

Capítulo 14: COMPETICIÓN ESPERMÁTICA

Montserrat Gomendio

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA EVOLUTIVA, MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES, C.S.I.C.

José Gutierrez Abascal 2, 28006 Madrid. E-mail: montseg@mncn.csic.es

Las hembras copulan con varios machos en un gran número de especies. Esto supone que los eyaculados de machos rivales compiten entre sí dentro del tracto reproductor femenino para fecundar los óvulos disponibles, fenómeno que se denomina competición espermática. Puesto que la competición espermática determina en gran medida el éxito reproductor de los machos es una fuerza selectiva de gran potencia que ha moldeado características comportamentales, fisiológicas y celulares en los machos, tanto a nivel inter-específico como a nivel intra-específico. Las hembras promueven activamente la competición espermática en muchos casos, por lo que se cree que derivan importantes beneficios de la poliandria entre los que se incluyen beneficios directos como la obtención de nutrientes o de cuidado parental, e indirectos como mejorar la calidad genética de las crías y evitar la incompatibilidad genética. La presencia de varios eyaculados en el tracto reproductor también podría permitir a las hembras favorecer los espermatozoides de los machos preferidos, pero la evidencia no es aún concluyente. Puesto que ambos sexos tienen formas diferentes de maximizar su éxito reproductivo, se da un conflicto de intereses que cuando existe competición espermática incluye casos en los que los machos desarrollan sustancias tóxicas en los eyaculados que, además de mejorar las posibilidades de fecundación de esos machos, tienen efectos letales sobre las hembras. Este conflicto de intereses es dinámico pues cada sexo responde a los cambios evolutivos que desarrolla el otro sexo en la lucha por mejorar la reproducción.

La competición espermática: significado evolutivo

Darwin acuñó el término “selección sexual” para explicar la evolución de características conspicuas en machos, tales como los coloridos plumajes de algunas aves o las elaboradas cornamentas de ciertos mamíferos, que no se podían explicar a través de la selección natural por una mejora de la supervivencia. Dichos rasgos confieren ventajas relacionadas con la reproducción, ya sea porque mejoran las posibilidades de los machos de vencer en encuentros agonísticos con otros machos por el acceso sexual a las hembras (competición intrasexual), o porque hacen a los machos portadores más atractivos frente a las hembras (elección por parte de la hembra; ver Capítulo 13). Durante mucho tiempo los estudios de selección sexual han asumido que las hembras copulan con un sólo macho, por lo que se entendía que la competición entre machos termina en el momento de la cópula, y que la elección de pareja por parte de las hembras se limita al terreno comportamental, eligiendo con qué macho se aparean. Dentro de este marco conceptual los ecólogos evolutivos centraron pues sus esfuerzos en estudiar procesos que ocurren antes de la cópula, y equipararon la cópula con el éxito reproductor.

En los últimos años esta visión ha cambiado radicalmente al demostrarse que en la mayoría de los grupos

animales las hembras copulan con más de un macho durante un ciclo sexual, es decir, son poliándricas (ver Capítulo 15). Este hecho tiene implicaciones muy importantes pues significa que la competición entre machos continúa después de la cópula en la forma de competición entre eyaculados de distintos machos, proceso que se conoce como “competición espermática”. Esta forma de competición determina en gran medida el éxito reproductivo de los machos por lo que es una fuerza selectiva de gran poder que ha moldeado a lo largo de la evolución rasgos comportamentales, morfológicos, fisiológicos y celulares (Fig. 1).

La promiscuidad de las hembras tiene otra implicación a la que se ha prestado menos atención, pues nos descubre la posibilidad de que la elección de pareja por parte de la hembra no se ejerza sólo a nivel comportamental, sino que continúe después de la cópula en el tracto reproductor femenino a nivel fisiológico y celular. Esto permitiría a las hembras influir sobre las posibilidades de éxito que tienen eyaculados de diferentes machos a la hora de fertilizar sus óvulos.

Por lo tanto, la evidencia de que las hembras copulan frecuentemente con más de un macho, ha revolucionado nuestra forma de pensar en las estrategias que machos y hembras desarrollan para maximizar su éxito reproductivo, y ha abierto nuevos interrogantes que sólo podrán ser resueltos con un enfoque multidisciplinar que integre aspectos ecológicos, comportamentales y fisiológicos.



Figura 1. Espermatozoides de ratón (*Mus musculus*) con cabeza piriforme, en los que se evidencia el extremo apical en forma de gancho.

¿Es común la competición espermática?

El primer investigador en reconocer las implicaciones de la poliandria en hembras fue Parker (1970), quien empleó el término competición espermática para describir la competición entre eyaculados de machos rivales por fecundar los óvulos de una hembra. Sus investigaciones se llevaron a cabo en insectos donde la existencia de órganos de almacenamiento en hembras, que aseguran la supervivencia de los espermatozoides por períodos muy prolongados de tiempo (hasta años), hace posible la competición entre eyaculados rivales incluso cuando las hembras se aparean con diferentes machos a intervalos largos de tiempo. Por estas razones, los primeros estudios de competición espermática se centraron en insectos, bajo la creencia de que representaban un caso excepcional.

Los estudios observacionales realizados sobre los sistemas de apareamiento en aves demostraron que el patrón más extendido es el de las parejas “socialmente” monógamas que colaboran en el cuidado de las crías. Esta evidencia llevó a la conclusión de que las aves eran “sexualmente” monógamas y que la competición espermática era por lo tanto improbable. Sin embargo, esta visión cambió por completo con la aplicación de métodos moleculares para la determinación de paternidad, que revelaron una inesperada incidencia de nidadas con pollos procedentes de diferentes padres como resultado de cópulas extra-pareja (Birkhead y Møller 1992). Esta revelación desencadenó una serie de estudios de paternidad en aves que generaron resultados opuestos a las conclusiones extraídas de estudios comportamentales: aproximadamente el 70%

de las especies estudiadas experimentan paternidad extra-pareja (Birkhead 1998). Dentro de este abanico de especies existe mucha variabilidad en cuanto al porcentaje de crías que proceden de cópulas extra-pareja, siendo el rango desde 0 hasta el 70%. Aunque aún no sabemos qué factores ecológicos determinan estas diferencias, sí se ha demostrado que las especies con dimorfismo sexual más marcado presentan niveles más elevados de paternidad extra-pareja (Møller y Birkhead 1994).

