

femenina



En muchas especies, al llegar a la madurez los machos presentan características sexuales secundarias que los hacen más vistosos que las hembras. Por ejemplo, en el quetzal (*Pharomachrus mocinno*) las plumas que cubren la cola son extremadamente largas, mientras que los alces (*Alces alces*) o los escarabajos de los géneros *Chalcosoma*, *Megasoma* y *Dynastes*, desarrollan grandes cornamentas y se enfrentan contra otros machos en agotadoras batallas. La teoría de la selección sexual propuesta por Darwin sugiere que la presencia de ornamentos y las peleas aumentan las probabilidades de copular con las hembras,

ya que éstas escogen a su pareja con base en dichas propiedades. El mismo autor distingue dos modalidades de acción de la selección sexual, la elección femenina —término que no se refiere a una elección consciente de pareja— y la competencia entre machos; ambas se han corroborado ampliamente en las últimas tres décadas.

En la primera, uno de los impactos relativamente recientes fue el descubrir que las hembras que aparentemente eran monógamas solían copular con otro macho, lo que reduce la paternidad de sus parejas. Sin embargo, actualmente existe un fuer-

te debate entre quienes sostienen la noción de la elección femenina y los que defienden la idea del conflicto sexual. La última sugiere que como la presión por tener hijos es mayor en los machos —ya que las hembras no tienen tanto problema en dejar descendencia—, cabría esperar que en ellos evolucionen conductas o estructuras coercitivas que induzcan a la hembra a copular, aun cuando las pongan en riesgo —por ejemplo, que aumente su mortalidad.

Por su parte, la idea de que los machos compiten por el acceso a las hembras, o por los recursos que las atraen, quizá por obvia no ha gene-

Jorge Contreras Garduño,



rado controversia. Pero en torno a la elección femenina existen un sinfín de preguntas. Las hipótesis que intentan dar respuesta a algunas de ellas permiten realizar una breve revisión crítica de esta modalidad.

¿Por qué elige el sexo femenino?

Las hembras, en la mayoría de las especies, aportan más recursos que los machos en la producción y éxito de la progenie. Un aspecto general en el que todas coinciden es que los óvulos son grandes y contribuyen con los principales recursos para el mantenimiento de los embriones, mientras

que los espermatozoides sólo proveen el material genético —diferencias que pueden ser considerablemente grandes en algunos organismos. En vista de ello, se cree que las hembras deben elegir cuidadosamente a su pareja, ya que tienen que administrar sus recursos. Esto se ha corroborado al estudiar los pocos casos en donde se percibe una inversión en el papel de cada sexo, esto es, los machos escogen pareja y las hembras compiten —como en algunas especies de aves en donde las hembras pueden pelear, cortejar o cantar para atraer a los machos.

Usualmente los machos atraen a las hembras por medio de sus orna-

mentos —conductuales, fisiológicos o morfológicos—; ellas tienen hijos con aquellos que exhiben las conductas y ornamentos más elaborados, pero ¿qué beneficios obtienen de copular con esos machos? Pues bien, se conocen al menos ocho tipos de beneficios.

Asegurar la fertilización es el primero, y postula que las hembras podrían elegir a los machos más fértiles —con más espermatozoides viables y sin mutaciones— para reducir la probabilidad de que algunos de sus óvulos no sean fecundados. Por ejemplo, en la mariposa *Pieris protodice* existe una correlación positiva entre la in-

tensidad del cortejo con la cantidad de espermatozoides. Aunado a ello, se ha percibido que las hembras prefieren copular con los machos de cortejos más elaborados porque refleja la cantidad de espermatozoides, su viabilidad o su bajo número de mutaciones.

