

LA TEORÍA DE LA SELECCIÓN SEXUAL: UN COMPLEMENTO NECESARIO

Bettina Tassino y Carlos A. Altuna¹

“El ardor del macho le lleva generalmente a aceptar de buen grado una hembra sea cual sea, y por lo tanto, es habitualmente ella la que hace la elección.”

Charles Darwin²

“El sexo es una fuerza antisocial en la evolución”

Edward O. Wilson³

CIERTOS CARACTERES DE LOS ANIMALES, PARTICULARMENTE DE LOS MACHOS, resultaron especialmente llamativos para Charles Darwin. Los brillantes plumajes, elaborados despliegues de cortejo y cantos de los pájaros, los combates entre machos en época de apareamiento, no son suficientemente explicables por selección natural. Por el contrario, éstos caracteres y comportamientos hacen muy conspicuos a los animales que los ostentan y, consecuentemente, aumentan sus riesgos de ser depredados. Tampoco les confieren ventajas biomecánicas, claros ejemplos son las enormes astas del alce irlandés y la cola del pavo real macho. Lo que sí resulta fácil de demostrar es que un alce sin astas o un pavo real sin cola tendrán dificultades para acceder a una pareja. Este evidente conflicto fue uno de los problemas que complicaron a Darwin y a todos los evolucionistas, y sigue aún hoy siendo objeto de controversia. La utilidad de estas estructuras morfológicas o comportamentales, al menos la directamente observable, reside tanto en la competencia entre machos por la posesión de las hembras, como en la atracción de las potenciales parejas. De hecho, Darwin razonó de la siguiente manera:

“No veo ninguna improbabilidad en que las variaciones que llevan consigo la belleza hayan a menudo afectado únicamente al macho. De esta manera se justificarían numerosos casos en los cuales la belleza del macho es mayor que la de la hembra, sin necesidad de recurrir al principio de protección.”⁴

-
1. Integrantes de la Sección Etología. Departamento de Biología Animal. Facultad de Ciencias. Iguá 4225. Montevideo 11400. Uruguay. E-mails: tassino@fcien.edu.uy, caltuna@fcien.edu.uy
 2. Darwin Ch (1871): *The descent of Man in relation to sex*, Murray, Londres (En castellano: *El origen del hombre*, Albatros, Buenos Aires 1973).
 3. Wilson EO (1975): *Sociobiology: the new synthesis*, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts (En castellano: *Sociobiología: la nueva síntesis*, Omega, Barcelona 1980).
 4. Carta a Alfred R. Wallace, 15 de abril de 1868.

Para comenzar a discutir estos problemas conviene aclarar a qué nos referimos cuando hablamos de reproducción y de sexualidad.

La reproducción en los seres vivos pluricelulares puede clasificarse en dos grandes formas básicas: asexual y sexual. La primera implica la generación de un nuevo individuo a partir de otro por diversos mecanismos, en los que no participan células especializadas, como en el caso de la gemación.

Sin embargo, en la mayoría de vegetales y animales, se observan diferentes formas de reproducción sexual, unificadas todas ellas por la necesaria presencia de dos sexos, generadores de diferentes tipos de gametos que deben unirse en la fecundación.⁵ Estos dos gametos pueden ser iguales (isogamia) o diferentes entre sí (anisogamia). En este último caso, el gameto femenino, óvulo, es grande, inmóvil y presenta una importante reserva de nutrientes; el gameto masculino o espermatozoide, es muy pequeño, y posee básicamente material genético y organelos citoplasmáticos para la locomoción y el metabolismo energético (flagelos y mitocondrias, respectivamente) imprescindibles para llegar hasta el óvulo y fecundarlo. Esta condición anisógama, pudo haber evolucionado a partir de la isogamia en donde ambos gametos son iguales. Parker y colaboradores⁶ plantearon la posibilidad de que haya ocurrido un proceso de “parasitismo” de los gametos más pequeños y móviles, sobre los otros que almacenan una importante cantidad de nutrientes, generado por un proceso de selección disruptiva, en el cual los tamaños extremos se verían favorecidos (Fig. 1).

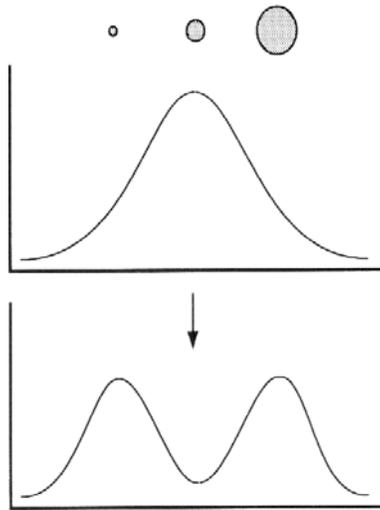


Figura 1.- Hipotética evolución divergente que partiendo de un tamaño intermedio de gametos (isogamia), favoreció las estrategias opuestas consistentes en tamaño grande con gran reserva de nutrientes y tamaño pequeño y móvil (anisogamia).⁷

La anisogamia implica, por lo tanto, una importante diferencia en cuanto al costo energético en la formación de cada uno de los gametos, y esta diferencia inicial, condiciona en gran medida las estrategias de comportamiento que van a

5. La partenogénesis es un caso particular, donde a partir de un gameto femenino sin fecundar, se desarrolla un nuevo individuo.
6. Parker GA, Baker PP & Smith VG (1972): *The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon*, J. theor. Biol. 36: 529-553.
7. Modificado de Carranza J (1994): *Sistemas de apareamiento y selección sexual*, pp. 363-406 de Carranza J (ed.): *Etología. Introducción a la ciencia del comportamiento*, Universidad de Extremadura, Cáceres.

desarrollar los individuos formadores de espermatozoides (machos) y los de óvulos (hembras) antes y después del apareamiento.

En los casos de reproducción asexual se asegura que el 100% de los genes parentales pasen a la siguiente generación. Por el contrario, en las formas de reproducción sexual, cada progenitor traspasa a su descendencia solamente el 50% de su dotación cromosómica, ya que los gametos son haploides. Este sistema es el más común entre los seres vivos y se denomina diplodiploide. Existen excepciones a esto en algunas formas de reproducción sexual; por ejemplo, los himenópteros como abejas, hormigas o avispas, presentan un sistema genético particular: los machos son haploides y tienen la mitad de cromosomas que las hembras, sistema que se conoce como haplodiploide; como resultado de este sistema de diferentes complementos cromosómicos, las hijas reciben todos los genes de su padre, y la mitad de los genes de su madre, generando un promedio estadístico de 75 % de parentesco entre la descendencia.⁸ En muchas otras especies existe una alternancia entre generaciones con reproducción asexual y sexual.

Si se considera como concepto fundamental en evolución, la eficacia o adecuación darwiniana (“*fitness*”) como el número de descendientes, y por lo tanto la proporción de sus genes, que deja un individuo en la próxima generación, la reproducción sexual implica una importante desventaja respecto de la asexual, al recortar la inversión genética de cada individuo a la mitad por cada gameto. De hecho, un individuo que se reproduce asexualmente multiplica su propio genoma por el número de descendientes que aporte a la próxima generación.

La reproducción sexual es además, una actividad biológicamente consumidora en términos energéticos: los órganos reproductores tienden a ser estructuras complejas, es necesario el encuentro con un individuo del otro sexo, las actividades y despliegues implicados en el cortejo son muy costosos.

A pesar de que las desventajas son importantes, este mecanismo reproductivo está ampliamente generalizado: ¿cuáles serán entonces las posibles ventajas?. Este aspecto en cuanto a cómo se origina y se mantiene la reproducción sexual -en definitiva, cuál es la función del sexo- se considera uno de los problemas no resueltos en biología.⁹

El mecanismo de la meiosis, así como la necesaria unión de los dos gametos para la formación de un nuevo ser vivo, agregan una importante ventaja aumentando la gama de variación potencial de la población, por surgimiento de nuevas variantes potenciadas por la recombinación genética, en definitiva una mayor plasticidad evolutiva. En la visión tradicional, esta cuestión se pensaba que estaba resuelta: la variación genética es ventajosa porque facilita la adaptación, ya que sobre esta variación, actuará la selección natural. Así perdurarán en las poblaciones las variantes más ventajosas. De hecho, las especies sexuadas han tenido más éxito en términos de longevidad en el tiempo evolutivo, debido a sus ventajas al adecuarse más exitosamente a las condiciones cambiantes del medio.¹⁰ En este razonamiento está implícito que será la población, el grupo o la especie, quien se beneficiará con ese aumento de variación. Este mecanismo de “selección de grupo” fue propuesto en 1962 por Vero Wynne-Edwards, para explicar

8. Las sociedades verdaderas de himenópteros están compuestas principalmente de hembras, que integran la casta de las obreras y una reina reproductora. Los machos, zánganos, no integran la sociedad, excepto en el momento del apareamiento con la reina.