Se ha tardado aún más en aceptar que la competición espermática también es frecuente en mamíferos. El sistema de apareamiento más común en este grupo es la poliginia, es decir, un macho asociado a varias hembras. Los estudios comportamentales revelaron que los machos intentan controlar a un grupo de hembras y evitar que copulen con otros machos, y se creyó que en general lo conseguían. Además, en este grupo las hembras carecen de órganos de almacenamiento de espermatozoides, por lo que los espermatozoides sobreviven poco tiempo en el tracto reproductor femenino. Este hecho ahondó la creencia de que la competición espermática en mamíferos era inexistente. Sin embargo, los estudios moleculares han demostrado una vez más que dicha conclusión era equivocada, pues en especies con camadas es frecuente que las crías procedan de varios padres, y en especies con una sola cría a menudo el padre es un macho diferente al que se observó copulando con la hembra (Gomendio et al. 1998).

El marcado desajuste entre las expectativas sobre los niveles de competición espermática que generaron los estudios observacionales y la realidad, tiene sin duda múltiples causas, entre las que se destacan la sigilosidad con que las hembras a menudo llevan a cabo cópulas con más de un macho, y el desconocimiento de los mecanismos fisiológicos subyacentes.

Los mecanismos fisiológicos

La escasa interacción entre los ecólogos del comportamiento y los fisiólogos reproductivos mantuvo durante tiempo aisladas dos disciplinas que tienen mucho que ofrecerse mutuamente. La importancia de conocer los mecanismos fisiológicos radica en que el tracto reproductor femenino es el terreno en el que compiten eyaculados rivales, por lo que las características del tracto definen las reglas de la competición y determinan qué rasgos de los eyaculados contribuyen al éxito a la hora de fecundar.

Lo primero que sorprende cuando se analizan los sistemas reproductivos de diferentes especies es la enorme diversidad que presentan. Puesto que dicha diversidad es mucho mayor que la que aparece en otros sistemas, los taxónomos han empleado características morfológicas del aparato reproductor para diferenciar especies que de otra forma no se pueden distinguir. Esta enorme variabilidad tradicionalmente se ha asociado a los beneficios que para las hembras representa el evitar ser inseminadas por machos de otras especies, debido a los costes derivados de fecundaciones interespecíficas, que en general no resul-

tan en crías viables (“hipótesis de la llave y la cerradura”). Una hipótesis alternativa propone que la enorme diversidad de genitales ha evolucionado como consecuencia de la preferencia de las hembras por machos de genitalia elaborada que proveen una estimulación mayor durante la cópula (una forma de cortejo interno tras la cópula denominado “selección críptica por parte de la hembra”), lo que promueve la evolución de genitales cada vez más complejas en los machos, lo que a su vez hace a las hembras cada vez más discriminatorias (Eberhard 1985, 1996). La evidencia a favor de esta hipótesis procede de un estudio comparativo de insectos (Arnqvist 1998). Si la hipótesis de la llave y la cerradura es correcta la predicción es que en especies monándricas es donde será fundamental para las hembras asegurarse de que el macho con el que copulan es de su misma especie, por lo que es en estas especies donde la genitalia será más elaborada. Sin embargo, la predicción derivada de la hipótesis de la selección sexual es la opuesta, puesto que es en especies poliándricas donde las hembras tienen la posibilidad de elegir entre los diferentes machos con los que copulan. Los resultados de este estudio indican que en especies poliándricas la genitalia es más elaborada que en especies monándricas, mientras que no había diferencias en características de otro tipo entre los dos grupos. Por lo tanto, la preferencia por parte de las hembras de genitales elaboradas parece haber jugado un papel importante en la evolución de los sistemas reproductores.

Para que la reproducción se lleve a cabo, el tracto reproductor de la hembra debe asegurar, por una parte, que los óvulos se encuentren disponibles en el lugar de la fecundación, y por otra, que los espermatozoides lleguen al mismo lugar en el margen de tiempo en el que el óvulo está preparado para ser fecundado. Este delicado proceso requiere de la cooperación y sincronización entre machos y hembras para conseguir un objetivo común, pero también se ve afectado por conflictos de intereses entre los dos sexos.

En especies con fertilización interna el tracto femenino supone una entrada potencial de patógenos, por lo que la hembra ha desarrollado mecanismos para defenderse de ellos. Entre estos mecanismos se encuentran un pH ácido y un eficiente sistema inmune. Por otra parte, los machos inseminan millones de espermatozoides de los cuales sólo se necesita uno por óvulo, lo cual supone un riesgo adicional para la hembra, pues la polispermia generalmente supone que el embrión no se desarrolla. Ello hace que la hembra haya desarrollado estrategias para reducir drásticamente el número de espermatozoides que ascienden por el tracto. Todo ello supone una serie de barreras descomunales para los eyaculados. Esta situación se intensifica con la aparición de la competición espermática, pues los machos responden desarrollando eyaculados más competitivos que maximicen las posibilidades de fecundar óvulos, y las hembras podrían utilizar dichas barreras u obstáculos para discriminar los eyaculados, o comprobar su habilidad competitiva. La drástica disminución del número de espermatozoides que sufre un eyaculado durante su trayecto hacia el óvulo no

es aleatoria, sino que las barreras del tracto reproductor femenino eliminan los espermatozoides con defectos por tener una morfología anormal, problemas de motilidad, o dificultades para atravesar las cubiertas del óvulo.

Las características del tracto reproductor femenino definen la forma en que compiten los eyaculados de machos rivales. En insectos, las hembras tienen unos órganos de almacenamiento denominados “espermatecas”, donde los espermatozoides pueden mantenerse viables por períodos largos de tiempo. Dichas estructuras favorecen que el último macho que copula con la hembra tenga más posibilidades de fecundar, pues el último eyaculado tiende a desplazar a eyaculados anteriores de la espermateca, o a empujarlos hacia el fondo del receptáculo, de forma que son los espermatozoides del último macho los que quedan situados más cerca de la salida y son los primeros en salir cuando hay óvulos que fecundar. Las estrategias que desarrollan los machos para conseguir minimizar las posibilidades de fecundar de eyaculados previos llegan a ser muy elaboradas, como es el caso de una especie de cangrejo en la que los machos al copular lo primero que transfieren es una resina que aísla el semen de machos anteriores contra el fondo de la espermateca, y a continuación los machos transfieren su propio esperma (Diesel 1990). Otra forma de deshacerse del eyaculado de machos rivales es mediante la aparición de espinas en los órganos genitales masculinos que permiten extraer el semen de machos anteriores de los órganos de almacenamiento de las hembras antes de depositar el eyaculado propio (Waage 1979).

En aves, las hembras poseen unos órganos de almacenamiento denominados túbulos de almacenamiento de esperma, en los que los espermatozoides sobreviven por períodos de semanas, que en general coinciden más o menos con el tiempo que tarda una hembra en poner los huevos de una nidada. Se interpreta por tanto que la existencia de dichos túbulos permite a las hembras asegurar que tienen suficientes reservas de esperma como para fecundar en secuencia todos los óvulos necesarios para completar una nidada, y a la vez evita que los espermatozoides sean expulsados del tracto reproductor cada vez que la hembra pone un huevo. En la mayoría de las especies estudiadas el último macho que copula con una hembra es el que tiene más posibilidades de fecundar el siguiente óvulo. El mecanismo que determina la precedencia del último macho es la pérdida gradual de espermatozoides de los túbulos que hace que con el paso del tiempo los túbulos se vayan vaciando de esperma de forma pasiva, lo que asegura una mayor representatividad en los túbulos del último eyaculado (Birkhead et al. 1995a).

