

See discussions, stats, and author profiles for this publication at:  
<http://www.researchgate.net/publication/283327920>

# Capítulo 8 Cortejo: mecanismos y función adaptativa

CHAPTER · NOVEMBER 2014

---

READS

17

2 AUTHORS, INCLUDING:



Isabel López-Rull

24 PUBLICATIONS 285 CITATIONS

SEE PROFILE

## Capítulo 8

### Cortejo: mecanismos y función adaptativa

*Isabel López-Rull y René Beamonte-Barrientos*

Gran parte de los comportamientos, formas, cantos y colores que observamos en los animales son el resultado de la selección sexual actuando en favor de atributos conspicuos que facilitan las oportunidades de conseguir pareja. Ya en 1859, y posteriormente en 1871, Darwin (1, 2) propuso que la selección sexual surge de las ventajas que ciertos individuos tienen sobre otros del mismo sexo y especie únicamente con respecto a la reproducción, e identificó dos mecanismos de acción: la selección intra-sexual, en donde los individuos del mismo sexo (generalmente los machos) compiten por acceder al sexo limitante (generalmente las hembras), y la selección inter-sexual, en donde el sexo limitante elige con qué individuos aparearse. Una consecuencia importante de la selección sexual es que promueve diferencias morfológicas, fisiológicas y conductuales entre los sexos ya que favorece la evolución de rasgos que permiten vencer a los oponentes en la competencia por parejas (armamentos/señales de estatus/caracteres útiles en la competencia espermática), y la evolución de rasgos que incrementan el atractivo en el sexo opuesto (ornamentos). Entre estos últimos se encuentra el cortejo, al que definiremos como el conjunto de atributos que despliega un individuo para atraer al sexo opuesto. Los elementos de cortejo en los que se basa la elección de pareja incluyen no sólo conductas de exhibición como comportamientos ritualizados, vuelos, saltos, o cantos, sino también rasgos conspicuos, estructuras coloridas, olores, construcciones, entre otros (Fig. 1). Para fines de este capítulo el cortejo será considerado como un ornamento debido a su papel fundamental en la elección de pareja.

Para que los dos mecanismos de la selección sexual operen es necesario que los individuos interactúen entre sí y que sean capaces de intercambiar información, es decir que sean capaces de comunicarse. Por ello, la selección

sexual está ligada al desarrollo de un sistema de comunicación basado en *señales*, es decir, en estímulos producidos por un emisor que tienen como propósito informar algo a un receptor. Así, ambos sexos se benefician de un sistema de comunicación en el que los elegidos pueden valorar a sus oponentes y demostrar su calidad y los electores pueden evaluar la calidad de sus parejas potenciales. Es importante precisar que para que este sistema se mantenga en el tiempo, las señales deben ser *honestas* en la información que transmiten, de tal manera que los receptores reciban *información confiable* que les asegure el apareamiento con individuos de buena calidad. Si por el contrario, con el fin de ser preferentemente elegidos, los emisores produjeran señales que dan información exagerada o falsa sobre su verdadera calidad, los receptores no obtendrían ningún beneficio reproductivo al responder a la señal por lo que eventualmente ésta perdería su valor y dejaría de usarse. Entonces vale la pena preguntarse ¿Qué hace que una señal sexual sea un indicador confiable de calidad? En otras palabras, ¿Por qué un ornamento es una señal honesta?

De acuerdo con el Principio del Hándicap propuesto por [Zahavi](#) en 1975 (3) lo que hace confiable a una señal son los costos de producción y mantenimiento. Es decir, *para que los ornamentos sean confiables deben ser costosos*, de manera que competidores inferiores tengan dificultad en expresarlos. Puesto que estos costos difieren en función de la calidad de los individuos (un mismo ornamento implica costos relativamente mayores para individuos de baja calidad que para individuos de alta calidad), la expresión de una señal por encima de la capacidad real del individuo se penaliza en términos de supervivencia y reproducción. Pensemos en el cortejo de un ave en donde el macho despliega su colorido plumaje, realiza una compleja danza y emite sonoros cantos. Si bien esta exhibición atraerá la atención de las hembras, también hará al individuo más detectable y vulnerable a los depredadores, lo que probablemente reduzca su supervivencia. De esta manera, al elegir pareja basándose en el cortejo, las hembras consiguen seleccionar a los mejores machos ya que únicamente los individuos de buena calidad (p. ej. aquellos que son eficientes escapando de los depredadores) pueden realizar grandes exhibiciones a pesar de sus costos potenciales.

