

Capítulo 13: SELECCIÓN SEXUAL

Manuel Martín-Vivaldi y Josefa Cabrero

ESTACIÓN EXPERIMENTAL DE ZONAS ÁRIDAS, C.S.I.C.

C/ General Segura, 1, 04001-Almería (España). E-mail: mvivaldi@eeza.csic.es

DEPARTAMENTO DE GENÉTICA. FACULTAD DE CIENCIAS. UNIVERSIDAD DE GRANADA

18071-Granada (España). E-mail: jcabrero@ugr.es

El mayor potencial de los machos para aumentar su éxito reproductivo a través de la inversión en conseguir apareamientos, determina que en la mayoría de las especies animales éstos hayan desarrollado numerosos caracteres extravagantes que usan para competir por las hembras y que no están presentes en ellas. La extravagancia de esos caracteres no es arbitraria, sino que los costes que implica su exageración, los convierten en señales honestas de distintos tipos de calidad en los que están interesados tanto otros machos competidores como las hembras. Mediante el estudio de la selección sexual podemos encontrar una explicación evolutiva a apreciaciones aparentemente subjetivas de la “belleza” de otros individuos, tanto en humanos como en el resto de los seres vivos. No sólo los animales se ven afectados por la selección sexual, sino que tanto en plantas, como en otros organismos en los que se conjugan los intereses de dos sexos en el momento de la reproducción, se dan las circunstancias que propician la aparición de caracteres útiles en la competencia por el apareamiento. La selección sexual afecta a numerosas facetas de la vida de los organismos en gran parte de su ciclo vital, promueve el aumento de la diversidad de los seres vivos, e influye en el riesgo de extinción de las especies. La lucha por la obtención de (al menos una) pareja con la que reproducirse es un condicionante fundamental de las estrategias de vida de los organismos.

Introducción

En muchas especies animales hay notables diferencias morfológicas, fisiológicas y de comportamiento entre los sexos. Este fenómeno se denomina dimorfismo sexual y puede llegar a ser muy acusado en algunos casos. Basta mirar una pareja de pavos reales para comprobar la vistosidad y gran tamaño de la cola del macho respecto a la de la hembra, o el diferente tamaño corporal de los elefantes marinos, en los que los machos son de un tamaño tres o cuatro veces mayor que las hembras. La evolución de estos caracteres dimórficos relacionados con el comportamiento sexual ha sido objeto de un gran debate desde que Darwin publicó en 1859 el libro “The Origin of Species”. Las características masculinas extravagantes como plumajes vistosos, aparatosas cuernas o elaborados cantos, pueden ser muy costosos en términos de supervivencia, no sólo por el gasto energético que supone su desarrollo y mantenimiento, sino porque algunos de estos caracteres hacen a los machos presas fáciles para los depredadores. La teoría de Darwin sobre la evolución por selección natural, sostiene que aquellos atributos que incrementan la eficacia biológica de los individuos en términos de supervivencia y fertilidad, aumentarán su frecuencia en la población en sucesivas generaciones. Desde este punto de vista ¿cómo se puede explicar la evolución de los caracteres elaborados, si pueden reducir la viabilidad de sus portadores? Darwin dio la solución en un nuevo libro publicado en 1871, “The

Descent of Man, and Selection in Relation to Sex”, en el que propone y desarrolla ampliamente la teoría de la selección sexual. Sugiere que los caracteres que incrementan el éxito reproductivo individual pueden evolucionar aunque supongan un costo en términos de supervivencia. La selección sexual no implica una lucha por la existencia respecto a otros individuos o al medio externo, sino una lucha entre los individuos de un sexo, generalmente los machos, por la posesión de individuos del otro sexo (lucha por la reproducción). Distinguió dos formas de selección sexual: la competencia entre los machos por acceder a las hembras, o selección intrasexual, y la elección de macho que realizan las hembras, o selección intersexual. Es importante, no obstante, tener en cuenta que el dimorfismo sexual asociado con la reproducción ha podido evolucionar por selección sexual junto a otros procesos.

En este capítulo analizaremos las fuerzas selectivas que son generadas por las actividades relacionadas con el sexo y las consecuencias que provocan en machos y hembras, la influencia de la elección de las hembras en la evolución de los caracteres masculinos, así como los modelos teóricos que explican la evolución de los caracteres elaborados y cómo pueden ser adaptativos. Discutiremos la importancia de la selección sexual en la especiación así como algunos aspectos de la selección sexual en humanos, y abordaremos brevemente el controvertido tema de la selección sexual en plantas.

Concepto de Selección Sexual

Selección Sexual y Selección Natural

Cuando Charles Darwin (1859) lanzó su teoría de la Selección Natural, la definió, en un sentido amplio, como el proceso por el que cualquier pequeña variación fenotípica, siendo útil en la “lucha por la existencia” se preservaría (ver Capítulo 7). Remarcó que usaba el término “lucha por la existencia” de forma general, incluyendo específicamente “no sólo la vida del individuo sino también el éxito en dejar progenie”. No obstante, al profundizar en su explicación, Darwin delimitó lo que él llamaba Selección Natural a los procesos por los que se preservan caracteres útiles para la lucha por “sobrevivir para reproducirse”. Con esta definición más restringida dejó fuera muchos caracteres que difieren entre los sexos en una misma especie y es evidente que comprometen la supervivencia de los individuos, como son muchos ornamentos llamativos que hacen a los machos más vulnerables a la depredación o que son costosos de construir y transportar. Darwin también fue capaz de integrar la explicación de esos caracteres en términos semejantes a los de la Selección Natural. Para ello definió un tipo especial de procesos selectivos que llamó Selección Sexual y que serían los responsables de la evolución de caracteres “por las ventajas que ciertos individuos tienen sobre otros en relación exclusiva con la reproducción” (Darwin 1859, 1871).

Selección intra e intersexual

Los papeles de cada uno de los sexos

El sexo masculino se caracteriza biológicamente por producir gametos pequeños, numerosos y móviles (espermatozoides), mientras que el sexo femenino produce gametos escasos, mucho más grandes e inmóviles (óvulos). La asimetría debió evolucionar a partir de un estado inicial en el que los gametos tendrían un tamaño aproximadamente igual (isogametos) y la selección natural estableció dos estrategias sexuales divergentes. Por un lado, los gametos más grandes eran favorecidos porque aportaban mayor alimento inicial a sus embriones, pero ello abrió la puerta a otra estrategia: los gametos más pequeños tenían la ventaja de que eran más móviles y rápidos y, por tanto, más efectivos en conseguir fusionarse con los gametos grandes. Esto desencadenó un proceso evolutivo que dio lugar a óvulos y a espermatozoides. La anisogamia supone que la contribución inicial de recursos a la descendencia por parte de cada sexo sea muy desigual, puesto que las hembras invierten más que los machos en cada gameto. La fecundidad de una hembra está limitada, por tanto, por su capacidad de producir óvulos, mientras que la del macho sólo está limitada por el número de óvulos que consiga fecundar ya que sus gametos son muy numerosos y “baratos” (no contienen recursos que contribuyan al desarrollo del cigoto, sólo aportan el ADN paterno).

La contribución diferencial de cada sexo a la progenie crea un conflicto de intereses entre las estrategias reproductivas de los dos sexos, puesto que si un macho logra aparearse con muchas hembras, sufrirá sólo una pequeña reducción de su eficacia biológica si alguna vez se aparea con alguna hembra inapropiada, mientras que si una hembra tiene un apareamiento inapropiado con un macho que fecunde todos o parte de sus óvulos, la reducción de su eficacia biológica puede ser significativamente importante. Puesto que los machos tienen un gran potencial reproductivo, la selección favorecerá a aquellos que fecunden a más hembras. En éstas, sin embargo, la selección favorecerá a aquellas que optimicen la calidad de la descendencia, bien emparejando con un macho adecuado (en base a sus características de salud, fertilidad o capacidad para obtener recursos), o invirtiendo en cuidados a su progenie.

Un aspecto a tener en cuenta, por tanto, es el patrón de distribución de los recursos reproductivos en cada sexo. Puesto que los recursos y la energía de los organismos son limitados, los sexos suelen estar sometidos a diferentes presiones selectivas sobre cómo utilizarlos. Pero cualquier beneficio derivado de la utilización de recursos para una actividad, lleva consigo un costo, ya que el mismo recurso no se podrá utilizar para otras actividades. Es decir, la utilización de recursos limitados siempre implica la existencia de un compromiso (“trade-off”). Las principales alternativas para la distribución de recursos son el esfuerzo somático (utilización para crecimiento y supervivencia) y el esfuerzo reproductivo (utilización para la reproducción). En muchos animales, una vez alcanzada la madurez sexual, cesa el crecimiento. Las especies iteróparas (las que se reproducen varias veces a lo largo de su vida) están sometidas a continuos compromisos entre supervivencia y reproducción. El esfuerzo reproductivo se materializa en la producción de gametos, el apareamiento y los cuidados parentales. Las hembras invierten muchos recursos en producción de gametos y cuidados parentales, con lo que optimizan la elevada inversión realizada en los óvulos, mientras que los machos invierten, sobre todo, en conseguir apareamientos, por el menor valor que tiene para ellos cada espermatozoide y su capacidad de producirlos en gran número. Este patrón de distribución es modelado por las condiciones ambientales, de forma que en ambientes benignos las hembras invierten mucho en gametos y poco en cuidados parentales, pero en ambientes desfavorables, las hembras tienen que realizar tanta inversión en cuidar a la progenie, que su eficacia biológica sólo incrementará si consiguen ayuda de los machos. Estos estarán sometidos a continuos compromisos entre contribuir al cuidado parental, o bien aparearse con más hembras.

Los patrones de comportamiento sexual que se observan en animales son el resultado, por lo tanto, de presiones selectivas que actúan diferencialmente sobre machos y hembras. En unos casos, estas presiones pueden tener la misma dirección (lo que es bueno para un sexo también lo es para el otro), pero en otros, pueden tener direcciones opuestas.

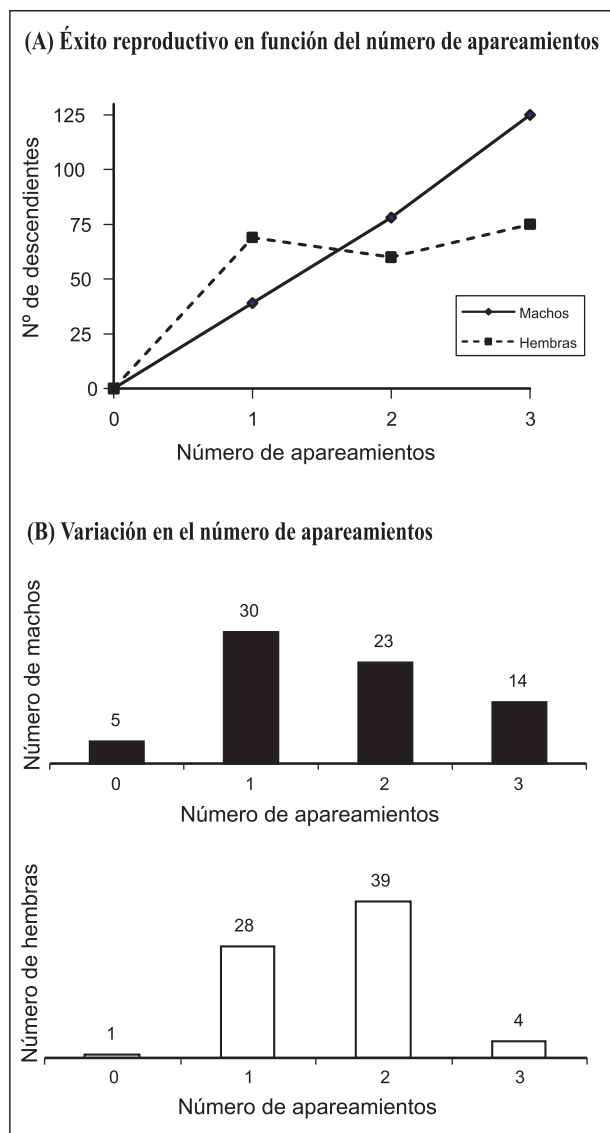


Figura 1. Resultados del experimento de Bateman en *Drosophila melanogaster*. a) Éxito reproductivo, medido como número medio de descendientes, en función del número de apareamientos en los dos sexos. El éxito reproductivo en los machos aumenta con el número de apareamientos, mientras que en las hembras no aumenta sustancialmente con más de un apareamiento. b) Variación en el número de apareamientos: los machos muestran más variación en el número de apareamientos que las hembras. La variación fue medida en términos de varianza.

De todo lo anterior podemos concluir que la anisogamia conduce a una diferencia fundamental entre machos y hembras: las hembras realizan normalmente una mayor inversión parental inicial, lo que las convierte en un recurso escaso y valioso para los machos, y ésto determina que ellos tengan que competir por aparearse con las hembras y que ellas sean las que elijan entre los machos.

Principio de Bateman y proporción de sexos operativa. Bateman en 1948 comprobó el éxito reproductivo de machos y hembras en la mosca del vinagre *Drosophila melanogaster*. Para ello puso de 3 a 5 moscas vírgenes de cada sexo en

botes de cultivo, de manera que las hembras podían elegir entre varios machos que competían entre sí por los apareamientos. Utilizando marcadores genéticos, pudo analizar e identificar la descendencia de cada individuo. Los machos conseguían un mayor número de descendientes conforme aumentaba el número de apareamientos, pero las hembras no y, además, mostraron mayor variación que las hembras en el éxito reproductivo (Fig. 1): la varianza en la frecuencia de apareamientos y en el número de descendientes era mayor en los machos. Este experimento demostró que la fertilidad de una hembra está limitada, principalmente, por su habilidad para producir huevos, mientras que la fertilidad de un macho está limitada por el número de hembras que consiga inseminar.

Otro factor adicional a tener en cuenta es, por ejemplo, el grado en que algunos miembros de un sexo pueden monopolizar el acceso al otro sexo. En cualquier caso, la posibilidad de conseguir más o menos apareamientos, depende de la biología de la especie y, en relación a esto, hay que considerar la inversión realizada para el apareamiento (cortejo, cópula, vigilancia de la hembra, etc) y para el resto de actividades reproductivas (producción de gametos, periodo de gestación, puesta de huevos, etc., Sutherland 1985, 1987, Hubbell y Johnson 1987). En general, estos aspectos quedan reflejados en la “proporción de sexos operativa” (PSO) que indica la proporción de hembras disponibles por macho sexualmente activo en un momento dado. Depende del grado de agrupamiento espacial y temporal del sexo limitante y de las diferencias en la estrategia vital de ambos sexos. Por ejemplo, en las especies en las que hay una alta mortalidad de los machos debido a sus caracteres seleccionados sexualmente, la proporción de sexos en los adultos está sesgada a favor de las hembras. Sin embargo, en las especies donde las hembras, debido a su ventaja en fecundidad, maduran más tarde que los machos y tienen mayor tamaño, el riesgo de mortalidad es mayor y hay hembras inmaduras (no disponibles), lo que reduce su número comparado con el de machos maduros. Estas diferencias influyen en la PSO y, probablemente, también en la oportunidad para la selección sexual. La PSO puede variar entre poblaciones de una especie e incluso en la misma población, dependiendo, por ejemplo, de factores ambientales.

Caracteres sexuales secundarios en hembras: reversión de los papeles sexuales y elección mutua. El patrón estándar de comportamiento sexual, en el que los machos compiten y las hembras eligen, puede alterarse conforme aumenta el grado de inversión parental realizada por el macho, pudiéndose llegar a la reversión de los papeles sexuales. Si los machos aportan inicialmente muchos recursos, los papeles sexuales se invierten, y entonces son las hembras quienes compiten por conseguir a los machos, y ellos quienes eligen. Este comportamiento se conoce en algunas especies de peces, aves e insectos. Por ejemplo, las hembras de la mosca *Rhamphomyia longicauda* (Empididae) no pueden matar presas y obtienen las proteínas de los machos, intercambiando cópulas por presas como regalo nupcial. Ellas compiten para ser elegidas por los machos,

exhibiendo sus abdómenes inflados como señal de fecundidad. Aquellas hembras con abdómenes más grandes, serán preferidas por los machos (Funk y Tallamy 2000). Otro famoso ejemplo lo constituyen algunas especies de aves limícolas árticas, en las que los machos se encargan de la incubación y el cuidado de los huevos, y de esta manera las hembras pueden realizar varias puestas que son cuidadas por varios machos (sistema de apareamiento poliándrico, ver Capítulo 15). En este caso, las hembras poseen coloraciones más brillantes que los machos y compiten entre ellas por el apareamiento. En otras ocasiones, como ocurre en algunas especies de insectos ortópteros, el comportamiento sexual depende de las condiciones ambientales (Gwynne 1990): si la comida es abundante, el patrón de comportamiento sexual es el estándar (los machos forman espermatóforos fácilmente y compiten por las hembras), pero si el alimento es escaso, o de mala calidad, las hembras necesitan aparearse con varios machos para obtener suficiente alimento, y compiten entre ellas para conseguir apareamientos. Entonces los machos se hacen más selectivos a la hora de elegir pareja.

Es frecuente que las hembras desarrollen los mismos caracteres sexuales secundarios que los machos, incluso en especies donde los papeles sexuales no están invertidos, aunque normalmente no llegan a ser tan exagerados. Tradicionalmente este hecho se ha explicado por una correlación genética no funcional entre los sexos, aunque recientemente se ha propuesto que esos caracteres podrían haber evolucionado por selección sexual en las hembras; por ejemplo, si los machos que puedan permitírselo (por ser preferidos o tener más o menos asegurado el apareamiento) rechazan a las hembras menos atractivas (Amundsen 2000). Sería el caso de especies en las que los dos sexos realizan una gran inversión y ambos, por tanto, son selectivos a la hora de elegir pareja (por ejemplo, aves monógamas que compartan las labores de los cuidados y alimentación de las crías). Actualmente hay pocos estudios sobre este tema, y no está claro hasta qué punto la existencia de señales en las hembras es resultado de la selección sexual.

