

Capítulo 9: LA EVOLUCIÓN DEL SEXO

Juan Carranza Almansa

CÁTEDRA DE BIOLOGÍA Y ETOLOGÍA, FACULTAD DE VETERINARIA. UNIVERSIDAD DE EXTREMADURA.
10071-Cáceres. E-mail: carranza@unex.es

La selección natural favorece el predominio de aquellos genes que son más efectivos produciendo copias de sí mismos. El sexo es uno de los grandes enigmas de la biología evolutiva porque, siendo todo lo demás igual, la tasa reproductiva de un linaje sexual puede ser la mitad que la de un linaje asexual, al menos aparentemente. Esta reducción en la tasa reproductiva se denomina coste del sexo y se debe a que los linajes sexuales emplean la mitad de su presupuesto en la producción de machos que no contribuyen con recursos sino sólo con genes a la fabricación de descendientes. Existen muchos casos de reproducción sexual donde no se da esta carencia de aporte de recursos por parte de los machos, y por tanto en esos sistemas el doble coste del sexo se encuentra reducido o no existe. Sin embargo para los sistemas con sexo costoso la explicación no es evidente. Desde que se reconoció la existencia del problema, hace unos 40 años, se han aportado muchas y variadas posibles soluciones. En este capítulo se revisa tanto la naturaleza del problema como las principales teorías existentes sobre posibles beneficios de la reproducción sexual, que pudieran explicar su predominio sobre la asexualidad a pesar del doble coste aparente para los genes cuyos portadores utilizan el sexo como modo de reproducción.

Reproducción

La historia de la vida sobre la Tierra supone una constante competencia entre los modelos de seres vivos. En términos evolutivos, la rivalidad tiene lugar realmente entre elementos genéticos con instrucciones que afectan al modo en que se comportan los organismos que los llevan.

Los modelos de organismos perduran y se extienden mediante la reproducción, es decir, fabricando otros similares a ellos que viven y continúan haciendo copias tras la muerte de sus progenitores. Fabricar descendientes no es gratis y los recursos son limitados, de modo que se desencadena una enorme competencia entre todos los fabricantes para conseguirlos a costa de otros. Los modelos de seres vivos que han conseguido llegar hasta el tiempo presente tienen por tanto una característica en común: su eficacia en la reproducción.

Para reproducirse, un organismo debe hacer una copia de su material genético, donde se encuentran las instrucciones de cómo ser efectivo en esa carrera por la reproducción. Después ha de colocar esa copia dentro de un envoltorio, que llamamos hijo, y que sirve para mantenerla hasta poder fabricar un nuevo envoltorio donde a su vez colocar una nueva copia. Son por tanto las instrucciones genéticas (el ADN) y no los cuerpos, las que pueden perdurar a lo largo del tiempo. Podemos entonces decir que los seres vivos que vemos hoy llevan el ADN que ha sido más eficaz en hacer copias a través de las generaciones.

Sin embargo, el modo en que casi todas las formas de vida han ganado en esa competencia ha sido a base de producir descendientes sexuales, por lo menos en algún momento de su ciclo biológico. Al reproducirse de modo

sexual, un organismo fabrica un envoltorio donde en lugar de poner una copia completa de su ADN pone sólo la mitad. Desde ese punto de vista, el sexo supone una reducción del 50% en las posibilidades de dejar copias del ADN en la siguiente generación. Pero ocurre además que la otra mitad la pone otro individuo, es decir un competidor con instrucciones probablemente muy diferentes (Fig. 1). Sexo no es sinónimo de reproducción. Es algo así como una reproducción a medias, pero además ¡gastando la mitad del presupuesto en reproducir a un genoma competidor! ¿Cómo puede un individuo ganar en la competencia por hacer copias del ADN con semejante estrategia?

Aparentemente, un organismo podría copiar su ADN con el doble de efectividad si prescindiera del sexo. La cuestión es obviamente más compleja que esto y su solución nada evidente, hasta el punto que el problema del sexo ha sido definido como el principal enigma de la biología evolutiva (Williams 1966, 1975, Maynard-Smith 1978, Bell 1982) y viene resistiéndose a todo tipo de soluciones tras décadas de insistente búsqueda por parte de investigadores de diversos campos.

Origen del sexo

El sexo apareció muy al principio de la historia de la vida en la Tierra, probablemente hace unos 3000 millones de años, en organismos procariontes, mucho antes de que apareciesen las primeras células eucariotas hace unos 1000 millones de años (Hickey y Rose 1988). Podríamos definir el sexo como el proceso por el cual resulta un indi-



Figura 1. La reproducción sexual significa que un individuo (generalmente la hembra) dedica su presupuesto reproductivo a producir descendientes en los que sólo puede poner copias de la mitad de su material genético; a la vez que otro individuo (generalmente el macho) coloca en el mismo organismo hijo un 50% de un ADN diferente y por tanto competidor, incluso sin contribuir a aportar los recursos necesarios.

viduo que contiene un genoma producto de la mezcla de material genético procedente de dos o más replicantes independientes (Shields 1988). El concepto de sexo incluye muchos tipos de intercambio génico. En procariotas hay multitud de procesos denominados parasexuales que incluyen distintos modos de intercambio génico, que pueden llevar o no a la producción de nuevos individuos a partir de progenitores, es decir reproducción (Margulis y Sagan 1986). Tras la aparición de la célula eucariota, el sexo incluye procesos tales como la fusión nuclear, conjugación, singamia, o sobrecruzamiento entre cromosomas homólogos en seres diploides (Shields 1988). Históricamente, el término “sexo” se ha utilizado preferentemente para describir el tipo de reproducción biparental que se da en animales y plantas superiores. Aunque éste no es, como vemos, el único proceso de tipo sexual, resulta el de mayor interés ya que es en él donde aparecen las desventajas que han hecho del sexo el principal enigma de la biología evolutiva, y en él centraremos nuestra discusión en este capítulo.

Realmente el problema del sexo no es tan simple como el hecho de que los descendientes sean portadores sólo de la mitad del ADN. En su origen, el sexo es intercambio de material genético, probablemente de modo similar a lo que hoy podemos ver en bacterias y otros microorganismos (Margulis y Sagan 1986, Levin 1988), así como en los animales hermafroditas y en las plantas monoicas. En un hermafrodita típico, un individuo inyecta ADN en otro y recibe ADN de él. Como consecuencia produce N hijos en cada uno de los cuales ha colocado un 50% de su genoma. Es posible que ya no tenga más contacto con el

individuo al que inyectó material genético, pero cabe esperar que si las cosas no le han ido mal haya producido a su vez N hijos, en cada uno de los cuales va también el 50% del genoma de nuestro protagonista hermafrodita, de modo que son tan hijos suyos como los que ha producido directamente. Entre unos y otros, cuenta con un total de $2N$ hijos con $N/2$ genomas lo cual es exactamente igual a los N hijos con N genomas que hubiese producido con reproducción asexual. Hay algunas diferencias, no obstante, y que habremos de tratar más adelante, como el hecho de que cada nuevo organismo ahora no es un clon de sus progenitores sino que se han producido nuevas combinaciones génicas. Pero veamos de momento otra cuestión. Cuando hablamos de poner mitades exactamente iguales de un genoma estamos implícitamente asumiendo que el organismo es diploide. ¿Cuál es el sentido de la diploidía?

La diploidía y el sexo han tenido éxito en la naturaleza. Aunque existe intercambio genético en organismos haploides, la recombinación en su forma más completa parece estrechamente ligada a la diploidía. Podríamos preguntarnos si fue antes la diploidía o el sexo, y de qué modo se originaron una y otro. Parker et al. (1972) propusieron que los primeros organismos diploides aparecieron como producto de la simbiosis entre dos haploides. Es probable que la doble dotación génica representase una ventaja, especialmente si el ADN primitivo era más propenso a contener errores que pudiesen causar problemas de funcionamiento. El modo de actuación del material genético permite que la presencia de una segunda copia pueda suponer la reparación de muchos de esos proble-

mas. Es lo que conocemos como dominancia genética. Si, por ejemplo, un trozo de ADN contiene un error que impide la formación de una determinada enzima, el organismo no acusará ningún problema si en la otra copia la secuencia de ADN es correcta, ya que la enzima estará presente. Cabe pensar que éste y otros tipos de ventajas pudieran haber favorecido a los primitivos diploides. Aunque los haploides originales fuesen asexuales, el modo de reproducción más parsimonioso para los nuevos diploides no es necesariamente el asexual. La réplica asexual del simbiote como tal es probable que hubiese requerido de nuevos mecanismos. Sin embargo, si ambas mitades que formaron el simbiote se separan, cada una de ellas puede replicarse de modo asexual como antes lo hacía. Después, basta repetir el proceso de unión que dio lugar al simbiote, sea con una réplica del mismo “compañero” anterior o de otro.

Es probable que una vez establecidos los diploides la vuelta atrás evolutiva fuese difícil. La dominancia suple los defectos de los alelos recesivos pero hace que se mantengan fuera del alcance de la selección mientras están en heterocigosis, con lo que su número puede aumentar. Ahora un haploide procedente de esos diploides expresaría todos los alelos recesivos defectuosos, en lo que sería el equivalente a un homocigoto para todos los loci del genoma. Es por tanto posible que las “mitades” del diploide que se separan para replicarse pudiesen realizar pocas funciones antes de volver a fusionarse. El equivalente a los gametos y a la singamia está servido.

