

Capítulo 15: EVOLUCIÓN DE LOS SISTEMAS DE APAREAMIENTO

Juan José Sanz

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA EVOLUTIVA, MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES (CSIC)

José Gutiérrez Abascal 2, 28006-Madrid. E-mail: sanz@mncn.csic.es

Diferencias entre especies con reproducción sexual en los sistemas de apareamiento pueden estar relacionadas con diferencias en limitaciones o restricciones fisiológicas y ecológicas. En este capítulo se describe como algunas de estas limitaciones han influido en la evolución de los distintos sistemas de apareamiento. Los sistemas de apareamiento se pueden clasificar de acuerdo al número de parejas que se obtienen de forma más o menos simultánea. Así tenemos especies monógamas, en donde un macho se empareja con una sola hembra, especies polígamas (poligínicas o poliándricas), donde un sexo se empareja con varios individuos del otro sexo, y especies promiscuas, que en realidad sería una mezcla de poliginia y poliandria. Estos tipos de estrategias reproductoras se pueden encontrar en distintas poblaciones de la misma especie o incluso en distintos individuos de la misma población. Sin embargo, no debemos olvidar que estas son estrategias de apareamiento comportamental o social y puede ser que no se correspondan con el sistema de apareamiento desde el punto de vista genético. Los principales factores ecológicos que determinan los sistemas de apareamiento en especies con reproducción sexual son la distribución espacio-temporal de los recursos y de uno de los dos sexos (generalmente las hembras). El conflicto sexual entre machos y hembras, por el cual cada individuo pretende maximizar su eficacia biológica, ha sido una pieza clave en la evolución de los distintos sistemas de apareamiento. Por último, destacar que el tipo de cuidado parental requerido para obtener la mayor eficacia biológica influye en gran medida en el sistema de apareamiento realizado por los individuos.

Introducción

Como todo ecólogo evolutivo sabe, el principal objetivo de cualquier organismo (o genotipo) es reproducirse, ya que la selección natural operando a nivel del individuo favorecerá a aquellos que sobrevivan e incorporen un mayor número de descendientes a las siguientes generaciones (Roff 1992, Stearns 1992). Por consiguiente, debemos esperar una alta competencia entre individuos de la misma especie en cualquier aspecto relacionado con el comportamiento reproductor. Las diferentes especies de organismos han combinado de manera muy diversa los rasgos de las estrategias vitales que pueden afectar a su eficacia biológica, lo que ha dado lugar a una gran variedad de estrategias reproductoras y sistemas de apareamiento a lo largo de la evolución (Emlen y Oring 1977). Para estudiar los distintos tipos de estrategias de apareamiento en especies con reproducción sexual debemos partir desde una perspectiva evolutiva en la cual la selección natural opera a nivel del genoma del individuo (Hamilton 1964).

En especies en las que la descendencia se obtiene por medio de reproducción sexual, existe un primer paso: la búsqueda de una pareja adecuada para obtener la mayor descendencia posible con la mejor calidad y la mayor viabilidad. Los sistemas de apareamiento en el reino animal fueron discutidos desde un punto de vista evolutivo por primera vez por Darwin. Darwin (1871) considerando la existencia de una competencia entre los distintos indivi-

duos de una población o especie a la hora de reproducirse, introdujo el concepto de selección sexual (ver Capítulo 13). Cuando uno de los dos sexos (generalmente, las hembras) invierte más en reproducción que el otro, aparece como un factor limitante, el resultado es un aumento en la competencia entre los miembros del segundo sexo (machos) por el acceso a algún individuo del sexo que más invierte. Las hembras no son el factor limitante porque la razón de sexos esté sesgada hacia los machos en la población, sino por lo que se denomina la razón de sexos operativa (Emlen y Oring 1977), es decir, el promedio de hembras que pueden ser fertilizadas por los machos activamente sexuales en un determinado momento. Las hembras podrán seleccionar al macho más atractivo, es decir, el que presenta caracteres sexuales secundarios más vistosos (cuernos, plumaje, canto, etc.), o aceptar pasivamente al macho vencedor en las luchas con los otros machos, ya que en ambos casos está demostrando que es un macho de calidad, que presenta un buen estado de salud, por lo cual es el mejor progenitor posible entre los machos disponibles para esa hembra. Las señales o pistas que las hembras prefieren en los machos se han interpretado como atributos que tienden a indicar cualidades de un “buen padre” y/o atributos que indican que el individuo porta “buenos genes”. Investigaciones teóricas y empíricas han sugerido que la selección de un “buen padre” o de unos “buenos genes” pueden haber operado en muchas especies de animales (Møller 1994, Kirkpatrick 1996). Por consiguiente, la selección sexual aparece por la elección

de la hembra hacia un macho que le confiere un beneficio directo (buenos genes para la descendencia) o indirecto (por ejemplo, cuidado parental o territorio de calidad adecuada) en su eficacia biológica, o por la competencia entre machos que favorece a determinados fenotipos (Andersson 1994, Møller 1994). Este es un primer concepto que debemos tener claro para comprender cómo han evolucionado los distintos sistemas de apareamiento. Desde que esta idea fue propuesta, el desarrollo de la genética ha permitido un mejor conocimiento de cómo han evolucionado los distintos sistemas de apareamiento (Fisher 1930, Williams 1966, Hamilton 1967, Trivers 1972).

En especies con sexos separados, la fertilización del gameto femenino es el siguiente paso necesario en el proceso de apareamiento. Imaginemos una situación en la que las hembras y los machos no presentan ninguna preferencia espacial o sexual a la hora de reproducirse. En términos evolutivos, esta situación puede cambiar al aparecer individuos que varían su comportamiento para intentar aumentar su eficacia biológica o éxito reproductor. Estos individuos pueden hacerlo, bien por medio de un aumento del número de encuentros con individuos del sexo opuesto, bien por reducir la presencia de individuos de su mismo sexo en un área determinada (territorio), o bien, por un aumento de la protección hacia la pareja o la descendencia. El éxito reproductor de estos individuos, que está directamente relacionado con su eficacia biológica, dependerá en parte de la respuesta del resto de individuos de su misma especie hacia su comportamiento, y en particular de la respuesta de los individuos del otro sexo. Bajo ciertas restricciones ambientales o filogenéticas, puede que alguno de estos comportamientos sea más efectivo y que si es realizado por varios individuos puede desplazar a los otros comportamientos presentes en la población. Maynard Smith y Price (1973) definieron tales comportamientos como estrategias evolutivamente estables. La clave de estas estrategias es su dependencia del comportamiento de los individuos de la misma especie y de su resistencia a la invasión de individuos que utilizan comportamientos menos beneficiosos, desde el punto de vista de la eficacia biológica. Podemos pues definir y categorizar los distintos sistemas de apareamiento en términos de estrategias adoptadas por hembras o machos, porque estas estrategias son evolutivamente estables.

En especies que presentan reproducción sexual las estrategias utilizadas para maximizar la eficacia biológica de los individuos pueden diferir entre ambos sexos. En este marco evolutivo, el sistema de apareamiento de un organismo ha sido definido como "cualquier estrategia comportamental empleada para conseguir una o varias parejas con el fin último de obtener descendencia" (Emlen y Oring 1977, Davies 1991). El estudio de los sistemas de apareamiento incluye la manera de obtener pareja, el número de emparejamientos, la presencia y características del vínculo de pareja que se establece y el tipo de cuidado parental dado por cada uno de los miembros de la pareja (Emlen y Oring 1977, Davies 1991, Carranza 1994).