La precedencia del último macho, en combinación con otros factores, supone que una sola cópula extra-pareja tiene un éxito desproporcionado en relación a las múltiples cópulas realizadas con la pareja, lo que le permite a las hembras manipular la paternidad de las crías según sus intereses. Para explicar el elevado éxito de las cópulas extra-pareja es necesario entender cómo los machos producen y almacenan los eyaculados, así como el comportamiento sexual de machos y hembras. Cuanto más

tiempo lleva un macho sin copular más espermatozoides tiene en sus órganos de almacenamiento y éstos tienen una mayor motilidad (Birkhead et al. 1995b). Durante la época reproductora, machos y hembras se emparejan y copulan con frecuencia durante los días anteriores a la puesta del primer huevo. Cuando comienza la puesta, la hembra rechaza los intentos de cópula de su pareja, lo que supone que los espermatozoides que se han almacenado en los túbulos comienzan a perderse gradualmente. Durante el período en que la hembra es fértil (hasta que pone el último huevo) el macho se centra en asegurarse de que otros machos no copulan con su pareja, pero cuando termina la puesta el macho es más propenso a realizar cópulas extra-pareja pues la paternidad de sus huevos ya no corre peligro. Por lo tanto, un macho que lleva a cabo una cópula extra-pareja tiene pocas probabilidades de haber copulado con frecuencia en los días anteriores, por lo que tiene abundantes reservas de esperma y una elevada motilidad. Además, la hembra con la que copula lleva días sin copular con su pareja, por lo que tendrá merma de las reservas de esperma de su pareja. Todo ello conduce al elevado éxito de las cópulas extra-pareja, y supone una herramienta importante para las hembras a la hora de manipular la paternidad de sus crías (Birkhead 1996).

En mamíferos los mecanismos de competición espermática (ver revisión en Gomendio et al. 1998) son muy diferentes debido a que las hembras no poseen órganos de almacenamiento de espermatozoides por lo que, una vez transferido al tracto femenino, un eyaculado no permanece viable más allá de unas 48 horas. Las hembras de mamífero no tienen necesidad de almacenar esperma debido a que, dentro de cada ciclo sexual, todos los óvulos son fecundados de forma simultánea poco después de la ovulación. La excepción es el grupo de los murciélagos donde el tiempo que transcurre entre la cópula y la fecundación (que se producen antes y después de la hibernación respectivamente) hace necesarios mecanismos que aseguren la supervivencia de los espermatozoides en el tracto de la hembra. La ausencia de órganos de almacenamiento podría ser la causa de que en mamíferos no haya ventajas a la hora de fecundar según el orden en que copula un macho, excepto en especies de ovulación inducida en las que generalmente es el primer macho el que tiene más posibilidades de fecundar. Las hembras de mamífero son receptivas sexualmente por períodos limitados de tiempo que se denominan "estro", cuya duración varía entre las especies. Puesto que los espermatozoides de mamífero sobreviven por poco tiempo una vez transferidos al tracto femenino, el macho corre el riesgo de que sus espermatozoides no estén vivos cuando se produce la ovulación. Esto ha conducido a la evolución de supervivencias más largas en espermatozoides de especies en las que el estro dura más tiempo (Gomendio y Roldán 1993a) (Fig. 2). Sin embargo, cuando el estro dura más de un par de días, los espermatozoides no tienen la capacidad de sobrevivir tanto tiempo. En estas especies el momento de la cópula en relación al momento de la ovulación es crucial para el éxito de los eyaculados. Este hecho plantea el interrogante de por qué en algunas de las especies de ma-

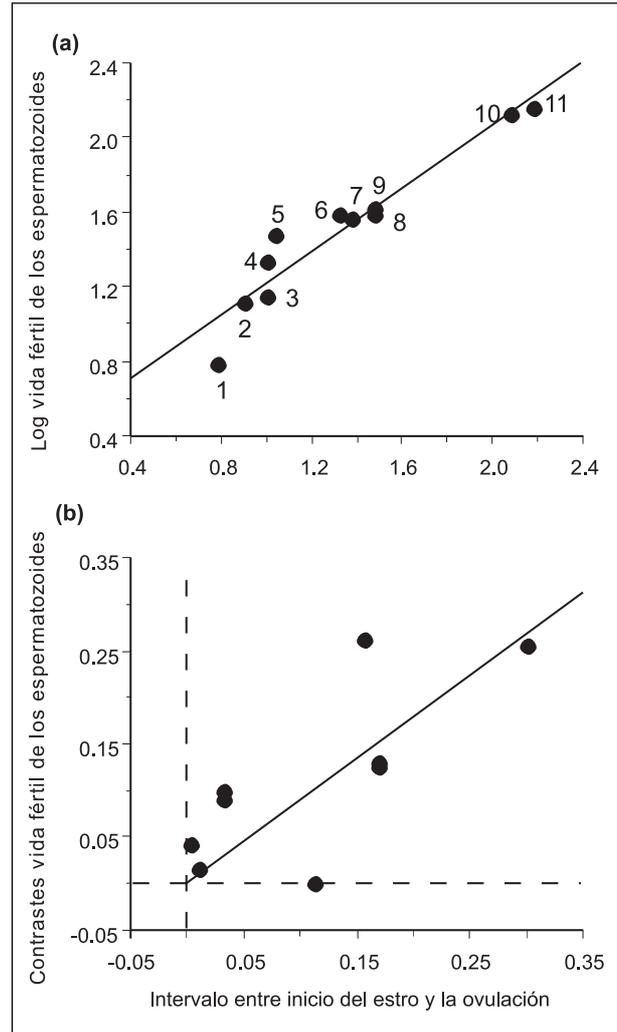


Figura 2. Relación entre el intervalo comienzo del estro-ovulación y la vida fértil de los espermatozoides. (a) Valores logarítmicos para cada especie: 1, *Mus musculus*; 2, *Mesocricetus auratus*; 3, *Rattus norvegicus*; 4, *Cavia porcellus*; 5, *Oryctolagus cuniculus*; 6, *Ovis aries*; 7, *Sus scrofa*; 8, *Bos taurus*; 9, *Mustela putorius*; 10, *Canis familiaris*; 11, *Equus caballus*. (b) Los puntos indican "contrastes" de cada variable. Los contrastes son diferencias lineales estandarizadas en un carácter entre taxones y para cada nodo en la filogenia. El empleo de contrastes elimina los efectos filogenéticos en los estudios comparativos. La recta de regresión ha sido forzada a través del origen. Modificado de Gomendio M y Roldán ERS (1993).

mamífero con estros largos, las hembras señalizan el momento de la ovulación (p. ej. las hembras de babuino desarrollan una inflamación de la parte genital visualmente muy llamativa), mientras que en otras la ovulación permanece encubierta (p. ej. nuestra propia especie). Por lo tanto, en mamíferos el macho que copule de forma que sus espermatozoides estén preparados para fecundar en el momento que se produzca la ovulación, tendrá una ventaja clara a la hora de fecundar. Si varios machos copulan en el momento adecuado, el que produzca un eyaculado más competitivo tendrá mayores posibilidades de fecundar.

