

# Capítulo 10: LA EVOLUCIÓN DEL CUIDADO PARENTAL

**Juan Carranza Almansa**

CÁTEDRA DE BIOLOGÍA Y ETOLOGÍA. FACULTAD DE VETERINARIA. UNIVERSIDAD DE EXTREMADURA.  
10071-Cáceres. E-mail: [carranza@unex.es](mailto:carranza@unex.es)

El cuidado parental es una adaptación evolutiva por la cual un organismo reproductor no se limita a producir copias de su material genético, sino que además emplea parte de su presupuesto en aumentar las posibilidades reproductivas de esas copias, incluso a costa de su propia reproducción futura. En los organismos con reproducción sexual y existencia de sexos separados, se plantea una situación de conflicto entre el macho y la hembra respecto a la magnitud de su aportación al cuidado parental. El resultado de este conflicto afecta a las tasas reproductivas potenciales de machos y hembras y a la intensidad y dirección de la selección sexual. El cuidado parental plantea decisiones sobre número frente a tamaño de las crías, así como acerca de cuánto invertir en una determinada cría a costa de las reservas de presupuesto parental para otras crías presentes o futuras. La selección natural actúa a su vez sobre las crías para obtener de los padres una cantidad óptima de cuidado parental que puede no coincidir con el óptimo desde el punto de vista de ellos, lo cual provoca los conflictos paterno-filiales y entre hermanos. Los organismos sexuales deben tomar una decisión acerca de cómo dividir su presupuesto reproductivo en la función masculina y femenina. El reparto óptimo en ambas funciones depende del retorno de éxito esperado a través de cada una de ellas, en lo que interviene tanto la situación poblacional como las condiciones del propio organismo reproductor.

## Introducción

Cuando los gametos evolucionaron hacia la anisogamia y surgieron los sexos, las hembras se especializaron en formar grandes óvulos llenos de nutrientes mientras los machos fabricaban millones de gametos minúsculos, especialistas en fecundación (Parker et al. 1972, Randsen y Hurst 2001). Los óvulos de los mamíferos son miles de veces superiores en tamaño a los espermatozoides. Por ejemplo, el óvulo de una vaca es de un tamaño unas 50.000 veces superior al del espermatozoide, y el óvulo humano unas 250.000. La fecundación es muy asimétrica: los nutrientes los aporta el óvulo. Sin embargo, en muchas especies la producción del óvulo representa una inversión despreciable comparada con el resto de energía que la cría va a requerir para su desarrollo. Cuando pueda independizarse de los cuidados parentales, por ejemplo, la cría de mamífero cuando sea destetada, tendrá millones de veces el tamaño del óvulo. En estos numerosos casos, la asimetría real entre los progenitores no consiste sólo en el tamaño relativo de los gametos sino en su aportación total a la formación del cuerpo de la cría.

Las formas de cuidado parental pueden ser muy diversas. Ya hemos mencionado que el gameto femenino puede llevar una considerable cantidad de nutrientes, los cuales en algunas especies suponen la mayor parte de la contribución de los progenitores hacia las crías. Incluso antes de la formación de los gametos puede ser necesaria la preparación de un lugar para ellos, un nido, una madriguera, o la defensa de un área. Tanto estos trabajos previos como el propio aporte de nutrientes para la fabrica-

ción de los gametos puede correr, en parte al menos, a cargo de los machos. Por ejemplo, los machos pueden defender recursos que las hembras utilizan durante la formación de los gametos (Lack 1966, Thornhill y Alcock 1983), pueden aportar regalos nupciales a las hembras (e.g. Thornhill 1981, 1986) o espermatozoides a base de nutrientes que contribuyen a la formación de los huevos (e.g. Rutowski et al. 1983), o incluso pueden dar su propio cuerpo como comida para la hembra (e.g. Buskirk et al. 1984). Es evidente que algunas contribuciones de los machos podrían ser consideradas como gasto en apareamiento en lugar de cuidado parental, pero en general contribuyen a la producción y supervivencia de las crías (Clutton-Brock 1991), con lo cual no son muy diferentes a otros modos de cuidado parental salvo en que ocurren antes o durante el apareamiento.

Una vez producidas las crías, éstas necesitan recursos materiales para su desarrollo, pero también otros cuidados como protección frente a elementos del medio ambiente, incluyendo a los depredadores. A veces ambos progenitores aportan nutrientes directamente a las crías, como ocurre en aves monógamas. En otros casos sólo uno de ellos alimenta a las crías mientras el otro aporta cuidados parentales de diferente tipo, como por ejemplo la defensa de la familia o del territorio en mamíferos monógamos. A veces el cuidado parental es sólo protección y no aporte de nutrientes, como ocurre en muchas especies de peces y reptiles.

Muchas especies carecen totalmente de cuidado parental posterior a la liberación al medio de los huevos fecundados. Quizás son los animales endotermos los que

más claramente se han especializado en el cuidado parental, por lo que buena parte de las teorías y ejemplos sobre dicho tema hacen referencia a aves y mamíferos. Una revisión de la variedad de modos de cuidado parental existentes en la naturaleza quedaría ampliamente fuera de las posibilidades de este capítulo. El lector interesado puede encontrarla por ejemplo en Clutton-Brock (1991).

## Definiciones

### *Cuidado, gasto e inversión parental*

Desde las primeras publicaciones que trataron el tema del cuidado parental (Darwin 1859, Fisher 1930, Trivers 1972) se han venido utilizando diferentes términos para referirse a lo que los padres hacen por sus crías. Según la revisión de Clutton-Brock (1991) podemos convenir en el uso de los términos según las definiciones siguientes. Llamamos “cuidado parental” a todo lo que los padres hacen para favorecer el éxito de las crías. Este es, por tanto, el término más amplio y con menos restricciones. Se habla de “inversión parental” cuando se hace referencia a la reducción que supone en el éxito reproductivo futuro de los padres la dedicación al cuidado parental presente. Su medida es complicada ya que se refiere a reducción en eficacia biológica futura. Normalmente podemos cuantificar de algún modo lo que los padres hacen por las crías utilizando medidas tales como comida aportada, tiempo empleado o distancias recorridas, pero resulta mucho más difícil convertir esas monedas en reducción de éxito futuro. Para evitar este problema al utilizar el cuidado parental como variable concreta y cuantificable, se suele recurrir a los términos “gasto o esfuerzo parental”, principalmente en función del tipo de moneda que se esté empleando (por ejemplo: gasto para energía, comida o leche y esfuerzo para tiempo empleado o distancia recorrida).

Una misma cantidad de gasto parental puede significar distinta inversión para cada individuo. Por ejemplo, si la condición física del individuo es mala, una unidad de gasto significa mayor reducción de sus posibilidades de éxito futuro, es decir, mayor inversión. De modo análogo, si la edad del progenitor es avanzada, puede ocurrir que el éxito futuro esperado sea tan bajo que el gasto actual no suponga una reducción significativa, con lo cual la inversión será menor para esa unidad de gasto. Igualmente, a un mismo individuo, una unidad de gasto parental le puede suponer diferente coste en función de las condiciones ambientales; por ejemplo en la medida en que el alimento es más escaso y difícil de conseguir, cada unidad de gasto significará mayor inversión. La Figura 1 ilustra una posible familia de relaciones (conjunto de funciones basadas en la misma ecuación general) entre gasto e inversión en función de las características del progenitor o el ambiente.

Es interesante notar que la unidad de cuidado parental que repercute directamente en el éxito de la cría es el gasto y no la inversión. Es decir, una cría crecerá adecuada-

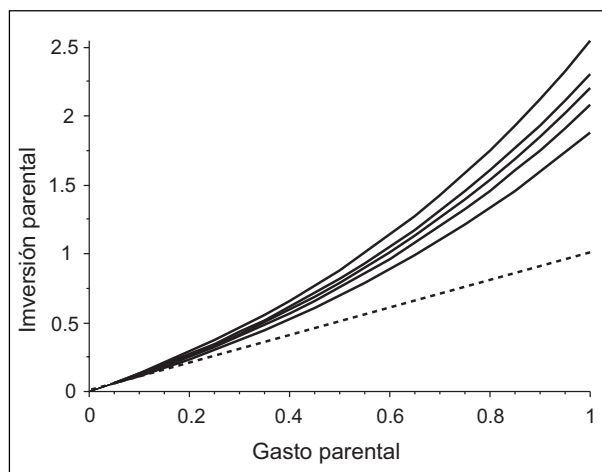


Figura 1. Relaciones hipotéticas entre gasto parental e inversión parental. Las curvas más altas representan situaciones en las cuales cada unidad de gasto supone un coste mayor, bien sea porque las condiciones ambientales son menos favorables o porque la condición del progenitor es peor. La línea de puntos representa la situación ideal en la cual cada unidad de gasto equivale a una unidad de inversión.

mente en función de las unidades de gasto parental que reciba (gramos de comida, litros de leche, etc.) independientemente de que cada una de estas unidades esté suponiendo más o menos coste para sus padres. Pero naturalmente, los padres ajustarán la cantidad de cuidado parental que están dispuestos a dar en función de la inversión que ésta signifique para ellos.

### *Cuidado parental hacia individuos o colectivos*

Algunas formas de cuidado parental se dirigen a cada cría individual o a la camada/pollada en su conjunto. En el primer caso los recursos dedicados a una cría no pueden ser invertidos en otra; por ejemplo el aporte de alimento. En el segundo caso, el esfuerzo se dedica a cuidar de un conjunto de crías, de modo que el beneficio lo reciben todas ellas; por ejemplo la vigilancia y la defensa antipredadora por parte de los padres. La relación entre el gasto parental y los beneficios que recibe cada cría es diferente en ambos casos. Cuando el cuidado parental se dirige a cada una de las crías, los recursos deben dividirse entre ellas, y la parte del presupuesto que recibe cada una decrece con el número de crías. Sin embargo, cuando el cuidado parental se dirige a la camada en conjunto, el número de crías influye poco en los beneficios que recibe cada una, al menos hasta cierto número de crías a partir del cual el beneficio para cada una podría comenzar a disminuir; por ejemplo si la defensa es menos efectiva con un número excesivo de crías.

## Conflicto sexual

Tras la fecundación, los dos gametos recién unidos aportan las instrucciones genéticas para fabricar un cuerpo pero necesitan materiales. Puede que el gameto feme-

nino haya proporcionado parte de ellos, al menos para el principio del trabajo, pero es frecuente que necesiten más hasta que el cuerpo del hijo esté suficientemente formado como para conseguirlos por sí mismo. Todo el resto de energía necesaria tras la unión de los gametos puede ser objeto de “negociación” entre ambos progenitores.

Los dos progenitores tienen un interés común en que el hijo salga adelante, pero no olvidemos que el material genético de ambos es diferente y no dejan por tanto de ser competidores en la lucha por la reproducción. Cada uno de ellos saldría ganando si el resto de materiales que se necesitan fuera puesto por el otro. En esta situación de conflicto, la hembra en principio se encuentra en desventaja. Trivers (1972) sugirió que una vez que ella ha colocado más recursos que el macho en cada gameto, la pérdida para ella es mayor si el hijo muere. Sin embargo, es necesario hacer una precisión. La idea de que se debe continuar invirtiendo para no perder la inversión ya realizada es errónea. Dawkins y Carlisle (1976) se refirieron a ella como la “falacia del Concorde”, utilizando el símil del avión supersónico, de cuyo proyecto los responsables argumentaban que había que seguir adelante aunque no fuese rentable para que todo lo gastado no hubiese sido en vano. Dawkins y Carlisle (1976) indicaron que la selección favorece en un animal las decisiones en función de expectativas de éxito futuro y no en función de recursos gastados previamente. La relación entre ambos puede existir, no obstante, si el gasto pasado significa que queda menos presupuesto para invertir en producir nuevos hijos. Por ese motivo los animales pueden actuar “como si” siguieran la falacia del Concorde. Si a la hembra le queda poco presupuesto para empezar a fabricar nuevas crías en caso de pérdida de las actuales, tendrá más interés que el macho en que salgan adelante, lo cual favorecerá el cuidado uniparental por parte de la hembra.

El modelo clásico de Maynard-Smith (1978) aborda el conflicto entre ambos progenitores y los factores que pueden influir en su resultado (Fig. 2). En este modelo el problema se plantea en forma de dos opciones discretas para cada miembro de la pareja: cuidar o desertar; y la situación se modela mediante una matriz de teoría de juegos. Los pagos en las casillas de la matriz indican el éxito o beneficio de una opción en función de la opción adoptada por el otro miembro de la pareja. El éxito depende del número de crías producidas ( $W$ ), de sus posibilidades de supervivencia cuando reciben más o menos cuidados parentales ( $P$ ), y de las probabilidades del macho de aparearse de nuevo si deserta ( $p$ ) (Fig. 2). Las cuatro opciones posibles se pueden dar, es decir, que cuiden los dos, la hembra sola, el macho solo, o ninguno, en función de los valores relativos de los parámetros anteriores. En consecuencia, la contribución del modelo de Maynard-Smith es que puede permitir entender el resultado del conflicto si se conocen los valores de los parámetros implicados. El problema radica en conocer esos parámetros; e incluso así, los valores de las variables implicadas no tienen por qué ser algo estático, sino que la selección también los puede moldear como resultado de las interacciones entre ellos. Es decir, por ejemplo, si las posibilidades de futu-

		♀	
		CUIDA	DESERTA
♀	CUIDA	$wP_2$	$WP_1$
	DESERTA	$wP_1$	$WP_0$

		♂	
		CUIDA	DESERTA
♂	CUIDA	$wP_2$	$WP_1$
	DESERTA	$wP_1(1+p)$	$WP_0(1+p)$

Figura 2. Matriz de teoría de juegos que representa el conflicto entre ambos progenitores sobre cuidar o no de la descendencia. Las casillas incluyen los beneficios para el padre y la madre, separados por la diagonal en cada casilla, según las opciones posibles. El número de crías producidas puede ser mayor cuando la hembra no cuida ( $W$ ) que cuando cuida ( $w$ ). La supervivencia de las crías puede ser diferente según cuiden los dos miembros de la pareja ( $P_2$ ), sólo uno de ellos ( $P_1$ ), o ninguno ( $P_0$ ). Si deserta, el macho tiene una determinada probabilidad  $p$  de aparearse de nuevo. Según Maynard-Smith (1977).

ros apareamientos de los machos son muy altas y éstos siempre desertan, la selección se hace más fuerte sobre las hembras para que sean capaces de sacar adelante a las crías ellas solas. O por el contrario, si las hembras son capaces de condicionar su apareamiento a que el macho contribuya, las posibilidades de futuros apareamientos para los machos quedan muy reducidas. Un modelo más reciente de Webb et al. (1999) incorpora nuevas interacciones no contempladas en el modelo de Maynard-Smith (1977). Por ejemplo, las decisiones individuales, incluyendo a los individuos no apareados, influyen sobre la población y eso afecta a las posibilidades de futuros apareamientos. Además, las decisiones sobre cuidado parental pueden estar condicionadas no sólo por el sexo del individuo como en el modelo de Maynard-Smith (1977) sino también por su calidad relativa en la población, lo cual afecta a sus posibilidades de aparearse de nuevo.