Restricciones fisiológicas en la evolución de los sistemas de apareamiento

Las especies de animales que se reproducen sexualmente presentan una inversión desigual en gametos por parte de cada uno de los sexos (Trivers 1972). Este fenómeno se ha denominado anisogamia. Esta restricción fisiológica es importante para comprender la evolución de las estrategias de apareamiento en especies con reproducción sexual. Por un lado, las hembras producen pocos gametos inmóviles que se caracterizan por suponer una fuerte inversión desde el punto de vista energético o nutricional. Por otro lado, los machos tienen una producción enormemente elevada de gametos muy móviles y de escaso tamaño, que son energética o nutricionalmente mucho menos costosos de producir. Esta diferencia intersexual provoca la existencia de una competencia entre los machos por obtener alguno de los gametos femeninos. El resultado es que los machos que puedan mejorar la búsqueda y obtención de los gametos femeninos serán favorecidos por la selección natural, es decir, obtendrán potencialmente una mayor descendencia. Las estrategias de las hembras, por el contrario, han evolucionado hacia un aumento de las probabilidades de supervivencia del óvulo, huevo o embrión durante su desarrollo. Esto debe de ser el resultado de la fuerte inversión realizada por las hembras en cada gameto producido. El resultado evolutivo es una diferencia entre sexos en la producción de gametos debido a una selección divergente, es decir, para cada sexo un avance adquirido hace más beneficioso nuevos cambios en la misma dirección ya abierta que en cualquier otra nueva.

Esta asimetría entre hembras y machos nos ofrece un escenario de conflicto entre sexos ("la batalla de los sexos") en el que las presiones selectivas difieren entre ambos. Lo que puede maximizar la eficacia biológica de una hembra no tiene porque coincidir necesariamente con lo que es mejor para un macho emparejado con ella. Por un lado, la eficacia biológica que puede obtener una hembra está limitada por el número de gametos que es capaz de producir, y por lo tanto las hembras han de elegir con mucho acierto el o los machos que van a fertilizar a sus gametos. Por otro lado, la eficacia biológica que puede obtener un macho está limitada por el número de hembras que éste es capaz de fertilizar, y por lo tanto los machos han de competir entre ellos para aparearse con tantas hembras como sea posible. El objetivo último por parte de cada sexo será obtener el máximo beneficio (aumento de la fecundidad y menor reducción de sus probabilidades de supervivencia) de cada apareamiento realizado. El beneficio que se puede obtener en cada intento reproductor dependerá de las condiciones ambientales e individuales (por ejemplo: edad, estado de salud, etc.; ver Capítulo 8). Cada individuo intentará obtener el máximo éxito reproductor con la mínima inversión y también intentará que el individuo emparejado con él invierta lo máximo posible. Debido a que las hembras tienen una reducción en la posibilidad de producir descendientes, se ven obligadas a conseguir que el macho invierta lo máximo posible en

éstos. Este balance dependerá de los beneficios y costes de la inversión realizada en la reproducción (Roff 1992, Stearns 1992). Los beneficios de la reproducción descansan en un aumento del crecimiento, supervivencia y futuro éxito reproductor de la descendencia presente. Por otro lado, los costes de la reproducción descansan en una reducción de la probabilidad de supervivencia y fecundidad futura de los adultos reproductores (ver Capítulo 8). Las diferentes estrategias adoptadas por los individuos presentarán unos costes y beneficios cuantificables en términos de eficacia biológica, pero no todos los individuos podrán adoptar la estrategia más beneficiosa debido a la existencia de las restricciones fisiológicas.

La mayor inversión por descendiente realizada por las hembras es aún más acentuada en aquellas especies en las cuales se da cuidado parental por parte de éstas durante el desarrollo del embrión (gestación) o tras su nacimiento (lactancia). Esta sería otra restricción fisiológica en la evolución de las estrategias de apareamiento muy importante en el caso de los mamíferos. Como hemos visto, los machos pueden fecundar un mayor número de gametos femeninos de los que las hembras son capaces de producir. Desde el punto de vista del macho, éste deberá estar seguro que la descendencia que va a cuidar es realmente suya para no invertir en individuos que no son sus hijos. Para ello, en muchas especies de animales, los machos realizan una vigilancia sobre las hembras durante el periodo fértil para evitar cópulas con otro macho ajeno a la pareja. Por ejemplo, se ha podido comprobar que a nivel específico en aves, los machos participan más en distintos aspectos del cuidado parental de la descendencia al aumentar la certeza de paternidad de los pollos que cuidan (Møller y Cuervo 2000). En contrapartida, debido a la mayor inversión que realizan las hembras en cada gameto producido, se espera que éstas tiendan a desarrollar preferencias de apareamiento mucho más fuertes que los machos y a ser más selectivas a la hora de escoger un macho para obtener descendencia. Las hembras reciben no sólo beneficios directos, como puede ser la obtención para su descendencia de unos genes de la mejor calidad posible, sino también beneficios indirectos (territorio o determinado cuidado parental compartible o no), que potencialmente aumentan su supervivencia y/o fecundidades presente y futura. Las hembras que se aparean con un único macho, ya sea de forma monógama o poligínica, son vulnerables al abandono por parte del macho una vez que la reproducción ya está en curso. Por esto la elección de un macho adecuado es fundamental para la eficacia biológica de la hembra.

Restricciones ecológicas en la evolución de los sistemas de apareamiento

Las principales restricciones ecológicas que afectan a la aparición de los distintos sistemas de apareamiento se pueden agrupar en dos tipos: la distribución espacial de los recursos, y la disponibilidad o distribución espacial y temporal de los individuos con los que emparejarse.

Distribución espacial de los recursos

Cuando determinados recursos necesarios durante la reproducción están distribuidos de manera uniforme en el medio ambiente, existe una baja probabilidad de monopolizarlos por parte de los individuos. Cuando estos recursos son suficientemente abundantes y estables temporalmente se produce la defensa de los territorios. Con la aparición de los territorios, los miembros de una población reproductora tienden a dispersarse en busca de otros territorios no ocupados y esto conlleva un descenso en la probabilidad de aparearse con más de un individuo. Además, la selección sexual se minimiza y la eficacia biológica de las hembras se maximiza por presentar un cuidado biparental de la descendencia. En esta hipotética situación se dice que el potencial de monogamia es alto para esta especie (Fig. 1a).

Sin embargo, cuando los recursos necesarios para la reproducción están distribuidos de una forma más o menos agregada, generalmente los machos suelen ser capaces de defender las zonas o parches con mejores recursos (Fig. 1b). En esta situación se potencia la posibilidad de monopolizar a varias hembras por parte de unos pocos machos. Esto se produce porque algunos machos serán capaces de controlar más y mejores recursos que otros, lo cual afectará al proceso de elección de la pareja. En esta situación la selección sexual y la varianza en éxito reproductivo entre los individuos de una población reproductora se incrementa. El resultado final bajo este escenario es la poligamia. Estos recursos limitantes y necesarios para obtener un adecuado éxito reproductor pueden ser el alimento, lugares apropiados para dar un cuidado parental adecuado a la descendencia (madrigueras o nidos), zonas de paso para los individuos en donde la probabilidad de encuentros con individuos del otro sexo es mayor, o abundancia de los recursos que el macho ofrece a la hembra que actúan aumentando su "atractivo".

Los individuos que defienden estos recursos esenciales para la reproducción suelen ser los machos. La elección de las hembras estará influida tanto por la calidad del macho que defiende los recursos, como por la calidad de los recursos que éste defiende ante otros machos. La poligamia se verá favorecida por un aumento de la varianza de la calidad de los recursos defendidos por el macho. Este sistema de apareamiento será una estrategia ventajosa para las hembras sólo si los beneficios directos genéticos y de recursos defendidos por el macho son mayores que los costes que se producen por la generalizable falta de cuidado parental compartible por parte del macho. Otro coste importante de la poligamia se deriva de la interferencia que puede producirse entre las hembras apareadas con un mismo macho.