El acceso a los recursos, el segundo, estipula que cuando una hembra elige un macho que controla recursos a los que no tiene acceso por sí sola, puede aumentar su número de hijos o el éxito en la supervivencia de éstos. Además, en muchas especies ocurre que el desarrollo de los ornamentos o cortejos masculinos se correlaciona positivamente con la calidad de los recursos defendidos. Por ejemplo, la rana toro (*Rana catesbiana*) resguarda territorios en las charcas y lagos donde las hembras ponen sus huevos, ellas escogen a los de canto más fuertes y elaborado, que preservan los mejores territorios. Se ha observado que la calidad del territorio está relacionada, a su vez, con la supervivencia de las crías, por lo que las hembras obtienen un beneficio para la prole al elegir a un macho muy vigoroso.



Los beneficios alimentarios establecen que los machos, en algunas especies de insectos y aves, proveen a las hembras de alimento antes, durante o después de la cópula. Entre lo que pueden ofrecer hay presas, proteínas inmersas en el fluido seminal, partes de su cuerpo, e incluso éste completo, que puede servir de alimento. Investigaciones en insectos, como grillos, y en arañas han puesto de manifiesto que estos regalos nupciales incrementan la fecundidad y la supervivencia de las hembras.

La ayuda o cuidado parental es el cuarto. La capacidad de la pareja para cuidar las crías podría ser una característica que las hembras —o los machos— escogen, y la importancia de elegirla radica también en la supervivencia o calidad de las crías. En algunas aves, donde es fundamental que la tarea de cuidar la prole sea efectuada por ambos sexos, la calidad de crianza es un aspecto medular perseguido por las hembras.

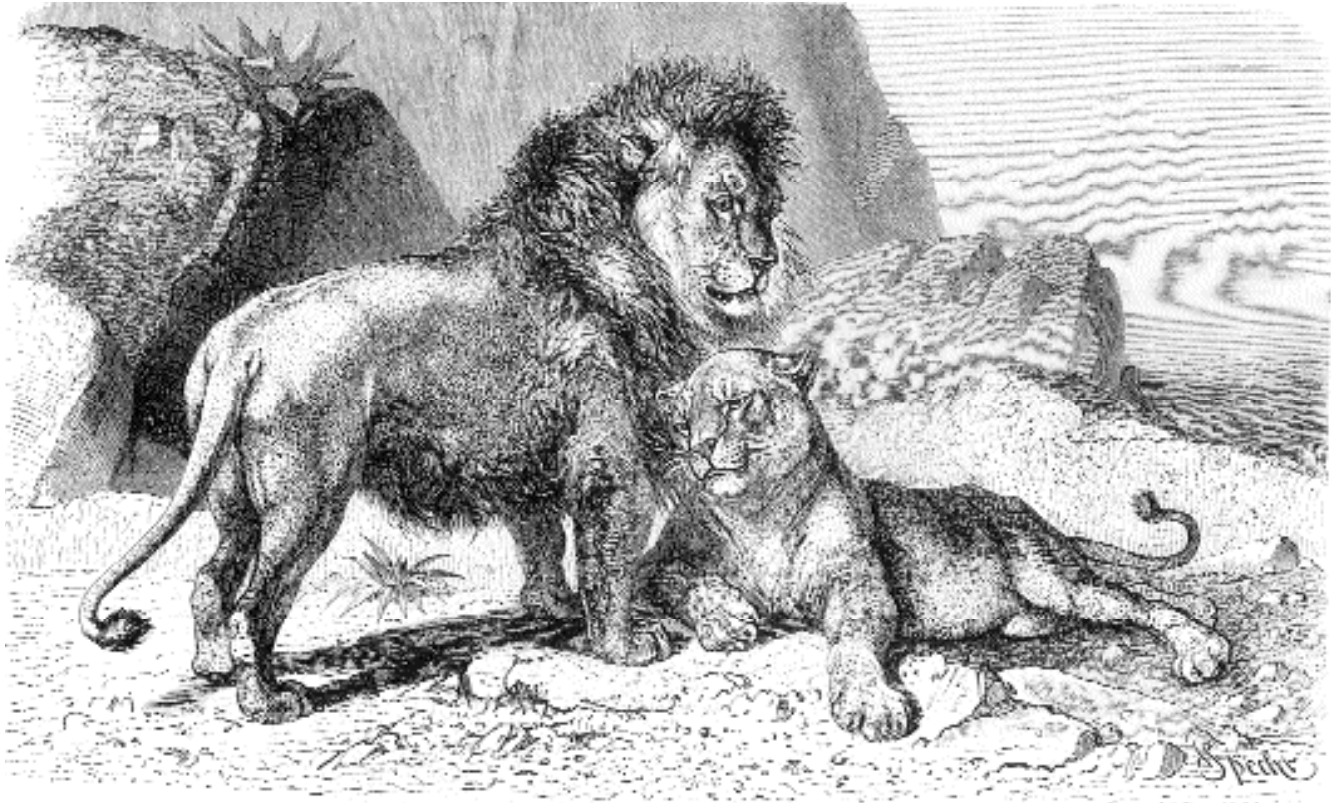
La disminución de riesgos asociados a la competencia masculina es el quinto tipo. En ésta se sugiere que las hembras escogen a los machos más fuertes y de mayor dominancia para reducir el riesgo de que la cópula sea interrumpida por competidores, ya que en varias especies de vertebrados e invertebrados se ha observado que las hembras pueden morir durante una contienda entre machos. Una versión diferente a esta hipótesis es que las hembras, dado el acoso sexual masculino, acceden a la cópula para disminuir los costos del acoso.