9. Maynard Smith J (1986): *The problems of Biology*, Oxford University Press, Londres (En castellano: *Los problemas de la biología*, Cátedra, Madrid 1987).

10. Véase Gould SJ (1985): *Flamingo's smile. Reflections in natural history*, WW Norton New York (En castellano: *La sonrisa del flamenco*, Blume, Madrid 1987), y referencias.

comportamientos que no benefician al individuo que lo desarrolla, pero que claramente benefician a la población o la especie.¹¹ Notoriamente el sexo no beneficia a ningún individuo en su eficacia, no produce lo que la selección natural requiere: éxito reproductivo diferencial entre los individuos.

Para George C. Williams el mecanismo de selección de grupo no es idóneo para explicar las ventajas de la reproducción sexual, y plantea una explicación a corto plazo: ésta permite diversificar la descendencia a cada progenitor, de manera que sean capaces de enfrentarse a cambios impredecibles del ambiente.¹² Una de las críticas a este modelo es que el ambiente debe ser cambiante de una generación a otra, situación que no ocurre necesariamente en todos los casos en que se observa esta forma de reproducción.

A partir del concepto de que las especies de organismos están coevolucionando condicionadas unas por otras, Leigh Van Valen propone la “hipótesis de la Reina Roja”,¹³ haciendo referencia al cuento infantil *Alicia a través del espejo*.¹⁴ La reproducción sexual, al producir descendencia variable genéticamente, permite mejores condiciones de adaptación a ambientes cambiantes. Estas condiciones de ambientes bióticos cambiantes ocurren en los casos de infección por parásitos. Los hospederos generan defensas frente a las especies que los parasitan, a la vez que éstas evolucionan en función de evadir las defensas de los hospederos. Hamilton propuso un modelo matemático para explicar por qué las formas sexuales de reproducción pueden verse como una adaptación a la agresión parasitaria, ya que algunos de los descendientes podría poseer una dotación genética que le confiera una menor susceptibilidad.¹⁵

Retomando la idea central, en las condiciones de anisogamia las hembras producen menor cantidad de gametos que los machos, pero de alta calidad en términos de los nutrientes que contienen. Debido a esto, invierten gran cantidad de energía en cada uno de sus óvulos.

La estrategia más adecuada para los machos sería acceder al mayor número de óvulos posible y aprovechar el contenido energético de éstos para obtener una descendencia viable. Los gametos femeninos y por consiguiente las hembras, se transforman en un factor que limita el éxito reproductivo masculino, por lo que los machos compiten entre ellos para maximizar el número de apareamientos. El número de crías de una hembra está limitada por su propia capacidad de producir óvulos. Esto las convierte en selectivas en la elección de su pareja, en función de no cometer un “error” a la hora de invertir sus costosos gametos. Williams sugiere que, durante el cortejo, machos y hembras aparecen como oponentes: el macho luce como un buen vendedor en el intento de impresionar a la hembra; ella es reticente mientras evalúa la calidad de la “mercadería” ofrecida.

El conflicto de intereses planteado genera un aumento de la varianza en la división del recurso: algunos machos se aparearán más que otros, de manera que se genera un éxito reproductivo diferencial entre ellos. La evolución de caracteres sexuales secundarios dentro del sexo más competitivo, se plantea como uno de los

11. Wynne-Edwards VC (1962): *Animal dispersion in relation to social behaviour*, Oliver & Boyd, Edinburgh, Escocia.

12. Williams GC (1966): *Adaptation and natural selection*, Princeton University Press, Princeton.

13. Van Valen L (1973): *A new evolutionary law*, *Evolutionary Theory* 1: 1-30.

14. *Through the looking glass*, libro del religioso, matemático, novelista, poeta y fotógrafo inglés Lewis Carroll (1832-1898), fue publicado en 1872 como secuela a su anterior novela *Alice's adventures in Wonderland* (*Alicia en el país de las maravillas*) (1865). La Reina Roja es un personaje de estos libros. (N. de E.)

15. Hamilton WD & Zuk M (1982): *Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites?*, *Science* 218: 384-387.

problemas centrales dentro de la teoría de la selección natural. La presencia de comportamientos, ornamentos o caracteres morfológicamente conspicuos disminuyen las posibilidades de sobrevivencia y viabilidad general de los machos, ya que no sólo son mayormente advertidos por las hembras de su especie, sino también por los potenciales depredadores.

Charles Darwin propuso en 1871 una solución a esta cuestión en su libro *The descent of Man in relation to sex*, incorporando el concepto de *selección sexual*, definiéndolo como el “proceso especial que modela los mecanismos anatómicos, fisiológicos y de comportamiento que tienen lugar poco antes o al mismo tiempo que el apareamiento y son útiles en el proceso de obtener pareja”. El libro es en dos secciones. La primera comienza con el título *Testimonios de que el hombre procede de alguna forma inferior*. Seguramente esto opacó a la segunda parte del libro, *La selección en relación al sexo*. La teoría de la selección sexual, en su forma original, no pareció concluyente para la mayoría de los biólogos de la época. El propio Alfred R. Wallace, coautor de la teoría de la selección natural, rechazó esta nueva propuesta, y no sólo Wallace, sino el consenso de la comunidad científica la consideró como una forma más de selección natural, hasta bien entrado el siglo XX. La principal discrepancia reside en que Darwin explica la adquisición de los caracteres ostentosos (epigámicos) de los machos por vía de la selección sexual, en tanto que Wallace sostiene que son los caracteres poco vistosos de las hembras los que deben explicarse, y esto es fácilmente lográble por vía del principio de protección de ella y de su prole, y son claros productos de la selección natural. En resumen, el mecanismo de la selección sexual comprometía un principio evolutivo fundamental en la doctrina de Wallace: la adaptación al medio.

Sin embargo, para Darwin la teoría de la selección sexual era un complemento necesario a la de la selección natural, particularmente para explicar el origen y evolución de los caracteres sexuales secundarios. Darwin los clasifica en tres tipos: los que se refieren a la prehensión de las hembras por los machos durante la cópula, los que sirven de “armas” en los combates entre machos, y los que se refieren a la ostentación o a todo medio de estimular al sexo opuesto. La diferencia cualitativa con la selección natural es que “esta forma de selección, no depende de la lucha por la existencia con otros seres organizados o con las condiciones ambientales, sino de la lucha entre los individuos del mismo sexo, ordinariamente los machos, para asegurarse la posesión de las hembras”. La selección sexual depende del éxito que tienen, en lo relativo a la propagación de su descendencia, ciertos individuos sobre otros del mismo sexo, mientras que la selección natural depende del éxito de ambos sexos. Las estructuras y/o comportamientos que se relacionan con la victoria de un macho en su combate con otros, o la atracción que le confieren para las hembras, no tienen restricciones en su desarrollo; esto explica la extraordinaria variabilidad y complejidad que presentan los caracteres sexuales secundarios. Para Darwin, la selección natural está más acotada en sus posibilidades y presenta límites más marcados en sus productos; la explicación es que la selección natural explica la “supervivencia de los más aptos”, en tanto que la selección sexual explica caracteres limitados a uno de los dos sexos, lo que basta para hacer más que probable que tengan que ver exclusivamente con la reproducción. Otra diferencia cualitativa, no menor, es que estos últimos caracteres son “utilizados” exclusivamente por los adultos, y también exclusivamente durante el período reproductivo.

Julian Huxley, nieto de Thomas Huxley, distinguió dentro de la selección sexual dos procesos, uno de selección epigámica, o de elecciones intersexuales, y otro de selección intrasexual, limitada generalmente a las interacciones competitivas entre los machos.¹⁶

16. Huxley J (1939): *The living thought of Darwin*, Longmans & Green, Londres (En castellano: *El pensamiento vivo de Darwin*, Losada, Buenos Aires 1943).

Cuando se mencionan caracteres epigámicos, no se hace referencia solamente a caracteres morfológicos como largas colas o colores brillantes en las aves, sino también a otro tipo de estímulos. Los sonidos en las aves, anfibios e incluso insectos, los olores u otras formas de comunicación química comunes en los mamíferos y artrópodos, y muchos comportamientos como el ofrecimiento de regalos nupciales, son utilizados en el contexto de despliegues sexuales.

