Capítulo 15

Sistemas de apareamiento y selección sexual

JUAN CARRANZA

15.1. Introducción

La tarea de producir descendientes mediante reproducción sexual, provoca una situación de conflicto entre los dos organismos que participan (macho y hembra). El individuo productor de gametos pequeños puede ser considerado como un auténtico parásito del productor de gametos grandes, ya que consigue producir descendientes aprovechando la energía procedente del otro. Este hecho, como vimos (capítulo 14), causa una disminución en las posibilidades de la hembra de producir descendientes a menos que sea capaz de conseguir que el macho invierta. Admitido el hecho de que los gametos son muy diferentes en tamaño, la cuestión relativa al posible equilibrio en la inversión se plantea con respecto a la inversión post-gamética o cuidado parental.

Ya citamos al hablar del costo del sexo que es la hembra la que tiende, en una mayoría de especies, a seguir aportando la mayor cantidad de inversión post-gamética. Pero ¿Por qué es esto así? La respuesta tiene de nuevo que ver con el tamaño y la diferente especialización de ambos gametos. El gameto femenino ha sido seleccionado, en el proceso de evolución de la anisogamia, para acumular nutrientes y esperar pasivamente la llegada de otro gameto. El gameto masculino, en cambio, se ha especializado en buscar al femenino ya que de ello depende el todo o nada de su éxito. Los avances evolutivos encaminados a «llegar hasta el otro» serán fuertemente favorecidos por la selección natural en los gametos masculinos. La estrategia femenina, por el contrario, se beneficiará de los avances evolutivos relacionados con el mantenimiento y protección del óvulo pero muy poco de algún avance que tuviese que ver con movilidad y búsqueda de otro gameto. Incluso aunque existiera tal beneficio, éste sería mucho más alto para los gametos masculinos. Es decir, la selección

En: Carranza, J. (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento.* Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres, pp. 363-406. 1994.

actuaría con más fuerza promoviendo la movilidad en los masculinos que en los femeninos. Todo esto no es ni más ni menos que la continuación de la selección divergente que dio lugar a las diferencias entre gametos y que cada vez amplifica más esas diferencias ya que los avances adquiridos hacen más beneficiosos nuevos avances en esa línea y menos cualquier otro en líneas diferentes.

En esta misma dirección, podrían resultar ventajosos para la hembra los cambios orientados a mantener los gametos dentro de ella (obligando al macho a la fecundación interna) de modo que aumente las posibilidades de supervivencia no sólo del óvulo sino del embrión en los primeros estadios del desarrollo.

La anisogamia, con los fenómenos asociados que estamos describiendo, provoca una situación asimétrica entre los dos sexos que hace que en una situación evolutiva de conflicto, en la que uno trata de ahorrar inversión a costa del otro, la hembra suela encontrarse en una posición menos favorable. Esto es debido a que desertar (dejar de invertir para que lo haga el otro) entraña el riesgo de que la cría no salga adelante porque el otro tampoco invierta. Para la hembra, que ha invertido más, esta pérdida conllevaría un costo mayor que para el macho (no por la inversión pasada sino porque ha gastado una parte mayor de su «presupuesto» y por tanto le queda menos). Esto es lo mismo que decir que los beneficios de desertar (esperanza de reproducción futura) serán mayores para el que haya invertido menos, lo que significa que la selección actúa con más fuerza favoreciendo esta estrategia en los machos que en las hembras. No obstante, aunque a primera vista el tema pueda parecer una guerra perdida para las hembras, esta impresión está lejos de la realidad como iremos viendo más adelante.

La situación de conflicto entre sexos en el cuidado parental puede analizarse a la luz de un modelo de teoría de juegos desarrollado por John Maynard Smith (1977), del cual nos ocuparemos más adelante (capítulo 16). Diremos aquí, no obstante, que a ambos participantes les interesa que la descendencia salga adelante, pero obtendrían más beneficios si la inversión necesaria la aporta el otro, ya que ese ahorro puede aumentar sus posibilidades de futura reproducción. Bajo este punto de vista, el desertar sería ventajoso para uno si el otro no hace lo mismo. Es decir el éxito de una estrategia depende de lo que haga el otro participante en el conflicto, y por esta razón el proceso funciona como una contienda que puede ser modelada mediante teoría de juegos.

Las condiciones ecológicas y la historia natural de cada especie modifican los parámetros que intervienen en el modelo resultando en situaciones en las que ambos progenitores cuidan a la descendencia, o bien lo hace uno solo de ellos, sea el macho o la hembra, o incluso no invierte ninguno en el cuidado parental. Esta situación va a ser determinante del sistema de apareamiento que resulte.

15.2. Sistemas de apareamiento

El conjunto de estrategias e interacciones sociales que ocurren entre los individuos de una población sexual y que forman el contexto dentro del cual tiene lugar la unión de los gametos se denomina sistema de apareamiento.

Tradicionalmente se reconocen tres tipos básicos de sistemas de apareamiento: monogamia, poligamia y promiscuidad. La monogamia es un sistema en el cual machos y hembras se aparean únicamente con un individuo del sexo opuesto durante al menos una estación de reproducción. El lazo entre ambos puede tener una duración variable, desde sólo una estación reproductora hasta toda la vida. Un sistema polígamo supone el apareamiento de un individuo con varios del sexo opuesto. Si los machos son los que se aparean con varias hembras se denomina poliginia y en caso contrario poliandria. La promiscuidad se refiere a aquellos sistemas en los cuales cada individuo puede aparearse con varios del otro sexo y estos apareamientos ocurren de un modo más o menos aleatorio. Tanto el término con el que se le denomina como la propia existencia de este último están sujetos a controversia, ya que parece que cualquier sistema analizado en detalle presenta unos patrones de apareamiento no aleatorios.

15.2.1. La Ecología de los Sistemas de Apareamiento

El medio ambiente en el cual un animal desarrolla sus actividades condiciona qué estrategias de comportamiento deber adoptar. Orians (1969) y Emlen y Oring (1977) sugirieron que ciertos factores del medio eran los responsables del grado en que los individuos de un sexo pueden monopolizar a los de otro frente a los rivales del propio sexo, es decir del potencial del medio para la poligamia. Los dos principales factores que favorecen la poligamia, por ejemplo para los machos, son:

1. La distribución espacial de las hembras.
2. La asincronía en el celo entre las hembras.

Si las hembras tienden naturalmente a acumularse espacialmente, debido por ejemplo a la distribución en acúmulos de los recursos alimenticios o a un alto tamaño óptimo de grupo, los machos podrán más fácilmente monopolizar a un acúmulo de hembras, y con ello obtendrán más beneficio, proporcional al número de hembras que lo integran.

Si la mayor parte de las hembras entran en celo a la vez, el tiempo que tarda un macho en completar el apareamiento con una hembra supone una parte mayor del tiempo total en que hay hembras disponibles. Esto significa que mientras él fecunda a una hembra, otras hembras sexualmente activas pueden estar siendo fecundadas por otros machos. Por tanto la asincronía favorece la poligamia, pero hasta un cierto límite. Una

asincronía total hace que la tasa a la cual se encuentran hembras receptivas por unidad de tiempo sea muy baja, con lo cual el costo para el macho de mantenerse activo defendiendo el acúmulo de hembras resulta muy alto.

La influencia de la distribución temporal de las hembras receptivas puede ilustrarse con dos ejemplos de anfibios. El sapo común (*Bufo bufo*) tiene una reproducción denominada explosiva, en la cual todos los apareamientos ocurren en un intervalo de aproximadamente una semana. Esto significa que un macho sólo tiene tiempo para fecundar la puesta de una hembra o como mucho de dos. Sin embargo en la rana toro americana (*Rana catesbiana*), los apareamientos ocurren durante una estación que dura varias semanas, de modo que algunos machos que están situados en lugares más atractivos para las hembras que van a realizar las puestas pueden aparearse hasta con 6 hembras (Wells, 1977).

Los factores ecológicos expuestos, si bien son los más generales, no son los únicos que afectan. Recordemos los parámetros que intervienen en el modelo de Maynard Smith de conflicto sexual. La necesidad de cuidado parental puede ser por ejemplo un factor determinante en contra de la poligamia, a pesar de que en el medio exista potencial para ella.

Pasemos ahora a analizar un poco más en detalle los distintos sistemas de apareamiento.

15.2.2. Monogamia

Los dos progenitores pueden dedicarse al cuidado de la prole cuando las condiciones ecológicas no proporcionan a los machos oportunidades para monopolizar varias hembras, cuando las probabilidades de supervivencia de las crías aumentan mucho mediante el cuidado biparental, o cuando los beneficios esperados de intentar apareamientos múltiples para los machos sean pequeños.

No sólo el ambiente, sino también razones biológicas que podemos denominar los historiales o ciclos vitales de cada especie, influyen en los parámetros anteriores. Así, en taxones como por ejemplo mamíferos, una buena parte de los cuidados están a cargo de la hembra sin que el macho pueda aportar mucho durante la gestación y lactancia, de modo que se favorece el cuidado uniparental y la deserción del macho, y como consecuencia la poliginia. En aves altriciales o nidícolas, por el contrario, el éxito suele depender de las tasas con que el alimento es suministrado al nido, con lo cual un aporte por parte de los dos progenitores se traduce en un aumento considerable de los beneficios. En la especie humana, la receptividad continua y el estro no aparente de la hembra, se han interpretado como mecanismos para confundir al macho en cuanto al momento en que la hembra es fértil. Esto tendría como consecuencia que

el macho no puede prever cuándo serán efectivas las cópulas extra-pareja y por lo tanto disminuye el beneficio esperado de esa estrategia (Halliday, 1980).

15.2.3. Poliginia

Cuando los machos tienen una cierta potencialidad de acceder a más de una hembra, unos conseguirán aparearse con varias y otros quizás con ninguna, es decir se produce una determinada varianza en el número de hembras por macho, lo cual se conoce como grado de poliginia.

Las estrategias mediante las cuales los machos monopolizan hembras pueden ser de distinto tipo:

Defensa de recursos

Cuando los recursos que necesitan las hembras durante la época de apareamiento son limitantes y no están distribuidos uniformemente, las hembras se concentrarán en las áreas ricas en recursos. Los machos pueden aprovechar esta circunstancia. Si consiguen hacerse dueños de un territorio rico es esperable que puedan aparearse con las hembras que utilicen ese territorio. De este modo, por ejemplo, se aparean muchos antílopes africanos, defendiendo territorios en áreas ricas en hierba (Gosling, 1986) y los gamos (*Dama dama*) y ciervos (*Cervus elaphus*) en determinadas áreas de la Península Ibérica (Álvarez *et al.*, 1990; Carranza *et al.*, 1990). Los indicadores de la miel (*Indicator xanthonotus*) defienden colmenas donde las hembras van a comer. Algunos machos pueden de este modo aparearse hasta con 18 hembras mientras otros no se aparean con ninguna (Cronin y Sherman, 1977).

Los recursos que las hembras necesitan no tienen por qué ser únicamente alimento. Las marmotas (*Marmota flaviventris*) defienden madrigueras-nido (Downhower y Armitage, 1971), y los tordos de alas rojas (*Agelaius phoeniceus*), por ejemplo, defienden lugares apropiados para construir el nido (Holm, 1973).

Si el número de hembras que un macho consigue depende de los recursos que hay en su territorio, esto es lo mismo que decir que las hembras se distribuirán por los territorios de acuerdo con los recursos y con la cantidad de hembras que ya existan, con las cuales tendrán que compartirlos. Si imaginamos una serie de hembras que van llegando a los territorios, la primera iría al mejor territorio, y la siguiente iría a otro si la cantidad de recurso de éste es mayor que el 50% de la del primero, y así sucesivamente. Orians (1969) elaboró un modelo denominado «umbral de la poliginia» que simula esta situación (fig. 15.1).

De él se desprenden las siguientes predicciones:

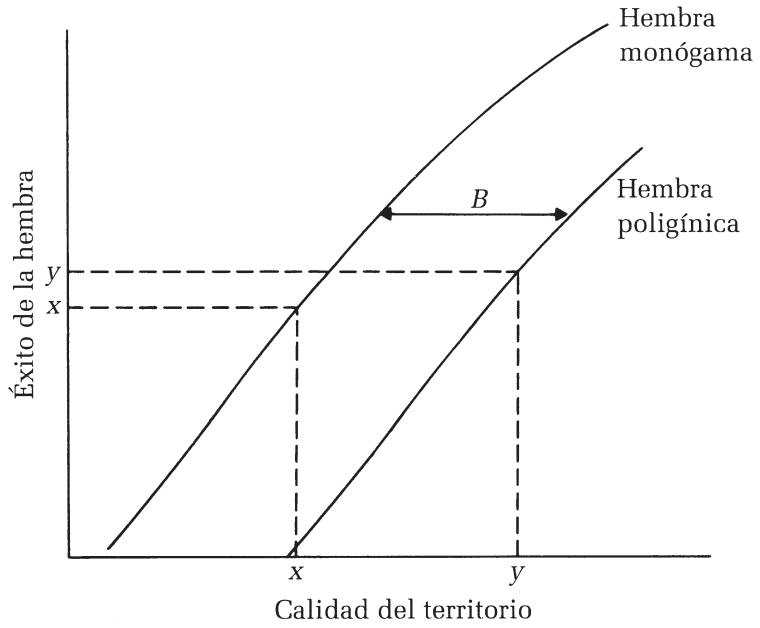

Figura 15.1.–Umbral de la poliginia (de Orians, 1969). El modelo asume que el éxito reproductivo de una hembra que llega al territorio de un macho depende positivamente de la calidad del territorio. Por otro lado, una segunda hembra que llega a un territorio deberá compartir los recursos con la hembra que se estableció previamente, con lo cual se enfrenta a una decisión entre establecerse sola en otro territorio de menor calidad, o compartir el territorio de más calidad. La figura muestra dos curvas paralelas que representan el modo en que crece el éxito reproductivo de la hembra con la calidad del territorio, según que la hembra esté sola (hembra monógama) o comparta el territorio con otra (hembra poligínica). Por ejemplo una hembra haría mejor estableciéndose como segunda hembra en un territorio de calidad Y que como única hembra en uno de calidad X. La diferencia mínima entre calidad de territorios que favorece la poliginia es el umbral B.

1. La poliginia será más frecuente e intensa cuanto más acumulados estén los recursos ya que las diferencias entre la calidad de los territorios serán más marcadas.
2. La calidad del territorio influye positivamente en el número de hembras con las que el macho se aparea.
3. La hembra que decide aparearse con un macho ya apareado debe conseguir al menos los mismos beneficios que si se aparease con un macho libre (fig. 15.2).

