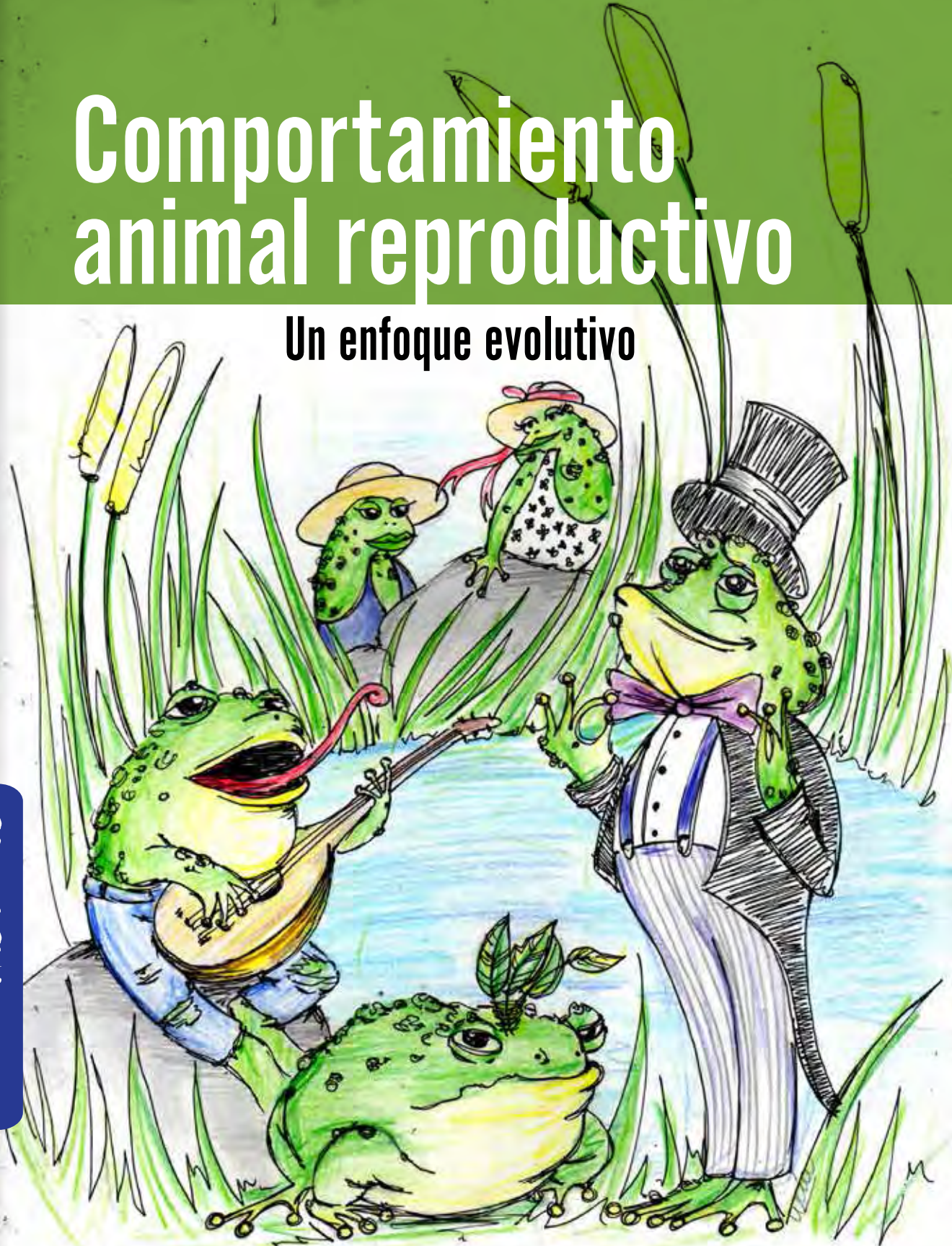


# Comportamiento animal reproductivo

Un enfoque evolutivo



Colección PASATEXTOS

UniRío  
editora

Andrea Rosa Steinmann y Pablo Raúl Grenat

2ª Edición

ISBN 978-987-688-387-0

e-book

Steinmann, Andrea Rosa

Comportamiento animal reproductivo : un enfoque evolutivo / Andrea Rosa Steinmann ; Pablo Raúl Grenat. - 2a edición especial - Río Cuarto : UniRío Editora, 2020.

Libro digital, PDF - (Pasatextos)

Archivo Digital: descarga y online

ISBN 978-987-688-387-0

1. Reproducción Animal. 2. Ecología Animal. 3. Biología. I. Grenat, Pablo Raúl. II. Título. CDD 591.46

2020 © Andrea R. Steinman y Pablo Raúl Grenat

2020 © **UniRío editora**. Universidad Nacional de Río Cuarto  
Ruta Nacional 36 km 601 – (X5804) Río Cuarto – Argentina  
Tel.: 54 (0358) 467 6309  
editorial@rec.unrc.edu.ar / www.unirioeditora.com.ar

ISBN 978-987-688-387-0

Segunda edición: *Junio de 2020*

Ilustración de tapa: *Ana Lucía Carusillo*



Este obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución 2.5 Argentina.