Aunque las posibles interacciones entre los individuos de la población, los miembros de la pareja y los demás parámetros en juego, pueden ser muy complejas, ciertos rasgos generales del resultado del conflicto parecen asociados a lo que llamamos en sentido amplio “estrategias vitales” (ver Capítulo 8). Los elementos de las estrategias vitales no determinan exactamente el resultado del conflicto entre machos y hembras pero pueden influirlo. Por ejemplo, el modo de reproducción puede consistir en fecundación interna o externa. En los animales con fecundación interna, donde el macho deposita los gametos dentro de la hembra, resulta más fácil para él

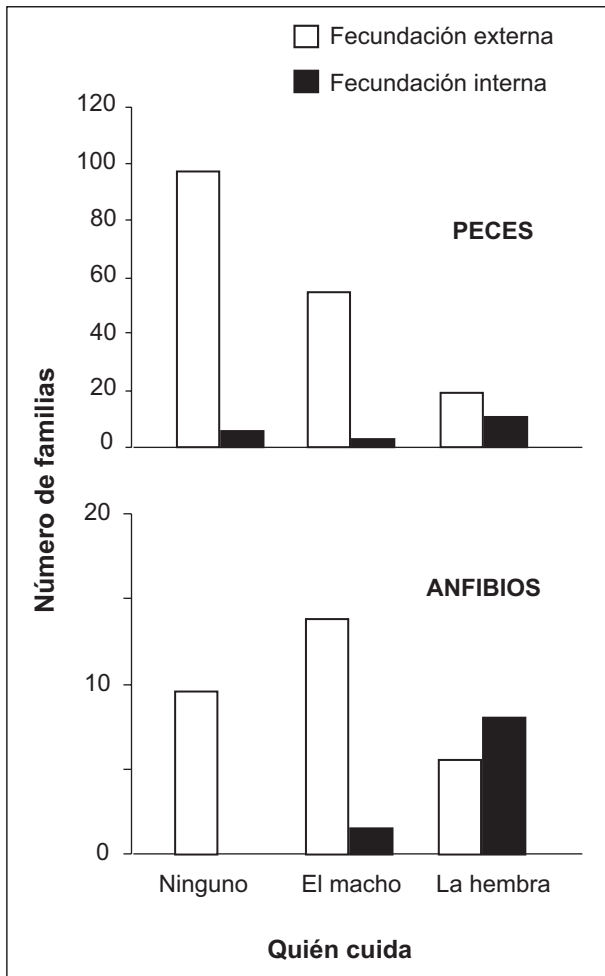


Figura 3. Abundancia de taxones (número de familias en peces y en anfibios) en los cuales el cuidado de la descendencia corre a cargo del macho, de la hembra o de ninguno de los dos, según que la fecundación sea externa o interna. Redibujado de Clutton-Brock y Godfray (1991).

desertar de las tareas de cuidado parental, dejando a la hembra en la obligación de cuidar de la prole si quiere que ésta salga adelante. Cuando la fecundación es externa, los gametos femeninos son depositados en primer lugar y después los masculinos. Además, el macho puede controlar más fácilmente que sea él solo el que libera esperma sobre los gametos femeninos, asegurándose por tanto la paternidad de las crías. En estas circunstancias las hembras pueden optar más fácilmente por desertar y dejar al macho con la decisión de cuidar a la prole en lugar de dejar que se pierda, decisión que se refuerza gracias a la confianza de paternidad. Así, tanto en peces teleosteos como en anfibios, parece claro que el cuidado uniparental del macho predomina cuando la fecundación es externa (Fig. 3). En la misma figura 3, sin embargo, se observa que existe una gran variedad de resultados dependiendo de las situaciones. La solución del conflicto entre sexos depende de múltiples circunstancias que afectan a los costes y beneficios que para cada sexo representan las opciones de colaborar o no en el cuidado parental. Por ejemplo en algunos peces, un macho puede cuidar de la puesta como medio de aumentar su número de

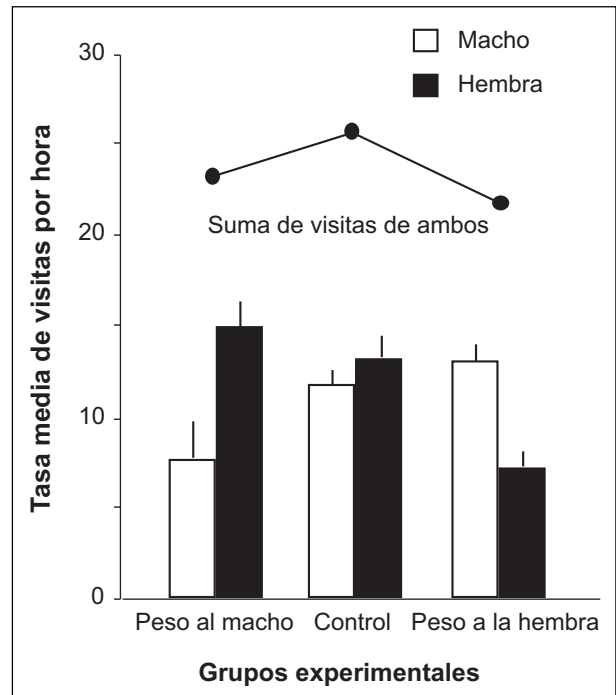


Figura 4. Tasa de visitas al nido por hora de observación en estorninos (*Sturnus vulgaris*), según tratamientos experimentales consistentes en colocar un sobrepeso a uno de los miembros de la pareja. El esfuerzo extra realizado por el otro miembro hace que la suma de las visitas de ambos no descienda en exceso, pero como se aprecia la compensación es sólo parcial. Redibujado de Clutton-Brock y Godfray (1991).

apareamientos, defendiendo un buen lugar donde varias hembras depositan sus huevos (Gale y Deustch 1985). En algunos casos, el cuidado uniparental por parte de la hembra ocurre en especies semelparas, o cuando la estación de reproducción es muy corta, de modo que hay muy pocas posibilidades de producir otra puesta y por tanto los costes de cuidar son bajos para la hembra (Perrone y Zaret 1979, Gross y Sargent 1985).

El conflicto entre ambos sexos no es sólo una cuestión dicotómica de cuidar o no, sino que la cantidad de cuidado parental se puede modular. Si ambos cuidan, el conflicto se extiende sobre la cantidad de cuidado parental que dará cada miembro de la pareja. El ajuste puede estar haciéndose de modo continuo, de manera que si uno aumenta su esfuerzo el otro lo percibe y ahorra. Wright y Cuthill (1989) realizaron un experimento con estorninos pintos (*Sturnus vulgaris*), en el cual aumentaban el coste del aporte de alimento para alguno de los miembros de la pareja, simplemente colocándole un peso extra. Cuando uno de los pájaros disminuía su aporte debido a la manipulación experimental, el otro lo aumentaba; aunque su esfuerzo adicional, no conseguía compensar totalmente la disminución provocada en su pareja (Fig. 4). Houston y Davies (1985) mostraron que si el éxito de la cría aumenta de modo asintótico con la cantidad de cuidado parental que recibe, cada miembro de la pareja tenderá a reducir su esfuerzo si percibe aumentos en el esfuerzo de su pareja. La forma precisa de la relación entre el esfuerzo de uno de los miembros de la pareja y el máximo es-

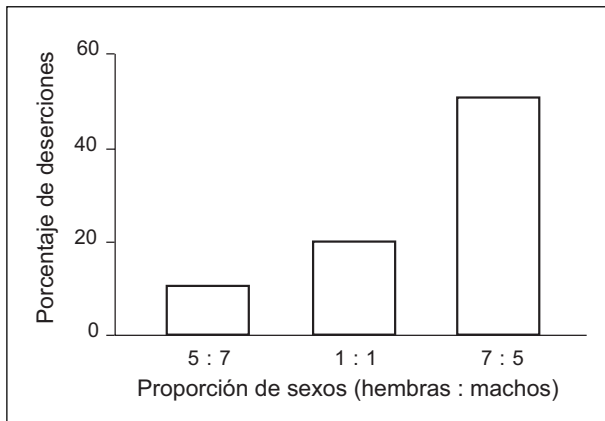


Figura 5. Porcentaje de deserciones de los machos en el cíclido *Heterotilapia multispinosa* en función de la proporción de sexos en la población. Redibujado de Clutton-Brock (1991).

fuerzo que el otro miembro estará dispuesto a hacer, determinará cuál sea la cantidad evolutivamente estable de cuidado que aportará cada uno de ellos, o resultará en que todo el cuidado parental lo aporte uno de los miembros de la pareja (Houston y Davies 1985, Clutton-Brock y Godfray 1991).

Uno de los parámetros que afectan a la decisión de los machos es su probabilidad de futuros apareamientos. Por ejemplo, si la cantidad de hembras en la población es alta, los machos desertarán con facilidad del cuidado parental ya que pueden ganar más aumentando su número de parejas, como ocurre por ejemplo en el cíclido *Heterotilapia multispinosa* (Keenleyside 1983; Fig. 5). En los pinzones cebrá (*Taeniopygia guttata*) se vio que los colores de las anillas afectaban a su atractivo sexual (Burley 1981). Esto permitió manipular experimentalmente el atractivo y comprobar que los machos que eran más atractivos a las hembras dedicaban menos esfuerzo al cuidado parental (Burley 1988). De modo similar, la manipulación experimental de la mancha frontal en el papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) mostró que los machos que se hicieron menos atractivos alimentaron más a las crías que los machos no manipulados (Sanz 2000).

Si las características individuales tales como el atractivo sexual o la calidad para cualquier otra actividad pueden afectar al conflicto sobre el cuidado parental, es esperable que las especies no puedan clasificarse netamente dentro del esquema propuesto en el modelo de Maynard-Smith (1977); por el contrario, dentro de cada especie pueden en teoría encontrarse diversas estrategias individuales (McNamara et al. 2000).

### Selección sexual y cuidado parental

Selección sexual y cuidado parental están íntimamente relacionados. Las distintas soluciones del conflicto sexual corresponden a diferentes sistemas de apareamiento y determinan el modo en que opera la selección sexual. Trivers (1972) indicó que el sexo que contribuye más al cuidado parental se convierte en el sexo escaso por el cual

competirán los miembros del otro sexo. Más tarde, Clutton-Brock y Vincent (1991) precisaron que no es estrictamente la cantidad de cuidado parental sino diferentes factores que afectan a las tasas reproductivas potenciales los que hacen que un sexo sea el que compite o por el cual los miembros del otro sexo compiten. En la práctica, la cantidad de cuidado parental puede ser el principal de estos factores pero lo importante es cómo afecta a la cantidad total de crías que uno y otro pueda teóricamente producir por temporada, lo cual influye en la proporción de sexos operativa, es decir, el número de machos y hembras que existen en disposición para la reproducción en un momento dado. Por ejemplo, en los peces en que los machos se ocupan de cuidar los huevos, la competencia es entre machos cuando el número de puestas que un macho puede guardar es superior a las que una hembra puede poner en la temporada, como ocurre en el espinoso (*Gasterosteus aculeatus*). Sin embargo, en los peces en que los machos guardan la puesta en una bolsa, como en los signátidos *Neophis aphidion* y *Sygnatus typhle*, o en las aves en las que los machos se ocupan de las puestas de varias hembras, como en *Actitis macularia* o *Jacana* spp., las tasas reproductivas potenciales de los machos pueden estar limitadas a un menor número de huevos de los que una hembra puede poner por temporada, y la competencia por las parejas ocurre entre las hembras (Clutton-Brock y Vincent 1991).

En general, sin embargo, y debido a la asimetría inicial en el aporte de nutrientes y por tanto en las tasas reproductivas potenciales entre machos y hembras, es frecuente que las hembras se ocupen del cuidado parental y los machos compitan por los apareamientos (Bateman 1948, Trivers 1972). Si las hembras se van a ocupar de la mayor parte del cuidado parental, pueden aprovechar esa situación en su beneficio a la hora de aceptar un apareamiento. Si el éxito de los machos se basa en conseguir convencer a muchas hembras, el éxito de las hembras puede estar basado en dejarse convencer sólo si es a cambio de beneficios interesantes. Estas preferencias que afectan a la aceptación o no del apareamiento con un individuo concreto, se engloban en el concepto de elección de pareja (Andersson 1994; ver Capítulo 13). La elección puede realizarse evaluando directamente características de las parejas potenciales, a lo que llamamos elección directa, o puede simplemente ocurrir como consecuencia del comportamiento que sesga las posibilidades de éxito de los distintos candidatos. Por ejemplo, cuando las hembras favorecen la competencia entre los machos aumentan sus probabilidades de aparearse con individuos dominantes. A este modo le llamamos elección indirecta de pareja (Wiley y Poston 1996).

Pero ¿cuáles pueden ser los beneficios de aparearse con uno u otro macho que resulten de interés para las hembras? La reproducción en las hembras puede estar limitada por la cantidad de recursos que consigan para producir hijos. Una posibilidad por tanto es aceptar aparearse con un macho sólo si aporta una cantidad aceptable de recursos. La aportación de recursos, es decir, de cuidado parental por parte del macho, aumenta el presupuesto glo-

bal de la pareja para producir hijos (disminuyendo el coste del sexo, ver Capítulo 9). Esto debe traducirse, para la hembra, en un mayor número de hijos que si ella sola tuviese que producirlos.

Este tipo de preferencia en las hembras hace que ahora también el éxito de los machos esté basado en su capacidad de conseguir recursos materiales. Como consecuencia, el potencial reproductivo máximo de los machos también se limita, ya que si bien alguno podría ser muy hábil en convencer y fecundar a un elevado número de hembras, ahora debería conseguir una cantidad proporcionalmente elevada de materiales para mantener ese éxito. Más aún, la habilidad persuasiva basada en un fenotipo no se ve disminuida tras una conquista, y el macho está listo inmediatamente para la siguiente. Por el contrario, los “materiales de construcción” deben ser entregados para la “fabricación de hijos” con lo cual el macho deja de ser atractivo tras cada entrega en tanto no consiga rehacer su dote.

Con más materiales, la hembra puede fabricar más hijos. Sin embargo, cuando las condiciones son duras, si otros seres vivos tratan de explotar los cuerpos de los hijos, o si simplemente existe una alta competencia entre los machos por los apareamientos, el ADN de la hembra puede tener mayores posibilidades de supervivencia si va acompañado de un ADN con instrucciones especialmente valiosas para esa situación. Algunos machos pueden tener esas instrucciones, especialmente cuando la competencia entre ellos es alta. Si es así, tratarán de ofrecer el producto a la hembra, demostrándole esas cualidades. Si los parásitos son un problema, por ejemplo, será muy convincente para la hembra que un macho le muestre ciertas estructuras (como plumas, colores, etc.) que reflejen ausencia de parásitos por tanto probable calidad de sus instrucciones genéticas para evitarlos (ver Capítulo 13). Un macho con un material genético especialmente apetecible para las hembras, podrá fecundar a una tras otra sin que su valor para ellas disminuya. Si le exigieran recursos materiales, tras un apareamiento su valor cae y en ese momento las hembras tendrían que optar entre ADN especial sin recursos, o ADN mediocre con recursos. Bajo determinadas condiciones, la hembra puede tener menos éxito a la larga sacando adelante un alto número de hijos con material genético corriente, que optando por criar menos pero con ADN extraordinario.