Cuanto menos uniforme y más concentrados se encuentren los recursos en el medio, más frecuente será la aparición de estrategias de poligamia (Orians 1969). La calidad de estos recursos (alimento, territorio, nido, etc.) será lo que determine el número de apareamientos que el sexo que los monopoliza puede realizar (Orians 1969). Una hembra que se aparee con el sexo que monopoliza

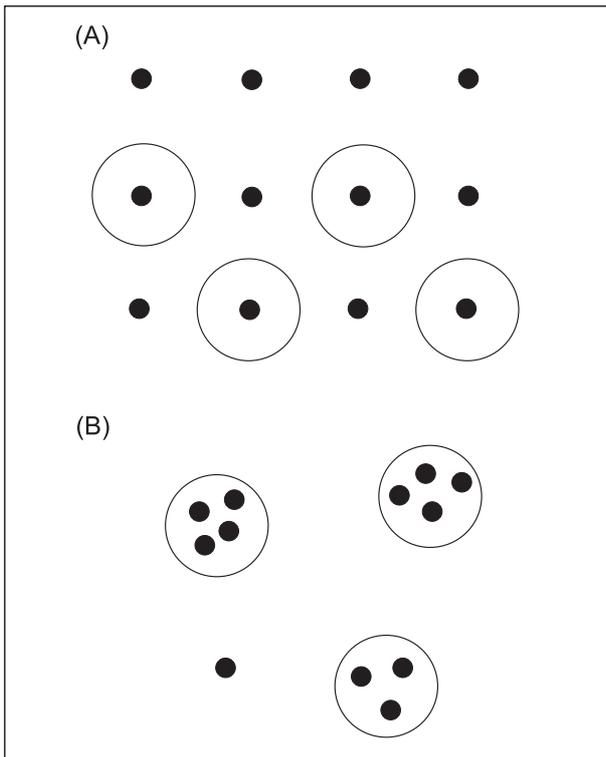


Figura 1. Representación gráfica de la importancia de la distribución espacial de los recursos en las estrategias de apareamiento. Los puntos representan los recursos (alimento, lugares de nidificación) y los círculos representan el territorio defendido por los machos. En la figura (A) se representa una distribución homogénea de los recursos que presenta un alto potencial de monogamia, mientras que en (B) se representa una distribución agregada de los recursos que favorece un alto potencial de poligamia.

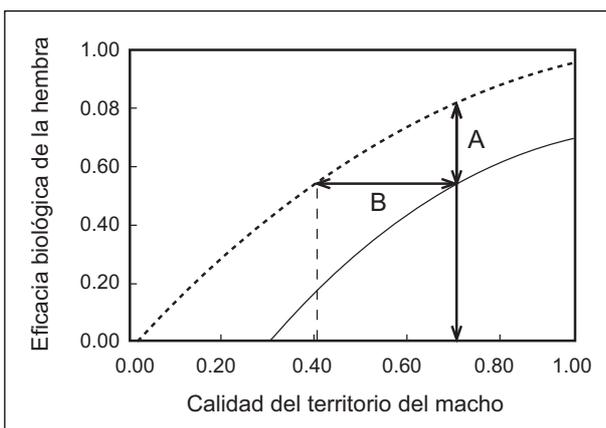


Figura 2. Representación gráfica del modelo denominado "umbral de la poliginia" (Orians 1969). Las curvas representan la relación entre la eficacia biológica de las hembras y la calidad del territorio de los machos en parejas monógamas (línea discontinua) y polígamas (línea continua). En el modelo, una hembra presenta una reducción en su eficacia biológica (doble fecha con letra A) al pasar a ser una hembra secundaria, comparado con la situación en la que ella se emparejara con un macho monógamo. La doble fecha con letra B representa el umbral de poliginia a partir del cual una hembra debería elegir un macho ya emparejado previamente. Dibujado a partir del modelo original en Orians (1969).

estos recursos (macho) y que ya se ha apareado con otros individuos, ha de obtener al menos el mismo beneficio que si se aparease con un individuo no emparejado previamente y que defiende peores recursos o territorios (Fig. 2, Orians 1969).

Finalmente, la abundancia de los recursos tiene un efecto directo sobre el cuidado parental y, por lo tanto, en el tipo de sistema de apareamiento. Si ciertos recursos son muy abundantes, entonces uno de los dos individuos de la pareja (generalmente la hembra) puede proporcionar todo el cuidado que la descendencia en curso requiere, y el otro miembro de la pareja (macho) no aporta ningún tipo de cuidado parental. En esta situación, la gran abundancia de alimento favorecerá la poligamia, pues el macho estará libre para realizar nuevos apareamientos. En el caso contrario, es decir, cuando los recursos son escasos, difíciles de obtener o que se requiera a los dos miembros de la pareja para obtenerlos, ambos son necesarios para proporcionar el cuidado parental compatible para sacar la descendencia adelante. En esta situación se favorecerá la monogamia.

Distribución espacial y temporal de las hembras

En algunas especies con reproducción sexual, no son los recursos, sino los miembros de uno de los sexos, generalmente las hembras, los que se distribuyen de forma agregada en el medio ambiente. En estos casos, la utilización del espacio por parte de las hembras no proporciona un lugar o recurso defendible para los machos, y éstos optan por seguir o defender a varias hembras agregadas, que reciben el nombre de harenes. Por lo tanto, si las hembras agregadas son defendibles por un macho, se debe esperar que éste acumule hembras y las defienda activamente ante otros machos. En definitiva, la distribución espacial de las hembras puede determinar el sistema de apareamiento.

Cuando el macho no proporciona cuidado parental a la descendencia, las hembras pueden convertirse en el recurso a defender por los machos, como es el caso de muchos mamíferos. En esencia, el conflicto entre machos y hembras sugiere que los machos deben maximizar el número de apareamientos con las hembras, y éstas deben maximizar el acceso a ciertos recursos. Que los machos puedan obtener descendencia con diferentes hembras, dependerá, no sólo de la distribución espacial de las hembras, sino también de la relación coste-beneficio de vivir en grupos para esas hembras. Por otro lado, un tercer factor que afectará a la presencia de grupos de hembras que pueden ser defendidas por un macho, es el riesgo de depredación. Las hembras se pueden juntar en grupos debido a los beneficios obtenidos a la hora de defenderse contra depredadores.

En otros casos, la disponibilidad temporal de las hembras es lo que determina la evolución de determinados sistemas de apareamiento. Si todas las hembras de una población son receptivas al mismo tiempo, los machos tendrán pocas probabilidades de poder fecundar varias hembras a la vez. En esta situación, y siempre que las

hembras sean sexualmente activas en un periodo de tiempo corto, se verá potenciada la monogamia. Cuando las distintas fases en el apareamiento entre un macho y una hembra han tenido lugar (cortejo y fecundación), pocas hembras estarán disponibles para ese macho. Este sería el caso de muchas especies de anuros que presentan un corto periodo favorable para realizar la fecundación de los huevos. Sin embargo, cuanto mayor sea la asincronía en el periodo fértil de las hembras, el potencial para conseguir varias hembras por parte de los machos se incrementa. En especies en las cuales ambos sexos contribuyen al cuidado parental de la descendencia, es decir, presentan un cuidado parental compartido, para que exista un sistema de apareamiento polígamo sucesivo se necesita un desfase en la asincronía en el periodo fértil por parte de las hembras.

Otro factor que puede afectar a la evolución de distintos sistemas de apareamiento es la razón o frecuencia de sexos presente en la población. Así, algunos autores han sugerido que si el número de hembras es mayor que el de machos, entonces los machos no pueden monopolizar más que una hembra y se verá favorecido un sistema de apareamiento monógamo, siempre que las hembras sean relativamente sincrónicas a la hora de entrar en celo. En el caso de asincronía en el celo entre hembras, si el número de hembras excede un determinado umbral es esperable que aparezca un sistema de apareamiento poligínico. Si el número de machos excede al de hembras, por el contrario, aparecerá un sistema de apareamiento poliándrico. En muchos casos en los que la razón de sexos está sesgada hacia los machos, gran parte de ellos son excluidos de la reproducción por los machos dominantes y el sistema puede ser monógamo o poligínico. La importancia de la frecuencia de sexos en una población sobre la evolución de los sistemas de apareamiento, depende en gran medida de la distribución espacial y temporal del sexo más escaso, que suelen ser las hembras. Sin embargo, muchas especies que presentan una estrategia polígama presentan una razón de sexos muy similar, por lo que se ha sugerido que la razón de sexos no sería uno de los factores que determinan el sistema de apareamiento.