¿Cómo compiten los machos por las hembras?

Enfrentamientos. En algunas especies, los machos compiten por conseguir recursos o territorios para atraer a las hembras, o bien luchan directamente por ellas. La competición puede llevarse a cabo mediante exhibición de señales orales o visuales (exhibición territorial), cuyo objetivo es alejar a los intrusos, o, como ocurre en muchos mamíferos, entablando luchas utilizando armas como cuernos y astas. Los machos más fuertes conseguirán un mayor número de hembras y la selección sexual (intra-sexual) será muy intensa para caracteres como el tamaño, armamentos, exhibiciones de fuerza y comportamiento agresivo. Estos caracteres pueden cambiar direccionalmente hasta llegar a ser extremos. De esta manera se puede explicar la evolución de las astas de los ciervos macho, los cuernos y el enorme desarrollo de las mandíbulas de algunos escarabajos o el mayor tamaño de los machos

en muchas especies. Los machos más competitivos (por su tamaño, sus armas, etc.) tienen mayor éxito reproductivo. En el ciervo *Cervus elaphus*, y tras dieciséis años de estudio, Clutton-Brock et al. (1982, 1988) llegaron a la conclusión, entre otras, de que los machos más grandes tenían más éxito en las luchas y, por tanto, mayor éxito reproductivo que los machos de menor tamaño. En mamíferos pinnípedos, cuanto mayor es el macho con relación a la hembra, mayor es el número de hembras que constituyen su harén. En el elefante marino *Mirounga angustirostris*, los machos luchan violentamente y sólo los más grandes y agresivos son los dueños de los harenes. La intensa selección para la capacidad de lucha ha favorecido el gran tamaño en los machos que llegan a ser hasta tres veces más pesados que las hembras. En cada estación reproductora, sólo un tercio de los machos se aparean y fecundan a casi todas las hembras. Pero las luchas conllevan un elevado costo: algunos machos dueños de harenes mueren inmediatamente después de la edad reproductora y pocos mantienen harenes más de dos o tres años seguidos. Las hembras, sin embargo, se aparean durante unos diez años y la mayoría de los machos no llegan a aparearse nunca. Cuanto menor sea la proporción de machos que se aparean, mayor será la competencia entre ellos, y por tanto, más intensa será la selección para el mayor tamaño del cuerpo.

Existen otros tipos de competiciones por las hembras que no requieren necesariamente enfrentamiento directo entre machos, aunque sí ciertas cualidades: aquellos machos más rápidos o hábiles en localizar a las hembras, tendrán ventaja sobre los demás, así como los más constantes en cuanto al tiempo de permanencia en los lugares donde se llevan a cabo los apareamientos; en este caso, la persistencia de los machos puede afectar a su éxito en conseguir hembras.

En general, el mayor éxito reproductivo de los machos dominantes, no es debido sólo a su capacidad de competición con otros machos rivales, sino también a su habilidad para controlar a las hembras. Esto es frecuente en sistemas poligínicos. En el ciervo, por ejemplo, durante la berrea, los machos, además de luchar con otros machos, guardan a las hembras manteniéndolas juntas.

Preferencias de las hembras. Otra forma de competencia entre los machos por conseguir apareamientos, consiste en atraer la atención y la respuesta sexual de las hembras. Compiten, entonces, en atractivo, de forma que aquellos machos cuyo aspecto o comportamiento se ajuste a las preferencias de las hembras (selección intersexual), tendrán más éxito en el apareamiento.

En muchas especies hay datos que indican que los machos con ciertos caracteres son preferidos por las hembras. En los pavos reales, por ejemplo, los machos que atraen a más hembras son los que tienen colas más grandes y completamente desarrolladas (el desarrollo se completa a los cuatro años y, a partir de ese momento, cada año adquieren un ocelo adicional), y los que tienen más ocelos consiguen la mayoría de los apareamientos. Møller (1988) demostró que las hembras de la golondrina euro-

pea *Hirundo rustica*, prefieren a los machos con plumas caudales más largas aunque sean añadidas artificialmente. Los machos del estornino, *Sturnus vulgaris*, que en las confrontaciones de canto entonan cantos más largos, tienen mayor éxito con las hembras (Gentner y Hulse 2000). También hay evidencias bien documentadas en muchos insectos y en peces.

Por otra parte, algunos autores han sugerido que las hembras pueden copiar la elección del apareamiento de otras hembras, es decir, elegir a los machos simplemente porque son preferidos por otras hembras. Se ha demostrado que las hembras del guppy *Poecilia reticulata*, un pez de agua dulce, en determinadas condiciones alimenticias, copian con frecuencia la elección del apareamiento realizada por otras hembras (Dugatkin 1998). Este comportamiento aparentemente es ventajoso para las hembras puesto que reduce el tiempo utilizado en la elección de pareja.

Aunque existen muchas tácticas posibles de elección por parte de las hembras, basadas, por ejemplo, en comparaciones secuenciales de machos u otras que requieren decisiones extremas, en cualquier caso, la táctica más favorable depende, entre otras cosas, de la variación existente entre los machos y del costo de la elección de la hembra.

Todas las hembras de una población o especie, no necesariamente tienen que mostrar las mismas preferencias. Si existe variación entre hembras de una misma población en sus preferencias por caracteres en los machos, esa variación puede afectar a la evolución y mantenimiento de esos caracteres (Widemo y Sæther 1999). Sin embargo, hay pocos estudios que hayan investigado la posibilidad de preferencias individuales en las hembras, siendo necesario comprobar explícitamente la variación y repetibilidad de la elección de pareja. Brooks y Endler (2001) han encontrado, en guppies, que hay variación en las preferencias por algunos caracteres, pero no por otros, y que esa variación puede tener un efecto importante en la intensidad de la selección sexual, aunque para algunos de los caracteres que han estudiado no es así.

Relación entre selección intra e intersexual. ¿Son dos procesos realmente diferentes la selección intra e intersexual? ¿Tienen algo en común? La selección intra e intersexual deberían verse como manifestaciones diferentes de un mismo proceso evolutivo: la competencia entre los machos por obtener pareja, que en unas especies discurre a través de luchas y en otras mediante el atractivo. Resulta interesante distinguirlas ya que el modo de evolución de cada una es diferente y por consiguiente, se originan señales también diferentes. Pero la distinción entre ambas es algunas veces confusa porque pueden no ser claramente alternativas e incluso pueden operar sobre el mismo carácter.

El doble papel de los caracteres seleccionados sexualmente se ha demostrado en muchas especies. Por ejemplo, en los elefantes marinos, las hembras prefieren a los machos dominantes y protestan cuando machos de bajo rango intentan montarlas; en el gorrión común, *Passer domesticus*, los machos con la mancha negra más grande

suelen ganar las confrontaciones y tienen mayor estatus, pero también son los preferidos por las hembras. En algunas especies de pájaros, sin embargo, los machos entonan cantos diferentes dependiendo de si el contexto es de competencia intrasexual o intersexual: cambian el tipo de canto, de forma que utilizan un canto variado (varios tipos de estrofas, mezcladas) cuando se enfrentan a sus competidores, y un canto más repetitivo (estrofa repetida muchas veces) cuando buscan pareja o tienen una hembra cerca (Wiley et al. 1994).

Alcance de la selección sexual

La selección sexual no termina en el apareamiento

Aunque de la definición de selección sexual enunciada por Darwin y del tratamiento que se suele hacer del concepto, normalmente se ha entendido que la variación en el éxito “de apareamiento” (número de parejas obtenidas) es la principal o única fuente de éxito de los distintos fenotipos que compiten, algunos autores han remarcado la importancia de identificar muchas otras ventajas que pueden obtener los machos competidores a través de la selección sexual (Fig. 2).

Fecha de emparejamiento. En una estación reproductora, comenzar la cría pronto incrementa las posibilidades de realizar más de un intento reproductor, y la probabilidad de reclutamiento de los jóvenes a la población reproductora depende también mucho de que se hayan criado en fechas lo más próximas posible al momento óptimo de la estación. Los caracteres sexuales secundarios que dotan a los machos de ventajas a la hora de conseguir emparejar les sirven también para obtener una hembra antes que individuos menos competentes, por lo que los portadores de esos caracteres producirán más hijos por estación y con mayor probabilidad de llegar a reproducirse.

Cópulas fuera de la pareja y competición de esperma. El apareamiento no implica fidelidad sexual. En la mayoría de las especies animales estudiadas, se ha comprobado que muchas veces las hembras buscan, permiten o sufren encuentros sexuales con más de un macho. El éxito de los machos con un fenotipo concreto para un carácter sexual secundario se ve muy afectado por la competencia que encuentren sus espermatozoides en el tracto genital femenino (ver Capítulo 14). En muchos casos las hembras realizan cópulas con individuos más atractivos que su propio compañero, por lo que el carácter que los hace atractivos se ve muy favorecido a través de procesos de selección sexual post-cópula (Møller 1998). Para un macho, el obtener una pareja o cópula no asegura el éxito de fertilización, y el número de parejas sociales obtenidas tampoco impone un límite al número de descendientes que puede producir. Los procesos de selección post-cópula pueden afectar a los mismos caracteres que intervienen en la selección pre-cópula, reforzándolos, por ejemplo cuando las preferencias de las hembras al realizar cópulas fuera de la pareja o al seleccionar eyaculados son las mismas

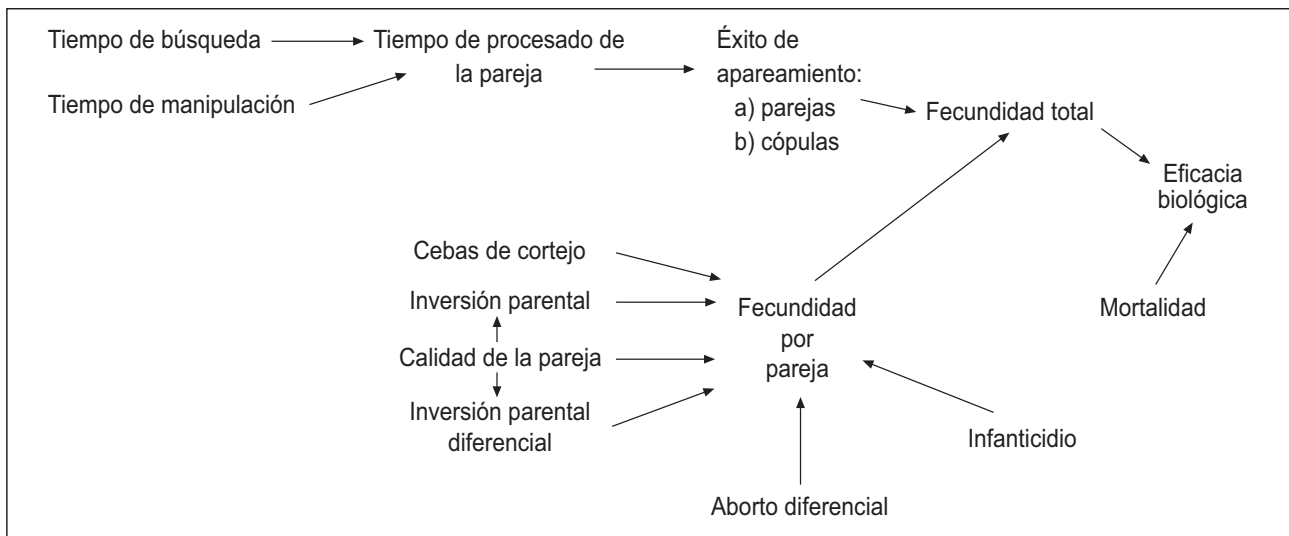


Figura 2. Selección sexual como un proceso continuo desde la adquisición de pareja hasta la producción de hijos independientes (según Møller 1994).

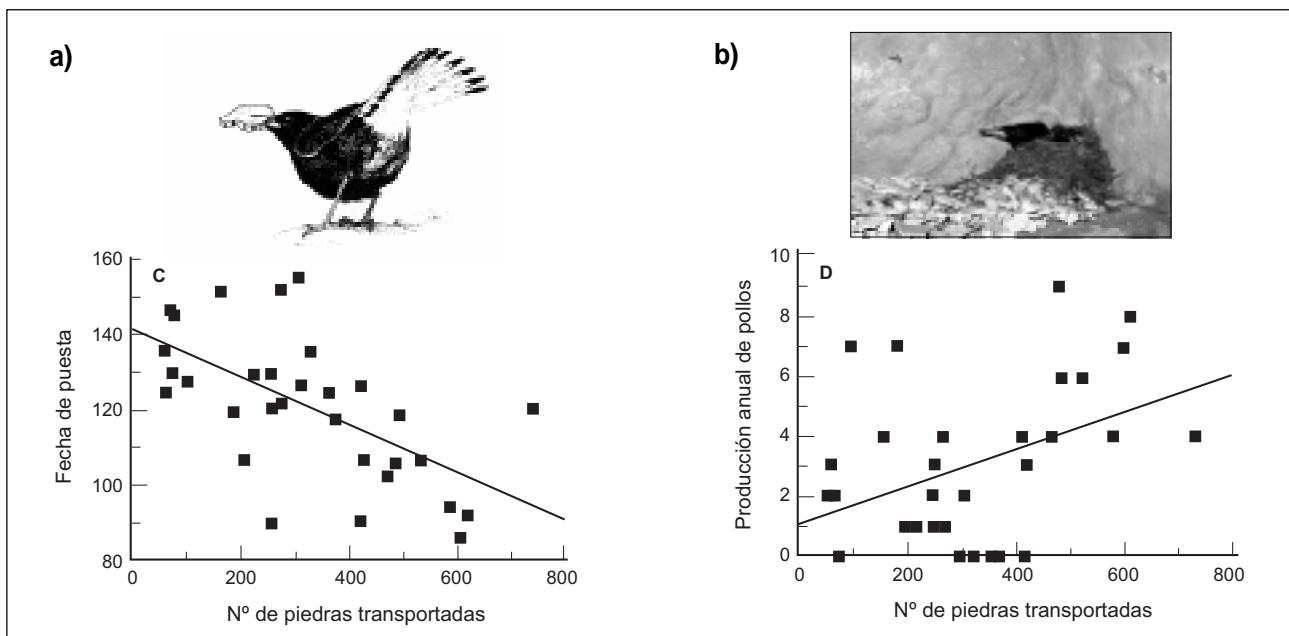


Figura 3. Los machos de collalba negra (A), de entre 35 y 40 g, después de emparejar transportan a la cavidad del nido y a otras cercanas cerca de 2 kg de piedras que no cumplen ninguna función en la estructura del propio nido (B; Moreno et al. 1994). Este extraño comportamiento es una exhibición dirigida a la hembra, que decide cuándo comenzar la puesta fijándose en la cantidad de piedras transportadas por el macho. Manipulando la actividad de transporte de piedras de los machos colocando o retirando piedras artificialmente Soler et al. (1996), encontraron que las hembras de los que habían transportado más piedras comenzaron la puesta antes (C). Esto determinó que los machos que transportaron más piedras obtuvieran un número mayor de pollos volantones en la temporada (D). Las hembras se fijaron directamente en el número de viajes transportando piedras que realizó el macho, y no en el número de piedras presentes en el nido.

que al seleccionar parejas sociales. Sin embargo, a través de la competición de esperma la selección sexual puede originar la evolución de caracteres que no intervienen antes de la cópula (características de órganos copuladores y órganos almacenadores de esperma; ver Capítulo 14).

Aunque en algunas revisiones sobre selección sexual se ha dedicado especial atención a los procesos que suceden antes de la cópula (Andersson 1994), varios estudios comparativos en aves han comprobado que la selección sexual post-cópula a través de la competencia espermática

ha jugado un papel importante en la evolución de los caracteres sexuales secundarios (medidos como nivel de dimorfismo sexual). Es interesante que la competencia espermática parece haber sido determinante en unos tipos de caracteres sexuales secundarios (color y morfología del plumaje) y no en otros (Owens y Hartley 1998).

Diferencias en la calidad de las hembras e inversión diferencial de las hembras. Los machos también pueden incrementar su éxito reproductivo si consiguen hembras de mejor ca-

lidad que el resto. Una hembra de mejor calidad (por su condición física o experiencia) puede tener mayor capacidad reproductiva. Por ejemplo puede poner un número mayor de huevos o parir más crías, producir crías más grandes, ser más eficiente en el cuidado de las crías, realizar varias puestas o partos por estación, etc.

Las hembras también pueden aumentar su esfuerzo reproductivo por encima de su óptimo particular a expensas de sufrir mayores costes de cara a su supervivencia o potencial reproductivo futuro. Evidentemente sólo se realizará ese sobreesfuerzo cuando los beneficios que deriven de él sobrepasen los costes que conlleva. Se ha comprobado en varias especies que las hembras emparejadas con machos más atractivos realizan un esfuerzo extra (inversión diferencial), que redundará en un nuevo incremento del éxito reproductivo de esos machos, y cuyos costes se ven compensados por la obtención de hijos atractivos (revisado en Sheldon 2000). En esos estudios, el carácter en que se fijaron las hembras para decidir su inversión fue el mismo en el que basan su elección de pareja, por lo que este componente de selección sexual post-apareamiento refuerza la selección en el apareamiento. Sin embargo, también existen caracteres sexuales secundarios de los machos, que son utilizados por las hembras para decidir su esfuerzo reproductor, que sólo intervienen después del apareamiento. Un ejemplo es la construcción de nidos en las aves y las exhibiciones asociadas a ello. En muchas especies la habilidad de los machos construyendo nidos es usada por las hembras como criterio para elegir pareja (por ejemplo en el chochín *Troglodytes troglodytes* o el pájaro moscón *Remiz pendulinus*). Sin embargo, en otras especies en las que el nido se construye después del apareamiento (y por tanto, no es un carácter usado para elegir pareja), las hembras basan su esfuerzo reproductor en la actividad de construcción por parte del macho (Soler et al. 1998a). Por ejemplo, en la collalba negra *Oenanthle leucura*, la exhibición del macho ha derivado en el transporte de piedras que no cumplen ninguna función mecánica en el nido, y cuya única explicación es que sirven para convencer a la hembra de que realice un esfuerzo reproductivo mayor (Fig. 3). Un estudio comparativo permitió sugerir que en especies con cuidado biparental la construcción del nido es usada por ambos componentes de la pareja para decidir el nivel de inversión a realizar en la reproducción, por lo que el funcionamiento de este carácter en la selección sexual post-cópula parece ser generalizado al menos en ese grupo de aves (Soler et al. 1998b).