En mamíferos el eyaculado es transportado a lo largo del tracto de la hembra, primero de forma pasiva por mo-

vimientos musculares del tracto, y posteriormente por el movimiento activo de los propios espermatozoides. Por tanto, en mamíferos los eyaculados competitivos se caracterizan por tener una elevada proporción de espermatozoides de morfología normal, una buena motilidad, y la capacidad de atravesar las cubiertas del óvulo. La forma en que compiten se asemeja más a una carrera, que a otras formas de competición que incluyen el bloqueo o ataque directo a espermatozoides de eyaculados rivales. La evidencia experimental que se presentó para apoyar esta última hipótesis ha sido totalmente desacreditada, y además procede de estudios llevados a cabo con humanos, una especie que desde todo punto de vista es considerada monándrica (Gomendio et al. 1998).

La perspectiva del macho

En los años setenta Trivers propuso que el esfuerzo que cada sexo pone en producir y criar a los descendientes, determina la intensidad de la selección sexual (Trivers 1972). En la mayoría de las especies las hembras invierten más que los machos en el cuidado de las crías, lo que supone que sus tasas de reproducción son más lentas. Por lo tanto, en una población siempre hay más machos que hembras listos para reproducirse, lo que implica que las hembras son un factor limitante para los machos. Esto hace que los machos compitan entre sí intensamente por fecundar al reducido número de hembras disponible en cada momento, y que exista mucha variación en el éxito reproductivo de los machos, pues mientras que algunos son muy exitosos otros machos de la población no producen ninguna cría. Por el contrario, las hembras de una población no presentan diferencias tan marcadas en el número de crías que producen, y las diferencias en su éxito reproductivo se deben en gran parte a las tasas de supervivencia de las crías, y no al número de machos con los que copulan. Todo ello implica que la selección sexual actúa con mayor intensidad en machos que en hembras (ver Capítulo 13), y que mientras en los machos la selección sexual favorece aquellos caracteres que facilitan conseguir un mayor número de fecundaciones, las hembras desarrollan estrategias encaminadas a mejorar la calidad de sus crías lo que incluye ser selectivas respecto a los machos con los que se aparean.

La competición espermática podría minimizar las diferencias en éxito reproductivo entre machos, puesto que la poliandria en hembras podría conducir a acercar el número de fecundaciones de diferentes machos. Sin embargo, lo que ocurre es lo contrario, pues la competición espermática marca aún más las diferencias entre machos, exagerando la intensidad de la selección sexual en este sexo. En aves los machos que producen un mayor número de crías como consecuencia de las cópulas extra-pareja, están emparejados con hembras que producen pocas crías de otros machos, por lo tanto la competición espermática aumenta el éxito reproductivo de los machos más atractivos de la población, y disminuye el de los menos atractivos (Møller 1998).

Parker (1970, 1984) sugirió que la competición espermática se parece a una lotería, en el sentido de que el que tenga un mayor número de billetes (es decir, espermatozoides transferidos al tracto de la hembra) tiene mayores posibilidades de ganar. La competición espermática ha favorecido un aumento en la producción de esperma en taxones con mecanismos de competición espermática muy diferentes (insectos, anfibios, aves y mamíferos), lo que sugiere que el valor competitivo de transferir un mayor número de espermatozoides es universal. Tanto en aves como en mamíferos, los machos de especies donde se dan niveles elevados de competición espermática tienen testículos grandes en relación a su tamaño corporal, copulan con mayor frecuencia, y producen eyaculados con un número mayor de espermatozoides (Birkhead y Møller 1992, Gomendio et al. 1998).

La competición espermática no sólo favorece un aumento en el número de espermatozoides, sino también una mejora de la calidad del eyaculado, que incluye un menor polimorfismo espermático, y una mejor motilidad (Møller 1988). Además, la competición espermática debería seleccionar espermatozoides capaces de vencer a los rivales. Gomendio y Roldán (1991) propusieron que en mamíferos la competición espermática debería de seleccionar espermatozoides más largos porque son capaces de nadar más deprisa y de vencer en la carrera por fecundar los óvulos. Para comprobar esta hipótesis llevaron a cabo análisis comparativos en primates y roedores que demostraron que los machos de especies poliándricas tienen espermatozoides más largos, lo que se consigue principalmente a través de un incremento de la longitud del flagelo (Fig. 3). Este aumento de tamaño del flagelo no va acompañado de un aumento proporcional de las reservas energéticas lo que implica que los espermatozoides más largos sobreviven menos tiempo. Por tanto, los machos de especies poliándricas siguen la estrategia de realizar múltiples cópulas de espermatozoides rápidos pero de vida corta. Estudios posteriores han demostrado que en mariposas (Gage 1994) y aves (Briskie et al. 1997) también aumenta la longitud de los espermatozoides con la intensidad de la competición espermática, pero se desconoce cuál es el significado adaptativo de una mayor longitud espermática en estos grupos. Finalmente, en nematodos sí se ha demostrado la ventaja competitiva de espermatozoides más largos pues éstos avanzan más rápido y fertilizan más huevos (La Munyon y Ward 1998).

Los machos pueden intentar evitar o minimizar la competición espermática defendiendo a la hembra de los intentos de cópula de otros machos. Dicha defensa puede adoptar distintas formas, desde la exclusión agresiva de otros machos, hasta cópulas prolongadas con la hembra que impiden físicamente la cópula por parte de otros machos, incluyendo también la producción de tapones del orificio genital que dificultan las cópulas. Dependiendo de si hay ventajas o no según el orden de cópula, y cuando las hay, de si la ventaja es para el primer o el último macho que copula, a los machos les convendrá defender a las hembras en diferentes momentos. Cuando la ventaja es para el primer macho que copula, los machos compiten