Estos serían los principales factores ecológicos que afectan a la evolución de los distintos sistemas de apareamiento. No obstante, aunque las condiciones ecológicas favorezcan la aparición de un determinado sistema de apareamiento, no debemos olvidar que otros factores comportamentales o fisiológicos, como puede ser el tipo de cuidado parental necesario, pueden no favorecer la aparición de un determinado sistema de apareamiento, a pesar de que las condiciones ecológicas lo favorezcan. Además, los factores ecológicos tienen una gran influencia en el tipo de cuidado parental que presentan las especies, a veces ambos miembros de la pareja cuidan a la descendencia, o bien lo hace uno solo de ellos, o incluso no presentan cuidado parental por ninguno de los dos miembros de la pareja. Por esto, el tipo de cuidado parental puede ser decisivo en la determinación del sistema de apareamiento en cada especie.

Sistemas de apareamiento

Tradicionalmente se han clasificado los sistemas de apareamiento de acuerdo al número de parejas que obtiene generalmente el macho por unidad de tiempo o temporada reproductora. Aunque solamente existen dos sexos diferenciados, se conoce una considerable variedad de comportamientos encaminados a provocar la fusión de los gametos. Los sistemas de apareamiento de los animales, que como hemos dicho antes están íntimamente ligados al tipo de cuidado parental, se pueden clasificar dentro de las siguientes principales categorías: monogamia, poligamia (poliginia, poliandria) y promiscuidad (Tabla 1). Estas categorías representan una clasificación grosera de los distintos tipos de sistemas de apareamiento. Es importante recordar que gracias a diversas técnicas moleculares que nos permiten determinar con exactitud la paternidad de la descendencia, se ha podido constatar que muchas veces el sistema de apareamiento comportamental o social no corresponde con el sistema de apareamiento desde el punto de vista genético. Es decir, puede ocurrir que aunque macho y hembra presenten un sistema de apareamiento comportamentalmente monógamo, al analizar los datos aportados por las técnicas moleculares resulte que los hijos han sido engendrados por varios machos.

Los individuos que presentan uno de estos sistemas de apareamiento, excepto el de promiscuidad, pueden pasar de uno a otro tipo de forma secuencial. Es decir, un individuo puede ser monógamo durante un largo periodo de su vida o incluso durante toda su vida, mientras que otros pueden pasar de ser monógamos a polígamos (y viceversa) en periodos reproductivos sucesivos. En muchas especies de animales con reproducción sexual, el éxito reproductivo de los machos depende del número de apareamientos que consigan.

Tabla 1

Clasificación de los sistemas de apareamiento en especies con reproducción sexual

	Un macho	Varios machos
Una hembra	Monogamia 92% de las aves, 5% de los mamíferos	Poliandria 1% de las aves, raro en mamíferos
Varias hembras	Poliginia 7% de las aves, 94% de los mamíferos	Promiscuidad Muchas especies de peces

Monogamia

En la monogamia se forma una pareja entre una hembra y un macho con un fuerte vínculo que puede ser para un solo proceso reproductor, para toda la temporada reproductora, o incluso, para toda la vida. En este sistema de apareamiento, generalmente la hembra y el macho presentan cuidado parental compartido de la descendencia. Ninguno de los dos sexos tiene la oportunidad de monopolizar a varios miembros del otro sexo, bien de forma

directa o a través del control de los recursos (por ejemplo, territorios o lugares de nidificación). En otras palabras, monógamos serán aquellos individuos que no pueden ser polígamos (ver después) y para los cuales un sistema de cuidado biparental será indispensable para maximizar la eficacia biológica de ambos miembros de la pareja. La monogamia aparece en aquellos grupos de especies de animales en los cuales las expectativas de un aumento de los beneficios obtenidos por un macho apareado con varias hembras simultáneamente o viceversa son menores que para una hembra o macho monógamos. La monogamia es el sistema de apareamiento más frecuente en el grupo taxonómico de las aves (Lack 1968, Møller 1986; descrita en un 61% de las especies) y bastante más rara (5%) en otros grupos taxonómicos, como es el caso de los mamíferos. La monogamia es más frecuente entre las aves que entre otros animales, principalmente debido a que las hembras, en este grupo taxonómico no están equipadas con un reservorio incorporado de alimento para la descendencia. El ovoparismo y la falta de endotermia durante los primeros días de vida han supuesto fuertes restricciones fisiológicas en sus estrategias reproductoras, ya que los adultos tienen que aportar costosos cuidados parentales tanto a los huevos durante el desarrollo embrionario, como a los pollos tras su nacimiento. En aves, además, el crecimiento de la descendencia es más rápido que en mamíferos, lo que hace necesaria la contribución del macho. En especies de aves monógamas se han realizado distintos experimentos en los cuales a determinadas parejas se capturaba el macho y se le impedía que colaborara con la hembra en el cuidado parental de la descendencia. Los resultados de estos experimentos sugieren que la asistencia durante el cuidado parental aportada por el macho en la fase de ceba de la nidada, incrementa sustancialmente el éxito reproductor de la hembra (Bart y Tornes 1989). Estos experimentos confirman la hipótesis presentada por Lack (1968), quien sugirió que la monogamia es el principal sistema de apareamiento entre las aves, porque "cada macho y cada hembra, en promedio, obtendrán un mayor número de descendientes si presentan un cuidado biparental de su descendencia". Esta hipótesis parece explicar la monogamia obligada que presentan algunos grupos de aves, como es el caso de las aves marinas.

La monogamia se verá reforzada por las hembras al elegir machos que no se han apareado con otras hembras simultáneamente, pues en este caso el macho deberá repartir el cuidado parental compartido entre estas hembras. En aves, la monogamia también se refuerza por la necesidad del macho a la hora de asegurar y defender un territorio de alimentación o un lugar de nidificación. Normalmente, las hembras de las aves, a la hora de emparejarse, se mueven entre territorios defendidos por los machos y eligen aparearse con aquel que presenta un territorio con las mejores condiciones o recursos suficientes para asegurar un buen éxito reproductor.

En otros grupos de animales, como es el caso de los mamíferos, el resultado evolutivo ha sido que gran parte de los cuidados a la descendencia son dados exclusivamente por la hembra durante la gestación y lactancia. La

contribución del macho durante estos periodos es menos necesaria y como resultado se favorece el cuidado uniparental y la deserción del macho, y como consecuencia, la poligamia al estar el macho libre de la mayor parte del cuidado parental requerido por la descendencia. Sin embargo, la monogamia, seguramente, es una estrategia de apareamiento más frecuente entre los mamíferos de lo que normalmente se cree, sobre todo, en poblaciones en donde los individuos están muy dispersos sobre un relativo medio ambiente uniforme. En el caso de los cánidos, felídeos o mustélidos, se presenta esta situación en la cual además los machos tienen un papel importante en el cuidado parental.

Resumiendo, la monogamia parece que ha evolucionado en aquellas situaciones en las que bien el macho o la hembra no son capaces por distintos factores ecológicos (distribución espacial y/o temporal de recursos o de hembras) de aparearse con más de un individuo del sexo opuesto, más que por el coste que le supondría aparearse con más de un individuo del sexo opuesto. En este sistema de apareamiento, la eficacia biológica de los individuos se maximizará al compartir el cuidado parental por ambos sexos de forma conjunta.

Poligamia

En esta estrategia de apareamiento, un sexo establece relaciones reproductoras de forma más o menos simultánea con más de un miembro del sexo opuesto. Si es el macho el que se aparea con varias hembras se habla de poliginia, y si es al contrario se habla de poliandria. Existen dos requisitos previos para la aparición de un sistema de apareamiento polígamo: primero, los recursos necesarios para atraer varias hembras (alimento, territorio o lugar de nidificación), o la potencialidad de acceso a más de una de ellas, deben de ser energéticamente defendibles por los machos. Varios factores ecológicos afectan al cumplimiento de este requisito, como pueden ser los patrones de distribución espacial y/o temporal de los distintos recursos, ya sean alimento, territorio o individuos del sexo opuesto. El segundo requisito es la habilidad que deben presentar los individuos para explotar el potencial ecológico para aparearse de forma polígama, la cual, depende, en gran parte, del nivel de cuidado parental que debe de aportar a su descendencia para maximizar su eficacia biológica. Con respecto a este punto, la mayoría de las especies animales que presentan poligamia son aquellas en las cuales uno de los dos sexos no suele ser necesario o estar libre de dar cuidado parental a la descendencia (Clutton-Brock 1991).