La elección por incompatibilidad genética se basa en que las hembras pueden buscar juegos genéticos complementarios a los suyos. Un ejemplo de esto se ha observado en ratones y seres humanos, en los que hay estu-

dios que muestran que las hembras eligen a los que no son afines a ellas en el complejo principal de histocompatibilidad, el cual es detectado por medio del olor de los machos o de sus secreciones. En los humanos, las preferencias por hombres que difieren en este rasgo podría evitar la endogamia. Por su parte, estudios en insectos, peces, aves y mamíferos sugieren que las hembras rechazan la cópula cuando el macho está genéticamente empareñado con ella, pero la aceptan con los que no lo están.

El séptimo tipo de beneficio emana de la teoría de los hijos atractivos. Siguiendo la idea de Darwin, Ronald Fisher propuso en 1930 que si la magnitud en la expresión de los ornamentos era heredable, los hijos de machos muy ornamentados también tendrían esa característica y podrían ser más atractivos para otras hembras. Así, las que los elijan obtendrían más hijos y posteriormente, más nietos. Fisher llamó a esta hipótesis el proceso desbocado —*runaway selection*— porque asumió que las hembras heredan la preferencia por ornamentos elaborados, mientras que los machos reciben, precisamente, el fenotipo que las hembras buscan, lo cual resulta en una retroalimentación positiva entre el tamaño de los ornamentos y la preferencia de las hembras en generaciones subsiguientes. Según tal propuesta, este proceso favorece el desarrollo de ornamentos cada vez más elaborados, hasta que finalmente son tan conspicuos que los machos que los portan pueden ser penalizados por la selección natural —por ejemplo, que el ornamento sea tan vistoso que el portador sea fácil presa de un depredador.

La calidad genética para la prole es el último tipo de beneficio. En



los años setentas, Amotz Zahavi, de la Universidad de Tel Aviv, propuso el principio de las desventajas —*handicap principle*—, un modelo que sugiere que las hembras buscan en los machos algún tipo de cualidades que provean de mayor resistencia o supervivencia a la progenie. Zahavi sostiene que la presencia e intensidad de los ornamentos o los despliegues podrían reflejar estas cualidades. La base de la idea es que los caracteres tienen un costo de depredación y mantenimiento, ya que de otra manera cualquier macho los produciría. A este principio también se le llama modelo de buenos genes, al considerar que las hembras, de manera indirecta, seleccionan genes que confieren a sus hijos ventajas de viabilidad y adecuación. Desde una perspectiva global, estos estudios pueden dividirse en tres categorías: 1) la relación entre

la elaboración de ornamentos y viabilidad de las crías, 2) la resistencia a parásitos y enfermedades, y 3) la simetría corporal.