Evolución de la anisogamia

La reproducción mediante gametos plantea nuevos problemas. Un gameto es un envoltorio provisional que contiene la mitad del genoma del organismo que lo produjo y que sólo tiene éxito si encuentra a otro con el cual fusionarse. El éxito en la singamia puede aumentar con el tiempo de supervivencia de los gametos o con la cantidad de éstos. Debido a la probable incapacidad de realizar por sí mismos la mayoría de las actividades vitales, tales como obtener nutrientes y procesarlos, la supervivencia de los gametos puede estar relacionada con la cantidad de nutrientes almacenados en ellos. La selección pudo favorecer a los individuos que colocaron nutrientes en los gametos, no sólo para aumentar su supervivencia y el éxito en la singamia, sino también para los primeros estadios del desarrollo del embrión hasta que el nuevo individuo pudiera conseguirlos por sí mismo. A medida que los grandes gametos con nutrientes eran más numerosos, la selección favorecería la estrategia alternativa: producir un elevado número de gametos pequeños. El éxito de esta estrategia depende de la abundancia de gametos grandes con los cuales contactar, pero depende también de la densidad de gametos pequeños de otros individuos, competidores, que llegarían a contactar primero con los gametos grandes. Esta competencia entre los gametos pequeños favorece su incremento en número, a la vez que su progresiva reducción en tamaño, así como las adaptaciones que mejoran su movilidad en la carrera por contactar pri-

mero con los gametos grandes. Una vez establecidas las condiciones para la competencia entre los gametos pequeños, es esperable que hubiese diferencias en el éxito entre unos productores y otros de estos gametos pequeños. Gracias a su alto número, es probable que las diferencias en las cualidades para contactar con los gametos grandes se tradujesen en que los gametos procedentes de algunos individuos contactasen con la mayoría de los gametos grandes. El aumento en la varianza en el éxito significa aumento en la intensidad de la selección sexual que favorece precisamente las cualidades competitivas de los gametos pequeños y por tanto de sus productores (Parker et al. 1972, ver también Randerson y Hurst 2001, para una revisión más reciente del problema).

Un mismo individuo podría producir gametos grandes y pequeños, pero las diferencias entre ambas estrategias pudieron llevar progresivamente a la especialización de los organismos en la producción de uno u otro tipo de gametos. Si las diferencias en éxito son grandes entre los productores de gametos pequeños debido a la competencia entre ellos, un gen para mejorar la especialización podría conferir más éxito a su portador que un gen para jugar a la vez a la otra estrategia. Por su parte, el productor de gametos grandes tendría pocas posibilidades de éxito produciendo también gametos pequeños en un ambiente de especialistas. A los gametos grandes les llamamos óvulos y a los gametos pequeños espermatozoides. A los individuos productores de gametos grandes les llamamos hembras y a los productores de gametos pequeños, machos.

La evolución de la anisogamia, por lo tanto, es un ejemplo de selección disruptiva en el cual dos estrategias extremas tienen mayor éxito que cualquier otra estrategia intermedia, pero con la peculiaridad de que el éxito de cada una de ellas depende de su frecuencia relativa. Así, la situación ancestral de gametos de tamaño intermedio, o isogamia, no sería evolutivamente estable, siendo reemplazada por el equilibrio evolutivamente estable formado por ambas estrategias, es decir la anisogamia.

El coste del sexo

La anisogamia implica que la selección natural (o sexual) ha actuado de modo diferente en los productores de gametos grandes y pequeños, ya que su éxito reproductivo se basa en estrategias diferentes. Aunque hoy podemos ver que existe un gran abanico de situaciones entre las dos estrategias, al hablar de machos y hembras nos referiremos por simplicidad a las dos estrategias básicas extremas. Bajo esa premisa, la obtención de nutrientes para fabricar descendientes es propia sólo de las hembras. Los machos compiten también por conseguir nutrientes, pero no los dedican a la fabricación de hijos sino a la competencia con otros machos para llegar a los óvulos. Los machos se diferencian de los primitivos organismos sexuales en que a la hora de realizar el intercambio genético, inseminan pero no aceptan ser inseminados. Cuando en una población se establecen las dos estrategias típicas de machos y hembras, aparece el llamado coste del sexo

(Williams 1975, Maynard-Smith 1978, Bell 1982, Stearns 1987, Michod y Levin 1988, Hurst y Peck 1996).

El coste del sexo se refiere a la reducción en las probabilidades de dejar copias de los propios genes que sufriría un individuo sexual respecto a uno asexual. En algunos casos se incluyen en el coste del sexo diversos conceptos que diferencian la reproducción sexual de la asexual, tales como encontrar y elegir pareja sexual, con los riesgos asociados como por ejemplo exponerse a los depredadores, etc. Todos esos costes son muy variados entre especies y circunstancias y no son el objeto principal de debate cuando se habla del coste del sexo. Nosotros, a partir de ahora, nos referiremos al coste del sexo como la reducción del 50% en las posibilidades de dejar copias de genes que sufren los individuos sexuales respecto a los asexuales, el llamado “doble coste del sexo” (Williams 1975, Maynard-Smith 1978).

El coste del sexo ocurre por dos hechos concurrentes. Por un lado, los descendientes sexuales llevan sólo la mitad de los genes, pero por otro, tan importante o más, porque un linaje formado por machos y hembras produce la mitad de descendientes que un linaje de asexuales, ya que los machos no colaboran en la producción de crías. Una hembra individual, si dedica su presupuesto a producir tanto hijos como hijas, a nivel de nietos obtendrá los descendientes de sus hijas y los de sus hijos (a través de su apareamiento con otras hembras). La cantidad de nietos hubiera sido la misma si la hembra hubiese producido descendientes partenogenéticos, pero en cada descendiente sexual va solo la mitad de genes (el 25% en cada nieto). Para evitar la reducción en las copias de genes se requeriría el doble de hijos/as (el cuádruple de nietos), lo cual hubiese ocurrido si los machos también hubieran aportado su presupuesto a la fabricación de crías (ver Apéndice 1).

Cuidado biparental y coste del sexo

La selección ha favorecido a aquellos machos que eran capaces de inseminar a muchas hembras. Las hembras, por su parte, reciben ADN extraño sin poder inseminar al macho. Una opción para no perder en el trueque es recibir ADN acompañado de los nutrientes necesarios para fabricar las correspondientes crías. El problema es que si los machos deben aportar nutrientes para inseminar hembras su potencial para múltiples apareamientos disminuye. Esta situación genera el llamado conflicto sexual (Trivers 1972). Como se verá en el Capítulo 10 diversas circunstancias pueden influir en la forma final en que se resuelve este conflicto en cada especie. Las posibilidades de los machos de inseminar a muchas hembras pueden estar limitadas por el medio ambiente y por las estrategias vitales de cada especie. Esto incluye también a las estrategias de las propias hembras que pueden ser seleccionadas en la dirección de controlar los apareamientos y exigir nutrientes a los machos o bien en la de actuar de tal modo que consigan aparearse con los machos más competitivos sin que éstos aporten nutrientes (ver Capítulo 10). En general, sólo si las posibilidades de éxito de los

machos al tratar de inseminar múltiples hembras están limitadas de algún modo, éstos aceptarán colaborar en el cuidado de las crías.

Si la aportación del macho hace que la hembra produzca doble número de crías, el doble coste del sexo queda anulado completamente. Los machos pueden contribuir de diversas formas a la producción de crías, y su aportación puede suponer realmente un aumento en el número de descendientes que la hembra puede producir (Clutton-Brock 1991).

Algunos autores se han referido al coste del sexo como el coste de producir machos que no colaboran en el cuidado parental (e.g. Maynard-Smith 1978, Hurst y Peck 1996, West et al. 1999). Un modo de reducir este coste, por lo tanto, podría ser disminuir la producción de machos.

La proporción de sexos

Una población sexual en la que los machos no colaboran en el aporte de los nutrientes necesarios para la fabricación de los cuerpos de las crías, experimenta una reducción del 50% en su tasa de crecimiento respecto a una población asexual. Esto es así porque se dedica la mitad del presupuesto a producir machos, cuando unos cuantos podrían ser suficientes para fecundar a todas las hembras disponibles. Si esa población invirtiera, digamos, un 10% del presupuesto en fabricar crías machos y el resto en hembras, sólo experimentaría una reducción en el crecimiento del 10% respecto a la asexual. ¿Por qué la población no reduce su gasto en machos? En primer lugar hemos de enfocar un poco nuestra mirada, que en este párrafo he tratado deliberadamente de desenfocar. La población como tal no hace sino lo que hacen los individuos que la componen. Para una hembra individual, enfrentada a la decisión de producir crías macho o hembra, la mejor estrategia es aquella que supone un mayor beneficio para sus genes independientemente de lo que le pueda pasar a la población. Los argumentos acerca de la evolución por el bien de una población se basan en selección de grupo (Wynne-Edwards 1962), la cual en la mayoría de los casos es anulada por la selección a nivel de los genes de un individuo (ver Capítulo 5). Desde el punto de vista de los genes de un individuo, el sesgo en la proporción de sexos no es evolutivamente estable. Sir Ronald A. Fisher, en su libro sobre la teoría genética de la selección natural (Fisher 1930) indicaba lo siguiente. Dado que todo descendiente en una población sexual diploide es hijo de un macho y de una hembra, cada cría contribuye por igual a incrementar el éxito de ambos sexos, y por tanto el éxito global del conjunto de los machos y del conjunto de las hembras en la población es exactamente el mismo. Entonces, el éxito a nivel individual será más alto para los individuos del sexo menos numeroso. Una hembra reproductiva obtendrá un éxito promedio mayor produciendo individuos del sexo más escaso en la población.

En realidad, a nivel poblacional, el equilibrio en la proporción de sexos no se establece en número sino en inversión total en ambos sexos (Fisher 1930), lo que difiere del simple número si los individuos de un sexo cues-

tan más de producir que los del otro, por ejemplo porque existe dimorfismo sexual (ver Capítulo 10 para una explicación detallada). Por simplicidad, nos referiremos a partir de aquí, en este capítulo, a proporción de sexos sin matizar las posibles diferencias en inversión.

La estabilidad del equilibrio en la proporción de sexos se mantiene porque los hijos de una hembra compiten con los hijos de otras hembras por los apareamientos. Si no hay otras hembras reproductoras, se produce competencia entre los propios hermanos, lo que se conoce como competencia local por los apareamientos. Este caso puede ilustrarse muy bien con el ejemplo de los parásitos que se reproducen dentro de un hospedador, aislados por tanto del mundo exterior. La avispa parasitoide *Nasonia vitripennis* pone huevos en larvas de moscas. Los huevos eclosionan en el interior de la larva hospedadora y se aparean antes de salir y dispersarse para infestar nuevas larvas de mosca. Si ocurre que sólo una avispa pone huevos en una larva hospedadora, los apareamientos tendrán lugar entre hermanos. Varias avispas pueden introducir sus puestas en una misma larva de mosca y en esos casos la competencia ocurre entre individuos no emparentados. Una avispa puede de algún modo detectar si la mosca ha sido previamente parasitada, de manera que la selección natural favorece en ellas la estrategia de ajustar el sexo de la puesta en función de si la larva ha sido o no previamente parasitada. Werren (1980, 1983) demostró que ese es realmente el caso (Fig. 2). A efectos de nuestro problema principal del coste del sexo podemos extraer una interesante conclusión: las hembras aceptan el coste de producir machos siempre que exista competencia por los apareamientos con los hijos de otras hembras.