Edward O. Wilson en su controvertido libro *Sociobiology: the new synthesis* define a la selección sexual como el “proceso que modela los mecanismos que optimizan la obtención de parejas y cópulas, así como el cuidado de las crías”.¹⁷ Está basada en la exclusión territorial de los machos rivales y en la competencia por la atención de parejas potenciales.

La competencia por parejas o apareamientos se utiliza en sentido ecológico: cuando un animal utiliza un recurso, hace que éste sea de más difícil acceso a los otros. En la selección sexual el recurso es la pareja. Esta competencia por apareamientos es el aspecto que unifica todas las formas de selección sexual, inclusive lo que ocurre con la elección de las parejas, donde los individuos compiten por ser elegidos por el otro sexo.

En muchos animales, la inversión en la descendencia no se limita exclusivamente a las condiciones impuestas por la anisogamia y a las actividades implicadas en la búsqueda del otro miembro de la pareja, sino que continúa en el cuidado de los huevos y/o las crías bajo la forma de cuidado parental.

El concepto de *inversión parental*,¹⁸ introducido por Robert Trivers y definido como “todo comportamiento hacia la descendencia que aumente las oportunidades de sobrevivencia de la misma a costa de la capacidad paterna para invertir en otra descendencia”, es de gran utilidad.¹⁹ En este sentido, la inversión parental diferencial en machos y hembras no se limita al costo energético implicado en la producción de sus gametos. El progenitor con mayor cuidado hacia su descendencia –generalmente la hembra– tiene dificultades para volver a reproducirse mientras está criando. Las posibilidades de ambos progenitores de desertar del cuidado de las crías y aparearse nuevamente, dependen de la inversión acumulada por cada uno en determinado momento, así como de las posibilidades de encontrar otra pareja.

Estos conceptos ayudan a entender por qué la selección sexual es más intensa en el sexo que invierte menos recursos en la descendencia –generalmente los machos– sea para la formación de reservas en los gametos o para el cuidado parental.

Las condiciones ideales para maximizar el éxito reproductivo serán por lo tanto diferentes para cada sexo: los machos deberían copular con muchas hembras en forma sucesiva y dejar a cada una a cargo de sus crías; las hembras en cambio, aumentarían su eficacia si dejaran al macho con las crías y mientras tanto se dedicaran a formar reservas para un próximo apareamiento. Por lo tanto, los factores limitantes para la reproducción son: para las hembras, los recursos alimentarios; y para los machos, las hembras. Estos elementos condicionan la dispersión de ambos: por un lado la de las hembras se verá influida por los recursos, e influenciará a su vez la dispersión de los machos. El establecimiento de los diferentes sistemas de apareamiento, es una consecuencia de este hecho.

John Maynard Smith sale al paso explicando este fenómeno, a través de la “Teoría de Juegos” en base al concepto de las “estrategias evolutivamente estables”:

17. Wilson (1975), *op.cit.*

18. *Inversión* en el sentido de invertir un capital, u otros bienes o recursos, para obtener un determinado resultado o beneficio. El idioma castellano carece de sinónimos que diferencien los distintos significados de esta palabra. (*N. de E.*)

19. Trivers R (1972): *Parental investment and sexual selection*, pp. 139-179 de Campbell B (ed.): *Sexual selection and the descent of Man*, Aldine, Chicago.

la estrategia de un sexo dependerá de la que adopte el otro sexo. Un miembro de la pareja no podrá desertar del cuidado de las crías, al menos que esté seguro de que el otro va a mantener la atención hacia la descendencia, de manera de asegurarse que su inversión reproductiva no corre peligro.²⁰

A. J. Bateman plantea uno de los principios fundamentales en este sentido: el sexo con menor inversión en la descendencia tenderá tanto a un aumento en la variación en el éxito reproductivo, como a sufrir un grado más intenso de selección sexual, así como también al desarrollo de ostentaciones epigámicas y técnicas de selección intrasexual.²¹

En términos generales, las hembras invierten más que los machos y la proporción sexual poblacional (número de machos y de hembras en una población) es de 1:1, por lo que según el principio de Bateman, los machos son los que compiten por las hembras siendo muy alta la ganancia potencial del macho exitoso, por lo que habrá una fuerte selección sobre los caracteres que colaboren en el aumento del éxito reproductivo (Fig. 2).

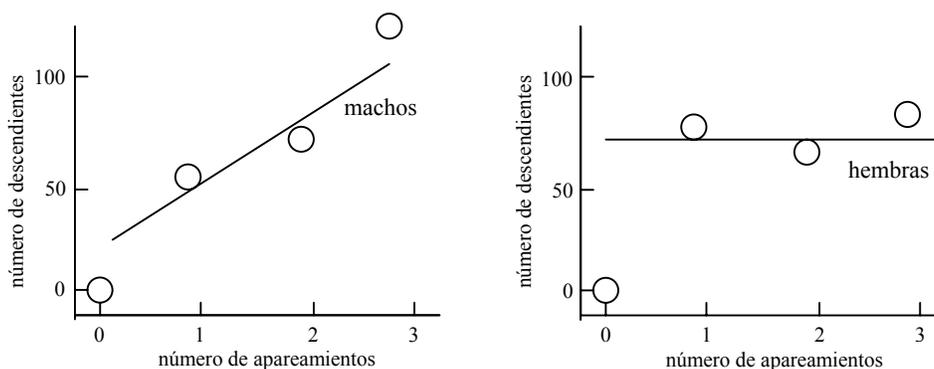


Figura 2.-

El cortejo: estructura y función

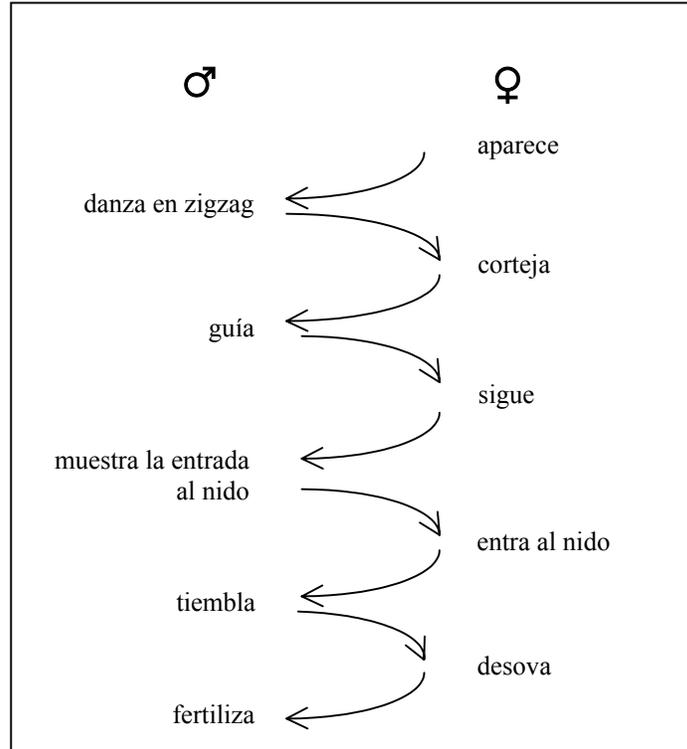
En la mayoría de las especies animales el apareamiento es precedido de un comportamiento sumamente constante dentro de cada especie, llamado cortejo. Mediante el mismo se produce el reconocimiento específico, la orientación, sincronización y desencadenamiento de las respuestas sexuales de la pareja. Si no se produce el reconocimiento la cópula no se realiza, por lo cual el cortejo tiene, entre otras, la función de garantizar la especificidad de los apareamientos, constituyendo una eficaz barrera contra la hibridación. Esta es la llamada “visión cooperativa” del cortejo, en la cual los dos miembros de la pareja obtienen beneficios, propiciada por la Etología Clásica.