Un ejemplo de la primera se ha observado en el carbonero común (*Parus major*). En esta especie, las hembras escogen a los machos que presentan líneas largas en el pecho. El tamaño de las líneas es heredable y los hijos de los que tienen líneas largas viven más tiempo que los de machos con líneas cortas. Por esto, la viabilidad de los hijos no se debe a la diferencia en el cuidado parental, tamaño del huevo ni otros factores ambientales, sino al tamaño de las líneas del pecho de sus padres. Sin embargo, recientemente se ha propuesto que resultados como éste deben reanalizarse, ya que las hembras que copulan con machos de buena calidad invierten más testosterona en los huevos en comparación

con las que copulan con machos de baja calidad, y es esta inversión diferencial lo que finalmente determinaría la supervivencia de los hijos. Relacionado con esto, en el ánade real (*Anas platyrhynchos*) se ha detectado que cuando las hembras copulan con machos atractivos ponen huevos más grandes que cuando lo hacen con los poco atractivos. De allí la sugerencia de que el tamaño del huevo se relaciona con la supervivencia de las crías, y al parecer las responsables son las hembras y no la adquisición de buenos genes. Esto refuerza la idea de que se requiere un replanteamiento de los estudios que en principio apoyan la hipótesis de los buenos genes.

La referente a la resistencia a parásitos y enfermedades indica que ésta se refleja en el cortejo o los ornamentos. Algunos trabajos en artrópodos, peces, reptiles, mamíferos y aves

apoyan esta idea. Por ejemplo, en la libélula *Calopteryx haemorrhoidalis*, se ha observado una amplia variación en la cantidad del pigmento de las alas de los machos, quienes cortejan a las hembras mostrando la pigmentación; los preferidos son los más pigmentados. Resulta interesante que la cantidad de pigmento es inversamente proporcional al número de parásitos intestinales de sus portadores y se ha visto que los machos más pigmentados viven más, probablemente debido a que los parásitos no consumen el alimento ingerido por sus hospederos. Además, son más exitosos en la defensa de territorios. Es posible que las hembras adquieran información acerca de la cantidad de parási-

tos de los machos con base en su cantidad de pigmento. Un aspecto muy importante que aún falta por estudiarse es si el grado de pigmentación y la resistencia a los parásitos son heredables. Esta hipótesis se ha analizado ampliamente en especies cuyo sistema visual está muy desarrollado, pero aún falta indagar si las especies con un sistema visual menos desarrollado, pero con uno quimio- o mecanoreceptor muy desarrollado perciben indirectamente el grado de parasitismo de los machos.

Finalmente, la hipótesis de la simetría corporal esta basada en la incapacidad que tiene un organismo para producir estructuras perfectamente simétricas. Ésta sugiere que

sólo aquellos capaces de tolerar y superar con éxito desavenencias ambientales —como temperaturas adversas, factores químicos, poca comida, densidad de la población u otros que provoquen algún tipo de tensión durante el desarrollo— o genéticas —como la pérdida de variación genética, la homocigosis, la hibridación o las mutaciones—, producirán estructuras bilaterales simétricas. Por ejemplo, en la mosca escorpión (*Panorpa japonica*), las hembras prefieren copular con un macho de cuerpo simétrico. Actualmente, esta hipótesis ha sufrido varios reveses de orden metodológico —problemas en la medición de estructuras— y, aún más importante, de ubicuidad —no parece que la simetría indique necesariamente mayores ventajas.



¿Por qué copulan más de una vez?

Cuando copula con varias hembras un macho aumenta su número de hijos. Sin embargo, los beneficios para las hembras al copular con varios machos no son claros porque a) todos sus óvulos potenciales pueden fecundarse con una sola inseminación, por lo que una cópula parece ser suficiente; b) existen costos inherentes al copular de forma múltiple, como enfermedades venéreas, exposición a depredadores, gasto de tiempo que podría utilizarse en otras actividades —por ejemplo, la alimentación—, entre otros.

