vida si se lo compara con un espermatozoide, por lo cual la hembra tiene más que perder si algo sale mal. Aparearse con la especie equivocada puede costarle a una hembra de rana toda su provisión de huevos para ese año, pero a un macho le costaría muy poco aparte de la pérdida de tiempo -él aún puede aparearse exitosamente con un miembro de su misma especie al siguiente día. No es sorprendente, por lo tanto, que las hembras sean más selectivas que los machos durante el cortejo. La selectividad no se extiende solamente a la discriminación entre las especies, sino también a la discriminación entre los machos dentro de la especie. Las hembras usualmente eligen a los machos sobre la base de los recursos materiales que les puedan ofrecer y a veces tal vez para obtener beneficios genéticos para sus descendientes.

### *(a) Beneficios no genéticos: buenos recursos y habilidad parental.*

En muchas especies animales los machos defienden territorios de cría que contienen recursos que juegan un rol crucial en la supervivencia de los huevos o crías de una hembra (ver también capítulo 9). Por ejemplo, los machos de la rana toro norteamericana (*Rana catesbeiana*) defienden territorios en estanques y lagunas pequeñas donde las hembras van a depositar sus huevos (Fig. 5). Algunos territorios son mejores que otros para la supervivencia de los huevos y éstos son los que las hembras prefieren. Un factor que tiene una influencia importante en la supervivencia de los huevos es la depredación por parte de las sanguijuelas (*Macrobdeella decora*). Dos rasgos ambientales de los territorios inciden en la depredación por parte de las sanguijuelas: si el agua es cálida los huevos se desarrollan más rápido y están por tanto expuestos a la depredación por menos días, y si la vegetación en el agua no es demasiado densa los huevos pueden formar una bola difícil de atacar para

las sanguijuelas. En los territorios con densas matas de vegetación los huevos yacen en una fina capa por encima de las plantas y son más fácilmente atacados. Las ranas toro muestran también cómo la elección de la hembra y la competencia entre los machos pueden ir mano a mano. Los territorios preferidos son altamente disputados por los machos, y los más grandes y fuertes son los que se quedan con los mejores lugares.

El alimento es un recurso que limita frecuentemente la capacidad de producción de huevos de la hembra y durante el cortejo las hembras pueden elegir si se aparean o no con un macho en base a su habilidad para proveerla de alimentos. En algunas aves e insectos por ejemplo, el macho puede proveer a la hembra de alimento durante el cortejo ('alimentación de cortejo') el cual supone una contribución significativa para sus huevos. La hembra de la mosca colgante norteamericana (*Hylobittacus apicalis*) sólo se apareará con un macho si éste la provee de un insecto grande para que ella coma durante la cópula. Cuanto más grande sea el insecto, más tiempo se le permitirá al macho que copule y más huevos fertilizará (Fig. 6). La hembra se favorece con un insecto grande por poseer así más nutrientes para incluir en sus huevos. Los regalos provistos por los insectos durante la cópula pueden colaborar con la protección, más que con la nutrición de los huevos. En la polilla *Utethesia ornatrix*, el macho le transfiere alcaloides protectores a la hembra durante la cópula. Lo que es más, los mismos alcaloides son utilizados por el macho como feromonas de atracción. La hembra es capaz de evaluar la cantidad de veneno que recibirá según la concentración en la feromona (Dussourd *et al.*, 1991). En aves, el macho generalmente colabora con la alimentación de los pichones y la alimentación de cortejo puede cumplir el rol adicional de indicar a la hembra qué tan bueno es el macho en proveer de alimentos a las crías. En la golondrina de mar común (*Sterna fuscata*) existe una correlación entre la capacidad del macho de traer alimentos durante la alimentación de cortejo y su capacidad de alimentar a los pichones más tarde en la temporada. Las parejas que se rompen usualmente lo hacen durante el período de alimentación de cortejo y es posible que las hembras estén evaluando a sus compañeros y rechazando a los de baja calidad (Nisbet, 1977).

### **(b) Beneficios genéticos.**

Si unos machos poseen 'mejores' genes que otros, ¿puede una hembra mejorar el éxito de su progenie eligiendo a los machos con buenos genes? Los genes buenos son los que incrementan la capacidad de sus descendientes de sobrevivir, competir y reproducirse. Uno de los pocos estudios que intentaron probar esto experimentalmente es el de Linda Partridge (1980). Tomó grupos de hembras de la mosca de la fruta (*Drosophila*) y a unas les permitió aparearse libremente con una población de machos, mientras que a otras las forzó a aparearse con un compañero elegido al azar. Las crías de las hembras 'con elección' y 'sin elección' fueron entonces puestas a prueba en su capacidad competitiva mediante la cría de las larvas en botellas con un número fijo de competidores estándar (éstos eran distinguibles por un marcador genético). Partridge halló que las crías del grupo 'con elección' fueron leve pero consistentemente mejores que las de las hembras 'sin elección' en los experimentos de competencia entre las larvas. Este experimento sugiere que las hembras son capaces de aumentar la supervivencia de sus descendientes eligiendo parejas con buenos genes, pero debe tenerse en mente que los resultados pueden ser también en parte

explicados por la selección intrasexual: en los experimentos ‘con elección’, los machos que se aparearon pueden haber sido competidores superiores en relación a otros machos.