En función de las condiciones ambientales, las hembras serán seleccionadas para optar por recursos materiales o por machos genéticamente destacados. Estas preferencias de las hembras marcan a su vez las condiciones que determinan el éxito de los machos. Los cuerpos de los machos serán construidos para conseguir recursos materiales o bien para mostrar calidad genética, según cuáles sean los beneficios que las hembras buscan al aparearse con ellos. Esto afecta completamente a su diseño morfológico y funcional, a las estrategias que empleen, a cuánto vivan, etc. (ver Capítulos 9 y 13). Pero a su vez, la evolución de las características de los machos, producida por las preferencias de las hembras, puede afectar a la evolución de muchos parámetros en las propias

hembras. Al fin y al cabo los machos son fabricados también por las hembras. La competencia entre machos suele favorecer el tamaño corporal, ya que éste suele estar asociado a ganar en los enfrentamientos agonísticos. Si un macho grande tiene más éxito reproductivo, las hembras grandes serán favorecidas también ya que pueden producir machos mayores. La selección sexual favoreciendo el tamaño en los machos, favorece también el tamaño en las hembras, aunque la intensidad en ellas es algo menor ya que la relación entre tamaño y éxito es más indirecta (a través del hijo macho), por lo cual se mantiene la diferencia entre sexos, es decir el dimorfismo sexual. La selección sexual no es el único factor que favorece el aumento de tamaño corporal; no obstante, existe una relación positiva entre tamaño corporal y dimorfismo que sugiere la asociación evolutiva entre ambos caracteres (Andersson 1994).

El tamaño corporal afecta a la cantidad de presupuesto disponible para fabricar crías y a la manera en que éste puede distribuirse en el tiempo. En homeotermos, la capacidad de fabricar materiales para producir hijos está relacionada con la tasa metabólica basal (Peters 1983). Esta tasa, por unidad de peso, disminuye al aumentar el tamaño corporal. Esto significa que del total de recursos que un linaje obtiene del medio, la proporción de ellos que puede dedicar a reproducción es menor en las especies de mayor tamaño (Peters 1983). Esta relación puede apreciarse claramente en mamíferos: en las especies de menor tamaño, el peso de la camada puede llegar a superar el 30% del peso de la madre, mientras que en las especies de mayor tamaño es sólo del 4-5% (Eisenberg 1981, May y Rubenstein 1985).

### Tamaño frente a número de crías

El presupuesto disponible para fabricar crías puede dedicarse a la producción de pocas crías de gran tamaño o a muchas crías pequeñas; tamaño y número constituyen un compromiso en la decisión de los padres. El éxito de la cría puede estar relacionado con el tamaño, con lo cual la selección actúa sobre los padres para dedicar cierta cantidad de recursos a cada cría. Este tema es reconocido en ecología evolutiva como la cuestión del tamaño del propágulo (Smith-Fretwell 1974, Lloyd 1987). Por ejemplo, si un propágulo de 1 gramo tiene algo más de la mitad de éxito que un propágulo de 2 gramos, la selección favorecerá la producción de un número doble de propágulos de tamaño 1 gramo en lugar de la mitad de propágulos de 2 gramos. Es decir, es fundamental la forma de la relación entre tamaño del propágulo y su éxito esperado. En la Figura 6 se muestran algunas de estas posibles relaciones. Un modo de encontrar el tamaño óptimo es seguir un procedimiento tipo “valor marginal”. Asumimos que el progenitor pretende maximizar el éxito obtenido por unidad de inversión. Gráficamente esto es lo mismo que maximizar la pendiente de una recta que pasa por el origen y por algún punto de la curva, lo cual nos lleva a la tangente. Si la curva es de tipo sigmoidal

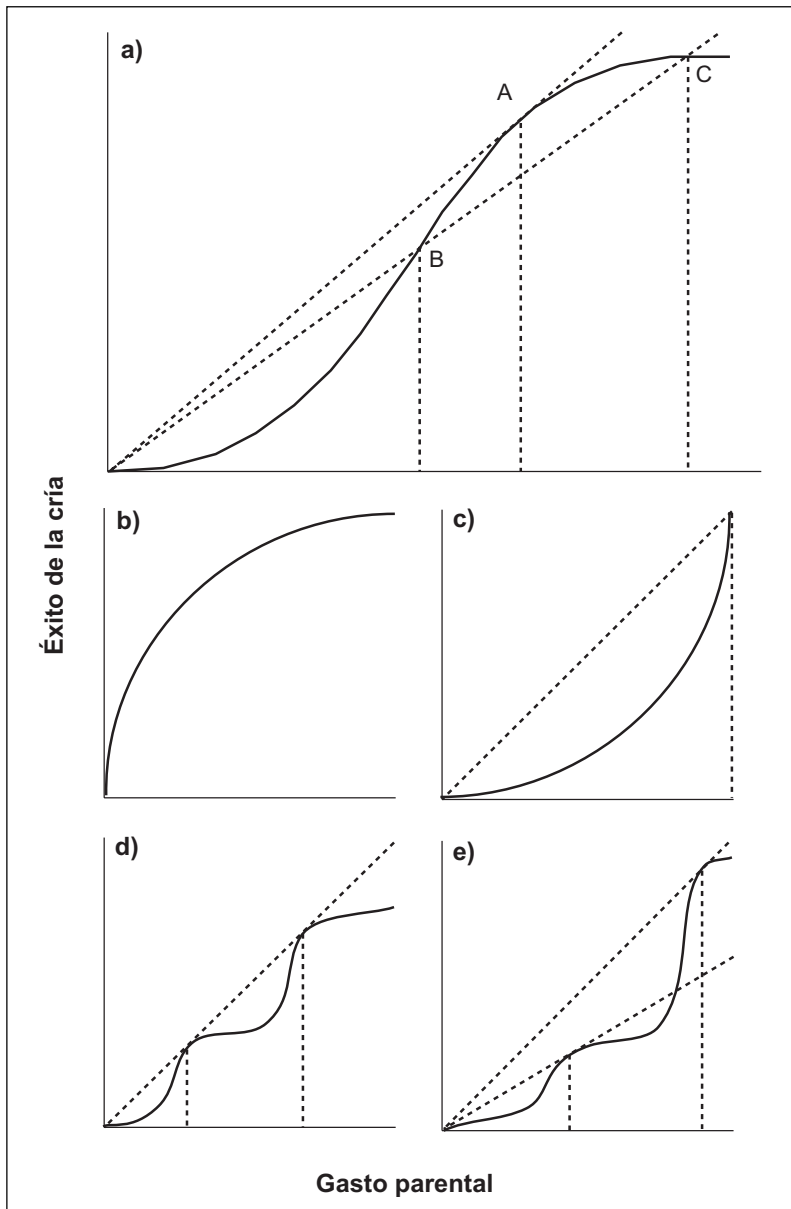


Figura 6. Posibles relaciones entre el gasto parental y el éxito reproductivo esperado de la cría. La curva sigmoideal corresponde al modelo de Smith-Fretwell (1974), donde se aprecia que el tamaño de la cría (o cantidad de gasto parental) correspondiente al punto A de la curva es el que proporciona una mayor tasa de éxito por unidad de gasto, correspondiendo a pendientes más elevadas que cualquier otro punto de la curva, como por ejemplo B o C. Las relaciones del tipo b y c producirían óptimos de tamaño mínimo y máximo, respectivamente. Las curvas d y e representan situaciones en las cuales existen dos óptimos, con igual o diferente tasa de éxito respectivamente. El caso de la curva e podría mantenerse si algunos reproductores tienen un presupuesto limitado que no les permite llegar a gastar hasta el tamaño óptimo de la derecha.

(Fig. 6a), existe un óptimo bien definido. En otros casos el óptimo puede ser dividir el presupuesto en un número altísimo de crías minúsculas (Fig. 6b) o concentrarlo todo en una única cría (Fig. 6c). Las curvas b y c son poco verosímiles en la práctica. En b, habría que asumir que existe un tamaño mínimo, por pequeño que sea, para que la cría sea viable. Por debajo de ese tamaño el éxito sería cero y a partir de ahí comenzaría a crecer. En la curva c, no es posible admitir un aumento infinito del éxito; en

algún momento comenzaría a decelerar hasta apenas crecer. En ambos casos llegamos a curvas sigmoideales, que son las más plausibles (Smith-Fretwell 1974, Lloyd 1985).

El modelo de tamaño de propágulo más ampliamente reconocido es el de Smith-Fretwell (1974). En este modelo las curvas de éxito de las crías en función del tamaño son sigmoideales, y existe un tamaño óptimo de la cría independiente del presupuesto total que los padres posean para producir crías. Como consecuencia, el número de crías producidas dependerá de ese hipotético tamaño óptimo de la cría y del presupuesto total de los padres. Por ejemplo en mamíferos, como vimos más arriba, las especies de pequeño tamaño poseen presupuestos proporcionalmente mayores para producir crías. Sin embargo, dentro de los mamíferos euterios el tamaño relativo de las crías al nacimiento no parece variar tanto entre especies, situándose en torno al 5% del peso de la madre (May y Rubenstein 1985). Esto significa que las especies de gran tamaño (aproximadamente por encima de los 400 kg. de peso) sólo pueden producir una cría, mientras que las de menor tamaño tienen la opción de producir varias por camada.

El modelo de Smith-Fretwell (1974) asume que una vez que las crías son producidas con el tamaño óptimo, el éxito para los padres crece linealmente con el número de ellas. Esto significa que se excluyen posibles interacciones entre el número de crías y su éxito. Estas interacciones pueden ser muy variadas y afectar a la decisión de los padres produciendo correcciones en el tamaño de puesta y en el tamaño óptimo de cada cría. Por ejemplo, si la competencia entre hermanos es muy alta, puede ser preferible reducir el número de éstos, lo cual implica dedicar más recursos a cada uno. En otros casos, el número de crías favorece el éxito de cada una por ejemplo por saciar a los depredadores o por crear condiciones microclimáticas favorables, lo cual inclina la balanza hacia un mayor número de crías pequeñas (ver la revisión en Clutton-Brock 1991 y en Clutton-Brock y Godfray 1991).

Algunos autores han sugerido que puede no existir un tamaño óptimo sino un rango óptimo de tamaños y que la selección puede favorecer la variabilidad en el tamaño de las crías. Este sería el caso si existen diferentes condiciones ambientales que son impredecibles, y si el éxito en cada una de esas situaciones es dependiente del tamaño (Kaplan y Cooper 1984, McGinley et al. 1987). Por otra parte, puede existir más de un óptimo. Si la relación entre éxito y tamaño tiene una forma irregular como la de la

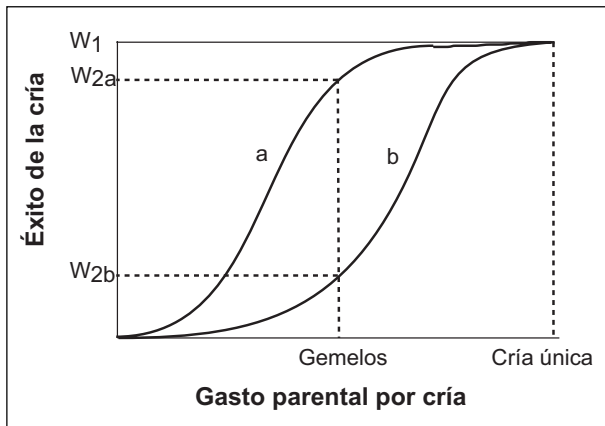


Figura 7. Relación hipotética entre el gasto parental en una cría y su éxito, bajo dos sistemas de apareamiento que difieren en el grado de poliginia: menos poligínico en "a" y más en "b". Si asumimos que una madre que produce gemelos dedica a cada uno la mitad de gasto, conseguiría más éxito produciendo gemelos bajo las condiciones de la curva "a" ( $2W_{2a} > W_1$ ) y produciendo crías únicas si las condiciones son las de la curva "b" ( $W_1 > 2W_{2b}$ ). Redibujado de Carranza (1996).

figura 6d y e, habría dos tamaños óptimos, que pueden tener tasas de éxito equivalente (Fig. 6d) o diferentes (Fig. 6e). Se sabe que algunas plantas producen semillas de varios tamaños adaptadas a nichos diferentes (Harper et al. 1970). La existencia de diferencias entre machos y hembras (el dimorfismo sexual) que muchas veces afecta al tamaño, puede hacer que la relación entre éxito y tamaño sea diferente para las crías de cada sexo. En muchos animales dimórficos, las crías, al independizarse reflejan esas diferencias (Ralls 1977, Andersson 1994, Clutton-Brock 1991). Más abajo volveremos sobre este tema al tratar el cuidado parental en función del sexo de la cría.

Las diferencias entre machos y hembras producidas por la selección sexual no sólo influyen en que hijos e hijas deban tener diferente tamaño, sino que afectan al compromiso entre número y tamaño de las crías en general. Si la selección favorece que los machos sean grandes, a la vez favorece también el tamaño en las hembras, si el tamaño de las madres está relacionado con el tamaño de los hijos que pueden producir. Cuando la selección sexual es intensa, la relación entre tamaño de la cría y éxito puede variar como se indica en la Fig. 7. De ella se deduce que cuanto más intensa es la selección sexual, más se favorece que las madres concentren todo su presupuesto en una cría única en lugar de dividirlo en varias crías de menor tamaño. En mamíferos, las especies en las que el dimorfismo sexual es mayor (es decir, probablemente están sometidas a una selección sexual más intensa), tienden a reducir el número de crías por camada respecto a otras especies cercanas en la filogenia (Carranza 1996).

#### Variaciones con la edad de los padres: inversión parental terminal

La inversión de recursos en la producción de descendientes puede hacerse de un golpe (organismos semelpa-

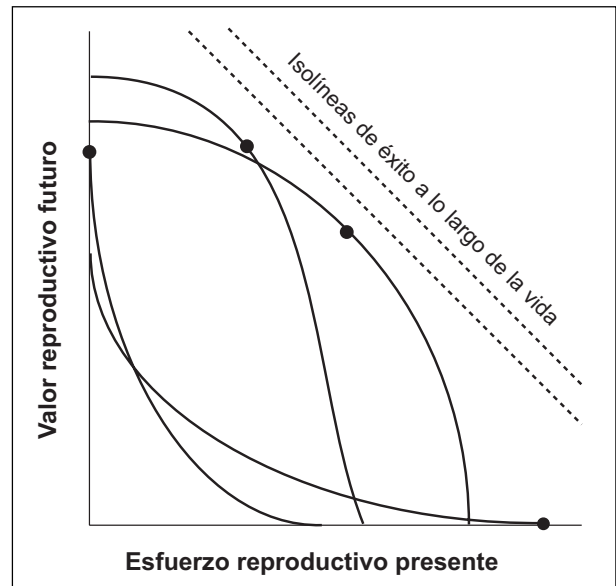


Figura 8. Posibles relaciones entre el gasto reproductivo presente y el valor reproductivo residual. Los puntos representan los compromisos óptimos entre gasto presente y futuro, tales que aportan el máximo éxito total a lo largo de la vida. Redibujado de Pianka (1976).

ros) o a lo largo de varios eventos reproductivos (organismos iteroparos; Pianka 1976). La selección favorece una u otra estrategia según tipos de organismos y nichos ecológicos. Se asume que un gasto reproductivo actual aumenta las posibilidades reproductivas de la descendencia a la vez que disminuye las expectativas de reproducción futura de los progenitores. La forma en que varían ambos parámetros determina la estrategia favorecida por la selección (Fig. 8).