Infanticidio y aborto. Una forma más en la que los machos pueden aumentar su éxito reproductivo frente al de sus competidores es matando a las crías de éstos. Así consiguen que las hembras que tendrían que afrontar el cuidado de esas crías queden disponibles para producir una nueva camada o puesta con el infanticida, o incluso sean accesibles para posibles cópulas fuera de la pareja con el infanticida si los nuevos intentos reproductores se desarrollan con el macho original. Ese comportamiento se ha comprobado en especies de mamíferos como por ejemplo leones, cebras, ratones o langures; en aves como la go-

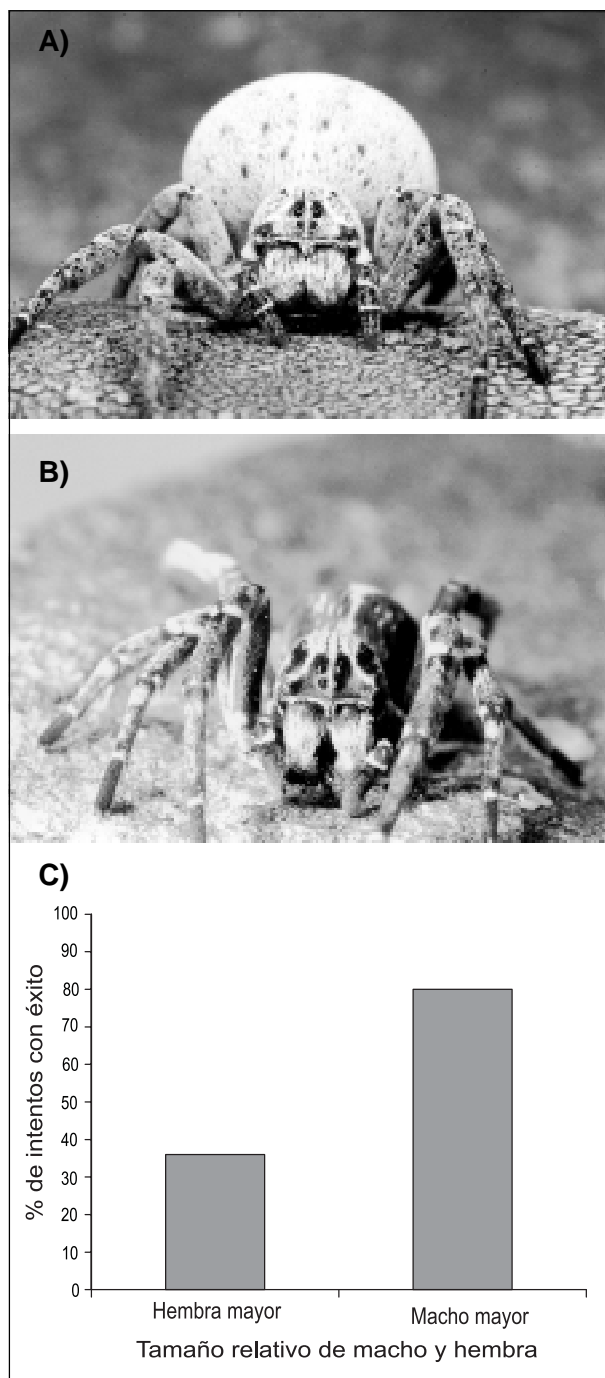


Figura 4. Las hembras (A) de la araña de distribución circunmediterránea *Stegodyphus lineatus* realizan una sola puesta y sus cuidados maternos consisten en la entrega suicida de su cuerpo como alimento para las crías poco después de su nacimiento. Los machos (B) son capaces de localizar, en promedio, menos de dos hembras, y si las que encuentran ya han realizado la puesta, la única posibilidad de reproducirse con ellas es destruir los huevos, pues en ese caso las hembras vuelven a poner (Schneider y Lubin 1996). Las hembras intentan evitar el infanticidio, pero el 49% de los machos que lo intentan lo consiguen, siendo el determinante de su éxito la diferencia de tamaño con la hembra afectada (Schneider y Lubin 1997). Por tanto, la selección sexual a través del infanticidio favorece el tamaño grande de los machos. De hecho, de la familia, esta es una de las especies con menor dimorfismo sexual (en las otras los machos son muy pequeños). Fotografías cedidas por Aart P. Noordam.

londrina y más recientemente en un invertebrado, una especie de araña en la que, además, las hembras sirven de alimento a sus crías (Fig. 4). Incluso los machos pueden provocar que las hembras preñadas aborten, consiguiendo el mismo fin que con el infanticidio, bien por medio de cópulas forzadas, o a través de señales químicas (efecto Bruce, comprobado en roedores, leones y otros animales; Bruce 1959).

En la golondrina común, el éxito derivado del infanticidio está relacionado con la longitud de las rectrices externas de los machos, por lo que, claramente, el infanticidio puede favorecer a individuos con caracteres sexuales secundarios más desarrollados (Møller 1994).

La golondrina común es una de las pocas especies en que se ha evaluado el funcionamiento y la importancia de todos los procesos que actúan en la selección sexual de un carácter concreto. Anders Pape Møller, en una serie de experimentos, ha comprobado que la longitud de las rectrices externas de los machos se ve favorecida por la selección sexual en todos los episodios descritos anteriormente, y ha obtenido un valor del diferencial de selección (el nivel en que el carácter se ve seleccionado) para cada uno de ellos en ese carácter, lo que permite comparar la importancia relativa de cada uno de ellos en la evolución del carácter en esa especie. Este investigador encontró que los procesos de selección que más afectan a la longitud de la cola son la obtención de cópulas fuera de la pareja y la pérdida de paternidad en las puestas propias, seguidos de las diferencias en la fecha de apareamiento (Tabla 1). Ésto nos da una idea de la importancia que tienen variables distintas al número de parejas obtenidas, al menos en las especies socialmente monógamas. En otros tipos de sistemas de apareamiento la importancia relativa de todas estas fases es diferente, aunque todas pueden ser un componente del proceso.

Tabla 1

Diferenciales de selección direccional para la selección sexual de la longitud de la cola en machos de golondrina (Møller 1994).

Episodio de selección	Diferencial de Selección
Éxito de apareamiento	0.08
Fecha de apareamiento	0.23
Mortalidad	0.01
Consecución de cópulas extra pareja	0.96
Pérdida de paternidad en puestas propias	0.80
Calidad de la hembra	0.18
Inversión parental diferencial de la hembra	0.10
Éxito en el infanticidio	0.10
Víctima de infanticidio	0.02

Evolución de los caracteres sexuales secundarios

Tipos de caracteres

La selección sexual ha producido la evolución de muchos tipos de caracteres que están presentes en un amplio abanico taxonómico. Es interesante realizar una

revisión de esos caracteres para poder plantear con mayor perspectiva cómo han podido surgir y por qué son como los observamos, ¿por qué tanta extravagancia?

Armas

(Fig. 5-a). Quizás uno de los tipos de caracteres que más claramente pueden asignarse a la selección sexual, y en los que es más fácil de entender su aparición y su forma actual, son las armas presentes en los machos de muchas especies, y que utilizan para enfrentarse entre sí en los contextos sexuales, por conseguir hembras o territorios. Existen armas de este tipo en numerosos grupos animales y en algunos se ha comprobado que el tamaño de esas armas es un determinante del éxito en la contienda y, por tanto, del éxito reproductivo del macho, aunque en muchos otros casos parece ser el tamaño corporal, que normalmente va asociado a armas mayores, el que determina el éxito en las peleas.

Tamaño corporal

(Fig. 5-b). El dimorfismo sexual en tamaño es bastante común en los animales, aunque existe una gran variación entre grupos taxonómicos en el signo de la diferencia y su magnitud. En la mayoría de las especies de animales las hembras son mayores que los machos, lo que seguramente está relacionado con una mayor capacidad reproductiva de hembras grandes, ya que hembras más grandes pueden poner un mayor número de huevos. En otras muchas especies, sin embargo, (aves, mamíferos, muchos reptiles, anfibios y también algunos peces e invertebrados), los machos son mayores que las hembras. En estas especies el mayor tamaño del macho parece estar causado principalmente por la selección sexual, pues los machos más grandes consiguen vencer en las peleas por hembras, harenes o territorios de reproducción, y en consecuencia, logran mayor éxito reproductivo. Sin embargo, hay que tener en cuenta que hay muchas presiones selectivas actuando sobre el tamaño corporal, y que un dimorfismo acusado a favor de los machos puede tener otras causas distintas a la selección sexual. Por ejemplo, en algunas especies el tamaño pequeño de la hembra puede estar favorecido por otros motivos, por lo que los machos son mayores que las hembras en ausencia de selección sexual por el tamaño grande.

Ornamentos estructurales: plumas, colas y otros órganos exagerados

(Fig. 5-c). En muchos casos, determinados órganos corporales que cumplen una función en la vida de los organismos que, en principio, nada tiene que ver con la consecución de pareja, se modifican en los machos para ser utilizados en esa competencia. El ejemplo más conocido es la cola de muchas aves, que cumple un papel determinante en la eficiencia del vuelo muy dependiente de una longitud óptima (seguramente próxima a la que se obser-

va en las hembras), y que en los machos de muchas especies se ha desarrollado de forma exagerada. Se ha comprobado que ese alargamiento desmesurado dificulta el vuelo, pero incrementa las posibilidades de reproducirse, porque las hembras prefieren a los machos de colas largas, y también, en algunas especies, porque los machos se ven atemorizados por los que tienen colas mayores (ver Capítulo 28). Las colas grandes como atractivos sexuales no son exclusivas de las aves. También se han desarrollado esos ornamentos en peces como los guppies y en tritones (en este caso su anchura en lugar de longitud), y hay dimorfismo sexual en prolongaciones parecidas en las alas de algunas mariposas. Otras partes del cuerpo también modifican su forma para servir de ornamentos: sucede con muchos tipos distintos de plumas en las aves (de las alas, pecho, garganta, cabeza), y con estructuras tan especiales como largos pedúnculos de soporte para los ojos en un grupo de moscas asiáticas (Burkhardt y de la Motte 2001, Fig. 5c).

Otros ornamentos visuales: el color

(Fig. 5-d) Una de las formas más evidentes y llamativas de dimorfismo sexual en animales son las diferencias en coloración. Se ha comprobado elección de pareja atendiendo al color y, en muchos casos, influencia del color en la competencia directa entre machos en crustáceos, insectos, arácnidos, peces, algunos anfibios, muchos reptiles, aves y algunos mamíferos. Las señales sexuales de color pueden ubicarse en muy diversas partes del cuerpo y estar determinadas por mecanismos muy distintos. Así, muchas coloraciones son estructurales (producidas por el efecto de la microestructura del tejido sobre la luz reflejada) como las verdes, azuladas o violetas con brillos metálicos, y muchos matices ultravioletas no percibidos por la visión humana. Otras dependen de la deposición de pigmentos en el tejido, como las rojizas y amarillentas producidas por los carotenos, o las negras por la melanina. Por último, existen incluso coloraciones adquiridas voluntariamente del medio externo, a modo de maquillaje, como es el caso de las plumas rojizas en el Quebrantahuesos *Gypaetus barbatus* resultantes de tomar baños en barro ferruginosos (Negro et al. 1999). Las señales de color producidas por distintos mecanismos son potencialmente distintas en su significación, y parecen funcionar de formas diferentes en los procesos de selección sexual.

Asimetría fluctuante

En los últimos años se ha comprobado en muchos estudios que un importante aspecto de los caracteres sexuales secundarios es su nivel de simetría, además del tamaño (Thornhill y Møller 1998). Los seres vivos se desarrollan de acuerdo con un patrón establecido por sus genes, que en la mayor parte de los órganos y estructuras determina morfologías simétricas bien radiales o bilaterales. Sin embargo, la simetría perfecta es difícil de lograr en el desarrollo, existiendo gran cantidad de condicionantes

ambientales que imposibilitan su consecución, de forma que órganos que deberían ser simétricos son normalmente asimétricos en mayor o menor medida. El nivel de asimetría fluctuante en estructuras que deberían ser simétricas refleja un tipo de calidad de los individuos: su estabilidad en el desarrollo (capacidad para desarrollar el fenotipo simétrico codificado en su genotipo), y se ha comprobado que los machos más simétricos normalmente son los preferidos por las hembras y los que vencen las disputas intrasexuales (Møller y Swaddle 1997). En algunos casos también se ha comprobado, mediante experimentación, que el nivel de asimetría fluctuante en los caracteres sexuales secundarios es directamente objeto de la selección sexual, pues es el carácter en el que se fijan las hembras al elegir pareja (Møller 1992, Fiske y Amundsen 1997), aunque algunos otros estudios que han intentado comprobar ese efecto directo en otras especies no lo han encontrado (Tomkins y Simmons 1998). Es importante distinguir la asimetría fluctuante de otros tipos de asimetría que se dan en la naturaleza (asimetría direccional y antisimetría) y que normalmente reflejan algún tipo de adaptación. La asimetría fluctuante se distingue de las otras porque la distribución de las diferencias entre la estructura derecha e izquierda en una población de individuos, sigue aproximadamente una distribución normal de media igual a cero (Møller y Swaddle 1997, para una revisión reciente y recomendaciones metodológicas en español ver Cuervo 2000).

Productos químicos

Muchas especies dependen de señales químicas para atraer a posibles parejas y repeler competidores (Penn y Potts 1998). Existe dimorfismo sexual en los órganos de producción de feromonas, el comportamiento de marcaje con ellas y el tipo de feromonas producidas. El uso de este tipo de señales químicas (olores) como atractivos sexuales se ha comprobado en insectos, crustáceos, peces, anfibios, reptiles y mamíferos, aunque los estudios más completos se han realizado en insectos y mamíferos (sobre todo roedores). Por ejemplo, en un escarabajo de la harina, Lewis y Austad (1994) demostraron, eliminando otros posibles factores experimentalmente, que el olor de machos distintos difiere en el poder de atracción de hembras, y que los machos que producen el olor más atractivo son, además, más exitosos en fecundar huevos cuando las hembras copulan con más de un macho. En ratones, varios estudios han comprobado que el olor de machos sanos es más atractivo para las hembras que el de machos infectados por patógenos, y con otros roedores, que el olor de machos dominantes es preferido sobre el de los subordinados.

Sonidos

(Fig. 5-e) En muchos animales los machos recurren a la producción de sonido (tanto de origen vocal como mecánico) cuando se disponen a buscar pareja. Tanto en in-

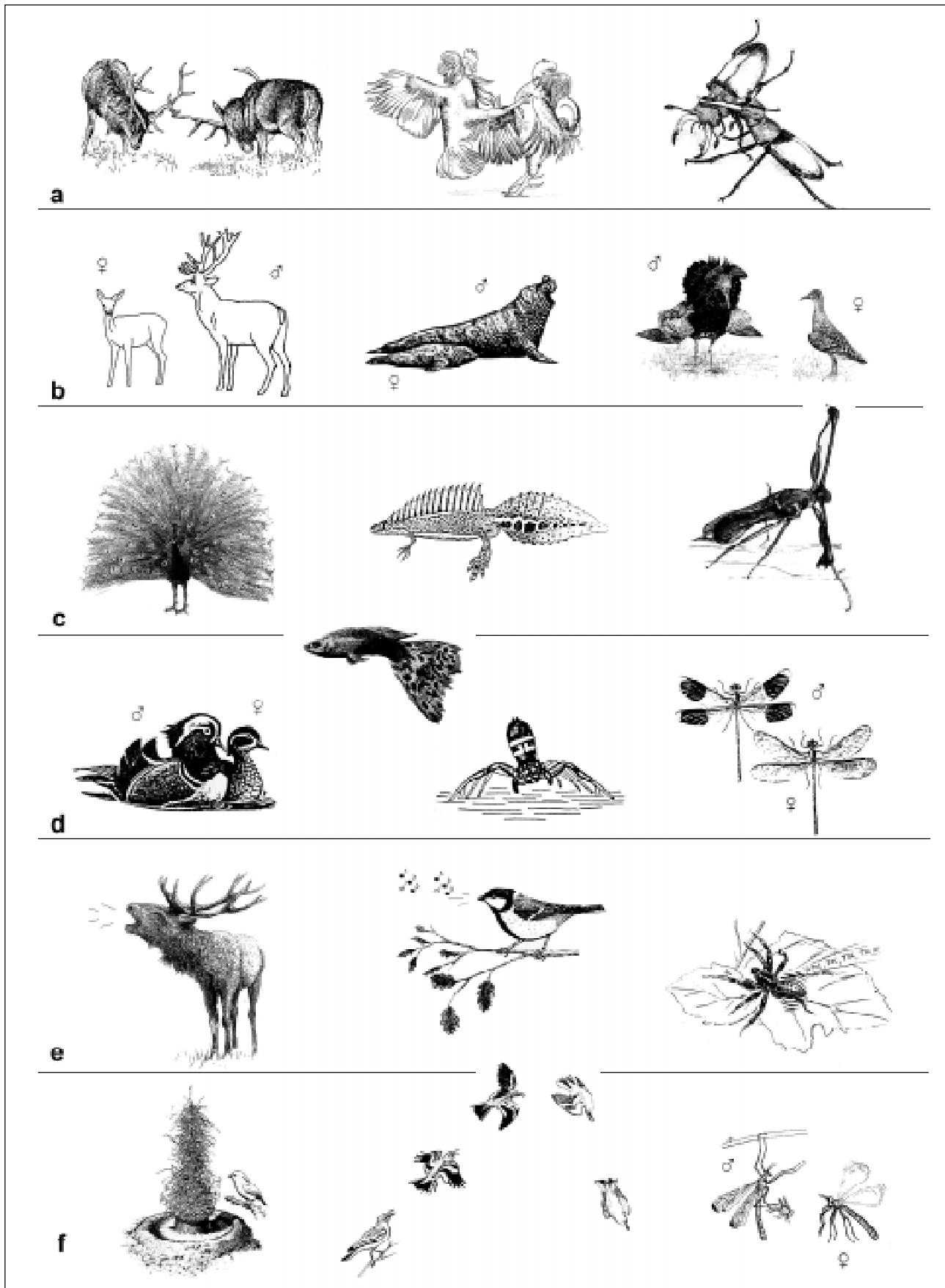


Figura 5. Ejemplos de algunos tipos de caracteres sexuales secundarios en varios grupos taxonómicos. (a) Armas. (b) Tamaño corporal. (c) Estructuras morfológicas. (d) Color. (e) Sonidos. (f) Comportamientos de exhibición. Dibujos procedentes de Clutton-Brock et al. 1982, Greenwood y Harvey 1982, Catchpole y Slater 1995, Huntingford y Turner 1987, Møller 1994, Andersson 1994.

sectos como anfibios, aves o mamíferos se han realizado numerosos estudios que demuestran que determinadas características del sonido producido por diferentes machos de la misma especie son responsables de un mayor o menor éxito en emparejar, tanto por ser preferidas por las hembras como por ser útiles para repeler a otros machos. Aspectos como el tiempo que un individuo dedica a cantar durante el día, la duración de cada uno de sus cantos, la cantidad de variaciones distintas que puede producir (repertorio), la longitud de las estrofas incluidas en el canto, el volumen de producción, o incluso el tono del sonido producido, son tenidos en cuenta por las hembras y los machos receptores (revisado en Catchpole y Slater 1995, y Kroodsma y Miller 1996 para aves, en Andersson 1994 para otros grupos).