## **ORNAMENTOS ELABORADOS: LA HIPÓTESIS DE FISHER Y LA HIPÓTESIS DEL HANDICAP.**

La teoría de la selección sexual es más conocida por intentar explicar la evolución de los adornos y despliegues excesivamente elaborados de los machos del pavo real (Petrie *et al.*, 1991), del faisán, aves del paraíso, etcétera (Plate 8.1, entre las páginas 212-213). Algunos despliegues elaborados pueden haber evolucionado para ser utilizados en las contiendas entre los machos, pero otros ciertamente han evolucionado como resultado de la selección por parte de las hembras por los beneficios genéticos. Existen dos teorías alternativas para explicar cómo la selección por los beneficios genéticos puede producir rasgos elaborados: la *hipótesis de Fisher* (a veces denominada la ‘corrida fisheriana’ o ‘runaway process’) debido a que postula una corrida de retroalimentación positiva entre la preferencia de la hembra y los despliegues del macho), y la *hipótesis del handicap*. En la siguiente sección describiremos en primer lugar dos ejemplos de estudios en los cuales se ha demostrado la preferencia de las hembras por rasgos elaborados en los machos, y luego consideraremos cómo ambas hipótesis podrían explicar estos resultados. Finalmente, consideraremos si existe alguna evidencia para una o las dos hipótesis.

### ***(a) Ejemplos de la preferencia de las hembras por despliegues elaborados de los machos.***

Existen varios estudios que han buscado correlaciones entre el éxito reproductivo de los machos o la preferencia de las hembras, y los despliegues sexuales de los machos. Sin embargo, los estudios basados puramente en observaciones y correlaciones no nos permiten demostrar una relación de causa-efecto. Uno de los estudios experimentales clásicos es el de Malte Andersson (1982), quien mostró que las hembras de la viuda de cola larga (*Euplectes progne*) de Kenya prefieren a los machos de colas largas. Esta especie altamente poligínica es un candidato ideal para la selección sexual; el macho es un pájaro del tamaño de un gorrión con una cola de hasta 50 cm de largo. La cola de la hembra es de unos 7 cm de largo, presumiblemente cercana al óptimo para el vuelo. Andersson estudió 36 machos divididos en cuatro grupos. En un grupo cortó las colas hasta los 14 cm, mientras que en otro grupo pegó las colas seccionadas al grupo I con un adhesivo. Esto aumentó el largo de la cola de los machos del grupo II en 25 cm como promedio. Los dos restantes grupos se utilizaron como controles: unos no se tocaron y a los otros se les cortó y volvió a pegar la cola sin alterar su longitud. Contando el número de nidos en cada territorio, Andersson demostró que antes de sus manipulaciones experimentales no había ninguna diferencia en el éxito reproductivo de los distintos grupos, mientras que luego los machos de colas más largas tuvieron un éxito significativamente mayor que los controles o que los machos de colas más cortas (Fig. 7).

Otro interesante estudio experimental de un elaborado despliegue sexualmente seleccionado es el de Clive Catchpole (1980; Catchpole *et al.*, 1984) sobre el canto del arañero europeo. El canto consiste en un largo continuo de variabilidad casi infinita de trinos, silbidos y gorjeos y es cantado por el macho luego de volver a los territorios de cría

desde los territorios de invierno: apenas se aparea, el macho deja de cantar. Las mediciones de Catchpole mostraron que los machos con cantos más elaborados son los primeros en conseguir pareja (Fig. 9). Además, cuando hembras de esta especie fueron llevadas al laboratorio y se trataron con estradiol para volverlas sexualmente activas, eran más receptivas a los repertorios mayores que a los menores. En contraste con las largas colas de la viuda, no es obvio cuál es la contraselección que limita la elaboración del canto; una posibilidad es que los cantos elaborados son más fácilmente detectados por los depredadores, como se halló en la rana leopardo (Ryan *et al.*, 1982).

### **(b) La hipótesis de Fisher.**

R.A. Fisher (1930) fue el primero en formular claramente la idea de que los despliegues elaborados de los machos pueden ser sexualmente seleccionados simplemente porque los hace atractivos para las hembras. Esto puede parecer circular, y de hecho lo es, pero eso constituye la elegancia del argumento de Fisher. Al principio, supuso, las hembras tienen preferencia por un rasgo particular de los machos (tomemos las colas largas como ejemplo) porque indicaría algo acerca de la calidad del macho. Quizás los machos con colas más largas fueran mejores en el vuelo y por tanto en conseguir alimentos o evitar a los depredadores. Un punto de partida alternativo es suponer que las colas más largas simplemente eran más fáciles de detectar (Arak, 1983) o que las hembras poseían un sesgo sensorial preexistente para responder a cierto estímulo (Ryan *et al.*, 1990; ver capítulo 14). Si existe alguna base genética de las diferencias en el largo de la cola de los machos la ventaja será transmitida a los descendientes machos de la hembra. Al mismo tiempo, un gen que cause que las hembras prefieran colas más largas que el promedio también se favorecerá dado que estas hembras tendrán hijos machos más capacitados para volar o más fácilmente detectados por parejas potenciales. Entonces, una vez que la preferencia de las hembras por colas más largas comienza a propagarse, los machos de colas largas obtendrán una doble ventaja: volarán mejor y tendrán más probabilidades de hallar pareja. En forma similar, la hembra al escoger obtiene una ventaja doble: tendrá hijos machos que vuelen mejor y que sean atractivos para las hembras. A medida que se desarrolla la retroalimentación positiva entre la preferencia de las hembras y las colas más largas, el beneficio de poseer hijos atractivos se convertirá gradualmente en la razón más importante de la elección de la hembra, y el rasgo favorecido puede eventualmente disminuir la capacidad de sobrevivir de los machos. Cuando la disminución en la supervivencia se compensa con la atracción sexual, la selección a favor del aumento en el largo de la cola llegará a un alto. En el cuadro 1 se describen en más detalle algunos aspectos de la hipótesis de Fisher.