Dos tipos de problemas en la evolución del sexo: origen y mantenimiento

La evolución del sexo plantea dos tipos de preguntas bien diferenciadas. Unas son respecto a las razones que provocaron su origen y otras respecto a cómo puede mantenerse mediante selección natural, una vez que aceptamos la existencia de la anisogamia y del doble coste. En el origen del sexo no existe el doble coste. El doble coste requiere de anisogamia y es imposible que evolucione la anisogamia si no existe previamente sexo. La mayoría de los beneficios que se atribuyen al sexo, y que trataremos más abajo, pueden haber contribuido a su origen evolutivo. El problema principal aparece cuando tratamos de encontrar beneficios que compensen el doble coste. El reto es por tanto explicar el mantenimiento del sexo una vez existe anisogamia y machos que no aportan presupuesto a la producción de crías.

Ideas sobre los beneficios del sexo

El proceso de reproducción sexual implica que material genético procedente de organismos diferentes se combina para participar en la formación de un nuevo individuo. Para Weismann (1889) esta posibilidad de producir nuevas combinaciones era la razón de la existencia del

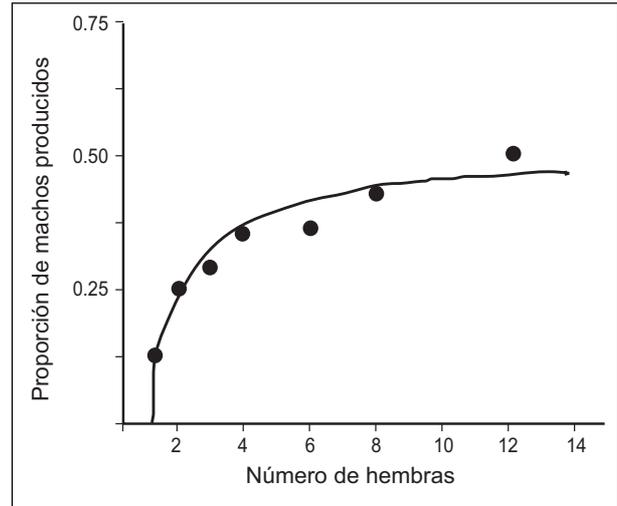


Figura 2. Proporción de machos en las puestas de la avispa parasitoide *Nasonia vitripennis*, en función del número de hembras que comparten el mismo hospedador (de Werren 1983).

sexo, al proporcionar la variabilidad sobre la cual la selección natural podría actuar. Las ideas de Weismann fueron admitidas durante la primera mitad del siglo XX, hasta que los influyentes trabajos de la segunda mitad de siglo (Williams 1966, 1975, Maynard-Smith 1978, Bell 1982) pusieron en evidencia que la explicación de Weismann no era suficiente y colocaron el problema del sexo en el pedestal de enigma principal de la biología evolutiva.

El problema del mantenimiento del sexo ha generado un gran número de modelos (>20) que pretenden encontrar un modo por el cual el sexo proporcione beneficios a corto plazo que puedan compensar el doble coste. Incluso una breve explicación de cada una de las teorías existentes escapa a las posibilidades de este capítulo, por lo cual hemos necesariamente de escoger. El lector interesado puede conseguir una información más detallada en las revisiones de Williams (1975), Maynard-Smith (1978), Michod y Levin (1988), Kondrashov (1993), Hurst y Peck (1996), West et al. (1999), Burt (2000).

La recombinación sexual tiene implicaciones a las cuales podemos aproximarnos al menos desde dos niveles: el de los genes y el de los organismos. Por una parte los genes necesarios para cualquier función aparecen duplicados y con frecuencia en diferentes versiones. Los genes sufren mutaciones. La duplicidad permite que unos suplan los defectos de otros. Los genes acompañantes cambian en cada generación. Esto hace posible la reunión de todas las combinaciones de parejas de genes homólogos para un carácter cualquiera. A nivel de los organismos el proceso significa, al menos, variabilidad. El funcionamiento de los genes, en especial las consecuencias de las mutaciones génicas (teorías mutacionales), así como las implicaciones de la variabilidad de los organismos en su adaptación al medio (teorías ambientales), son los dos focos de atención que han centrado la mayor parte del esfuerzo de los investigadores que han aportado ideas sobre posibles beneficios del sexo. Una síntesis de las

Tabla 1

Síntesis esquemática de las principales teorías sobre los beneficios de la reproducción sexual.

Teorías mutacionales

- Las poblaciones asexuales acumulan mutaciones deletéreas (trinquete de Müller)
- El sexo puede eliminar con más efectividad las mutaciones deletéreas si la tasa de mutación es alta y si hay epistasis (modelos mutacionales deterministas)
- La selección sexual intensa sobre los machos elimina mutaciones deletéreas de la población.
- La reproducción sexual puede unir mutaciones favorables aparecidas en diferentes genomas
- El sexo hace más fácil la reparación del ADN dañado
- El sexo es promovido por elementos genéticos trasponibles (trasposones)

Teorías ambientales

- A un individuo le conviene producir una progenie variable (modelo de la lotería)
- El sexo proporciona variabilidad sobre la cual la selección natural puede actuar (Weismann)
- El sexo proporciona variabilidad para la carrera de armamentos con parásitos y patógenos (hipótesis de la Reina Roja).

Selección sexual: la progenie de las hembras sexuales se beneficia de los buenos genes obtenidos de los machos más competitivos (Trivers).

Estabilidad evolutiva: el sexo es evolutivamente estable a pesar del doble coste.

principales teorías puede verse en la tabla 1. En los siguientes apartados nos ocupamos de introducir las ideas principales de cada una de ellas.

Teorías mutacionales*Mutaciones deletéreas: el trinquete de Müller*

Cuando el ADN se duplica se pueden producir errores. Müller (1964) se dio cuenta de que un genoma haploide con reproducción asexual acumularía sin remedio las mutaciones que se fuesen produciendo a lo largo de su historia evolutiva. Pensemos en una cadena de ADN que se duplica para producir descendientes clónicos, éstos a su vez producen otros, y así sucesivamente. Cuando por azar aparece un defecto en un gen (lo que llamamos mutación deletérea), todo el conjunto de genes que acompañan al mutante, por muy eficientes que fuesen hasta ese momento, a partir de ahora se encuentran condenados a compartir su destino con el mutante. Si la mutación no es muy perjudicial, seguirán produciéndose descendientes de ese organismo con copias de esa mutación. A lo largo de las siguientes reproducciones sólo podemos esperar que no ocurran más errores, pero la mutación que tuvo lugar ya no volverá a su forma original. Es cuestión de tiempo, pero en algún momento se producirá otra mutación que hará que ese genoma deba ahora sobrellevar las dos, y así sucesivamente. Este proceso se conoce como el "trinquete" de Müller. El término hace referencia a que cada mutación que ocurre supone un punto de avance en ese trinquete que va hacia adelante pero nunca retrocede. El trinquete de Müller es un problema inherente a la asexualidad. El único modo por el cual un gen podría librarse de su compañero mutante es inducir al organismo portador a utilizar el sexo como modo de reproducción. De ese modo, con un poco de suerte, puede resultar asociado a otros genes carentes de ese lastre. La recombinación produce combinaciones de genes. Entre las combi-

naciones resultantes habrá algunas en las que hayan coincidido varias mutaciones deletéreas, pero habrá también algunas en las cuales se hayan reunido los genes más deseables sin los mutantes. La selección se encargará del resto: las combinaciones muy cargadas de mutaciones serán penalizadas mientras que las combinaciones mejores serán favorecidas. El resultado es que el ADN habrá sido purgado de las mutaciones deletéreas. En los asexuales también opera la selección natural, pero el problema es que el modo de reproducción a base de clones no proporciona a la selección ninguna combinación mejor que pueda ser seleccionada. La selección puede eliminar la línea donde la mutación es una desventaja, pero las líneas restantes en algún momento mutarán también y, sin recombinación, no tendrán modo de volver atrás. El trinquete de Müller seguirá actuando.

La cuestión de hasta qué punto el trinquete de Müller es un problema real en los organismos asexuales, está aún sujeta a debate. Teóricamente, se deduce que puede suponer un problema mayor para poblaciones pequeñas, donde se suman los efectos de la deriva génica: cuando el balance entre selección y deriva está sesgado hacia la segunda, los clones con menos carga de mutaciones no se ven tan favorecidos, pueden perderse por deriva génica y la población acumula con más facilidad mutaciones deletéreas (Gabriel y Wagner 1988). Por otra parte, existen algunos taxones que parecen haber mantenido reproducción exclusivamente asexual durante largos períodos evolutivos (Judson y Normak 1996, Welch y Meselson 2000), lo que indica que debe haber otros mecanismos por los cuales los asexuales pueden compensar los efectos del trinquete de Müller (e.g. Wagner y Gabriel 1990, Mogie y Ford 1988, Kondrashov 1994). Gabriel et al. (1993) sugieren, además, que si el efecto del trinquete fuese tan ineludible, no podría explicarse la existencia de orgánulos como mitocondrias o cloroplastos cuyo ADN se ha mantenido sin recombinación desde tiempos muy remotos.

Modelos mutacionales deterministas

El funcionamiento de los modelos mutacionales depende de la interacción entre mutaciones. Los efectos de dos mutaciones deletéreas sobre la eficacia biológica pueden ser independientes (multiplicativos) o puede haber epistasis sinérgica. En el caso de epistasis sinérgica ocurriría que, por ejemplo, con una cualquiera de las dos mutaciones los efectos serían pequeños, pero con las dos a la vez los efectos pueden ser letales o provocar la infertilidad. En este caso la selección en lugar de ser progresiva sería de tipo truncado, actuando muy severamente a partir de cierto umbral. La selección truncada sobre un cierto umbral de mutaciones deletéreas, puede hacer desaparecer rápidamente a los clones con más mutaciones, aumentando la frecuencia relativa de los menos mutados. Es decir, disminuye el efecto del trinquete de Müller (Kondrashov 1994).