Unos años más tarde, en 1982 Hamilton y Zuk (4) destacaron el posible papel de los parásitos en el desarrollo de las señales sexuales. Estos autores

propusieron que los ornamentos son especialmente sensibles al efecto de los parásitos de manera que los individuos menos parasitados (más eficaces combatiendo las infecciones) son capaces de desarrollar más sus ornamentos. Así, los ornamentos funcionarían como indicadores de la capacidad inmunitaria de los individuos. Retomando estas ideas, Folstad y Karter en 1992 (5) propusieron un mecanismo por el que se aseguraría la expresión de los ornamentos como señales honestas dentro del proceso de selección sexual. Estos autores sugirieron que ciertos compuestos fisiológicos implicados en la producción de caracteres sexuales secundarios de los machos de muchas especies poseen un efecto inmunosupresor, como el caso de la testosterona. De esta forma sólo los individuos capaces de prevenir o sobrellevar las infecciones serían capaces de exhibir los ornamentos y de mantener el elevado nivel de funcionamiento su sistema inmune. Así, al elegir a los machos en función de sus ornamentos las hembras están obteniendo parejas con un sistema inmunitario de buena calidad que a su vez será heredado a su progenie.

Si la expresión de ornamentos depende de la condición individual de sus portadores, las hembras que eligen a machos más ornamentados podrían obtener los beneficios asociados a emparejarse con machos de buena calidad. Estos beneficios pueden ser directos como por ejemplo mejores territorios, regalos nupciales, mayor probabilidad de fertilización, defensa de nido, mayor contribución parental o indirectos (beneficios a través de las crías) como “buenos genes” y resistencia a patógenos (6). Es importante aclarar que aunque la mayoría de los estudios se han centrado en explicar la evolución de ornamentos en los machos, en muchas especies las hembras también presentan ornamentos cuya expresión depende de la calidad individual y que son favorecidos por la preferencia de los machos (7). Particularmente, en especies con cuidado biparental en donde machos y hembras invierten de manera similar en la reproducción, es esperable que ambos sexos sean selectivos para elegir pareja.

### **Ornamentos coloridos**

Ahora que hemos revisado de manera básica la forma en la que actúa la selección sexual y los mecanismos que aseguran la honestidad de los ornamentos, hablaremos de un tipo particular de ornamentos exhibidos durante el cortejo: los

ornamentos coloridos. Aunque existe gran diversidad de ornamentos que difieren entre los sexos hemos escogido centrarnos en la coloración, ya que ésta es una de las formas más extendidas y más llamativas de dimorfismo sexual siendo generalmente los machos los individuos con coloraciones más conspicuas.

La gran diversidad de colores y patrones de coloración que observamos en los animales es originada por diversos pigmentos que se depositan en el tejido (coloración pigmentaria), y por la microestructura del tejido en el que se depositan (coloración estructural). Los pigmentos son compuestos que cambian el color de la luz que reflejan como resultado de la absorción selectiva de ciertas longitudes de onda. En vertebrados, los dos pigmentos más comunes son los carotenoides y las melaninas. Los pigmentos carotenoides (Fig. 1A) son los responsables de las coloraciones amarillas, naranjas y la mayoría de los rojos en un gran número de especies. Son pigmentos de naturaleza lipídica que los animales no pueden sintetizar *de novo*, por lo que deben ingerirlos en la dieta. Por este motivo se les considera un recurso limitado, de manera que el tamaño y la intensidad de los ornamentos basados en carotenoides podrían indicar no sólo la disponibilidad de estas moléculas en la dieta del individuo (habilidad de forrajeo, capacidad de mantener un buen territorio, etc.) sino también su capacidad fisiológica para absorberlos y metabolizarlos. Además de funcionar como pigmentos, los carotenoides intervienen en otras funciones fisiológicas importantes, como la protección contra radicales libres (estrés oxidativo) y la estimulación del sistema inmunitario.