### **(c) La hipótesis del handicap.**

Amotz Zahavi (1975, 1977) sugirió una visión alternativa de los elaborados despliegues sexuales de los machos. Señaló que la larga cola del pavo real es un handicap en la supervivencia diaria, una visión que pocos discutirían. Continuó entonces con la sugerencia de que las hembras prefieren las colas largas (u otros rasgos equivalentes) precisamente *debido a* que son handicaps y por tanto actúan como señales confiables de la

calidad genética del macho. La cola demuestra la capacidad del macho de sobrevivir a pesar del handicap, lo que significa que es mejor que lo normal en otros aspectos. Si algo de esta capacidad es heredable, entonces la tendencia a ser 'bueno' en la supervivencia será transmitida a sus descendientes. De este modo las hembras seleccionan buenos genes al elegir aparearse sólo con machos cuyos despliegues indican honestamente su calidad genética. Nótese que en esta hipótesis los 'buenos genes' son genes para los aspectos útiles de la supervivencia y la reproducción, más que genes puramente para atraer hembras, como se asume en la hipótesis de Fisher. Cuando se publicó por primera vez la idea de Zahavi no fue aceptada, pero artículos teóricos subsiguientes (Kodric Brown & Brown, 1984; Nur & Hasson, 1984; Grafen 1990a,b) condujeron a la visión de que la hipótesis del handicap es una explicación plausible de la evolución de los despliegues sexuales elaborados, y quizás de las señales animales en general (Zahavi, 1987; ver capítulo 14). La característica más importante de los modelos teóricos del principio del handicap que 'funciona' (i.e. muestra que las hembras pueden beneficiarse al elegir a los machos debido a sus handicaps) es que los machos sólo expresan su handicap, en otras palabras desarrollan el despliegue sexual completo, cuando se encuentran en buenas condiciones. Esto elude la dificultad que algunos críticos vieron en la idea original de Zahavi, de que los machos estaban forzados a acarrear el handicap fueran o no capaces de costearlo, porque era visto como un rasgo fijo. Existen distintas variantes de la flexible idea del handicap (algunos autores se refieren a los 'handicaps reveladores' que revelan el verdadero vigor del macho, otros a los 'handicaps condicionales' que se expresan en proporción a las condiciones del macho), pero la característica esencial de todos estos modelos es que el grado de expresión del despliegue sexual del macho le comunica a la hembra su calidad genética.

La versión mejor estudiada de la hipótesis del handicap es la propuesta por primera vez por Bill Hamilton y Marlene Zuk (1982), de que los despliegues sexuales son indicadores confiables de la resistencia genética a las enfermedades. Si los machos son capaces de mostrar sus caracteres sexuales secundarios en completo desarrollo sólo cuando están libres de enfermedades, las hembras, al escoger según los despliegues elaborados, pueden en efecto estar actuando como veterinarios diagnósticos. Esta versión particular de la hipótesis del handicap posee dos rasgos que la hacen especialmente atractiva. En primer lugar, las enfermedades son agentes de selección ampliamente extendidos, por lo cual la idea podría tener una aplicación general como una de las razones para la elección de machos con handicap. En segundo lugar, las enfermedades poseen la propiedad de que nuevas variantes están continuamente evolucionando, presentando continuamente por tanto nuevos obstáculos selectivos. La importancia de esto puede ser ilustrada con un ejemplo hipotético.

Supóngase que un granjero desea seleccionar un mayor tamaño corporal en una población de cerdos. Toma a los machos y hembras más pesados para comenzar la próxima progenie y repite este procedimiento por varias generaciones. ¿Qué ocurrirá? Asumiendo que existe cierta variabilidad genética en el peso corporal, la selección será al principio muy efectiva, pero pronto el stock se volverá menos variable con respecto a los genes del peso corporal, debido a que sólo se permitió a unos pocos genotipos (los más pesados) que intervinieran en la cría. Cuando la variabilidad genética es 'agotada' la selección dejará de ser efectiva para cambiar el peso corporal. De la misma forma, las hembras no pueden mejorar indefinidamente la calidad genética de sus descendientes al escoger a los machos

por sus buenos genes. Además, si el escoger tiene un precio, por ejemplo el tiempo ocupado en la búsqueda, las hembras deberían dejar de escoger cuando los beneficios genéticos dejaran de acumularse. El hecho de que nuevas formas evolucionan continuamente en las enfermedades puede sortear este problema: la selección por la resistencia a las enfermedades nunca se continúa en una dirección por tanto tiempo como para que se agote la variación genética.

**(d) Evidencia de las hipótesis de Fisher y del handicap.**

Tanto la hipótesis de Fisher como la del handicap intentan explicar porqué las hembras deberían preferir despliegues elaborados o extremos de los machos. Por lo tanto los experimentos y correlaciones tales como las de la viuda de cola larga y el araño europeo anteriormente descritas, aún siendo consistentes con ambas hipótesis, no discriminan entre ellas. Para demostrar que un rasgo ha evolucionado por procesos fisherianos, sería necesario mostrar que existe variación genética tanto para la preferencia de la hembra como para el rasgo del macho, y que los genes tienden a la covarianza (Cuadro 1). Debido a que la hipótesis de Fisher asume que el único beneficio del rasgo seleccionado es un incremento en el éxito reproductivo, también sería necesario mostrar que la expresión del rasgo del macho no se correlaciona con ningún aspecto ‘utilitario’ de la eficacia darwiniana, tal como la resistencia a las enfermedades o la capacidad de hacerse con recursos escasos, como propone la hipótesis del handicap. Dos maneras de examinar esta predicción serían (a) dentro de una población de machos, ver si una expresión más extrema del rasgo se correlaciona o no con la viabilidad, y (b) examinar a los descendientes de los machos con rasgos extremos. Según la hipótesis de Fisher éstos no deberían poseer acrecentada su viabilidad, sólo debería aumentar el éxito reproductivo de los machos. La dificultad con estas dos pruebas es que para apoyar la hipótesis de Fisher se necesita obtener un resultado negativo. Los resultados negativos pueden surgir por muchas razones, incluyendo no poseer una muestra suficientemente grande o no medir las variables apropiadas.