El cortejo es una forma de comunicación, un complejo sistema de señales que puede incluir estímulos relacionados con diferentes canales: señales visuales, acústicas, táctiles y químicas. La especificidad de la conducta de apareamiento, en general, depende de una serie de estímulos desarrollados en una secuencia

20. Maynard Smith J (1982): *Evolution and the Theory of Games*, Cambridge University Press, Cambridge.

21. Bateman AJ (1948). *Intrasexual selection in Drosophila*, *Heredity* 2: 349-368.

ordenada, donde cada señal desencadena una contraseñal predeterminada en el individuo del otro sexo. Cada una de éstas por separado podría no constituir barrera, pero su encadenamiento garantiza la efectividad del aislamiento reproductivo entre especies diferentes, como lo demostró Nikolaas Tinbergen en el encadenamiento de señales del pez “espinoso de tres espinas” (*Gasterosteus*



aculeatus, Fig. 3, pág. siguiente).²²

Figura 3.-

La especificidad del cortejo es de tal magnitud que el procedimiento más sencillo para identificar algunas especies de la “mosca del vinagre” (*Drosophila*), sea estudiar este comportamiento, como lo demostraron las investigaciones de Theodosius Dobzhansky.²³ Aunque los etólogos dedican sus estudios a las especies animales, recientes estudios de Bernstein & Bernstein han sugerido que existen formas de “comunicación sexual”, particularmente por medio de señales químicas en varios reinos además del animal, en concreto en bacterias (Procariota), hongos (Fungi), algas (Protoctista), y plantas (Plantae).²⁴

El cortejo tiende a diferenciarse aún más entre especies que conviven en una misma área (simpatria), y que son similares morfológicamente (sinmórficas o

22. Tinbergen N (1951): *The study of instinct*, Oxford University Press, Londres (En castellano: *El estudio del instinto*, 5ta. ed. Siglo XXI, México 1970).

23. Dobzhansky T (1941): *Genetics and the origin of species*, Columbia, New York.

24. Bernstein C & Bernstein H (1997): *Sexual communication*, J. theor. Biol. 188: 69-78.

crípticas), disminuyendo así las posibilidades de generar híbridos. Este fenómeno se conoce como “reforzamiento”. En nuestro país las investigaciones de Fernando G. Costa y asociados, del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, demostraron que dos especies crípticas de arañas vagabundas del género *Lycosa*, *L. thorelli* y *L. carbonelli*, son fáciles de identificar en base a la estructura de su cortejo, y difíciles de identificar en base a otros caracteres. Mediante un elegante diseño experimental obtuvo híbridos, que no ocurren en la naturaleza, y que presentan un cortejo “intermedio” al de ambas especies biológicas.²⁵

La visión más clásica del cortejo, fue criticada a la luz del conflicto sexual y de la selección sexual. John R. Krebs y Nicholas Davies, desde la perspectiva de la Ecología del Comportamiento, no niegan el rol que muchas señales del cortejo tienen en la identificación de la especie, pero agregan que también sirven simultáneamente para repeler a otros machos y atraer a las hembras.²⁶ Una tercera función que le asignan es el de la evaluación mutua de los miembros de una pareja, antes de invertir en las crías. Esta es la llamada “visión competitiva”, en oposición a la “cooperativa” de la Etología Clásica europea. El cortejo tiene no sólo un papel esencial en la especiación, sino también en los procesos macroevolutivos como ha propuesto y ejemplificado recientemente Scott Sampson.²⁷ Para éste y otros autores, el cortejo es el principal mecanismo de aislamiento reproductivo (MAR). Los MAR son los mecanismos que están implicados en el origen de las nuevas especies (proceso de especiación)²⁸. Los géneros que más especian son, a su vez, los que tienen mayor éxito macroevolutivo.

Sistemas de selección sexual

La selección sexual va a favorecer la habilidad de un sexo, generalmente los machos, para competir por las fertilizaciones, a la vez que favorece la aparición y desarrollo de caracteres de ese sexo para atraer al otro. Estos dos aspectos que teóricamente pueden verse como fácilmente diferenciables, al observar casos concretos, muchas veces se encuentran solapados y es difícil separarlos.

A la competencia entre machos para acceder a las hembras, se le denomina también selección intrasexual y existen mecanismos que operan tanto antes como después de la cópula. Con respecto a los precopulatorios, los machos pueden competir entre sí en cuanto a la capacidad de encontrar pareja, excluyendo a otros machos rivales de su territorio o accediendo a un sitio de dominancia en un grupo. En este último caso, la dominancia puede ser permanente donde se establecen jerarquías o acotadas a la estación reproductiva como cuando se instalan formas de ostentación comunal denominadas “leks” o “arenas”.

Luego de ocurrida la cópula, la competencia continúa y los machos intentarán por diferentes medios desplazar o evitar el ingreso de esperma de otros machos, al tracto genital femenino. Las estrategias empleadas en este sentido son muchas y variadas. Desde alejar a la hembra de otros machos rivales, prolongar la cópula

25. Costa FG & Gudynas E (1995): *Sexo y cortejo. Una mirada al comportamiento sexual en animales y humanos*, Fin de Siglo, Montevideo; Costa FG, Viera C & Francescoli G (1997): *Male sexual behaviour elicited by a hybrid pheromone: a comparative study of Lycosa thorelli, L. carbonelli, and their hybrid progeny (Araneae, Lycosidae)*, Canadian J. Zool., 75: 1845-1856.

26. Krebs JR & Davies NB (1984): *An introduction to behavioural ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

27. Sampson SD (1999): *Sex and destiny: the role of mating signals in speciation and macroevolution*, Historical Biology 13: 173-197.

28. Véase capítulo 8, p. 156ss.

durante largos períodos hasta segregar sustancias mucosas y serosas luego de la cópula para formar un tapón que impida que la hembra sea copulada nuevamente. En mamíferos, otra estrategia es inducir el aborto o matar a las crías, lo que estimula que la hembra preñada o en lactación, sea receptiva y ovule nuevamente, lo que permite sea inseminada por el nuevo macho. La selección intersexual es también denominada epigámica debido a que la elección de la pareja que realiza la hembra se basa en la presencia de los caracteres del mismo nombre que poseen los machos.

La elección de la pareja óptima involucra un compromiso entre el número y la calidad de los apareamientos. La selección sexual es más intensa generalmente en el sexo con una alta tasa reproductiva potencial, mientras que la elección de la pareja queda a cargo del otro sexo.

En los machos, determinados caracteres se exageran a costa de reducir la viabilidad global del individuo, pero aumentan el éxito reproductivo porque atraen a más hembras. Uno de los puntos clave en esta cuestión es saber porqué las hembras eligen a los machos que poseen ornamentos más costosos, transformándose esta cuestión en uno de los puntos más controversiales dentro de la teoría de la selección sexual.

Para ilustrar mejor esta idea, vale la pena mencionar una experiencia realizada por Malte Andersson con una especie de aves de Kenya, que ha pasado a ser un clásico en el tema.²⁹ Además de presentar un importante dimorfismo sexual, la “viuda de cola larga” (*Euplectes progne*), es altamente poligínica, lo que la convirtió en una candidata especial para esta experiencia. Los machos de esta ave poseen una cola muy larga de más de 50 cm, mientras que la cola de la hembra es de apenas siete centímetros. Andersson consideró cuatro grupos de machos con diferente tratamiento experimental: a un grupo le cortó la cola; a otro le pegó a continuación de su cola normal el segmento de cola de los primeros, de manera que queda un grupo de cola acortada y otro de cola elongada; mantuvo además dos grupos control: el primero permaneció sin cambios, mientras que al segundo se le cortó y volvió a pegar su propia cola para controlar el efecto de la manipulación.

Para medir el éxito reproductivo de los machos, se consideró el número de nidos en cada territorio. Previo a la manipulación no se habían encontrado diferencias, pero luego del tratamiento, los machos con la cola experimentalmente alargada poseían significativamente más nidos en sus territorios que los otros tres grupos experimentales. Las colas exagerada y anormalmente largas constituyen lo que Niko Tinbergen denominó estímulos supranormales.³⁰

En experiencias similares también en aves, pero considerando el canto que emiten los machos en el territorio de nidificación, las hembras respondían preferentemente a los machos que poseían repertorios más complejos y elaborados.³¹

Sobre este controvertido tema, se ha postulado diferentes teorías que intentan explicar tanto la evolución de los caracteres en los machos como los aspectos que determinan la elección en las hembras.

29. Andersson M (1982): *Female choice selects for extreme tail length in a widowbird*, Nature 299: 818-820.

30. Tinbergen (1951), *op.cit.* El concepto fue brillantemente ilustrado a través de la elección de huevos del “ostrero” (*Haematopus ostralegus*). Estas aves prefieren incubar los huevos más grandes, inclusive incuban falsos huevos, del doble del tamaño normal, descartando su propia nidada.