La epistasis sinérgica no sólo puede ralentizar los efectos del trinquete de Müller sino que puede también favorecer las ventajas del sexo frente a la asexualidad. En un conjunto de clones asexuales, donde las mutaciones van apareciendo progresivamente, los penalizados por una selección truncada serían aquellos que acaban de sobrepasar el umbral de mutaciones, es decir, tienen una mutación más que los demás. En cambio en una población sexual, la recombinación provoca diferentes combinaciones en número de mutaciones por genoma, de modo que en cada generación los penalizados por una selección truncada tendrían al menos una mutación por encima de los demás, pero habría muchos con más de una, con lo cual el efecto en eliminar mutaciones deletéreas es más potente (Kondrashov 1988).

El problema general de todos los modelos propuestos que pretenden explicar el mantenimiento del sexo, es que difícilmente pueden alcanzar a encontrar un beneficio tan elevado que compense el doble coste. En el caso de la epistasis sinérgica es muy probable que cierto número de genes respondan a este tipo de interacción pero puede que otros no. Por otro lado, para que el sexo suponga una ventaja en la eliminación de mutaciones deletéreas, la tasa de mutación debe ser suficientemente alta (normalmente se requiere por encima de una mutación por genoma y generación: $U > 1$). Esta tasa en las poblaciones naturales parece ser variable y hay aún poco consenso sobre su magnitud en distintos grupos de organismos, aunque parece que al menos en los unicelulares sería mucho menor que 1 con lo que no explicaría el mantenimiento del sexo (Keightley y Eyre-Walker 2000). Por otro lado, la idea de que la selección está eliminando los genomas con mutaciones deletéreas implica que la selección es intensa, es decir que debe darse una elevada mortalidad (o infertilidad) en las poblaciones naturales. Recientemente Siller (2000) y Agrawal (2000) han propuesto que la selección sexual puede jugar un papel importante en la eliminación de buen número de genomas, provocando "mortalidad" genética. La idea se basa en que cuando la selección sexual es intensa, generalmente sobre los machos, sólo unos pocos individuos llegan a contribuir de modo significativo a

la composición génica de la siguiente generación. La selección sexual haría que las mutaciones deletéreas fuesen purgadas de la población cuando son sometidas a selección sexual al pasar por los genomas de los machos, incluso sin epistasis.

Unir mutaciones ventajosas

Las mutaciones aparecen por azar, tanto las favorables como las desfavorables, pero la probabilidad de que el efecto sea positivo es enormemente menor. Fisher (1930) sugirió que si una mutación favorable aparece en un genoma que no se recombina, la eficacia biológica del linaje seguirá dependiendo más de la cantidad de mutaciones deletéreas. Una mutación beneficiosa debe aparecer en un linaje con pocas deletéreas para tener algún efecto, con lo cual sus posibilidades se reducen enormemente. Con el sexo, una mutación que aparezca en cualquier linaje tiene posibilidades de escapar de la compañía de otras mutaciones. Del mismo modo, para que en un linaje asexual dos mutaciones beneficiosas se reúnan en un mismo genoma tienen que haber aparecido en ese mismo linaje, mientras que en uno sexual podrían unirse y separarse repetidas veces. A partir de ese momento la selección haría aumentar la frecuencia de las combinaciones beneficiosas.

Rice y Chippindale (2001) han llevado a cabo experimentos con *Drosophila melanogaster* en los cuales pudieron seguir la pista a genes individuales en líneas genéticas con y sin recombinación. Los resultados demostraron que la selección favoreciendo nuevos genes era de hecho más fuerte en las líneas con recombinación.

Estas ideas sobre las ventajas del sexo seleccionando combinaciones favorables, son en realidad refinamientos recientes de las antiguas ideas de Weismann (1889) (ver más abajo). El debate sigue presente, pero aún el enfoque se basa en beneficios a nivel poblacional.

La unión de mutaciones ventajosas tiene otro problema añadido, y es que asume que dos o más mutaciones van a tener un efecto beneficioso aditivo independientemente del orden en que se incorporen a un genoma. Esto no tiene por qué ser así en muchos casos. Kondrashov y Kondrashov (2001) han demostrado que si se requiere un orden determinado de aparición, las poblaciones sexuales están en notable desventaja respecto a las asexuales al deshacer continuamente las combinaciones intermedias favorables.

Reparación del ADN dañado

La idea de que la recombinación sirve para la reparación del ADN (Bernstein et al. 1987, 1988) puede ser plausible en relación a los orígenes del sexo, aunque probablemente no tiene nada que aportar a la cuestión de su mantenimiento. Aparte de sufrir mutaciones, el ADN puede deteriorarse. Las mutaciones suponen cambios de unas bases por otras, pero el deterioro del ADN supone que la molécula deja de ser realmente ADN y no puede replicarse. El trozo dañado podría repararse si el ADN se

encuentra duplicado y sólo se ha dañado una de las moléculas. Parece que la reparación del ADN requiere duplicidad del ADN más que recombinación (Burt 2000). Fenómenos de este tipo se ha demostrado que ocurren tanto en células eucariotas como procariotas (en procariotas son posibles ya que la mayor parte del tiempo el único cromosoma se encuentra duplicado), y también puede repararse el ADN durante la mitosis normal. El hecho de que durante la meiosis la recombinación ocurra entre cromátidas homólogas en lugar de entre cromátidas hermanas no apoya que el objetivo sea la reparación del ADN sino más bien la mezcla entre cromosomas procedentes de individuos diferentes (Burt 2000).

Trasposones

Existen fragmentos del ADN que producen copias de sí mismos que se insertan en otras partes del genoma, es decir, se trasponen (ver Capítulo 27). Estos elementos, conocidos como trasposones, están muy extendidos en las células eucariotas (Doolittle y Sapienza 1980, Orgel y Crick 1980). Si la reproducción es asexual sólo pueden propagarse en la línea del clon en que han aparecido, pero si la reproducción es sexual pueden extenderse a toda la población (Hickey 1982, Crow 1988). Hickey y Rose (1988) propusieron que esos elementos genéticos pueden estar promoviendo, en su propio beneficio, la reproducción sexual en los organismos. Sin embargo, si la reproducción sexual no fuese ventajosa para el resto del genoma cabría esperar una situación de conflicto intragenómico que hace difícil ver que los trasposones pudiesen realmente ser los impulsores de la reproducción sexual (Crow 1988).

Teorías ambientales

Modelo de la lotería

El sexo produce progenie variable. Esa variabilidad en los descendientes podría facilitar que algunos de ellos fuesen muy eficaces. Ghiselin (1974) discutió esta circunstancia desde una perspectiva económica, indicando que un reproductor se beneficiaría de diversificar su apuesta en descendientes con diferentes genotipos, algo así como las recomendaciones de diversificar las inversiones en bolsa. Williams (1975) observó que en especies con alternancia de reproducción asexual y sexual, el sexo se utilizaba cuando el desarrollo de las crías se iba a llevar a cabo en condiciones impredecibles, y propuso que en esas circunstancias a una hembra individual le interesaría más producir 50 crías variables que 100 idénticas. Con las 50 variables tendría mayor probabilidad de que al menos algunas tuviesen éxito, cualesquiera que fuesen las condiciones.

Independientemente de que estas ideas puedan ser aplicables en determinadas circunstancias, no parecen proporcionar una explicación general para el sexo, especialmente si observamos la gran cantidad de especies que habitan medios estables y se reproducen sólo sexualmente.

Una variación reciente a estas ideas es el modelo de Doncaster et al. (2000). Estos autores muestran que una población asexual es más vulnerable a la invasión por parte de individuos sexuales que al revés. Desde un punto de vista ecológico, los asexuales compiten principalmente con los miembros de su propio clon. Un asexual invasor de una población sexual tendría un efecto inhibitorio menor sobre los sexuales de lo que ellos ya tienen sobre ellos mismos. El modelo de Doncaster y colaboradores puede ayudar a entender las interacciones ecológicas que hacen que las poblaciones sexuales, aunque menos productivas, no sean fácilmente invadidas por las asexuales.

Hipótesis de Weismann

August Weismann (1889, 1904) propuso que el sexo sirve para favorecer la variabilidad sobre la cual la selección natural actúa. Esta idea según se formuló estaba claramente basada en selección de grupo. Sin embargo en su origen y en el contexto de la época en que fue formulada se aceptó sin problemas y permaneció durante más de 50 años. Cuando empezaron a criticarse los argumentos de selección a nivel de grupos o poblaciones, la idea de Weismann como explicación de la reproducción sexual se desvaneció en buena medida (Williams 1975). Sin embargo, se ha sugerido recientemente que muchos modelos posteriores incluyen, más o menos explícitas, las viejas ideas de Weismann (ver Burt 2000). La realidad es que muchos modelos recientes en el tema del sexo siguen basándose en gran medida en la selección a nivel de la competencia entre poblaciones, aunque este enfoque sigue siendo discutible. Las ideas de Weismann, en su sentido menos exigente, implican una relación entre variabilidad e intensidad de selección, lo cual obviamente es cierto. El problema es que tomadas de ese modo carecen de utilidad, y si se refinan para adaptarlas a los nuevos modelos dejan de ser realmente las ideas de Weismann.

Hipótesis de la Reina Roja

Los modelos ambientales, en general, sugieren que el sexo favorece la adaptación a ambientes cambiantes (Bell 1982). Si el medio ambiente es suficientemente cambiante, una población sexual puede mantener su éxito en ese ambiente mejor que una asexual. Esto es debido a que los cambios en el medio ambiente suponen cambios en la dirección de la selección natural, de modo que unas combinaciones génicas son favorecidas en determinados momentos y otras en otros. El predominio de unos genes u otros es variable de acuerdo con las variaciones medioambientales. En una población asexual un cambio ambiental que disminuya el éxito de los individuos puede llevar a la extinción de la población si ésta carece de variedades adecuadas. Estas ideas son comunes a las hipótesis expuestas más arriba.