No sólo los recursos en sí mismos pueden proporcionar al macho la manera de controlar el acceso a las hembras. Aunque los recursos no estén concentrados y no sean defendibles, puede ocurrir que existan determinadas zonas de paso por donde las hembras acuden a las áreas de recursos. La defensa de estas zonas de paso es una variante de este mismo

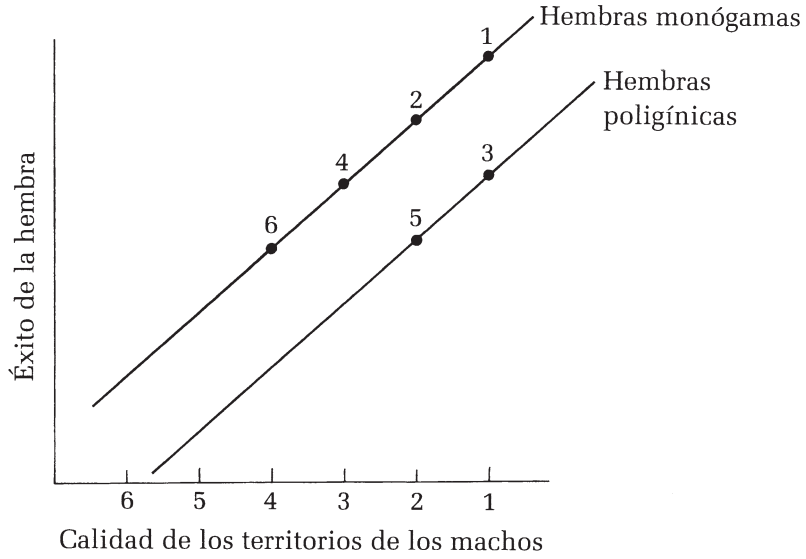

Figura 15.2.–Un ejemplo de cómo hembras sucesivas deberían decidir establecerse en territorios de diferente calidad (del 1 al 6 en el eje horizontal). Los números sobre las rectas paralelas indican el orden en que se esperaría que seis hembras se establecieran. En este caso, dos de los machos serían poligínicos (1 y 2), dos serían monógamos (3 y 4) y dos no se aparearían (5 y 6) (Garson *et al*., 1981).

sistema, y ocurre por ejemplo en determinadas poblaciones de topi (*Damalis cus lunatus*) o de cebra de Grevi (*Equus grevyi;* Owen-Smith, 1977) o incluso en alguna población de ciervo común (*Cervus elaphus;* Carranza, 1992).

En especies en las que los grupos son muy pequeños o incluso los animales suelen mantenerse aislados unos de otros (animales denominados «solitarios» en contraposición a los llamados «sociales»), los machos difícilmente pueden basar su apareamiento en algún tipo de concentración de hembras, y una posible estrategia puede consistir en defender un área suficientemente grande que incluya las áreas de campeo de varias hembras (o parte de estas áreas). Este parece ser el caso por ejemplo del lince (*Lynx pardina*), por citar una especie ibérica, además de muchas especies de monos cercopitécidos (Clutton-Brock y Harvey, 1977). Estos sistemas, por razones obvias de costo de defensa de un territorio conforme aumenta el tamaño de éste, no suelen producir altos grados de poliginia.

En esta amplia categoría que denominamos poliginia basada en la defensa de recursos, podríamos incluir también los llamados «regalos nupciales» que se tratarán más adelante, tales como presas que el macho captura y ofrece a la hembra durante el apareamiento. El número de apareamientos será proporcional a la cantidad de recursos (número o tamaño de las presas, etc.) que el macho consiga para ofrecer a las hembras.

Defensa de hembras

Cuando los movimientos y uso del espacio por parte de las hembras no proporcionan lugares estratégicos defendibles, los machos pueden optar por seguir a los grupos de hembras. El tamaño de estos grupos de hembras es una variable importante, ya que repercute en el éxito reproductivo que un macho esperaría obtener mediante la estrategia de seguir y defender uno de estos grupos o harenes. Si los grupos son pequeños, puede ser más interesante moverse de un grupo a otro asociándose a las hembras en estro, como ocurre por ejemplo en *Ovis canadensis* o en el elefante africano *Loxodonta africana.* Si, por el contrario, los grupos son grandes, los machos los defenderán de otros machos durante un período más prolongado. La duración de esta defensa es muy variable y permite distinguir al menos dos tipos de harenes:

A) *Harenes estacionales*: Si las hembras entran en estro durante una estación determinada, los machos tenderán a defender harenes solamente durante esa estación de reproducción. Este es el caso del ciervo (*C. elaphus;* Clutton-Brock *et al.*, 1982) o del elefante marino (*Mirounga angustirostris;* Le Boeuf, 1972). El poseedor de uno de estos harenes estacionales suele agotar sus energías durante la estación de apareamientos, de modo que el resto del año lo emplea básicamente en recuperar las fuerzas para invertirlas de nuevo de golpe en el siguiente celo.

B) *Harenes permanentes*: Si el estro de las hembras no se concentra en una estación particular, los machos pueden asociarse a un grupo de hembras y defenderlo durante toda su vida reproductora. Este sistema ocurre por ejemplo en babuinos como *Papio hamadryas* y *Theropithecus gelada* (Dunbar, 1984). Un sistema parecido a éste es el formado por grupos numerosos de hembras a cada uno de los cuales se asocian varios machos en lugar de uno como en los harenes típicos. Estos machos asociados a un grupo de hembras compiten entre ellos por las hembras del grupo, y suelen mantener una jerarquía de dominancia que los ordena en cuanto al acceso a los apareamientos. Los grupos con varios machos ocurren por ejemplo en babuinos *Papio anubis* (Altmann *et al.*, 1988), en el búfalo *Syncerus caffer* (Sinclair, 1977), etc.

Leks

El sistema tipo lek es uno de los sistemas de apareamiento más enigmáticos, y del cual permanecen sin respuesta gran número de interrogantes. En este sistema los machos no defienden ni recursos ni hembras. En lugar de eso establecen pequeños territorios desde los cuales llaman la atención de las hembras tratando de atraerlas hacia ellos. Esos territorios suelen estar agrupados, de modo que al conjunto o acúmulo de territorios se le denomina lek. Los territorios no contienen recursos que las hembras puedan obtener, de modo que las hembras van a ellos únicamente para

copular, y los machos no proporcionan recursos ni cuidado parental, sino únicamente genes (Bradbury, 1981; Balmford, 1991).

Especies como los manaquines (*Manacus m. trinitatus*; Lill, 1974), los gallos de artemisa (*Gentrocercus urophasianus*; Gibson y Bradbury, 1985), las avutardas (*Otis tarda*, Hidalgo y Carranza, 1990; fig. 3), murciélagos como *Hypsignatus monstrosus* (Bradbury, 1977), antílopes africanos como el topi (*Damaliscus lunatus*; Gosling y Petrie, 1990) o el kob de uganda (*Adenota kob*; Balmford, 1990), determinadas poblaciones de gamo (*Dama dama*; Clutton-Brock *et al.*, 1988b), etc., suelen aparearse de este modo.

El apareamiento en lek provoca una serie de preguntas, de casi todas las cuales podemos decir que no existe por el momento una respuesta firmemente consolidada. Trataremos de revisar brevemente estas preguntas y sus posibles respuestas.

1) *Origen de los leks.* ¿Por qué existe el sistema lek en determinadas especies o poblaciones y no en otras? ¿Qué condicionantes ecológicos, sociales, etc. provocan su aparición?

Parece ser que la aparición de lek va asociada a altas densidades de población, a grupos muy grandes de hembras, en definitiva a altas concentraciones de animales (revisión en Clutton-Brock, 1989). Esto puede ir asociado a un alto costo de defensa de hembras o de recursos por parte de los machos debido al alto nivel de competencia (Foster, 1983). Esto es lo mismo que decir que cuando los recursos o las hembras no

Figura 15.3.–Grupo de machos de avutarda durante la época de apareamiento. En algunos de ellos se observa el típico comportamiento de exibición de cortejo llamado rueda. En el centro y en la parte derecha de la foto se aprecian dos hembras de menor tamaño que los machos. Foto: Sebastián J. Hidalgo de Trucios.

son defendibles (por ejemplo porque resulta muy costoso hacerlo), puede aparecer otra estrategia consistente en atraer a las hembras desde puntos concretos, fuera de la zona de alta competencia, lo que daría lugar al lek. Sin embargo no todos los leks ocurren en situaciones de alta densidad. ¿Es posible que la situación contraria, es decir, baja densidad, pequeño tamaño de los grupos de hembras, uso del espacio no predecible, etc., condiciones todas ellas que hacen en conjunto que ni las hembras ni los recursos sean defendibles, den lugar igualmente a estrategias tipo lek? Existen ciertos indicios de que esto puede ser así para algunas especies (Gibson y Bradbury, 1986; Carranza *et al.*, 1989), pero una comprobación firme está aún por aparecer.

2) *Acúmulo de machos*. ¿Por qué los machos se agregan en el lek en lugar de defender territorios aislados?

Bradbury y Gibson (1983) proponen las siguientes hipótesis:

1. Los machos se agregan para minimizar el riesgo de ser predados.
2. Para aumentar su eficacia en atraer hembras.
3. Se agregan porque los lugares idóneos para atraer a las hembras son limitados.
4. Los machos se colocan en lugares donde mayor número de hembras pueden pasar («puntos calientes»).
5. Los machos se agregan porque las hembras prefieren aparearse en esos acúmulos de machos (ya sea porque así pueden comparar entre ellos y elegir a uno, etc.).

La incidencia de la primera razón podría ser muy variable según la presión de predación. En algunos casos estudiados parece que su importancia es mínima (Bradbury *et al.*, 1989). La segunda podría explicar la presencia de machos subordinados en el lek tratando de conseguir algunas de las hembras atraídas por los dominantes (teoría del «emisor caliente» o «hotshot», Bechler y Foster, 1988). La tercera y la cuarta responderían mejor a la cuestión de dónde se establecen los leks, y si estos lugares son escasos varios machos tendrían que utilizar el mismo lugar. En cualquier caso esta cuestión merece tratamiento aparte y nos ocuparemos de ella después. La quinta puede ser una explicación válida, ya que si las hembras sólo aceptan aparearse en esos acúmulos, los machos aislados no tendrán éxito. En cualquier caso no proporciona ninguna explicación relacionada con beneficios directos para los machos, derivada de los condicionantes ecológicos, sino una consecuencia de los beneficios que obtienen las hembras. Estos beneficios que las hembras podrían obtener pueden ser de distinto tipo, y los trataremos en la siguiente cuestión.

3) ¿Por qué las hembras prefieren aparearse en los leks?

Se han sugerido cinco razones (revisión en Clutton-Brock 1989).

1. El aumento en la señal de atracción de hembras, producida por un conjunto de machos, provoca que la mayor parte de las hembras se dirijan hacia allí.
2. La presencia de otros animales (los machos), reduce las probabilidades de las hembras de ser predadas.
3. De ese modo obligan a los machos a apartarse de las zonas donde normalmente las hembras se alimentan, y evitan así su competencia.
4. Las hembras se benefician de la posibilidad de comparar y elegir de entre los machos.
5. Las hembras fuera del lek sufren el acoso de numerosos machos subordinados. El lek proporciona un lugar seguro donde las hembras pueden aparearse sin ser perseguidas por numerosos machos. Incluso, al estar los territorios agrupados, si son expulsadas de uno pueden refugiarse en el contiguo.

Es posible que muchas de estas explicaciones estén implicadas en cada caso concreto, pero algunas son probablemente más importantes que otras. En este sentido, la última parece ser la que podría jugar un papel más importante al menos en ungulados (Clutton-Brock, 1989; Clutton-Brock *et al.*, 1993). Además podría explicar por qué en las situaciones de alta concentración de animales, con el consiguiente aumento de la competencia, al no ser los machos capaces de defender con efectividad un territorio donde las hembras están seguras, éstas no se aparean en esas condiciones y optan por aceptar apareamientos únicamente en lugares seguros, fuera del área de alimento donde confluyen gran cantidad de animales.

Según lo visto hasta aquí, el lek aparecería principalmente debido al interés de las hembras en aparearse en un área fácil de localizar (razón número 1) o segura fuera del acceso de machos jóvenes (5), cuando ni recursos ni hembras pueden ser defendidos con efectividad por los machos, y crecería en tamaño debido a la unión de territorios «satélites» de machos subordinados que tratarían de acceder a algunas de las hembras atraídas al lek, con lo cual a su vez aumenta el tamaño del área libre de acoso (5), o se refuerza el poder general de atracción (1).

4) ¿Por qué los leks se forman en determinados lugares? ¿Qué características hacen de esos lugares los idóneos?

Probablemente sean múltiples y variables, y ejerzan su influencia conjuntamente. Trataremos de comentar algunos:

1. En un lek los machos emiten señales que pretenden atraer a las hembras. Esas señales pueden utilizar canales visuales, acústicos, etc., por lo que es esperable que las características físicas (p. ej., topográficas) del lugar ejerzan una influencia en la efectividad con que la señal llega hasta las hembras.

2. Si tenemos en cuenta el acoso de los machos jóvenes expuesto anteriormente, es esperable que los leks no se coloquen en las zonas muy utilizadas para otros fines (p. ej., alimentación), aunque quizás sí cerca de ellas para que la señal llegue a las hembras receptivas.
3. Un acúmulo de machos situado en una zona de paso de hembras (punto caliente), puede ser más efectivo a la hora de conseguir atraer hembras. Los leks podrían colocarse en zonas de paso. Pero, hasta qué punto esto sería un lek verdadero o más bien la defensa de paso a los recursos que comentábamos más arriba. La diferencia clave radica en la distribución de los apareamientos entre los territorios. Si los territorios más exitosos del lek lo son por estar situados en los puntos de mayor tráfico de hembras hacia los recursos, el sistema debe considerarse defensa de recursos. Si por el contrario, la circunstancia de que exista paso de hembras hacia los recursos hace que las hembras lleguen al lek, pero una vez allí su apareamiento no está condicionado por la proximidad a las vías de paso o por cualquier otra razón ecológica, sino que viene determinado por el macho en sí, entonces el sistema debe ser considerado tipo lek. Esta disyuntiva suele ser difícil de resolver y requiere a menudo de experimentación. En el gamo (*Dama dama*) por ejemplo, se ha comprobado que en determinados «leks» la distribución de apareamientos responde al primero (Apolonio *et al.*, 1990) o al segundo caso (Clutton-Brock *et al.*, 1989), por lo que parece que deberían considerarse como defensa de recursos o verdadero lek, respectivamente (Carranza, 1992).

15.2.4. Poliandria

Se entiende por poliandria aquel sistema en el que una hembra se aparea con varios machos. La poliandria es mucho más rara que la poliginia porque por lo común la mayor parte de la inversión parental la realizan las hembras, y los machos pueden por tanto beneficiarse más que ellas de conseguir múltiples apareamientos. No obstante hay algunas especies en las que la hembra ha conseguido hacer que el macho invierta más que ella y por tanto ella puede aumentar el número de crías si consigue que sean varios los machos que inviertan. El macho ahora se convierte en el recurso escaso por el que las hembras compiten. Los papeles típicos de macho y hembra se invierten, e incluso las hembras desarrollan caracteres sexuales secundarios fruto de la competencia por los machos.