La poligamia será preferentemente una estrategia de apareamiento en aquellas especies con reproducción sexual en las que: 1) un sexo está predispuesto a dar la mayor parte del cuidado parental necesario para la descendencia (como es el caso de las hembras en la mayoría de los mamíferos), 2) los requerimientos desde el punto de vista del cuidado parental son mínimos por parte de uno de los dos sexos (como es el caso de las aves nidífugas), y 3) existe una gran abundancia de recursos enérgicos.

uticos y nutricionales que permiten a uno de los dos sexos sacar adelante la descendencia sin la ayuda del otro sexo (Orians 1969, Trivers 1972).

Poliginia

En esta estrategia de apareamiento, los machos tienen la capacidad de monopolizar a varias hembras de una forma más o menos simultánea, mientras que las hembras se aparean únicamente con un macho. Un macho puede aparearse con varias hembras a la vez (poliginia simultánea) o de forma secuencial durante la temporada reproductora (poliginia sucesiva). En la poliginia, las hembras son las que suelen encargarse de dar el cuidado parental necesario a la descendencia. En general, la poliginia aparece en especies que presentan un alto grado de dimorfismo sexual. Esta estrategia está mucho más generalizada entre los mamíferos (94%) que entre las aves (7%), probablemente debido a que en la mayor parte de las especies de mamíferos las hembras son las que se dedican al cuidado parental de la descendencia.

La poliginia se produce, (a) porque los machos defienden los recursos que las hembras necesitan, (b) porque defienden directamente a las hembras, (c) porque las hembras prefieren seleccionar un macho de entre un grupo que se está exhibiendo (lek), o (d) porque las hembras son engañadas por los machos. A continuación se va a describir cada uno de estos mecanismos.

Poliginia por defensa de los recursos. Muchas especies requieren de ciertos recursos que se encuentran disponibles en unos pocos lugares. Estos recursos pueden ser limitantes, sobre todo en la época del apareamiento y los machos pueden sacar provecho a esta situación. En este caso, un macho que defiende e impida el acceso de otros machos a uno de estos lugares con el recurso limitante, puede conseguir fecundar a las hembras que pretenden utilizarlo. Estos recursos pueden ser parches ricos en alimento o lugares idóneos para la reproducción. El número de hembras con las que un macho es capaz de aparearse dependerá tanto de los recursos defendidos por el macho como del número de hembras que sea capaz de atraer. Un lugar seguro para la adecuada maduración de los huevos es un recurso defendible para muchas especies de animales. Así, por ejemplo, en el cíclido africano *Lamprologus callipterus*, las hembras depositan los huevos en conchas vacías de caracolas, y permanecen dentro protegiendo los huevos contra depredadores hasta su eclosión. En esta especie, los machos recolectan conchas que defienden activamente, cuantas más conchas defiende un macho más hembras es capaz de atraer incrementando así su éxito reproductor (Sato 1994).

Un ejemplo clásico de este tipo de poliginia ha sido descrito para el tordo de alas rojas (*Agelaius phoeniceus*) por Holm (1973). En esta especie, los machos llegan los primeros al área de cría y se establecen en territorios que defienden. Estos territorios se caracterizan por señalar a las hembras qué zonas son las que tienen más insectos, es

decir, qué parcelas son las mejores para obtener el máximo de alimento necesario para la descendencia. Las hembras llegan al área de cría posteriormente y seleccionan el territorio que les proporciona más alimento y un lugar propicio para la nidificación. Aparentemente, las hembras seleccionan el macho más por las características de los recursos del territorio que por las características del macho. Así, potencialmente, el macho que ofrece los mejores recursos en su territorio tiene mayores probabilidades de aparearse con más de una hembra. El resultado final es que las hembras se irán estableciendo en los territorios dependiendo de la cantidad de recursos disponibles en los mismos.

Orians (1969) elaboró un modelo denominado “umbral de la poliginia”, en el cual se analiza este tipo de estrategia de apareamiento. El modelo parte de tres supuestos: primero, la poliginia aparecerá más frecuentemente cuando la calidad de los territorios defendidos por los machos sea extremadamente variable, segundo, la calidad de los territorios defendibles por los machos estará directamente relacionada con el éxito reproductivo de estos individuos, y tercero, las hembras apareadas poligínicamente con un macho deben obtener al menos un éxito reproductor tan alto como si lo estuvieran de forma monógama.

El modelo del “umbral de la poliginia” (Orians 1969) se puede representar gráficamente (ver Fig. 2). En el eje de abscisas se representa la eficacia biológica de la hembra, mientras que en el eje de ordenadas se representa la calidad del territorio del macho. La eficacia biológica de la hembra incrementa en función de la calidad del territorio del macho con el que decide aparearse. La eficacia biológica de una hembra apareada con un único macho (línea discontinua de la Fig. 2) incrementa con la calidad del territorio del macho, y siempre será mayor que la eficacia biológica de una hembra apareada con un macho poligínico (línea continua de la Fig. 2). Para una misma calidad del territorio, una hembra apareada con un macho poligínico tendrá una eficacia biológica menor debido a que compartirá los recursos y/o cuidado parental por parte del macho con otras hembras (flecha A con doble punta de la Fig. 2). Cuando una hembra de tordo de alas rojas llega tarde al área de reproducción y encuentra machos sin emparejar con territorios de baja calidad (flecha discontinua de la Fig. 2), tendrá la opción de aparearse con este macho o pasar a ser una hembra secundaria de otro macho ya emparejado pero que defiende territorios de mejor calidad (flecha continua de la Fig. 2). Esta hembra aceptará la segunda opción (poliginia), sólo si su eficacia biológica al aparearse con este macho es mayor que al aparearse con el macho monógamo (Fig. 2). Esta hembra, que ha llegado tarde al área de reproducción, aceptará ser una hembra secundaria, a pesar del coste en el que incurre, solamente si la calidad del territorio de este macho esta por encima de un cierto “umbral de poliginia” (flecha B con doble punta de la Fig. 2). Es decir, el modelo del umbral de la poliginia asume que las hembras son poligínicas porque así lo han elegido.

Poliginia por defensa de las hembras. En muchas especies con reproducción sexual, las hembras puede preferir vivir en grupos más o menos homogéneos porque necesitan recursos que están espacial o temporalmente agregados o porque obtienen beneficios (por ejemplo, defensa contra depredadores) al vivir en grupos sociales. Cuando los recursos están espacial o temporalmente agregados, el grupo de hembras puede ser monopolizado por un pequeño grupo de machos. Un ejemplo de este tipo de poliginia ocurre en el elefante marino (*Mirounga angustirostris*, Le Boeuf 1972). Las hembras del elefante marino han de permanecer en tierra firme para dar a luz a sus crías y amantarlas. Las playas elegidas tienen que ser seguras contra depredadores y resguardadas para evitar que las crías se mojen por fuertes subidas del nivel del mar. Debido a las características especiales que han de tener las playas, las hembras se ven obligadas a agruparse en determinados lugares. El resto del año, tanto machos como hembras, viven dispersos por el mar, lo que dificulta el encuentro entre los dos sexos, algo necesario para la reproducción sexual. Sin embargo, las hembras entran en estro tras el parto de la cría lo que significa que grupos de hembras fértiles con crías se encuentran agregadas en las distintas playas. Los machos, que llegan a las playas antes que las hembras den a luz a sus crías, establecen una jerarquía de dominancia por peleas. De esta forma, en cada playa existe un macho dominante sobre todos los demás que se encuentran en la misma y será el que tenga acceso a la mayoría de las hembras presentes en la playa, ya que evita la aproximación de los otros machos.

En otros casos, las hembras viven en grupos por el beneficio de vivir con otras hembras y no por el beneficio de recursos localizados. Este es el caso de los leones (*Phantera leo*, Schaller 1972), en los que las hembras forman grupos sociales que defienden un territorio común. Las hembras de los leones cazan juntas y es indudable que la caza cooperativa es la base ecológica de la vida social. Siempre están emparentadas (hermanas, hermanastras, sobrinas, etc.), y todas las hembras dentro del grupo entran en celo más o menos al mismo tiempo. En consecuencia, todos los cachorros nacen más o menos a la vez y las hembras amantan los cachorros entre ellas sin discriminación. Los machos del grupo son transitorios, pues permanecen en el territorio fecundando a las hembras sólo durante algunos meses hasta que son expulsados por otros machos más jóvenes.