Sin embargo, esta pretendida ventaja de la población sexual no puede superar el doble coste frente a la asexual si el medio ambiente no cambia lo suficiente. El medio ambiente incluye tanto los factores abióticos como los

bióticos, y son éstos últimos los que pueden protagonizar cambios más rápidos, especialmente si tenemos en cuenta que están sometidos a selección natural. En su interacción con nuestra población problema, estos elementos bióticos se encuentran sometidos a un proceso de coevolución (ver Capítulo 12). Dentro de los procesos coevolutivos, los que más claramente pueden afectar a este problema son los denominados “carreras de armamentos”, es decir aquellas interacciones coevolutivas en las cuales los avances adaptativos de un linaje perjudican al otro (ver e.g. Redondo 1994 y Capítulo 12). En una carrera de armamentos evolutiva ambos linajes implicados están sujetos a un proceso de cambio inestable, ya que las adaptaciones de uno provocan contraadaptaciones en el otro y viceversa. Ejemplos típicos son los sistemas predador-presa o parásito-hospedador. En esa carrera evolutiva son más peligrosos los que más corren. La velocidad de cambio evolutivo es mayor cuanto menor es el tiempo de generación, por lo que parásitos y patógenos pueden ser los principales a tener en cuenta.

La hipótesis más famosa dentro de los modelos ambientales es la denominada de la “Reina Roja”. El nombre procede del relato “Alicia a través del espejo”, en el cual Alicia y la Reina Roja debían correr sin parar, simplemente para mantenerse en el mismo lugar. La relación entre los linajes en una carrera de armamentos significa correr sin parar, simplemente para mantener el mismo nivel de éxito y el mismo grado de adaptación respecto al otro linaje, que a su vez no para de correr. Los organismos de vida corta como parásitos y patógenos pueden estar sometidos a selección a lo largo de muchas generaciones en el tiempo que dura la vida de un individuo hospedador. Durante todas esas generaciones habrán afinado sus habilidades para explotar a ese hospedador. Si ahora el hospedador produce un clon, de nuevo proporciona a los parásitos otro largo tiempo evolutivo en un medio ambiente idéntico donde afinar aún más sus adaptaciones para explotarlo. Si por el contrario, el hospedador produce un hijo diferente a él, esto supone para los parásitos un cambio en su medio ambiente, que puede frenar su velocidad de adaptación. A nivel poblacional, los parásitos se adaptan a los fenotipos más frecuentes, de modo que en la siguiente generación esos fenotipos pueden ser los menos exitosos en favor de los que eran más raros en la generación anterior. Esto significa que la correlación entre el éxito reproductivo asociado a un genotipo de una generación a la siguiente es baja e incluso negativa. El resultado puede ser una dinámica de fluctuaciones entre los genotipos predominantes a lo largo del tiempo. En ese escenario la reproducción sexual parece crucial (Hamilton 1980, Hamilton et al. 1990).

Sin embargo, ni los modelos ni las evidencias empíricas son definitivas. Aún no hay acuerdo sobre cómo ocurriría realmente el proceso desde el punto de vista de la genética de poblaciones (Barton 1995, Otto y Michalakis 1998). Hay cierta evidencia correlacional, aunque no concluyente, entre la existencia de reproducción sexual y la presión de parásitos a escala geográfica (Hamilton et al. 1990, Ladle 1992). Para que la hipótesis de la Reina Roja

proporcione beneficios a nivel individual, el éxito de los descendientes variables producto del sexo debería ser del doble al de los descendientes asexuales (Hamilton 1975), lo cual parece improbable en la mayoría de los casos. El sexo puede producir variabilidad en el medio ambiente al cual tienen que hacer frente los parásitos y patógenos, pero los sistemas inmunológicos también hacen eso sin necesidad de que cambie la composición genética del individuo (Gemmill et al. 1997). Sin embargo, también es cierto que los genes implicados en los sistemas inmunológicos son más variables que los de otras regiones del genoma, lo cual podría indicar que parásitos y patógenos están provocando variabilidad genética en sus hospedadores (Hurst y Peck 1996).

La selección sexual favoreciendo “buenos genes” y el mantenimiento del sexo

Robert Trivers en un trabajo sobre selección sexual en los lagartos *Anolis garmani* (Trivers 1976) apuntó una posible ventaja para las hembras al aceptar la reproducción sexual. Trivers sugirió que si la competencia sexual entre los machos es fuerte, las hembras podrían estar interesadas en conseguir para sus hijos los genes de los machos más exitosos. Cuando la varianza en el éxito reproductivo de los machos es alta, un hijo que se parezca a su exitoso padre, podría conseguir doblar en éxito a un macho promedio. Incluso se podría esperar que la madre sexual tuviese más éxito produciendo hijos especialmente buenos para la competencia sexual que fabricando clones mediante partenogénesis. Esta idea lanzada por Trivers plantea problemas que él no entró siquiera a considerar, y que John Maynard-Smith criticó poco después en su libro sobre la evolución del sexo (Maynard-Smith 1978). La idea de Trivers asume que los hijos de una hembra que se aparee con un macho exitoso tendrán el doble de éxito que réplicas idénticas de esa hembra. Maynard-Smith indica que una cierta influencia genética del macho en el éxito del hijo es más que probable, pero que desde luego no del doble. Más recientemente se ha puesto de manifiesto que la varianza genética asociada al éxito de los machos puede ir reduciéndose progresivamente cuando la selección sexual es intensa hasta llegar a agotarse de modo que el éxito del padre no sirva para predecir el éxito de los hijos. Esto es lo que se conoce como la paradoja del lek (Borgia 1979, Taylor y Williams 1982, Kirkpatrick y Ryan 1991, Rowe y Houle 1996, Kotiaho et al. 2001), ya que el problema se planteó para explicar la evolución de este tipo de sistema de apareamiento en el cual la estrategia de las hembras se supone impulsada por los beneficios de aparearse con un buen macho. Un número creciente de estudios muestran que la varianza heredable que afecta al éxito parece no agotarse, debido probablemente a que captura la mayor parte de la variabilidad del genoma a través de caracteres sexuales cuya expresión es dependiente de la condición general del individuo (Houle 1992, Pomiankowski y Møller 1995, Rowe y Houle 1996, Kotiaho et al. 2001). Además, las hembras de hecho se benefician de aparearse con machos genéti-

camente superiores (Petrie 1994, Hasselquist et al. 1996, Sheldon et al. 1997; ver Capítulo 13). Sin embargo, no parece posible asignarle a este tipo de beneficios una magnitud tal como para mejorar el doble beneficio que se obtendría mediante la partenogénesis.

Kodrick-Brown y Brown (1987) retoman las ideas de Trivers (1976) y discuten los posibles beneficios para las hembras de aparearse con machos portadores de buenos genes para la competencia en el contexto de la selección sexual, indicando que éstos supondrían un beneficio complementario a otros beneficios de la recombinación, de modo que globalmente podrían contrarrestar el doble coste del sexo.

Selección de grupo y selección individual en el problema del sexo

En general se admite que los beneficios adaptativos a nivel de grupos o poblaciones (Wynne-Edwards 1962) no suponen una importante fuerza selectiva comparada con los beneficios a nivel de individuos o genes (Maynard-Smith 1978, Hamilton 1967, Williams 1975; ver Capítulo 5). En el problema del mantenimiento del sexo, sin embargo, la mayoría de las ideas propuestas parecen resignarse a aceptar la selección a nivel de grupo. Algunos autores explícitamente argumentan que, en este caso, se trata precisamente de una situación de competencia entre poblaciones sexuales y asexuales que debe ser abordada desde el punto de vista de la selección de grupo (Nunney 1989). Otros, por el contrario, comparten las palabras de William Hamilton: “el sexo debe demostrarse beneficioso para el individuo sexual, no sólo para la población en su conjunto” (Hamilton 1975). En este sentido, según hemos visto más arriba, algunas teorías (principalmente de tipo ambiental) tratan de ver si los beneficios serían tales en una sola generación, pero otras (fundamentalmente las mutacionales) necesitan de muchas generaciones. Si se encuentran beneficios que a nivel poblacional compensan el doble coste del sexo, eso no será aún suficiente para explicar por qué una hembra individual no opta por una reproducción partenogenética si eso le supone beneficios a nivel de sus genes. Como se ha comprobado para otros muchos problemas en biología evolutiva (tales como la proporción de sexos, la cooperación, las estrategias sexuales de los machos, etc.) los beneficios a nivel individual explican que determinadas estrategias sean favorecidas por la selección natural independientemente de que eso suponga o no un declive a nivel poblacional.

La estabilidad evolutiva del sexo

El modo más apropiado para analizar si la selección favorece a una estrategia frente a otras alternativas, en base a los beneficios que reporta a los individuos que la practican y en función de las estrategias empleadas por otros miembros de la población, es el uso de la teoría de juegos (Maynard-Smith 1982). La teoría de juegos permite explicar por qué una estrategia es evolutivamente estable (EEE), independientemente de que pueda parecer

menos beneficiosa que otras. Parece por tanto sorprendente, que la teoría de juegos no haya sido aplicada al problema del mantenimiento de la reproducción sexual frente a otras estrategias reproductivas.