[http://creativecommons.org/licenses/by/2.5/ar/deed.es\\_AR](http://creativecommons.org/licenses/by/2.5/ar/deed.es_AR)



#### Consejo Editorial

Facultad de Agronomía y Veterinaria  
*Prof. Mercedes Ibañez y Prof. Alicia Carranza*

Facultad de Ciencias Económicas  
*Prof. Ana Vianco*

Facultad de Ciencias Exactas,  
Físico-Químicas y Naturales  
*Prof. Sandra Miskoski*

Facultad de Ciencias Humanas  
*Prof. Gabriel Carini*

Facultad de Ingeniería  
*Prof. Marcelo Alcoba*

Biblioteca Central Juan Filloy  
*Bibl. Claudia Rodríguez  
y Prof. Mónica Torreta*

Secretaría Académica  
*Prof. Ana Vogliotti y Prof. José Di Marco*

#### Equipo Editorial

Secretaria Académica: *Ana Vogliotti*

Director: *José Di Marco*

Equipo: *José Luis Ammann, Maximiliano Brito,  
Ana Carolina Savino, Lara Oviedo, Roberto Guardia,  
Marcela Rapetti y Daniel Ferniot*

## ÍNDICE DE CONTENIDOS

Prefacio	7
<b>CAPÍTULO 1: COMUNICACIÓN Y SEÑALES</b>	
Prólogo	10
1.1- Breve introducción	15
1.2- Comunicación de información	19
1.2.1- Las cuatro preguntas de Tinbergen	19
1.2.2- Comunicación	24
1.3- ¿Qué tipo de información se comunican los animales?	25
1.4- Señales de comunicación	30
1.5- Tipos de señales	31
1.5.1- Señales visuales	31
1.5.2- Señales auditivas	35
1.5.3- Señales táctiles	40
1.5.4- Señales eléctricas	42
1.5.5- Señales químicas: feromonas	43
<b>CAPÍTULO 2: SEÑALES EN LA REPRODUCCIÓN</b>	
Prólogo	46
2.1- Introducción	49
2.2- Evolución de señales implicadas en el cortejo	53
2.2.1- Selección sexual y calidad de las señales	58
2.3- Señales, cortejo y obtención de pareja	61
2.3.1- Señales visuales	64
2.3.2- Señales olfativas	71
2.3.3- Señales auditivas o acústicas	81
2.3.4- Señales táctiles	87

## **CAPÍTULO 3: COMUNICACIÓN ACÚSTICA EN ANFIBIOS ANUROS**

Prólogo	90
3.1- ¿Cómo se comunican los anfibios?	92
3.2- Clasificación de las vocalizaciones	95
3.3- Factores que influyen en las propiedades acústicas de los anuros	101
3.3.1- Factores ambientales y morfo-fisiológicos	101
3.3.2- Interacciones en agregaciones reproductivas	104
3.3.3- La interferencia por ruido ambiental	108
3.3.3- La interferencia antrópica en la comunicación de los anuros	110
3.4- Evolución de las señales en anuros	116
3.4.1- Variabilidad y función de las propiedades acústicas	116
3.4.1- Elección de pareja por parte de las hembras	119

## **CAPÍTULO 4: CONFLICTO SEXUAL**

Prólogo	123
4.1- Diferentes interpretaciones de los roles sexuales	127
4.2- Origen del conflicto sexual	133
4.3- Conflicto sexual interlocus y conflicto sexual intralocus	139
4.3.1- Conflicto intralocus:	140
4.3.2- Conflicto interlocus:	142
4.4- Contra-estrategias de las madres hacia potenciales infanticidas como un ejemplo de conflicto interlocus	147
4.4.1- Valor adaptativo del infanticidio	147
4.4.2- Evolución de contra-estrategias hacia el infanticidio	150
4.5- Un estudio sobre contra-estrategias de hembras hacia infanticidio por parte machos	153

## **CAPÍTULO 5: SELECCIÓN SEXUAL: ELECCIÓN DE PAREJA POR PARTE DE LAS HEMBRAS**

5.1-Breve referencia a la selección sexual	157
5.2- ¿Qué prefieren las hembras?	161
5.3- Modelos de selección de pareja	162