Entre los pocos estudios para demostrar una correlación genética entre el despliegue del macho y la preferencia de la hembra se encuentra el trabajo con los guppys, *Poecilia reticulata*, de Anne Houde (Houde, 1988; Houde & Endler, 1990). Los guppys se encuentran en muchos sistemas de arroyos diferentes de Trinidad, y los machos de distintas poblaciones difieren en gran medida en el grado en que desarrollan motas de color anaranjado brillante y azules, las cuales son un estímulo para las hembras durante el cortejo. Estas diferencias entre los arroyos están correlacionadas con la presencia o ausencia de depredadores, que incluyen otras especies de peces y crustáceos. En los arroyos sin depredadores los machos poseen grandes motas, en los arroyos con abundantes depredadores las motas son más pequeñas (Capítulo 4). Las hembras de los arroyos con machos más moteados tienen una preferencia más fuerte por los machos de grandes motas anaranjadas (Houde, 1988) que las hembras de los arroyos con machos menos moteados. Además, las diferencias entre las poblaciones tanto en el patrón de colores de los machos como en las preferencias de las hembras son genéticas: persisten en el laboratorio por muchas generaciones cuando los descendientes son criados en condiciones estándar. Por tanto, en los guppys hay una correlación genética entre el despliegue de los machos y la

preferencia de las hembras, la cual es esencial para que opere el proceso fisheriano. El hecho de que las diferencias persisten bajo las condiciones estándar de laboratorio sugiere que la expresión del tamaño de las motas no depende de, por ejemplo, la capacidad de conseguir alimento o de la resistencia a las enfermedades, pero como se ha señalado recientemente, sería difícil probar que el rasgo está totalmente desligado de la viabilidad. Por lo tanto, los resultados de los guppies, aún siendo consistentes con la hipótesis de Fisher, no pueden refutar la hipótesis del handicap. En contraste con las diferencias genéticas en el tamaño de las motas entre los arroyos, la brillantez del pigmento anaranjado de las motas puede estar bajo la influencia del ambiente (Kodric Brown, 1989; Houde & Torio, 1992).

Las pruebas de la hipótesis del handicap se han centrado principalmente en la versión propuesta por Hamilton y Zuk, de que los despliegues de los machos revelan su grado de resistencia a los parásitos (Milinski & Bakker, 1990; Clayton, 1991). Sin embargo, la mayoría de estos estudios son pruebas incompletas: no prueban la preferencia por el rasgo, ni la correlación entre la expresión del rasgo y la resistencia a las enfermedades, ni la heredabilidad de la resistencia. El estudio más detallado hasta la fecha que cumple con todos estos criterios es el de Müller sobre las golondrinas (Cuadro 2).

En resumen, existe ahora evidencia convincente de que las hembras de una variedad de especies tienen preferencia por los despliegues extremos de los machos. En algunas especies, como el guppy, sabemos que la variación en el rasgo y la preferencia son heredables. En otras, como la golondrina, sabemos que la variación en el rasgo está también correlacionada con otro aspecto de la eficacia darwiniana, como en la hipótesis del handicap. Aún no tenemos, sin embargo, suficiente evidencia como para decir cuál de las dos hipótesis discutidas en esta sección es en general más aplicable. De hecho, no son necesariamente incompatibles una con respecto a la otra (Iwasa *et al.*, 1991). Dada una correlación genética entre la preferencia y el rasgo, el proceso fisheriano posee el potencial para operar aún cuando el rasgo sea también un handicap.

## **LA INVERSIÓN DEL MACHO.**

Hasta el momento hemos asumido que las hembras son inversoras (i.e. tienen una baja tasa reproductiva potencial) y los machos son competidores. Si bien este cuadro describe a la mayoría de las especies animales, existen excepciones. En muchas aves, algunos anfibios, y artrópodos, tanto el macho como la hembra invierten lo mismo en los huevos o crías alimentándolos, protegiéndolos o criándolos.

A veces los roles sexuales usuales se invierten completamente y son los machos los que hacen la inversión y las hembras las que compiten (Capítulo 9). Las ideas acerca del conflicto y la selección sexual pueden aún ser aplicadas en forma modificada a las especies con igual o mayor inversión del macho. Cuando ambos sexos cuidan de igual forma a la cría, por ejemplo, el cortejo puede involucrar la evaluación y la elección por parte del macho además de la hembra. Los machos de las especies con fecundación interna nunca pueden estar completamente seguros de que las crías de su pareja sean suyas, y el rol del cortejo puede ser el de un seguro contra la infidelidad. Una predicción de esta idea es que el cortejo les permite evaluar a los machos si las hembras se han apareado previamente con otros o no. Esto fue puesto a prueba por Erickson y Zenone (1976). Hallaron que los

machos de las palomas *Streptopelia risoria* atacan a la hembra en vez de cortejarla si ella lleva a cabo la 'postura del saludo' (una etapa avanzada del cortejo) demasiado pronto. Como las hembras que respondieron de esta forma habían sido previamente tratadas dejando que cortejaran con otro macho, la reacción de los machos de prueba al rechazar a las hembras ansiosas es adaptativa si el cortejo juega un rol en la evaluación de la certeza de la paternidad, antes de invertir en las crías. ¡Esto no hubiera sido predicho por la vieja visión de que el cortejo del macho servía para excitar sexualmente a la hembra!