Carranza (en preparación) ha analizado el problema de la estabilidad evolutiva considerando las siguientes estrategias reproductivas: (S1) asexualidad o partenogénesis, (S2) hermafroditismo, (S3) isogamia o cuidado biparental, (S4) sexo costoso o poligínico. De ellas, tres son sexuales, aunque sólo la última incluye el doble coste (ver más arriba, en el apartado “coste del sexo”). Si imaginamos una población hipotética donde los reproductores puedan mutar a cualquiera de estas cuatro estrategias, se demuestra que la asexualidad (o partenogénesis, S1) no es evolutivamente estable, porque siempre podría ser desplazada por cualquiera de las estrategias sexuales que no incluyen el doble coste (S2 ó S3). El sexo sin el doble coste significa que existen los beneficios de la recombinación, cualesquiera que sean, pero no requiere que éstos sean tan elevados como cuando se necesita compensar el doble coste. Una vez establecida la estrategia sexual no costosa (S2 ó S3) será invadida por el sexo costoso (S4) siempre que el medio ambiente y las características de la especie en cuestión permitan que algunos individuos se apareen con varios del otro sexo. Los beneficios derivados de los apareamientos múltiples son especialmente altos cuando la población está formada mayoritariamente por individuos sexuales no poligínicos (S2 y S3), ya que asumiendo una cierta heredabilidad de las estrategias, los hijos de los estrategas S2 y S3 son menos competitivos que los hijos de los estrategas S4 en la competencia intra-sexual. La estrategia sexual costosa (S4) tampoco es EEE. Una vez establecida puede ser invadida por la asexualidad (S1). Pero de nuevo, las estrategias sexuales no costosas (S2 y S3) podrían invadir la población asexual. Esta dinámica sugiere ciclos en tiempo evolutivo. La simulación mediante ordenador muestra que estos ciclos ocurrirían siempre que se den dos condiciones: (1) el medio ambiente y las características de la especie favorecen a los individuos que consiguen apareamientos múltiples (es decir, puede aparecer el sexo costoso), y (2) las mutaciones entre estrategias son siempre posibles. Si no se cumple la condición 1, las estrategias sexuales no costosas (S2 y S3) son EEE y la asexualidad no puede invadir las. Cumpliéndose la condición 1, los ciclos tendrían un final cuando los organismos alcanzaran cierta complejidad tras períodos largos de evolución que hiciese imposible la mutación hacia la partenogénesis, dejando de cumplirse la condición 2. Lo interesante es que al considerar simultáneamente la posibilidad del sexo no costoso, la asexualidad no extingue a las estrategias sexuales, con lo que las únicas soluciones posibles son los ciclos o la estabilidad del sexo (Tabla 2).

Los resultados del análisis de la estabilidad evolutiva del sexo suponen que el sexo costoso puede llegar a establecerse en una población aunque los beneficios de la recombinación no sean del doble. Muchas de las teorías expuestas más arriba muestran beneficios de la recombinación; muchos de ellos son convincentes y para algunos

Tabla 2

Resumen de los resultados de la simulación basada en el modelo de estabilidad evolutiva del sexo (Carranza, en preparación). Las estrategias posibles son: S1: asexualidad; S2/3: sexo no costoso, que puede incluir isogamia, hermafroditismo o cuidado biparental; S4: sexo costoso. Las tres estrategias básicas son introducidas al principio de la simulación con igual frecuencia inicial. Se han considerado dos situaciones. En la primera se asume que los cambios de una estrategia a otra son posibles y ocurren de modo aleatorio en todas direcciones con igual probabilidad (con mutaciones entre estrategias). En la segunda se impiden totalmente las mutaciones entre estrategias, es decir los descendientes de una estrategia son siempre de esa misma estrategia (sin mutaciones entre estrategias). También se hace variar el potencial del medio para la poliginia, que en la tabla aparece como m_{max} , que indica el número máximo de hembras que un macho podría obtener. Cuando m_{max} es bajo (inferior a 7 en el modelo) la estrategia S2/3 es EEE. Cuando m_{max} es alto (superior a 7 en el modelo) ocurren ciclos de predominio de cada una de las tres estrategias introducidas, salvo si se impiden las mutaciones entre estrategias, en cuyo caso el sexo costoso (S4) es evolutivamente estable. Siempre que se acepte algún beneficio de la recombinación, aunque sea pequeño, y las tres estrategias básicas puedan ocurrir en la población, la asexualidad pura (S1) no es nunca EEE.

	Con mutaciones entre estrategias	Sin mutaciones entre estrategias
$m_{max} =$	S2/3	S2/3
$m_{max} > 7$	Ciclos	S4

existe incluso evidencia empírica. La dificultad para todas esas hipótesis es llegar a compensar el doble coste del sexo. El enfoque EEE da validez al resto de teorías al relajar enormemente sus requisitos, ya que no se necesita compensar el doble coste.

Si atendemos al punto de vista de la competencia entre poblaciones, el enfoque de teoría de juegos nos lleva al mismo resultado. Pensemos por ejemplo que la competencia ecológica entre poblaciones hace que la población con sexo costoso sea desplazada de su nicho por otra población asexual, con mayor tasa de crecimiento. En ese momento nos encontramos ante una población asexual en el nicho antes ocupado por la sexual. Las características del nicho irán modelando a la asexual de modo que se producirán convergencias en sus estrategias vitales con la anterior. Supongamos, no obstante que sigue reproduciéndose de modo asexual. En esas circunstancias, un individuo dentro de esa población podría favorecerse del intercambio genético, es decir del sexo no costoso. En la medida en que el sexo no costoso (de cualquier tipo, como isogamia, hermafroditismo, o cuidado biparental) se extendiera en la población, si las características del nicho favorecieron los apareamientos múltiples en los machos esto puede volver a ocurrir. Si un individuo puede favore-

cerse de apareamientos múltiples, nada puede impedir la invasión del sexo costoso en la población, independientemente de que eso suponga un riesgo futuro para posibles invasiones de otros competidores ecológicos. Desde el punto de vista de la competencia entre especies por un nicho ecológico, la asexualidad puede igualmente no ser evolutivamente estable, y el sexo costoso tendería siempre a implantarse si las características de ese nicho favorecen las posibilidades de apareamientos múltiples.

¿Es el sexo un camino evolutivo irreversible?

Según el enfoque EEE, la existencia estable a largo plazo de sexo costoso supone que en algún momento la vuelta a la partenogénesis se ha visto imposibilitada por algún tipo de mecanismo. Algunos autores han llamado la atención sobre la imposibilidad de la vuelta a la partenogénesis en muchos organismos, especialmente en animales. Incluso en organismos con ambos tipos de reproducción, como la cucaracha *Nauphoeta cinerea*, se han encontrado limitaciones que hacen que muchos de ellos pierdan la opción asexual una vez que la reproducción sexual es la norma (Corley et al., 2001). Las razones pueden ser muy variadas según los tipos de organismos. Por ejemplo en mamíferos parece que la partenogénesis es imposible debido al llamado “imprinting genómico”, por el cual algunos genes sólo son funcionales si son heredados de un determinado sexo (Hurst y Peck 1996). En gimnospermas la posibilidad de la partenogénesis está bloqueada debido a que ciertos orgánulos celulares son proporcionados sólo por los machos (Hurst y Peck 1996).

Los mecanismos que impiden la partenogénesis no parecen haber aparecido para impedirla, sino que más bien son un subproducto de otros procesos. La cuestión por tanto es que si la asexualidad era ventajosa, cómo se ha llegado a que aparezcan estos bloqueos sin que la asexualidad haya invadido previamente a la población y extinguido a los sexuales. Como hemos visto, el enfoque EEE puede hacer posible esta opción.

Distribución del sexo y la asexualidad

Diversos autores han llamado la atención sobre el hecho de que la distribución del sexo y la asexualidad en la naturaleza no es al azar, sino que parece seguir ciertos patrones que pueden ayudar a encontrar el sentido de la reproducción sexual.

La asexualidad aparece asociada a ciertos hábitats y a determinados tipos de especies. Por ejemplo, un mayor número de organismos utilizan la reproducción asexual en las aguas continentales que en los océanos, es más frecuente en latitudes más extremas que en los trópicos, y es más común en los seres unicelulares y multicelulares de pequeño tamaño que en los de gran tamaño (Bell 1982, Trivers 1985).

Las condiciones físicas de los hábitats en las aguas continentales son más variables que en los océanos. A su

vez, cuanto más pequeña es la masa de agua continental mayores variaciones puede sufrir y de modo más impredecible. En los océanos, las variaciones físicas son mayores hacia la costa y la estabilidad es mayor en aguas profundas. En cuanto a la latitud, las áreas más cercanas a los polos experimentan condiciones más cambiantes y extremas que las zonas tropicales. Todo ello sugiere que el sexo no es una adaptación a la impredecibilidad de las condiciones físicas sino que más bien se asocia a la existencia de intensas interacciones de tipo biótico (Trivers 1985). El sexo se relaciona con altas densidades y largo tiempo de existencia de una población en un hábitat determinado, mientras que la asexualidad predomina en hábitats marginales y de reciente colonización (Trivers 1985, Peck et al. 1998).

La asociación de la asexualidad con la competencia biótica puede entenderse como evidencia en favor de la hipótesis de la Reina Roja, ya que ambientes estables y altas densidades se relacionan con alta presencia de parásitos y patógenos adaptados a explotar a la población hospedadora (Hamilton 1980, Hamilton et al. 1990). No obstante, la densidad poblacional y estabilidad ambiental no sólo incrementa las interacciones entre especies sino también la competencia dentro de una población. En general parece que la asexualidad predomina cuando el éxito se basa en la fertilidad sin que sea muy importante la "calidad" del genoma (Trivers 1985).

La distribución geográfica del sexo y la asexualidad (partenogénesis geográfica) parece responder bien al modelo propuesto por Peck et al. (1998), de modo que la adaptación a un ambiente con alta densidad favorecería el sexo, mientras que la colonización reciente de áreas a las cuales los organismos están poco adaptados favorecería la asexualidad debido a los costes que se derivarían de aparearse con inmigrantes maladaptados. Otros costes secundarios del sexo, como es el encontrar pareja, también aumentan cuando la densidad de población es baja, y podrían añadir ventajas a la asexualidad en áreas marginales. La prevalencia del sexo en condiciones estables de alta densidad y competencia intraespecífica se puede explicar también según el modelo de Doncaster et al. (2000, ver más arriba), ya que en esas condiciones los clones competirían más con ellos mismos que con los organismos sexuales, y por tanto difícilmente podrían invadir a una población sexual adaptada a un medio ambiente determinado, cuyo crecimiento esté limitado por la competencia intraespecífica.