La poliandria se ha desarrollado principalmente en aves. Existen situaciones evolutivas que podemos reconocer como intermedias, por ejemplo en *Calidris alba* y *C. teminckii* (Oring, 1982). En estas especies la hembra produce dos puestas la primera de las cuales la deja a cargo del

macho y la segunda la incuba ella. Para pasar de las «puestas dobles» a la poliandria basta con que la hembra deje la segunda puesta también a otro macho, y así sucesivamente. Este es el caso de *Actitis macularia*, *Jacana spp*, etc. En estas especies las hembras pueden defender territorios que incluyen los territorios de varios machos a los que van dejando con sucesivas puestas. Las hembras compiten activamente por los machos al principio de la época de cría y son como consecuencia de mayor tamaño que aquellos (Oring, 1982).

15.2.5. Variabilidad intraespecífica en las estrategias de apareamiento

Hasta aquí hemos hablado de sistemas de apareamiento como algo característico de una especie o al menos de una población. Con referencia a esta idea hemos de hacer dos puntualizaciones. La primera es que como toda clasificación, la de los sistemas de apareamiento es algo en cierto modo artificial, de manera que se pueden encontrar ejemplos intermedios en el gradiente continuo que conecta cada una de las categorías que hemos definido en nuestra clasificación. La segunda observación va un poco más allá, y se refiere a que en realidad lo que ocurre en la naturaleza y que llamamos sistema de apareamiento no es ni más ni menos que un conjunto de estrategias, como de hecho definimos al principio, de manera que cada individuo en la población podría adoptar una estrategia diferente según resulte más ventajoso en sus condiciones particulares. Esta variabilidad intraespecífica, y las condiciones que favorecen la aparición de las distintas estrategias, es el tema que analizamos en este apartado.

Variabilidad en las condiciones ecológicas

Entre poblaciones, o incluso entre áreas concretas del biotopo ocupado por una población, las estrategias óptimas de apareamiento pueden ser diferentes de acuerdo con las condiciones ambientales particulares. Incluso un mismo animal puede elegir distintas estrategias dependiendo de condiciones concretas. Los machos de la mariposa *Pararge aegeria* defienden los puntos de sol dentro del bosque, desde los cuales atraen a las hembras. El valor estratégico de estos puntos radica en que destacan enormemente al macho con respecto al conjunto sombrío del interior del bosque, pero carecerían de valor en un ambiente predominantemente soleado. En efecto, cuando los mismos machos buscan hembras en las copas de los árboles, no se comportan como territoriales sino que patrullan continuamente buscando hembras (Davies, 1978).

Las estrategias de apareamiento de *Cervus nippon*, *Cervus elaphus*, o *Dama dama* van desde defensa de harenes o de territorios hasta incluso lek en el caso del último, dependiendo de los condicionantes ecológicos de cada área (Miura, 1984; Langbein y Thirgood, 1989; Carranza *et al.*,

1990). El ciervo en ecosistemas mediterráneos adopta la defensa de territorios en lugar de defender harenes móviles cuando la concentración de hembras en el área utilizada por un determinado macho está por encima del valor promedio en la población (fig. 15.4; Carranza *et al.*, en prensa).

Lo mejor dentro de lo malo

A veces la variabilidad que se observa en las estrategias de apareamiento puede ser debida a que parte de los individuos no son capaces de desarrollar con éxito la estrategia óptima. Por ejemplo pueden no ser capaces de defender con éxito un territorio porque son expulsados por otros individuos más fuertes, etc. como ocurre por ejemplo con los llamados machos satélites de numerosas especies que defienden harenes o territorios. Estas estrategias producen menores beneficios que las estrategias principales. Los machos satélites de la rana toro americana (*Rana catesbiana*; Howard, 1978) o los elefantes marinos (*Mirounga angustirostris*; Le Boeuf 1974) son ejemplos en los cuales se han medido estas diferencias en éxito de apareamiento entre estrategias. Los machos de sapo corredor (*Bufo calamita*) que se comportan como satélites obtienen por término medio el 50% de las hembras que son atraídas por el vecino cantor. Dado que el número de hembras atraídas depende de la intensidad del canto, un macho obtendrá el mismo número de hembras cantando

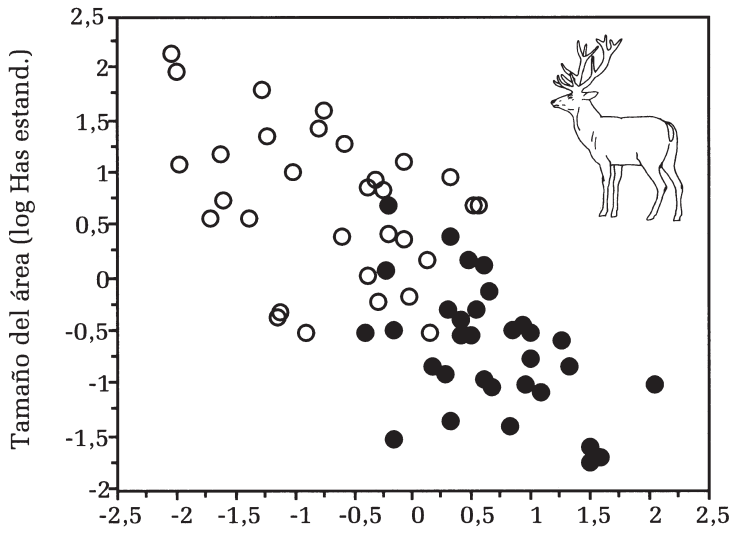

Figura 15.4.–Territorialidad en el ciervo en ambiente mediterráneo. En la figura se representa el tamaño del área de actividad del macho durante el celo, frente a la concentración de hembras en ese área (estandarizada con respecto a la media). Aquellos individuos en áreas de alta concentración de hembras defienden el área, es decir son territoriales (círculos negros), mientras que los demás (círculos huecos) defienden directamente hembras formando harenes más o menos móviles (de Carranza *et al.*, en prensa).

o colocándose como satélite de otro cuya intensidad de canto sea el doble que la suya. Arak (1988) mostró cómo esta sencilla regla podía predecir si un macho sería cantor o satélite (fig. 15.5).

Como es frecuente, en ambas especies los machos cambiarán a las estrategias principales conforme alcancen edad y tamaño suficientes para ello. Estas estrategias de segundo orden pueden estar relacionadas también con individuos menos aptos que nunca llegan a adoptar con éxito otra más beneficiosa, pero en cualquier caso la manera de obtener el máximo éxito reproductivo a lo largo de la vida puede ser: adoptar estrategias secundarias mientras se alcanza una edad y desarrollo suficientes como para poder, entonces, adoptar con éxito las estrategias óptimas.

Estrategias alternativas en equilibrio evolutivo

A veces el éxito de una estrategia depende de las estrategias utilizadas por los demás individuos. La estrategia de algunos anfibios de comportarse como satélite de territorios no tendría sentido si no existiesen machos territoriales. Incluso si el número de territoriales fuese muy

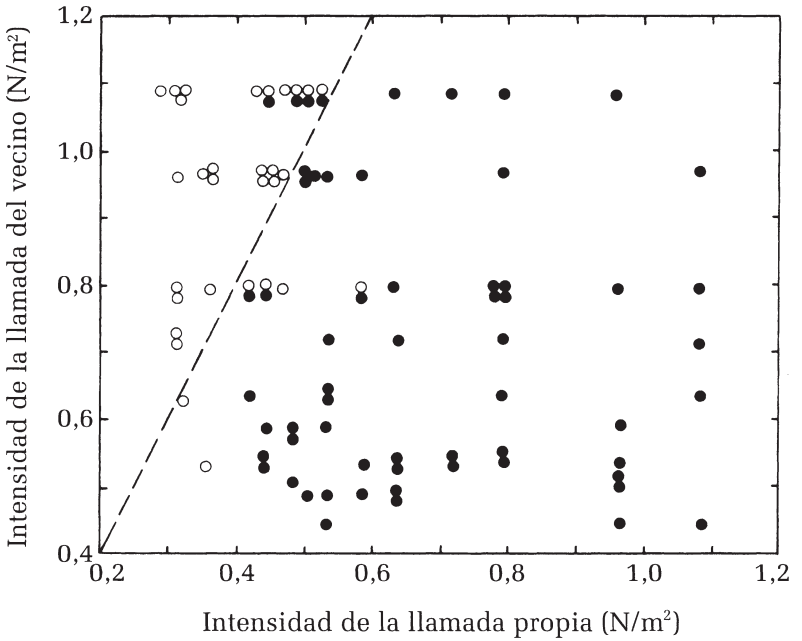

Figura 15.5.–Los machos de sapo corredor (*Bufo calamita*) deciden cantar o situarse como satélites de otro macho vecino en función de sus propias capacidades para emitir un sonido potente y de cómo de potente sea el sonido de su vecino. Dado que como satélites pueden conseguir en promedio el 50% de las hembras atraídas por el vecino cantor, se comportarán como tales (satélites: círculos huecos) cuando la intensidad del canto del vecino (eje vertical) sea más del doble que la suya propia (eje horizontal) (de Arak, 1988).

alto con respecto al de satélites, podría ocurrir que, en promedio, ambas estrategias fuesen igual de exitosas. Cuando en estos casos se establece un equilibrio en el número de individuos que adoptan cada estrategia de modo que los beneficios asociados a cada una de ellas se igualan, se suele hablar de estrategias alternativas en equilibrio evolutivo, o simplemente estrategias alternativas.

Por ejemplo en el salmón del Pacífico (*Oncorhynchus kisutch*) existen machos grandes, que alcanzan la madurez sexual a los tres años, y machos pequeños que maduran al año. Los machos grandes luchan por la defensa de territorios donde las hembras realizan las puestas. Los machos pequeños, crípticos y sin caracteres sexuales secundarios desarrollados, tratan de pasar desapercibidos y fertilizar los huevos escabuyéndose entre los territorios. Las dos estrategias parecen responder a bases genéticas diferentes y se mantienen en equilibrio dependiente de la frecuencia: cuando los animales que realizan una de las estrategias se hacen muy numerosos su éxito disminuye, es decir dejan menos descendientes, con lo cual disminuye la frecuencia relativa de esa estrategia en la población y se mantiene el equilibrio (fig. 15.6; Gross, 1985).

En el pez *Lepomis macrochirus*, habitante de los lagos de Norteamérica, existen machos grandes que defienden territorios, machos pequeños que roban fertilizaciones sin ser vistos, y machos intermedios con coloración de hembras (travestis) que se hacen pasar por hembras y tratan así de fer-

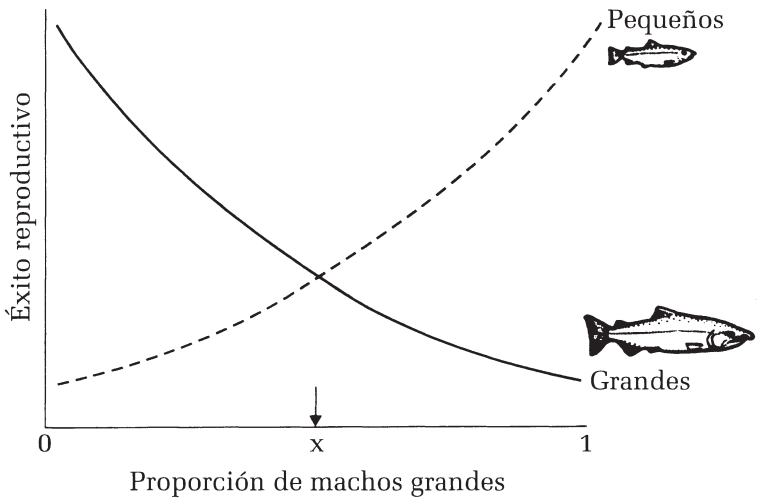

Figura 15.6.–Relación hipotética entre el éxito de las dos estrategias (machos grandes: defender territorios; machos pequeños: escabullirse y fertilizar por sorpresa) empleadas por los machos de salmón del pacífico (*Oncorhynchus kisutch*) en función de la abundancia de una de ellas, en concreto de la proporción de machos grandes (de hocico de garfio) en la población. La flecha indica el punto de equilibrio, en el cual existe una proporción de ambas estrategias tal que el éxito esperado de ambas es idéntico (de Krebs y Davies, 1993).

tilizar algunas puestas. Las diferencias, de nuevo, parecen ser genéticas y en equilibrio polimórfico (fig. 15.7; Gross y Charnov, 1980).

Las estrategias alternativas no tienen forzosamente que corresponder a genotipos alternativos. El equilibrio entre dos estrategias puede alcanzarse también si cada individuo de la población adopta ambas opciones de modo que al final la frecuencia de ambas decisiones está en equilibrio estable (recordemos que la ESS mixta del juego halcones/palomas podía alcanzarse también de este modo; capítulo 9). Las avispas excavadoras (*Sphex ichneumoneus*) ponen huevos en madrigueras que o bien excavan por ellas mismas o bien ocupan una vez vacías tras fallidos intentos reproductivos de otras, etc. Excavar una madriguera supone un costo importante. Por otra parte, ocupar una puede significar que no esté realmente vacía y haya que disputársela a su ocupante mediante una lucha. El éxito de cada estrategia es claramente dependiente de la frecuencia de la otra, como ocurría en el juego halcón/paloma. Brockmann *et al.* (1979) midieron la frecuencia relativa y los beneficios de cada estrategia, encontrando que ambas estaban en equilibrio con similares beneficios netos. En este caso no existe una proporción de individuos excavadores, sino una frecuencia con que cada individuo excava o intenta ocupar otras madrigueras.

Cambio de sexo como estrategia alternativa

Algunos animales tienen la facultad de cambiar de sexo a lo largo de su vida de modo que pueden adoptar una u otra estrategia en el momento en que les resulta más favorable.