31. Catchpole CK (1980): *Sexual selection and the evolution of complex songs among European warblers of the genus Acrocephalus*, Behaviour 74: 149-156.

Beneficios genéticos indirectos.

Este grupo de hipótesis se basan en que la preferencia de las hembras está determinada por la obtención de algunos beneficios que se transmitirán a su descendencia.

La explicación originalmente planteada por Ronald Fischer en 1930, implica que las hembras presentan una fuerte preferencia de apareamiento por los machos que poseen determinados caracteres, en función de que sus hijos, que también los heredarán, van a ser más atractivos y elegidos por las hembras de su generación. De esta manera, el éxito reproductivo aumentará tanto para la hembra selectiva, como para el macho elegido y sus hijos.³² Los genes que determinan la presencia de los caracteres ornamentales en los machos, así como los que determinan las preferencias en las hembras, sufren una coevolución a la que se denomina “*runaway process*” (corrida descontrolada). El aumento de la intensidad de un carácter en los machos, como el tamaño de la cola o la complejidad del canto en los ejemplos anteriores, va a estar limitado por la presión de la selección natural. Estos conspicuos caracteres implican costos importantes para los animales que los poseen, como la evitación de depredadores o un tiempo de forrajeo mayor para obtener la cantidad de energía necesaria para mantener esas complejas estructuras y comportamientos. Así, la selección natural acota ese desarrollo descontrolado de los caracteres que atraen a las hembras.

Una de las críticas al razonamiento de Fisher es que resulta bastante circular, en el sentido de que las hembras eligen a los machos más atractivos, que a su vez son más atractivos porque son elegidos por las hembras. Una analogía con este razonamiento tautológico ha sido ampliamente discutida en relación a la selección natural: ¿quiénes se reproducen más?: los más aptos; ¿quiénes son más aptos?: los que más se reproducen.³³

En 1975, Amotz Zahavi propone una alternativa,³⁴ inicialmente fue duramente rechazada en los ámbitos académicos,³⁵ pero paulatinamente fue ganando adeptos. El “principio del *handicap*”, como lo denominó Zahavi, propone que estos costosos ornamentos y despliegues, por ser justamente una desventaja en términos de viabilidad global, por el costo energético que implica poseerlos o por la mayor conspicuidad frente a los depredadores, están revelando la sobresaliente calidad genética de esos individuos. Esta calidad genética revelada a través de la posesión de caracteres, es para Zahavi lo que determina en las hembras la elección de su pareja. La presencia de una cola muy larga, inclusive más larga que lo normal en un macho, implica que ese macho es capaz de llegar a la edad adulta acarreado ese “*handicap*” y seguramente posee una mejor calidad genética en términos de, por ejemplo, fortaleza física, o capacidad para evadir depredadores. Esos caracteres será heredados, por lo que los descendientes poseerán también ese genotipo valioso. La inversión reproductiva de las hembras está asegurada.

También Bill Hamilton y Marlene Zuk aportaron en este sentido, observando que aquellas aves tropicales que poseían un plumaje más colorido y brillante, eran las que se encontraban libres de ectoparásitos.³⁶ La explicación propuesta,

32. Fischer R (1930): *The genetical theory of natural selection*, Dover, New York.

33. Lessa EP (1996): *Darwin versus Lamarck*, Cuadernos de Marcha, junio: 58-64, Montevideo; y referencias.

34. Zahavi A (1975): *Mate selection: A selection for a handicap*, J. theor. Biol. 53: 205-214.

35. Maynard Smith J (1976): *Sexual selection and the handicap principle*, J. Theor. Biol. 57: 239-242; Davies JW & O'Donald P (1976): *Sexual selection for a handicap: A critical analysis of Zahavi's model*, J. theor. Biol. 57: 345-354.

36. Hamilton WD y Zuk M (1982): *Heritable true fitness and bright birds: a role of parasites?*, Science 218: 384-387.

entonces, sobre cómo eligen las hembras entre diferentes machos, está centrada en la resistencia genética a enfermedades. Los machos libres de parásitos, estarían revelando mejor condición genética a través de un plumaje más vistoso, y las hembras elegirían en función de estos caracteres reveladores. En ambas propuestas, se considera que están en juego señales “honestas”, en el sentido de que ningún animal podría poseer, por ejemplo, una estructura costosa, si no es capaz de mantenerla, ni simular estar libre de parásitos si no lo está realmente. Las hembras utilizarían estas señales, que les permitiría distinguir al mejor candidato en el momento de elegir pareja.³⁷

En los mamíferos, donde la comunicación química es sumamente importante, ha sido recientemente demostrado que el olor corporal de los mamíferos tiene relación con el llamado “complejo mayor de histocompatibilidad” (MHC). Las hembras de ratón doméstico (*Mus musculus*), eligen consistentemente para aparearse a machos con diferente MHC, lo cual constituye una ventaja inmunológica y, además, permite evitar las cruces entre hermanos o parientes que conducirían a una mayor endocria.³⁸ Estos resultados recientes y extraordinarios, se han extendido a diversas especies de roedores, y sorprendentemente, han sido demostrados también en la especie humana.³⁹

Beneficios fenotípicos directos.

La idea de esta propuesta es que la intensa preferencia evolucionó en función de aumentar la eficacia total de las hembras. Por ejemplo, en la evitación de transmisión de enfermedades, en la elección de una pareja más fecunda o que provea un mejor cuidado parental. Los caracteres epigámicos morfológicos o comportamentales que aparecen en los machos, como por ejemplo obtener y defender un territorio de buena calidad, serían para las hembras una muestra de la capacidad directa de esa potencial pareja, para proveer protección y alimento a ella y sus crías.⁴⁰

Sesgo y explotación sensorial.

La hipótesis de la explotación sensorial predice que la evolución de los caracteres sexuales es influida por sesgos sensoriales preexistentes en las hembras. Éstos resultan de procesos evolutivos independientes de la selección sexual sobre un carácter determinado y además precede al origen del carácter masculino. La idea no es nueva, ya que desde 1977, Barlow sugirió que las señales evolucionan hacia las formas que sean mejor percibidas por el receptor.⁴¹ Kirkpatrick avanzó en este sentido afirmando que sesgos intrínsecos afectan la percepción de la hembra y pueden afectar la dirección de la evolución de un carácter en los machos.⁴² También

37. Por cierto no toda la comunicación animal se basa en la transmisión de señales “honestas”, sino que existen muchos ejemplos de transmisión de señales falsas para obtener ventajas dentro de los grupos sociales, particularmente en aves y mamíferos. Ver Maynard Smith J (1992): *Honest signallins - the Phipil Sidney game*, *Animal Behavior* 42: 1034-1035; y Redondo T (1994): *Comunicación: teoría y evolución de las señales*, pp. 255-297 de Carranza J (ed.): *Etología. Introducción a la ciencia del comportamiento*, Universidad de Extremadura, Cáceres.

38. Pusey A & Wolf M (1996): *Inbreeding avoidance in animals*, *TREE* 11: 201-206.

39. Milinski M (1997): *Adaptive mate choice-from sticklebacks to human*, *Advances in Ethology* 32: 5.

40. Véase Carranza (1994), *op.cit.*, y referencias.

41. Barlow GW (1977): *Modal action patterns*, pp. 98-134 de Sebeok TA (ed.): *How animals communicate?*, Indiana University Press, Bloomington, Estados Unidos.

42. Kirkpatrick M (1987). *Sexual selection by female choice in polygynous animals*, *Annu. Rev. Ecol.*

Endler & McLellan, así como Ryan, aportaron a esta hipótesis, con conceptos importantes como “dirección sensorial” y “explotación sensorial”.⁴³

Por ejemplo, la ecología de forrajeo en una especie puede generar una mayor susceptibilidad a determinados colores u olores, este sesgo sensorial puede jugar a favor de la evolución de caracteres en los machos que impliquen los mismos estímulos. Las hembras de la polilla *Utethesia oratrix* seleccionan para aparearse a los machos que emiten una feromona derivada de un alcaloide particular que extraen de las plantas de las que se alimentan. La predisposición de las hembras frente a estas señales químicas, además de ser aprovechada por los machos de la especie, al ser este alcaloide fuertemente tóxico para los potenciales depredadores y, al ser transferido a los huevos, las hembras se aseguran de que éstos estén suficientemente protegidos.⁴⁴

Para poder probar este tipo de explicaciones frecuentemente se utilizan métodos comparativos, principalmente usando información filogenética. Uno de los grupos en los que se ha trabajado en este sentido, lo constituyen los peces del género *Xiphophorus*, en los que Alexandra Basolo ha centrado la discusión acerca de la distribución filogenética de las preferencias de las hembras, mientras sostiene la existencia de sesgos sensoriales preexistentes que favorecen la evolución de determinados caracteres masculinos.⁴⁵

Intensidad y costos de la selección sexual

“Si la poligamia prevalece y el macho victorioso puede apropiarse de muchas hembras, la intensidad de la selección sexual será evidentemente más fuerte.”