Otros comportamientos de exhibición: saltos, bailes construcciones, regalos

(Fig. 5-f) En muchas especies los machos realizan espectaculares exhibiciones sobre cuyas características las hembras basan su elección y los machos su valoración del rival. Muchas veces las exhibiciones sirven para mostrar atributos visuales ya mencionados, como colores u órganos elaborados como ornamentos, pero también hay casos en que son propiedades de la exhibición en sí lo que se compara entre competidores. Es el caso de los bailes y saltos de varios grupos de aves que se exhiben de forma individual, en agrupaciones de competidores o en coaliciones, en los que dan volteretas y saltos, o pasan unos sobre otros de forma coordinada. En otros casos los machos exhiben su capacidad para desarrollar actividades que son de interés para la hembra por su utilidad para la reproducción, como es la construcción del nido en aves y en peces. La construcción como exhibición alcanza niveles excepcionales en algunas aves constructoras de grandes y elaborados “jardines”, en los que la hembra basa su elección de pareja, pero que no son utilizados como nidos para depositar los huevos (Fig. 5-f). Finalmente, los machos también hacen entrega a las hembras de regalos, normalmente consistentes en presas, como una manera de convencerlas para el apareamiento. Este comportamiento sucede en muchos insectos y también en aves. Además de presas capturadas o robadas, estos regalos pueden ser nutrientes sintetizados por el propio macho y que se transmiten en un espermatóforo (por ejemplo en ortópteros), o incluso órganos corporales del macho que la hembra devora durante o después del apareamiento. Lo más extraño es que, en algunos casos, los machos entregan a las hembras durante el cortejo regalos que no son nutritivos, que se llaman regalos “vacíos”. Por ejemplo, en un tipo de moscas, los machos se exhiben sobre hojas o troncos sujetando con sus patas unas bolas de burbujas de saliva que las hembras tienen en cuenta para decidir con quién emparejar. Tras un vuelo conjunto el macho entrega la bola a la hembra, que la sostiene durante la cópula, pero nunca se alimenta de ella (Sadowski et al. 1999).

Instrumentos de manipulación de la competencia espermática

La competencia de espermatozoos produce selección sobre muchos atributos de los mencionados hasta el momento si su expresión se relaciona con el éxito en la competencia. Sin embargo, esta competencia también favorece la evolución de otros caracteres no útiles en otras fases de los procesos de selección sexual. Es el caso de herramientas para extraer el espermatozoos de otros machos del tracto genital femenino, tapones depositados en las hembras para evitar nuevas cópulas por parte de otros machos, sustancias antiafrodisíacas, comportamiento de custodiar a la hembra tras la cópula, o el propio diseño del tracto reproductor femenino que condiciona la forma en que los machos pueden desarrollar la competencia (ver Capítulo 14).

Caracteres múltiples

En la anterior revisión ha quedado patente la gran diversidad de caracteres que pueden funcionar en los procesos de selección sexual en distintos organismos, pero también es evidente que en muchos de ellos son varios los caracteres que funcionan simultáneamente. Por ejemplo, en los ciervos, tanto el tamaño corporal como la cornamenta usada en la lucha, como el tiempo que pasan emitiendo su grito de celo (berrea) influye en su éxito en la competencia (Fig. 5-a, 5-b, 5-e). En el guppy, tanto la longitud de la cola como los patrones de color exhibidos en ella afectan a la elección de la hembra (Fig. 5-c, 5-d). En el carbonero común, distintos parámetros del canto de los machos tienen su efecto en el éxito de forma independiente (Fig. 5-e) y además, intervienen varios caracteres relacionados con el color. En muchos insectos, los machos producen sonido o entregan nutrientes durante la cópula y también tienen órganos copuladores especializados en desplazar espermatozoos de otros machos. El caso extremo lo constituyen algunas aves del paraíso que despliegan elaborados plumajes, de colores vistosos, que exhiben en danzas mientras producen variadísimos cantos.

Los estudios sobre la selección sexual revelan variedad, gran extravagancia y aparente redundancia en los caracteres sexuales secundarios. En conjunto, el panorama parece reflejar un gran derroche de inversión en este tipo de caracteres, una gran parte del tiempo y la energía de los seres vivos se utiliza para tratar de tener éxito en la competencia con individuos de la misma especie por dejar descendencia, que es evidente que no queda garantizado con ser un individuo adulto fértil ni siquiera en las especies socialmente monógamas. Pero ¿por qué esos caracteres concretos otorgan ventaja en la competencia? Si los hijos del macho exitoso heredan sus características ¿por qué no todos los machos presentan el mismo desarrollo para estos caracteres? ¿Cómo puede haber tantos tipos de caracteres tan distintos que aparentemente funcionan para lo mismo? ¿Por qué utiliza el mismo individuo múltiples caracteres simultáneamente? Estas pregun-

tas y muchas otras relacionadas se han intentado resolver desde que Darwin propuso su teoría de la selección sexual y, como soluciones, se han propuesto varios posibles mecanismos para explicar la evolución de los caracteres sexuales secundarios.

Modelos de evolución de los caracteres sexuales secundarios

La evolución de muchos caracteres es fácil de explicar, pues en su diseño llevan implícita la ventaja que otorgan a sus portadores o a los individuos que responden a ellos. Las armas o el tamaño corporal está claro que incrementan la capacidad de lucha de los machos y, por tanto, se ven seleccionadas en las especies en las que la competencia por las hembras se basa en esas luchas (1-a en Tabla 2). Varios estudios teóricos han modelado la evolución de este tipo de caracteres y el proceso conduce a su exageración por competencia intrasexual (revisado en Møller 1994). Los instrumentos o comportamientos de manipulación en la competencia espermática, siendo efectivos en retirar o impedir la entrada de esperma rival en la hembra, está claro que benefician al macho (1-a en Tabla 2). Y también es más o menos evidente la ventaja de las hembras que prefieren machos que les entregan regalos nutritivos u otros tipos de recursos (beneficios directos, 2-1-a en Tabla 2). Sin embargo, muchos de los tipos de caracteres revisados en el apartado anterior no tienen una explicación sencilla, ¿por qué una hembra se siente atraída por un macho más amarillo o con una cola desproporcionadamente larga que dificulta su supervivencia?, ¿por qué un macho de gorrión se asusta ante un rival con un gran babero negro? La principal dificultad que ha encontrado la teoría de la selección sexual ha sido explicar la elección de las hembras en los casos en que, por el sistema de apareamiento (principalmente leks), aparentemente no obtienen ningún beneficio directo con su elección. Y la respuesta que se ha propuesto en varios modelos es que, en esos casos, las hembras lograrían genes útiles para sus hijos (2-2 en la Tabla 2). Para comprender todo el proceso es necesario determinar de qué manera los ornamentos elegidos están asociados a esos genes de interés para las hembras. Así, aunque los modelos que se exponen a continuación surgieron principalmente para tratar de explicar los caracteres que funcionan en el apartado 2-2-a de la Tabla 2, realmente han servido para comprender también por qué son efectivos los recogidos en 1-b y 2-1-b de la misma tabla, y aclarar algunos aspectos de 1-a y 2-1-a.

Modelo de Fisher

Este autor (Fisher 1930), planteó que la sola existencia de una pequeña preferencia por parte de las hembras de un tipo de carácter en los machos, desencadenaría un proceso en el que ese carácter en los machos evolucionaría hacia la exageración y la preferencia en las hembras sería hacia el carácter cada vez más exagerado. Inicialmente el carácter preferido sería un marcador de algún otro factor que incrementara la eficacia biológica mascu-

Tabla 2

Clasificación de los procesos de selección sexual atendiendo al sexo cuyo comportamiento determina el éxito final del macho competidor, al tipo de beneficio que obtiene la hembra cuando elige, y al tipo de carácter que se selecciona en el proceso. Muchas de estas categorías no son totalmente excluyentes, por ejemplo las armas muchas veces funcionan más como señales que para usarlas en la lucha directa, y muchas señales funcionan tanto en la competencia directa entre machos como en la elección de pareja, pero el esquema da una idea de todos los tipos de procesos que se pueden producir y permite diferenciar las dificultades teóricas para cada proceso.

(1) Selección intrasexual (competencia entre machos)

- (a) A través de armas, tamaño corporal, instrumentos o capacidades útiles en desplazar esperma de machos rivales.
- (b) A través de señales.

(2) Selección intersexual (elección por la hembra)

1. La hembra obtiene recursos (beneficios directos) con la elección:
 - (a) A través de la elección directa del recurso (nidos, territorios, cebas, regalos, etc.).
 - (b) A través de señales.
2. La hembra obtiene genes ventajosos para sus hijos (beneficios indirectos) con la elección:
 - (a) A través de señales.

lina. Por ejemplo, un pavo real ancestral con una cola ligeramente más larga que los demás machos podría haber tenido ventajas al volar y escapar de los depredadores, lo que explicaría la existencia de una preferencia en las hembras por colas largas. Una vez que la preferencia de la hembra se ha establecido en una población, los machos que poseen el carácter preferido están en ventaja simplemente porque son preferidos y, por tanto, atraerán más parejas, desencadenándose la continua exageración del carácter y la preferencia (lo que Fisher llamó “runaway”). La lógica del proceso se basa en que si el tamaño del carácter y la preferencia tienen una base genética, cuando las hembras eligieran machos con el carácter exagerado, se juntarían en sus hijos los genes para el carácter y los genes para la preferencia. La preferencia en las hembras se retroalimenta, puesto que las que eligen basándose en el carácter, producen hijos que son más atractivos para el resto de hembras que eligen y en consecuencia, producen una descendencia masculina con mayor éxito reproductivo. Al mismo tiempo producen hembras que eligen, que por la misma razón también tienen más éxito reproductivo que las que no lo hacen. Los machos favorecidos serían siempre los que tienen el carácter más exagerado, hasta el momento en que los costes de supervivencia asociados a su producción superen a los beneficios reproductores por el atractivo que les otorga ese carácter (ver Capítulo 28). En este modelo se supone que con la elección, las hembras sólo obtienen para sus hijos los genes que los hacen atractivos.

Para comprobar si este modelo verbal propuesto por Fisher podría funcionar, se han desarrollado numerosos

modelos teóricos (revisado en Andersson 1994, Møller 1994). Dependiendo de las premisas de los modelos, éstos dan o no como resultado un proceso de runaway para el carácter y la preferencia. Algunos de los primeros modelos resultaban en este tipo de selección, pero otros posteriores, que planteaban escenarios más completos y realistas, como la consideración de los costes asociados a la elección de las hembras, obtuvieron resultados positivos sólo en determinadas circunstancias. La selección según el modelo de Fisher puede producir la evolución de preferencias costosas en las hembras por caracteres exagerados sólo en el caso de que las mutaciones sobre el carácter de los machos sean sesgadas, es decir, tiendan a alejarlo del óptimo, lo cual parece corresponder con la realidad, pues las mutaciones al azar rara vez mejoran las propiedades de un carácter complejo. En los modelos se obtiene un equilibrio en el que los niveles alcanzados por el carácter y la preferencia dependen de los costes y beneficios de cada uno. Altos costes de elección para las hembras limitan la exageración de ambos (Pomiankowski et al. 1991). Posteriores modelos teóricos dan como resultado equilibrios estables parecidos al anterior, o sucesivos ciclos de equilibrios inestables de la preferencia y el carácter (Figura 6). Otros modelos recientes muestran que hay sólo unas condiciones restrictivas bajo las que puede producirse el proceso sugerido por Fisher (Hall et al. 2000).

La consideración de la evolución de las preferencias por medio del proceso de Fisher no produce predicciones en cuanto a las características de las poblaciones actuales que excluyan otros procesos propuestos, por lo que no está claro de qué manera se podría probar empíricamente que realmente se haya producido.

Modelo del Hándicap de Zahavi (Zahavi 1975)

A diferencia de la hipótesis de Fisher, la del hándicap se basa en que con sus preferencias, las hembras obtienen genes que determinan buena calidad (viabilidad) para sus hijos, y no sólo genes de atractivo. Según este modelo, los caracteres sexuales secundarios son hándicaps con unos costes de producción que afectan de forma diferente a machos de distinta calidad. Al elegir pareja basándose en el hándicap, las hembras consiguen seleccionar a los mejores machos, ya que los costes de producción hacen a esos caracteres indicadores honestos de la calidad de los individuos (Fig. 7). Zahavi ha extendido el desarrollo teórico de su modelo del hándicap para incluir no sólo los caracteres sexuales secundarios, sino todas las señales biológicas que deben transmitir un mensaje de forma honesta (Zahavi 1987). Desde el planteamiento de la hipótesis del hándicap, la polémica suscitada entre sus detractores y defensores ha producido avances en la comprensión del proceso que describe, que han originado la distinción de varios tipos de hándicap (Tabla 3).

Hándicap epistático puro. (Tabla 3-a) Fue la primera interpretación que los modelos teóricos dieron a la idea propuesta por Zahavi. En este tipo de hándicap, no hay una

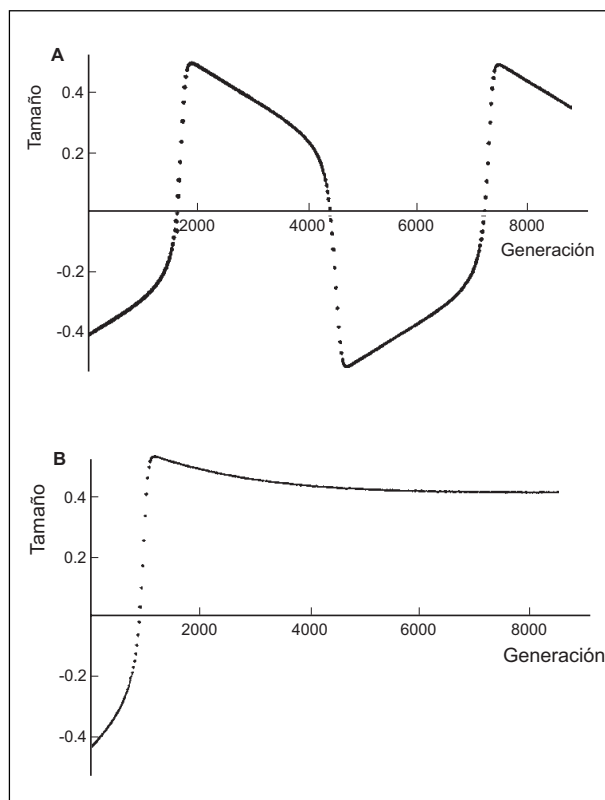


Figura 6. Evolución teórica, por el proceso de Fisher, del tamaño de un carácter sexual secundario (a) cuando el coste de la elección por la hembra es elevado, y (b) cuando el coste de la elección es bajo y existe un sesgo en las mutaciones sobre el carácter. En el primer caso no se alcanza nunca un equilibrio, sino oscilaciones de exageración y disminución del carácter. En el segundo caso se llega a un equilibrio en el que el carácter se mantiene exagerado (Iwasa y Pomiankowski 1995).

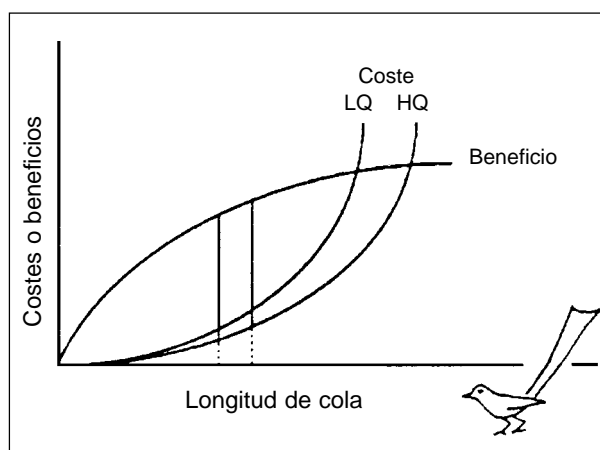


Figura 7. Un carácter sexual secundario (cola larga en un ave), como hándicap. Se representan los costes teóricos (distintos para machos de alta HQ y baja LQ calidad), y los beneficios (determinados por el éxito de apareamiento, iguales para los dos machos para una misma longitud de cola) que dependen de la longitud de la cola. El punto en el que los costes del ornamento superan a sus beneficios se alcanza para una longitud de cola menor en los machos peores, lo que originaría una correlación positiva entre la longitud de cola óptima de los machos y su calidad (de Lotem 1993).