En muchas especies de peces de coral ocurren estos cambios, hacia uno u otro sexo, en base a lo siguiente: Para las hembras existe un aumento

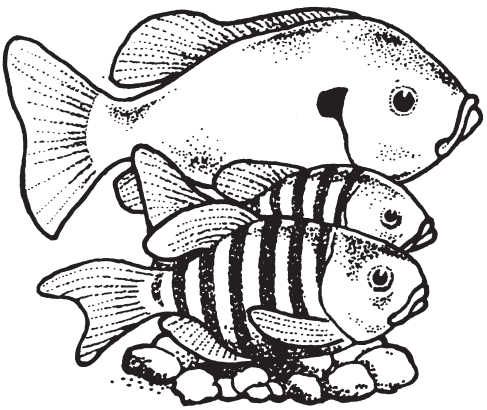

Figura 15.7.–Macho territorial de *Lepomis macrochirus* (arriba) fecundando la puesta de una hembra (abajo), mientras otro macho con apariencia de hembra (travesti; en el centro) engaña al macho y trata de fertilizar la puesta (de Slater, 1985).

de la fecundidad (número de huevos que pueden poner) con la edad (con el tamaño). Si existe competencia intensa entre los machos el éxito reproductivo de éstos será alto cuando son grandes (es decir de más edad), lo cual ocurre en la mayoría de las especies. Si la competencia no es intensa puede que los beneficios de ser macho no crezcan tanto con la edad (fig. 15.8). El pez de las anémonas *Amphiprion akallopisos* corresponde a este tipo. En una anémona con la que vive en simbiosis sólo hay espacio para un par de estos animales, con lo cual existe una monogamia determinada por el medio. La productividad de la pareja depende más de la capacidad de la hembra de poner huevos que del macho. Si experimentalmente quitamos la hembra en una de estas parejas, otro individuo generalmente más pequeño, se unirá al macho que ha quedado, el cual cambiará a hembra quedando el nuevo como macho (Warner, 1975; Fricke y Fricke, 1977; Fricke, 1979).

15.3. Selección sexual

Una vez introducido el contexto en el que ocurre la reproducción sexual, podemos tratar de identificar las particulares fuerzas evolutivas que ocurren en él y que desde Darwin se conocen como selección sexual.

La teoría de la selección sexual apareció para aportar una explicación únicamente a la evolución de los caracteres sexuales secundarios. La distinción entre caracteres sexuales primarios y secundarios se debe a Hunter (1837), y fue posteriormente adoptada y modificada por Darwin (1871). Para Darwin, los caracteres sexuales primarios eran aquellos conectados en sí mismos con la reproducción, mientras que los secundarios eran utilizados para conseguir pareja. Aunque se siguen utilizando estos términos, la distinción entre ambos carece ya hoy del valor que originariamente se le dio.

Darwin diferenciaba la selección sexual de la selección natural aunque hoy día reconocemos la primera como un caso más dentro de la segunda. La selección sexual es por tanto un conjunto de fuerzas selectivas que actúan de modo diferente en machos y hembras y provocan las diferencias entre los sexos dentro de una misma especie. Si consideramos la selección natural como el conjunto de fuerzas responsables del predominio de unos genes frente a otros a lo largo del tiempo, la selección sexual sería un subconjunto de esas fuerzas, identificable por ir asociado a las estrategias propias de los sexos.

Darwin se dio cuenta de que muchos caracteres sexuales secundarios eran consecuencia de la intensidad de competencia entre los machos para conseguir hembras, ya sea porque conferían ventajas para la lucha o porque hacían a sus poseedores más atractivos para las hembras. Estos dos tipos de fuerzas son considerados aún hoy día, y se reconocen como:

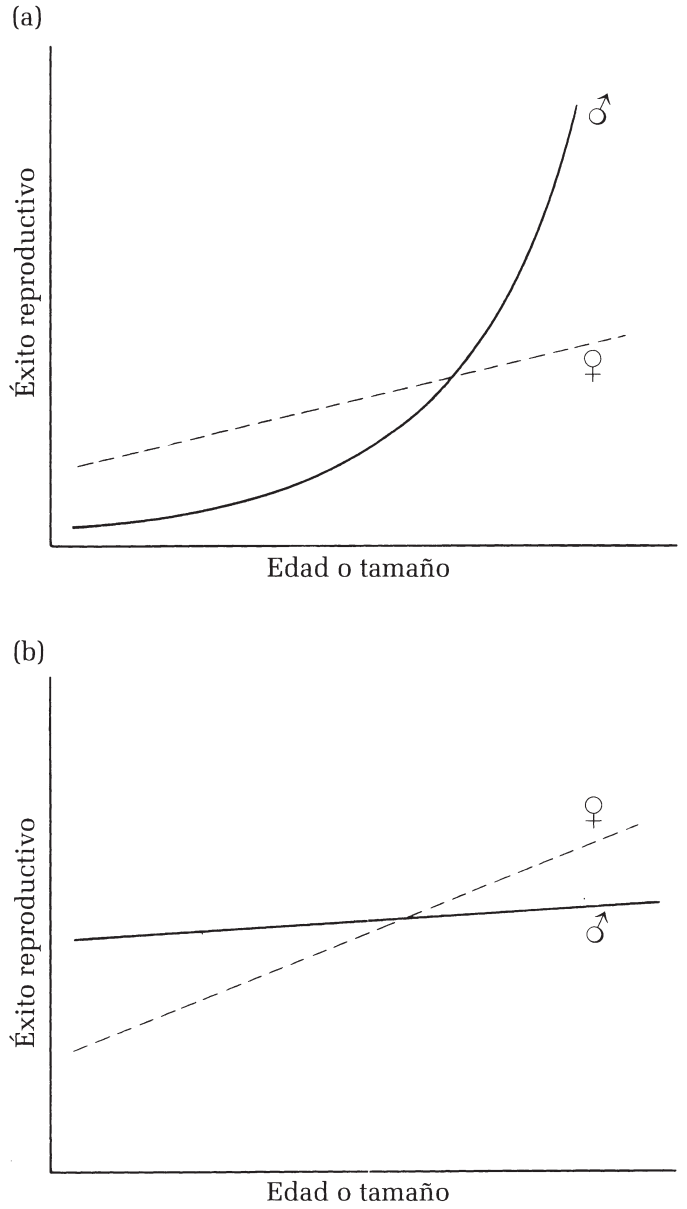

Figura 15.8.–Es esperable que en general el éxito reproductivo crezca con el tamaño tanto en machos como en hembras. Sin embargo, cuando la competencia entre machos es intensa, el éxito reproductivo en los machos puede crecer mucho con el tamaño (a). Para las hembras el mayor tamaño significa más cantidad de huevos que pueden poner. Si la competencia entre machos es poco intensa la situación puede ser como en (b). La relación entre ambas curvas determina que a un pez en el caso (a) le interese ser hembra cuando pequeño y macho cuando grande, mientras que en el caso (b) la situación es al contrario. Un ejemplo de este segundo caso (b) es el pez de las anémonas *Amphiprion akallopisos* (Warner, 1975; ver texto).

– *Competencia intrasexual.*
– *Elección de pareja.*

Estas fuerzas aparecen en el momento en que comienza la selección divergente que da lugar a la anisogamia. Los machos (o los espermatozoides) obtienen el éxito compitiendo entre ellos para acceder a las hembras (o a los óvulos). Las hembras (o los óvulos), por su parte, pueden incrementar su éxito reproductivo no por la vía del acceso a múltiples parejas, sino mediante la elección del «mejor» de entre los machos (o espermatozoides) que llegan hasta ellas. Más adelante analizaremos qué puede hacer a un macho «mejor» a los ojos de una hembra.

En un trabajo extraordinariamente influyente y ya clásico en la historia de la selección sexual, Bateman mostró en *Drosophila* cómo el número de hijos en los machos dependía del número de apareamientos, mientras que para las hembras el aumento en el número de apareamientos a partir del primero no se traducía en aumento en éxito reproductivo (Bateman, 1948; fig. 15.9). Bateman también mostró cómo la varianza en el éxito reproductivo de los machos era mayor que en las hembras, lo cual sugería que los machos debieran competir por las hembras y mostrar un «entusiasmo poco selectivo» en el apareamiento, mientras que las hembras debieran comportarse de modo más «pasivo y discriminatorio» (Bateman, 1948).

Una consecuencia básica de la selección sexual es el origen de las características profundamente enraizadas en la naturaleza de ambos sexos. Ya que la hembra aporta gran cantidad de gasto parental en cada intento reproductivo, cada apareamiento supone una proporción mayor de su presupuesto. Esto significa que un apareamiento tiene más importancia para una hembra que para un macho. La hembra por tanto pondrá mucho empeño en que el resultado del apareamiento sea idóneo, es decir, será

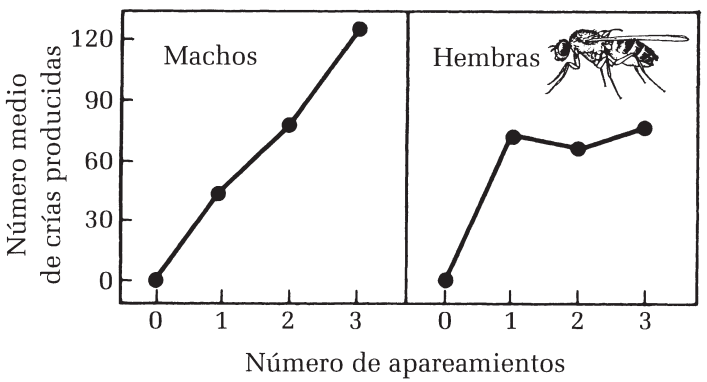

Figura 15.9.–Principio de Bateman: el número de crías producidas por los machos en *Drosophila* depende del número de apareamientos, mientras que para las hembras no hay ganancia en número de crías tras el primer apareamiento (de Bateman, 1948).

muy selectiva con las condiciones para realizarlo incluyendo la elección del macho más apropiado. Las hembras serán recelosas, y no se aparearán con ligereza, sino hasta estar seguras de que su importante fracción del presupuesto va a ser óptimamente invertida.

Los machos en cambio, en la medida en que no colaboren en el cuidado parental y cada apareamiento suponga una mínima parte de su presupuesto, serán poco selectivos ya que su éxito reproductivo puede aumentar más aumentando el número de apareamientos que aumentando la calidad de los mismos.

Pensemos por ejemplo en una especie poligínica, como el ciervo. Tras la cópula el macho termina sus «obligaciones» con esa hembra y puede preocuparse de conseguir más. La hembra en cambio tiene por delante casi ocho meses de gestación y cuatro de lactancia, y casi un año más, en el mejor de los casos, preocupándose de proteger y guiar al joven de un año dentro del grupo familiar. Esto significa diferencia en las tasas reproductivas potenciales (Clutton-Brock y Vincent, 1991) entre un sexo y otro, lo cual suele estar relacionado con las diferencias en cuidado parental (Trivers, 1972; Clutton-Brock, 1991). El éxito reproductivo de los individuos del sexo de mayor tasa reproductiva potencial se encuentra limitado por su capacidad de acceder al sexo de menor tasa reproductiva potencial que actúa como un recurso escaso por el cual compiten los individuos del otro sexo. Por esta razón son generalmente los machos los que compiten por las hembras, y en adelante por comodidad hablaremos de competencia entre machos, elección de las hembras, etc. sin con ello pretender excluir los numerosos casos que de hecho existen en los que estos papeles se encuentran invertidos o se comparten por ambos sexos.

15.3.1. Competencia intrasexual

Los mecanismos mediante los cuales los machos tratan de alcanzar el predominio en la fecundación de las hembras, sin que intervenga en su éxito frente a sus oponentes algún tipo de elección por parte de aquellas, se engloban bajo el término de *competencia intrasexual.* Los procedimientos empleados por los machos son muy variados, y una posible clasificación podría estar basada en que ocurran antes de que la hembra haya copulado o después.

1) Antes de la cópula

Lucha abierta entre machos

En muchas especies poligínicas los machos pelean activamente por el predominio sobre las hembras, como por ejemplo los elefantes marinos, o muchas especies de bóvidos, de cérvidos (fig. 15.10), de escarabajos cornudos, etc.

Figura 15.10.–Lucha de dos machos de ciervo (*Cervus elaphus*). Foto: Sebastián J. Hidalgo de Trucios.

A menudo estas luchas entrañan un riesgo considerable de heridas o incluso muerte. En el ciervo (*Cervus elaphus*) en la isla de Rum (Escocia) una parte importante de los machos en celo quedan heridos (23%) o muertos (6%) cada año como resultado de las luchas (Clutton-Brock *et al.*, 1979). El resultado evolutivo es el desarrollo de armas que contribuyen al éxito en la lucha y que caracterizan a los machos de muchas de estas especies.

Señales que indican de modo fiable la capacidad de lucha

En la decisión de un animal acerca de si enfrentarse o no a otro en una lucha abierta, intervienen fundamentalmente dos parámetros: 1) el beneficio a obtener, es decir, el valor que para el individuo tiene el recurso que se están disputando, y 2) el costo que entraña la lucha. Este segundo factor le puede resultar especialmente difícil de prever sobre todo si desconoce la capacidad de lucha del adversario. Por esta razón el animal estaría interesado en captar alguna señal que le informe sobre esta capacidad del oponente antes de decidirse por la lucha. De igual modo, cada contrincante estará también interesado en emitir señales sobre su capacidad de lucha, ya que si de ese modo consiguen convencer al oponente de que desista de pelear habrán evitado el costo de la lucha, ya que aunque ésta termine en victoria siempre será más costosa que simplemente no pelear (ver capítulo 9).

El problema es que el individuo que emite señales de capacidad de lucha podría estar interesado en exagerar su verdadera capacidad. El re-

ceptor de una señal no sincera no obtendrá beneficio al fiarse de ella. Aparece por tanto una fuerza selectiva que favorece a aquellos receptores que sólo tienen en cuenta las señales que ofrecen garantía de ser sinceras, es decir fiables o que no pueden manipularse de modo engañoso, con lo cual tampoco le sirven de nada al emisor las señales no fiables (ver capítulo 12).

En muchas especies existen fases previas al combate durante las cuales los oponentes se evalúan, bien mostrando armas, tamaño del cuerpo mediante exhibición lateral, etc.

En muchos anuros, el croar del macho puede informar de su tamaño, ya que al ser mayor el animal son más largas sus cuerdas vocales y el sonido que producen es más grave. En el sapo común (*Bufo bufo*) por ejemplo, los machos pueden evaluar el tamaño y por tanto la capacidad de lucha de sus oponentes por este procedimiento (Davies y Halliday, 1978).

Clutton-Brock y Albon (1979), comprobaron que en el ciervo común (*Cervus elaphus*) existía una correlación positiva entre la capacidad de lucha de un macho y el número de berridos por minuto que emitía. La berrea del ciervo durante el celo era, por tanto, un buen indicador de los posibles costos de un enfrentamiento, y de hecho, estos autores comprobaron mediante experimentos de «play-back» que los machos eran más propensos a retirarse cuando la tasa de berridos que escuchaban de su supuesto oponente era más alta.

Cualquier enfrentamiento suele consistir en una serie de estadios de intensidad creciente, de modo que en cualquier momento cada uno de los contrincantes puede tomar la decisión de no seguir escalando en el conflicto.

Competencia mediante estrategias alternativas

En contraposición a un enfrentamiento directo, el adoptar estrategias alternativas es otro modo «ingenioso» de competir por las hembras. En este apartado podemos incluir los casos ya tratados al hablar de «variabilidad intraespecífica en las estrategias de apareamiento».