A pesar de ello, se han propuesto dos tipos de beneficios, los directos y los indirectos. Los primeros se refieren a efectos positivos en la hembra como asegurar la fertilización de sus óvulos, adquirir nutrimentos —si la cópula puede ser usada también para su transferencia—, conseguir cuidado



parental de varios machos y evitar que las hostiguen constantemente para tratar de copular con ella. Los indirectos se refieren a los beneficios para la progenie, como la diversidad genética, buenos genes o que tengan un gran atractivo ornamental y, por consiguiente, adquirir mayor viabilidad.

Además de las cópulas múltiples extra-pareja, se han observado también intra-pareja. Por ejemplo, los halcones (*Falco sparverius*) copulan más de 500 veces por nidada y los leones (*Phantera leo*) lo hacen aproximadamente cada 15 minutos durante los cuatro días del estro. En algunas especies, la mayoría de las cópulas son solicitadas por las hembras, como las del ave *Calcaricus pictus* que solicitan 99%. Se ha propuesto que las hembras tienen cópulas múltiples intra-pareja cuando los machos aportan buenos recursos, buenos genes, crías atractivas o buen cuidado parental, y que éstas podrían evitar que su pareja disminuya el aporte o que deserte por el interés de tener otra pareja.

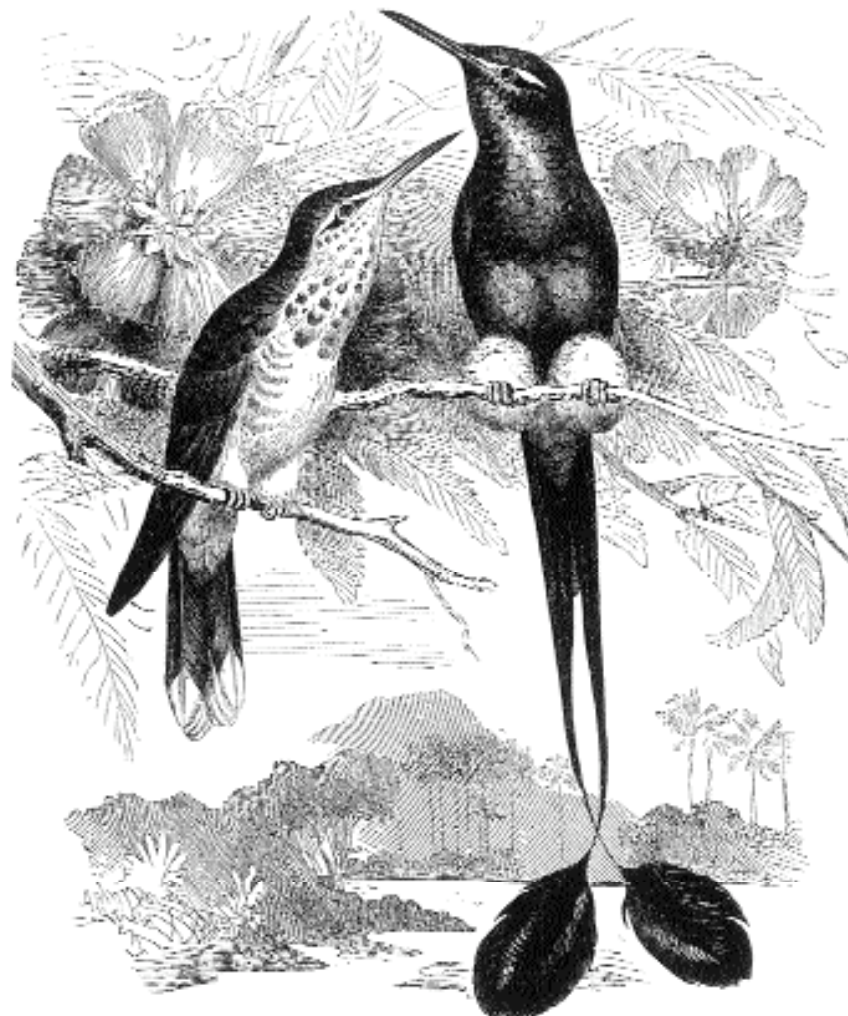
Otras hipótesis que tratan de explicar la evolución de las cópulas múltiples intra-pareja son a) la estimulación de la hembra para inducir la ovulación; b) reducir la posibilidad de que