Tabla 3

Relación entre el genotipo y el fenotipo de los machos para un carácter sexual secundario según tres modelos distintos del hándicap (reproducida de Maynard Smith 1991)

Hándicap	Epistático puro		Condicional			Revelador	
Presente	TB	Tb	TB			TB	Tb
Ausente	<i>tB</i>	<i>tb</i>	<i>Tb</i>	<i>tB</i>	<i>tb</i>	<i>tB</i>	<i>tb</i>

Claves del genotipo:

B, *b*, machos con alta y baja viabilidad respectivamente; *t*, machos sin hándicap; *T* machos con hándicap (en el modelo condicional sólo si también tienen *B*). Las negritas indican el tipo de macho preferido por las hembras.

relación directa entre la calidad del individuo y el nivel de expresión del carácter sexual secundario hasta que no actúa la selección natural eliminando a los individuos de mala calidad que han desarrollado el carácter. Todos los individuos desarrollan el ornamento, pero la mortalidad es mayor en los individuos de peor calidad. Las hembras seleccionan a los machos con el carácter desarrollado. La mayoría de los modelos teóricos que intentaron comprobar el funcionamiento de este proceso llegaron a la conclusión de que no puede originar la evolución de la preferencia y el carácter, debido a los altos costes para los hijos que heredan el hándicap (revisado en Møller 1994). Durante un tiempo, la mayoría de las revisiones consideraban que este tipo de proceso no era una posibilidad real, aunque un nuevo modelo parece reclamar que los hándicaps puros son factibles a nivel teórico (Siller 1998).

Hándicap condicional. (Tabla 3-b) Ante las primeras críticas a su idea, desencadenadas por el fracaso de los modelos de epistasia pura, Zahavi argumentó que era fácil imaginarse el funcionamiento del hándicap si la expresión del carácter dependiera de la calidad de los individuos (Zahavi 1977). Bajo esta visión, los machos desarrollan o no el carácter y los que lo desarrollan lo hacen en mayor o menor medida dependiendo de su calidad. Además, un determinado nivel del carácter supone costes mayores para los individuos de mala calidad que para los de buena calidad. Varios modelos teóricos han comprobado que este tipo de hándicap sí puede producir la evolución de caracteres costosos y las preferencias por ellos en las hembras (Johnstone 1995a). Una modificación de esta interpretación del hándicap, considera que la dependencia de la calidad no significa que a los machos peores les sea imposible desarrollar el carácter o hacerlo más grande, sino que cada macho “decide” si desarrollarlo o no y en qué medida de acuerdo con su calidad, lo que se ha llamado hándicap estratégico (Grafen 1990a). El desarrollo del carácter sigue reflejando la calidad del macho en este caso porque, debido a sus elevados costes, no es beneficioso para los machos peores desarrollarlo.

Hándicap revelador. (Tabla 3-c) En este tipo de hándicap, todos los machos desarrollan el carácter, pero los machos inferiores “lo hacen peor” a causa de su calidad. En prin-

cipio este tipo de modelo fue estimulado por la idea de que las exhibiciones de los machos sirven para revelar la presencia o ausencia de parásitos (Hamilton y Zuk 1982). Algunos autores han destacado que la diferencia con el anterior es que en este caso hay una asociación directa entre el hándicap y la calidad que indica, la honestidad no depende de un coste diferencial para machos de distinta calidad, sino que su expresión está directamente limitada por la posesión o no de esa calidad (Grafen 1990a). Los modelos teóricos desarrollados a partir de esta idea han comprobado que puede producir la exageración de la preferencia en las hembras y el carácter en los machos (Johnstone 1995a). En algunos casos es sencillo distinguir entre el hándicap condicional (o estratégico) y el revelador. Por ejemplo, la frecuencia del sonido producido por los machos de una especie de rana depende físicamente del tamaño, y las hembras prefieren sonidos graves. Sería un caso claro de hándicap revelador. Otro ejemplo serían las áreas blancas de las plumas de las aves, que las hacen más vulnerables a la abrasión y a los parásitos, por tanto, permiten a las hembras distinguir individuos con plumas de buena y mala calidad por su estado en esas zonas blancas (Fitzpatrick 1998). Sin embargo, otros caracteres utilizados como ejemplos de hándicaps reveladores, como las coloraciones derivadas de carotenoides (Johnstone 1995a), son más ambiguos, y podrían considerarse más bien como hándicaps estratégicos (porque los animales tienen que decidir si utilizar los carotenos como pigmentos o para otras importantes funciones que cumplen en el organismo, Møller et al. 2000).

La hipótesis del hándicap como modelo general para las señales sexuales. Aunque, como vimos al principio, los modelos teóricos surgieron para explicar la evolución de preferencias de la hembra cuando sólo obtienen genes con la elección, al constituirse en un mecanismo que permite la evolución de señales honestas en general, es lógico pensar que el hándicap permita explicar también otro tipo de preferencias en las hembras y las señales utilizadas en la competencia intrasexual. De hecho, en los artículos en los que ha ido desarrollando su idea, Zahavi remarcó que el modelo del hándicap era más general y aplicable que el de Fisher, porque explicaba tanto la evolución de las señales sexuales que funcionan en selección intersexual como las que lo hacen en competencia intrasexual (Zahavi 1975, 1991). Además, algunos modelos teóricos han comprobado que los hándicaps pueden servir de indicadores honestos no sólo de buenos genes, sino de calidad parental u otros beneficios directos que la hembra puede obtener con la elección de pareja (evitar la infección con parásitos, conseguir territorios de buena calidad, lugares de puesta libres de depredadores, etc.) sin necesidad de observar el recurso directamente (Møller 1994). Por tanto, el modelo del hándicap (pero no el de Fisher) permite explicar la evolución y el mantenimiento de todas las señales sexuales con dificultades teóricas recogidas en la Tabla 2 (1-b, 2-1-b, 2-2-a).

Existen numerosos estudios correlacionales y experimentales que han comprobado: (1) la dependencia de la

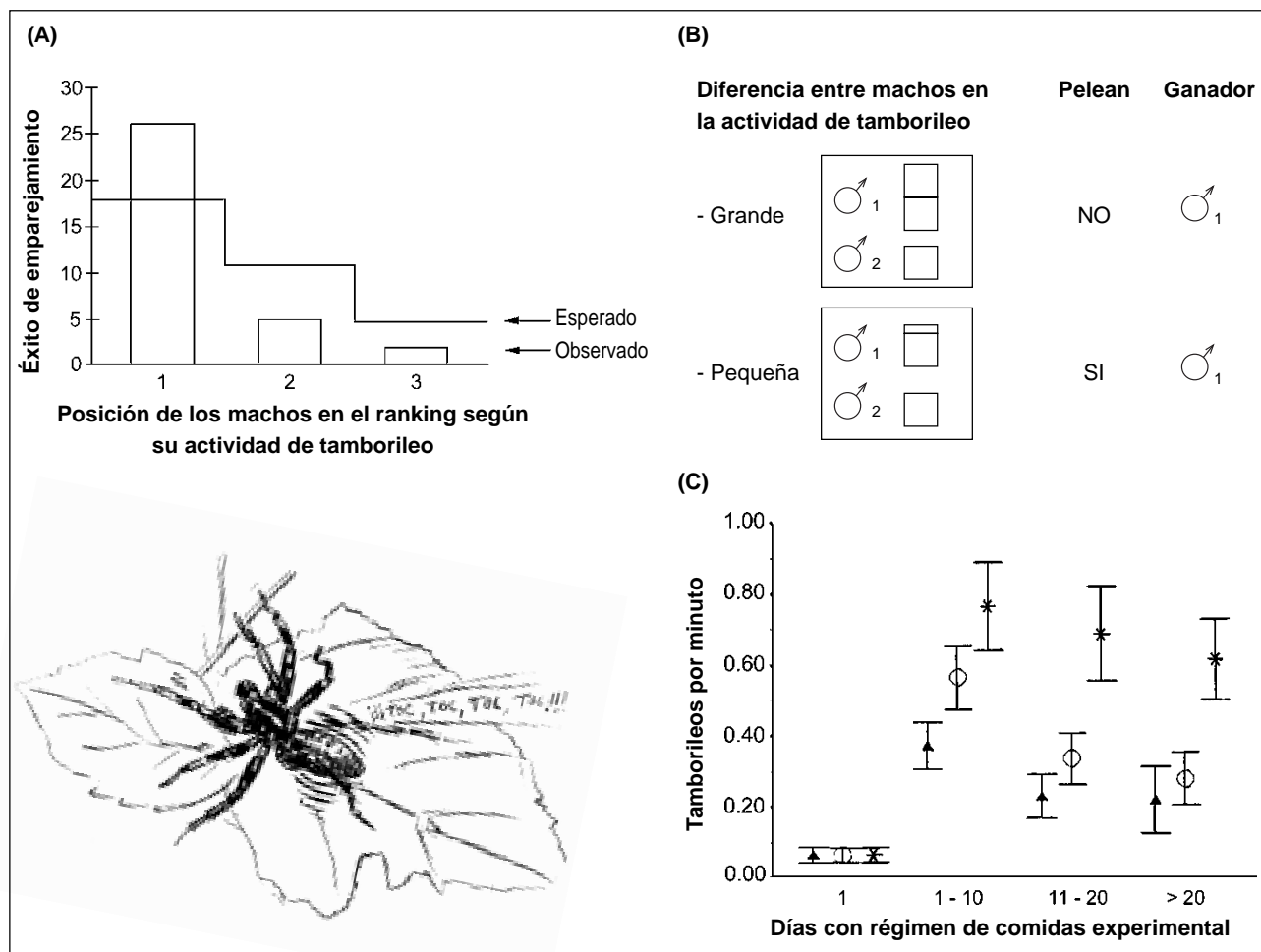


Figura 8. Ejemplo de una señal sexual para la que se ha comprobado su funcionamiento como hándicap condicional. Los machos de la araña *Hygrolycosa rubrofasciata* tratan de convencer a las hembras de que copulen con ellos mediante una exhibición en la que golpean hojas secas del suelo con su opistosoma ("abdomen") produciendo un potente sonido de tamborileo. Una serie de experimentos ha permitido comprobar: (A) Que las hembras prefieren copular con machos que producen más tamborileos por unidad de tiempo, y con tamborileos más largos (Kotiaho et al. 1996). (B) Que la diferencia entre machos en la actividad de tamborileo determina el desenlace de un enfrentamiento entre ellos (Kotiaho et al. 1999). (C) Que la actividad de tamborileo depende del estado nutricional del macho (estrellas: ración grande de comida; círculos: ración media y triángulos: ración pequeña, Kotiaho 2000). Estos autores también han comprobado que el coste energético del tamborileo es muy alto, superando el máximo nivel sostenible de gasto metabólico; y que con la elección, las hembras consiguen un ligero incremento en la probabilidad de supervivencia de sus crías. Además, un aumento en la actividad de tamborileo incrementa la mortalidad y los machos con mayor actividad de tamborileo sufren menos esa mortalidad.

expresión de caracteres sexuales secundarios de diversos tipos de medidas de calidad de los machos, (2) algunos que han comprobado que la producción del carácter es costosa, (3) que los costes de un nivel de señal son mayores para machos de peor calidad que para los mejores machos, (4) que las hembras obtienen beneficios directos basando su elección en esas señales, y (5) también en algunos casos, que con esa elección consiguen genes de viabilidad o calidad para sus hijos (Fig. 8, Johnstone 1995a). Todos estos resultados empíricos están en consonancia con la hipótesis de que las señales sexuales están funcionando como hándicaps y no como señales sin significado, como implica la hipótesis de Fisher.

Explotación de sesgos sensoriales en las hembras

Más recientemente se ha planteado un nuevo modelo para explicar la evolución de preferencias en las hembras.

Michael Ryan (Ryan 1990, Ryan y Rand 1993) ha llamado la atención sobre el hecho, ya sugerido previamente por otros autores, de que las capacidades sensoriales de las hembras pueden estar predisuestas para responder a determinados tipos de estímulos más que a otros por su constitución física o fisiológica, por la forma en que han evolucionado para responder a determinados estímulos no sexuales, o por las restricciones que les impone su historia evolutiva. Ésto puede originar que las hembras se vean atraídas por determinadas señales sin que éstas tengan ningún significado sobre la calidad de los individuos que las envían. Bajo este punto de vista, los caracteres sexuales secundarios de los machos evolucionarían explotando las preferencias previas de las hembras por determinado tipo de estímulos y producirían el mismo resultado que los otros dos modelos: caracteres exagerados y preferencia por esos caracteres exagerados. Aparte de

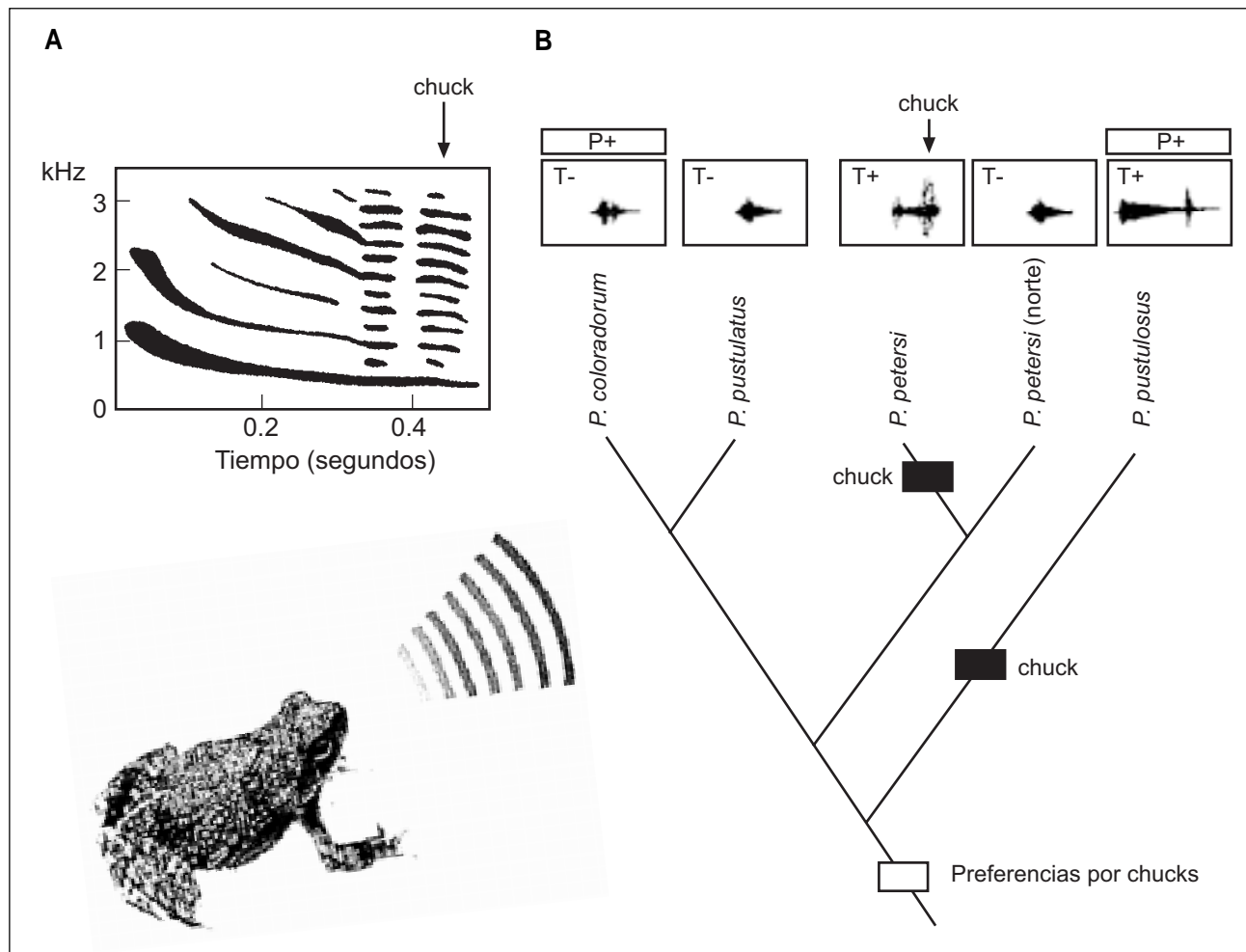


Figura 9. (A) Sonograma del canto de las ranas sudamericanas del grupo *Physalaemus pustulosus*, que en algunas especies incluye un "chuck" final que es preferido por las hembras. (B) Filogenia del grupo, en la que se muestra el posible origen evolutivo de la inclusión del chuck en los cantos, y de las preferencias en las hembras por el chuck. En todas las especies del grupo las hembras prefieren el chuck, pero los machos producen ese sonido sólo en dos de ellas. Asumiendo que es más probable que haya aparecido el chuck en dos especies, a que se haya perdido en tres (principio de parsimonia), se considera que la preferencia existía en las hembras antes de que apareciera el carácter, y que el carácter se ha originado explotando esa preferencia preexistente determinada por un sesgo sensorial del sistema auditivo de las hembras (Ryan y Rand 1993).

la argumentación teórica, varios estudios filogenéticos parecen demostrar que ese escenario evolutivo puede producirse. El modelo predice que la preferencia debe estar presente en las hembras antes de la aparición del carácter, por lo que si se conoce el momento en que se origina cada uno en un árbol filogenético, se puede establecer si existe o no un sesgo sensorial en las hembras afectando al carácter (Ryan y Rand 1993, Shaw 1995). No obstante, se ha llamado la atención sobre los problemas de interpretación que tiene ese tipo de análisis, por la falta de independencia del principio de parsimonia (aceptación de que la hipótesis evolutiva que implica menor número de cambios en la aparición y desaparición de un carácter es la más probable) sobre la hipótesis a testar, y porque asume velocidades relativas de aparición de preferencia y carácter que realmente no son conocidas, por lo que se recomienda tomar sus conclusiones con precaución (Lotem 1993, Endler y Basolo 1998). En varios estudios se ha comprobado la existencia de la preferencia en las hem-

bras en especies sin el carácter y en las que la reconstrucción filogenética apunta a que la preferencia es anterior (ejemplo en Fig. 9, revisado en Ryan 1998).