2) Después de la cópula

Mecanismos que impiden el éxito de otra cópula posterior

Una vez que un macho ha conseguido copular, puede que no lo tenga todo ganado si deja a la hembra sin más precaución. Podría ocurrir que la hembra copulase posteriormente con otro macho y quedase fecundada de éste segundo.

En el kob de Uganda (*Adenota kob*) existe una fase de «cortejo» posterior a la cópula que provoca la contracción del útero y facilita la fecunda-

ción. En muchas especies tan diversas como las moscas *Scatophaga stercoraria* o las urracas (*Pica pica*), los machos guardan a las hembras desde la cópula hasta que termina la puesta, de modo que aseguran así su paternidad.

En otras especies existen mecanismos más sofisticados como sustancias anti-afrodisíacas producidas por el macho que hacen que la hembra no despierte interés para otros machos (a menudo son similares a las utilizadas en contexto de agresión entre machos); o los llamados «tapones de apareamiento». En ratas y coballas, el líquido seminal del macho produce una especie de coágulo en la vagina de la hembra que impide cópulas posteriores. En la mosca *Johannseniella nitida*, la hembra devora al macho tras la cópula, sin embargo éste se ha cuidado de que su aparato copulador quede firmemente sujeto a modo de tapón que impide a la hembra toda cópula posterior antes de la puesta (para una revisión ver Halliday, 1980).

Competencia espermática

Los mecanismos de que se valen los machos para impedir que el esperma de otros machos fecunde a la hembra, se suelen englobar bajo la denominación de *competencia espermática.* Es un término éste poco preciso bajo el cual podrían incluirse muchas formas diversas de competencia, y de hecho algunos de los ejemplos ya citados son incluidos aquí por algunos autores. Sin embargo hay casos en los que la estrategia del macho conlleva algún tipo de mecanismo para manipular el esperma que otros machos pudieran haber introducido ya en la hembra con la que él copula.

Los ejemplos de estos mecanismos de desplazamiento de esperma son especialmente abundantes entre los invertebrados. En muchos insectos el esperma es introducido durante la cópula en un saco espermático o espermateca que posee la hembra. En esa espermateca podría acumularse esperma de varios machos si la hembra copula varias veces. Muchos machos desarrollan dispositivos en sus órganos copuladores especialmente diseñados para retirar el esperma de la espermateca procedente de cópulas anteriores e introducir el suyo. El funcionamiento de estos dispositivos es muy variado y los mejores ejemplos los encontramos entre los Odonatos (fig. 15.11). En *Orthetrum cancellatum* el pene posee un flagelo dentado que retira el esperma de la espermateca. En *Crocothemis erythraea* el extremo del pene es inflable y posee una estructura semejante a un cuerno que empuja el esperma precedente hacia un rincón de la espermateca (Waage, 1984).

Infanticidio

Un modo de competencia entre machos consiste en matar a las crías de otros. En una primera consideración superficial del problema podríamos pensar que el hecho de matar a cualquier cría extraña, podría suponer un

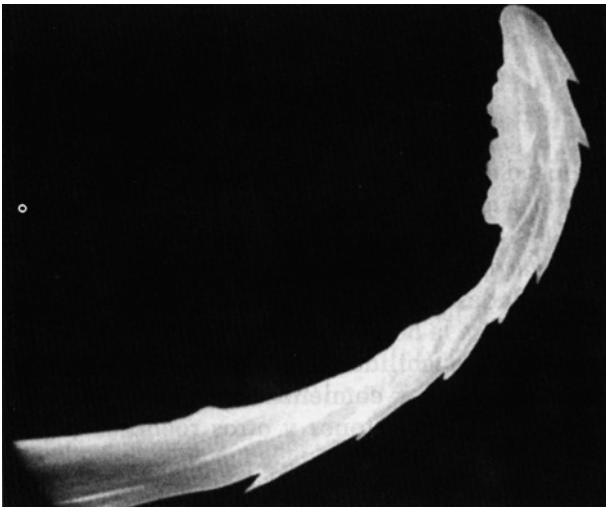

Figura 15.11.–Este flagelo con dientes de sierra es un ejemplo de los variados sistemas con que cuentan los penes de Odonatos para retirar el esperma que pudiera existir en la espermateca de la hembra como resultado de cópulas anteriores con otros machos.

beneficio para el individuo ya que sus propias crías (y por tanto sus genes) supondrían ahora un porcentaje mayor en la población. Esto, sin embargo, no sería así a menos que pudiese matar a un número altísimo de crías o que la población fuese muy pequeña (sin entrar en otras consideraciones de estabilidad de esa estrategia), con lo cual es fácil imaginar que la selección no haya impulsado precisamente ese comportamiento. Sin embargo el infanticidio se da, aunque en otras condiciones muy particulares.

Generalmente el infanticidio ocurre cuando se puede prever como consecuencia un aumento en la reproducción propia. El fenómeno está bien documentado por ejemplo en langures (*Presbytis entellus*; Hrdy, 1977) y en leones (*Pantera leo*; Schaller, 1972). Los grupos de leones están formados por unas hembras parientes y sus crías, y normalmente un par de machos que suelen ser hermanos pero no están emparentados con las hembras. Los machos sin hembras suelen campear tratando de encontrar la oportunidad de desplazar a los machos poseedores de un grupo de hembras para adueñarse de ellas. Cuando esto ocurre, los nuevos machos matan a los cachorros existentes en el grupo. De ese modo la lactancia se interrumpe y las hembras entran de nuevo en estro con lo cual los nuevos machos comienzan a producir desde el principio crías propias. El caso es el mismo para los langures aunque el infanticidio ocurre por parte de un solo macho.

Este sistema, por cruel que pueda parecernos, es propio también de nuestra especie. Entre los yanomami, un pueblo poligínico de la selva amazónica del Alto Orinoco, ocurren aún luchas a muerte entre grupos.

Cuando un grupo vence a otro, se apodera de sus mujeres y mata a los niños, de modo que a partir de ese momento les pueden dar hijos propios (Chagnon, 1968).

Aborto

Cuando la llegada de un nuevo macho ocurre durante la preñez de la hembra, el macho puede producir sustancias (olores, feromonas) que inducen a la hembra a abortar. En este caso parece a primera vista más fácil que la hembra desarrolle mecanismos para no sucumbir al efecto de esas sustancias desarrolladas por el macho. Sin embargo, el aborto puede ser adaptativo también para la hembra en esas condiciones, si una vez nacida la cría existe una alta probabilidad de que el macho la mate. La hembra de ese modo ahorra inversión y comienza a producir una nueva cría. Esto parece ser lo que ocurre en ratones y otros roedores y que fue descrito como el efecto Bruce (Bruce, 1959).

Aunque la competencia intrasexual es más propia del sexo masculino debido como ya sabemos a las diferencias en inversión parental, por esta misma razón en aquellos casos en que el macho realiza una importante contribución, y especialmente si ésta es mayor que la de la hembra, serán las hembras las que compitan por los machos. Aunque obviamente son más escasos los ejemplos, podemos encontrar casos de competencia entre hembras que pueden encuadrarse en algunos de los apartados anteriormente descritos. En las especies de aves poliándricas, como por ejemplo *Actitis macularia*, las hembras luchan abiertamente por los territorios y desarrollan características morfológicas derivadas de esa competencia tales como mayor tamaño o mayor desarrollo de las armas, etc.

15.3.2. Elección de pareja

Dado que la hembra suele ser la que más gasta en cada intento reproductivo, suele ser también la que más interés tiene en realizar una adecuada elección de pareja. Por ejemplo para una hembra de anuro poligínico como *Rana catesbiana*, *Bufo calamita*, etc., aparearse con un macho de una especie equivocada supone perder toda la reproducción de un año. Para el macho, sin embargo, únicamente supone una pérdida de tiempo, y al día siguiente podrá intentarlo de nuevo. El «ser selectivo» se seleccionará por tanto con fuerza en las hembras, y no sólo para discriminar entre especies, sino para acertar con el macho que más beneficio pueda reportarle. Una hembra puede buscar en un macho recursos materiales que él puede ofrecerle (beneficios directos: alimento, lugar para nidificar, etc.) o bien buenos genes para su descendencia (beneficios indirectos).

a) Recursos

Cuando al hablar de sistemas de apareamiento nos referíamos a defensa de recursos, estábamos presuponiendo que las hembras ganaban más o menos recursos según qué macho eligiesen. En muchos de estos casos no suele hablarse de elección de pareja en sentido estricto, ya que a menudo la hembra se dirige simplemente hacia donde puede conseguir los recursos.

En la rana toro americana (*Rana catesbiana*), los machos defienden territorios en charcas donde las hembras van a realizar las puestas. Algunos territorios son mejores que otros para la supervivencia de los huevos debido, por ejemplo, a las diferencias en densidad de vegetación que dificultan la predación a las sanguijuelas (*Macrobdella decora*).

En otros casos los machos proporcionan alimento a la hembra durante el cortejo. En *Hylobittacus apicalis*, un insecto que preda sobre moscas en el suelo del bosque en Norteamérica, cuando un macho captura una mosca de considerable tamaño emite una sustancia que atrae a las hembras. Al llegar una hembra, el macho le ofrece la presa sin soltarla completamente y mientras la hembra come, él trata de copular. Si la presa es pequeña la hembra interrumpirá la cópula sin ser fecundada. Sólo las presas de un tamaño considerable proporcionan al macho cópulas exitosas (Thornhill, 1976a; fig. 15.12). Thornhill (1976b) ha revisado estos regalos nupciales en insectos. En algunas especies como el ortóptero *Conocephalus nigropleurum*, el macho produce un espermatóforo rico en proteínas que puede suponer hasta un 20% del peso del macho. En otros casos, la hembra se alimenta de secreciones glandulares del macho durante la cópula. Si la secreción cesa, la hembra interrumpe la cópula.

En muchas aves, como por ejemplo la golondrina de mar (*Sterna fuscata*), el macho proporciona comida a la hembra durante el cortejo como señal de su habilidad para aportar comida después a los pollos (Nisbet, 1977).

A veces es el propio cuerpo del macho el que se ofrece como alimento a la hembra durante el apareamiento. Se suelen denominar apareamientos kamikaces o suicidas (referidos al macho) o canibalismo (referido a la hembra). Ocurren especialmente en *Mantis* y algunos arácnidos. Las primeras interpretaciones de estos comportamientos se refirieron a que en estas especies predadoras, el macho, más pequeño que la hembra, podía correr el riesgo de ser predado al acercarse a ella. Sin embargo si analizamos en más detalle los costos y beneficios desde el punto de vista funcional o adaptativo la situación puede entenderse de otro modo. La propia masa corporal del macho no es una contribución muy diferente a un espermatóforo o a secreciones glandulares. La principal diferencia radica en que es todo el presupuesto de inversión de un golpe. El reservar parte del presupuesto para conseguir futuros apareamientos será más o menos interesante en función de la probabilidad de esos futuros apareamientos. En especies en que las probabilidades de futura reproducción son muy

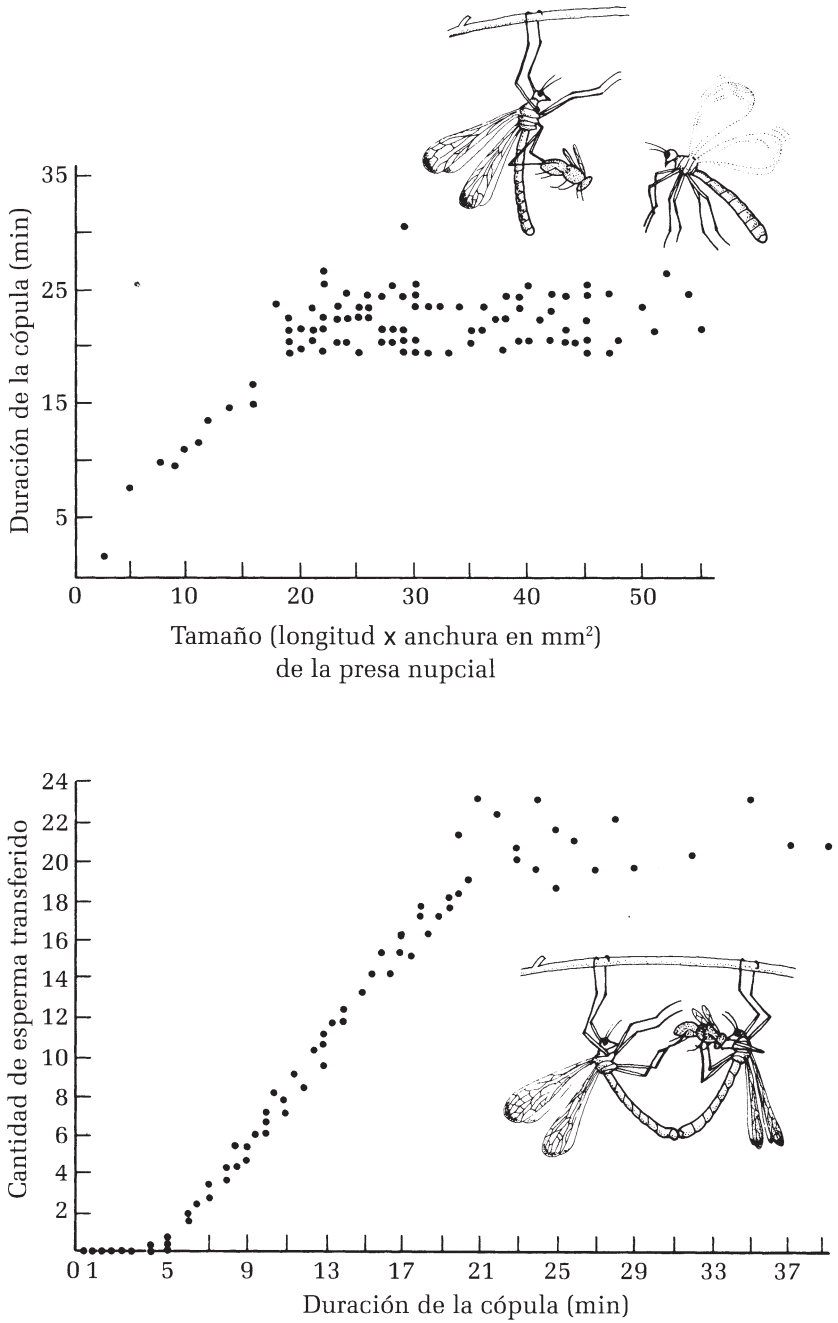

Figura 15.12.–En las moscas colgantes de Norteamérica (*Hylobitacus apicalis*), el tiempo que la hembra se mantiene copulando con el macho depende del tamaño de la presa nupcial que éste le ofrece (a), lo que a su vez repercute en el número de huevos que éste fecunda (b) (de Thornhill, 1976a).

escasas o nulas suele ocurrir la muerte después del apareamiento (por ejemplo en el salmón del pacífico), con lo cual no deben extrañarnos tanto los apareamientos kamikazes. En las especies en que éstos ocurren parece que las hembras se aparean sólo una vez en la vida, y por tanto las esperanzas del macho de conseguir otra hembra pueden ser muy escasas (Parker 1979). La masa corporal del macho contribuye a la formación de los huevos y a aumentar por tanto el número de sus descendientes.