otro macho copule con la hembra, disminuir la proporción de espermatozoides de otro(s) y aumentar sus probabilidades de éxito; c) mejor cuidado paterno si los machos están seguros de su paternidad —por ejemplo, se ha observado que existe una relación positiva entre la cantidad de alimento que los machos proporcionan a sus crías y el número de cópulas intra-pareja en las golondrinas (*Hirundo rustica*). Sin embargo, aún se duda si los machos ajustan su inversión paterna en función de su certeza de paternidad, ya que no se sabe cómo pueden percibir si son sus hijos las crías que están alimentando. No obstante, existe un claro ejemplo de reducción en la inversión paterna en los pájaros bobos de patas azules (*Sula nebouxii*), ya que los machos pueden romper el primer huevo que pone su pareja si detectaron cópulas con otro o se encontraban ausentes durante el período fértil de las hembras.

¿Cuándo termina la elección femenina?

Antiguamente se creía que los procesos de la selección sexual terminaban antes de la cópula o la transferencia de gametos. Sin embargo, el hecho de que las hembras copulen con varios

machos llevó a Geoffrey A. Parker, de la Universidad de Liverpool en el Reino Unido, a proponer que aún después de la cópula los espermatozoides de dos o más machos competían por la fertilización de los óvulos, fenómeno conocido como competencia espermática. Se cree que la presión de esta competencia ha dado lugar a adaptaciones masculinas que incrementan las posibilidades de éxito del que copula y reducen las de los rivales. A favor de esto, se ha observado que los machos pueden remover el semen almacenado de cópulas previas, entre otros muchos ejemplos. William G. Eberhard de la Universidad de Costa Rica propuso que no sólo la competencia masculina continúa durante o después de la cópula, sino que las hembras podrían seguir ejerciendo su elección. Ésta, conocida como elección críptica femenina, apenas comienza a explorarse y actualmente es materia de mucha controversia, principalmente porque resulta difícil estudiar los procesos internos que llevarían a cabo la elección. No obstante, se han sugerido al menos veinte formas mediante las cuales las hembras podrían ejercer su elección después de la cópula. Entre éstas se encuentran la expulsión de espermatozoides



de manera diferencial, no llevar a cabo la ovulación o maduración de los huevos y los abortos. Estos fenómenos, muy comunes en la naturaleza, ahora son observados con distintos ojos por los estudiosos de la selección sexual.

Conflicto entre sexos

La interacción macho-hembra siempre tiene como base un conflicto: los machos intentarán tener mayor control de los hijos apareándose indiscriminadamente, mientras que las hembras elegirán cuidadosamente a su pareja. Brett Holland y William R.

Rice, de la Universidad de California, desarrollaron formalmente la idea de un conflicto donde los sexos son vistos como entidades que coevolucionan en pugna por controlar la reproducción a costa de los intereses del otro. Mientras que en los machos se desarrollan características para evadir los filtros femeninos, en las hembras evolucionarían las rutas de control. En vista de la mayor presión por dejar descendencia, los machos ganarían el conflicto si sus características consiguen disminuir la adecuación femenina.