El compromiso entre emplear carotenoides en coloración *versus* otras funciones fisiológicas importantes para el mantenimiento del organismo, sitúa a los ornamentos dependientes de carotenoides como señales honestas de calidad. Así, un individuo de intensa coloración dependiente de carotenoides indica que no está enfermo o parasitado y que mantiene su sistema inmune trabajando al nivel adecuado para permitir una gran deposición de pigmentos carotenoides en su ornamento. Otra posibilidad no excluyente, es que la intensidad de la coloración indique la capacidad antioxidante, siendo los individuos más pigmentados los más capaces de neutralizar a los radicales libres, protegiendo a los carotenoides de la oxidación y pudiendo emplearlos para colorear sus ornamentos. La información acumulada en los últimos años indica que los

ornamentos dependientes de carotenoides son señales confiables de la condición del individuo y se encuentran bajo la influencia de la selección sexual (8).

Los pigmentos melánicos producen los tonos grises, marrones y negros (Fig. 1B). Las melaninas son los pigmentos más ampliamente distribuidos en el reino animal, y a diferencia de los carotenoides, no se adquieren de la dieta sino que son sintetizados por los individuos a partir del aminoácido esencial tirosina. La ruta metabólica para la síntesis de melaninas es larga y compleja, y está ligada a más de 80 *loci* de genes, numerosas enzimas, hormonas, y cofactores metálicos como zinc, cobre, hierro y calcio (que deben ser ingeridos y por lo tanto podrían resultar limitantes). Más aún, los genes reguladores de las melanocortinas, están implicados no sólo en la pigmentación, sino en una gran variedad de procesos fisiológicos que incluyen respuesta al estrés, respuesta inmunitaria, gasto energético, actividad sexual y agresión. Por ello, la expresión de ornamentos basados en melaninas puede reflejar condiciones conductuales y fisiológicas. De hecho, se ha sugerido que la correlación entre los ornamentos melánicos y la calidad individual podría resultar de efectos pleiotrópicos de genes relacionados con la producción de estos pigmentos. Además del fuerte componente genético en la expresión de ornamentos melánicos, existe cada vez más evidencia de que la producción de estos colores está asociada a las condiciones alimentarias del momento. Por todo esto, los ornamentos basados en melaninas también funcionan como señales honestas de calidad y son usados en la elección de pareja (8).

En cuanto a los colores estructurales, éstos no dependen de moléculas que los coloreen, sino de la reflexión de la luz en la microestructura del tejido. Entre este tipo de colores se encuentran ciertos azules, verdes, violetas, ultravioletas y también los colores iridiscentes, plateados o determinados blancos (Fig. 1C). En peces, reptiles y aves, numerosos estudios han mostrado que la coloración estructural presenta una importante variación individual y que las hembras prefieren emparejarse con individuos que reflejan más UV. El color UV, las iridiscencias y la intensidad y saturación de los colores estructurales también se han relacionado con las condiciones nutricionales y con la capacidad de los individuos para cuidar a la progenie (*i.e.* proveer beneficios directos a sus parejas; 9)

### **Ornamentos estáticos y ornamentos dinámicos**

En vertebrados la coloración ornamental puede estar tanto en la piel como en otro tipo de estructuras tales como plumas, escamas, cuernos o uñas. Si bien todos estos caracteres adquieren su coloración por la incorporación de pigmentos al tejido y por un arreglo micro-estructural, la información que transmiten varía en función del tejido en el que se depositan. Por ejemplo, las plumas de las aves adquieren su coloración durante la muda (que suele ocurrir una vez al año) y terminado este proceso se mantiene el tejido muerto por largos periodos de tiempo habiendo poca variación individual en la coloración entre mudas. Así, los ornamentos del plumaje, transmiten información sobre de calidad del portador *al momento de generar el ornamento* y por lo tanto se consideran estáticos (Fig. 1A). Por el contrario, los colores tegumentarios de patas, picos, crestas o anillos oculares son mucho más dinámicos en su expresión y responden de manera rápida a los cambios en la condición de los individuos (10, 11; Fig. 1A). Esta capacidad de cambiar de color en poco tiempo hace que proporcionen información actualizada sobre la calidad del individuo. Esta diferencia en la información que transmiten las señales estáticas *versus* las señales dinámicas puede ser relevante en situaciones donde la evaluación continua de la pareja o del contrincante y los ajustes en la inversión reproductiva influyen en la adecuación. Los estudios recientes han aportado evidencia de que la expresión de coloración tegumentaria basada en carotenoides es una señal seleccionada sexualmente ya que funciona como un indicador fenotípico de calidad dando información actualizada sobre la condición de sus portadores, su estado de salud y su contribución parental (12).