En organismos iteroparos, la cantidad de recursos dedicados a la reproducción en un momento determinado puede afectar negativamente a la cantidad que puede dedicarse en un intento futuro (costes reproductivos, ver Capítulo 8). La selección hace que los padres traten de maximizar su éxito reproductivo a lo largo de la vida; para lo cual, el presupuesto que los padres están dispuestos a gastar en un intento reproductivo dado, depende de los beneficios actuales esperados pero también de los costes que supondrá para su reproducción futura. Las expectativas de reproducción futura se conocen como el valor reproductivo (Fisher 1930). El valor reproductivo es alto al inicio de la vida reproductiva, con lo cual los costes al principio son mayores que al final. Esto significa que un animal estará dispuesto a exprimir más sus posibilidades reproductivas cuanto menor sea su valor reproductivo, es decir, cuanto más al final de la vida se encuentre (Williams 1966a,b). La Fig. 9 representa en tres dimensiones la relación entre el gasto actual y el valor reproductivo con la edad, según Pianka (1976). El éxito a lo largo de la vida se hace máximo invirtiendo al principio más en valor reproductivo y al final en gasto reproductivo. Al principio de la vida reproductiva los costes de un esfuerzo extra son altos y es posible que los resultados no sean óptimos debido a la falta de habilidad o experiencia comparado



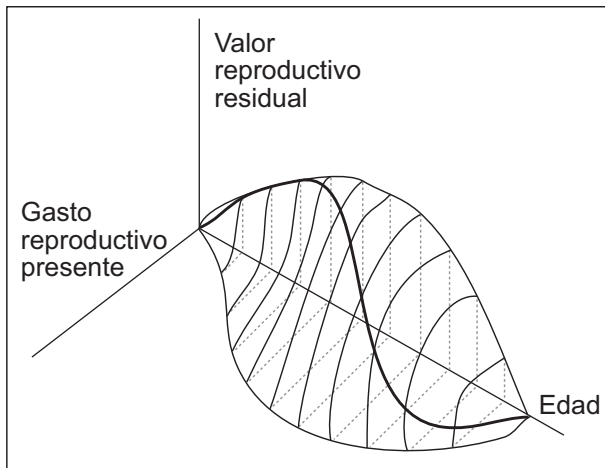


Figura 9. Representación gráfica de las relaciones entre gasto reproductivo presente y valor reproductivo residual a lo largo de la vida. La línea de trazo grueso representa la inversión óptima a lo largo de la vida. Redibujado de Pianka (1976).

con la edad madura. En muchas especies, los reproductores jóvenes se esfuerzan más que los de edad madura produciendo camadas de menor tamaño o crías de peor condición (ver Clutton-Brock 1991). Para los animales al final de su vida reproductiva la situación es al revés. Los costes reproductivos son bajos y su experiencia es alta, con lo cual una inversión extra puede resultar muy beneficiosa: es lo que se denomina inversión parental terminal (Clutton-Brock 1984).

Las predicciones teóricas sobre la inversión terminal parecen claras, y una serie de modelos posteriores llegan a similares conclusiones (ver Clutton-Brock 1991). Sin embargo, las evidencias empíricas son difíciles de conseguir. Por una parte, el demostrar que los animales de más edad dedican más recursos a la reproducción no es una prueba, porque simplemente pueden ser de mayor tamaño o pueden tener más habilidad para conseguirlos. Tampoco sería una prueba en contra el que dedicasen menos recursos ya que su habilidad podría decrecer con la edad. La clave es que dediquen mayor inversión, es decir que estén dispuestos a asumir mayores costes, y hasta el momento la evidencia no es convincente (revisión en Clutton-Brock 1991). No obstante, algunos trabajos sugieren que las predicciones son correctas. Por ejemplo, las hembras de ganso nival, *Anser caerulescens* de más de 5 años defienden con más intensidad sus nidos que las de edad media (Ratcliffe 1974), y las hembras de ciervo (*Cervus elaphus*) de más de 12 años producen crías en mejor condición que las de edad madura por debajo de esa edad, las cuales además suelen estar en mejor condición física (Clutton-Brock 1984).

### Valor reproductivo, edad de las crías, reducción de pollada/camada

El beneficio que los padres esperan obtener de su inversión parental depende del valor reproductivo de las

crías. La selección actuará sobre los padres para que hagan que su inversión parental se traduzca en valor reproductivo de las crías, el cual aumenta hacia la edad de la independencia, es decir las crías valen más para los padres conforme se acerca su independencia. Este hecho provocaría que los padres aumentasen sus esfuerzos en ellas ya que la probabilidad de que finalmente su inversión llegue a producir retornos reproductivos es mayor. Por otra parte, sin embargo, las crías necesitan menos atenciones por parte de los padres conforme tienen más edad. Esto significa que una unidad de inversión en crías de edad avanzada puede repercutir poco en su éxito futuro, con lo cual los padres deberían comenzar a ahorrar gasto para emplearlo en futuras crías. Como se ve, ambos hechos llevan a predicciones contrarias, con lo cual no se puede esperar encontrar un patrón general de variación de la cantidad de cuidados parentales con la edad de las crías. A veces, durante el desarrollo de las crías ocurren cambios significativos que nos permiten separar estos efectos. Por ejemplo, la depredación de un nido de paseriformes significa la pérdida de la pollada cuyo valor es el valor reproductivo de las crías que la componen. La defensa del nido por parte de la urraca (*Pica pica*), aumenta con la edad (valor reproductivo) de los pollos (Redondo y Carranza 1989). En un momento determinado de su desarrollo, los pollos alcanzan la capacidad locomotora necesaria como para salir del nido y huir al advertir la presencia de un depredador. En ese momento sus posibilidades de supervivencia aumentan considerablemente, y por tanto su valor reproductivo también. Los pollos señalizan esta circunstancia a los padres mediante los gritos de alarma, que sólo emiten cuando son capaces de abandonar el nido. Los padres utilizan estas señales como indicadores de las habilidades de los pollos y por tanto de su valor reproductivo, y como consecuencia responden aumentando desproporcionadamente su esfuerzo de defensa (Redondo y Carranza 1989).

La cantidad de recursos disponibles en el medio y que los padres podrán suministrar a sus crías durante su desarrollo es variable y a menudo difícil de prever. La escasez de recursos puede hacer que los padres no consigan trasladar a las crías los recursos necesarios según el óptimo deseable en base a la relación entre éxito y tamaño del propágulo (Smith-Fretwell 1974). Si asumimos una relación sigmoideal como en la figura 6a, una reducción en los recursos dedicados a una cría cercana al óptimo puede causar más reducción en el éxito que la pérdida total de una cría muy pequeña. En el caso de que los recursos disponibles se vuelvan inesperadamente escasos, los padres deberían reducir el número de crías en lugar de permitir que la escasez afecte a todas ellas. Esto es lo que se conoce como reducción de pollada o camada.

La mortalidad de algunas crías dentro de una pollada o camada ocurre en muchas especies (Clutton-Brock 1991) pero la cuestión es hasta qué punto se debe al efecto directo de la falta de alimento sobre algunas crías, o hasta qué punto los padres la favorecen en determinadas condiciones. Un modo en que los padres pueden influir en la reducción de algunas crías es produciéndolas de

modo asincrónico (Lack 1947). Por ejemplo en el mirlo (*Turdus merula*), cuando las condiciones son malas, el número de pollos supervivientes es mayor si la pollada es asincrónica (Magrath 1989). Las polladas asincrónicas favorecen también la supervivencia reduciendo la competencia entre los pollos (Fujioka 1985a,b). La asincronía tiene también otros efectos como por ejemplo repartir en el tiempo el momento de máxima demanda de alimento de los pollos (e.g. Clark y Wilson 1981). A veces las diferencias escalonadas entre crías se favorecen por los padres produciendo huevos de distinto tamaño en aves (Slagsvold et al. 1984) o crías de distinto tamaño al nacimiento en mamíferos (Fernández-Llario et al. 1999). No obstante, el grado de asincronía es una cuestión de compromiso, porque una elevada asincronía no es ventajosa por ejemplo cuando las condiciones de cría son estacionales y las crías tempranas tienen ventajas sobre las tardías. Quizás como resultado de todo ello, el grado de asincronía es muy variable entre especies (Clutton-Brock 1991).

### Conflicto paterno-filial

Si recordamos que la selección natural favorece a los individuos que hacen máximo su éxito reproductivo total a lo largo de la vida, eso también significa que la selección favorecerá a aquellos que dejan de gastar en una cría determinada en el momento adecuado para invertir en otra. Esa misma selección natural, favorece también a aquellos genes que hacen que cuando el cuerpo que los lleva está en desarrollo, sea eficaz en extraer de sus progenitores toda la inversión parental posible. El óptimo desde el punto de vista de los padres y de las crías puede no coincidir, lo que origina el conflicto paterno-filial. El conflicto paterno-filial lo es en cuanto al modo de repartir el cuidado parental entre una cría y las demás, ya sean presentes o futuras. En los casos en que varias crías coexisten en el mismo momento el conflicto paterno-filial lleva aparejado un conflicto entre hermanos en cuanto a la cantidad de inversión que cada uno espera recibir.

El conflicto entre progenitores y crías se evidencia en los comportamientos de carácter agresivo o de evitación que tienen lugar con frecuencia entre ellos. Por ejemplo durante la fase de destete en mamíferos o de pollos volantones en aves. Pero el conflicto comportamental tiene su base en las diferencias genéticas entre progenitores y crías y en la actuación de la selección a nivel de ambos.

El conflicto paterno-filial fue descrito por Robert Trivers (1974). La idea de Trivers se basó en la teoría de selección por parentesco desarrollada previamente por William Hamilton (1964). Imaginemos una madre que está invirtiendo en una cría. La inversión en la cría actual reduce sus posibilidades de inversión en otras crías futuras. Su preocupación debe ser dirigir cada unidad de inversión donde más renta le produzca. Para ella todas sus crías son equivalentes en términos de parentesco genético, luego la clave es que seguirá invirtiendo en la cría actual mientras el aumento en éxito que pueda proporcionarle (beneficio) sea mayor que la reducción en éxito que pu-

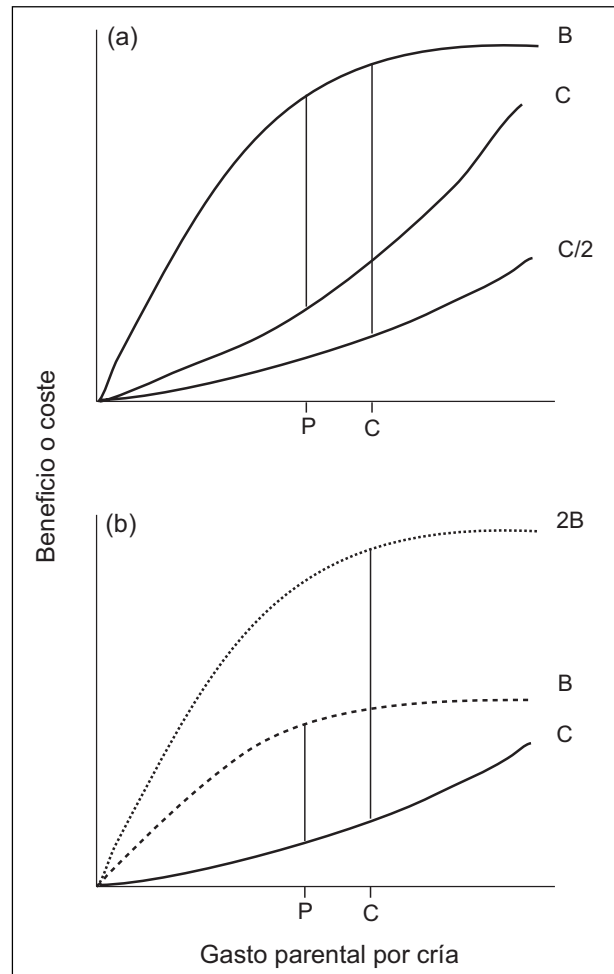


Figura 10. Conflicto paterno filial sobre la cantidad de gasto parental en una cría. En (a) se representa la situación según Trivers (1974), donde el beneficio para la madre y la cría es el mismo (B) y los costes son la mitad para la cría (C/2) que para la madre, ya que para la cría se trata de reducción de éxito de hermanos con los que guarda un grado de parentesco de 0.5. (b) La misma situación según Lazarus e Inglis (1986), donde el coste para ambas es el mismo ya que se refiere a hijos o hermanos, como ocurre también con los beneficios para la madre (B), mientras que los beneficios desde el punto de vista de la cría son el doble (2B) ya que en ese caso los beneficios los recibe ella misma. Los puntos P y C que representan las cantidades óptimas de gasto bajo ambos puntos de vista son los mismos.

diera significar para otras crías futuras (coste). Desde el punto de vista de la cría esta situación es un poco diferente. La cría está de acuerdo en que hay que tener en consideración a las crías futuras, ya que son sus hermanos y hermanas. La diferencia es que para una cría, cada hermano/a vale la mitad que ella misma, mientras que para la madre valen igual. Esta discrepancia se traduce en que la cría, al contrario que la madre, espera más inversión en ella misma que en sus hermanos/as.

Trivers (1974) presentó un modelo gráfico para obtener cuál debiera ser la cantidad óptima de inversión parental desde el punto de vista de la madre y de la cría (Fig. 10a). En él se representan costes y beneficios según el punto de vista de ambos. Para madre y cría los benefi-

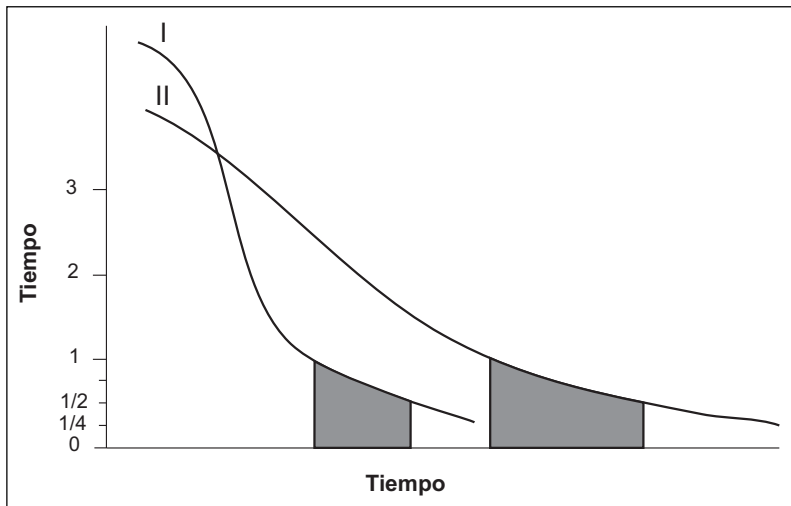


Figura 11. Conflicto paterno filial respecto a la duración del período de inversión parental, según Trivers (1974). Se representa el caso de dos especies para las cuales la relación entre beneficio y coste decrece de modo diferente a lo largo del período de desarrollo de la cría. Desde el punto de vista de la madre la inversión debe cesar cuando se igualan los beneficios y los costes, mientras que para la cría B/C debe llegar a 1/2, si está emparentada 0.5 con sus hermanos. La forma de las curvas determina la duración esperada del período de conflicto.

cios son equivalentes, pero los costes desde el punto de vista de la cría son la mitad que desde el punto de vista de la madre, ya que consisten en perjudicar a hermanos (con los que guarda un parentesco de 0.5). Lazarus e Inglis (1984) presentaron una modificación al modelo original de Trivers, en el cual los costes para madre e hijo son iguales mientras que los beneficios son el doble para la cría. Lazarus e Inglis (1984) argumentan que los costes son en ambos casos hacia individuos con los que el parentesco es 0.5 (hijo o hermano) mientras que los beneficios son en un caso hacia un individuo con parentesco 0.5 (hijo) y en otro hacia uno mismo (parentesco 1) (Fig. 10b). En cualquier caso lo esencial de la idea de Trivers, en cuanto a que la cría demanda una relación beneficio/coste del doble de lo que la madre está dispuesta a darle, se mantiene igual en ambos casos.