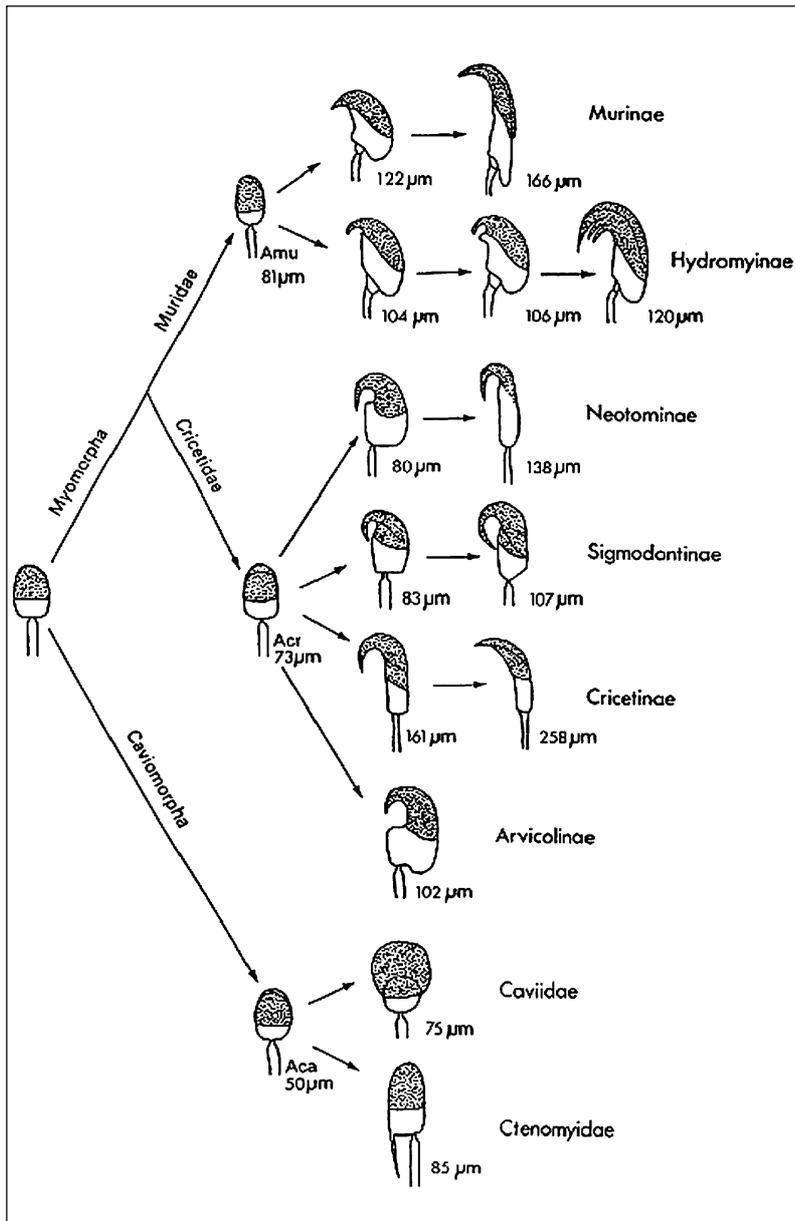


Figura 3. Evolución de la forma y las dimensiones de los espermatozoides de roedores en diferentes linajes. Las cabezas espermáticas representan los tipos morfológicos más frecuentes reconocibles en cada linaje y las dimensiones (en micrometros) corresponden a la longitud total promedio de cada morfotipo. Modificado de Roldan ERS, Gomendio M y Vitullo AD (1992) The evolution of Eutherian spermatozoa and underlying selective forces: female selection and sperm competition. Biol. Rev. 67, 551-593.

por ser los primeros en localizar a las hembras. Esto ha conducido a la evolución de órganos sensoriales más elaborados en machos en varios taxones. En ardillas terrestres (*Spermophilus tridecemlineatus*) la ovulación es inducida por la cópula y por tanto el primer macho que copula tiene ventaja a la hora de fecundar. Los machos tienen una tasa de desplazamientos muy alta en su búsqueda de hembras y capacidades cognitivas complejas que les permite anticipar el estro en hembras (Schwagmeyer 1995). La decisión de defender o no a una hembra también depende del costo que suponga en términos de pérdida de oportunidades de copular con otras hembras. Com-

parando dos especies de ardillas, Sherman (1989) encontró que cuando es difícil encontrar otras hembras receptivas, los machos permanecen con la hembra con la que han copulado defendiéndola, pero cuando hay otras hembras receptivas no les compensa defender a la hembra con la que han copulado y se dedican a intentar copular con otras.

Cuando los machos no pueden defender a las hembras de las cópulas de otros machos, adoptan la estrategia de copular frecuentemente para intentar maximizar sus posibilidades de fecundar. Este caso se da en aves rapaces y coloniales en las que machos y hembras se turnan en la obtención de alimento y la protección del nido, por lo que deben separarse con frecuencia.

Hasta ahora nos hemos centrado en la comparación entre especies, pero los modelos de la teoría de juegos proponen que dentro de una misma población debería haber diferencias entre machos en la asignación de esperma (revisión en Parker 1998). En los casos en los que dentro de una misma población hay machos que se enfrentan a niveles de competición espermática más elevados que otros, o en los que unos machos se encuentran en una situación más desfavorecida a la hora de copular que otros, dichos machos deberían invertir más en la producción de esperma. En el salmón (*Salmo salar*) los machos pueden seguir dos estrategias alternativas: bien se desarrollan como machos de gran tamaño que defienden los lugares de puesta, o se desarrollan como machos pequeños que obtienen fecundaciones a base de acercarse a parejas de machos grandes y hembras y expulsar esperma cuando la pareja está desovando. Por lo tanto, los machos pequeños siempre se enfrentan a competición espermática, mientras que los grandes sólo en contadas ocasiones cuando les acecha un macho pequeño. En apoyo de las predicciones mencionadas, los machos pequeños tienen unos testículos relativamente mayo-

res, producen un mayor número relativo de espermatozoides, una mayor proporción de ellos es motil, y los espermatozoides viven más tiempo (Gage et al. 1995).

Los modelos teóricos también predicen que cuando un mismo macho se enfrenta a situaciones en las que hay un mayor riesgo de competición espermática debería producir eyaculados más competitivos. En experimentos llevados a cabo en insectos en los que se compara el tamaño del eyaculado de machos que copulan en ausencia de otros machos, con machos que se encuentran en presencia de un segundo macho, se ha observado que estos últimos transfieren más esperma (*Tenebrio molitor*, Gage

y Baker 1991, *Ceratitis capitata*, Gage 1991, *Requena verticalis*, Simmons et al. 1993). En estos estudios no se puede saber si el aumento del tamaño del eyaculado se debe a la percepción de un riesgo pasado o futuro. Sin embargo, en cangrejos se ha demostrado que los machos inseminan más esperma cuando copulan con hembras no vírgenes que si son vírgenes, lo que indica que en este caso los machos responden al riesgo de que la hembra tenga ya esperma de otros machos (Jivoff 1997). No se detectó un aumento en el tamaño del eyaculado al aumentar el riesgo de competición espermática en un estudio realizado en aves (Birkhead y Fletcher 1995).