5.4- Modelos genéticos	165
5.4.1- Beneficios directos	165
5.4.2- Beneficios indirectos: Modelo <i>runaway selection</i> , o proceso fuera de control	166
5.4.3- Beneficios indirectos: Modelo de buenos genes	170
5.4.4- Beneficios indirectos: Modelo de hándicap, o de desventajas	173
5.4.5- Beneficios indirectos: Modelo de resistencia a los parásitos	176
5.4.6- Beneficios indirectos: Modelo de Sesgo sensorial o de explotación sensorial	186
5.4.7- Modelo de seducción antagónica o selección por resistencia ( <i>Chase-Away Selection</i> )	190
5.5- Modelos no-genéticos	196
5.5.1- Aprendizaje o Impronta Sexual ( <i>Sexual imprinting</i> )	196
5.5.2- Copia de elección de pareja ( <i>Mate Choice Copying</i> )	200
5.6- Elección de macho en relación a su jerarquía de dominancia	201
5.7- Selección de pareja en un sistema de apareamiento de Lek: El gallo de las artemisas o urogallo ( <i>Centrocercus urophasianus</i> ) como ejemplo	206
5.8- Selección de pareja post-apareamiento, o elección críptica de hembras	214
5.9- Estudios de selección sexual aplicados a la taxonomía, y como un mecanismo de especiación simpátrica	221

## **CAPÍTULO 6: SISTEMAS, ESTRATEGIAS Y TÁCTICAS DE APAREAMIENTO**

6.1- Sistemas y estrategias de apareamiento, conflicto sexual, e inversión reproductiva	232
6.2- Predictores de sistemas de apareamiento: intensidad de la selección sexual	235
6.2.1- Potencial ambiental para la poliginia	235
6.2.2- Grado o intensidad de competencia por apareamientos	238
6.2.3- Modelo de umbral de poliginia	239
6.2.4- Circunstancias que conducirían a la evolución de la monogamia	241
6.2.5- Circunstancias que conducirían a la evolución de la promiscuidad	245
6.3- Sistemas, estrategias y tácticas de apareamiento: definiciones y relaciones	247

6.4- Una posible hipótesis de la evolución de los sistemas de apareamiento	250
6.5- Características generales de los sistemas de apareamiento	254
6.6- Características de las tácticas de apareamiento	257
6.7- Tácticas reproductivas alternativas (TRAS)	259
6.8- Tácticas reproductivas alternativas en especies monógamas	267
6.9- Estrategias evolutivamente estables (EEE)	269
<b>BIBLIOGRAFÍA CITADA</b>	<b>272</b>

## **PREFACIO**

*“La ignorancia con mayor frecuencia genera más confianza que el conocimiento: son aquellos que saben poco, y no aquellos que saben mucho, los que afirman positivamente que tal o cual problema jamás podrá ser resuelto por las ciencias”*

**Charles Robert Darwin (1809-1882)**

*“La ciencia no es más que un refinamiento del pensamiento cotidiano”*

*“Si buscas resultados distintos no hagas siempre lo mismo”*

*“Describir bien un problema ahorra mucho trabajo a la hora de encontrar una solución”*

*“Cuestionar continuamente, explorar nuevos caminos, no dar nunca nada por sentado y tener distintos puntos de vista requiere ser imaginativo, pero es la clave del avance científico”*

**Albert Einstein (1879-1955)**

*“La mayoría de las historias erróneas son las que creemos que mejor conocemos y, por tanto, nunca examinamos o preguntamos”*

*“La ciencia no es una persecución despiadada de información objetiva. Es una actividad humana creativa, sus genios actúan más como artistas que como procesadores de información”*

*“No hay nada más peligroso que una concepción mundial dogmática, nada más restrictivo, más cegador a la innovación, más destructivo a la apertura de la novedad”*

**Stephen Jay Gould (1941-2002)**

*“La verdad en ciencia puede ser definida como la hipótesis de trabajo más adecuada para abrir el camino a la siguiente mejor”*

*“Cada hombre obtiene un campo cada vez más refinado de conocimiento en el cual debe ser un experto para poder competir con otros. El especialista sabe más y más sobre cada vez menos, y menos, y finalmente lo sabe todo acerca de nada”*

**Konrad Lorenz (1903-1989)**

*A lo largo de los seis capítulos de esta segunda edición del libro se desarrollan los temas de comunicación y señales, señales en el cortejo y la reproducción, comunicación acústica en anfibios anuros, conflicto sexual, selección sexual: elección de pareja, sistemas, estrategias y tácticas de apareamiento. Los diferentes temas se presentan desarrollados alrededor del eje evolutivo, destacando el valor adaptativo de las diferentes estrategias comportamentales surgidas principalmente a través de la selección sexual.*

*A partir de una extensa revisión bibliográfica, se aborda el contexto histórico y el estado actual de conocimiento de cada tema, complementado con esquemas explicativos, cuadros y figuras que permiten una mejor comprensión de los conceptos brindados. Además, y más allá de los ejemplos específicos surgidos de resultados obtenidos por los autores, en esta segunda edición se incluyen numerosos ejemplos de estrategias adaptativas de obtención de pareja reproductiva en diferentes taxa. Se incorporan también diversos ejemplos correspondientes a varias especies pertenecientes a diferentes grupos animales, tanto vertebrados como invertebrados. Asimismo, se presenta valiosa información sobre la evolución de señales de comunicación animal, desarrollando extensamente las señales acústicas en especies de Anfibios Anuros.*