El conflicto puede entenderse tanto en relación a la cantidad de inversión en un momento determinado, como a la duración del período de dependencia de la cría. Conforme va transcurriendo el tiempo durante el cual una madre está dedicando su esfuerzo a una cría, la relación entre beneficios y costes va disminuyendo, por ejemplo, según aparece en la Figura 11. La madre estará interesada en que la cría se independice en el momento en que la relación beneficios/costes empiece a ser inferior a la unidad. Desde su punto de vista, la cría estará interesada en que los cuidados continúen hasta que la relación B/C sea 1/2. El período entre ambos valores marcará la duración teórica del conflicto, que variará entre especies en función de la forma de la curva que relaciona B/C con el tiempo. Es importante notar que el hecho de que la cría esté de acuerdo en dejar de recibir inversión cuando B/C es 1/2 se debe a que mantiene un grado de parentesco de 0.5 con sus hermanos/as. Esto es así cuando el sistema de apareamiento es monógamo y las crías son del mismo padre. Si

la madre cambia de padre de una estación a la siguiente, el grado de parentesco entre las crías será de 0.25 y el conflicto se mantendrá hasta que B/C sea 1/4 (Fig. 11), afectando igualmente a la cantidad óptima de inversión desde el punto de vista de la cría en la Figura 10.

En teoría, el momento de la independencia de la cría ocurrirá en algún punto entre los intereses de ambos. Trivers (1974) sugirió que la cría, mediante su comportamiento de manipulación de los padres, podría hacer que los cuidados parentales se prolongasen por encima del óptimo desde el punto de vista de los padres, produciendo por tanto una reducción en el éxito total de aquellos. Esta afirmación fue criticada rápidamente por Alexander (1974), quien indicó que un gen en los hijos para manipular a los padres reduciendo como consecuencia el éxito de aquellos, no sería favorecido por la selección ya que esos hijos sufrirían los costes del conflicto cuando fuesen padres y sus crías les manipulasen a

ellos. Dawkins (1976) indicó que el mismo argumento puede enunciarse justo al revés: un gen en los padres para hacer que la inversión quede por debajo del óptimo según los hijos no prosperaría en la población ya que sufriría los costes cuando su portador es hijo. La verdad es que se trata de un conflicto en el cual el resultado quedará en un punto intermedio entre los intereses de ambos, tal que sea evolutivamente estable.

Modelos teóricos orientados a encontrar el equilibrio evolutivamente estable fueron realizados por Parker y Macnair (1978, 1979), Macnair y Parker (1978, 1979), y Parker (1985). Los resultados son altamente dependientes de un número elevado de supuestos sobre las variables implicadas (ver Clutton-Brock 1991, Clutton-Brock y Godfray 1991), pero diferentes soluciones son posibles en el intervalo entre el óptimo para los padres y para las crías. En realidad, aunque la teoría puede predecir con cierta precisión la naturaleza y grado del conflicto entre padres e hijos, resulta enormemente difícil poder conocer en la práctica cuáles serían los niveles óptimos de inversión según los padres o las crías, de modo que no es nada fácil obtener datos sobre en qué medida las crías están llevando la inversión de los padres más allá de su propio óptimo.

Las evidencias sobre los conflictos paterno-filiales son más de naturaleza cualitativa que cuantitativa. Para Trivers (1974, 1985) los comportamientos de agresión entre las madres y sus crías en mamíferos, así como la exageración de las llamadas de petición de las crías de aves, son ejemplos claros de la existencia del conflicto. Sin embargo, la intensidad de estos comportamientos no tiene por qué estar relacionada con la intensidad del conflicto, ya sea en el caso de las llamadas de petición en aves (e.g. Harper 1986), o en la lactancia en mamíferos (ver Gommendio 1991, 1994). En algunos casos existe cierta evi-

dencia de manipulación de los padres por parte de las crías. Trivers (1985) se refiere a los “comportamientos de tipo regresivo” que se dan en muchos primates. Por ejemplo en babuinos (*Papio anubis*), las crías pequeñas son transportadas por las madres recostadas sobre el lomo. Cuando tienen unos tres meses de edad son ya capaces de “cargar” sentadas sobre la madre. Sin embargo, al alcanzar una mayor edad, incluso superior a un año y por tanto cercana a la independencia, vuelven a echarse sobre el lomo de la madre. Trivers (1985) interpreta estos comportamientos regresivos como un mecanismo de las crías para manipular a las madres haciéndoles percibir que la cría tiene menor edad de la que realmente tiene, a fin de prolongar el período de cuidado parental.

Mucho más difícil resulta comprobar si realmente estos comportamientos producen en los padres un aumento en la cantidad de cuidado parental por encima de su óptimo. Stamps et al. (1985) demostraron que los periquitos (*Melopsittacus undulatus*) manipulaban a sus padres incrementando sus llamadas de petición. Los machos respondían a estas llamadas aumentando su aporte de alimento, aunque no ocurría así con las hembras que alimentaban a los pollos más pequeños independientemente del número de llamadas que realizasen. No se pudo demostrar tampoco si esta manipulación afectaba realmente al éxito de las crías o al éxito futuro de los progenitores, por lo que la evidencia es muy parcial.

El tamaño de la pollada o camada puede afectar al nivel esperado de conflicto entre padres e hijos. Si el número de crías es mayor, la extorsión de los padres por parte de una cría en su propio beneficio tiene mayores consecuencias negativas sobre su propia eficacia inclusiva, ya que afecta a un número mayor de hermanos. Al menos teóricamente, a medida que la manipulación incluye un componente mayor de pérdida de eficacia inclusiva, la discrepancia de intereses entre padres y crías debe disminuir (Harper 1986).

El conflicto entre padres e hijos incluye también discrepancias respecto al tamaño de la pollada/camada. En época de escasez, menos hermanos significa mayor cantidad de alimento para los supervivientes. Los adultos estarían de acuerdo en reducir el número de crías si eso significa un aumento en calidad/cantidad de supervivientes, e incluso una cría de baja calidad estaría dispuesta a sacrificarse por el conjunto si su pérdida es compensada por el aumento en eficacia inclusiva derivada de la mejora de sus hermanos (O'Connor 1978). Sin embargo, cada una de las crías de más calidad estará interesada en la reducción de pollada más allá incluso del interés de los progenitores (O'Connor 1978, Parker y Mock 1987). Si las crías son capaces de matar a sus hermanos, es posible que el resultado de este conflicto sea un tamaño final de pollada más acorde con el óptimo de las crías que de los padres (Parker y Mock 1987). Los padres pueden entonces simplemente tratar de sacar adelante el óptimo número de crías según los intereses de los hijos, o desarrollar procedimientos para evitar el fratricidio, como por ejemplo reducir las diferencias de tamaño entre crías para que una

no sea capaz de dominar a la otra. Una posibilidad en especies en las que existe dimorfismo en tamaño es producir primero la cría del sexo de menor tamaño y después la de mayor tamaño, de modo que las diferencias debidas a la fecha de eclosión y al sexo se anulen mutuamente (Bortoloty 1986). Este parece ser el caso por ejemplo de algunas rapaces como el halcón Harris (*Parabuteo unicinctus*) o el águila real (*Aquila chrysaetos*), donde en las polladas en las que el sexo de menor tamaño (machos) eclosiona primero es más difícil que ocurra fratricidio, tienen más éxito, y las madres las producen con mayor frecuencia en esa secuencia favorable (Bednartz y Hayden 1991, Edwards et al. 1988).

Es común que el fratricidio sea más probable cuando las condiciones son desfavorables. Las hembras del alcaz de patas azules (*Sula nebouxii*) ponen habitualmente dos huevos y los incuban desde la puesta del primero de modo que eclosionan con unos cuatro días de diferencia. Drummond y García (1989) realizaron un experimento consistente en reducir la cantidad de alimento que recibían los pollos, a base de colocarles una cinta adhesiva en el cuello que les impedía tragar. El pollo más grande aumentaba sus agresiones conforme su peso descendía por debajo del normal, de modo que llegaba a matar a su hermano pequeño cuando su peso sufría una reducción del 25% respecto al peso normal.

En algunos insectos hay cierta evidencia de que las crías fuerzan las estrategias de los padres respecto al tamaño de puesta. En himenópteros parasitoides, las hembras ponen huevos dentro de un hospedador. Algunas especies ponen un número alto de huevos mientras que otras ponen sólo uno (Le Mesurier 1987). Godfray (1986, 1987) mostró que si el tamaño de puesta es pequeño, una larva puede incrementar su éxito eliminando a sus hermanas, cosa que no ocurre con tamaños de puesta grandes: eliminar a algunas sirve de poco y eliminarlas a todas supone un alto coste en eficacia inclusiva. En esas condiciones, es posible que la estrategia de las madres se vea forzada a consistir en puestas grandes o en crías únicas, evitando los tamaños de puesta pequeños (Godfray 1994).

Un ejemplo típico de discrepancia entre padres e hijos es la cuestión del sexo de la descendencia en himenópteros sociales. Debido a la haplodiploidía, las obreras están más relacionadas con sus hermanas (0.75) que con sus hermanos (0.25), mientras que la reina guarda un grado de parentesco de 0.5 con sus hijos e hijas. La reina está interesada en dividir su presupuesto parental equitativamente entre ambos sexos, mientras que los genes de las obreras se verían favorecidos si la producción de crías hembras se aumentase en la proporción 3:1 respecto a machos. En muchas especies de himenópteros parece que las obreras ganan este conflicto (Trivers y Hare 1976). En avispas del género *Polistes*, sin embargo, el conflicto parece ganar lo la reina, posiblemente porque se ocupa más del cuidado de huevos y larvas que en otros himenópteros y puede ejercer más directamente un control sobre la distribución de los recursos en función del sexo de las crías (Metcalf 1980).

### Cuidado parental en función del sexo de la cría

En los organismos con reproducción sexual, los reproductores deben tomar una decisión sobre cómo repartir sus recursos parentales en la producción de crías de uno u otro sexo. El objetivo último de producir descendientes es que éstos puedan a su vez producir nietos. La decisión de producir los descendientes de un sexo u otro estará basada en el número de nietos esperados.

#### *El equilibrio de Fisher en la inversión en crías macho y hembra*

En una población sexual diploide, todo descendiente es hijo exactamente de un padre y de una madre. Como reconoció Fisher (1930), esta afirmación trivial tiene importantes consecuencias. Por ejemplo, en una población, el éxito del conjunto de los machos es siempre exactamente igual al del conjunto de las hembras. Si existe el mismo número de machos y de hembras, el éxito promedio esperado para los individuos de ambos sexos es también el mismo. Evidentemente, si un sexo es más escaso el éxito promedio de los individuos de ese sexo es mayor. Por ese motivo, la selección favorece a los productores del sexo escaso, lo cual tiende a mantener estable la proporción de sexos (Fisher 1930).

¿Pero qué ocurre si por ejemplo los machos, para tener éxito, necesitan el doble de recursos parentales que las hembras? Para una madre, no sería interesante producir un macho a menos que el éxito esperado (en nietos) sea del doble que produciendo una hembra. Dicho de otro modo, en una población en la que hubiese el mismo número de machos que de hembras, si los machos cuestan el doble de producir, las madres ganarían más produciendo hembras que machos hasta que el número de machos sea la mitad que el de hembras y entonces su éxito medio sea del doble. Esta es la idea del equilibrio propuesto por Fisher (1930) para la asignación de recursos a crías macho y hembra. Como consecuencia de ello, en una población sexual diploide se espera que, en conjunto, los recursos parentales se dividan por igual en la producción de crías macho y hembra.

#### *Asignación de recursos a las funciones masculina y femenina*

El planteamiento teórico expresado por Fisher (1930) y que conduce a la conclusión del equilibrio poblacional en la inversión en machos y hembras, asume que las crías son liberadas a una población grande donde existe libre competencia por los apareamientos, de modo que a medida que los padres asignan su inversión parental a uno u otro sexo, las ganancias en éxito que obtienen a través de una de las funciones sexuales significan pérdidas proporcionales en la otra. En algunos casos estos supuestos podrían no ajustarse a la realidad, lo cual podría afectar al equilibrio de Fisher.

La teoría de asignación de recursos en función del sexo ("sex allocation"; Charnov, 1982) fue desarrollada tanto

para el problema de la producción de crías de ambos sexos como para organismos hermafroditas. En este último caso, la decisión sobre la inversión en uno y otro sexo se produce en relación a cuántos recursos se dedican a ambas funciones reproductivas dentro de un mismo organismo. Esto no es exactamente inversión parental sino más bien una decisión dentro de la estrategia vital de un organismo, pero su desarrollo ha sido la base de toda la teoría de asignación de recursos en función del sexo, aplicable también a la producción de crías macho y hembra.

En los hermafroditas resulta más fácil entender que aumentos en el éxito a través de una de las funciones no tienen por qué significar necesariamente una reducción equivalente en la otra función. Por ejemplo, muchas estructuras pueden ser compartidas, o la efectividad de una estructura dedicada a una función pudiera verse beneficiada si existe la otra función. Igualmente, el éxito de la función masculina puede estar limitado por características de las estrategias vitales. Por ejemplo, si existe una determinada proporción de autofecundación, el éxito de invertir en la función masculina disminuye y no se cumple el equilibrio de Fisher, como es el caso por ejemplo de muchas plantas monoicas (Campbell 2000) y animales hermafroditas simultáneos (ambas funciones sexuales están activas al mismo tiempo). En un animal de este tipo, el mejillón de agua dulce (*Utterbackia imbecillis*), se ha encontrado que existe variabilidad entre poblaciones en el grado de autofecundación, existiendo una correlación negativa entre el grado de autofecundación y la proporción de inversión que se dedica a la función masculina en forma de tejido reproductivo y producción de esperma (Johnston et al. 1998).

En hermafroditas simultáneos puede ocurrir que los apareamientos sean siempre recíprocos, es decir que los individuos se unen en parejas de modo que cada uno insemina al otro y es inseminado por él. Si esto es así, la inversión en la función masculina no tiene por qué igualar a la inversión en la femenina. Simplemente con producir el esperma necesario para inseminar los huevos de la pareja es suficiente, y todo el esperma extra que se produjese no significaría más éxito. En estos casos no se cumple el equilibrio de Fisher. Charnov (1982) revisa desde este punto de vista el sistema de apareamiento en cirrípedos marinos y sugiere que el hermafroditismo y la reducida inversión en la función masculina en muchas especies podría estar relacionada con limitaciones en el número de individuos a los que pueden fecundar. Sin embargo, hay organismos hermafroditas en los que cada individuo trata de inseminar a cuantos puede, sin aceptar esperma de todos ellos (Michiels 1998). En estos casos la selección favorece la inversión en la función masculina hacia el equilibrio de Fisher.