Dado que las hembras viven en grupos sociales, es posible para un macho o grupo de machos defender el territorio del grupo de hembras para impedir que otros machos tengan acceso a ellas. El que un macho pueda defender a un grupo de hembras depende, en parte, de la extensión del territorio ocupado por ellas. La situación en la que el territorio ocupado por las hembras es defendible por un macho se da no sólo en los leones, sino también en muchas especies de primates poligínicos. Cuando el territorio ocupado por las hembras no es defendible, entonces la poliginia depende en gran medida de que los patrones de movimiento de los grupos de hembras sea predecible o no; si son predecibles, los machos tienen la

posibilidad de alcanzar la poliginia evitando que otros machos accedan a determinados sitios que las hembras van a visitar temporalmente. Los machos defienden parches pequeños en comparación con la extensión que es utilizada por las hembras, e intentan copular con ellas cuando llegan a estos parches. Este tipo de poliginia se conoce como poliginia por defensa de recursos. Un ejemplo lo constituyen algunas especies de cebras (Owen-Smith 1977), en las que los machos defienden pequeños parches con un alimento de alta calidad. En el caso de que los patrones de movimiento de los grupos de hembras no sean predecibles, los machos defienden a grupos reducidos de hembras, siguiéndolas continuamente. Un ejemplo serían los babuinos (*Papio hamadryas*) en los que existe una estructura social de un pequeño grupo de hembras que vagan por grandes extensiones y que son defendidas por un macho ante los demás machos de la especie (Dunbar 1984).

Como hemos visto, en este sistema de apareamiento las hembras se reúnen en grupos sociales, que se denominan harenes, que pueden ser al menos de dos tipos: harenes estables y estacionales, en donde los machos defienden con gran intensidad el grupo de hembras solamente durante el periodo reproductor. Este sería el caso de los ciervos europeos (*Cervus elaphus*) donde los machos se pelean y defienden los grupos de hembras con gran vigor durante el periodo de apareamiento conocido como berrea (Clutton-Brock et al. 1982). Harenes permanentes, en los que los machos defienden al grupo de hembras durante todo el año, principalmente debido a que el periodo de celo de las hembras no se concentra en una estación particular del año. Un caso especial de este tipo de harenes que se presenta en, por ejemplo, los búfalos cafrés (*Syncerus caffer*; Sinclair 1977), es cuando varios machos se asocian a un grupo de hembras y entre los machos se establecen jerarquías sociales por medio de peleas para acceder a las hembras que van entrando en celo.

Leks. En ciertas especies, existe lo que se conoce como leks (del sueco leka, jugar), que no es otra cosa que un conjunto de machos de diferente calidad fenotípica que exhiben sus ornamentos sexuales a las hembras. El término lek se refiere al conjunto de machos y no al lugar topográfico que recibe el nombre de arena (Oring 1982). Un lek aparece cuando los machos defienden pequeños territorios situados muy próximos unos a otros, donde no existen recursos necesarios para las hembras durante la reproducción, y que éstas visitan solamente para copular (Höglund y Alatalo 1995). Una especie que tiene este tipo de sistema de apareamiento presenta una serie de características que son (Bradbury 1981): 1) el macho no aporta ningún tipo de cuidado parental a la descendencia, 2) los machos se agregan en lugares más o menos concretos para llevar a cabo las exhibiciones sexuales, 3) el único recurso que obtienen las hembras en los leks está constituido por los gametos de los machos, 4) las hembras pueden seleccionar al macho o machos con los que va a copular. En los leks, los machos realizan algún tipo de exhibición prenupcial muy llamativa que puede ser visual, acústica u

olfativa con el fin de atraer a las hembras y fecundarlas. Las hembras sólo visitan los leks para elegir un macho con el que aparearse. Sin embargo, existen numerosas especies que presentan leks que no cumplen con las características fundamentales de los leks “clásicos”. Un ejemplo lo constituyen las aves de la familia Otididae, que tienen un lek de tipo disperso, que presenta un estado intermedio entre los leks clásicos y la poliginia (Morales et al. 2001).

Las especies que presentan este tipo de apareamiento se caracterizan porque los machos no ofrecen ningún tipo de cuidado parental. Las hembras visitan varios machos, e incluso varios leks, antes de elegir el macho o machos con los que copular. En general, la mayoría de las cópulas las realizan unos pocos machos, por lo que el éxito de apareamiento de estos está bastante sesgado (Bradbury y Gibson 1983). Este tipo de apareamiento ha sido registrado en unas pocas especies de mamíferos (menos del 0,2%, Clutton-Brock et al. 1988), algunas especies de aves (menos del 0,5%, Oring 1982), una especie de anuros (Wells 1977) y algunas especies de insectos (Thornhill y Alcock 1983).

Se han propuesto numerosas hipótesis para explicar el origen y evolución de los leks, unas basadas en las ventajas que supone este sistema de apareamiento para las hembras y otras en las ventajas que supone para los machos. Entre las del primer grupo hay varias hipótesis que destacan que este sistema permite a las hembras elegir al macho de mayor calidad fenotípica ya que pueden comparar directamente (Emlen y Oring 1977, Bradbury y Gibson 1983). También se ha sugerido que obligando a los machos a reunirse en leks fuera de las áreas de cría consiguen que disminuya el riesgo de depredación en las zonas de reproducción (Phillips 1990, Clutton-Brock 1989), y también disminuiría el nivel de acoso hacia ellas por parte de los machos jóvenes (Clutton-Brock et al. 1993).

En lo que respecta a las hipótesis basadas en las potenciales ventajas que los leks presentan para los machos se ha sugerido (1) que los leks aparecen cuando existen altas densidades poblacionales que aumentan el coste de defensa de recursos o hembras (Clutton-Brock 1989), (2) que los machos se concentran en zonas donde pueden maximizar el número de encuentros con otras hembras (Bradbury y Gibson 1983), o (3) que la competencia entre machos es el factor que determina el tamaño, estabilidad y localización de los leks (Beehler y Foster 1988).

Hasta la fecha no hay suficientes estudios detallados que nos permitan discriminar entre las distintas hipótesis propuestas. Los distintos estudios que se han realizado para contrastar la mayoría de estas hipótesis han proporcionado resultados bastante ambiguos (Schroeder y White 1993). Esto es en parte debido al solapamiento y naturaleza circular de las predicciones de algunas de las hipótesis (Beehler y Foster 1988, Bradbury et al. 1986).

Los sistemas de apareamiento de tipo lek, han estimulado su estudio a muchos ecólogos evolutivos durante las últimas décadas, por ofrecer un adecuado escenario para comprender como opera la selección sexual (Trail 1990).

Esto se debe a que las características del lek permite a las hembras poder seleccionar a los machos de forma muy eficiente, lo cual se deriva en una mayor varianza en el éxito de apareamiento de los machos siempre que las hembras presenten preferencias similares (Höglund y Alatalo 1995). Por el contrario, en sistemas de apareamiento en los que los recursos son muy importantes y en los que una adecuada elección del macho debe ser muy importante, la intensidad de elección hacia los machos se ha desarrollado menos entre las hembras. Esta contradicción se conoce como la “paradoja del lek” (Borgia 1979). Esta paradoja ha sido enfatizada desde otro punto de vista: en los leks, las hembras generalmente eligen a los machos que presentan los caracteres sexuales secundarios más exagerados. Sin embargo, si existe una selección muy fuerte, la varianza genética debería reducirse en un corto periodo de tiempo y, por lo tanto, las hembras no obtendrían beneficio alguno al seleccionar un macho progenitor de su descendencia (Kirkpatrick y Ryan 1991). Esta paradoja del lek ha sido discutida ampliamente y el mecanismo que produce la aparición de los leks y su evolución aun no se ha descifrado.