*Esta obra constituye un material bibliográfico amigable que permite un primer acercamiento a la inmensa variedad de temáticas abordadas por la ecología comportamental. En este libro se exploran las relaciones entre el comportamiento animal, la ecología y la evolución, describiendo el comportamiento animal bajo condiciones ecológicas particulares.*

*En el desarrollo de cada temática se brindan varias citas bibliográficas relacionadas a consideraciones específicas de las mismas. Si bien existe una gran cantidad de autores que en diferentes momentos han contribuido al conocimiento de la ecología comportamental, para este libro hemos seleccionado aquellos autores que se han constituido en referentes teóricos de la ecología del comportamiento. Este material bibliográfico pretende acompañar la formación de estudiantes de la ecología comportamental, proveyéndoles herramientas que les*



*permitan dar sus primeros pasos en el estudio de diferentes aspectos del comportamiento animal.*

*Finalmente, y debido a que los estudiantes de Ciencias Biológicas consultan los textos originales con menor frecuencia que antes, en el desarrollo de cada temática se brindan varias citas textuales pertenecientes a investigadores destacados de la evolución del comportamiento reproductivo animal. Este material bibliográfico pretende acompañar la formación de estudiantes de la ecología comportamental, proveyéndoles herramientas que les permitan dar sus primeros pasos en el estudio de diferentes aspectos del comportamiento de reproducción animal.*

***Andrea R. Steinmann y Pablo R. Grenat***

# CAPÍTULO 1

## COMUNICACIÓN Y SEÑALES

### *Prólogo*

Inicialmente en el siglo XX, se comprobó que las especies y organismos se ven condicionados por los entornos donde se desarrollan. Específicamente para nuestra especie, el psicólogo francés Henri Piéron (1881 - 1964), fundador de la psicología científica, en su libro titulado *Nuevo Tratado de Psicología y Psicología Zoológica* y publicado en 1941, afirma que *"El universo del hombre está evidentemente condicionado por la naturaleza, y por otra parte, por las capacidades de los receptores sensoriales. En realidad, nuestro mundo, tal como lo conocemos, está hecho de sensaciones, está hecho de luz, de colores, de formas, de calor, de sonidos, de olores, de sabores y de impresiones engendradas por fuerzas mecánicas"*.

Más tarde, Ernest Baumgardt (1904-1969) escribe en su obra titulada *"Las sensaciones en el animal"*, publicada en el año 1953,

que "Nuestros sentidos no nos transmiten una imagen fiel, ni aun aproximativa de nuestro medio. No nos dicen en absoluto lo que las cosas son, sino que nos suministran solamente sus símbolos. Son estos últimos, las sensaciones, las que determinan nuestra conducta por el canal de la percepción y, cuando se trata de una conducta refleja, sucede lo mismo gracias al concurso de mecanismos cerebrales superiores, poco conocidos aun. En los animales superiores, la evolución ha desarrollado y diferenciado esta capacidad por medio de aparatos receptores especializados, llamados órganos de los sentidos", y las acciones de las fuerzas del mundo exterior sobre estos se denominan estímulos exteroceptivos". Ya situados en el siglo XXI, Font y Carazo, lamentando que nociones inadecuadas de la anticuada etología clásica hubieran dado lugar a interpretaciones antropocentristas y simplistas que condujeran a concluir que los animales fueran capaces de practicar de manera consciente la manipulación, la persuasión o el engaño, afirmaron que los resultados obtenidos durante las últimas décadas han dado lugar a importantes avances en nuestra comprensión de la comunicación animal.

En su libro titulado "Evolución de la Comunicación Animal", publicado en el año 2009, estos autores manifiestan que, "si bien en un antiguo contexto se interpretaba que en un mundo, en el que parece

*que lo mejor sería pasar desapercibido, muchos animales invertían considerable tiempo y energía en darse a conocer a los demás, ahora se comprende que muchos de dichos rasgos morfológicos o comportamentales llamativos funcionan efectivamente como señales comunicativas".* Esta conclusión condujo a profundizar y sistematizar las investigaciones sobre comunicación animal. Así, el canto de las aves, los sonidos que producen muchos insectos, la brillante coloración de mariposas, peces tropicales y aves, o las expresiones faciales de los primates, fueron finalmente interpretados como claros ejemplos de comunicación animal que exigían una explicación científica.

Una condición necesaria para la cooperación entre los miembros de una especie es la comunicación. Si bien cuando se habla de comunicación, lo primero en lo que pensamos es en el lenguaje humano, la comunicación de ninguna manera se limita a nuestra especie; más aun, toda transferencia de información entre organismos vivos es un ejemplo de comunicación.

La comunicación, en el contexto del comportamiento animal, se refiere a cualquier proceso que permite a los organismos enviar y recibir información. La comunicación animal se basa en el reconocimiento e interpretación de diversas señales morfológicas, fisiológicas, comportamentales, etc., exhibidas por individuos intra

e interespecíficos, resultado de la evolución, por selección natural o por selección sexual.