Este planteamiento no es por supuesto incompatible con el desarrollo de ciertas estrategias por parte de los machos de algunas de estas especies para evitar ser comido (revisión en Halliday, 1980). Lo que probablemente ocurra es que la fuerza selectiva que produce estas estrategias será menor cuanto menores sean las probabilidades de futura reproducción. En sentido más estricto: según sea el balance de beneficios cuando el macho es comido o no, teniendo en cuenta no sólo la probabilidad de futuros apareamientos sino la reducción en el número de descendientes de la primera cópula si no es devorado, etc.

Cuanto mayor es la exigencia de inversión por parte de la hembra, más se limita la posibilidad de poliginia para los machos, ya que cada apareamiento les cuesta más y se les acaba antes su presupuesto. A veces la contribución del macho es tan grande que se convierte en recurso limitado para las hembras. En estos casos las hembras compiten por los machos, éstos se vuelven más selectivos, y los papeles típicos de cada sexo se invierten.

b) Buenos genes

Si existe variabilidad genética entre los machos, y algunos son genéticamente «mejores» que otros, la hembra puede aumentar las probabilidades de éxito de su progenie seleccionando cuidadosamente al macho en base a algún carácter fenotípico supuestamente relacionado con alguna ventaja genética. No olvidemos que mediante reproducción sexual, el 50% del éxito de los genes que un animal pone en sus hijos depende de los genes que los acompañen procedentes del otro animal, ya que el fenotipo que va a ser sometido a la selección se construye entre las dos dotaciones genéticas.

El hecho de si existe o no verdadera elección basada en caracteres fenotípicos de los machos es un tema aún en controversia para muchos de los casos estudiados. A menudo los efectos de la competencia entre machos se confunden con posibles elecciones por parte de las hembras. No obstante, existen buenos ejemplos de que en determinados casos sí que existe realmente elección por parte de las hembras, que no tiene que ver con la obtención de recursos.

A veces la elección de la hembra ocurre simplemente porque el macho se hace más fácilmente detectable con lo cual ahorra a la hembra tiempo de

búsqueda. Arak (1983) demostró que las hembras del sapo corredor (*Bufo calamita*) elegían a los machos que emitían sonidos de mayor volumen, simplemente porque las hembras en su búsqueda se mueven pasivamente entre gradientes de sonido. En otros casos los mecanismos pueden ser más complejos.

Los machos de unas interesantes aves de Nueva Zelanda, construyen estructuras consistentes en dos haces verticales de hierbas secas, llamados «bowers» o «pérgolas», mediante los que atraen a las hembras. Estas construcciones pueden estar decoradas con multitud de objetos llamativos como flores, hojas, conchas de moluscos, o incluso objetos humanos como tapones de botella, o hasta cepillos de dientes. Gerald Borgia (1985) filmó con cámaras de video automáticas 22 de estos bowers y encontró que los que estaban más decorados con objetos llamativos atraían más hembras.

Otro bonito ejemplo de elección de pareja son los experimentos de Malte Andersson (1982) con las viudas de cola larga (*Euplectes progne*). En estas aves de las sabanas de África, los machos atraen a las hembras mediante espectaculares saltos por medio de los cuales muestran su plumaje negro y especialmente las largas plumas de su cola. La cola de los machos puede llegar a medir unos 50 cm mientras que la de las hembras mide unos 7. Las hembras, de color críptico, se acercan a estos machos territoriales, se aparean y hacen los nidos dentro del territorio. Andersson estudió 36 machos que dividió en 4 grupos. En uno de los grupos cortó las colas hasta dejarlas de unos 14 cm y los trozos se los pegó a las colas de otro de los grupos que quedaron así alargadas en unos 25 cm. Los otros dos grupos eran controles, uno se dejó sin tocar y al otro se le cortó y volvió a pegar su propia cola. Los machos de cola alargada atraían más hembras que los de los demás grupos (fig. 15.13).

El tema de la elección de pareja ha sido con diferencia el que más a ocupado a los investigadores interesados en la selección sexual, y dentro del estudio de este apartado es donde tradicionalmente se han tratado de encontrar los mecanismos que expliquen la evolución de los caracteres llamativos de dimorfismo sexual, tales como los coloridos que diferencian a los machos de las hembras en muchas especies, los plumajes vistosos de muchas aves, las colas largas de pavos reales, faisanes, etc. A estos caracteres se les suele denominar epigámicos, indicando que deben su origen a la selección mediante elección de pareja, también denominada selección epigámica o intersexual.

Aparte de la fiabilidad de los procedimientos experimentales utilizados para comprobar la existencia de elección, la principal controversia en este campo ha tenido lugar alrededor de los modelos que tratan de explicar cómo podrían evolucionar conjuntamente la tendencia de las hembras a elegir un determinado carácter, y el propio carácter que es elegido en los machos.

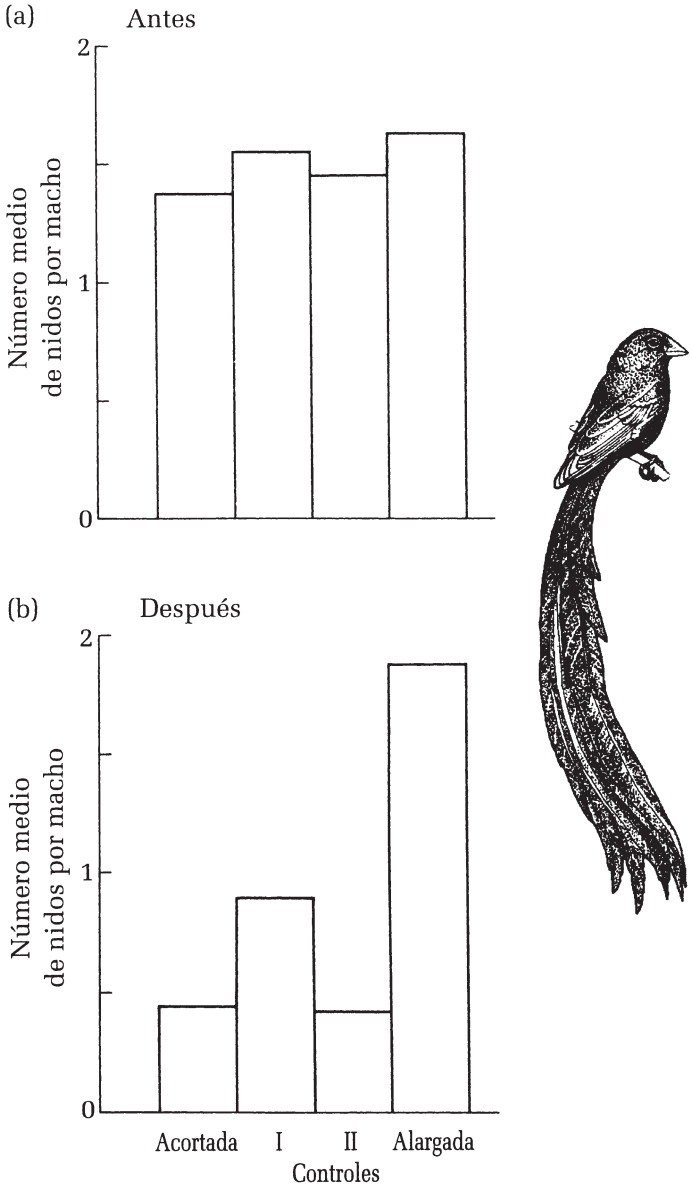

Figura 15.13.–Experimento de Andersson (1982) con las viudas de cola larga (*Euplectes progne*). La parte de arriba (a) muestra que no había diferencia entre los grupos de machos antes del tratamiento experimental. A uno de los grupos de machos se le alargó la cola, a otro se le acortó, un control (I) se dejó sin manipular, y un segundo control (II) se manipuló cortándole la cola y volviéndola a pegar sin alterar la longitud. Los resultados después del tratamiento (b) muestran que los machos de cola alargada atrajeron más hembras, mientras que disminuyeron las atraídas por los demás grupos (de Andersson, 1982).

Los modelos propuestos hasta la fecha podrían clasificarse del siguiente modo:

1) Modelos Fisherianos

Puede ser, por ejemplo, ventajoso para una hembra de alguna especie de ave elegir a un macho con un tamaño de cola un poco más larga de lo normal si esto supone alguna ventaja, por ejemplo para la maniobrabilidad durante el vuelo, y esa característica puede ser heredada por los descendientes.

La elección de cola larga podría continuar en esa dirección, de modo que se eligiera un tamaño de cola cada vez mayor. Si esto ocurre, la cola probablemente sea más larga del óptimo para el vuelo, con lo cual se convierte en un carácter costoso que puede reducir la viabilidad. Los machos de viudas tienen una cola de hasta 50 cm cuando el óptimo probablemente sea de unos 7, que es el tamaño de la de la hembra.

Fisher (1930) fue el primero en formular la idea de que estos caracteres podrían evolucionar simplemente si son atractivos para las hembras. Fisher suponía que el origen podría estar basado en alguna correlación con viabilidad, pero una vez que comienza el proceso de elección tiene lugar un fenómeno de retroalimentación positiva que Fisher denominó «runaway», de modo que los machos de cola larga, por ejemplo, tendrían más éxito (a pesar del efecto en contra de la viabilidad) debido a que serían más elegidos por las hembras lo cual contrarrestaría el costo. En esa situación, una hembra debería elegir a los machos de cola larga porque así sus hijos heredarían el carácter y serían más atractivos para las hembras (hipótesis que se ha denominado del «hijo sexy», del inglés «sexy son»).

Esta idea ha sido posteriormente ampliada y modelada por O'Donald, 1962, 1967; Lande, 1981; Kirpatrick, 1982. La clave del funcionamiento del proceso es que cuando una hembra elige cola larga, los hijos que se producen llevan tanto los genes responsables de esa preferencia como los que determinan la longitud de la cola (procedentes del padre). Se produce así una asociación o covarianza entre ambos tipos de genes de modo que un avance en la longitud de cola preferida conlleva un avance también en la longitud real de la cola. Este proceso «explosivo» en términos evolutivos, no iría hasta el infinito debido a que a medida que la longitud de la cola se aparta mucho del óptimo para otras fuerzas de la selección natural, los costos asociados comienzan a contrarrestar los beneficios derivados de la atracción de hembras de modo que se establece un equilibrio (fig. 15.14).

El costo que supone para las hembras la elección de pareja tiene gran importancia para el funcionamiento de este tipo de modelos. Si existe costo de elección sobre un carácter que en sí mismo no representa beneficios para las hembras o sus crías, el equilibrio evolutivamente estable se alcanza cuando no existe elección (Kirkpatrick, 1985, 1987a, b;

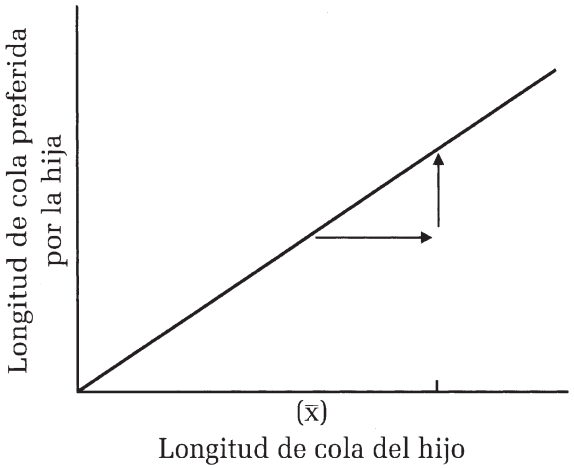

Figura 15.14.–Modelo de «runaway» de Fisher: cuando se inicia una preferencia de las hembras por los machos de cola larga, los hijos que se producen llevan tanto el componente genético responsable de la cola larga (procedente del padre) como el de la preferencia por cola larga (procedente de la madre). En estas condiciones ocurre que la longitud de la cola en los machos y la longitud de cola preferida por las hembras varían del mismo modo, siendo la pendiente de la recta el grado de asociación o covarianza. Si igual número de hembras tienen preferencia por longitudes de cola a ambos lados de la longitud media no se producirá cambio. Si por el contrario, predominan las de preferencia por cola algo más larga de la media ocurrirá un *feedback* positivo en la dirección de las flechas. Una vez sobrepasada la longitud óptima desde el punto de vista de la utilidad de la cola en otros terrenos de la selección natural, se establecerá un equilibrio en función de la fuerza ejercida por la selección basada en la elección de pareja.

Pomiankowski, 1987a, b, 1988). El costo de elegir puede reducirse si los caracteres elegidos son especialmente conspicuos de modo que una hembra encontraría más fácilmente pareja si se fija en esos caracteres que si no lo hace (Kirkpatrick, 1987a, b). Otra circunstancia que puede hacer viable los modelos Fisherianos con elección costosa para las hembras es la existencia de «mutación sesgada». Esto es, las mutaciones, que ocurren al azar, no tienden a desviar el carácter por igual a ambos lados del óptimo, sino que tienden con mayor probabilidad a disminuir la eficacia del carácter que a aumentarla, llevando el carácter por debajo de su óptimo desde el punto de vista de la selección natural. Esta circunstancia parece bastante realista para la mayoría de los caracteres, tanto más cuanto más complejos sean éstos. En este caso los genotipos fruto de una elección aleatoria podrían estar muy por debajo en aptitud que aquellos producto de una elección sobre el carácter, de modo que los costos de elección podrían ser de este modo compensados (Pomiankowski *et al.*, 1991).