En las especies con una alta inversión del macho, las hembras tienden a ser el sexo competitivo y los machos a ser selectivos. En la polluela de agua (*Gallinula chloropus*) el macho incuba las tres cuartas partes del tiempo y las hembras juegan un activo rol compitiendo por la oportunidad de aparearse con los buenos incubadores. Estos maridos ideales son pequeños y gordos: bien equipados para sobrevivir de sus reservas durante los largos ayunos de la incubación (Petrie, 1983). En otras especies, los machos inversores pueden muy bien rechazar a las hembras de baja calidad (Fig. 9).

## CONFLICTO SEXUAL

Volvamos al punto de partida de este capítulo, el conflicto sexual. Recuérdense la visión del origen de la anisogamia como el ejemplo primigenio del conflicto sexual. El conflicto se relacionaba con las decisiones de apareamiento. A los macrogametos podría haberles ido mejor si hubieran sido capaces de discriminar en contra de los microgametos, pero en la carrera evolutiva vencieron los microgametos. En forma similar, pero más directamente observable, los conflictos de intereses entre los sexos son aún hoy aparentes, no sólo con respecto a las decisiones de apareamiento sino también en los contextos de la inversión parental, apareamientos múltiples e infanticidio.

### (a) *Decisiones de apareamiento.*

Como hemos hecho énfasis anteriormente en este capítulo, las hembras tienen más que perder y por lo tanto tienden a ser más selectivas que los machos. Por consiguiente para un encuentro dado usualmente se dará el caso de que los machos se favorezcan si copulan y las hembras si no lo hacen (Parker, 1979). Una manifestación extrema de este conflicto es la cópula forzada ejemplificada por los insectos mercópteros del género *Panorpa spp.* Los machos de estos insectos adquieren una pareja sexual usualmente presentándole un regalo nupcial en forma de una secreción salival especial o un insecto muerto (muy similar a *Hylobittacus* descrito anteriormente). La hembra se alimenta del regalo durante la cópula y transforma el alimento en huevos. Sin embargo, a veces un macho fuerza la cópula: la sujeta con un órgano abdominal especial (el órgano notal) sin ofrecerle un regalo (Thornbill, 1980). La cópula forzada parece ser un caso de conflicto sexual. La hembra pierde porque no obtiene ningún alimento para sus huevos y debe procurárselo por sí misma, mientras que el macho se beneficia porque se evita el riesgoso problema de encontrar un regalo nupcial. Estos insectos mercópteros se alimentan de insectos de las telas de arañas y bastante frecuentemente ellos mismos quedan atrapados en la tela, por lo cual el forrajeo es ciertamente riesgoso (el 65 por ciento de los adultos muere de esta manera). ¿Por qué no todos los machos fuerzan las cópulas? No se conoce el balance exacto entre los



costos y los beneficios, pero parece ser que el resultado es una tasa muy baja de éxitos en fertilizar a las hembras, y entonces quizás los machos adoptan esta estrategia sólo cuando no pueden encontrar una presa o producir saliva suficiente como para atraer a una hembra.

**(b) *Inversión parental.***

Este es un tema al cual retornaremos en el próximo capítulo. Aquí es suficiente con notar que en las especies con inversión más allá de la etapa gamética, se espera que cada sexo explote al otro reduciendo su propia parte en la inversión. El resultado de este conflicto sexual puede depender de consideraciones prácticas tales como cuál sexo es el primero en estar en posición de desertar del otro. Cuando la fecundación es interna, por ejemplo, un macho tiene la posibilidad de desertar de la hembra inmediatamente luego de la fertilización y dejar que ella cuide de los huevos o crías.

**(c) *Infanticidio.***

Como vimos en el capítulo 1, los leones machos pueden matar a los cachorros de una manada al poco tiempo de establecerse como líderes del grupo. Este comportamiento (que también se observa en algunos primates) aumenta probablemente el éxito reproductivo del macho, como se explicó en el capítulo 1, y claramente disminuye el éxito de las hembras. Este parece ser un caso de conflicto sexual en el cual han vencido los machos, pero es quizás sorprendente que las hembras no hayan desarrollado contraadaptaciones. Podrían, por ejemplo, comerse a sus propios cachorros una vez muertos para así recuperar lo más posible de sus pérdidas (Capítulo 12).

**(d) *Apareamientos múltiples.***

Como mostraron las experiencias de Bateman con *Drosophila* (p. 177) las hembras a menudo pueden ganar poco apareándose con más de un macho (pero ver p. 229). Sin embargo, debido a la competencia espermática los machos pueden ganar apareándose con hembras ya fecundadas. Los apareamientos múltiples probablemente sean costosos para la hembra a la vez que son ventajosos para el macho. Esto se ve dramáticamente ilustrado por las moscas del estiércol descritas en el capítulo 7. Cuando dos machos luchan por la posesión de una hembra, ¡la hembra a veces es ahogada en el estiércol de vaca por los machos que combaten sobre ella!

Los conflictos de intereses entre los sexos conducirán a una carrera evolutiva del tipo imaginado por Parker *et al.* para espermatozoides y óvulos. No hay una respuesta sencilla a la pregunta '¿Cuál sexo es más probable que gane la competencia?' Como se discutió anteriormente, factores tales como la fuerza de la selección y la cantidad de variación genética determinarán cuán rápido ambos sexos puedan desarrollar adaptaciones y contraadaptaciones, pero no es posible hacer ninguna afirmación más específica acerca del resultado de la carrera del conflicto sexual.