A través de estos mecanismos evolutivos, aquellos rasgos fenotípicos heredables que permitan la comunicación y el reconocimiento de información que aumente la probabilidad que un individuo sobreviva y se reproduzca (aptitud), incrementarán su frecuencia en una población o especie.

De esta manera, los individuos de una población, o un grupo social o reproductivo, será capaz de emitir y recibir mensajes que conduzcan a provocar cambios en su propio comportamiento o sobre el de otros animales, de la misma o distinta especie.

Así, el reconocimiento e interpretación de señales visuales, auditivas, táctiles o químicas, permiten a los animales tomar decisiones que tiendan a aumentar su aptitud (fitness). Sin las señales, el reconocimiento de individuos co-específicos, la obtención de pareja reproductiva, la elección de una óptima pareja reproductiva, el reconocimiento de la propia descendencia a la cual proveer cuidado parental, la dispersión natal y/o reproductiva, el mantenimiento de barreras reproductivas pre-apareamiento, la huida de situaciones peligrosas, la migración, el mantenimiento de la cohesión de grupos, el altruismo (por mencionar solo algunos de numerosos procesos biológicos), serían imposibles de llevarse a

cabo. De esta manera, la comunicación es de vital importancia para la supervivencia y reproducción de los individuos.



Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencias de: Creative Commons CC0.Wikipedia; Extraídas de pixabay.com: <https://pixabay.com/es/flamencos-las-aves-rosa-animales-1335042/>; <https://pixabay.com/es/gatos-ligar-flirtear-sexo-2135773/> <https://pixabay.com/es/más-sage-grouse-ave-936696/>

## 1.1- BREVE INTRODUCCIÓN

El objetivo del estudio de la comunicación animal es ante todo identificar, describir y comprender los mecanismos de la transmisión de señales en diferentes contextos. Es una temática que ha contribuido enormemente sobre otros campos del conocimiento, desde la tecnología de la información hasta la neurociencia, permitiendo encontrar métodos cada vez mejores para descifrar el "mensaje" real que forma la base de la comunicación. De todos los campos de investigación y disciplinas involucradas en las ciencias biológicas, la comunicación probablemente ha recibido la mayor atención en décadas, involucrando investigación innovadora en etología, fisiología, psicología e inventos tecnológicos relevantes (Kaplan 2014).

Típicamente, se dice que ocurre comunicación animal cuando "... la acción o señal dada por un organismo (el emisor) es percibida por y altera el patrón de probabilidad de comportamiento en otro organismo (el receptor) (Figura 1.1). Si bien tanto el emisor como el receptor deben participar para que se produzca la comunicación, en algunos casos / situaciones, solo uno de los participantes se beneficia de la interacción.



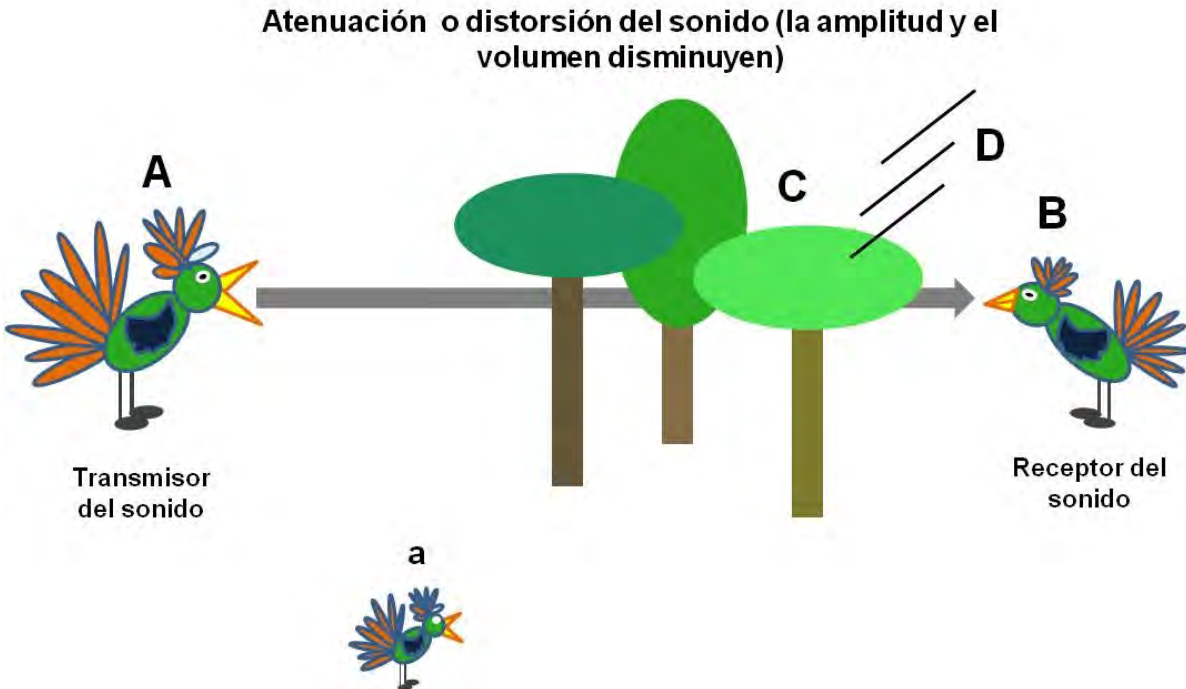
**Figura 1.1:** Mecanismo básico de la comunicación animal (*Imagen de Andrea R. Steinmann*).