### **Ornamentos múltiples**

Durante el cortejo, los individuos exhiben varias señales simultáneas en las que el sexo opuesto basa su elección de pareja. Además de la expresión de atributos coloridos, muchos individuos despliegan conductas ritualizadas que bien resaltan los ornamentos coloridos o bien funcionan como señales de calidad *per se* (Fig. 1 D, E y F). Esta expresión simultánea de varios ornamentos puede explicarse bajo la “hipótesis de los mensajes múltiples” que postula que cada carácter provee información acerca de diferentes aspectos de calidad (por ejemplo la

diferencia en la información que transmiten las señales estáticas *versus* las señales dinámicas), o bien bajo la “hipótesis de las señales redundantes” en la cual se plantea que la misma información de calidad se repite en los distintos ornamentos. En cualquiera de los dos casos, el uso de ornamentos múltiples en la selección de pareja refuerza la honestidad de las señales, ya que hace más difícil que individuos de baja calidad expresen varias señales al mismo tiempo, haciendo así más confiable la elección y reduciendo los costos asociados a los errores en la elección de pareja (13).

### **Cambios en los patrones de cortejo dependientes de la edad**

Uno de los aspectos menos desarrollados dentro del estudio del cortejo y los ornamentos es cómo varían en función de la edad. Si bien se ha investigado ampliamente por qué los animales inmaduros no cortejan como lo hacen los individuos adultos, existe poca teoría y evidencia al respecto de cómo varía la calidad del cortejo y ornamentos entre las diferentes clases de edad de individuos sexualmente maduros (14). Este sesgo se debe en parte a la dificultad de determinar las variaciones de edad en los adultos de especies silvestres. No obstante, a partir de estudios a largo plazo donde se conoce la edad exacta de individuos sabemos que la producción de progenie aumenta con la edad hasta alcanzar un máximo, que se mantiene por un tiempo, y posteriormente declina gradualmente a edades avanzadas (*i.e.* senescencia reproductiva; 15) lo que sugiere diferencias en la calidad individual en relación a la edad. Por lo tanto, si las señales sexuales han sido seleccionadas para indicar la calidad del portador, es predecible un declive en la calidad del cortejo y ornamentos a edades avanzadas.

Para explicar la variación dependiente de la edad en la intensidad de los ornamentos podemos utilizar las mismas herramientas teóricas y mecanismos que hemos mencionado para explicar su honestidad. Al envejecer, los animales disminuyen su capacidad inmunitaria, manejo de estrés oxidativo y capacidad de forrajeo por lo que, la habilidad para conseguir los recursos necesarios para el mantenimiento corporal se reduce. Consecuentemente los individuos viejos cuentan con recursos limitados para producir ornamentos vistosos, de manera que la expresión de señales coloridas disminuye con la edad (12, 16). En



ornamentos que dependen de carotenoides, esto es particularmente importante, ya que como hemos visto, estos pigmentos funcionan como antioxidantes e inmunoestimulantes. Recientemente se ha demostrado que la variación en la adquisición de carotenoides puede tener consecuencias importantes en la senescencia de las señales sexuales ya que los individuos viejos suplementados con carotenoides expresan sus ornamentos más conspicuamente que individuos viejos sin suplemento de carotenoides (17).

### **Cortejo y especiación**

Un paso crucial en el proceso de especiación es la evolución del aislamiento reproductivo por barreras que previenen la fertilización entre especies. Una de estas barreras es la que se produce como resultado de la disrupción en el sistema de comunicación entre machos y hembras de manera que los individuos de una población no encuentran atractivos a los individuos de otra población. Dado que los apareamientos dentro de una especie son producto de la selección sexual, es posible que los atributos que determinan la preferencia de pareja constituyan a la vez barreras a la reproducción con miembros de especies emparentadas o individuos de otras poblaciones de la misma especie (18). Por ello, se ha sugerido a la selección sexual como un factor importante en la aparición de barreras reproductivas y en la generación de nuevas especies (18). Así, el cortejo y las preferencias asociadas pueden funcionar como barreras pre-copulatorias que previenen la fertilización entre especies y refuerzan el aislamiento reproductivo. Esta idea ha sido evaluada en diversos taxa de invertebrados y vertebrados (19).