Inicio de las preferencias y los caracteres sexuales secundarios en otros modelos. Compatibilidad de los modelos

Aunque la explotación del sesgo sensorial de las hembras, en algunos casos se ha invocado como responsable del proceso completo de evolución y mantenimiento de caracteres sexuales secundarios, muchos autores han considerado que su principal valor podría ser que explica el origen de las preferencias en la hembra. La mayoría de modelos teóricos del hándicap y el proceso de Fisher muestran que para que se desencadene la exageración de preferencia y carácter es necesario que exista ya un pequeño nivel de preferencia de las hembras por un carácter del macho, y el sesgo sensorial de las hembras puede constituir la solución para que los procesos puedan desencadenarse desde el principio.

De hecho, muchos autores han llamado la atención sobre la compatibilidad de los distintos modelos para explicar la evolución de diferentes caracteres sexuales secundarios o incluso como sucesivas fases en la evolución de uno concreto. Por ejemplo, la exageración de los caracteres por cualquiera de los métodos causa el incremento de sus costes de producción y mantenimiento, lo que supondría que no todos los individuos podrían desarrollarlos igual y, por tanto, que funcionen como hándicaps (Balmford y Read 1991, Lotem 1993). Bajo la visión del hándicap, las formas de las señales pueden explicarse por el tipo de calidad en la que están interesados los individuos que responden a ellas, y la relación entre señal y calidad depende del coste asociado a la señal. En consecuencia, investigando los costes de los caracteres sexuales secundarios podemos aprender mucho sobre su significado biológico (Zahavi 1987, Grafen 1990b). Por ejemplo, en el estudio del significado de las coloraciones dependientes de carotenos en animales, se han sugerido varias limitaciones relacionadas con la disponibilidad de estos productos: (1) que sean escasos en la dieta, y por tanto los colores indicarían una buena alimentación; (2) que limiten la capacidad de desarrollar una respuesta inmune, y entonces indicarían una buena capacidad de defensa frente a parásitos; y (3) que funcionen como moléculas antioxidantes para proteger a las células de un exceso de radicales libres, y entonces indicarían una mayor capacidad individual para soportar el estrés ambiental. Todavía hoy día no está claro cuál de las interpretaciones es la correcta, aunque no hay por qué suponer que sean excluyentes, ya que existen evidencias a favor de todas ellas. Se trata de un campo de estudio muy activo y de gran interés en la actualidad (Hill 1999, Møller et al. 2000, Lozano 2001).

Otras hipótesis sobre la evolución y funcionamiento de los caracteres sexuales secundarios

Amplificadores. En varios artículos, Hasson ha propuesto que existen algunos caracteres que influyen en el éxito de apareamiento de los machos y que no son asimilables a los modelos de evolución que hemos descrito anteriormente (Hasson 1997). Se trata de los amplificadores, que consisten en diseños o comportamientos que ayudan a los receptores a distinguir mejor las características de un indicador de calidad al que amplifican. No son atractivos para las hembras, no son honestos porque sean costosos, pues son baratos de producir y mantener, pero ponen en evidencia la calidad de los individuos porque amplifican indicadores de esa calidad (Hasson 1989). Un ejemplo de estos caracteres son contornos claros u oscuros de las plumas de las aves que ponen en evidencia su desgaste (Hasson 1991). Zahavi ya se refirió a este tipo de caracteres pero los consideró casos de hándicaps (Zahavi 1987), aunque en ciertos estudios se distinguen amplificadores que son hándicaps reveladores de los que sólo son amplificadores (Fitzpatrick 1998). En realidad los amplificadores pueden exagerarse y terminar siendo indicadores de calidad por lo que pasarían a ser hándicaps

reveladores, o la expresión del amplificador puede hacerse dependiente de la calidad de una forma condicional (por ejemplo, a los machos peores les sería perjudicial desarrollar el amplificador, que desvelaría su mala calidad, y entonces la sola presencia o ausencia del amplificador funciona como un hándicap estratégico).

Resistencia de las hembras y selección sexual de “huida” (Holland y Rice 1998). Como alternativa a la coevolución por correlación positiva de las preferencias de las hembras y los caracteres sexuales secundarios de los machos (proceso común a los modelos de Fisher y del hándicap), Holland y Rice (1998) proponen que la exageración de estos últimos podría resultar como consecuencia de la resistencia de las hembras a responder a ellos. Esta idea se basa en que, en algunos casos, las hembras sufren costes elevados al copular, que son mucho mayores al hacerlo con varios machos (por ejemplo, el esperma de las moscas del vinagre es tóxico para las hembras). Si la atracción de las hembras se debe a un sesgo sensorial y esa atracción conduce a las hembras a aparearse en una forma subóptima para ellas (por ejemplo demasiado a menudo), éstas evolucionarían hacia una menor sensibilidad hacia el carácter, lo que llevaría a que éste tenga que hacerse más exagerado para provocar una respuesta. Este modelo se opone a otras visiones del apareamiento múltiple de las hembras (que encuentran que es beneficioso para ellas), y ha propiciado polémica científica que, en cualquier caso, plantea un nuevo problema a resolver en el estudio de la selección sexual (revisado en Brooks y Jennions 1999).

La explicación de la diversidad y aparente redundancia de los caracteres sexuales secundarios

Los modelos sobre la evolución y el mantenimiento de los caracteres sexuales secundarios deberían ser capaces de explicar su enorme diversidad en la naturaleza, así como el que organismos concretos utilicen varios simultáneamente. Tanto bajo el punto de vista del modelo del sesgo sensorial de las hembras (por la variedad de propiedades de los sistemas sensoriales de las hembras), como del de Fisher (a causa de ciclos alternantes en la intensidad de las preferencias), puede explicarse la existencia de variedad en los caracteres sexuales secundarios. No obstante, puesto que la mayor parte de ellos, una vez establecidos, parecen funcionar como señales honestas de algún tipo de calidad, debería ser en el contexto de las señales honestas donde se buscara la explicación. Según el hándicap, los costes asociados a las señales están relacionados con el tipo de calidad que expresan, por lo que distintos tipos de señales encierran mensajes diferentes en los que los receptores de la señal (hembras o machos) están interesados. Hay muchos estudios que han encontrado relación entre señales sexuales y distintos tipos de calidad de los machos, lo que en parte da una explicación a la diversidad de señales existentes.

Bajo esta visión, distintos tipos de señales en distintos grupos animales reflejarían interés en diferentes tipos de

calidad (Owens y Hartley 1998), mientras que varias señales distintas en una misma especie reflejarían distintos mecanismos para evaluar diferentes aspectos que interesan sobre un mismo individuo (Johnstone 1995b). Otra posibilidad es que las señales múltiples en un mismo individuo sean redundantes, es decir, que se utilicen en conjunto para evaluar un mismo tipo de calidad. Podría existir la necesidad de usar varias señales simultáneamente para evaluar un solo tipo de calidad si utilizando un solo tipo de señal se comete un cierto error y, con varios, se obtiene una estimación global más real (Johnstone 1995b). Por último, se ha argumentado que en algunos casos unas señales son hándicaps indicadores de calidad mientras que otras presentes en el mismo individuo son señales arbitrarias producidas por el proceso de Fisher (Møller y Pomiankowski 1993).

Hay algunos estudios que demuestran que distintas señales sexuales del mismo individuo pueden tener significados diferentes para una hembra y son utilizadas en una secuencia temporal. Por ejemplo, en el pez de agua dulce Europeo *Rhodeus sericeus*, las hembras deciden a qué macho acercarse e inspeccionar basándose en la exhibición y el color, lo que les asegura un mínimo de calidad de la pareja, pero la decisión sobre realizar la puesta o no, la toman de acuerdo con la calidad del sitio de nidificación, lo que proporciona seguridad a sus huevos (Candolin y Reynolds 2001).

La utilización simultánea (en el tiempo) de varios caracteres sexuales secundarios que indiquen calidades distintas para tomar una misma decisión (por ejemplo elegir pareja), aunque en principio pudiera parecer igual de lógica, tiene un problema importante: para un tipo de calidad un macho puede ser mejor que otro, pero para otro tipo de calidad puede ser cierto lo contrario, por lo que si las hembras atendieran a los dos tipos de calidades no podrían establecer un orden de preferencia entre los machos. Así, la teoría predice que utilizando varias señales sexuales simultáneamente lo que el receptor obtendría sería una estimación del valor medio del emisor de las señales, pero no de cada una de las calidades (Johnstone 1995b, 1996). No obstante, en algunos estudios empíricos se ha comprobado que las hembras utilizan los distintos caracteres sexuales secundarios de forma independiente simultáneamente. Por ejemplo, en el papamoscas cerrojillo *Ficedula hypoleuca*, las hembras eligen pareja basándose en tres caracteres diferentes: el estatus reproductor del macho (soltero o emparejado), su color, y la calidad del nido que controla. En este caso, las hembras basan su elección en el carácter en el que la diferencia entre los machos disponibles es mayor (Dale y Slagsvold 1996). Por otra parte, distintas señales pueden tener distinta importancia en contextos sexuales diferentes, por ejemplo en competencia intrasexual y atracción de hembras (Marchetti 1998, Pryke et al. 2001). Las discrepancias entre los modelos teóricos y los estudios empíricos en este aspecto dan una idea de la necesidad de avanzar en el conocimiento de cómo evolucionan y se mantienen las señales múltiples.

Parásitos y selección sexual

Una de las informaciones más importantes que pueden transmitir las señales sexuales es el nivel de infección por parásitos (para evitar el contagio, es decir un beneficio directo), o la inmunocompetencia del emisor (capacidad individual de defenderse de los parásitos, probablemente heredable en parte y, por tanto, un beneficio indirecto). Los efectos negativos de los parásitos constituyen un componente ecológico muy fuerte que afecta a la eficacia biológica de los animales, por lo que la presión por conseguir parejas libres de parásitos o genes de resistencia para los hijos se considera un importante componente de la selección sexual (Hamilton y Zuk 1982). De hecho, muchos estudios han comprobado que, con la elección de pareja basada en señales sexuales, las hembras consiguen esos tipos de beneficios. Muchos caracteres sexuales secundarios dependen de los niveles de determinadas hormonas, y se ha sugerido que el efecto negativo de las hormonas sobre el sistema inmune de los animales puede ser el coste que haga a esas señales indicadores honestos de resistencia a parásitos (hipótesis del hándicap de inmunocompetencia, Folstad y Karter 1992). Se han encontrado resultados a favor y en contra de la hipótesis en distintas especies, por lo que aún falta mucho por descubrir en cuanto al papel de la mediación de las hormonas en la honestidad de esas señales. Algo parecido sucede con los carotenos, productos adquiridos en la dieta que se cree que también median en señales de resistencia a parásitos, aunque aún está poco claro en qué consiste su papel real (Møller et al. 2000). Otra posibilidad es que los efectos negativos de los parásitos afecten directamente a la condición física que subyace a la señal, y por tanto, la infección quede reflejada en una reducción del nivel de exhibición.

Selección sexual en plantas (y otros organismos)

Las flores vistosas con diferentes formas y coloraciones ¿son el equivalente botánico de las estructuras del cortejo animal, como la cola del pavo real? La cuestión de si la diversidad morfológica floral puede ser debida a selección sexual, continúa siendo controvertida. Una de las razones por las que el concepto de selección sexual se ha aplicado menos en plantas que en animales, es que, aunque el dimorfismo sexual aparece ampliamente representado en plantas monoicas y dioicas, los caracteres sexuales secundarios en plantas o partes masculinas tienden a ser menos extravagantes que los de animales macho y, en algunos casos, las flores femeninas son incluso más llamativas que las masculinas. Tal vez la predominancia de taxones hermafroditas provoca la escasa divergencia de caracteres secundarios. Todo esto hace que sea muy complicado, normalmente, distinguir entre las características sexuales que han evolucionado por selección sexual y las adaptaciones reproductivas en general. Al igual que en animales, hay que tener en cuenta los aspec-

tos relacionados con la competencia por el apareamiento (en este caso, polinización) para seguir el rastro de la selección sexual.

Se ha demostrado que el éxito reproductivo femenino en plantas hermafroditas productoras de inflorescencias cambia con el tamaño de la inflorescencia en menor medida que el éxito reproductivo masculino, por lo que se argumenta que la función masculina puede ser responsable de la evolución del tamaño de la inflorescencia. Plantas e inflorescencias masculinas suelen producir más flores que las femeninas, por tanto la donación de polen se incrementa con el número de flores, incluso para plantas con flores hermafroditas. Esto es indicativo de una presión de selección para incrementar la liberación de polen, que aumenta con el número y tamaño de la inflorescencia. Las flores masculinas suelen ser mayores que las femeninas y, dado que hay correlación entre una mayor tasa de liberación de polen y el tamaño de la corola, es probable que la competición masculina contribuya directamente a la evolución de mayores corolas de flores masculinas, especialmente cuando la disponibilidad de polen no es limitante para el éxito reproductivo femenino.

Aunque autores como Haldane, Huxley y Bateman sugirieron la selección sexual en plantas, ésta no adquirió importancia hasta la década de los 80 y, a pesar de que aún quedan muchas cuestiones por aclarar, hay ciertos hechos de las plantas en los que la selección sexual ha podido jugar un papel predominante.

Como en animales, los papeles sexuales pueden diferir en plantas, debido a que la inversión masculina es, básicamente, producción de gametos, mientras que el sexo femenino realiza casi toda la inversión parental. En general, los mecanismos de competición masculina en plantas tienen lugar a dos niveles: competencia por el acceso a los polinizadores y competencia entre granos de polen en el estigma femenino (equivalente a la competición de espermatozoides en animales).

Competencia por el acceso a los polinizadores

Los gametos masculinos han de ser transportados por el viento, el agua o por animales polinizadores, a las flores femeninas. Las flores vistosas han evolucionado para ser más atractivas, no para otras plantas, sino para los insectos o pájaros que las visitan y transportan el polen de unas a otras. Pero los dos sexos necesitan exhibir sus flores a los polinizadores. Los individuos más atractivos para la polinización dispersarán más eficazmente el polen que los individuos con caracteres “menos atractivos”. Esta lucha ha favorecido, entre otros, los caracteres que incrementan la atracción de los polinizadores, como flores exuberantes, perfumadas, néctar y grandes cantidades de polen.

Competición entre granos de polen

La forma más obvia de competición masculina en plantas es la que llevan a cabo los granos de polen para alcanzar los estigmas femeninos y fecundar a los óvulos, ya que pueden llegar granos de polen de varios individuos a

un mismo estigma. En ese caso, la germinación rápida del polen y el crecimiento del tubo polínico deben ser cruciales para el éxito masculino. Cada grano de polen produce un tubo polínico que contiene la célula masculina que se fusionará con el óvulo. Para crecer, el tubo polínico debe interactuar con los tejidos femeninos y usar nutrientes del estigma. Los mecanismos que conducen a diferencias en el éxito del polen podrían ser: diferencias en el tiempo de germinación, tasa de crecimiento del tubo polínico, interacción con otros pólenes y con el estigma o el óvulo y/o la tasa de supervivencia de los embriones. Se ha demostrado que la velocidad de crecimiento del tubo polínico está controlada por genes del grano de polen. Por otra parte, se ha sugerido que en las flores femeninas han evolucionado los estigmas largos como mecanismo para seleccionar los genes masculinos “superiores” e incrementar la calidad de la descendencia, aunque, por ahora, no hay suficientes pruebas.

Levaduras

En otros organismos, como la levadura *Saccharomyces cerevisiae*, se ha propuesto un nuevo modelo, basado en el principio del hándicap, para los mecanismos que afectan a la elección de pareja. Previamente a la conjugación (fusión temporal de dos organismos unicelulares para el intercambio de material genético), en la levadura existe un estado de “cortejo” en el que las células de los dos tipos de apareamiento “a” y “α”, eligen preferentemente las células con las que aparearse. Las células “a” producen feromonas “a”, que son péptidos cortos, así como los producidos por las células “α” (feromonas “α”). Las feromonas son necesarias para la comunicación a distancia, para advertir la existencia de una potencial pareja y su dirección, y las células que secretan más feromonas son preferidas en los apareamientos. Nahon et al. (1995) propusieron que los propéptidos intactos de las feromonas “α” juegan un papel esencial en los procesos de apareamiento y que su conformación espacial y modificaciones postraduccionales (cambios que se producen en el polipéptido una vez finalizada la traducción) son importantes en la elección de pareja (las modificaciones postraduccionales de estas largas proteínas, requieren el uso de rutas bioquímicas que necesitan una inversión especial, y por tanto, proporcionarían señales fiables acerca de la calidad fenotípica de la célula que las posee). Sugieren que en la elección final para el apareamiento están implicadas estas proteínas (propéptidos), que se encuentran en la membrana nuclear y que interaccionarían con receptores para feromonas del otro tipo de apareamiento.

Importancia de la selección sexual

Importancia evolutiva

Reconocimiento de la especie y especiación

Hay razones para creer que las señales favorecidas por la selección sexual pueden jugar un papel importante en

el reconocimiento entre sexos y en la especiación (ver Capítulo 18).