No obstante, según Kaplan (2014), debido a las variables involucradas cualquier definición de comunicación es un poco incierta. En principio la definición básica parece muy simple: para que haya comunicación entre animales uno necesita al menos dos participantes (A y B); A envía una señal y B la recibe, y como consecuencia de ello cambia su comportamiento. Sin embargo, una exhibición, un estado o despliegue, puede no constituir una señal en absoluto. Según esta autora, un individuo de quien pudo haber emanado un sonido, pudo haber producido el llamado para cualquier variedad de propósitos; por ejemplo, una llamada auto-dirigida para mapear su ubicación tal como se suponía que ocurría en la ecolocación, o una llamada emitida involuntariamente cuando se

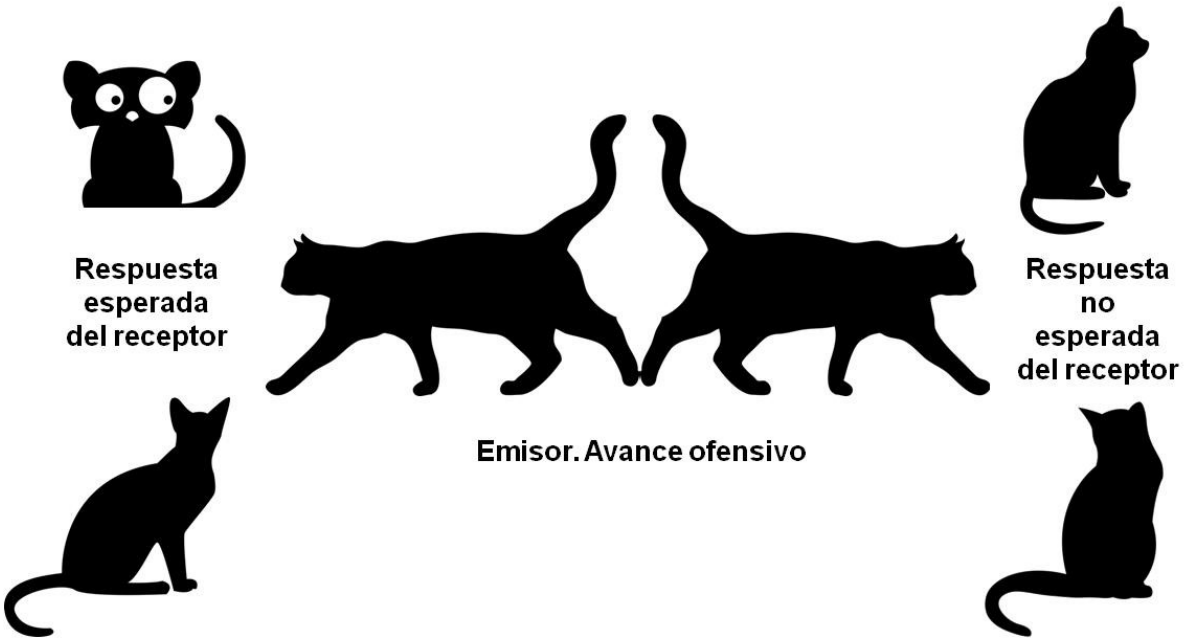


encontraba en una situación de peligro o inesperada. Esto hace que el emisor original de la llamada no sea un “señalizador”, aun cuando su llamada pueda ser interpretada como una señal para un receptor; más aun, incluso si de hecho se tratara de una verdadera señal comunicativa, los puntos A y B podrían encontrarse separados por el tiempo y el espacio (Figura 1.2) (Kaplan 2014).

- La comunicación suele ser entre animales de una misma especie, pero también puede ocurrir entre animales de diferentes especies (presa-depredador).
- En general los animales se comunican usando señales, que pueden incluir señales visuales, auditivas, químicas, o táctiles.
- Las señales y los comportamientos de comunicación participan en una gran variedad de actividades, tales como la conformación de parejas reproductivas, el establecimiento de las condición de dominancia, la adquisición y mantenimiento de un territorio, la coordinación de la actividad grupal, cuidado de crías, juveniles y/ o hembras receptivas, etc.
- La comunicación se produce cuando un animal transmite información a otro animal y ocasiona algún tipo de cambio en el animal que obtiene la información.
- El éxito de la comunicación depende del contexto ambiental y social, y de la etapa ontogénica del individuo receptor. Así, el emisor de la comunicación puede obtener la respuesta esperada o ser ignorado por el receptor (Figura 1.3).