En las especies con sexos separados las predicciones de Fisher son más robustas y generales. Hemos mencionado para hermafroditas que si las posibilidades de apareamientos se encuentran limitadas a una pareja por individuo la selección puede favorecer una reducción en la inversión en la función masculina respecto a la femenina, contraria al equilibrio de Fisher. A primera vista po-

dría parecer que en especies con sexos separados, un sistema obligadamente monógamo podría producir el mismo efecto. Sin embargo esto es falso. El equivalente, para una especie con sexos separados, a la limitación a una pareja en los hermafroditas, sería que todos los hermanos tuviesen que compartir una sola hembra. Aunque cada hijo en una especie monógama sólo pueda acceder a una pareja, la madre obtiene aumentos lineales en el éxito conforme produce más hijos, con lo cual la estrategia evolutivamente estable resultante es el equilibrio de Fisher.

Las predicciones sobre estabilidad evolutiva asumen libre competencia entre los hijos de diferentes madres. Este supuesto no se cumple cuando hay competencia local por los apareamientos (Hamilton 1967). Veamos un ejemplo. La avispa parasitoide *Nasonia vitripennis* pone huevos en larvas de mosca. Las larvas de la avispa se desarrollan y se aparean dentro de la larva de mosca hospedadora antes de salir al exterior. Si una sola avispa parasita a una mosca, el apareamiento ocurre entre hermanos. En ese caso el éxito de la avispa madre puede aumentar linealmente con la inversión en hembras pero no con la inversión en machos. Esto se debe a que si uno o pocos machos son capaces de fecundar a todas sus hijas no ganará nada produciendo un exceso de machos. En esas circunstancias, el óptimo para la madre es una situación en la cual la inversión en ambos sexos es desigual. Conforme el número de avispas parásitas que ponen huevos en un mismo hospedador es mayor, aumenta la proporción de gasto en machos hasta llegar al equilibrio de Fisher (Werren 1983; ver Fig. 1 en Capítulo 9).

Otros casos, además de la competencia local por el apareamiento, producen desviaciones en el equilibrio de igual inversión en ambos sexos (revisión en Hardy 1997). En general se trata de procesos en los cuales hay una estructura social o poblacional que hace que no se cumpla el supuesto de que los descendientes son liberados a una población suficientemente grande y panmíctica (es decir, los cruces reproductivos pueden ocurrir con probabilidad similar entre todos los miembros de la población). Por ejemplo, si un sexo se dispersa menos que el otro y compete por los recursos de los padres, éstos pueden estar interesados en reducir su inversión en ese sexo (teoría de la competencia local por los recursos: Clark 1978, Silk 1984). Si por el contrario, uno de los sexos permanece junto a los padres colaborando en la cría de futuros hermanos, la inversión puede resultar sesgada hacia éste sexo (teoría del aumento local de recursos o de la devolución de la inversión parental: e.g. Lessels y Avery 1987).

Conviene recordar que el equilibrio en la inversión en machos y hembras se espera al final del período de inversión parental, es decir a la independencia de las crías. La proporción de inversión en ambos sexos cercana a la concepción o al nacimiento no tiene por qué estar equilibrada. A pesar de las dificultades para comprobar empíricamente las predicciones de Fisher, los datos existentes indican que el equilibrio de Fisher puede ser la norma en especies con sexos separados donde se cumplen los supuestos de libre competencia entre los individuos de la

población. Un bonito ejemplo es el trabajo experimental llevado a cabo con un pez típico de los acuarios, el platy (*Xiphophorus maculatus*), donde se muestra que líneas genéticas que comienzan el experimento con marcados desequilibrios en la proporción de sexos corrigen hacia el equilibrio en el plazo de tan sólo dos o tres generaciones (Basolo 1994).

### *Sexo de las crías en función de las condiciones de la madre*

Cuando una población está en equilibrio de Fisher, un progenitor medio gana lo mismo produciendo hijos que hijas. Si la población es suficientemente grande, la proporción de sexos producida por un determinado individuo reproductor tiene un efecto despreciable en la proporción de sexos poblacional. Es decir, a una madre le daría lo mismo emplear sus recursos sólo en hijas, sólo en hijos, o en cualquier combinación de hijos e hijas. Sin embargo, esto asume que todas las madres son igual de efectivas criando hijos o hijas. Si por alguna razón los hijos o hijas de diferentes madres difieren en sus posibilidades de éxito, la selección favorecería una cierta “especialización” de las madres en determinado sexo en función de sus posibilidades relativas de éxito.

Trivers y Willard (1973) propusieron que la selección natural debería actuar sobre las madres para influir, en función de su condición, en el sexo de sus crías. El modelo verbal de Trivers y Willard (1973) se basa en tres supuestos: (1) Las madres en buena condición producen crías en mejor condición que las producidas por las madres en peor condición. (2) La condición de las crías a la independencia afecta a su condición de adultos. (3) Las crías de un sexo (generalmente machos) aumentan más su éxito que las crías del otro sexo (hembra) al aumentar ligeramente su condición.

Bajo estas circunstancias, las madres en buena condición relativa al resto de la población deberían producir preferentemente crías macho y las madres en peor condición deberían producir preferentemente crías hembra. Cuando enunciaron su modelo, Trivers y Willard pensaban en animales del tipo de un ciervo (mencionaban al reno *Rangifer tarandus*). Uno de los ejemplos más claros en favor de la hipótesis de Trivers y Willard es precisamente el ciervo (*Cervus alaphus*). En esta especie la condición de las madres afecta más al éxito de sus hijos que de sus hijas (Fig. 12) y, de acuerdo con la predicción, las madres en buena condición (dominantes) producen una descendencia más sesgada hacia machos que las madres en peor condición (subordinadas) (Fig. 13; Clutton-Brock et al. 1986). Para otras especies también se ha encontrado evidencia en favor de la hipótesis de Trivers-Willard, (ver revisiones en Clutton-Brock 1991, Gomendio 1994, Hardy 1997). Las especies de mamíferos poligínicos son quizás las que mejor se adaptan a los supuestos de Trivers-Willard (Clutton-Brock y Iason 1986), aunque también hay evidencia para especies de aves (Clutton-Brock 1986). Las predicciones de Trivers-Willard se han tratado de verificar en una enorme cantidad de especies, y los resultados no son en absoluto unánimes. Algunos trabajos apoyan

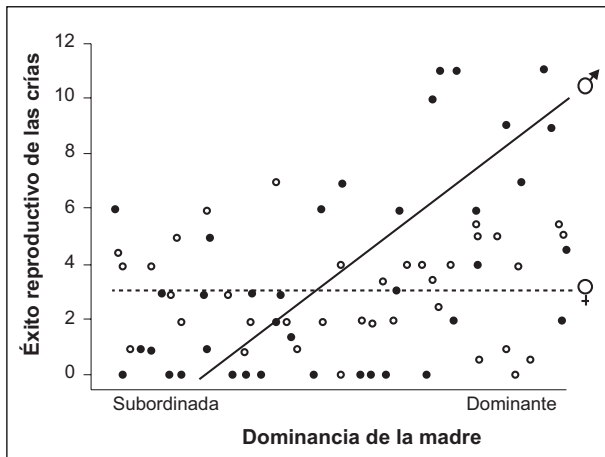


Figura 12. Éxito reproductivo de las crías macho y hembra de ciervo en función de la dominancia de la madre (De Clutton-Brock et al. 1984).

las predicciones pero otros muchos no; y se ha sugerido, que dado que los resultados positivos son más fáciles de publicar, es muy posible que la cantidad de casos en los que no se ha encontrado evidencia en favor de la hipótesis sea aún mayor (Festa-Bianchet 1996).

Es posible que en muchos casos no se estén realizando adecuadamente las predicciones porque no se conozca la relación entre las variables en juego. Por ejemplo en los primates cercopitecinos las hembras dominantes tienden a producir más hijas que hijos (Altmann 1980, Simpson y Simpson 1982, Gomendio 1990). Sin embargo, parece que el rango de las madres en estas especies puede influir más sobre el éxito de las hijas que sobre el de los hijos, ya que las hijas heredan el rango de las madres (Clutton-Brock y Albon 1982). Por otra parte, no sólo los beneficios para las crías sino también los costes reproductivos para las madres, pueden ejercer una importante influencia en el ajuste de la proporción de sexos. Gomendio et al. (1990) mostraron que los resultados opuestos en especies como el ciervo y el macaco rhesus (*Macaca mulata*) podían explicarse en base a los costes reproductivos para las madres. En el caso del ciervo, las madres subordinadas sufren mayores costes (en términos de mortalidad y reducción de fertilidad futura) cuando crían un cervatillo macho. En el macaco rhesus, en cambio, aunque el coste fisiológico parece no ser muy diferente en función del sexo de la cría, existen importantes costes sociales: las hijas heredan el rango de sus madres y las hembras dominantes se muestran muy agresivas hacia las subordinadas con hijas, lo cual hace que a éstas les resulte más rentable producir hijos macho (Gomendio et al. 1990).

Charnov (1979) generalizó la idea de Trivers-Willard a los casos en que el ambiente en que se ha de desarrollar la descendencia puede influir de modo diferente en el éxito de la cría según el sexo. Dentro de esa idea de "ambiente" en sentido amplio están las condiciones de la madre, pero también otras circunstancias ambientales que afectan al desarrollo de las crías, siempre que su efecto sea diferente para las crías macho y hembra. Por ejemplo, si una avis-

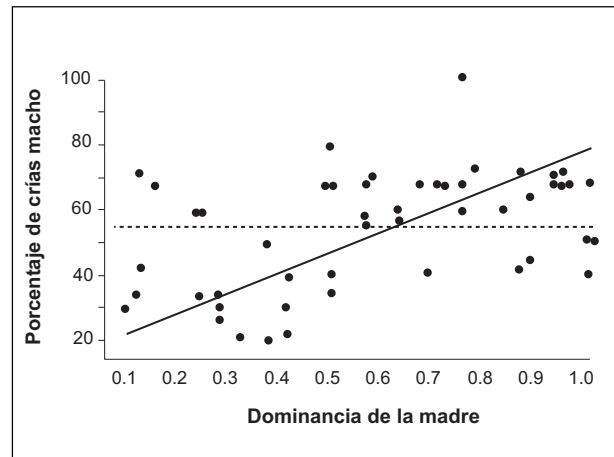


Figura 13. Proporción de sexos al nacimiento (porcentaje de crías macho) producida por hembras de ciervo en función de su dominancia (De Clutton-Brock et al. 1986).

pa parasitoide gana más a través de sus hijos macho cuando éstos se desarrollan en un hospedador grande y de buena calidad, entonces la selección actuará sobre la avispa para que ajuste el sexo de la cría en función de la calidad del hospedador (Charnov et al. 1981). El efecto más radical del ambiente sobre el sexo de las crías ocurre en muchas especies de reptiles donde el sexo de las crías no está predeterminado genéticamente, sino que se diferencia en función de la temperatura que experimentan los huevos durante su desarrollo (Charnov y Bull 1977). Este mecanismo de determinación del sexo se da en cocodrilos, tortugas y algunos lagartos. Los patrones son muy variados: en unas especies a más temperatura se desarrollan machos, en otras hembras, y en otras los machos aparecen a temperaturas intermedias mientras que las hembras ocurren a temperaturas más extremas. En principio cabe suponer que estos sistemas se han mantenido por selección natural debido a que debe existir una relación entre el éxito de un determinado sexo y la temperatura a la cual se desarrolla. Sin embargo, aparte de esta idea obvia no existe aún una explicación general para estos patrones tan peculiares de determinación del sexo en reptiles (ver Charnov 1982, Bull 1983, Shine 1999).

Una pregunta recurrente, cuando se entra en contacto con hipótesis como la de Trivers y Willard (1973), es cómo hacen las madres para influir en el sexo de la cría. En especies haplodiploides el sexo puede controlarse fecundando o no los huevos, como vimos más arriba. En reptiles, el mecanismo por medio del cual ocurre el ajuste está más claro que la explicación adaptativa sobre el modo en que la selección natural lo favorece. En aves y mamíferos, por el contrario, las ideas adaptativas están experimentando un fuerte crecimiento, pero se conoce muy poco sobre los mecanismos por los cuales una madre puede influir en el sexo de la descendencia (Clutton-Brock 1991). En algunos mamíferos que producen varias crías por parto, se ha visto que los abortos diferenciales en función del sexo podrían influir en la proporción de sexos resultante al nacimiento (Clutton-Brock y Iason 1986, Gosling 1986). En el coipú (*Myocastor coypus*), las hem-

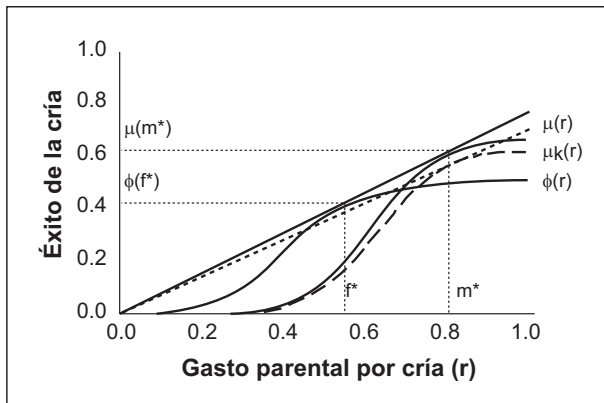


Figura 14. Relación hipotética entre el éxito de la cría y el gasto parental que recibe. La función  $\mu(r)$  representa el éxito de crías macho y  $\phi(r)$  el éxito de crías hembra. La línea discontinua  $\mu_k(r)$  corresponde a la situación inicial para los machos que no es evolutivamente estable. Los valores de gasto parental  $f^*$  y  $m^*$  indican los óptimos que hacen máximo el éxito por unidad de gasto. La estabilidad evolutiva se alcanza cuando las pendientes de las rectas que pasan por el origen y por ambos valores de gasto óptimo se igualan (ver texto).

bras en buena condición, abortan tempranamente las camadas con predominio de hembras, aparentemente para aumentar sus posibilidades de producir otras con predominio de machos (Gosling 1986). En las especies en que las hembras producen un solo óvulo, como es el caso del ciervo para el cual además se cuenta con buena evidencia estadística sobre ajuste del sexo de las crías, los mecanismos deben estar basados en algún tipo de ventaja para los espermatozoides portadores de los cromosomas Y o X. Una línea de estudios se está llevando a cabo en la dirección de los procesos que tienen lugar alrededor de la fecundación (e.g. Flint et al. 1997), aunque parece que por el momento queda aún camino por recorrer hasta contar con una explicación probada.