Poliginia por engaño de los machos. Como ya hemos visto, la eficacia biológica de las hembras depende de la decisión adoptada al aparearse con un macho de forma monógama o con un macho previamente apareado con otra hembra (poliginia). Por otro lado, los machos obtienen un beneficio mayor al aparearse con más de una hembra porque así pueden tener un mayor número de descendientes. El modelo del umbral de la poliginia propuesto por Orians (1969) fue un gran avance para comprender la evolución de los sistemas de poligamia. Sin embargo, este modelo ignora la posible existencia de conflictos de intereses entre los dos sexos a la hora de maximizar su éxito reproductor. El modelo predice que las hembras apareadas poligínicamente con un macho deben obtener al menos un éxito reproductor tan alto como si lo estuvieran de forma monógama. Se ha podido comprobar que esto no es cierto en todos los casos estudiados (Alatalo et al. 1981, Catchpole et al. 1985). La poliginia puede haber evolucionado no sólo cuando las hembras se aparean con machos previamente apareados, sino también cuando los machos son capaces de obtener una ventaja a expensas de las hembras.

En algunas especies de aves, como es el caso del pamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*, Alatalo et al. 1981), parece que las hembras tienen dificultades en conocer el estado de apareamiento de los machos y estos pueden engañarlas para que se emparejen poligínicamente con ellos. En esta especie, una vez que el macho ya se ha apareado con una hembra que seguidamente realiza la puesta, éste puede desplazarse en busca de otro lugar propicio para nidificar e intentar atraer a otra hembra con la que aparearse de nuevo. Los machos seleccionan la segunda oquedad a una distancia que puede variar desde los 100 m a los 3,5 km. Por ello, para las hembras secundarias es bastante difícil saber si ese macho ya tiene otra hembra con la que ha realizado una puesta. Cuando la

hembra de papamoscas cerrojillo inicia la incubación de la puesta, el macho la abandona para regresar a la hembra primaria y ayudarla a la ceba de los pollos. Por ello, la hembra secundaria ha de sacar adelante a los pollos sin ayuda del macho, lo que se ve traducido en un menor éxito reproductor. En esta especie, y posiblemente en otras especies, la poliginia ha evolucionado gracias a que los machos engañan a las hembras. La politerritorialidad del macho dificulta a la hembra el conocimiento del estado de apareamiento del macho, particularmente cuando éstas tienen prisa por iniciar la reproducción.

Poliandria

La poliandria se ha observado en pocas especies de animales con reproducción sexual, por ejemplo se ha constatado en varias especies de aves, como es el caso de las jacanas (*Jacana* spp., Oring 1982) y los rascones (*Rallus* spp., Oring 1982). El hecho de que sea esta una estrategia relativamente rara en la naturaleza, probablemente se debe a que al realizarse la fertilización interna la certeza de paternidad nunca es absoluta. En algunas especies de aves, como es el caso de los correlimos (*Calidris alba*, *Calidris alpina*, Oring 1982) y, a veces, la perdiz común (*Alectoris rufa*, Oring 1982), las hembras realizan dos puestas sucesivas, dejando la primera al cuidado del macho que se encarga de la incubación y cuidado de los pollos hasta alcanzar la emancipación. En las especies poliándricas, es el macho el que pasa a ser el "recurso" escaso o limitante por el cual las hembras han de competir. Como resultado, en las especies poliándricas los papeles que hemos visto que juega cada sexo se ven ahora invertidos, las hembras al competir por los machos han evolucionado hacia tener mayor tamaño que estos y a presentar caracteres sexuales secundarios, y los machos pasan a ser los principales responsables del cuidado parental.

La poliandria puede ser de varios tipos: a) poliandria por defensa de recursos, cuando la hembra tiene acceso a varios machos de forma indirecta al monopolizar ciertos recursos críticos; b) poliandria por competencia entre hembras, en la que las hembras no defienden recursos esenciales para el macho, pero que debido a las interacciones entre ellas pueden limitar el acceso de los machos a otras hembras. En este tipo de poliandria, la razón de sexos en la población suele estar sesgada hacia las hembras. Un ejemplo son los falarópodos (*Phalaropus* spp, Oring 1982), en donde ambos sexos se reúnen en zonas efímeras de alimentación donde se da el cortejo y apareamiento. En estas aves, la hembra presenta un plumaje nupcial para atraer a los machos, que serán los que pasen a incubar los huevos y realizar todo el cuidado parental necesario para los pollos. c) Poliandria cooperativa, en la que dos o más machos comparten el cuidado parental de la descendencia con una o varias hembras. Un ejemplo de este tipo de poliandria se da en el acentor común (*Prunella modularis*; Davies y Houston 1986). Para las hembras este tipo de poliandria será beneficiosa porque con la ayuda de varios machos pueden sacarse más crías adelante. Sin embargo, para los machos el beneficio obtenido de-

pende de si el aumento en el número de descendientes sobrepasa el coste de una paternidad compartida con otros machos.

La poliandria es generalmente mucho más rara en el reino animal que la poliginia y que la monogamia, y el motivo más evidente es que el macho es el que tiene mayor facilidad para ser el primero en abandonar. Las hembras son las que resultan beneficiadas en este sistema de apareamiento, tanto a nivel genético como material. Los beneficios genéticos son el aumento de la probabilidad de fertilización del óvulo, el incremento de la calidad de los espermatozoides por medio de la competición espermática y el incremento de la variabilidad genética al presentarse varios espermatozoides de distintos machos. Así se facilita que aumente la probabilidad de encontrar más espermatozoides compatibles genéticamente con el óvulo o evitar la endogamia, incrementando así la viabilidad del cigoto. Por otro lado, los beneficios materiales son principalmente la adquisición de recursos controlados por diversos machos, como por ejemplo, los nutrientes aportados en los espermátóforos en el grupo de los insectos. Además, en algunas especies de animales, como es el caso del acentor común (Davies 1992), la poliandria proporciona a las hembras ayuda por parte de varios machos durante el cuidado parental de la descendencia.

Promiscuidad

En este tipo de apareamiento cada individuo de un sexo se empareja de forma más o menos aleatoria con varios individuos del otro sexo. En realidad, la promiscuidad es más bien una falta de sistema de apareamiento y una mezcla de poliginia y poliandria. Cada individuo presenta la misma probabilidad de apareamiento que cualquier otro individuo de la población. Utilizan este sistema de apareamiento algunos invertebrados sésiles (por ejemplo, los equinodermos) que lanzan sus gametos al exterior realizándose la fecundación externa en el agua o aire, y muchas especies de peces.

Uno de los costes de la promiscuidad en especies de fecundación interna es que existe un mayor riesgo de transmisión de enfermedades por vía sexual, habiéndose comprobado en primates que las especies más promiscuas tienen una mayor cantidad de células blancas sanguíneas (leucocitos) que las especies monógamas (Nunn et al. 2000). Esto implica que el tipo de apareamiento puede haber afectado a la evolución del sistema inmune.

Estrategias alternativas en los sistemas de apareamiento

Como se ha sugerido anteriormente, el éxito de las estrategias adoptadas por los individuos a la hora de aparearse, depende en gran medida de las estrategias adoptadas por los demás individuos de uno y otro sexo (ver capítulo 16). Por ejemplo, la estrategia de los machos a la hora de agregarse en leks no tendría sentido si las hembras no presentarían preferencias de apareamiento por machos que se encuentran en la arena de estos leks. Pero

podría darse la situación en la cual hubiera machos que presenten una estrategia de apareamiento alternativa a la realizada por la mayoría de los machos de la especie, y que en promedio ambas estrategias fueran igualmente exitosas. Cuando esto ocurre y existe un equilibrio entre el número de individuos que adoptan las distintas estrategias de apareamiento y además los beneficios que obtienen se igualan, se habla de estrategias alternativas evolutivamente estables. Un ejemplo de este tipo de estrategias lo encontramos en el salmón del Pacífico (*Oncorhynchus kisutch*; Gross 1985). En esta especie de salmón existen dos tipos de machos, unos que maduran sexualmente a los tres años de edad y otros más pequeños que maduran al año de vida. Los machos primeros defienden territorios en los cuales las hembras realizan la puesta, mientras que los segundos se internan en los territorios de los machos grandes y fecundan los huevos furtivamente con mayor probabilidad cuando se producen luchas entre los machos

grandes. Estas dos estrategias parecen tener una base genética y esto es lo que determina el equilibrio estable. Cuando los machos territoriales y grandes se hacen muy numerosos, su éxito reproductor se reduce, ya que aumentan las luchas entre ellos, lo que favorece la estrategia de los machos pequeños.