Muchas especies presentan alternancia de sexualidad y asexualidad. En esos casos, la interpretación clásica es que la reproducción asexual ocurre en la fase de crecimiento poblacional, cuando el éxito depende de la fertilidad, mientras que el sexo aparece asociado a los períodos de máxima densidad poblacional (Bell 1982, Trivers 1985). También el efecto de los parásitos es máximo justo después de las fases de alta densidad. Ambas razones, alta competencia intraespecífica y genotipos de resistencia frente a los parásitos, podrían ajustarse a la ocurrencia

del sexo. Por otra parte, encontrar pareja es más fácil cuando la densidad es alta. No obstante, como indica Burt (2000), es posible que el momento en que ocurre la reproducción sexual dentro de un ciclo de alternancia entre ambos tipos de reproducción no tenga realmente que ver con las razones evolutivas que mantienen el sexo, y puede llevar por tanto a seguir pistas equivocadas.

A lo largo de la sistemática, la asexualidad aparece de modo disperso, aunque hay ciertos grupos que claramente carecen de ella (ver e.g. Maynard-Smith 1978, Burt 2000 y las referencias incluidas en esta última). Dispersos por diferentes taxones existen grupos que se han mantenido durante largos períodos de tiempo evolutivo con reproducción asexual (Judson y Normak 1996). En general la asexualidad es más común en organismos más simples, pero no existe una relación clara. Por otra parte, es necesario no perder de vista que en organismos con cuidado parental, como aves y mamíferos, no es necesaria la asexualidad para eludir el doble coste del sexo.

En estos casos el cuidado biparental desempeña el mismo papel que la partenogénesis desde el punto de vista de reducir el coste del sexo. Recientes trabajos muestran que a lo largo de la filogenia de vertebrados ocurren casos de reducción de caracteres sexuales secundarios, incluso con más frecuencia que los casos de aparición (Wiens 2001), lo que parece sugerir ciclos de más y menos intensidad de selección sexual que podrían corresponderse con diferentes puntos a lo largo del gradiente entre sexo costoso y cuidado biparental, aunque esta interpretación no ha sido explorada de momento.

Por último, desde el punto de vista de la estabilidad evolutiva y de las ventajas de los apareamientos múltiples (Carranza, en preparación; ver más arriba), se esperaría que cuando el potencial para la poliginia es bajo, pudiesen coexistir o alternar la asexualidad con la reproducción sexual poco poligínica, es decir no costosa, ya que incluso una baja frecuencia de reproducción sexual permite los beneficios de la recombinación (Hurst y Peck 1996). Estas podrían ser las circunstancias de hábitats marginales con baja densidad. En cambio, cuando el potencial para la poliginia es alto, no podrían coexistir el sexo y la asexualidad, ya que los genomas de los especialistas en apareamiento invadirían la población. Estas podrían ser las circunstancias de hábitats saturados. Esta explicación podría ser igualmente aplicable al hecho de que la asexualidad se encuentra con más frecuencia en grupos con sexo no costoso (isogamia, cuidado biparental) que en grupos con sexo costoso (anisogaméticos, poligínicos) (Hurst y Peck 1996). Cuando el medio proporciona potencial para la poliginia, los ciclos esperables entre sexo costoso y asexualidad se mantendrían de modo inestable hasta dar lugar a sexualidad obligada sin posibilidad de retorno a la asexualidad. Queda aún pendiente ver si las evidencias apoyan las ideas, antes de que el problema del sexo pueda dejar de ocupar un lugar preferente entre los enigmas de la biología evolutiva. ■

Apéndice

Apéndice 1: Estrategias reproductivas básicas.

Descripción esquemática de las estrategias reproductivas básicas de interés en relación al problema del coste del sexo. En todas ellas, incluso en el caso asexual o partenogenético, se ha considerado, por simplicidad, que se trata de un organismo diploide. Los dibujos en forma de cromosoma representan su dotación genética $2N$. Los círculos de la izquierda representan a los progenitores y los de la derecha a su descendencia. Se asume que un progenitor dispone de un presupuesto tal que si lo emplea en cuidado parental le permitiría producir un descendiente igual a él. En general, las flechas continuas indican contribución a la construcción del cuerpo de la cría en forma de recursos parentales, y las flechas discontinuas la inseminación pero sin aporte de recursos.

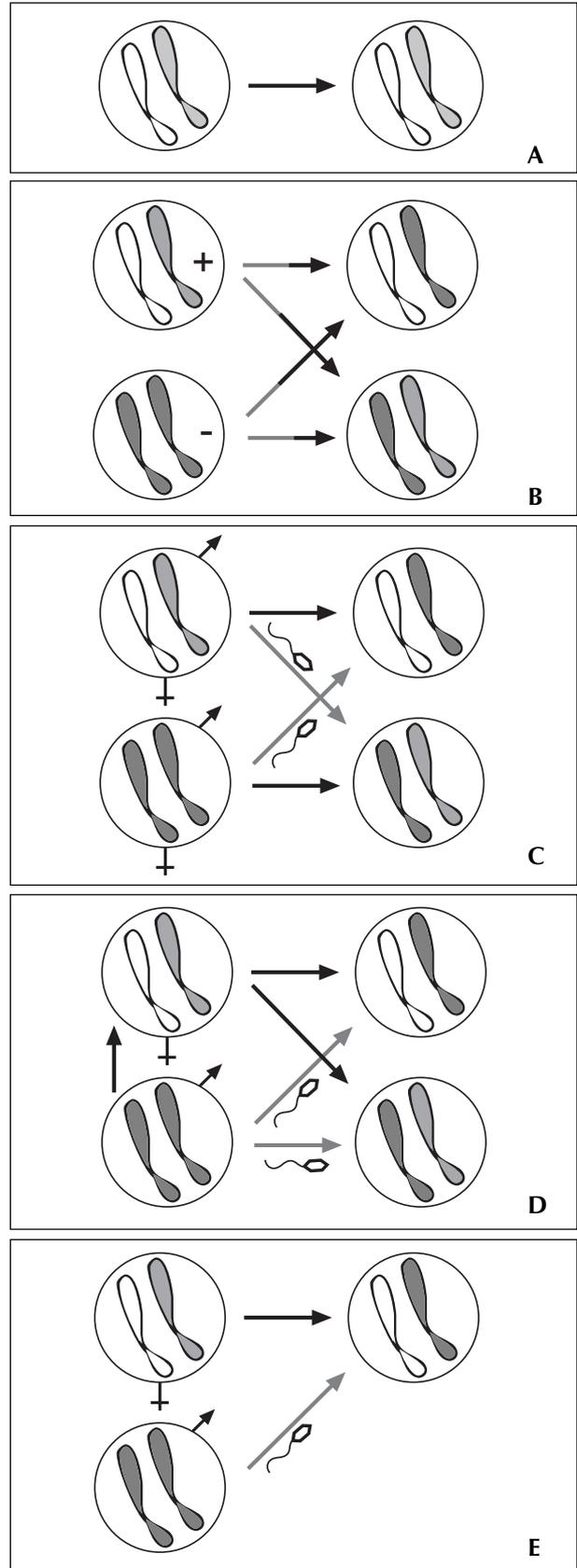
A) Asexual, o partenogénesis: El progenitor emplea sus recursos en producir descendientes en los que coloca una copia completa de su material genético.

B) Sexual isogamética: Cada progenitor contribuye de modo equitativo en el aporte de los recursos necesarios para la producción de las crías. De ese modo los presupuestos de ambos progenitores se traducen en descendientes. El material genético de los progenitores aparece igualmente representado en la generación hija, aunque en una ordenación diferente.

C) Sexual hermafrodita, o monoica: Cada progenitor puede producir crías y a la vez inseminar a otros reproductores. Se asume que lo que dedica a la función masculina es una parte muy pequeña del presupuesto reproductivo, con lo que la reducción en cuanto a la producción de descendientes podría considerarse despreciable. En ese caso la situación es similar a la isogamia. Incluye a los animales hermafroditas, sean simultáneos o secuenciales, así como a las plantas monoicas, es decir, que un mismo individuo posee estructuras masculinas y femeninas.

D) Sexual anisogamética, con cuidado biparental. Existen machos y hembras, pero los machos transfieren a la hembra o a las crías recursos parentales (representados por la flecha gruesa vertical), de modo que la hembra puede producir un número de descendientes mayor que el que produciría utilizando sólo su propio presupuesto. Si la contribución del macho es equivalente a la de la hembra, ambos presupuestos se traducen en descendientes y la situación es similar al sexo isogamético.

E) Sexual anisogamética sin cuidado biparental, o dioica. Incluye básicamente a los sistemas de apareamiento poligínicos donde el macho no contribuye al cuidado parental, así como a las plantas dioicas, es decir, donde existen individuos especializados en las funciones masculina o femenina de modo separado. En estos casos el presupuesto masculino no se utiliza para la construcción de los cuerpos de las crías, de modo que la fabricación de descendientes está limita-



da por el presupuesto femenino. En estos casos aparece el doble coste del sexo, es decir tiene lugar una reducción promedio del 50% en las probabilidades que tienen los genes de los progenitores de pasar a los descendientes.