**Figura 1.2:** El emisor (A) vocaliza y el receptor (B) escucha el sonido. Sin embargo, la señal no llegará en el mismo estado en el que estaba en el punto de partida. La distancia sola hace que la amplitud del sonido disminuya (atenuación); además, otros factores pueden causar una disminución o una distorsión: **a** representa otra fuente de sonido de frecuencia similar que hace que sea más difícil percibir la señal enviada desde **A** una vez alcanzado y pasado el punto **a**; **C** representa una de muchas posibles obstrucciones que contribuyendo a interferir el sonido; **D** representa una obstrucción no perceptible, tales como los sonidos originados por el viento, las corrientes ascendentes y la niebla, capaces de distorsionar los sonidos. Modificado de Gisela Kaplan, *WIREs Cogn Sci* 2014, 5:661–677. doi: 10.1002/wcs.1321.



**Figura 1.3:** Posibles respuestas del receptor a la comunicación del emisor. Imágenes sin restricción registradas según Licencias de: Imágenes registradas en el dominio público según Licencias de: Creative Commons/Creative Commons CC0.Wikipedia; Extraídas de: <https://pixabay.com/es/negro-gato-lindo-silueta-3031652/>, <https://pixabay.com/es/gato-resaca-mieze-sentado,185456/> <https://pixabay.com/es/silueta-gato-ronroneo-negro-adidas-312357/> <https://pixabay.com/es/gato-animal-la-silueta-1583522/>

## 1.2- COMUNICACIÓN DE INFORMACIÓN

### 1.2.1- Las cuatro preguntas de Tinbergen:

Tinbergen (1963) sugirió que, ante cualquier rasgo morfológico o comportamental, pueden plantearse cuatro cuestiones independientes en cuanto a mecanismo, ontogenia, filogenia o función. Las cuatro preguntas de Nikolaas Tinbergen, basadas en un planteo original de Aristóteles, son categorías complementarias de explicaciones (o niveles de análisis) para el comportamiento. Ellas sugieren que una comprensión integradora del comportamiento animal debe incluir tanto un análisis de comportamiento próximo y final (funcional), así como

una comprensión de la historia filogenética, y/o del desarrollo, y de los mecanismos actuales (Tinbergen 1948; 1951, 1957, 1963).

Por ejemplo, cuando se hace referencia al objetivo de la visión en animales, incluso cuando se les pregunta sobre ella a los estudiantes de escuela primaria, la respuesta general inmediata es que los animales tienen visión para ayudarlos a encontrar comida y evitar el peligro (o sea, se hace una referencia a la función / adaptación). Por su parte, los biólogos tienen tres explicaciones adicionales: la vista es causada por una serie particular de pasos evolutivos (filogenia), la vista está mediada por la mecánica del ojo (mecanismo / causalidad), e incluso por el proceso del desarrollo de un individuo (su ontogenia). Aunque estas respuestas pueden ser muy diferentes, ellas presentan un alto grado de consistencia entre sí. Esta idea fue formulada en la década de 1960 cuando Tinbergen delineó las cuatro preguntas basadas en las cuatro causas de Aristóteles (Hladký y Havlíček 2013). Así, tendremos cuatro formas de explicar la percepción visual:

- I. a través de su función** - Según Hladký y Havlíček (2013), corresponde a la causa final de Aristóteles.
- II. a través de su historia filogenética o evolutiva** - Según Hladký y Havlíček (2013), corresponde a la causa formal de Aristóteles.
- III. a través de su causalidad o mecanismo que la conduce** - Según Hladký y Havlíček (2013), corresponde a la causa eficiente de Aristóteles.
- IV. a partir del desarrollo individual** - Según Hladký y Havlíček (2013), corresponde a la causa material de Aristóteles.

### **I) Función / adaptación (explicación evolutiva).**

La teoría de la evolución de Darwin por selección natural constituye una explicación científica de por qué el comportamiento de un animal suele estar adaptado para la supervivencia y la reproducción en su entorno. Sin embargo, alegar que un mecanismo, una estructura o un carácter en particular se encuentra

adaptado al entorno actual es diferente de afirmar que este mecanismo, estructura o carácter, fue seleccionado en el pasado aduciendo las mismas causas explicativas actuales. De hecho, muchas características se han desviado de su función original relacionándose posteriormente a una nueva función. Cualquier estructura, estructura, órgano, comportamiento, etc., que no hubiera evolucionado originalmente bajo selección natural para su uso actual, ya sea porque realizaba una función distinta en los antepasados, o bien porque no era funcional en los antepasados, Gould y Vrba (1982) y Gould (1991) las denominaron "exaptaciones". Es decir, que el "historial" de una adaptación depende de la relación entre la función, el entorno de su desarrollo y la evolución. Según Tinbergen (1953), la función y la evolución de un determinado carácter morfológico, fisiológico o comportamental, a menudo se presentaban incorrectamente explicados como dos cuestiones separadas y distintas, siendo que, si estos se encuentran presentes debido a su selección, su función y su evolución son inseparables.