El modelo de Trivers-Willard ha sido uno de los que más estudios han generado en biología evolutiva. Tras una gran cantidad de intentos de comprobación empírica y de modelos teóricos derivados de él, sigue siendo motivo de controversia. Parte de las razones de la controversia radican en las interpretaciones del modelo verbal de Trivers-Willard (Carranza 2002), la confusión entre la situación a nivel individual y poblacional (Frank 1989, Carranza y Fernández-Toledo, en prep.), y sobre todo en la aplicación directa de las predicciones a todos los casos, incluyendo especies carentes de dimorfismo sexual o aquellas que producen varias crías por evento reproductivo (Williams 1979, Fernández-Llario et al. 1999). En los dos apartados siguientes nos ocupamos de estos tipos de problemas.

#### **Integrar Trivers-Willard con Fisher: niveles individual y poblacional en la asignación de inversión en función del sexo de la cría**

Las condiciones del modelo de Trivers-Willard suponen que la relación entre la inversión parental y el éxito

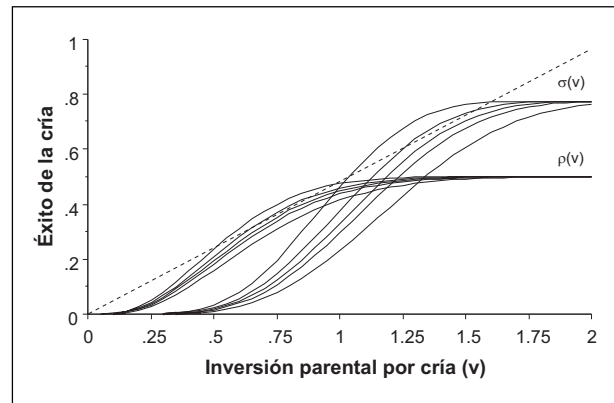


Figura 15. Éxito de crías macho ( $\sigma(v)$ ) y hembra ( $\rho(v)$ ) en función de la inversión parental ( $v$ ) que se dedica a ellas. Las curvas se derivan de las dos de la Figura 19. Cada curva de la Figura 19, expresada en función del gasto parental, da lugar a varias curvas cuando se expresan en función de la inversión parental, cada una de las cuales corresponde a madres diferentes en función de su condición. La condición de las madres hace que un determinado valor de inversión corresponda a diferentes valores de gasto (que es lo que realmente reciben las crías) y por tanto a diferentes éxitos asociados. El equilibrio evolutivamente estable se alcanza cuando los promedios de inversión en crías macho y hembra en la población corresponden con la línea de puntos (ver texto).

de la cría es curvilínea y diferente para machos y hembras. Dado que relaciones curvilíneas, por ejemplo del tipo de la competencia local por los apareamientos, pueden dar lugar a que no se cumpla el equilibrio de Fisher (Charnov 1979), Frank (1989, 1990) propuso que en especies con dimorfismo sexual y con bajo número de crías por evento reproductivo, tales como muchas especies de aves y mamíferos, las decisiones de los padres sobre la asignación de recursos a crías macho y hembra estarían basadas en relaciones curvilíneas y por tanto no se esperarían el equilibrio de Fisher. Esto le llevó a concluir que, en general, el equilibrio de Fisher es incompatible con las condiciones de Trivers-Willard (Frank 1989, 1990), lo cual ha sido ampliamente aceptado en revisiones posteriores (Clutton-Brock 1991, Clutton-Brock y Godfray 1991, Godfray y Werren 1996, Hardy 1997). Sin embargo, el modo en que Frank (1989) aborda el problema está inspirado en la teoría de "sex-allocation" desarrollada por Charnov (1979, 1982) para hermafroditas y, como en aquel caso, utiliza las relaciones curvilíneas sin respetar la condición de igualdad entre el éxito poblacional de machos y hembras, y partiendo de curvas fijas para los machos que no se modifican dependiendo del éxito de la función femenina. La extensión y objetivos de este capítulo no permitirían una crítica en detalle de esos modelos, de modo que me limitaré a presentar aquí la solución que hemos propuesto para este problema basada en Carranza y Fernández-Toledo (en preparación).

Se trata de resolver si las condiciones del modelo de Trivers-Willard a nivel del individuo, lo hacen incompatible con el equilibrio de Fisher a nivel poblacional. La idea de Trivers-Willard no es más que una consecuencia



de la aplicación de los modelos de tamaño óptimo de propágulo (Smith-Fretwell 1974) a ambos sexos. Como vimos más arriba, la selección natural favorece que los reproductores dediquen una cantidad de inversión por cada propágulo (cría) tal que maximice la tasa de éxito por unidad de gasto o inversión, lo cual se resuelve con una aproximación tipo “valor marginal” (ver más arriba).

Supongamos que el éxito de una cría aumenta de manera sigmoideal con la cantidad de recursos parentales que recibe, y que estas curvas son diferentes para crías macho y hembra según la Figura 14. La tangente a la curva que pasa por el origen indica la cantidad óptima de gasto por cría, es decir aproximadamente su tamaño óptimo. Si las pendientes para crías macho y hembra difieren, la situación es inestable puesto que las madres producirán crías del sexo de mayor pendiente. El aumento en individuos de un sexo modifica la altura de la curva de los machos, cuyo éxito depende de la proporción de hembras por macho, de modo que el equilibrio evolutivamente estable se alcanza cuando las pendientes se igualan. Una vez que las pendientes están igualadas, se cumple que la relación entre éxito y gasto es la misma para ambos sexos, y que la producción sucesiva de crías de cualquier sexo supone una misma tasa de aumento lineal de éxito, simplemente asumiendo que éstas se producen aproximadamente con su tamaño óptimo. En estas condiciones, la relación a nivel poblacional entre éxito y gasto en crías es lineal y por tanto se cumple el equilibrio de Fisher.

Como vimos al principio de este capítulo, en el apartado de definiciones, no es lo mismo gasto parental que inversión parental (Clutton-Brock 1991). La mayor parte de los modelos utilizan el término inversión sin reparar en las diferencias, y en muchos casos el desarrollo de los modelos pone de manifiesto que realmente querían decir gasto en lugar de inversión. Nosotros hemos abordado de momento el problema desde el punto de vista del gasto. En realidad se espera que la selección natural actúe sobre los progenitores para que optimicen su inversión parental, no su gasto. La relación entre gasto e inversión no es lineal. Conforme una madre va gastando recursos en una cría el coste por cada unidad tiende a aumentar, y esta relación entre gasto e inversión puede ser diferente para cada madre individual, ya que una unidad de gasto tiene un coste diferente según las condiciones de la madre (ver más arriba, Fig. 1). Si representamos éxito de la cría en función de la inversión parental obtendremos una familia de curvas dependientes de la condición de las madres (Fig. 15). Ahora el equilibrio poblacional ocurre para unas curvas intermedias teóricas que pueden no corresponder con ninguna madre real, pero se sigue cumpliendo el equilibrio de Fisher, en este caso de un modo mucho más realista a nivel de inversión (Fig. 15; para más detalles ver Carranza y Fernández-Toledo, en preparación).

### *Sexo de las crías dentro de camadas*

Según el modelo de Trivers y Willard (1973), cuando las condiciones afectan de modo diferente a las crías según su sexo, la selección natural favorecerá que los pro-

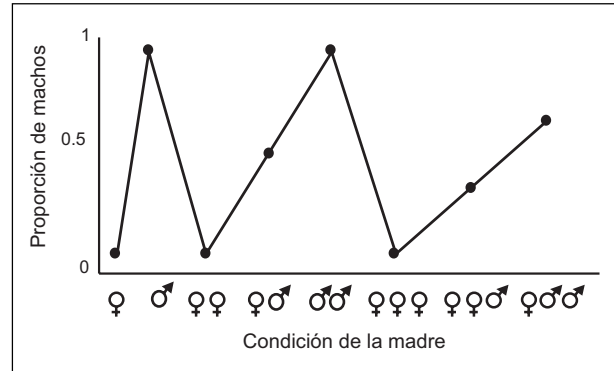


Figura 16. Proporción de machos en la camada en función de la condición de la madre, según Williams (1979). Conforme la condición aumenta se producirían camadas progresivamente más costosas, combinando número y sexo de las crías. Como resultado, la relación entre condición de la madre y proporción de sexos en la camada no es lineal.

genitores ajusten el sexo de la cría en función de las condiciones en que ésta se va a desarrollar. Sin embargo, como mencionamos más arriba, Trivers y Willard (1973) propusieron estas ideas pensando en animales que producen una sola cría por evento reproductivo. Cuando una madre produce varias crías a la vez, tiene la opción de ajustar tanto el sexo como el número de las crías. El primero en abordar este problema fue Williams (1979). Williams predijo que en estos casos la condición creciente de las madres debería resultar en una secuencia de ajuste de sexo y número de crías, desde camadas poco numerosas del sexo menos costoso hasta camadas más numerosas del sexo más costoso, pero siguiendo una combinación tal, que no cabe esperar ninguna relación general entre condición de la madre y proporción de sexos en la camada (Fig. 16).

Sin embargo, el modelo de Williams asume que las madres van a poder controlar que el reparto del cuidado parental entre las crías va a ocurrir según sus intereses, lo cual no siempre es así debido a la competencia entre crías (Mock y Parker 1997). Si varias crías comparten los recursos parentales, es bastante esperable que no exista una relación directa entre las condiciones de la madre y las condiciones en que se va a desarrollar la cría, ya que esto depende del modo en que cada cría acceda a una porción del cuidado parental en competencia con sus hermanos. Una porción grande del cuidado parental de una madre en malas condiciones puede ser mejor que una porción pequeña del cuidado parental de una madre en buenas condiciones. Carranza (en preparación) propone una extensión de la hipótesis de Trivers-Willard para los casos en que dos o más crías comparten los cuidados parentales. La porción de recursos parentales a la cual tiene acceso cada cría dentro de la camada o pollada puede depender de alguna variable tal como el orden de eclosión o el peso al nacimiento. Se espera que la selección actúe sobre los progenitores para ajustar el sexo de las crías de acuerdo con estas posiciones jerárquicas dentro de la camada, de modo que en las primeras posiciones ocurra un sesgo hacia el sexo más costoso y en las siguientes, a partir de un cierto umbral, hacia el sexo contrario. En las últimas po-

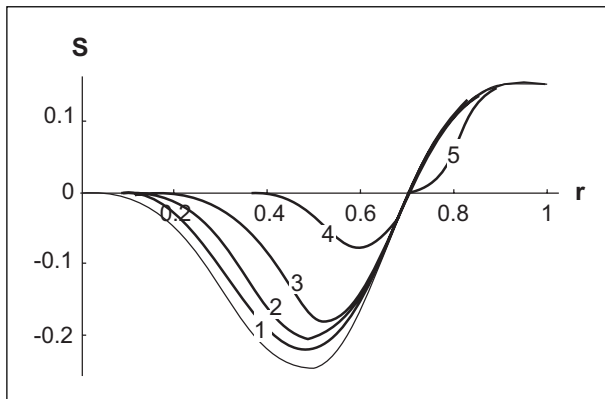


Figura 17. Diferencial de selección ( $S$ ) para el ajuste del sexo de la cría, en función de la posición de la cría dentro de la camada (1 a 5) y el gasto parental que se puede asignar a ella ( $r$ ). Cuando  $S > 1$  se favorece la producción del sexo más costoso (machos) y cuando  $S < 1$  el opuesto (hembras). Conforme  $S$  es más cercano a cero se espera que el sexo de la cría sea más aleatorio. (De Carranza en preparación; ver texto).

siciones, dado que la porción de recursos esperada es pequeña, cabría esperar un sesgo hacia el sexo menos costoso. Sin embargo, las probabilidades de supervivencia de estas crías pueden ser muy bajas independientemente de su sexo. Si es así, la selección sobre los padres para ajustar su sexo será débil y cabrá esperar una proporción de

sexos aleatoria en estas últimas posiciones de las camadas o polladas (Fig. 17; Carranza, en prep.).

Los datos empíricos parecen apoyar las predicciones. Ryder (1983), por ejemplo, encuentra una asociación entre el sexo y el orden de puesta en la gaviota *Larus delawarensis*, donde los primeros huevos en eclosionar son machos en un 63.7% de los casos, los segundos eran predominantemente hembras (38.8% de machos), y la proporción de sexos en el tercer huevo no difería del azar (41.1% de machos). En el jabalí (*Sus scrofa*) el sexo de las crías está relacionado con el peso al nacimiento, lo cual influye en su rango de dominancia dentro de la camada y en el acceso a las mejores mamas (Fernández-Llario et al. 1999). El cormorán (*Phalacrocorax aristotelis*) es un ave poligínica y dimórfica: los machos pesan más que las hembras. Velando et al. (2002) encontraron que en las puestas tempranas en la estación de cría, el sexo de los pollos estaba muy claramente relacionado con el orden de puesta: el 77% de los huevos que eclosionaban en primer lugar eran machos. En las puestas más tardías no aparece esa diferencia, probablemente porque las posibilidades de éxito de los machos nacidos más tarde son mucho menores de modo que en esas puestas el efecto de las condiciones sobre el éxito no es tan diferente entre sexos (Velando et al. 2002).

## Bibliografía

- ALEXANDER, R.D. 1974. The evolution of social behaviour. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 325-383.
- ALTMANN, S.A., WAGNER, S.S. y LENNINGTON, S. 1977. Two models for the evolution of polygyny. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2: 397-410.
- ANDERSSON, M.A. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton.
- BASOLO, A.L. 1994. The dynamics of Fisherian sex-ratio evolution: theoretical and experimental investigations. *Am. Nat.* 144: 473-490.
- BATEMAN, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2: 349-368.
- BEDNARZ, J.C. y HAYDEN, T.J. 1991. Skewed brood sex ratio and sex-biased hatching sequence in Harris Hawks. *Am. Nat.* 137: 116-132.
- BORTOLOTTI, G.R. 1986. Influence of sibling competition on nestling sex ratios of sexually dimorphic birds. *Am. Nat.* 127: 495-507.
- BULL, J.J. 1983. *Evolution of Sex Determining Mechanisms*. Benjamin Cummings, Menlo Park, California.
- BURLEY, N. 1981. Sex ratio manipulation and selection for attractiveness. *Science* 211: 721-722.
- BURLEY, N. 1988. The differential-allocation hypothesis: An experimental test. *Am. Nat.* 132: 611-628.
- BUSKIRK, R.E., FROHLICH, C. y ROSS, K.G. 1984. The natural selection of sexual cannibalism. *Am. Nat.* 123: 612-625.
- CAMPBELL, D.R. 2000. Experimental tests of sex-allocation theory in plants. *Trends Ecol. Evol.* 15: 227-232.
- CARRANZA, J. 1996. Sexual selection for male body mass and the evolution of litter size in mammals. *Am. Nat.* 148: 81-100.
- CARRANZA, J. 2002. What did Trivers and Willard really predict? *Anim. Behav.* 63: F1-F3.
- CARRANZA, J. y P. FERNÁNDEZ-TOLEDO. Fisherian sex allocation under Trivers-Willard conditions. (En preparación)
- CARRANZA, J. Sex allocation within broods: the intrabrood sharing-out hypothesis. (En preparación)
- CHARNOV, E.L. 1979. The general evolution of patterns of sexuality: Darwinian fitness. *Am. Nat.* 113: 465-480.
- CHARNOV, E.L., et al. 1981. Sex ratio evolution in a variable environment. *Nature* 289: 27-33.
- CHARNOV, E.L. 1982. *The theory of sex allocation*. Princeton University Press, Princeton.
- CLARK, A.B. 1978. Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate. *Science* 201: 163-165.
- CLARK, A.B. y WILSON, D.S. 1981. Avian breeding adaptations: Hatching asynchrony, brood reduction and nest failure. *Q. Rev. Biol.* 56: 253-277.
- CLUTTON-BROCK, T.H. 1984. Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *Am. Nat.* 123: 212-229.
- CLUTTON-BROCK, T.H. 1986. Sex ratio variation in birds. *Ibis* 128: 317-329.
- CLUTTON-BROCK, T.H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton Univ. Press., Princeton.
- CLUTTON-BROCK, T.H., ALBON, S.D. y GUINNESS, F.E. 1984. Maternal dominance, breeding success, and birth sex ratios in red deer. *Nature* 308: 358-360.
- CLUTTON-BROCK, T.H., ALBON, S.D. y GUINNESS, F.E. 1986. Great expectations: Maternal dominance, sex ratios and offspring reproductive success in red deer. *Anim. Behav.* 34: 460-471.
- CLUTTON-BROCK, T.H. y GODFRAY, H.C.J. 1991. Parental investment. En J.R. Krebs y N.B. Davies, eds: *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. pp. 234-262. Blackwell, Oxford.
- CLUTTON-BROCK, T.H. y VINCENT, A.C.J. 1991. Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature* 351: 58-60.