Agradecimientos

Desde estas líneas, agradezco a M. Soler la invitación para escribir este capítulo, y a M. Soler y P. Veiga sus comentarios constructivos. Durante la elaboración del mismo disfruté de un contrato como investigador del Ministerio de Ciencia y Tecnología (PB97-1233-C02-01). La obtención del tiempo y la tranquilidad necesaria para escribir este capítulo ha sido posible gracias a las facilidades dadas por Paloma e Irene.

Bibliografía

- ALATALO, R.V., CARLSON, A., LUNDBERG, A. y ULFSTRAND, S. 1981. The conflict between male polygamy and female monogamy: the case of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Am. Nat.* 117:738-753.
- ANDERSSON, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, New Jersey.
- BART, J. y TORNES, A. 1989. Importance of monogamous male birds in determining reproductive success: evidence for house wrens and a review of male-removal studies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24:109-116.
- BEEHLER, B. y FOSTER, M.S. 1988. Hotshots, hotspots and female preference in the organization of lek mating systems. *Am. Nat.* 131:203-219.
- BORGIA, G. 1979. Sexual selection and the evolution of mating systems. En M.S. Blum y N.A. Blum (eds.). *Sexual selection and reproductive competition in Insects*. Pp: 19-80. Academic Press, New York.
- BRADBURY, J.W. 1981. The evolution of leks. En R.D. Alexander y D. Tinkle (eds.). *Natural selection and social behaviour*. Pp: 138-169. Chiron Press, New York.
- BRADBURY, J.W. y GIBSON, R.M. 1983. Leks and mate choice. En P.P.G. Bateson (ed.) *Mate choice*. Pp: 109-138. Cambridge University Press, Cambridge.
- BRADBURY, J.W., GIBSON, R.M. y TSAI, I.M. 1986. Hotspots and the dispersion of leks. *Anim. Behav.* 34:1694-1709.
- CARRANZA, J. 1994. Sistemas de apareamiento y selección sexual. En J. Carranza (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Pp: 363-406. Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres.
- CATHPOLE, C.K., LEISLER, B. y WINKLER, H. 1985. Polygyny in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*: a possible case of deception. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16: 285-291.
- CLUTTON-BROCK, T.H. 1989. Mammalian mating systems, *Proc. R. Soc. Lond. B* 235:339-372.
- CLUTTON-BROCK, T.H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton.
- CLUTTON-BROCK, T.H., GUINNESS, F.E. y ALBON, S. D. 1982. *Red deer: The behaviour and ecology of two sexes*. University of Chicago Press, Chicago.
- CLUTTON-BROCK, T.H., GREEN, D., HIRAIWA-HASEGAWA, M. y ALBON, S.D. 1988. Pasing the buck: resource defense, lek breeding and mate choice in fallow deer. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23:281-296.
- CLUTTON-BROCK, T.H., DEUTSCH, J.C. y NEFDT, J.C. 1993. The evolution of ungulate leks. *Anim. Behav.* 46:1121-1138.
- DARWIN, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Appleton, New York.
- DAVIES, N.B. 1991. Mating systems. En J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.): *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Pp: 263-294. Blackwell, Oxford.
- DAVIES, N.B. 1992. *Dunnock behaviour and social evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- DAVIES, N.B. y HOUSTON, A.I. 1986. Reproductive success of dunnocks *Prunella modularis* in a variable mating system. II. Conflicts of interest among breeding adults. *J. Anim. Ecol.* 55:139-154.
- DUNBAR, R.I.M. 1984. *Reproductive decisions: An economic analysis of gelada baboon social strategies*. Princeton University Press, Princeton.
- EMLEN, S.T. y ORING, L.W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- FISHER, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford.
- GROSS, M.R. 1985. Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature* 313:47-48.
- HAMILTON, W.D. 1964. The genetical theory of social behaviour. *J. Theoret. Biol.* 7:1-52.
- HAMILTON, W.D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156:477-488.
- HÖGLUND, J. y ALATALO, R.V. 1995. *Leks*. Princeton University Press, Princeton.
- HOLM, C.H. 1973. Breeding sex ratios, territoriality, and reproductive success in the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Ecology* 54:356-365.
- KIRKPATRICK, M. y RYAN, M.J. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* 350:33-38.
- KIRKPATRICK, M. 1996. Good genes and direct selection in the evolution of mating preferences. *Am. Nat.* 125:788-810.
- LACK, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, Londres.
- LE BOEUF, B.J. 1972. Sexual behavior in the northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*. *Behavior* 41:1-26.
- MAYNARD SMITH, J. y PRICE, G.R. 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246:15-18.
- MØLLER, A.P. 1986. Mating systems among European passerines: a review. *Ibis* 128:234-250.

- MØLLER, A.P. 1994. Sexual selection and the barn swallow. Oxford University Press, Oxford.
- MØLLER, A.P. y CUERVO, J.J. 2000. The evolution of paternity and parental care in birds. *Behav. Ecol.* 11:472-485.
- MORALES, M.B., JIGUET, F. y ARROYO, B. 2001. Exploded leks: what bustards can teach us. *Ardeola* 48:85-98.
- NUNN, C.L., GITTLEMAN, J.L. y ANTONOVICS, J. 2000. Promiscuity and the primate immune system. *Science* 290:1168-1170.
- ORIAN, G.H. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *Am. Nat.* 103:589-603.
- ORING, L.W. 1982. Avian Mating systems. En D.S. Farner, J.R. King y K.C. Parkers (eds): *Avian biology*, volume VI. Pp: 1-92. Academic Press, Orlando.
- OWEN-SMITH, N. 1977. On territoriality in ungulates and an evolutionary model. *Q. Rev. Biol.* 52:1-38.
- PHILLIPS, J.B. 1990. Lek behaviour in birds: do displaying reduce nest predation? *Anim. Behav.* 39:555-565.
- ROFF, D.A. 1992. *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Chapman & Hall, New York.
- SATO, T. 1994. Active accumulation of spawning substrate: a determinant of extreme polygyny in a shell-brooding cichlid fish. *Anim. Behav.* 48:669-678.
- SCHALLER, G.B. 1972. *The serengeti lion: a study of predator-prey relations*. University of Chicago Press, Chicago.
- SINCLAIR, A.R.E. 1977. *The African Buffalo. A study of resource limitation of populations*. University of Chicago Press, Chicago.
- SCHROEDER, M.A. y WHITE, G.C. 1993. Dispersion of greater prairie chicken nests in relation to lek location: evaluation of the hot-spot hypothesis of lek evolution. *Behav. Ecol.* 4:266-270.
- STEARNS, S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- THORNHILL, R. y ALCOCK, J. 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press, Cambridge.
- TRAIL, P.W. 1990. Why should lek-breeders be monomorphic? *Evolution* 44:1837-1852.
- TRIVERS, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (ed.): *Sexual selection and the descend of man*. Pp: 136-179. Aldine, Chicago.
- WELLS, K.D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav.* 25:666-693.
- WILLIAMS, G.C. 1966. *Adaptation and natural selection. A critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press, Princeton. ■

.....

Lecturas recomendadas

- (1) CARRANZA, J. 1994. "Sistemas de apareamiento y selección sexual". En J. CARRANZA (ed.). *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. Pp: 363-406. Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres. En este capítulo de libro se describen los distintos sistemas de apareamiento en animales desde una aproximación comportamental.
- (2) DAVIES, N.B. 1991. "Mating systems". En J.R. KREBS y N.B. DAVIES (eds.): *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Pp: 263-294. Blackwell, Oxford. En este capítulo de libro se presentan una extensa revisión de los sistemas de apareamiento en los distintos grupos animales.
- (3) EMLEN, S.T. y ORING, L.W. 1977. *Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems*. *Science* 197: 215-223. Este trabajo clásico presenta de forma concisa el marco ecológico para comprender la aparición de los distintos sistemas de apareamiento en especies con reproducción sexual.