Al contrario de lo que parecería intuitivamente, los modelos predicen que cuando los machos se enfrentan a competición espermática con un número elevado de machos, no deberían de aumentar su inversión en producción espermática. Ello se debe a que la probabilidad de fecundación en este caso es tan baja, que no compensa la inversión en esperma. En peces tropicales de coral los machos territoriales defienden lugares donde las hembras ponen huevos. Con un número moderado de "sneakers" (machos que entran en su territorio a intentar usurpar fecundaciones) el macho eyacula más espermatozoides, pero con un número elevado de competidores se reduce el número de espermatozoides que libera (Petersen y Warner 1998).

La perspectiva de la hembra

Tradicionalmente se ha aceptado que la competición espermática se daba porque las hembras se veían forzadas a aceptar las cópulas de varios machos, debido a los riesgos asociados a rechazar los intentos de cópula. Sin embargo, estudios recientes han demostrado que a menudo las hembras son promiscuas porque solicitan activamente cópulas con varios machos, lo que ha planteado la pregunta de cuáles son los beneficios de la poliandria para las hembras.

Los costes derivados de copular con varios machos son elevados e incluyen: tiempo y energía dedicados a las cópulas; una mayor vulnerabilidad frente a los predadores durante la cópula debido a una mayor facilidad para ser detectadas y a una menor movilidad si son atacadas; la reducción de la movilidad también puede conducir a una menor eficiencia en la búsqueda de alimento; un mayor riesgo de transmisión de parásitos y de enfermedades venéreas; y en los casos en los que las hembras son defendidas por una pareja, el riesgo de ser detectadas copulando con otros machos incluye el castigo físico y la reducción de los niveles de cuidado paternal.

Por lo tanto, los beneficios derivados de la poliandria deberían de superar dichos costes y ser pues muy sustanciales. Se han propuesto diversos tipos de beneficios para las hembras de la poliandria que se agrupan en dos tipos: directos e indirectos.

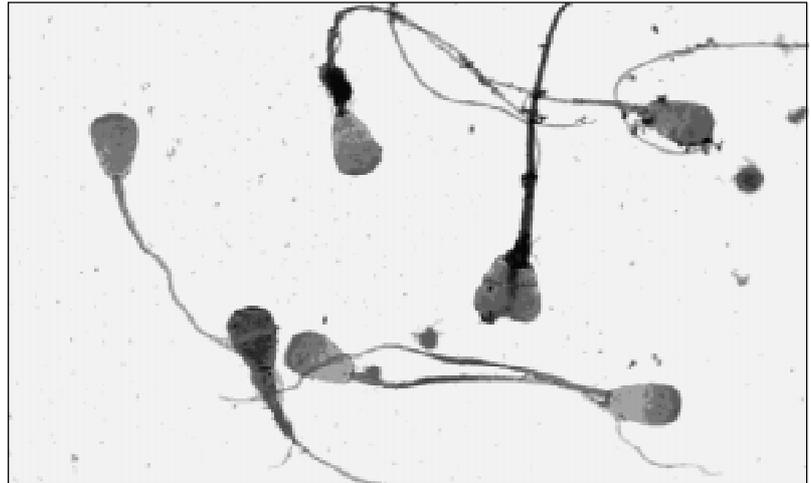


Figura 4. Espermatozoides de gacela dama (*Gazella dama mohrr*) con anomalías de cabeza y flagelo.

Los beneficios directos incluyen: (a) los nutrientes que el macho transfiere a la hembra durante la cópula y que pueden aumentar significativamente la supervivencia y calidad de las crías (Bissonath y Wiklund 1995); (b) cuidado paternal: en poblaciones en las que una hembra se asocia con varios machos, éstos ajustan su inversión en las crías a su certeza de paternidad, por lo que las hembras promueven activamente la cópula con varios machos con el fin de obtener cuidado paternal de todos ellos (Davies et al. 1996); (c) asegurar la fecundación: se ha propuesto que las hembras copulan con varios machos para evitar el riesgo de no producir crías si copulan con un macho infértil. En la actualidad no se dispone de suficiente información sobre la prevalencia de esterilidad en poblaciones naturales como para testar esta hipótesis, pero la evidencia experimental obtenida en aves no parece apoyarla (Birkhead 1996).

Por otra parte, los beneficios indirectos incluyen: (a) Aumentar la diversidad genética de las crías: esta consecuencia podría ser beneficiosa en ambientes impredecibles, pues aseguraría que al menos algunas de las crías resultasen bien adaptadas a nuevas circunstancias. Sin embargo, esta hipótesis padece problemas teóricos que han hecho que no haya sido objeto de suficientes estudios empíricos. (b) Mejorar la calidad genética de las crías: según esta hipótesis las hembras copularían con varios machos si, una vez han copulado con un macho, encuentran a otro macho de mejor calidad. En grupos como las aves, donde machos y hembras forman parejas en la época reproductiva, no todas las hembras se pueden emparejar con machos de alta calidad. Por ello las hembras promueven cópulas extra-pareja con machos más atractivos que aquellos con los que se han emparejado (Kempnaers et al. 1992). Puesto que de estas cópulas extra-pareja sólo obtienen esperma, parece lógico suponer que el beneficio que consiguen las hembras es genético. La evidencia a favor de esta hipótesis procede de un estudio que ha demostrado que las hembras solicitan cópulas extra-pareja con machos que tienen un canto más elaborado, y que dicho atributo está relacionado con una mejor supervi-

vencia de las crías de esos machos (Hasselquist et al. 1996). En poblaciones de víboras en las que hay niveles de consanguinidad elevados, las hembras que copulan con varios machos consiguen una mejor supervivencia de las crías, pues producen menos crías deformes y muertas (Madsen et al. 1992). Los autores del estudio propusieron que ello se debe a que en esta especie las hembras no pueden elegir machos de mejor calidad a nivel fenotípico, pero al copular con varios machos aseguran el ser fecundadas por el de mejor calidad que debería tener un eyaculado más competitivo. La interpretación más plausible es que, puesto que los machos más consanguíneos tienen una peor calidad de eyaculado (Roldán et al. 1998) (Fig. 4), la promiscuidad asegura que las hembras tienen pocas probabilidades de ser fecundadas por machos consanguíneos (de menor calidad genética) cuando éstos compiten con eyaculados más competitivos de otros machos.

(c) Compatibilidad genética: propone que las hembras poliándricas disminuyen el riesgo de ser fecundadas por machos incompatibles genéticamente, lo que daría lugar a deficiencias en el desarrollo de las crías. En pseudoscorpiones se ha observado que las hembras que copulan con varios machos tienen una menor tasa de abortos, lo que se atribuye a este efecto (Zeh y Zeh 1997, Newcomer et al. 1999).