- 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, Londres.
- DAWKINS, R. 1976. The Selfish Gene. Oxford University Press, Oxford.
- DAWKINS, R. y CARLISTE, T.R. 1976. Parental Investment, mate desertion and a fallacy. *Nature* 262:131-133.
- DRUMMOND, H. y GARCÍA, C.C. 1989. Food shortage influences sibling aggression in the blue-footed booby. *Anim. Behav.* 37: 806-819.
- EDWARDS, T.C. JR., M.W. COLLOPY, K. STEENHOF y KOCKERT M.N. 1988. Sex ratios of fledging golden eagles. *Auk* 105: 793-796.
- EISENBERG, J. 1981. The mammalian radiations. University of Chicago Press, Chicago.
- FERNÁNDEZ-LLARIO, P., CARRANZA, J. y MATEOS-QUESADA, P. 1999. Sex allocation in a polygynous mammal with large litters: the wild boar. *Anim. Behav.* 58: 1079-1084.
- FESTA-BIANCHET, M. 1996. Offspring sex ratio studies of mammals: Does publication depend upon the quality of the research or the direction of the results? *Ecoscience* 3: 42-44.
- FISHER, R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford University Press, Oxford.
- FLINT, A.P.F., ALBON, S.D., LOUDON, A.S.I. y JABBOUR, H.N. 1997. Behavioural dominance and corpus luteum function in red deer *Cervus elaphus*. *Hormones and Behaviour*. 31: 296-304.
- FRANK, S.A. 1987. Individual and population sex allocation patterns. *Theor. Popul. Biol.* 31: 47-74.
- FRANK, S.A. 1990. Sex allocation theory for birds and mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 13-55.
- FUJIOKA, M. 1985a. Sibling competition and siblicide in asynchronously hatching broods of the cattle egret *Bubulcus ibis*. *Anim. Behav.* 33: 1218-1242.
- FUJIOKA, M. 1985b. Food delivery and sibling competition in experimentally even-aged broods of the cattle egret. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 67-74.
- GALE, W.F. y DEUTSCH, W.G. 1985. Fecundity and spawning frequency of captive tessellated darters - fractional spawners. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 114: 220-229.
- GODFRAY, H.J.C. 1986. The evolution of clutch size in parasitic wasps. *Am. Nat.* 129: 221-233.
- GODFRAY, H.J.C. 1987. Genetic models of clutch size evolution in parasitic wasps. *Am. Nat.* 129: 221-233.
- GODFRAY, H.J.C. 1994. Parasitoids, Behavioural and Evolutionary Ecology. Princeton University Press, Princeton.
- GODFRAY, H.C.J. and WERREN J.H. 1996. Recent development in sex ratio studies. *Trends Ecol. Evol.* 11: 59-63
- GOMENDIO, M. 1990. The influence of maternal rank and infant sex on maternal investment trends in rhesus macaques: birth sex ratios, inter-birth intervals and suckling patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 365-375.
- GOMENDIO, M. 1991. Parent/offspring conflict and maternal investment in rhesus macaques. *Anim. Behav.* 42: 993-1005.
- GOMENDIO, M. 1994. Estrategias individuales de inversión parental. En: J. Carranza, (ed.): *Etología. Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. pp. 443-465. Publ. Univ. Extremadura, Cáceres.
- GOMENDIO, M., CLUTTON-BROCK, T.H., ALBON, S.D., GUINNESS, F.E. y SIMPSON, M.J. 1990. Contrasting costs of son and daughters and the evolution of mammalian sex ratios. *Nature* 343: 261-263.
- GROSS, M.R. y SARGENT, R.C. 1985. The evolution of male and female parental care in fishes. *Am. Zool.* 25: 807-822.
- HAMILTON, W.D. 1964. The genetical theory of social behaviour: I-II. *J. Theor. Biol.* 7: 1-52.
- HAMILTON, W.D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-488.
- HARDY, I.C.W. 1997. Possible factors influencing vertebrate sex ratios: an introductory overview. *Applied Animal Behaviour Sc.* 51:217-241.
- HARPER, A.B. 1986. The evolution of begging: Sibling competition and parent-offspring conflict. *Am. Nat.* 128: 99-114.
- HARPER, J.L., LOVELL, P.H., y MOORE K.G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1: 327-356.
- HOUSTON, A.I. y DAVIES, N.B. 1985. The evolution of cooperation and life history in the dunnock *Prunella modularis*. En Sibley, R.M. y Smith, R.D. (eds.): *Behavioural Ecology*. pp. 471-487. Blackwell Sci. Pub., Oxford.
- JOHNSTON, M.O., DAS, B. y HOCH, W.R. 1998. Negative correlation between male allocation and rate of self-fertilization in a hermaphroditic animal. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 95: 617-620.
- KAPLAN, R.H. y COOPER, W.S. 1984. The evolution of developmental plasticity in reproductive characteristics: an application of the "adaptive coin flipping" principle. *Am. Nat.* 123: 393-410.
- KEENLEYSIDE, M.H.A. 1983. Mate desertion in relation to adult sex ratio in the biparental cichlid fish *Heterotilapia multispinosa*. *Anim. Behav.* 31: 683-688.
- LACK, D. 1947. Darwin's Finches. Cambridge Univ. Press, New York.
- LACK, D. 1966. Population Studies of Birds. Clarendon Press, Oxford.
- LAZARUS, J. e INGLIS, I.R. 1978. The breeding behaviour of the pink-footed goose: Parental care and vigilant behaviour during the fledging period. *Behaviour* 65: 62-88.
- LAZARUS, J. e INGLIS, I.R. 1986. Shared and unshared parental investment, parent-offspring conflict and brood size. *Anim. Behav.* 34: 1791-1804.
- LE MESURIER, A.D. 1987. A comparative study on the relationship between host size and brood size in *Apanteles* spp. (Hymenoptera: Braconidae). *Ecol. Ent.* 12: 383-393.
- LESSELS, C.M. and AVERY, M.I. 1987. Sex ratio in species with helpers at the nest: some modifications of the repayment model. *Am. Nat.* 129: 610-620.
- LLOYD, D.G. 1987. Selection of offspring size at independence and other size-versus-number strategies. *Am. Nat.* 129: 800-817.
- MACNAIR, M.R. y PARKER, G.A. 1978. Models of parent-offspring conflict. II. Promiscuity. *Anim. Behav.* 26: 111-122.
- MACNAIR, M.R. y PARKER, G.A. 1979. Models of parent-offspring conflict. III. Intra-brood conflict. *Anim. Behav.* 27: 1202-1209.
- MAGRATH, R.D. 1989. Hatching asynchrony and reproductive success in the blackbird. *Nature* 339: 536-538.
- MAY, R.M. y RUBENSTEIN, D.I. 1985. Mammalian reproductive strategies. En C.R. Austin y R.V. Short (eds.): *Reproduction in mammals; IV reproductive fitness*. pp. 1-23. Cambridge Univ. Press., Cambridge.
- MAYNARD-SMITH, J. 1977. Parental investment - a prospective analysis. *Anim. Behav.* 25: 1-9.
- MAYNARD-SMITH, J. 1978. The Evolution of Sex. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- McGINLEY, M.A., TEMME, D.H. y GEBER, M.A. 1987. Parental investment in offspring in variable environments: theoretical and empirical considerations. *Am. Nat.* 130: 370-398.
- McNAMARA, J.M., SZÉKELY, T. WEBB, J.M., y HOUSTON, A.I. 2000. A Dynamic game-theoretic model of parental care. *J. Theor. Biol.* 205: 605-623.
- METCALF, R.A. 1980. Sex ratios, parent-offspring conflict, and local competition for mates in the social wasps *Polistes metricus* and *Polistes variatus*. *Am. Nat.* 116: 642-654.
- MICHIELS, N.K. 1998. Mating conflicts and sperm competition in simultaneous hermaphrodites. En Birkhead, T.R. y Møller, A.P. (eds.): *Sperm Competition and Sexual Selection*. pp. 219-254. Acad. Press, London.
- O'CONNOR, R.J. 1978. Brood reduction in birds: Selection for fratricide, infanticide and suicide. *Anim. Behav.* 26: 79-96.
- PARKER, G.A. 1985. Models of parent-offspring conflict. V. Effects of the behaviour of two parents. *Anim. Behav.* 33: 519-533.
- PARKER, G.A. y MACNAIR, M.R. 1978. Models of parent-offspring conflict. I. Monogamy. *Anim. Behav.* 26: 97-110.
- PARKER, G.A. y MACNAIR, M.R. 1979. Models of parent-offspring conflict. IV. Suppression: Evolutionary retaliation of the parent. *Anim. Behav.* 27: 1210-1235.
- PARKER, G.A. y MOCK, D.W. 1987. Parent-offspring conflict over clutch size. *Evol. Ecol.* 1: 161-174.
- PARKER, G.A., BAKER, R.R. y SMITH, J. 1972. The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *J. Theor. Biol.* 36: 529-553.

- PERRONE, M. y ZARET, M. 1979. Parental care patterns of fishes. *Am. Nat.* 113: 351-361.
- PETERS, R.H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- PIANKA, E.R. 1976. Natural selection of optimal reproduction tactics. *Am. Zool.* 16: 775-784.
- RANDERSON, J.P. y HURST, L.D. 2001. The uncertain evolution of the sexes. *Trends Ecol. Evol.* 16: 571-579.
- RALLS, K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *Am. Nat.* 111: 917-938.
- RATCLIFFE, L.M. 1974. Nest defence behavior in the lesser snow goose. B. Sc. Thesis, Queens University, Kingston, Ontario.
- REDONDO, T. y CARRANZA, J. 1989. Offspring reproductive value and nest defense in the magpie (*Pica pica*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5: 369-378.
- RUTOWSKI, R.L., NEWTON, M. y SCHAEFER, J. 1983. Interspecific variation in the size of the nutrient investment made by male butterflies during copulation. *Evolution* 37: 708-713.
- RYDER, J.P. 1983. Sex ratio and egg sequence in Ring Billed gulls. *Auk* 100: 726-729.
- SANZ, J.J. 2000. Experimentally reduced male attractiveness increases parental care in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Behav. Ecol.* 12: 171-176.
- SHINE, R. 1999. Why is sex determined by nest temperature in many reptiles? *Trends Ecol. Evol.* 14: 186-189.
- SILK, J.B. 1984. Local resource competition and the evolution of male-biased sex ration. *J. Theor. Biol.* 108: 203-213.
- SLAGSVOLD, T., SANDVIK, J., ROFSTAD, G., LORENTSEN, O. y HUSBY, M. 1984. On the adaptive value of intraclutch egg-size variation in birds. *Auk* 101: 685-697.
- SMITH, C.C. y FRETWELL, S.D. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *Am. Nat.* 108: 499-506.
- STAMPS, J., CLARK, A., ARROWOOD, P. y KUS, B. 1985. Parent-offspring conflict in budgerigards. *Behaviour* 94: 1-39.
- THORNHILL, R. 1981. *Panorpa* (Mecoptera: Panorpidae) scorpionflies. Systems for understanding resource-defence polygyny and alternative male reproductive effort. *Ann. Rev. Ecol.* 12: 355-386.
- THORNHILL, R. 1986. Relative parental contribution of the sexes to offspring and the operation of sexual selection. En M. Nitecki y J. Kitchell (eds.): *The Evolution of Behaviour*. pp. 10-35. Oxford Univ. Press, Oxford.
- THORNHILL, R. y ALCOCK, J. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- TRIVERS, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (ed.): *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. pp. 136-179. Aldine, Chicago.
- TRIVERS, R.L. 1974. Parent-offspring conflict. *Amer. Zool.* 14: 249-264.
- TRIVERS, R.L. 1985. *Social Evolution*. Benjamin Cummings, Menlo Park.
- TRIVERS, R.L. y HARE, H. 1976. Haplodiploidy and the evolution of social insects. *Science* 191: 249-263.
- TRIVERS, R.L. y WILLARD, D.E. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-92
- VELANDO, A., GRAVES, J. y ORTEGA-RUANO, J.E. 2002. Sex ratio in relation to timing of breeding, and laying sequence in a dimorphic seabird. *Ibis* 144: 9-16.
- WEBB, J.M., HOUSTON, A.I., MCNAMARA, J.M. y SZÉKELY, T. 1999. Multiple patterns of parental care. *Anim. Behav.* 58: 983-993.
- WERREN, J.H. 1980. Sex ratio adaptation to local mate competition in a parasitic wasp. *Science* 208: 1157-1159.
- WILEY, R.H. y POSTON, J. 1996. Indirect mate choice, competition for mates, and coevolution of the sexes. *Evolution* 50: 1371-1381.
- WILLIAMS, G.C. 1966a. Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.* 100: 687-690.
- WILLIAMS, G.C. 1966b. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton Univ. Press., Princeton.
- WILLIAMS, G.C. 1979. The question of adaptive variation in sex ratio in outcrossed vertebrates. *Proc. R. Soc. Lond. B* 205: 567-580.
- WITTENBERGER, J.F. 1979. The evolution of mating systems in birds and mammals. En P. Master y J. Vanderburgh (eds.): *Handbook of Behavioural Neurobiology: Social behaviour and Communication*. pp. 271-349. Plenum Press, New York.
- WRIGHT, J. y CUTHILL, I. 1989. Manipulation of sex differences in parental care. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25: 171-181.

## Lecturas recomendadas

- (1) CLUTTON-BROCK, T.H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton Univ. Press., Princeton. Es la revisión más completa sobre cuidado parental. Recoge todas las teorías y evidencias hasta esa fecha.
- (2) CARRANZA, J. 1994. *Etología. Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Publ. Univ. Extremadura, Cáceres. Es un libro sobre comportamiento animal en español para estudiantes universitarios, que incluye dos capítulos de Montserrat Gomendio sobre cuidado parental, además de otros relacionados con el tema.
- (3) ANDERSSON, M.A. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton. Es una revisión sobre selección sexual, que puede ser de utilidad como marco dentro del cual comprender la evolución del cuidado parental.