El sistema de comunicación entre machos y hembras es fundamental para que el apareamiento se lleve a cabo entre individuos de la misma especie y no de otras especies. Las ventajas selectivas del reconocimiento de la especie juegan un papel importante en la evolución de los caracteres sexuales secundarios y las preferencias en el apareamiento. La selección sexual puede influir en la evolución de los mecanismos de reconocimiento para el apareamiento. Puesto que la selección sexual puede favorecer la evolución de caracteres masculinos que no suponen ventaja en términos de supervivencia, en presencia de suficiente variabilidad genética, la evolución de las preferencias de las hembras y de los caracteres sexuales masculinos podría variar de unas poblaciones a otras, produciéndose, entonces, una divergencia en el sistema de reconocimiento para el apareamiento específico. Se ha sugerido que la selección sexual puede jugar, por tanto, un papel en la especiación, ya que el aislamiento precigótico se origina a menudo como un subproducto de la selección sexual. Los caracteres sexuales seleccionados actúan, en este caso, como barrera para el cruzamiento interespecífico. Por ejemplo, en la mariposa *Pieris occidentalis*, se ha demostrado experimentalmente que las hembras eligen a los machos con mayor cantidad de melanina en el primer par de alas, lo que reduce el riesgo de apareamiento erróneo con otra especie simpátrica y cercana evolutivamente, *Pieris protodice*. En la naturaleza no existen híbridos entre ambas especies. La divergencia en el patrón de coloración de las dos especies ha evolucionado por selección sexual, a través de la elección de la hembra, de los patrones de melanina de los machos (Wiernarz y Kingsolver 1992).

La selección sexual puede haber sido crucial en algunas de las más destacadas divergencias taxonómicas conocidas, como pueden ser las especiaciones masivas de *Drosophila* en el archipiélago de Hawái y la de los peces cíclidos de los lagos africanos (Dominey 1984). En estos últimos, en algunas especies, la única distinción entre ellas es el patrón de coloración de los machos, siendo las hembras fenotípicamente similares. Las hembras eligen a los machos basándose en su patrón de coloración. Presumiblemente, la selección sexual ha jugado un papel importante en la tasa de evolución de este grupo, aunque también hay que tener en cuenta que la divergencia ecológica es bastante común en estos casos. Tanto en los grandes lagos africanos como en el archipiélago hawaiano, las posibilidades para la divergencia ecológica son grandes, lo que podría, secundariamente, conducir a diferencias en el sistema de apareamiento y favorecer la actuación de la selección sexual. Por ahora es difícil, no obstante, distinguir el papel que desempeña exactamente la diversidad ecológica y hasta qué punto influye la selección sexual en estos procesos de divergencia.

La tasa de especiación puede depender de las habilidades sensoriales de las hembras y de la variación de los caracteres masculinos reconocidos por ellas y utilizados como señal para el apareamiento. Es curioso que en aque-

llos taxones en los que la selección sexual parece ser intensa y diversa, suele haber una gran riqueza de especies, lo que apoya la idea de que la selección sexual puede conducir a un cambio evolutivo muy rápido. Los peces cíclidos que comentamos anteriormente constituyen un buen ejemplo de especiación rápida ya que, por ejemplo, el lago Victoria que data de unos 500.000-750.000 años, aloja a más de 170 especies de cíclidos, casi todas del mismo género y que difieren unas de otras en los colores nupciales o en el cortejo sexual. Otros ejemplos los podemos encontrar en las aves del paraíso (Paradisaeidae), de las que sólo en Nueva Guinea existen unas 42 especies. Pero quizás uno de los casos más ilustrados ocurre en la familia Drosophilidae, con sus 800 especies, en el archipiélago de las Islas Hawái. Probablemente hubo allí grandes oportunidades ambientales para la especiación geográfica, como diferentes altitudes y hábitats con barreras diversas (lava, islas), así como la ausencia de otros taxones. Muchas especies son genéticamente similares y deben haberse originado recientemente y evolucionado de forma rápida.

En algunos casos, como en aves, se producen híbridos interespecíficos. Si los híbridos son inviables o estériles, estos apareamientos serán desfavorecidos por la selección natural. El resultado puede ser el reforzamiento o el desplazamiento del carácter reproductivo (Howard 1993, ver Capítulo 12), de forma que la diferencia entre las dos formas se hace más fuerte en las zonas de contacto y solapamiento. Así se reduce el gasto de gametos en apareamientos infértiles, se reducen las señales de interferencia entre las especies y éstas se hacen más efectivas. Aunque hay evidencias positivas, no está claro en muchos casos si los mecanismos de reconocimiento de especies que divergen en simpatria, lo hacen principalmente por desplazamiento del carácter reproductivo.

El aislamiento sexual, por tanto, constituye una barrera más fuerte para el intercambio genético que el aislamiento postcigótico. En todos estos grupos de aves, las hembras de las distintas especies pueden ser casi indistinguibles, pero los machos difieren en muchas características. Por ejemplo, los machos de aves del paraíso presentan gran variedad de plumajes y ornamentos que exhiben acompañados de comportamientos estrafalarios y fuertes vocalizaciones. No suelen tener lazos de pareja, lo que facilita una gran variación en el éxito reproductivo de los machos.

Barraclough et al. (1995), basándose en estudios filogenéticos mediante hibridación ADN-ADN, compararon la diversidad de especies entre grupos cercanos de aves y concluyeron que los clados con mayor proporción de especies dimórficas sexualmente, poseen mayor número de especies que otros clados relacionados. Estos análisis sugieren que la selección sexual incrementa la tasa de especiación. En general, podemos concluir que la selección sexual y la divergencia de caracteres sexuales secundarios, junto con la divergencia ecológica, pueden jugar un papel importante en la profusa especiación de algunos taxones animales como los Drosophilidae, los peces cíclidos o las paseriformes, así como en las plantas angiospermas.

Relación de sexos en el nacimiento

Cuando las hembras están emparejadas con machos de buena calidad heredable, es de esperar que, si tienen capacidad para hacerlo, produzcan más hijos que hijas en su descendencia, pues un macho atractivo tiene más éxito reproductor que una hembra. Esa relación de sexos adaptativa se ha encontrado en varias especies de aves tanto poligínicas (por ejemplo el carricero tordal *Acrocephalus arundinaceus*, Nishiumi 1998) como monógamas (carbonero común *Parus major*, Kölliker et al. 1999). El mismo sesgo hacia machos en el nacimiento sucede cuando el tamaño corporal es importante en su éxito de apareamiento, y las hembras encuentran condiciones ambientales que permiten producir hijos grandes (por ejemplo también sucede en el carricero tordal, Nishiumi 1998).

Bimaturismo sexual

La ventaja del tamaño de los machos para el apareamiento también es la explicación de la diferencia en la edad a la que maduran sexualmente los machos y las hembras de las especies poligínicas. Los machos maduran más tarde pues necesitan crecer más para tener éxito (Carranza 1994).

Reducción del tamaño de camada

En mamíferos, el número de crías por parto depende también de la importancia del tamaño de los machos en la consecución de pareja: cuanto mayor es el dimorfismo sexual en tamaño, menor es el número de crías por parto, lo que permite invertir más en cada cría y que éstas sean mayores (Carranza 1996).

Aplicaciones prácticas

Caracteres sexuales secundarios como indicadores de calidad ambiental

Puesto que la expresión de la mayoría de los caracteres sexuales secundarios depende de la condición u otro tipo de calidad de los individuos, es previsible que las situaciones de estrés ambiental puedan detectarse midiendo esos caracteres en poblaciones silvestres. Por ejemplo, después del desastre nuclear de Chernobyl, Anders P. Møller comprobó que la característica de las plumas de las golondrinas más afectada por la radiación eran las plumas externas de la cola (el principal carácter sexual secundario morfológico de esta especie), que aumentaron su asimetría fluctuante (Møller 1993). En invertebrados acuáticos también se ha comprobado que la contaminación con productos químicos afecta a la asimetría fluctuante de caracteres morfológicos, y que la medición de este carácter en poblaciones de cursos de agua proporciona una medida del nivel de contaminación (Clarke 1993). Los contaminantes también afectan a otros ornamentos como la coloración (McCarty y Secord 2000) por lo que

parece que, en general, los caracteres sexuales secundarios pueden ser bioindicadores sensibles (Hill 1995).

Efectos de la selección sexual sobre la conservación de las especies

La actuación de la selección sexual y su intensidad afectan al riesgo de extinción de las poblaciones animales con un tamaño poblacional pequeño. Este efecto puede deberse a varios factores distintos: bajo intensa selección sexual (1) el nivel de endogamia es mayor, lo que puede originar menor variabilidad genética (aunque también afecta a la variabilidad de forma positiva, ver revisión en Møller, 2001), (2) la mortalidad es mayor (debido al coste de producción y mantenimiento de los ornamentos, por ejemplo depredación de adultos y nidos), (3) el tamaño poblacional efectivo (que se reproduce) es menor, pues las hembras sólo se reproducen si encuentran machos del fenotipo preferido (Fig. 10), y (4) el éxito reproductivo de las hembras que se reproducen es menor ya que invierten menos si, por no poder elegir entre varios candidatos, emparejan con machos de baja calidad (revisado en Sorci et al. 1998, Møller 2000, Møller y Legendre 2001). Varios estudios han comprobado que el éxito de introducción/reintroducción es mucho menor para especies dicromáticas (intensa selección sexual) que para especies monocromáticas (Sorci et al. 1998), y existen numerosos casos en los que individuos en cautividad a los que no se les permite elegir pareja, no se reproducen o lo hacen con bajo éxito, mientras que cuando se les deja escoger pareja se reproducen y lo hacen con mayor éxito (revisado en Møller y Legendre 2001). Por otra parte, también se ha sugerido que la selección sexual ayuda a eliminar genes deletéreos en poblaciones pequeñas (Whitlock

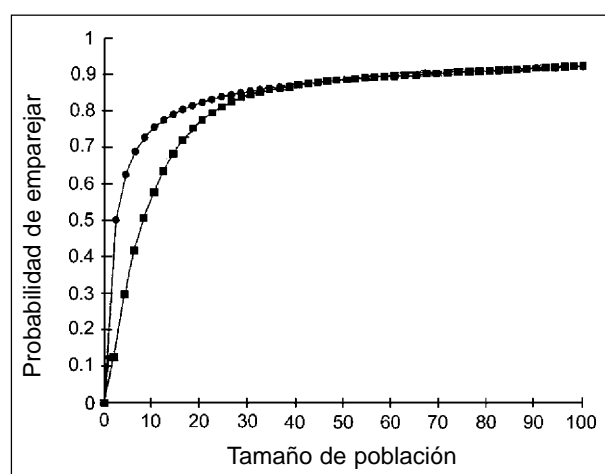


Figura 10. Probabilidad de que las hembras se reproduzcan y no lo hagan en relación al tamaño de población, cuando no hay selección de pareja (círculos) y cuando las hembras eligen pareja (cuadrados, modelado para una probabilidad del 50% de que la hembra acepte un macho que interacciona con ella). Se supone monogamia y razón de sexos del 50%. Para tamaños de población pequeños, el número de hembras que emparejan es mucho menor si las hembras tienen preferencias que si no las tienen (Møller y Legendre 2001).

2000). Todos estos estudios demuestran que el conocimiento de los procesos de selección sexual que actúan en especies de interés puede ser muy importante para tener éxito en su cría en cautividad, reintroducción o mantenimiento de poblaciones en riesgo. Al menos tres aspectos se deben tener en cuenta: el número de individuos necesarios para que una población sea viable parece ser mayor cuanto más intensa es la selección sexual, la posibilidad de elección de pareja por las hembras aumenta las probabilidades de reproducción en cautividad, y se debe conseguir proporcionar a las hembras machos del fenotipo preferido.

Selección sexual en humanos

El estudio particular de la selección sexual en humanos tiene varios puntos de interés. Indudablemente despierta una curiosidad especial, porque trata de explicar nuestro propio comportamiento, pero además, tiene la ventaja de que podemos preguntar directamente a los sujetos estudiados sus valoraciones (como preferencias, o atributos que asocian a los caracteres preferidos) respecto a variables concretas y en contextos delimitados (por ejemplo para una relación estable o una pasajera). El estudio de la evolución humana presenta varias dificultades derivadas de características específicamente humanas, como son la consciencia de los propios comportamientos, la cultura (con distintas religiones, modas y costumbres entre sociedades), y en particular los avances tecnológicos modernos (sanidad, anticoncepción) que han modificado notablemente las presiones “ecológicas” en las que debemos desenvolvernos. La principal cuestión es si los caracteres sexuales secundarios que aparecieron en nuestra historia evolutiva pasada siguen siendo seleccionados en la actualidad bajo las nuevas circunstancias.

Hay evidencias de que las preferencias y los caracteres sexuales secundarios varían en su importancia relativa de acuerdo con las diferencias ecológicas entre poblaciones humanas y culturas (Low 2000), sin embargo, se ha encontrado un patrón muy constante en la importancia de algunos rasgos físicos de hombres y mujeres entre numerosas culturas tradicionales y modernas. La especie humana es considerada moderadamente poligínica, y la competencia entre hombres por los recursos, es un importante determinante del éxito de apareamiento (Low 2000). Gran parte de la competencia se desarrolla entre coaliciones, por lo que el componente social del éxito es muy grande, pero parece claro que algunos rasgos individuales tienen importancia: el tamaño corporal, rasgos de capacidad física como anchura de hombros, exhibiciones físicas (éxito en la caza, o competiciones deportivas); y rasgos faciales de dominancia, como barbilla prominente y ancha, labios finos, huesos de las mejillas marcados, y cejas gruesas y prominentes (Mueller y Mazur 1997). Los mismos caracteres son considerados atractivos por las mujeres (Johnston et al. 2001), aunque en su fase más fértil y para relaciones esporádicas, esos caracteres de dominancia son más valorados que en fases menos férti-

les o para relaciones más estables, en que se prefieren facciones menos masculinas (Gangestad y Simpson 2000, Johnston et al. 2001). Estas variaciones se interpretan como intereses en distintos tipos de beneficios en diferentes contextos: buenos genes e inclinación a la inversión parental respectivamente (Gangestad y Simpson 2000, Johnston et al. 2001). No obstante, una parte importante de las preferencias de las mujeres (o de sus familias) se basan directamente en la valoración del estatus social, de los recursos poseídos, o de la disposición a invertir recursos (incluidos tiempo y esfuerzo parental) de los candidatos (Low 2000).

Los hombres prefieren universalmente en las mujeres rasgos físicos relacionados con la juventud, la salud y la fertilidad, entre otros: una relación de anchura de cintura y caderas en torno a 7/10 (que entre otras cosas refleja edad joven), piel sin arrugas, pelo lustroso, pechos firmes, y rasgos faciales considerados neoténicos, como ojos grandes, barbilla corta y estrecha (en general huesos de la cara poco marcados), y labios gruesos (Thornhill y Gangestad 1999, Low 2000). No obstante, en algunas sociedades tradicionales de subsistencia, en las que la acumulación de reservas es esencial para el éxito reproductivo, las mujeres pesadas son preferidas frente a las delgadas o intermedias, lo que se traduce en que las relaciones de caderas y cintura más altas (entre 8/10 y 1/1) sean consideradas más atractivas (Marlow y Wetsman 2001).

Tanto en hombres como en mujeres muchos de los rasgos físicos preferidos son dependientes de hormonas (andrógenos y estrógenos respectivamente), que además afectan al potencial competitivo y la capacidad de resistencia a parásitos (hombres), y varían con la edad (mujeres), por lo que las hormonas podrían ser la conexión que hace informativas algunas de estas señales (Johnston et al. 2001). El atractivo facial (como de otras zonas atractivas, por ejemplo de los pechos, Møller et al. 1994) también está relacionado con su asimetría, por lo que se interpreta que el atractivo refleja la calidad fenotípica y genética de los individuos (Hume y Montgomerie 2001). En consonancia con ello, la importancia del atractivo facial en la selección de pareja es mayor en regiones con mayor prevalencia de parásitos (Thornhill y Gangestad 1999).

En algunos casos los caracteres sexuales secundarios ya no originan diferencias en el éxito reproductor en las sociedades modernas, aunque las preferencias aún se mantienen a causa de nuestro pasado evolutivo (Thornhill y Gangestad 1996).

Agradecimientos

Queremos agradecer a Manuel Soler que contara con nosotros para escribir este capítulo, así como sus comentarios a la primera versión, que contribuyeron a mejorarlo, y su paciencia ante nuestros sucesivos incumplimientos de los plazos de entrega. Asimismo a Aart P. Noordman que nos enviara amablemente los originales de las fotografías de *Stegodyphus lineatus* que ilustran la figura 4. Las siguientes editoriales nos concedieron permiso para

reproducir tablas, figuras o gráficos de las que poseen el copyright: Elsevier Science (Tabla 3), Academic Press (Fig. 3c,d), University of Chicago Press, Cambridge University Press, Oxford University Press, Kluwer Academic Publishers (dibujos Fig. 5), Nature (Fig 6), Evolution

(Fig. 8a), Springer-Verlag (Fig. 8c), Blackwell Munksgaard (Fig. 10). Durante el tiempo dedicado a escribir el capítulo, MM-V disfrutó de una Beca Postdoctoral del Ministerio de Educación, Cultura y Deporte (Programa de Becas Postdoctorales en España y en el Extranjero).