2) Hándicaps

La idea del hándicap fue originalmente propuesta por Amotz Zahavi (1975, 1977a). Se basa en el hecho de que las hembras pueden elegir una

señal que es costosa para el macho (en términos de supervivencia, etc.), precisamente porque esa señal revela aptitud del macho, ya que éste es capaz de sobrevivir a pesar de llevar el carácter costoso o hándicap. Pueden considerarse tres tipos de modelos que incluyen la idea del hándicap.

a) *Hándicap puro*: Es el más simple. Asume la existencia de un costo ligado al carácter, en el cual se basaría su fiabilidad como señal. Las características genéticas del macho determinarían el desarrollo fenotípico del carácter; estando la magnitud del carácter y como consecuencia su costo, ligados a esas características genéticas. Para que un macho con el hándicap se mostrara ante las hembras en condiciones físicas comparables a otro sin el hándicap, sería necesario que tuviese otros genes «superiores» cuyo efecto contrarrestase el costo del hándicap. En estos genes estaría interesada la hembra y la manera de detectarlos sería fijándose precisamente en los hándicaps. Cuando este argumento se trató de comprobar mediante un modelo formal se encontró que el problema principal era que los hijos no sólo heredarían los genes responsables de esa aptitud extra sino también los del hándicap, con lo cual el beneficio neto podía anularse, y la mejor estrategia para las hembras sería no elegir (Davis y O'Donald, 1976; Maynard Smith, 1976, 1978b; Kirkpatrick, 1986).

b) *Hándicap revelador*: Hamilton y Zuk (1982) propusieron un mecanismo por el cual podría explicarse la evolución de caracteres como colores brillantes, cantos elaborados, etc. en los machos. Se basa en el hecho de que los parásitos y patógenos afectan en gran medida al brillo y colorido, de modo que si las hembras muestran preferencia por machos coloreados estarán transmitiendo a su descendencia genes de resistencia a parásitos y patógenos. Según este mecanismo es esperable que en las especies que viven en ecosistemas con fuerte presión biótica, por ejemplo en ambientes tropicales, los machos desarrollen coloridos más vistosos y brillantes como señal fiable de no parasitación, debido a que los beneficios que obtienen las hembras mediante la elección son mayores en esas zonas. Se ha encontrado correlación entre el colorido de los machos y el número de parásitos específicos para varios grupos zoológicos incluyendo aves (Hamilton y Zuk, 1982; Read, 1987), peces (Ward, 1988), etc.

c) Hándicap condicional: Tras argumentos verbales de West-Eberhard (1979) y otros, fue modelado formalmente por Malte Andersson (1986). El modelo implica a tres loci. Supone que un macho con el gen A para el hándicap, sólo desarrolla el carácter si lleva también un gen B que influye positivamente en la viabilidad. Las hembras con el alelo C eligen a machos que poseen el hándicap (A), y por tanto están eligiendo indirectamente a portadores del alelo B de viabilidad. Lo crucial de este modelo es que se reduce el costo del hándicap ya que sólo se desarrolla el carácter cuando hay beneficios esperados que lo contrarrestan, con lo cual se supera el principal problema de la hipótesis de Zahavi (a).

Se han esgrimido como evidencias a favor de la existencia de este mecanismo, los caracteres que aparecen en los machos en distinta intensidad según la aptitud del animal, como por ejemplo los cuernos de los cérvidos, las crestas nupciales en los tritones macho, los colores brillantes en peces y aves, etc. (Andersson, 1986), y recientemente los caracteres epigámicos del macho de avutarda, los cuales no sólo se desarrollan siguiendo un gradiente de aptitud, sino que existe un umbral de condición física por debajo del cual los machos prefieren «ahorrar» a base de no producir caracteres costosos, los cuales incluyen casi un tercio de aumento de peso que necesitan adquirir al principio del celo para tener esperanzas de atraer hembras (Carranza e Hidalgo, 1993).

Evidentemente los mecanismos anteriores no son mutuamente excluyentes. Cada uno de ellos se dirige más bien a responder a la pregunta de si un hipotético mecanismo basado solamente en, por ejemplo, el hándicap condicional, podría explicar por sí solo la evolución de caracteres y preferencias. Si la respuesta es afirmativa, puede ser igualmente cierto que simultáneamente se de un efecto tipo runaway de Fisher que acelere el proceso. En definitiva el objetivo es identificar fuerzas selectivas con entidad propia, las cuales es esperable que actúen en conjunto pudiendo, no obstante, predominar unas u otras en función de las circunstancias propias de cada especie y medio ambiente.

Otro problema a tener en cuenta, y que a menudo es olvidado en los modelos de elección de pareja, es el hecho de que las hembras en muchas especies se ha visto que se copian a la hora de elegir. Si los criterios de elección no son independientes para cada hembra y una hace lo que ve a las otras, la varianza en el éxito reproductivo de los machos se hace aún mayor, y el funcionamiento de los modelos puede cambiar (Wade y Pruett-Jones, 1990; Pruett-Jones, 1992). Se ha encontrado evidencia de que las hembras copian la elección de otras en especies como el gallo lira (*Tetrao tetrix*; Hoglund *et al.*, 1990), el gamo (*Dama dama*; Clutton-Brock y McComb, 1993), el guppy (*Poecilia reticulata*; Dugalkin y Godin, 1993), etc.

15.3.3. Intensidad de la selección sexual

Como componente de la selección natural, la selección sexual es considerada como una fuerza que produce cambios en las frecuencias génicas, es decir, evolución de determinados caracteres. Esta fuerza, o conjunto de fuerzas, debe tener una magnitud que influirá en la intensidad con que ocurran los cambios evolutivos en los caracteres afectados por ella.

Varios autores han trabajado en la línea de encontrar una medida apropiada para esta fuerza (revisión en Bradbury y Andersson, 1987). Toda selección está basada en diferencias en eficacia biológica y parece por

tanto que la varianza en el éxito reproductivo debería estar relacionada con la magnitud o intensidad de la selección. Esta varianza puede medirse para cada uno de los dos sexos por separado. Una vez aquí, el problema que se plantea es separar qué parte de esa varianza está relacionada con la selección sexual que queremos medir o con otros componentes de la selección natural. Una posibilidad propuesta por algunos autores es calcular la relación entre esta varianza para los machos y para las hembras. Las diferencias entre ambas varianzas estarían relacionadas con las diferencias en la selección natural actuando independientemente en ambos sexos, lo cual parece estar en la línea del enunciado original Darwiniano de selección sexual.

Un posible problema de este procedimiento es que, en todo caso, medimos diferencias entre dos selecciones. Es decir, las varianzas que la selección sexual provocara independientemente en machos y en hembras no estarían siendo medidas, sino tan sólo la diferencia entre ambas.

Supongamos que hemos llegado a un acuerdo sobre la varianza en eficacia biológica. Esta medida es únicamente de *oportunidad para la selección*, no de intensidad real de la selección. Esto es así porque la selección es considerada como tal porque actúa favoreciendo el éxito reproductivo asociado a un determinado carácter heredable; no es por tanto selección una varianza debida a diferencias aleatorias en éxito reproductivo. Debe existir, por tanto, una covarianza entre algún carácter y el éxito reproductivo asociado, lo cual produciría el predominio de ese carácter a lo largo de las generaciones.

No obstante, algunos autores consideran la oportunidad para la selección como una buena medida relacionada con la intensidad de la selección aunque no sea propiamente ésta (Wade, 1987).

Contando con la medida de la oportunidad para la selección y con una covarianza entre algún carácter y el éxito reproductivo, la selección se traducirá en cambio evolutivo real en función de la heredabilidad del carácter. Si el carácter tiene una heredabilidad muy baja, una gran intensidad de selección necesitará muchas generaciones para producir algún cambio apreciable en la distribución del carácter en la población.

Por otro lado, la medida de intensidad no nos dice nada de las razones por las cuales opera esa selección, con lo cual difícilmente podemos estar seguros de que lo que estamos incluyendo como selección sexual se ajusta a la definición teórica del proceso.

A los esfuerzos por cuantificar la intensidad de la selección sexual no les faltan las críticas (ver Grafen, 1987). La selección sexual es algo no netamente diseccionable de la selección natural, y por tanto el asignarle una magnitud numérica significa arbitrar un procedimiento para delimitar numéricamente algo que ni siquiera está claramente diferenciado en la teoría. Para algunos esta delimitación no es deseable, y ponen en

duda su utilidad, abogando más bien por la cuantificación de fenómenos relacionados con la selección sexual, tales como el modo y magnitud con que distintos valores de un carácter afectan al éxito reproductivo, etc., pero no de la selección sexual en sí misma (Grafen, 1987).

15.3.4. Consecuencias de la selección sexual

La selección sexual, como toda fuerza evolutiva, tiene como consecuencia la aparición de cambios, que en este caso serán diferentes para machos y hembras. Estas diferencias entre sexos serán a su vez responsables de que las estrategias para maximizar la eficacia biológica se hagan distintas, con lo cual se incrementan las propias diferencias entre la selección actuando sobre machos y sobre hembras. En realidad las consecuencias de la selección sexual pueden ser también causas del siguiente paso selectivo. El tamaño de óvulos y espermatozoides, que condiciona todo el proceso posterior, es consecuencia de la primera selección sexual, es decir, la selección divergente que produjo la anisogamia.

La consecuencia más evidente de la selección sexual es el denominado genéricamente dimorfismo sexual. Este término hace referencia a las diferencias morfológicas entre machos y hembras de una misma especie, tales como colores, tamaño corporal, desarrollo de armas, etc. Es previsible que estas diferencias morfológicas sean más acusadas cuanto mayor sea la magnitud de la selección sexual. La aparición de dimorfismo suele estar, por tanto, relacionada con sistemas de apareamiento polígamos, en los cuales la varianza en el éxito reproductivo del sexo que menos invierte es alta. No obstante, las especies monógamas pueden presentar también marcadas diferencias dimórficas. En este caso se deben a los modos en que ambos participan en las tareas reproductivas. En muchas aves monógamas, por ejemplo, el macho se ocupa de defender el territorio donde se encuentra el nido, y esto provoca la aparición de señales comunicativas acústicas (canto) o visuales (zonas coloreadas o plumas especiales) que intervienen en las relaciones con los machos vecinos.

El desarrollo de dimorfismo sexual se ve a menudo limitado por la correspondencia o correlación genética entre machos y hembras. Esto es, muchos de los caracteres que están siendo seleccionados en los machos se encuentran en autosomas que portan igualmente las hembras. A menudo estos caracteres se expresan también en el fenotipo de la hembra, aunque generalmente en menor medida que en el macho (Lande, 1987). Este hecho fue ya observado por Darwin (1859), quien indica que los caracteres sexuales secundarios de los machos tienen a menudo réplicas rudimentarias en las hembras.

Otras limitaciones del dimorfismo, como de cualquier consecuencia de la selección sexual, son las derivadas de la acción de fuerzas opuestas de

la selección natural. En realidad cualquier fuerza selectiva podría contar con fuerzas en sentido opuesto de modo que sus efectos fueran contrarrestados. El aumento en la longitud de la cola en los machos, por ejemplo, llegará hasta el punto en el que los beneficios debidos a apareamientos igualen a los costos o desventajas en el éxito reproductivo total derivados de otras actividades como conseguir comida o escapar de los predadores.

Las diferencias entre sexos no se reflejan únicamente en la morfología, sino que afectan a las estrategias vitales en su conjunto.

Por ejemplo, en especies poligínicas en las que los machos para conseguir reproducirse necesitan ganar en la competencia directa con otros machos, para tener éxito deben alcanzar un determinado tamaño. En todo ser vivo existe una disyuntiva entre crecer o madurar sexualmente y reproducirse. El punto óptimo en el cual cambiar de la primera a la segunda alternativa puede ser diferente para machos y para hembras. Esto provoca el llamado *bimaturismo sexual*, o simplemente bimaturismo, es decir, distinta edad de maduración sexual para machos y para hembras. En las especies poligínicas, por estas razones, los machos suelen madurar más tarde que las hembras. La figura 15.15 muestra este hecho en el hombre (*Horno sapiens*; Daly y Wilson, 1983).

El período reproductivo en los machos poligínicos no sólo comienza más tarde en la vida, sino que acaba antes. La alta competencia entre los

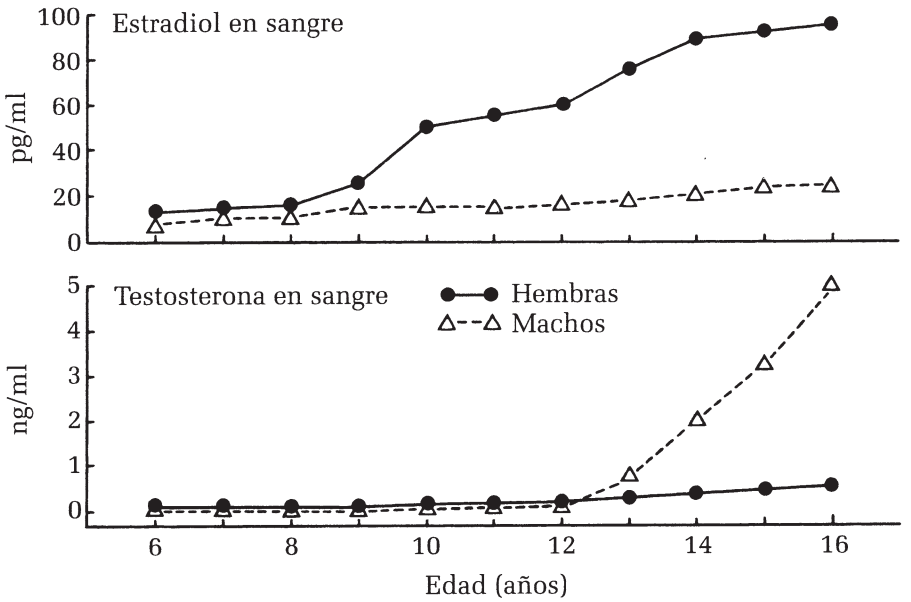

Figura 15.15.–Inicio de producción de hormonas sexuales en la especie humana, como causa próxima de los procesos de madurez sexual. El estradiol en las hembras es producido a más corta edad que la testosterona en los machos (de Daly y Wilson, 1983).

machos hace que el período en el cual un animal está en plena forma para superar a otros sea breve, y durante ese período la potencialidad reproductiva sea muy alta. La figura 15.16 muestra las variaciones en éxito reproductivo a lo largo de la vida de machos y hembras en el ciervo (*Cervus elaphus*). El período óptimo para los machos es más breve que para las hembras, comienza más tarde y acaba antes, y presenta en el centro un pico más alto (Clutton-Brock *et al.*, 1988a).

Después de la época reproductora, cuando la probabilidad de futura reproducción es despreciable, tanto los «buenos» como los «malos» fenotipos tendrán la misma, prácticamente nula, esperanza de reproducción. Esto significa que la selección natural, que se basa en diferencias en éxito reproductivo, no estaría ejerciendo efecto en esa etapa de la vida. Por esta razón, todos los problemas que afecten negativamente a la supervivencia en esa etapa, no podrán ser contrarrestados por la selección natural y se irán acumulando. Esta etapa de acúmulo de deficiencias y decline de la supervivencia (la vejez), es más temprana en los machos que en las hembras, en las especies poligínicas. La figura 15.17 muestra este hecho para los carneros Soay y para la especie humana.