Julian Huxley⁴⁶

Como se decía con anterioridad, la proporción sexual en las poblaciones se aproxima a 1:1, lo que justifica el principio de Bateman. Esta condición de empate es evolutivamente ventajosa, por tanto debe haberse seleccionado a favor según Fischer.⁴⁷ Sin embargo, al propio Darwin le llamó la atención la existencia de grandes desvíos en las proporciones sexuales. En *El origen...* se encarga de debatir las extraordinarias desviaciones en insectos sociales. Como ejemplo, en las abejas, existe una sola hembra reproductora por colonia, la llamada “reina”. Unos pocos zánganos, que nacen de óvulos no fecundados, son los únicos machos. El resto de la sociedad, la casta de “obreras” son todas hembras estériles, y hermanas entre sí. Para discutir este tema debemos precisar que existe más de una proporción sexual. Eric R. Pianka, de la Universidad de Texas, distingue una proporción sexual primaria que se establece en la concepción del individuo, una secundaria que es la

Syst. 18: 43-70.

43. Endler JA & McLellan T (1988): *The processes of evolution: Towards a new synthesis*, Annu. Rev. Ecol. Syst. 19: 395-421; Ryan MJ (1990): *Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation*, Oxf. Surv. Evol. Biol. 7: 156-195.

44. Emlen T & Meinwald J (1995): *The chemistry of sexual selection*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 92: 50- 55.

45. Para tener una idea de la controversia planteada en torno a este tema ver Mayer A, Morrisey J & Schartl M (1994): *Recurrent origin of a sexually selected trait in Xiphophorus fishes inferred from a molecular phylogeny*, Nature 368: 539-542; Basolo A (1996): *The phylogenetic distribution of a female preference*, Syst. Biol. 45: 290-307; y Endler JA & Basolo AL (1998): *Sensory ecology, receiver biases and sexual selection*, TREE 13: 415-420.

46. Huxley (1939), *op.cit.*

47. Fischer (1930), *op.cit.*

proporción al final de los cuidados maternos, una terciaria que se establece entre los individuos que han completado su desarrollo pero no son reproductores, y por último una proporción sexual cuaternaria, que es la de la población adulta en fase de cría.⁴⁸ La existencia de mortalidad diferencial antes de llegar a la maduración sexual es un fenómeno bien conocido en muchas especies, incluyendo nuestro “tucu-tucu” (género *Ctenomys*), un roedor subterráneo de América del Sur. El notable evolucionista argentino Osvaldo A. Reig demostró que en este género, varias especies presentan una proporción sexual 1:1 al nacimiento, pero que en poblaciones naturales la relación de adultos es de un macho por cada 2 a 4 hembras. El número de adultos reproductores en una población natural se conoce también como “número efectivo”. Un notable caso de desviación del número efectivo, lo constituye la extraordinaria rata topo pelada *Heterocephalus glaber*, cuyo sistema social fue recién descubierto en 1981 por la bióloga sudafricana Jennifer Jarvis. Este roedor africano vive en extensas galerías subterráneas, su sociedad está compuesta por 80 a 500 individuos por cueva, de éstos se reproduce una sola hembra y dos o tres machos que la fecundan. Este excepcional sistema lleva a un fuerte parentesco genético entre todos los miembros de la colonia.⁴⁹

La intensidad de la selección sexual dependerá del grado de competencia por parejas y va a estar influido principalmente por dos factores. Por un lado la diferencia en el esfuerzo parental entre los sexos: a medida que aumenta la diferencia, también aumenta la selección. Esto se debe a que el sexo con menor esfuerzo tiene más posibilidades potenciales de reproducción. El otro factor importante es la proporción de machos y hembras dispuestos al apareamiento en determinado momento, lo que se conoce como “proporción sexual operacional”.⁵⁰ Como ejemplo, si la proporción sexual operacional está equilibrada entre machos y hembras, entonces la intensidad de la selección va a ser menor, ya que habrá menos chances para un macho de controlar el acceso a varias hembras a la vez. Si las hembras de una población llegan a la estación reproductiva asincrónicamente, los machos tendrán más posibilidades de control sobre ellas, por lo que aumentará la intensidad de la selección sexual.

Por otro lado, las diferentes formas en que se manifiesta la selección sexual, imponen costos que limitan la expresión de los caracteres sexuales secundarios.

La señalización y la búsqueda de la pareja expone al animal y aumenta los riesgos de depredación. Las luchas por el territorio e incluso por las hembras en sí, implica para los machos más probabilidad de daños corporales y de muerte. Incluso mantener un tamaño corporal grande genera un requerimiento energético mayor. Las situaciones de *stress* a las que se ven sometidos los machos durante la estación reproductiva, probablemente disminuyan la resistencia de éstos a la invasión de agentes patógenos, y aumenten por tanto las probabilidades de infección.⁵¹ Las hembras también sufren un importante gasto energético en la reproducción, principalmente en los mamíferos, durante la preñez y la lactancia. Este *stress* es predecible y las hembras son menos estresadas socialmente por competencia durante cortos e intensos períodos. La estrategia masculina de “vivir intenso y

48. Pianka ER (1980): *Evolutionary ecology*, Harper & Row, New York (En castellano: *Ecología evolutiva*, Omega, Barcelona 1982).

49. Sherman PW, Jarvis JUM & Alexander RD (1991): *The biology of the naked mole rat*, Princeton University Press, Princeton.

50. Emlen ST & Oring LW (1977): *Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems*, Science 197: 215-223.

51. Zuk M (1994): *Immunology and the evolution of behavior*, en Real LA (ed.): *Behavioral mechanisms in evolutionary ecology*, University of Chicago Press, Chicago.

morir joven” es típica de diferentes especies.⁵²

Sistemas de apareamiento

La intensidad de la selección sexual puede variar en diferentes especies e inclusive entre poblaciones de la misma especie. En 1977 Stephen Emlen y Lewis Oring, basándose en investigaciones en aves, explican que una causa importante de este hecho es la habilidad de una porción de la población de controlar el acceso de los demás a las parejas potenciales. Este control puede ser directo por medio de exclusión física de los otros miembros del mismo sexo, o indirecto, a través del control de los recursos que son críticos tanto para la atracción de las parejas como para una reproducción exitosa. Proponen que algunos factores ambientales determinan el grado en que las parejas puedan ser defendidas o monopolizadas, lo cual condiciona las formas de apareamiento. Las restricciones ecológicas imponen límites al grado en que pueda operar la selección sexual.⁵³

Las condicionantes ambientales, poblacionales e inclusive las impuestas por la historia filogenética de una especie, determinan si ambos padres cuidarán a las crías, si será tarea de uno de ellos, o de ninguno. El establecimiento de un particular sistema de apareamiento se basará en estos elementos.

Por sistema de apareamiento se entiende el conjunto de estrategias e interacciones sociales que ocurren entre los individuos de una población que se reproduce sexualmente, y que forman el contexto dentro del cual tiene lugar la unión de los gametos.⁵⁴ Clásicamente se pueden diferenciar los sistemas monógamos, en los que se establece una pareja macho-hembra durante una o varias estaciones reproductivas, de los sistemas poligámicos, donde un macho copula con varias hembras (poliginia) o una hembra copula con varios machos (poliandria) (ver cuadro 1 en pág. siguiente).

Emlen & Oring establecen dos condiciones para la evolución de la poligamia. Por un lado las múltiples parejas o recursos suficientes para atraer a estas parejas, deben ser energéticamente defendibles por los individuos. Uno de los factores que afectan las posibilidades de control lo constituye la distribución tanto espacial como temporal de los recursos. El “potencial poligámico del medio” como lo definieron estos autores, depende del grado en que múltiples parejas o recursos críticos para acceder a éstas, sean “económicamente defendibles”.⁵⁵ El potencial para controlar este acceso, debe ser visto en términos de costo-beneficio.