Bibliografía

- AMUNDSEN, T. 2000. Why are female birds ornamented? *Trends Ecol. Evol.* 15: 149-155.
- ANDERSSON, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, Princeton.
- BALMFORD, A. y READ, A.F. 1991. Testing alternative models of sexual selection through female choice. *Trends Ecol. Evol.* 6: 274-276.
- BARRACLOUGH, T.G., HARVEY, P.H. y NEE, S. 1995. Sexual selection and taxonomic diversity in passerine birds. *Proc. R. Soc. Lond. B* 259: 211-215.
- BATEMAN, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2: 349-368.
- BROOKS, R. y ENDLER, J.A. 2001. Female guppies agree to differ: phenotypic and genetic variation in mate-choice behavior and the consequences for sexual selection. *Evolution* 55: 1644-1655.
- BROOKS, R. y JENNIONS, M.D. 1999. The dark side of sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 14: 336-337.
- BRUCE, H.M. 1959. An exteroceptive block to pregnancy in the mouse. *Nature* 184: 105.
- BURKHARDT, D. y DE LA MOTTE, I. 2001. Big "antlers" are favoured: female choice in stalk-eyed flies (Diptera, insecta), field collected harems and laboratory experiments. *J. Comp. Phys.* 162: 649-652.
- CANDOLIN, U. y REYNOLDS, J.D. 2001. Sexual signaling in the European bitterling: females learn the truth by direct inspection of the resource. *Behav. Ecol.* 12: 407-411.
- CARRANZA, J. 1994. Sistemas de apareamiento y selección sexual. En: J.Carranza (ed.): *Etología: Introducción a la ciencia del comportamiento*. Pp: 363-406. Universidad de Extremadura. Servicio de Publicaciones, Cáceres.
- CARRANZA, J. 1996. Sexual selection for male body-mass and the evolution of litter size in mammals. *Am. Nat.* 148: 81-100.
- CATCHPOLE, C.K. y SLATER, P.J.B. 1995. Bird song. Biological themes and variations. Cambridge University Press, Cambridge.
- CLARKE, G.M. 1993. Fluctuating asymmetry of invertebrate populations as a biological indicator of environmental quality. *Environ. Pollut.* 82: 207-211.
- CLUTTON-BROCK, T.H., GUINNESS, F.E. y ALBON, S.D. 1982. Red Deer: Behavior and ecology of two sexes. University of Chicago Press, Chicago.
- CLUTTON-BROCK, T.H., ALBON, S.D. y GUINNESS, F.E. 1988. Reproductive success in male and female red deer. En T.H. Clutton-Brock (ed.): *Reproductive Success* Pp: 325-343. University of Chicago Press, Chicago.
- CUERVO, J.J. 2000. El estudio de la asimetría fluctuante. *Etología* 18: 27-60.
- DALE, S. y SLAGSVOLD, T. 1996. Mate choice on multiple cues, decision rules and sampling strategies in female pied flycatchers. *Behaviour* 133: 903-944.
- DARWIN, C. 1859. On the origin of species by means of Natural Selection, or the preservation of favored races in the struggle for life. John Murray, London.
- DARWIN, C. 1871. The descent of man and selection in relation to sex. John Murray, London.
- DOMINEY, W.J. 1984. Effects of sexual selection and life history on speciation: Species flocks in African cichlids and Hawaiian *Drosophila*. En A.A. Echelle y I. Kornfield (eds.): *Evolution of Fish Species Flocks*. Pp: 231-249.
- DUGATKIN, L.A. 1998. Effects of hunger on mate-choice copying in the guipi. *Ethology* 104: 194-202.
- ENDLER, J.A. y BASOLO, A.L. 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 13: 415-420.
- FISHER, R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford University Press, Oxford.
- FISKE, P. y AMUNDSEN, T. 1997. Female bluethroats prefer males with symmetric colour bands. *Anim. Behav.* 54: 81-87.
- FITZPATRICK, S. 1998. Birds Tails as Signaling Devices - Markings, Shape, Length, and Feather Quality. *Am. Nat.* 151: 157-173.
- FOLSTAD, I. y KARTER, A.J. 1992. Parasites, bright males and the immunocompetence handicap. *Am. Nat.* 139: 603-622.
- FUNK, D.H. y TALLAMY, D.W. 2000. Courtship role reversal and deceptive signal in the long-tailed dance fly *Rhamphomyia longicauda*. *Anim. Behav.* 59: 411-421.
- GANGESTAD, S.W. y SIMPSON, J.A. 2000. The Evolution of Human Mating - Trade-Offs and Strategic Pluralism. *Behav. Brain Sci.* 23: 573-644.
- GENTNER, T.Q. y HULSE, S.H. 2000. Female European starling preference and choice for variation in conspecific male song. *Anim. Behav.* 59: 443-458.
- GRAFEN, A. 1990a. Biological signals as handicaps. *J. Theor. Biol.* 144: 517-546.
- GRAFEN, A. 1990b. Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *J. Theor. Biol.* 144: 475-516.
- GREENWOOD, P.J. y HARVEY, J. 1982. The ecology of sex. University of Chicago Press, Chicago.
- GWYNNE, D.T. 1990. Testing parental investment and the control of sexual selection in Katydids: the operational sex ratio. *Am. Nat.* 136: 474-484.
- HALL, D.W., KIRKPATRICK, M., y WEST, B. 2000. Runaway sexual selection when female preferences are directly selected. *Evolution* 54: 1862-1869.
- HAMILTON, W.D. y ZUK, M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science* 218: 384-387.
- HASSON, O. 1989. Amplifiers and the handicap principle in sexual selection: a different emphasis. *Proc. R. Soc. Lond. B* 235: 383-406.
- HASSON, O. 1991. Sexual displays as amplifiers: practical examples with an emphasis on feather decoration. *Behav. Ecol.* 2: 189-197.
- HASSON, O. 1997. Towards a general theory of biological signaling. *J. Theor. Biol.* 185: 139-156.
- HILL, G.E. 1995. Ornamental traits as indicators of environmental health. *Bioscience* 45: 25-31.
- HILL, G.E. 1999. Is there an immunological cost to carotenoid-based ornamental coloration? *Am. Nat.* 154: 589-595.
- HOLLAND, B. y RICE, W.R. 1998. Perspective - Chase-Away Sexual Selection - Antagonistic Seduction Versus Resistance. *Evolution* 52: 1-7.
- HOWARD, D.J. 1993. Reinforcement: origins, dynamics and fate of evolutionary hypothesis. En R.G. Harrison, (ed.): *Hybrid zones and the evolutionary process*. Pp: 46-69. Oxford University Press, New York.
- HUBBELL, S.P. y JOHNSON, L.K. 1987. Environmental variance in lifetime mating success, mate choice and sexual selection. *Am. Nat.* 130: 91-102.
- HUME, D.K. y MONTGOMERIE, R. 2001. Facial attractiveness signals different aspects of "quality" in women and men. *Evol. Hum. Behav.* 22: 93-112.

- HUNTINGFORD, F. y TURNER, A. 1987. Animal conflict. Chapman & Hall.
- IWASA, Y. y POMIANKOWSKI, A. 1995. Continual changes in mate preferences. *Nature* 377: 420-422.
- JOHNSTON, V.S., HAGEL, R., FRANKLIN, M., FINK, B., y GRAMMER, K. 2001. Male facial attractiveness: evidence for hormone-mediated adaptive design. *Evol. Hum. Behav.* 22: 251-267.
- JOHNSTONE, R.A. 1995a. Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: reviewing the evidence. *Biol. Rev.* 70: 1-65.
- JOHNSTONE, R.A. 1995b. Honest advertisement of multiple qualities using multiple signals. *J. Theor. Biol.* 177: 87-94.
- JOHNSTONE, R.A. 1996. Multiple displays in animal communication: "backup signals" and "multiple messages". *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B* 351: 329-338.
- KÖLLIKER, M., HEEB, P., WERNER, I., MATEMAN, A.C., LESSELLS, C.M., y RICHNER, H. 1999. Offspring sex ratio is related to male body size in the great tit (*Parus major*). *Behav. Ecol.* 10: 68-72.
- KOTIAHO, J.S. 2000. Testing the assumptions of conditional handicap theory - costs and condition dependence of a sexually selected trait. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48: 188-194.
- KOTIAHO, J.S., ALATALO, R.V., MAPPE, J. y PARRI, S. 1996. Sexual selection in a wolf spider: male drumming activity, body size, and viability. *Evolution* 50: 1977-1981.
- KOTIAHO, J.S., ALATALO, R.V., MAPPE, J. y PARRI, S. 1999. Honesty of agonistic signalling and effects of size and motivation asymmetry in contests. *Acta. Ethol.* 2: 13-21.
- KROODSMA, D.E. y MILLER, E.H. 1996. Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Cornell University Press, Ithaca.
- LEWIS, S.M. y AUSTAD, S.N. 1994. Sexual selection in flour beetles: the relationship between sperm precedence and male olfactory attractiveness. *Behav. Ecol.* 5: 219-224.
- LOTEM, A. 1993. Secondary sexual ornaments as signal: the handicap approach and three potential problems. *Etología* 3: 209-218.
- LOW, B.S. 2000. Why sex matters. A Darwinian look at human behavior. Princeton University Press, Princeton.
- LOZANO, G.A. 2001. Carotenoids, immunity, and sexual selection: comparing apples and oranges? *Am. Nat.* 158: 200-203.
- MARCHETTI, K. 1998. The evolution of multiple male traits in the yellow-browed leaf warbler. *Anim. Behav.* 55: 361-376.
- MARLOW, F. y WESTMAN, A. 2001. Preferred waist-to-hip ratio and ecology. *Personality and Individual Differences* 30: 481-489.
- MAYNARD SMITH, J. 1991. Theories of sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 6: 146-151.
- MCCARTY, J.P. y SECORD, A.L. 2000. Possible effects of pcb contamination on female plumage color and reproductive success in hudson river tree swallows. *Auk* 117: 987-995.
- MØLLER, A.P. 1988. Female choice selects for male sexual ornaments in the monogamous swallow. *Nature* 332: 640-642.
- MØLLER, A.P. 1992. Female swallow preference for symmetrical male sexual ornaments. *Nature* 357: 238-240.
- MØLLER, A.P. 1993. Morphology and sexual selection in the barn swallow *Hirundo rustica* in Chernobyl, Ukraine. *Proc. R. Soc. Lond. B* 252: 51-57.
- MØLLER, A.P. 1994. Sexual selection and the barn swallow. Oxford University Press, Oxford.
- MØLLER, A.P. 1998. Sperm competition and sexual selection. En: T.R. Birkhead y A.P. Møller (ed.): Sperm competition and sexual selection. Pp: 55-90. Academic Press, San Diego.
- MØLLER, A.P. 2000. Sexual selection and conservation. En: M. Gosling y W.J. Sutherland (ed.): Behaviour and conservation. Pp: 161-171. Cambridge University Press, Cambridge.
- MØLLER, A.P. 2001. Sexual selection, extra-pair paternity, genetic variability and conservation. *Acta Zoologica Sinica* 47: 2-12.
- MØLLER, A.P., BIARD, C., BLOUNT, J.D., HOUSTON, D.C., NINNI, P., SAINO, N., y SURAI, P.F. 2000. Carotenoid-dependent signals: indicators of foraging efficiency, immunocompetence or detoxification ability? *Avian Poult. Biol. Rev.* 11: 137-159.
- MØLLER, A.P. y LEGENDRE, S. 2001. Allee effect, sexual selection and demographic stochasticity. *Oikos* 92: 27-34.
- MØLLER, A.P. y POMIANKOWSKI, A. 1993. Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32: 167-176.
- MØLLER, A.P., SOLER, M., y THORNHILL, R. 1994. Breast asymmetry, sexual selection, and human reproductive success. *Ethol. Sociobiol.* 16: 207-219.
- MØLLER, A.P. y SWADDLE, J.P. 1997. Asymmetry, developmental stability, and evolution. Oxford University Press, Oxford.
- MORENO, J., SOLER, M., MØLLER, A.P., y LINDÉN, M. 1994. The function of stone carrying in the black wheatear, *Oenanthe leucura*. *Anim. Behav.* 47: 1297-1309.
- MUELLER, U. y MAZUR, A. 1997. Facial dominance in *Homo sapiens* as honest signaling of male quality. *Behav. Ecol.* 8: 569-579.
- NAHON, E., ATZMONY, D., ZAHAVI, A. y GRANOT, D. 1995. Mate selection in yeast: A reconsideration of the signals and the message encoded by them. *J. Theor. Biol.* 172: 315-322.
- NEGRO, J.J., MARGALIDA, A., HIRALDO, F. y HEREDIA, R. 1999. The function of the cosmetic coloration of bearded vultures: when art imitates life. *Anim. Behav.* 58: F14-F17.
- NISHIUMI, I. 1998. Brood sex ratio is dependent on female mating status in polygynous great reed warblers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 44: 9-14.
- OWENS, I.P.F. y HARTLEY, I.R. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 397-407.
- PENN, D. y POTTS, W.K. 1998. Chemical signals and parasite-mediated sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 13: 391-396.
- POMIANKOWSKI, A., IWASA, Y. y NEE, S. 1991. The evolution of costly mate preferences I. Fisher and biased mutation. *Evolution* 45: 1422-1430.
- PRYKE, S.R., ANDERSSON, M. y LAWES, M.J. 2001. Sexual selection of multiple handicaps in the red-collared widowbird: female choice of tail length but not carotenoid display. *Evolution* 55: 1452-1463.
- RYAN, M.J. 1990. Sensory systems, sexual selection, and sensory exploitation. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 7: 157-195.
- RYAN, M.J. 1998. Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex-differences. *Science* 281: 1999-2003.
- RYAN, M.J. y RAND, A.S. 1993. Sexual selection and signal evolution: the ghost of biases past. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 340: 187-195.
- SADOWSKI, J.A., MOORE, A.J. y BRODIE, E.D.I. 1999. The evolution of empty nuptial gifts in a dance fly, *Empis snoddyi* (Diptera: Empididae): bigger isn't always better. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45: 161-166.
- SCHNEIDER, J.M. y LUBIN, Y. 1996. Infanticidal male spiders. *Nature* 381: 655-656.
- SCHNEIDER, J.M. y LUBIN, Y. 1997. Infanticide by males in a spider with suicidal maternal care, *Stegodyphus lineatus* (Eresidae). *Anim. Behav.* 54: 305-312.
- SHAW, K. 1995. Phylogenetic tests of the sensory exploitation model of sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 10: 117-120.
- SHELDON, B.C. 2000. Differential allocation - tests, mechanisms and implications. *Trends Ecol. Evol.* 15: 397-402.
- SILLER, S. 1998. The epistatic handicap principle does work. *J. Theor. Biol.* 191: 141-161.
- SOLER, J.J., CUERVO, J.J., MØLLER, A.P. y DE LOPE, F. 1998a. Nest building is a sexually selected behaviour in the barn swallow. *Anim. Behav.* 56: 1435-1442.
- SOLER, J.J., MØLLER, A.P., y SOLER, M. 1998b. Nest building, sexual selection and parental investment. *Evol. Ecol.* 12: 427-441.
- SOLER, M., SOLER, J.J., MØLLER, A.P., MORENO, J. y LINDÉN, M. 1996. The functional significance of sexual display: stone carrying in the black wheatear. *Anim. Behav.* 51: 247-254.
- SORCI, G., MØLLER, A.P. y CLOBERT, J. 1998. Plumage Dichromatism of Birds Predicts Introduction Success in New-Zealand. *J. Anim. Ecol.* 67: 263-269.
- SUTHERLAND, W.J. 1985. Measures of sexual selection. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 1: 90-101.
- SUTHERLAND, W.J. 1987. Random and deterministic components of variance in mating success. En J.W. Bradbury y M.B. Anderson

- (eds.): Sexual Selection: Testing the Alternatives Pp: 209-219. Wiley, Chichester, U.K.
- THORNHILL, R. y GANGESTAD, S.W. 1996. The evolution of human sexuality. *Trends Ecol. Evol.* 11: 98-102.
- THORNHILL, R. y GANGESTAD, S.W. 1999. Facial attractiveness. *Trends Cognit. Sci.* 3: 452-460.
- THORNHILL, R. y MØLLER, A.P. 1998. The relative importance of size and asymmetry in sexual selection. *Behav. Ecol.* 9: 546-551.
- TOMKINS, J.L. y SIMMONS, L.W. 1998. Female choice and manipulations of forceps size and asymmetry in the earwig *Forficula auricularia* L. *Anim. Behav.* 56: 347-356.
- WHITLOCK, M.C. 2000. Fixation of new alleles and the extinction of small populations - drift load, beneficial alleles, and sexual selection. *Evolution* 54: 1855-1861.
- WIDEMO, F. y SÆTHER, S.A. 1999. Beauty is in the eye of the beholder: causes and consequences of variation in mating preferences. *Trends Ecol. Evol.* 14: 26-31.
- WIERNASZ, D. C. y KINGSOLVER, J.G. 1992. Wing melanin pattern mediates species recognition in *Pieris occidentalis*. *Anim. Behav.* 43: 89-94.
- WILEY, R.H., GODARD, R.H. y THOMPSON, A.D. 1994. Use of two singing modes by hooded warblers as adaptation for signalling. *Behaviour* 129: 243-278.
- ZAHAVI, A. 1975. Mate selection-a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53: 205-214.
- ZAHAVI, A. 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *J. Theor. Biol.* 67: 603-605.
- ZAHAVI, A. 1987. The theory of signal selection and some of its implications. *Proc. Inter. Symp. Biol. Evol. V.P. Delfino. Ed. Adriatica Editrice.* 305-327.
- ZAHAVI, A. 1991. On the definition of sexual selection, Fisher's model, and the evolution of waste and of signals in general. *Anim. Behav.* 42: 501-503.

Lecturas recomendadas

- (1) ANDERSSON, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, New York. Amplia revisión del tema con abundancia de ejemplos y datos experimentales. Discusión y planteamiento de cuestiones interesantes en relación a la selección sexual.
- (2) LOW, B.S. 2000. *Why sex matters. A Darwinian look at human behavior*. Princeton University Press, Princeton. Revisión actualizada de los conocimientos existentes sobre la evolución del comportamiento humano. Estudia los condicionantes ecológicos e históricos que han determinado el comportamiento humano, analizando información proveniente de datos paleontológicos así como de múltiples sociedades actuales, tanto tradicionales como modernas.
- (3) MØLLER, A.P. 1994. *Sexual Selection and the barn swallow*. Oxford University Press, Oxford. Revisión de la teoría de la selección sexual y pormenorizada aplicación de la teoría a las especies monógamas, especialmente al caso concreto de la golondrina común. Se presentan, bajo una secuencia comparable a los planteamientos surgidos durante el desarrollo de la investigación, los resultados que han servido para probar un gran número de hipótesis referidas a la evolución de un ornamento en la cola de los machos de golondrina.