Se ha propuesto que las hembras no sólo derivan beneficios de copular con varios machos, sino que una vez que esto ha ocurrido, obtendrían importantes beneficios si pudiesen influir sobre la probabilidad que los diferentes machos tienen de fecundar. A esta estrategia se le ha denominado elección críptica por parte de la hembra, y aunque es el objeto de mucho interés en la actualidad aún hay poca evidencia concluyente. Dicha elección críptica podría adoptar varias formas como evitar la transferencia de esperma por parte de ciertos machos, regular la duración de la cópula de forma que se manipule la cantidad de esperma recibida de diferentes machos, expulsar el esperma de machos concretos, y la ovulación o maduración de huevos preferencial después de ser inseminadas por machos particulares (Eberhard 1996). Los experimentos realizados hasta la fecha son de difícil interpretación.

En un experimento llevado a cabo con *Drosophila* se demostró que, cuando las cópulas de dos machos tenían una misma duración, el macho de mayor tamaño fertilizaba más huevos, lo que se interpretó como una prueba de que las hembras facilitaban el ser fecundadas por machos de mayor tamaño corporal (Ward 1993). Sin embargo, Simmons et al. (1996) criticaron dichas conclusiones porque estandarizar la duración de la cópula no significa controlar el número de espermatozoides, ya que los machos de mayor tamaño transfieren esperma más deprisa durante la cópula. Por lo tanto, la mayor tasa de fertilización por parte de los machos de mayor tamaño es el resultado de que son más eficientes en términos de competición espermática, y no de la elección críptica de la hembra.

Algunos autores han propuesto que, dado que la selección sexual sobre los machos para conseguir aumentar el número de crías producidas, es mayor que la selección sobre las hembras para mejorar la calidad de las crías, las adaptaciones de los machos (en este caso a la competición espermática) prevalecerán sobre las adaptaciones de las hembras (elección críptica) (Parker 1998). Sin embargo, en especies con fecundación interna el eyaculado termina en el tracto genital femenino, fuera del control del macho. Es posible que los costes para las hembras de desarrollar mecanismos para manipular la paternidad de las crías en esta etapa sean pequeños, por lo que el control por parte de las hembras podría evolucionar. Las enormes barreras a las que se enfrentan los eyaculados en el tracto femenino podrían suponer una herramienta muy poderosa en este conflicto entre sexos (Roldán et al. 1992).

El conflicto entre sexos

Como hemos visto, machos y hembras siguen diferentes estrategias para maximizar su éxito reproductivo, por lo que en ocasiones entran en conflicto y lo que es ventajoso para un sexo es negativo para el otro. Quizás el ejemplo más dramático estudiado hasta la fecha proviene de trabajos realizados con *Drosophila*. Se sabía desde hacía tiempo que cuanto más copula una hembra, más corta es su vida. Se pensaba que era por el coste de producir huevos, pero posteriormente se demostró que es debido al número de veces que es inseminada por machos, y en concreto a los efectos nocivos del fluido seminal. El macho transfiere sustancias químicas que aceleran la ovoposición, disminuyen la receptividad de la hembra y atacan al esperma de machos rivales. Pero dichas sustancias son tóxicas para la hembra y aumentan sus tasas de mortalidad (Chapman et al. 1995). Diversos experimentos han demostrado que se da una coevolución entre machos y hembras (ver Capítulo 12). Cuando a las hembras se las impide coevolucionar con los machos, el fluido seminal del macho se vuelve aún más dañino para las hembras (Rice 1996). Cuando se fuerza experimentalmente la monogamia, los eyaculados se vuelven menos peligrosos para las hembras, ya que los intereses de machos y hembras se tornan coincidentes en este caso y a los machos les interesa que las hembras se reproduzcan el mayor tiempo posible (Holland y Rice 1999). Estos resultados nos indican que el conflicto entre machos y hembras es continuo y que provoca una coevolución entre los dos sexos que en cierta forma se asemeja a los modelos de carrera de armamentos que se dan entre predador y presa (ver Capítulo 12). El conflicto entre sexos se mantiene dentro de los márgenes que aseguran la reproducción, y por tanto en la coevolución a la que da lugar sería erróneo intentar deducir qué sexo ha vencido en el conflicto, pues se trata de sistemas dinámicos en los que cada sexo experimenta cambios continuos en respuesta a los cambios del otro.