### **Conclusiones**

Como cualquier otro comportamiento, el estudio del cortejo en los animales puede aproximarse atendiendo a las causas próximas (mecanismo y ontogenia) y a las causas últimas (función adaptativa y filogenia). A lo largo de este capítulo hemos intentado integrar ambos enfoques.

Desde el punto de vista de la función adaptativa, la selección sexual favorecerá aquellos cortejos que maximicen la adecuación de los individuos. Como hemos visto, el cortejo consiste en el intercambio de señales honestas entre los sexos con el fin de lograr apareamientos exitosos. La honestidad de

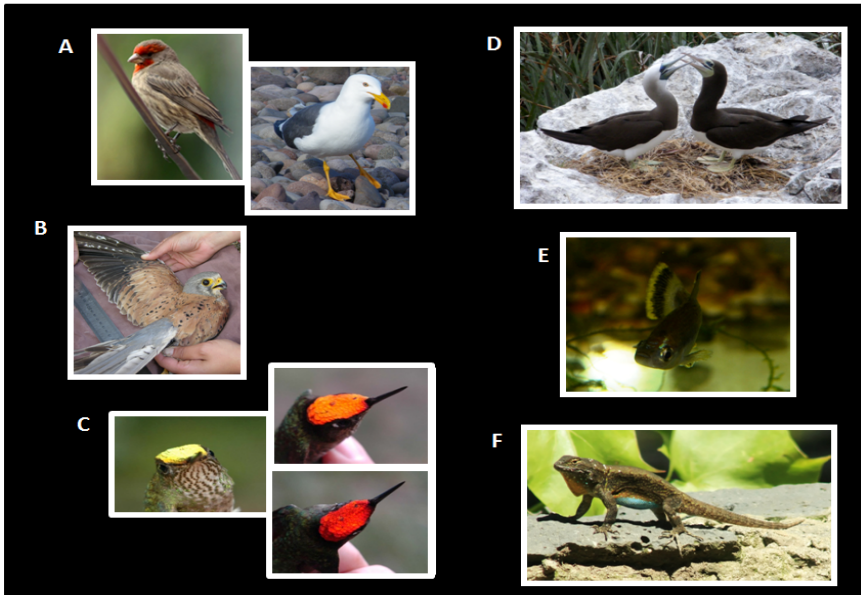


Fig. 1 Ejemplos de ornamentos coloridos y despliegues ritualizados. (A) Coloración pigmentaria por carotenoides en el plumaje del macho de gorrión mexicano *Carpodacus mexicanus* (ornamento estático) y en los tegumentos de la gaviota patiamarilla *Larus livens* (ornamento dinámico); (B) Ejemplo de ornamentación múltiple en el cernícalo vulgar *Falco tinnunculus*: coloración pigmentaria por melaninas en el plumaje y por carotenoides en el pico y anillo ocular; (C) Coloración estructural del colibrí *Sephaniodes sephanioides* en donde se muestra que el color iridiscente de la cabeza depende del ángulo de reflexión de la luz; (D) Pareja de bobo café *Sula leucogaster* cortejando mutuamente en el nido; (E) Despliegue del macho *Ameca splendens* mostrando el color amarillo de la aleta caudal; (F) Despliegue de un macho de lagartija del mezquite *Sceloporus grammicus microlepidotus* exhibiendo la coloración azul ventral. Fotos: V. Argáez (A1, F), P. Vergara (A2), J.A. Fargallo (C), I.López-Rull (D) y C. Macías-García (E).

las señales se basa en los costos de producción y mantenimiento, de manera que competidores inferiores tienen dificultad en expresarlas. Así, los individuos que eligen a su pareja en función de los ornamentos se aseguran el emparejamiento con individuos de buena calidad y obtienen beneficios en adecuación.

Por otro lado, la selección sexual es una presión que influye en la evolución del cortejo a lo largo de la historia evolutiva dentro de un linaje. Así es posible reconocer las relaciones ancestrales de las especies (filogenia) a través de la variación en los cortejos. Más aún, el cortejo y las preferencias asociadas pueden funcionar como barreras pre-copulatorias que previenen la fertilización entre especies y refuerzan el aislamiento reproductivo. Si las conductas de cortejo, la morfología y color de los ornamentos no son las correctas no ocurre el apareamiento.