El segundo requisito es la habilidad de los animales de utilizar este potencial. Los recursos críticos pueden ser económicamente defendibles, pero el animal puede pasar gran parte de su presupuesto de tiempo dedicado a la defensa de éstos y perder oportunidades de realizar otras actividades.

Un animal podrá aprovechar las ventajas del potencial poligámico del ambiente, en función del grado de cuidado parental requerido para el éxito de las crías. La poligamia es más frecuente en las especies en que un sexo está liberado de la

52. Zuk M (1990): *Reproductive strategies and sex differences in disease susceptibility: An evolutionary viewpoint*, Parasitology Today 6: 231-233.

53. Emlen & Oring (1977), *op.cit.*

54. Carranza (1994), *op.cit.*

55. El concepto de defendibilidad económica fue propuesto por Jerram Brown con respecto a la evolución de la territorialidad en aves. Consiste en que un territorio será económicamente defendible para un animal si le provee más energía de la que invierte en defenderlo. Ver Brown J (1964): *The evolution of diversity in avian territorial systems*, Wilson Bulletin 76: 160-169.

obligación del cuidado parental. Los miembros de ese sexo pueden invertir más tiempo y energía en competencia intrasexual por parejas o recursos. Este sistema, entonces, será más común en animales donde por ejemplo uno de los sexos está predispuesto a asumir la mayor parte del cuidado parental, como en el caso de las hembras de los mamíferos; y también en el caso de que los cuidados parentales sean mínimos (aves nidífugas o precoces), o cuando exista superabundancia de recursos como para que un solo progenitor sea capaz de proveer la totalidad del cuidado. Se entiende por cuidado parental cualquier forma de comportamiento de los progenitores que aumente la eficacia biológica de las crías.⁵⁶

Con respecto a la distribución espacial de los recursos, cuando éstos se hallan distribuidos uniformemente en el espacio, son pocas la oportunidades de monopolización de los mismos. Cuando importantes recursos están altamente agrupados, aumentan las posibilidades de que un pequeño porcentaje de la población monopolice una proporción grande de los recursos disponibles. La selección sexual y la varianza en el éxito reproductivo puede ser alta, por lo que se habla de que el ambiente posee un alto potencial de poligamia.

La distribución temporal de las parejas influye de manera determinante en este modelo. Si las hembras en la población son receptivas simultáneamente, hay pocas posibilidades para los machos de monopolizar múltiples hembras. Con el incremento del grado de asincronía entre los miembros de un sexo, aumenta el potencial para los individuos del otro sexo de acumular múltiples apareamientos.

La proporción sexual operacional provee una medida empírica de la posibilidad de monopolizar parejas. Si está desviado hacia los machos, la poliginia es lo esperado, de la misma manera que si la desviación es a favor de las hembras, es esperable la poliandria.

El Cuadro 1 resume esta clasificación de Emlen & Oring.

Cuadro 1.- Clasificación ecológica de los sistemas de apareamiento.

Monogamia : Ninguno de los sexos tiene la oportunidad de monopolizar miembros adicionales del sexo opuesto. La eficacia se maximiza a través del cuidado parental.

Poliginia : Un macho frecuentemente controla o gana el acceso a múltiples hembras.

Poliginia de defensa de recursos: machos controlan el acceso a las hembras indirectamente, a través del monopolio de recursos críticos.

Poliginia de defensa de hembras (harem): Los machos controlan el acceso a las hembras directamente, generalmente por la ventaja del gregarismo de las hembras.

Poliginia por dominancia del macho: Las parejas o los recursos críticos no son económicamente monopolizables. Los machos se agrupan durante la estación reproductiva y las hembras eligen su pareja en ese conjunto.

Agrupamiento de reproducción explosiva: Ambos sexos convergen en un breve período de apareamiento muy sincronizadamente. La proporción sexual operacional es muy cercana a 1 y la selección sexual es mínima.

Leks: Las hembras son poco sincrónicas y los machos mantienen la actividad sexual durante todo el período reproductivo femenino. Los machos compiten

56. Clutton-Brock T (1991): *The evolution of parental care*, Princeton University Press, Princeton.

directamente por un *status* de dominancia o una posición estable en el agrupamiento. La varianza en el éxito reproductivo y el desvío en la proporción sexual son extremos.

Poligamia de múltiples camadas rápidas: Ambos sexos poseen importantes pero iguales oportunidades para aumentar su eficacia a través de múltiples apareamientos en rápida sucesión. Machos y hembras incuban separadamente las puestas de huevos.

Poliandria: Las hembras generalmente controlan o tienen acceso a múltiples machos.

Poliandria de defensa de recursos: *Las hembras controlan el acceso a las parejas indirectamente por monopolización de recursos críticos.*

Poliandria: las hembras no defienden recursos esenciales para los machos pero, a través de interacciones entre ellas, pueden limitar el acceso a las parejas. Ambos sexos convergen repetidamente en efímeras áreas de alimentación donde ocurren el cortejo y el apareamiento. El sistema de apareamiento está muy cercano a los agrupamientos de reproducción explosiva en donde el OSR (proporción sexual operacional) está desviado con un exceso de hembras.

La figura 4 resume los determinantes de sistemas de apareamiento según Emlen & Oring.

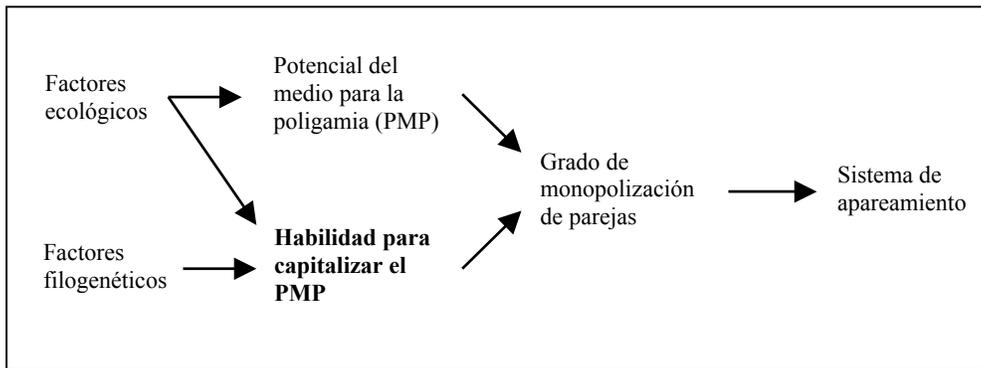


Figura 4.- Esquema general de los determinantes de sistemas de apareamientos.

En la mayoría de los animales la inversión parental de las hembras es mucho mayor que la de los machos. Por lo tanto, la mayoría de los casos de poligamia incluye la emancipación de los machos y el desarrollo de la poliginia. Otras veces la proporción de los cuidados parentales es pareja entre los sexos, y en un pequeño porcentaje es el macho quien asume la totalidad de la incubación y del cuidado de la nidada, de manera tal que la hembra se emancipa y aumentan sus posibilidades de aparearse repetidamente.

En varias especies de aves, esta incubación de la nidada por parte de los machos preadapta a las especies para la posible evolución de la poliandria. La eficacia de las hembras aumenta a medida que los machos están sexualmente activos y disponibles para asumir la incubación de las nidadas adicionales. Un macho incubando se considera “no reproductor”, por lo tanto el OSR se desvía y las hembras compiten por el

acceso a los machos. El grado en que se desarrolle la poliandria depende de la intensidad de la selección sexual en las hembras y del potencial del medio para monopolizar parejas.

Un caso especial es el sistema que se observa en los ñandúes (*Rhea americana*), denominado poligamo-poliándrico. Se trata de un sistema particular en el cual los machos son polígamos copulando con varias hembras de su harén simultáneamente, en tanto que las hembras tienen un sistema de poliandria secuencial, copulando sucesivamente con diferentes machos.

¿Un nuevo papel de las hembras?

Investigaciones recientes relacionadas con los sistemas de cría, muestran que en muchas especies animales las hembras juegan un rol más activo del que se pensaba previamente, a través no sólo de la elección de la pareja sino también apareándose con más de un macho y seleccionando a las parejas “genéticas” separadamente de las parejas “sociales”. John D. Reynolds plantea que en esta nueva visión, la relativa disponibilidad de las parejas es determinada por la contribución parental, debido a que el sexo que más contribuye en el cuidado de las crías (generalmente las hembras) limita la reproducción del sexo opuesto.⁵⁷ Los apareamientos múltiples en el sexo que tiene la reproducción limitada por el sexo opuesto (generalmente los machos) ha sido anteriormente explicada y es fácil de entender. Los avances en el uso de los marcadores genéticos muestran que ambos sexos se aparean con más de una pareja. Frente a estos descubrimientos, lo que se denominaba “poliginia” es ahora “alta variación entre machos por el éxito en las fertilizaciones y frecuentes apareamientos múltiples en las hembras”. Esta visión de apareamientos múltiples permite entender mejor el sentido de los apareamientos repetitivos de un macho con la misma hembra, y también algunas adaptaciones masculinas como las complejas estructuras de la genitalia o realizar vigilancia sobre las hembras fertilizadas.