Bibliografía

- ARNQVIST, G. 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature* 393: 784-786.
- BIRKHEAD, T.R. 1996. Sperm competition: evolution and mechanisms. *Curr. Top. Develop. Biol.* 33: 103-158.
- BIRKHEAD, T.R. 1998. Sperm competition in birds: mechanisms and function. En T.R. Birkhead y A.P. Møller (eds.): *Sperm competition and sexual selection*. Pp: 579-622. Academic Press, San Diego.
- BIRKHEAD, T.R. y FLETCHER, F. 1995. Depletion determines sperm numbers in male zebra finches. *Anim. Behav.* 48: 451-456.
- BIRKHEAD, T.R. y MØLLER, A.P. 1992. *Sperm competition in birds*. Academic Press, London.
- BIRKHEAD, T.R., WISHART, G.J. y BIGGINS, J.D. 1995a. Sperm precedence in the domestic fowl. *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B.* 261: 285-292.
- BIRKHEAD, T.R., FLETCHER, F., PELLATT, E.J. y STAPLES, A. 1995b. Ejaculate quality and the success of extra-pair copulations in the zebra finch. *Nature* 377: 422-423.
- BISSONDATH, C.J. y WIKLUND, C. 1995. Protein content of spermatophores in relation to monandry/polyandry in butterflies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 365-371.
- CHAPMAN, T., LIDDLE L.F., KALB, J.M., WOLFNER, M.F. y PARTRIDGE, L. 1995. Cost of mating in *Drosophila melanogaster* females is mediated by male accessory gland products. *Nature* 373: 241-244.
- DAVIES, N.B., HARTLEY, I.R., HATCHWELL, B.J. y LANGMORE, N.E. 1996. Female control of copulations to maximize male help: a comparison of polygynandrous alpine accentors, *Prunella collaris*, and dunlocks, *P. modularis*. *Anim. Behav.* 51: 27-47.
- DIESEL, R. 1990. Sperm competition and reproductive success in the decapod *Inachus phalangium* (Majidae): a male ghost spider crab that seals off rivals' sperm. *J. Zool. Lond.* 220: 213-223.
- EBERHARD, W.G. 1985. *Sexual selection and animal genitalia*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- EBERHARD, W.G. 1996. *Female control: Sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press, Princeton.
- GAGE, M.J.G. 1991. Risk of sperm competition directly affects ejaculate size in the Mediterranean fruit fly. *Anim. Behav.* 42: 1036-1037.
- GAGE, M.J.G. 1994. Associations between body size, mating pattern, testis size and sperm lengths across butterflies. *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B.* 258: 25-30.
- GAGE, M.J.G. y BAKER R.R. 1991. Ejaculate size varies with socio-sexual situation in an insect. *Ecol. Entomol.* 16: 331-337.
- GAGE, M.J.G., STOCKLEY, P. y PARKER, G.A. 1995. Effects of alternative male mating strategies on characteristics of sperm production in the Atlantic salmon (*Salmo salar*): theoretical and empirical investigations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 350: 391-399.
- GOMENDIO, M. y ROLDAN, E.R.S. 1991. Sperm competition influences sperm size in mammals. *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B.* 243: 181-185.
- GOMENDIO, M. y ROLDAN, E.R.S. 1993. Co-evolution between male ejaculates and female reproductive biology in eutherian mammals. *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B.* 252: 7-12.
- GOMENDIO, M., HARCOURT, A.H. y ROLDAN, E.R.S. 1998. Sperm competition in mammals. En Birkhead T.R. y Møller A.P. (eds.): *Sperm competition and sexual selection*. Pp. 667-751. Academic Press, San Diego.
- HASSELQUIST, D., BENSCH, S. y VON SCHANTZ, T. 1996. Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler. *Nature* 381: 229-232.
- HOLLAND, B. y RICE, W.R. 1999. Experimental removal of sexual selection reverses intersexual antagonistic coevolution and removes reproductive load. *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)* 96: 5083-5088.
- JIVOFF, P. 1997. Sexual competition among male blue crab, *Callinectes sapidus*. *Biol. Bull.* 193: 368-380.
- KEMPENAERS B., VERHEYEN G.R., BROECK, M.V.D., BURKE, T., BROECKHOVEN, C.V. y DHONDT, A.A. 1992. Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature* 357: 494-496.
- LAMUNYON, C.W. y WARD, S. 1998. Larger sperm outcompete smaller sperm in the nematode *Caenorhabditis elegans*. *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B.* 265: 1997-2000.
- MADSEN, T., SHINE, R., LOMAN, J. y HÅKANSSON, T. 1992. Why do female adders copulate so frequently? *Nature* 355: 440-441.
- MØLLER, A.P. 1988. Ejaculate quality, testes size and sperm competition in primates. *Journal of Human Evolution* 17: 479-488.
- MØLLER, A.P. 1998. Sperm competition and sexual selection. En T.R. Birkhead y A.P. Møller (eds.): *Sperm competition and sexual selection*. Pp: 56-90. Academic Press, San Diego.
- MØLLER A.P. y BIRKHEAD T.R. 1994. The evolution of plumage brightness in birds is related to extra-pair paternity. *Evolution* 48: 1089-1100.
- NEWCOMER, S.D., ZEH, J.A. y ZEH, D.W. 1999. Genetic benefits enhance the reproductive success of polyandrous females. *Proc. Nat. Acad. Sci. (USA)* 96: 10236-10241.
- PARKER, G.A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in insects. *Biol. Rev.* 45: 525-567.
- PARKER, G.A. 1984. Sperm competition and the evolution of animal mating strategies. En Smith R.L. (ed.): *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Pp. 1-54. Academic Press, Orlando.
- PARKER, G.A. 1998. Sperm competition and the evolution of ejaculates: towards a theory base. En T.R. Birkhead y A.P. Møller (eds.): *Sperm competition and sexual selection*. Pp: 1-54. Academic Press, San Diego.
- PETERSEN, C.W. y WARNER, R.R. 1998. Sperm competition in fishes. En T.R. Birkhead y A.P. Møller (eds.): *Sperm competition and sexual selection*. Pp: 435-463. Academic Press, San Diego.
- RICE, W.R. 1996. Sexually antagonistic male adaptation triggered by experimental arrest of female evolution. *Nature* 381: 232-234.
- ROLDÁN, E.R.S., GOMENDIO, M. y VITULLO, A.D. 1992. The evolution of eutherian spermatozoa and underlying selective forces: female selection and sperm competition. *Biol. Rev.* 67: 551-593.
- ROLDÁN, E.R.S., CASSINELLO, J., ABAIGAR, T. y GOMENDIO, M. 1998. Inbreeding, fluctuating asymmetry and ejaculate quality in an endangered ungulate. *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B* 265: 243-248.
- SCHWAGMEYER, P.L. 1995. Searching today for tomorrow's mates. *Anim. Behav.* 50: 759-767.
- SHERMAN, P.W. 1989. Mate guarding as paternity insurance in Idaho ground squirrels. *Nature* 338: 418-420.
- SIMMONS, L.W., CRAIG, M., LLORENS, T., SCHINZIG, M. y HOSKEN, D. 1993. Bushcricket spermatophores vary in accord with sperm competition and parental investment theory. *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B.* 251: 183-186.
- SIMMONS, L.W., STOCKLEY, P., JACKSON, R.L. y PARKER, G.A. 1996. Sperm competition or sperm selection: no evidence for female influence over paternity in yellow dung flies *Scatophaga stercoraria*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 38: 199-206.
- 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 Press, Chicago.
- WAAGE, J.K. 1979. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science* 203: 916-918.
- WARD, P.I. 1993. Females influence sperm storage and use in the yellow dung fly *Scatophaga stercoraria* (L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32: 313-319.
- ZEH, J.A. y ZEH, D.W. 1997. The evolution of polyandry II: post-copulatory defences against genetic incompatibility. *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B.* 264: 69-75.

Lecturas recomendadas

- (1) BIRKHEAD, T.R. y MØLLER, A.P. (eds.) 1998. *Sperm competition and sexual selection*. Academic Press, San Diego. Este libro constituye la revisión más completa que existe hasta la fecha del tema. Incluye capítulos generales sobre aspectos teóricos, modelos basados en teoría de juegos, el papel de la hembra, y la relación entre paternidad y cuidado parental, así como 12 capítulos dedicados a diferentes grupos taxonómicos que incluye uno dedicado a plantas.
- (2) BIRKHEAD, T.R. 2000. *Promiscuity. An evolutionary history of sperm competition and sexual conflict*. Faber and Faber, London. Es una buena introducción al tema escrita en un tono divulgativo y ameno, sin perder por ello rigor ni interés científico.
- (3) GOMENDIO, M. y ROLDÁN, E.R.S. 1993. *Mechanisms of sperm competition: linking physiology and behavioural ecology*. Trends in Ecology and Evolution 8: 95-100. Revisión cuyo objetivo es resaltar cómo un enfoque interdisciplinar que integre la ecología del comportamiento y la fisiología reproductiva puede hacer avanzar éste campo.
- (4) SIMMONS, L.W. 2001. *Sperm competition and its evolutionary consequences in insects*. Princeton University Press, Princeton. Revisión actualizada y pormenorizada de competición espermática en insectos, haciendo especial énfasis en los mecanismos.