## El significado del cortejo.

Como mencionamos anteriormente en este capítulo, algunos aspectos del comportamiento de cortejo pueden ser interpretados en términos del conflicto sexual y la selección sexual. Sin embargo esto no es cierto para todas las señales de cortejo: muchas están diseñadas para la identificación de la especie, y aquí los intereses de ambos sexos son similares porque ambos se benefician al aparearse con un miembro de su misma especie. Algunos de los ejemplos más claros de este rol del cortejo provienen de los estudios de los cantos de las ranas. Cuando varias especies de ranas viven en un mismo estanque, cada una posee un llamado de cortejo distintivo y característico producido por el macho, y las hembras son atraídas solamente por los llamados de su propia especie. En algunas ranas (por ejemplo en la rana grillo *Acris crepitans*) se ha demostrado que la selectividad en la respuesta de la hembra resulta del hecho de que su sistema auditivo se encuentra sintonizado a las frecuencias particulares del canto del macho (Capranica *et al.*, 1973).

Los despliegues de cortejo pueden jugar también un rol en la competencia entre los machos de una misma especie por las oportunidades de apareamiento. A menudo los mismos despliegues sirven simultáneamente para repeler a otros machos y atraer a las hembras. Un ejemplo para el cual esto ha sido demostrado experimentalmente es el llamado de apareamiento de la rana arborícola del Pacífico (*Hyla regilla*) (Whitney & Krebs, 1975 a, b). Los machos son repelidos y las hembras son atraídas por altavoces con la grabación del llamado de apareamiento y las hembras seleccionan de un grupo de altavoces el que canta por más tiempo. Las hembras pueden elegir entre los despliegues puramente en base a la atracción sexual, como explica la teoría de Fisher de la selección sexual, pero también está la posibilidad de que las diferencias en el cortejo entre distintos machos indiquen la calidad del hábitat, por ejemplo los machos con territorios que contienen alimento en abundancia podrían permitirse gastar más tiempo en los despliegues.

Un tercer rol del cortejo al cual ya nos hemos referido es el de la evaluación. En una especie con cuidado parental por parte del macho las hembras pueden evaluar la capacidad del macho de cuidar a las crías y los machos pueden evaluar si una hembra ha sido previamente fecundada o no. Los primeros trabajos de los etólogos en aves y peces mostraban que al comienzo del cortejo con frecuencia los machos son agresivos y las hembras son esquivas o renuentes. El cortejo era visto, por tanto, como para sincronizar la excitación sexual de los miembros de la pareja. Una posible explicación de *porqué* sería necesario superar la agresión y la renuencia es que las fases tempranas del cortejo involucran la evaluación por parte de ambos miembros de la pareja antes de invertir en las crías.

A lo largo de este capítulo hemos puesto énfasis en el rol de las hembras como inversoras en el cigoto y las crías, pero también hemos mencionado que en ocasiones los machos invierten tanto o más que las hembras. ¿Porqué sucede esto en algunas especies pero no en otras? Para responder a esta pregunta nos dedicaremos en el capítulo siguiente a la influencia de las presiones ecológicas.

## Resumen

El conflicto yace en el corazón de la reproducción sexual. La diferencia fundamental entre macho y hembra es el tamaño de los gametos. Los machos producen gametos diminutos y pueden verse como exitosos parásitos de los grandes gametos femeninos. Debido a que el esperma es poco costoso, los machos pueden aumentar su éxito reproductivo apareándose con muchas hembras. Las hembras sólo pueden aumentar su éxito produciendo huevos o crías a una tasa más rápida. Las hembras son un recurso escaso por el cual compiten los machos y mucho del cortejo de los machos puede ser entendido en términos de la competencia por los apareamientos. Las hembras pueden ser reacias a aparearse a menos que puedan escoger parejas con recursos o beneficios genéticos. A veces la regla general de que la mayor inversión es por parte de las hembras es revertida y los machos son los inversores principales: aquí las hembras son competitivas y los machos son selectivos.

Las dos hipótesis principales de cómo pueden obtenerse los beneficios genéticos mediante la selección sexual son (a) la hipótesis de Fisher de que los beneficios son puramente estéticos (generalmente hijos machos atractivos) y (b) la hipótesis del handicap de que los beneficios tienen que ver con la viabilidad general, por ejemplo con la resistencia a las enfermedades.

-----

**Cuadro 1** *Selección sexual para la longitud de la nariz: la importancia de la covarianza genética en la hipótesis de Fisher. Por Lande (1981).*

**1** Imagínese que al principio había un rango de longitudes de la nariz y de preferencias de las hembras en la población. Las hembras con preferencia por narices ligeramente más largas se aparearán con machos de narices más largas y viceversa. El hecho crucial que debe ser notado es que los descendientes de estos apareamientos tendrán los genes del largo de la nariz así como los de la preferencia: o los genes de nariz larga más los de la preferencia por ésta, o los de la nariz corta más los de la preferencia por ésta otra. La preferencia se expresa sólo en las hembras y la nariz en los machos, pero todos portan ambos tipos de genes. En poco tiempo surgirá una asociación o *covarianza* entre los genes de la nariz y los de la preferencia. Viendo cuál es la preferencia de una hembra puede predecirse qué tipo de genes de la nariz ella porta para transmitirle a sus hijos machos (Fig. a).

**2** ¿Cómo procederá la evolución dada esta covarianza? Si un número igual de hembras tiene preferencia por narices por encima que por debajo del tamaño promedio de la nariz ( $x$ ), no se producirá ningún cambio. Pero si por casualidad existiera una ligera predominancia de hembras con preferencia por uno de los lados del promedio (podría ser corta o larga, pero tomemos la larga), se dará comienzo a una retroalimentación positiva. Esto es mostrado por las flechas en la Fig. a. Las hembras eligen a los machos con narices más largas (éstos tienen una mayor probabilidad de aparearse) y así, *debido a la covarianza*, se selecciona la preferencia por éstas. A su vez esto provoca un nuevo empuje hacia las narices largas y por tanto un aumento en su preferencia.