La evidencia del conflicto sexual viene de estudios en insectos. Tracy

F. Chapman y sus colaboradores, de la University College of London, observaron que en la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*) los machos introducen en su fluido seminal proteínas que son tóxicas para las hembras y que, a medida que aumenta la cantidad de proteínas, también lo hace la toxicidad del fluido. En la misma especie, William R. Rice y sus colaboradores obligaron a copular a las hembras con machos polígamos. Encontraron que las que fueron forzadas a vivir en monogamia durante varias generaciones murieron antes que las que siempre habían sido polígamas. Los autores argumentan que, al vivir

en poligamia, en el eyaculado de los machos se desarrollaron sustancias muy nocivas para las hembras y esto impuso un alto costo en la supervivencia de las hembras monógamas, ya que no estaban preparadas para hacer frente al armamento masculino. Por esto, las polígamas lograron vivir más tiempo debido a que desarrollaron resistencia a esas sustancias.

La hipótesis del conflicto, aun cuando ha ganado muchos adeptos, últimamente no descarta la elección femenina, aunque aparentemente disminuya la adecuación de las hembras, porque lo único que se ha medido como un factor de adecuación es la supervivencia. Esto no excluye que las hembras favorezcan a machos super agresivos con tal de pasar estas

características a sus hijos y hacerlos más capaces en la competencia con otros, por lo que es necesario medir la adecuación en términos reales de número de hijos o nietos.

Consideraciones finales

Hasta hace pocos años, la elección femenina y los beneficios que obtenían las hembras de copular con los mejores machos eran las explicaciones más aceptadas. Sin embargo, actualmente estas ideas están en amplia disputa con las del conflicto sexual. Los futuros trabajos deben encaminarse a probar hasta qué punto en cada especie funciona uno u otro mecanismo, incluso ambos, ya que muchos estudios de conflicto sexual y de

elección femenina no son contundentes ni excluyentes.

La idea del conflicto entre sexos propone que las hembras tendrían costos al copular con más de un macho, pero en ningún estudio se ha medido este punto desde una perspectiva de relevancia evolutiva —por ejemplo, de la adecuación femenina a lo largo de varias generaciones. Sólo si se demuestra, en un amplio abanico de especies animales, que las hembras asediadas tienen menos nietos o bisnietos que las que no lo son, entonces puede hablarse de un costo relevante, pero si éste es en supervivencia y aun así las hembras asediadas posteriormente tienen una mayor adecuación que las que no lo son, el conflicto sexual perdería credibilidad. 🐾



Jorge Contreras Garduño
Alejandro Córdoba Aguilar

Instituto de Ecología,
Universidad Nacional Autónoma de México.

Alfredo V. Peretti

Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales,
Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
Centro de Investigaciones Biológicas,
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo,
México.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Andersson, M. R. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press.

Birkhead, T. 2000. *Promiscuity*. Harvard University Press. Reino Unido.

Birkhead, T. y A. Møller. 1998. *Sperm Competition and Sexual Selection*. Academic Press.

Chapman, T., G. Arnqvist, J. Bangham y L. Rowe. 2003. "Sexual Conflict", en *Trends in Ecology and Evolution*, núm. 18, pp. 41-47.

Darwin, C. 1872. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. John Murray, Reino Unido.

Eberhard, W. G. 1996. *Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton University Press.

Kempnaers, B. y B. C. Sheldon. 1997. "Studying paternity and parental care: pitfalls and problems", en *Anim. Behav.*, núm. 53, pp. 423-427.

Trivers, R. L. 1972. "Parental investment and sexual selection", en *Sexual selection and the descent of man*. Campbell Press.

Zahavi, A. y A. Zahavi. 1997. *The handicap principle: a missing piece of Darwin's puzzle*. Oxford University Press.

IMÁGENES

Pp. 40, 42, 43, 44, 46 y 47: Jim Harter (comp). *Mono Tamrin; Pájaro Lira; Leones; Orangután fantástico; Colibrí cola de raqueta; Buho vistoso y gran buho gris*, siglo XIX. P. 41: Ana Mendieta. *Guanaroca*, Cueva del águila La Habana, 1981. P. 45: Pepin van Roojen (ed.). *Venados rojos*, 2001.