El sexo con mayor potencialidad reproductiva, por ejemplo machos poligínicos en el período óptimo de su vida reproductora, suelen ser más propensos a realizar actividades arriesgadas. Si el rango de éxito reproductivo potencial es amplio, el incurrir en determinados riesgos puede resultar en notables aumentos en el éxito reproductivo con respecto a la media. La tendencia a sobresalir en la competencia con otros machos, a demostrar capacidades extraordinarias, etc., debe haber sido fuertemente

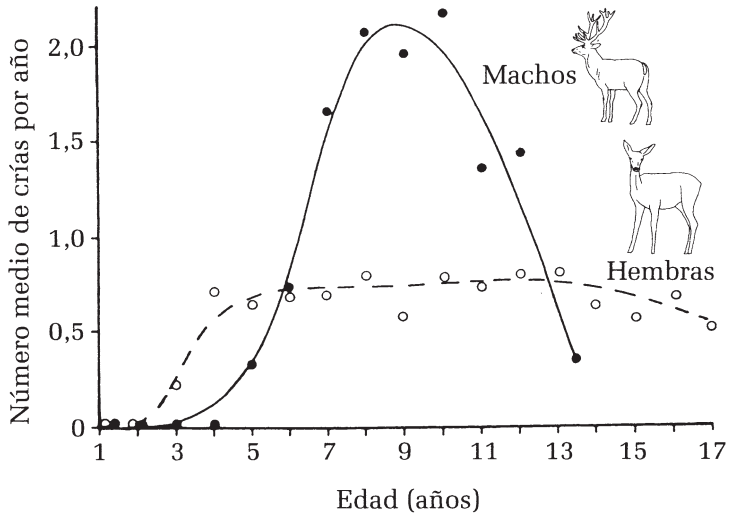

Figura 15.16.–Número medio de crías por año para machos y hembras de ciervo (*Cervus elaphus*) en función de la edad (de Clutton-Brock *et al.*, 1988a).

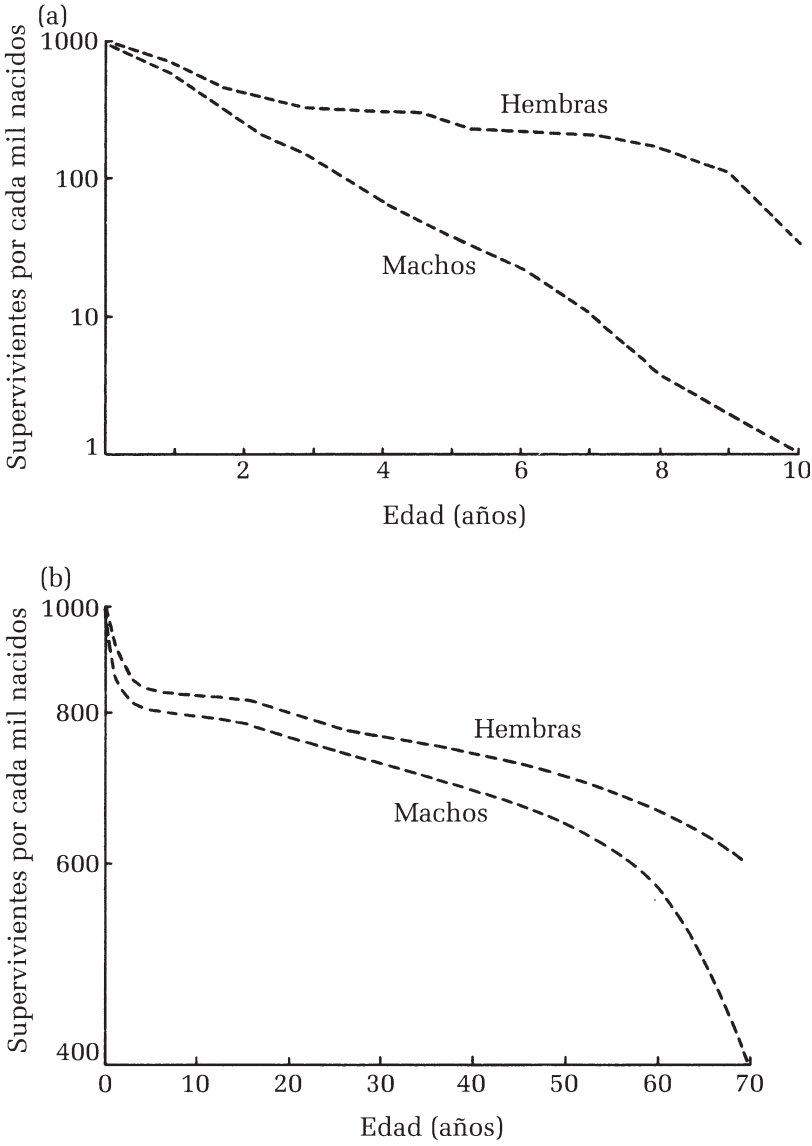

Figura 15.17.–Curvas de supervivencia para los carneros Soay (*Ovis sp.*) (a) y para la especie humana (b). En ambos casos la supervivencia en los machos declina antes que en las hembras (de Daly y Wilson, 1983).

seleccionada en los machos poligínicos. La mortalidad de los machos es mayor que la de las hembras en muchas especies. En la especie humana, por ejemplo, las muertes por causas externas (accidentes) son mucho más altas en varones que en mujeres, especialmente en el período entre los 15 y los 40 años de edad (Daly y Wilson, 1983).

La selección sexual favoreciendo determinados caracteres en los machos puede provocar cambios en las hembras debido a que éstas son las que «producen» a los machos. Por ejemplo si los machos son de mayor tamaño a una madre le costará más producir un macho que una hembra, y esto afectará también al sexo que se elige producir así como a la proporción de sexos de la población.

Recientemente se ha puesto de manifiesto otra nueva consecuencia de la selección sexual: la reducción del tamaño de camada en mamíferos. El fundamento es sencillo: en una especie poligínica, cuando la varianza en el éxito reproductivo de los machos es alta y el éxito depende del tamaño corporal (el cual a su vez es influido por el tamaño al destete, esto es, gasto que la madre realiza en la cría), la relación entre el éxito reproductivo esperado y el gasto que la madre invierte en la cría es sigmoidal (fig. 15.18). En estas condiciones interesa más producir una cría grande que dos de mediano tamaño. Cuanto más fuerte es la selección sexual favoreciendo el tamaño en los machos más tienden a concentrarse los recursos en pocas crías por parto. En efecto, en los mamíferos cuanto mayor es el dimorfismo sexual en peso (como índice de la selección se-

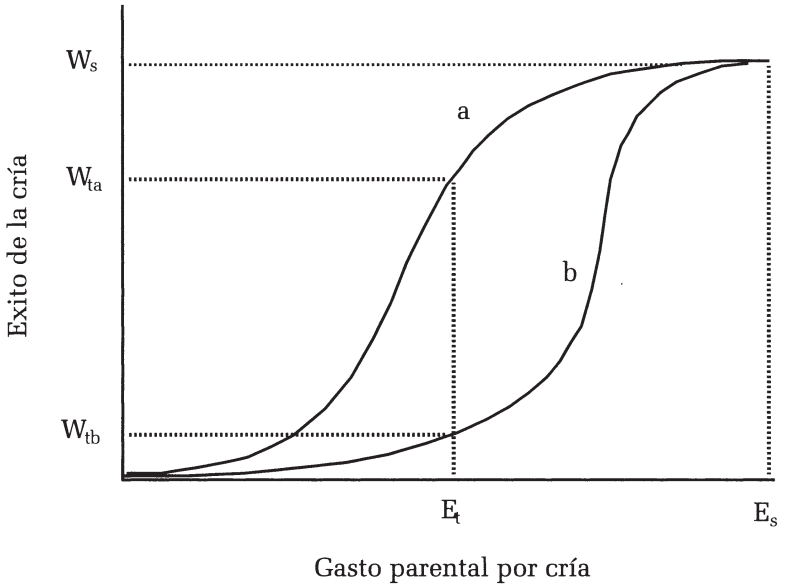

Figura 15.18.–Éxito reproductivo esperado de la cría en función del gasto maternal. Cuando la selección sexual es fuerte favoreciendo el peso en los machos, la curva se hace más sigmoidal (b), con lo que en esas condiciones interesa acumular el presupuesto de gasto maternal en una única cría grande en lugar de producir dos de mediano tamaño. E_s: gasto para una cría; E_t: gasto para cada cría cuando se producen gemelos, es decir el presupuesto total se reparte entre dos crías; W_s: éxito esperado cuando se produce una sola cría; W_{ta} y W_s: éxito esperado de la cría cuando se han producido gemelos, para cada tipo de curva a y b respectivamente (de Carranza, en prensa).

xual favoreciendo tamaño en los machos) menor es el número de crías por parto (Carranza, en prensa).

En general se puede afirmar que la selección sexual afecta a gran cantidad de procesos en la vida de los organismos, de modo que se pueden encontrar numerosos ejemplos en los que machos y hembras difieren, y esas diferencias son influidas en cierta medida por la selección sexual.

15.3.5. Cuidado parental, tasas reproductivas potenciales, sistemas de apareamiento y selección sexual: visión global

Si uno de los sexos gasta más que el otro en cuidado parental, el primero ver normalmente limitada su capacidad teórica de producir crías, es decir, su tasa reproductiva potencial (Clutton-Brock y Vincent, 1991). Esta tasa es alta, por ejemplo, en los machos que sólo aportan esperma, ya que en teoría podrían ser padres de un número elevadísimo de hijos. Las hembras de mamíferos, en contraposición, dado que tienen que soportar la preñez y la lactancia para producir cada cría o carnada, su tasa reproductiva potencial tiene un máximo mucho menor que para los machos.

Las diferencias en las tasas reproductivas potenciales entre ambos sexos están a su vez relacionadas con el sistema de apareamiento. Recientemente se ha propuesto, basado en el principio de Bateman (1948), que la clasificación de los sistemas de apareamiento puede entenderse en base a la relación que existe entre el incremento en número de apareamientos y el incremento en número de hijos para cada sexo. Esto es, en un sistema poligínico, por ejemplo, un aumento en apareamientos se traduce en un aumento en hijos para los machos pero no tanto para las hembras. En un sistema poliándrico ocurre al contrario, y en uno monógamo perfecto ambos sexos se encuentran limitados por el cuidado parental, de modo que el aumento en apareamientos tendría poca repercusión en cuanto aumento en el éxito reproductivo (Arnold y Duvall, 1994).

El sexo cuya tasa reproductiva potencial está más limitada será más selectivo en el apareamiento. La táctica de elección se puede concentrar en conseguir buenos genes para la descendencia, o en tratar de provocar un aumento en el aporte de recursos por parte del otro sexo.

Buenos genes: Si se eligen buenos genes, la tasa reproductiva potencial del sexo que menos invierte no se ve reducida, por tanto habrá alta competencia entre los individuos de ese sexo, cuya varianza en el éxito reproductivo será alta, como también lo será la magnitud de la selección sexual. En estas condiciones la productividad de la pareja se ver reducida debido al fenómeno que tratamos en el capítulo 14 bajo el término «costo del sexo».

Recursos: Si, por el contrario, el sexo que más gasta en cuidado parental trata de aumentar el gasto del otro, la tasa reproductiva potencial de este último se verá normalmente limitada, se reducirá la varianza en su éxito reproductivo, al igual que ocurrirá con la magnitud de la selección sexual. En el punto en que el gasto total necesario fuera compartido por ambos componentes de la pareja, la productividad sería máxima y no tendría lugar la reducción debida al llamado costo del sexo.

En base a lo anterior se podría hacer una predicción, que quedaría pendiente de ser comprobada empíricamente. En ambientes en los que los factores que afectan a la supervivencia de las crías pueden ser contrarrestados eligiendo buenos genes (p. ej., la acción de los parásitos) se favorecerá la elección de genes y el dimorfismo sexual será marcado. Si la supervivencia depende del aporte de alimento y no de la competencia biótica se elegirá inversión, y el dimorfismo sexual será menos exagerado. Es esperable dimorfismo en medios con alta competencia biótica tales como los ecosistemas tropicales, mientras que debería ser más frecuente la inversión compartida y poco dimorfismo sexual en zonas templadas o frías.

El sexo que más gasta en cuidado parental y que es aparentemente explotado por el que menos invierte, tiene como consecuencia en su mano la decisión evolutiva de hacer o no invertir al otro sexo mediante su exigencia a la hora de aparearse. Evidentemente pueden jugar aquí un papel decisivo limitaciones derivadas de los ciclos vitales y del medio ambiente, pero es esperable que en promedio esta exigencia tenga una fuerza proporcional a la diferencia entre las tasas reproductivas potenciales de ambos. Con esa exigencia influirá en parámetros evolutivos tales como el costo del sexo y la dirección e intensidad de la selección sexual, así como en las consecuencias de esta última.

15.4. Resumen

Machos y hembras están obligados a cooperar para conseguir dejar descendientes en un sistema de reproducción sexual. Sin embargo los intereses de ambos no coinciden, ya que a menudo el éxito reproductivo de los machos se ve limitado por el número de apareamientos que consigan mientras que en las hembras depende de sus capacidades para producir crías viables. Las hembras pueden aumentar su éxito reproductivo si consiguen que el macho participe en el cuidado parental, con lo cual se establece un conflicto de intereses entre ambos sexos. Los condicionantes ecológicos y los ciclos vitales de cada especie determinan el modo en que se resuelve este conflicto y dan lugar a los distintos sistemas de apareamiento. Los sistemas de apareamiento resultan del conjunto de estrategias adoptadas por los miembros de una población. La variabilidad de condicionantes provoca la aparición de diferentes estrategias, a veces

dependientes de factores medioambientales externos a la población, y a veces dependientes de las estrategias adoptadas por los demás miembros de la población. En general, los sistemas poligínicos y poliándricos se caracterizan porque el éxito reproductivo depende del número de apareamientos en uno de los sexos (machos o hembras respectivamente) mientras que en el otro sexo se encuentra limitado por su capacidad de invertir en crías. El sistema será más monógamo cuanto más afecte esta limitación a ambos sexos.

La selección sexual constituye un conjunto de fuerzas evolutivas que surgen como consecuencia de la existencia de las estrategias macho y hembra. Las diferencias en las tasas reproductivas potenciales hacen que los individuos del sexo de mayor tasa reproductiva potencial (generalmente los machos) compitan por los individuos del otro sexo que se convierten en un recurso escaso (generalmente las hembras). El sexo de menor tasa reproductiva potencial suele desarrollar mecanismos de elección de pareja por medio de los cuales contribuye a determinar qué caracteres serán favorecidos por la selección en los individuos del otro sexo. La opción de elegir pareja puede ser utilizada por la hembra para conseguir machos que inviertan en la descendencia. Esto suele tender a reducir la tasa reproductiva potencial de los machos en favor de la de las hembras, así como la fuerza de la selección sexual. Por el contrario la hembra puede utilizar criterios de elección en los que prime la calidad genética de los machos, evaluada mediante algún rasgo fenotípico. Este tipo de criterios conlleva mayor tasa reproductiva potencial en los machos y selección sexual más fuerte. La selección sexual al actuar de distinto modo en machos y hembras produce consecuencias evolutivas que acentúan las diferencias entre sexos.