**3** El resultado final de la selección sexual en los modelos cuantitativos de esta hipótesis depende de las asunciones exactas hechas por el modelo, por ejemplo si existe o no un costo en la elección de la hembra (Pomiankowski *et al.*, 1991). Sin embargo, el punto general importante es que la covarianza entre el rasgo de los machos y la preferencia de las hembras subyace a la hipótesis de Fisher.

**Fig. a** Los genes para narices largas y los de la preferencia por éstas van juntos en el descendiente. La pendiente de la recta representa el grado de asociación o covarianza.

**Cuadro 2** *Un caso de estudio: la cola de la golondrina.*

Poner a prueba la hipótesis de Hamilton y Zuk no es de ninguna forma sencillo. Por ejemplo, no es suficiente con mostrar meramente que las hembras prefieren a los machos con menores cargas de parásitos. Podrían hacer esto no porque estuvieran buscando buenos genes para sus descendientes, sino simplemente porque quieran evitar su infección durante el acto del apareamiento, o porque desean una pareja capaz de proporcionar un cuidado parental eficiente (los machos altamente parasitados pueden estar debilitados). Las cuatro asunciones claves que requieren ser probadas son: (a) los parásitos reducen la eficacia darwiniana del hospedador; (b) la resistencia a los parásitos es genética; (c) la resistencia a los parásitos está indicada por la elaboración de los ornamentos sexuales; (d) las hembras prefieren a los machos con las señales más elaboradas. Todos estos cuatro factores han sido demostrados en un detallado estudio de campo sobre la golondrina de los graneros, *Hirundo rustica*, en Dinamarca por Anders Pape Müller (1988, 1989, 1990).

La golondrina de los graneros es un ave insectívora monógama que se alimenta durante el vuelo y a menudo anida en colonias en los edificios de las granjas. Existe poca diferencia entre los sexos, excepto que los machos poseen las plumas más externas de la cola más largas las cuales despliegan, en el aire o posados, en los intentos por atraer a la hembra (Fig. a). A pesar de que se espera que la selección sexual sea menos intensa en las especies monógamas que en las especies poligínicas tales como las viudas de cola larga (ver más arriba), aún habrá competencia por el apareamiento entre los machos debido a que hay una ventaja en aparearse temprano. Esto conduce a un mayor éxito reproductivo no sólo porque usualmente hay más alimentos disponibles al comienzo de la estación, sino también porque al criar a los pichones desde más temprano aumenta la probabilidad de criar varias camadas en el año. Los machos compiten, por lo tanto, por aparearse lo más temprano posible.

En primer lugar, Müller mostró que las hembras preferían a los machos de colas más largas. Machos con colas alargadas experimentalmente se apareaban más rápidamente y eran preferidos también por las hembras que buscaban cópulas fuera de la pareja (Fig. b). Como resultado de aparearse más temprano, era más probable que los machos con colas alargadas tuvieran dos camadas en la estación y por tanto disfrutaran de un mayor éxito reproductivo. ¿Porqué entonces los machos no desarrollan naturalmente tales colas extralargas? La respuesta es que existe un costo. Los machos con las colas alargadas experimentalmente sufrieron un handicap en su forrajeo; atraparon presas más pequeñas, menos provechosas, y desarrollaron plumas de menor calidad y colas más cortas en la siguiente muda, probablemente como resultado de la deficiencia alimentaria. Como resultado, al año siguiente tardaron más en atraer a una pareja y sufrieron un reducido éxito reproductivo.

¿Porqué las hembras prefieren a los machos de colas más largas? ¿Podría el ornamento ser una señal de la calidad genética del macho en términos de su capacidad para resistir a los parásitos? El parásito más obvio en las golondrinas es un ácaro hematófago, *Ornithonyssus bursa*, que infecta tanto a los adultos como a los pichones. El ciclo vital del ácaro, desde el huevo al adulto, es de sólo 5 a 7 días por lo que un ciclo reproductivo de la golondrina provee del tiempo necesario para 8 a 10 generaciones de ácaros. Esto significa que el número de ácaros en un nido puede incrementarse rápidamente, ¡y el máximo

registrado fue de 14.000! Müller mostró que los pichones criados en nidos con mucha cantidad de ácaros eran más livianos y pequeños y sufrían de una mortalidad más alta. Los experimentos en los cuales los ácaros fueron agregados o eliminados (por medio de un spray con solución de piretrina) confirmaron que los ácaros eran la causa de la reducción del crecimiento. La causa precisa del daño no es aún conocida; los pájaros pueden haber sufrido simplemente por la pérdida de sangre o los ácaros podrían ser vectores de parásitos sanguíneos como hematozoos o virus.

Hubo gran variación en la población en el grado de infección por los parásitos. Para probar si la resistencia a los parásitos era heredable, Müller intercambió la mitad de los pichones entre pares de nidos inmediatamente después de que salieran del cascarón. Halló que la carga de parásitos de un pichón estaba correlacionada con la de sus padres, incluso cuando el pichón era criado en otro nido (Fig. c), pero no con la de sus padres adoptivos. Por consiguiente, el origen genético de un pichón, y no el lugar de su cría, serviría para predecir su nivel de parásitos. Esto sugiere que la resistencia al parasitismo es parcialmente de origen genético.

Y ahora, finalmente, vayamos a su relación con la cola de las golondrinas. En las experiencias de intercambio de pichones Müller halló que los progenitores con los ornamentos de la cola más largos tenían descendientes con menores cantidades de ácaros, incluso cuando éstos eran criados en otro nido. Esta relación era más fuerte entre el largo de la cola del padre y la cantidad de ácaros de los descendientes (Fig. d). Esto sugiere que el largo de la cola de un macho señala su grado de resistencia al parasitismo. En conclusión, la preferencia de la hembra por el ornamento del macho tiene sentido bajo la hipótesis de Hamilton y Zuk de que éstas escogen a los machos capaces de transmitirles 'buenos genes' a sus descendientes.