Bibliografía

- AGRAWAL, A.F. 2001. Sexual selection and the maintenance of sexual reproduction. *Nature* 411: 692-695.
- BARTON, N.H. 1995. A general model for the evolution of recombination. *Genet. Res.* 65: 123-144.
- BELL, G. 1982. *The Masterpiece of Nature: The evolution and Genetics of Sexuality*. Univ. California Press., Berkeley.
- BERNSTEIN, H., HOPF, F.A. y MICHOD, R.E. 1987. The molecular basis for the evolution of sex. *Adv. Genet.* 24: 323-370.
- BERNSTEIN, H., HOPF, F.A. y MICHOD, R.E. 1988. Is meiotic recombination an adaptation for repairing DNA, producing genetic variation, or both? En R.E. Michod y B.R. Levin (eds.), *The evolution of sex*. pp. 139-160. Sinauer, Sunderland, MA.
- 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, New York.
- BURT, A. 2000. Sex and recombination, and the efficacy of selection. Was Weismann right? *Evolution* 54: 337-351.
- CARRANZA, J. The evolutionary stability of sex. (en prep.)
- CORLEY, L.S., BLANKENSHIP, J.R. y MOORE A.J. 2001. Genetic variation and asexual reproduction in the facultatively parthenogenetic cockroach *Nauphoeta cinerea*: implications for the evolution of sex. *J. Evol. Biol.* 14: 68-74.
- CROW, J.F. 1988. The importance of recombination. En: *The evolution of sex* (R.E. Michod y B.R. Levin, eds.), pp. 56-73. Sinauer, Sunderland, MA.
- CLUTTON-BROCK, T.H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton Univ. Press., Princeton.
- DONCASTER, C.P., POUND, G.E. y COX, S.J. 2000. The ecological cost of sex. *Nature* 404: 281-285.
- DOOLITTLE, W.F. y SAPIENZA, C. 1980. Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. *Nature* 284: 601-603.
- FISHER, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford.
- GABRIEL, W. y WAGNER, G.P. 1988. Parthenogenetic populations can remain stable in spite of high mutation rate and random drift. *Naturwissenschaften* 75: 204-205.
- GABRIEL, W., LYNCH, M. y BÜRGER, R. 1993. Müller's ratchet and mutational meltdowns. *Evolution* 47: 1744-1757.
- GEMMILL, A., VINEY, M.E. y READ, A.F. 1997. Host immune status determines sexuality in a parasitic nematode. *Evolution* 51: 393-401.
- GHISELIN, M.T. 1974. *The economy of nature and the evolution of sex*. Univ. of California Press, Berkeley.
- HAMILTON, W.D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-488.
- HAMILTON, W.D. 1975. Gamblers since life began: barnacles, aphids, elms. *Q. Rev. Biol.* 50: 175-180.
- HAMILTON, W.D. 1980. Sex vs. non-sex vs. parasite. *Oikos* 35: 282-290.
- HAMILTON, W.D., AXELROD, R. y TANESE, R. 1990. Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (a review). *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 87: 3566-3573.
- 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.
- HICKEY, D.A. 1982. Selfish DNA: a sexually-transmitted nuclear parasite. *Genetics* 101: 519-531.
- HICKEY, D.A. y ROSE, M.R. 1988. The role of gene transfer in the evolution of eukaryotic sex. En R.E. Michod y B.R. Levin (eds.): *The evolution of sex*. pp. 161-175. Sinauer, Sunderland, MA.
- HOULE, D. 1992. Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics* 130: 195-204.
- HURST, L.D. y PECK, J.R. 1996. Recent advances in understanding of the evolution and maintenance of sex. *Trends Ecol. Evol.* 11: 46-52.
- JUDSON, O.P. y NORMARK, B.B. 1996. Ancient asexual scandals. *Trends Ecol. Evol.* 11: 41-45.
- KEIGHTLEY, P.D. y EYRE-WALKER, A. 2000. Deleterious mutations and the evolution of sex. *Science* 290: 331-333.
- KIRKPATRICK, M. y RYAN, M.J. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* 350: 33-38.
- KODRICK-BROWN, A. y BROWN, J.H. 1987. Anisogamy, sexual selection, and the evolution and maintenance of sex. *Evol. Ecol.* 1: 95-105.
- KONDRASHOV, A.S. 1988. Deleterious mutations and the evolution of sexual reproduction. *Nature* 336: 435-441.
- KONDRASHOV, A.S. 1993. Classification of hypotheses on the advantage of amphimixis. *J. Hered.* 84: 372-387.
- KONDRASHOV, A.S. 1994. Muller's ratchet under epistatic selection. *Genetics* 136: 1469-1473.
- KONDRASHOV, F.A. y KONDRASHOV, A.S. 2001. Multidimensional epistasis and the disadvantage of sex. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 98: 12089-12092.
- KOTIAHO, J.S., SIMMONS, L.W. y TOMKINS, J.L. 2001. Towards a resolution of the lek paradox. *Nature* 410: 684-686.
- LADLE, R.L. 1992. Parasites and sex - catching the Red Queen. *Trends Ecol. Evol.* 7: 405-408.
- LEVIN, B.R. 1988. The evolution of sex in bacteria. En R.E. Michod y B.R. Levin (eds.): *The evolution of sex*. pp. 194-211. Sinauer, Sunderland, MA.
- MARGULIS, L. y SAGAN, D. 1986. *Origins of sex: three billions years of recombination*. Yale Univ. Press, New Haven.
- MAYNARD-SMITH, J. 1978. *The Evolution of Sex*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- MAYNARD-SMITH, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- MICHOD, R.E. y LEVIN, B.R. 1988. *The Evolution of Sex*. Sinauer, Sunderland, MA.
- MOGIE, M. y FORD, H. 1988. Sexual and asexual *Taraxacum* species. *Biol. J. Linn. Soc.* 35: 155-168.
- MÜLLER, H.J. 1964. The relation of recombination to mutational advance. *Mut. Res.* 1: 2-9.
- NUNNEY, L. 1989. The maintenance of sex by group selection. *Evolution* 43: 245-247.
- ORGEL, L.E. y CRICK, F.H.C. 1980. Selfish DNA: The ultimate parasite. *Nature* 284: 604-607.
- OTTO, S.P. y MICHALAKIS, Y. 1998. The evolution of recombination in changing environments. *Trends Ecol. Evol.* 13: 145-151.
- PARKER, G.A., BAKER, R.R. y SMITH V.G.F. 1972. The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *J. Theor. Biol.* 36: 529-553.
- PECK, J. R., YEARSLEY, J.M. and WAXMAN, D. 1998. Why do Asexual and Self Fertilizing Populations tend to occur In Marginal Environments. *Nature* 391: 889-892.
- PETRIE, M. 1994. Improved growth and survival of offspring of peacocks with more elaborate trains. *Nature* 371: 598-599.
- POMIANKOWSKI, A. y MOLLER, A.P. 1995. A resolution of the lek paradox. *Proc. R. Soc. Lond. B* 260: 21-29.
- RANDERSON, J.P. y HURST, L.D. 2001. The uncertain evolution of the sexes. *Trends Ecol. Evol.* 16: 571-579.
- REDONDO, T. 1994. Coevolución y carreras de armamentos. En J. Carranza (ed.): *Etología: Introducción a la Ciencia del Comportamiento*. pp. 235-253. Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Cáceres.
- RICE, W.R. y CHIPPINDALE, A.K. 2001. Sexual recombination and the power of natural selection. *Science* 294: 555-557.
- ROWE, L. y HOULE, D. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 1415-1421 (1996).
- SHELDON, B.C., MERILÄ, J., QVARNSTRÖM, A., GUSTAFSSON, L. y ELLEGREN, H. 1997. Paternal genetic contribution to offspring condition predicted by size of male secondary sexual character. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264: 297-302.

- SHIELDS, W.M. 1988. Sex and adaptation. En R.E. Michod y B.R. Levin (eds.): *The evolution of sex*. pp. 253-269. Sinauer, Sunderland, MA.
- SILLER, S. 2001. Sexual selection and the maintenance of sex. *Nature* 411: 689-692.
- STEARNS, S.C. 1987. Why sex evolved and the difference it makes. En S.C. Stearns (ed.): *The Evolution of Sex and Its Consequences*. pp. 15-31. Birkhäuser, Basel.
- TAYLOR, P.D. y WILLIAMS, G.C. 1982. The lek paradox is not resolved. *Theor. Popul. Biol.* 22: 392-409.
- TRIVERS, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (ed.): *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. pp. 136-179. Aldine, Chicago.
- TRIVERS, R.L. 1976. Sexual selection and resource accruing abilities in *Anolis garmani*. *Evolution* 30: 253-269.
- TRIVERS, R.L. 1985. *Social Evolution*. Benjamin/Cummings Publ., Menlo Park.
- WAGNER, G.P. y GABRIEL, W. 1990. Quantitative variation in finite parthenogenetic populations: what stops Müller's ratchet in absence of recombination? *Evolution* 44: 715-731.
- WEISMANN, A. 1889. The significance of sexual reproduction in the theory of natural selection. En E.B. Poulton, S. Schönland y A.E. Shipley (eds.): *Essays upon heredity and kindred biological problems* pp. 251-332. Clarendon Press, Oxford.
- WEISMANN, A. 1904. *The evolution theory*. Edward Arnold, London.
- WELCH, D.M. y MESELSON, M. 2000. Evidence for the evolution of bdelloidrotifers without sexual reproduction or genetic exchange. *Science* 288: 1211-1215.
- WERREN, J.H. 1980. Sex ratio adaptation to local mate competition in a parasitic wasp. *Science* 208: 1157-1159.
- WERREN, J.H. 1983. Sex ratio evolution under local mate competition in a parasitic wasp. *Evolution* 37: 116-124.
- WEST, S.A. et al. 1999. A pluralist approach to sex and recombination. *J. Evol. Ecol.* 12: 1003-1012.
- WIENS, J.J. 2001. Widespread loss of sexually selected traits: how the peacock lost its spots. *Trends Ecol. Evol.* 16: 517-523.
- WILLIAMS, G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton Univ. Press., Princeton.
- WILLIAMS, G.C. 1975. *Sex and Evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- WYNNE-EDWARDS, V.C. 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Oliver and Boyd, Edimburg. ■

.....

Lecturas recomendadas

- (1) MAYNARD-SMITH, J. y SZATHMÁRY, E. 2001. *Ocho hitos de la evolución: del origen de la vida a la aparición del lenguaje*. Colección Metatemáticas, Ed. Tusquets, Barcelona. Versión divulgativa y en castellano del libro de Maynard-Smith y Szathmáry "The major transitions in evolution" (Oxford Univ. Press 1995), pero que, a diferencia de su precursor inglés, incluye una interesante sección introductoria al problema de la evolución del sexo.
- (2) *Trends in Ecology and Evolution*. 1996, vol 11(2): 41-102. Número especial sobre "Ecology and Evolution of Sexual Reproduction". Es un fascículo especial de la conocida revista, dedicado a la reproducción sexual, a base de artículos de revisión.
- (3) MICHOD, R.E. y LEVIN, B.R. 1988. *The Evolution of Sex*. Sinauer, Sunderland, MA. Colección de capítulos escritos por diversos autores entorno al problema de la evolución del sexo.
- (4) WILLIAMS, G.C. 1975. *Sex and Evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- (5) Maynard-Smith, J. 1978. *The Evolution of Sex*. Cambridge Univ. Press, Cambridge. Son los libros más clásicos que introducen el problema y aportan las primeras ideas sobre la evolución del sexo.