Puesto que los ornamentos coloridos juegan un papel esencial en la elección de pareja y existe cada vez más evidencia de que funcionan como señales honestas de calidad, se hace patente la necesidad de estudiar los mecanismos fisiológicos mediante los cuales se produce la coloración y los costos asociados a su producción. Entender los procesos fisiológicos de la expresión de los ornamentos nos permitirá entender mejor los compromisos y restricciones que han favorecido la evolución de estas señales sexuales.

El rol dinámico de los patrones de cortejo y expresión de ornamentos a lo largo de la vida de los organismos es relevante desde el punto de vista de la ontogenia del comportamiento pues evidencia que el desarrollo de los rasgos sexualmente seleccionados no se detiene al alcanzar la madurez sexual, por el contrario, continua variando entre organismos sexualmente maduros hasta la senescencia. Queda pendiente aún entender las presiones selectivas y limitantes fisiológicas que están involucradas en la producción de ornamentos a lo largo de la vida de los organismos.

## Referencias

1. Darwin C. **On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life**. London: Murray J, 1859. Reino Unido.
2. Darwin C. **The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex**. London: Murray J, 1871. Reino Unido.
3. Zahavi A (1975) Mate selection: a selection for a handicap. *J Theor Biol* 53: 205-214.
4. Hamilton y Zuk Hamilton WD, Zuk M (1982) Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218: 384-387.
5. Folstad I, Karter AJ (1992) Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *Am Nat* 139: 603-622.
6. Griffith SC, Prike S. Benefits to females of assessing color displays. En: **Bird Coloration**.

- Hill G, McGraw K (eds). Harvard College, 2006. Estados Unidos de Norteamérica.
7. Amundsen T (2000) Why are female birds ornamented? *TREE* 15: 149-55.
8. Hill G, McGraw K (eds). **Bird Coloration**. Harvard College, 2006. Estados Unidos de Norteamérica.
9. Keyser AJ y Hill GE (2000) Structurally base plumage coloration is an honest signal of quality in male blue grosbeaks. *Behav Ecol* 11: 202-209.
10. Lozano GA. 1994. Carotenoids, parasites, and sexual selection. *Oikos* 70: 309-311.
11. Faivre B, Grégoire A, Prévault M, Cézilly F, Sorci G (2003) Immune activation rapidly mirrored in a secondary sexual trait. *Science* 300: 103.
12. Torres R, Velando A (2010) Color in a long-lived tropical seabird. *Adv Stud Behav* 42: 155-158.
13. Candolin U (2003) The use of multiple cues in mate choice. *Biol Rev* 78: 575-595.
14. Bradbury JW, Vehrencamp SL. **Principles of Animal Communication**. Segunda Edición. Sinauer Associates, 2011. Estados Unidos de Norteamérica.
15. Jones OR, Gaillard JM, Tuljapurkar S, Algo JS, Armitage KB, Becker PH, Bize P, Brommer J, Charmantier A, Charpentier M, Clutton-Brock T, Dobson FS, Festa-Bianchet M, Gustafsson L, Jensen H, Jones CG, Lillandt BG, McCleery R, Merila J, Neuhaus P, Nicoll MAC, Norris K, Oil MK, Pemberton J, Pietiainen H, Ringsby TH, Roulin A, Saether BE, Setchell JA, Sheldon BC, Thompson PM, Weimerskirch H, Wickings EJ, Coulson T (2008) Senescence rates are determined by ranking on the fast-slow life-history continuum. *Ecol Lett* 11: 664-673.
16. Edler AU, Friedl TWP (2012) Age-related variation in carotenoid based plumage ornaments of male Red Bishops *Euplectes orix*. *J Ornithol* 153: 413-420.
17. Beamonte-Barrientos R, Velando A, Torres R (2013) Age-dependent effects of carotenoids on sexual ornaments and reproductive performance of a long-lived seabird. *BES*, online.
18. Ritchie MG (2007) Sexual Selection and Speciation. *Ann Rev Ecol Evol Syst* 38: 79-102.
19. Kraaijeveld K, Kraaijeveld-Smith FJ, Maan ME (2011) Sexual selection and speciation: the comparative evidence revisited. *Biol Rev Camb Philos Soc* 88: 367-377.

*Biología del Comportamiento: Aportaciones desde la Fisiología*  
Martínez-Gómez M, Lucio RA, Rodríguez Antolín J (2014)