**Fig. a** Macho de la golondrina de los graneros, en vuelo, mostrando las elongadas plumas externas de la cola.

**Fig. b** Los machos de la golondrina de los graneros con colas alargadas experimentalmente se aparean antes que los controles (I, plumas cortadas y vueltas a pegar; II, sin manipular), y los machos con colas cortadas son los últimos en aparearse. De Müller (1988).

**Fig. c** Los experimentos de intercambio de pichones mostraron que las cargas de parásitos de los pichones estaban correlacionadas con la del progenitor macho.

**Fig. d** Los machos con colas más largas producían los pichones con las menores cantidades de parásitos. De Müller (1990).

## FIGURAS

**Fig. 1** A.J. Bateman (1948) colocó un número igual de machos y hembras de la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*) en botellas y registró el número de apareamientos y descendientes producidos por cada individuo, utilizando marcadores genéticos para asignar el parentesco. Para los machos el éxito reproductivo aumenta con el número de apareamientos, para las hembras no es así, más allá del primer apareamiento. Según Trivers (1985).

**Fig. 2** Los recursos totales de tiempo y energía utilizados por un animal en la reproducción se denomina esfuerzo reproductivo. Este se representa por un círculo. El esfuerzo reproductivo puede ser dividido entre el esfuerzo parental (aprovisionamiento y cuidado de las crías) y el esfuerzo de apareamiento (conseguir pareja). Estos son representados por las áreas punteadas y coloreadas de los círculos, respectivamente. En general, los machos invierten más en el esfuerzo de apareamiento que las hembras, pero esto varía entre las especies. La intensidad de la selección sexual, por tanto, también varía. Las diferencias en el esfuerzo parental relativo de los sexos están frecuentemente asociadas al sistema de apareamiento. En las especies monógamas el esfuerzo de machos y hembras es más similar que en las especies polígamas y promiscuas. Según Alexander y Borgia (1979). ('M.E': mating effort; 'P.E': parental effort).

**Fig. 3** Defensa de la pareja como forma de competencia sexual. (a) Defensa precopulatoria de la pareja en el anfípodo de agua dulce *Gammarus*. En esta especie la hembra madura está lista para ser fecundada inmediatamente después de la muda. De Birkhead y Clarkson (1980). (b) Machos de la urraca europea (*Pica pica*) defienden asiduamente a su pareja contra machos intrusos inmediatamente antes y durante el período de la puesta de los huevos. De Birkhead (1979). (c) Luego de la cópula el macho de la libélula custodia a la hembra durante la puesta de los huevos, sujetándola del tórax con la punta de su abdomen en una posición 'en tándem'. De Corbet (1962).

**Fig. 4** Dos mecanismos de desplazamiento del esperma en Odonata. *Crocethemis erythraea*: (a) Pene desinflado. (b) Pene inflado. La estructura en forma de cuerno reubica en la espermateca el esperma de machos previos. *Orthetrum cancellatum*: (c) El flagelo en forma de látigo se revierte durante la cópula. (d) Posee cerdas que quitan el esperma de los angostos conductos de la espermateca (Siva-Jothy, com. pers.).

**Fig. 5** Selección sexual en los machos de rana toro. Los machos compiten luchando y cantando (izquierda y centro) por buenos territorios, en los que las hembras prefieren depositar sus huevos (derecha). Los buenos territorios suponen una alta supervivencia de los huevos porque son cálidos y la vegetación no es demasiado densa. De Howard (1978 a, b).

**Fig. 6** Elección de la hembra por buenos recursos. Las hembras de la mosca colgante (*Hylobittacus apicalis*) se aparean por más tiempo si el macho trae una presa más grande para comer durante la cópula. El macho se beneficia con las cópulas más largas porque fertiliza más huevos. De Thornbill (1976).

**Fig. 7** Selección sexual según el largo de la cola en las viudas de cola larga. La gráfica superior muestra que no había diferencias entre los cuatro grupos antes de que las colas fueran alteradas. La gráfica inferior muestra que luego de que las colas fueron cortadas y alargadas el éxito reproductivo disminuyó y aumentó respectivamente. Los dos tipos de controles fueron (I) sin manipular, y (II) cortadas y vueltas a pegar sin alteración de la

longitud. El éxito reproductivo se mide según el número de nidos activos en el territorio de cada macho. De Andersson (1982).

**Fig. 8** (a) Los machos de los arañeros europeos con los mayores repertorios de cantos son los primeros en conseguir hembras en la primavera. El tamaño del repertorio de cantos se estima a partir de las muestras grabadas de cada macho. Los resultados fueron colectados de manera tal como para controlar la posibilidad de que machos más viejos, o machos en mejores territorios, se apareen primero y además posean repertorios mayores. De Catchpole (1980). (b) Registro de la media  $\pm$  e.e. de las respuestas de cinco hembras a repertorios de distintos tamaños. El registro de las respuestas mide el comportamiento sexual. De Catchpole *et al.* (1984).

**Fig. 9** Hembra del grillo *Conocephalus nigropleurum*. En algunas especies de grillos el macho produce un enorme espermatóforo rico en proteínas (puede pesar hasta el 27 por ciento del peso corporal del macho) el cual es comido por la hembra y utilizado para producir huevos. Con esta gran inversión el macho puede permitirse ser selectivo. Las hembras prefieren a los machos más grandes porque producen espermatóforos más grandes, mientras que los machos rechazan a las hembras pequeñas debido a que no son capaces de poner tantos huevos como las hembras grandes. (a) hembra ya apareada con el espermatóforo. (b) Hembra comiendo el espermatóforo. (c) Vista aumentada del espermatóforo. De Gwynne (1982).