Se plantea una serie de hipótesis para explicar los múltiples apareamientos de las hembras tanto en el sentido de que la hembra reciba beneficios directos o genéticos para sus crías.

El Cuadro 2 de la página siguiente, resume estas variantes.

Selección sexual en vegetales

Cuando se menciona la selección sexual se asocia inmediatamente con animales, basado principalmente en todos los ejemplos vistos anteriormente. Aunque la mayoría de las investigaciones en torno a este tema se han realizado en vertebrados y artrópodos, también hay trabajos que ponen en evidencia la presencia de conflictos de intereses entre sexos y de diferentes formas de selección sexual entre los vegetales.

El principal mecanismo observado es “*scrambles*” entre polen para llegar a los estigmas y fertilizar los óvulos. Esta competencia favorece la atracción de polinizadores por inflorescencias conspicuas, esencias y néctar. Las ventajas selectivas de estos caracteres fueron advertidas por Darwin en 1862, en su libro *On the various contrivances by which orchids are fertilised by insects*. Del mismo extraemos lo siguiente:

57. Reynolds JD (1996): *Animal breeding systems*, TREE Special 2: 68-72.

“Las flores individuales que tuvieran las glándulas o nectarios más grandes y que segregaran más néctar serían visitadas con mayor frecuencia por los insectos y se cruzarían más a menudo; y así a la larga, serían las que prevalecerían. También las flores que tuvieran sus estambres y pistilos situados en relación con el hábito y tamaño de los insectos que las visitaran como para favorecer en algún grado el transporte del polen de flor serían igualmente favorecidas o seleccionadas.”⁵⁸



Figura 5.- Algunas plantas poseen flores extremadamente conspicuas. En *Rafflesia arnoldii* las flores de aproximadamente 1m de tamaño, con color y esencia que recuerda carne en putrefacción, son polinizadas por moscas carroñeras. Este género consiste en parásitos de enredaderas leñosas en la selva

húmeda.⁵⁹

CUADRO 2.- Diferentes hipótesis que intentan explicar los apareamientos múltiples en las hembras.⁶⁰

HIPÓTESIS	SE APLICA A LA MISMA O A DIFERENTES PAREJAS	EXPLICACIÓN
Beneficios directos		
• estimulación de la reproducción	misma o diferente	cópula o eyaculación estimula la ovulación
• garantía de fertilización	misma o diferente	asegura esperma adecuado
• acceso al alimento, regalos nupciales	misma o diferente	acceso a alimentos o nutrientes para la hembra durante el apareamiento
• cuidado parental para la camada en curso	misma	macho provee cuidado si está seguro de la paternidad
	diferente	machos adicionales proveen el cuidado
• obtención de camadas extra	diferente	en apareamientos sucesivos, los machos proveen el cuidado
• retención del macho	misma	copulas múltiples reducen la posibilidades de perder la pareja
• acoso de la pareja	misma o diferente	copular es menos costoso que

58. La revista *The American Naturalist* editó en 1994 un suplemento especial dedicado a este tema, donde se pueden encontrar los avances en este tema a cargo de diferentes investigadores, así como una importante revisión realizada por Mary Willson: *Sexual selection in plants: perspective and overview*, *Am. Nat.* 144: 13-39.

59. Tomado de Andersson M & Iwasa Y (1996): *Sexual selection*, *TREE (Trends in Ecology and Evolution) (Special Ecology and Evolution of sexual reproduction)* 2:53-58.

60. Modificado de Reynolds JD (1996). *Animal breeding systems*. *TREE, Special 2*: 68-72.

		resistirse
• valoración de la pareja	misma o diferente	cópula puede reflejar la calidad del macho
Beneficios genéticos		
• elección de paternidad	misma o diferente	devalúa esperma de otros machos elección del mejor esperma
• manipulación de la proporción sexual	diferente	en insectos haplodiploides, asegura el esperma adecuado
• evitación de defectos genéticos del esperma almacenado	misma o diferente	esperma viejo puede ser más propenso a defectos genéticos
• competencia espermática	misma o diferente	permitir al esperma de mejor calidad, descalificar a los rivales
• evitación de endocría	diferente	apareamientos con múltiples machos reducen la endocría
• hembras egoístas	misma o diferente	evitan que otras hembras obtengan machos de alta calidad
• correlación genética con los apareamientos múltiples en los machos	misma o diferente	hembras heredan la tendencia de los machos de aparearse frecuentemente

Selección sexual en el hombre

En el caso del hombre, Darwin sostiene en *The descent of man...* que la selección sexual ha sido sustancial en su evolución:

“Podemos llegar a la conclusión de que el mayor tamaño, la fuerza, el carácter belicoso, e incluso la energía del hombre, son cualidades que, comparadas con las de la mujer, fueron adquiridas en época primitiva (...) y aumentadas gracias a los combates que los machos libraron entre sí para asegurarse la posesión de las hembras.”

Algunos caracteres dimórficos, como la barba, y más en general todo el vello, fueron explicados por Darwin en base a la selección sexual:

“...parece que nuestros antepasados semisimios machos adquirieron la barba como adorno para atraer y seducir a las mujeres, y que lo transmitieron a su descendencia solamente masculina. (...) No es improbable que, por los mismos medios y con el mismo fin, las mujeres hayan modificado otros aspectos, como por ejemplo el de su voz más dulce y que se hayan hecho más bellas que el hombre.”

También aboga por un rol fundamental del mecanismo de selección sexual en el origen de las diversas razas:

“He llegado a la conclusión de que de todas las causas que han determinado las diferencias de aspecto exterior que existen en todas las razas humanas, y hasta cierto punto entre el hombre y los animales inferiores, la selección sexual ha sido la más activa y la más eficaz.”

Darwin concede un papel sustancial a la selección sexual en la evolución de las razas, decididamente rechaza que la selección natural haya tenido algún papel en su origen. Particularmente, con respecto al clima, dice que se correlaciona poco con el color de la piel para que constituya un agente de selección. Muchos autores recientes han criticado abiertamente estas ideas respecto del origen de las razas y su origen no adaptativo, entre ellos Robert Jastrow, quien manifiesta que Darwin le atribuyó a la selección sexual un papel desmedido, en especial respecto de la evolución humana.⁶¹ Para muchos de nosotros, la especie humana es la que merece mayor preocupación, pero el problema de la selección sexual en el hombre parece lejos de estar resuelto. Baste pensar en sus sistemas de apareamiento que son establecidos culturalmente, existiendo sociedades monogámicas y poligámicas, siendo la monogamia relativamente reciente en la historia de la especie humana.⁶² Del mismo modo, los patrones de belleza se han modificado culturalmente a lo largo de la historia; para entender e ilustrar esto último, simplemente podríamos recorrer a una buena pinacoteca, sea real o de las virtuales que ahora se nos ofrecen electrónicamente.

Agradecimientos

A Ciro Invernizzi y Graciela Izquierdo por la lectura crítica y comentarios.

Otras fuentes consultadas

Además de los trabajos citados al pie de página, los autores han consultado los siguientes:

- Andersson M (1994): *Sexual selection*, Princeton University Press, Princeton.
Gould SJ (1983): *The Panda's thumb*, Norton, N.Y. (En castellano: *El pulgar del panda*, Orbis, Madrid 1986)
Wiley RH (1994): *Errors, exaggeration, and deception in animal communication*, pp. 157-189 de Real LA (ed.): *Behavioral mechanisms in evolutionary ecology*, University of Chicago Press, Chicago.
Williams GC (1992): *Natural selection. Domains, levels and challenges*, Oxford University Press, Oxford.

61. Jastrow R (1984): *Charles Darwin. Textos fundamentales*, Altaya, Barcelona 1993.

62. Maynard Smith J (1962): *Sexual selection*, en Barnett SA (ed.): *A century of Darwin*, Heinemann Educational Books, Londres (En castellano: *Un siglo después de Darwin*, Alianza, Madrid 1983).