## **II) Filogenia / Evolución (explicación evolutiva).**

La evolución incluye tanto la historia de un organismo (población, especie), a través de su filogenia, como la historia de la selección natural actuando sobre un determinado carácter (origen de adaptaciones) (Alcock 2001; Mayr 2001). Según Buss et al. (1998) y Mayr (2001), existen varias razones por las que la selección natural puede no lograr un "diseño óptimo": una de ellas implica procesos aleatorios como la mutación y la deriva génica, y otra involucra las restricciones resultantes del desarrollo evolutivo temprano. Cada organismo alberga rasgos, tanto anatómicos como de comportamiento, de etapas filogenéticas previas, ya que muchos rasgos se conservan a medida que las especies evolucionan. La reconstrucción de la filogenia de una especie a menudo permite comprender la "singularidad" de las características recientes: las etapas filogenéticas anteriores y las (pre) condiciones que persisten, a menudo también determinan la forma de características más modernas. Por ejemplo, el ojo

vertebrado (incluido el ojo humano) tiene un punto ciego, mientras que los ojos del pulpo no. En estos dos linajes, el ojo fue originalmente "construido" de una forma o de otra, pero una vez que se "construyó" el ojo vertebrado, no hubo formas intermedias que fueran adaptativas y que les hubieran permitido evolucionar sin un punto ciego.

### **III) Mecanismo / causalidad (explicación inmediata).**

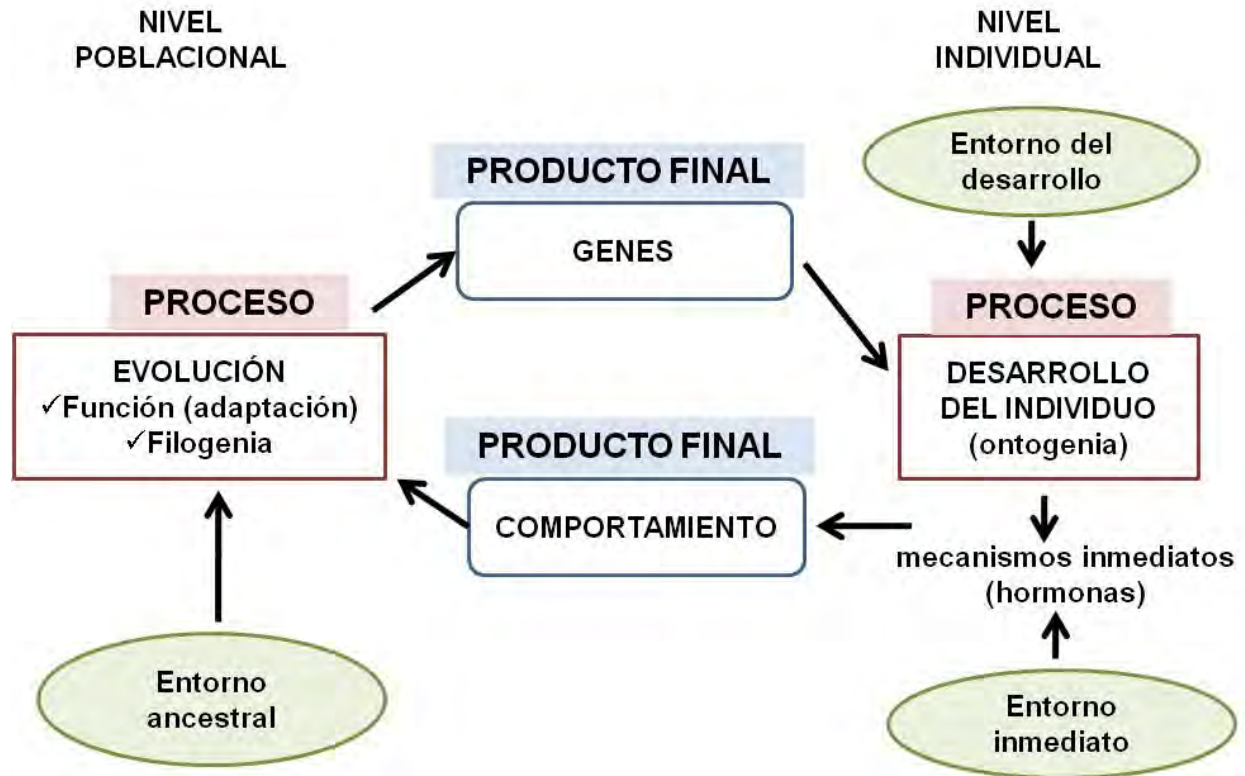
Algunos ejemplos de mecanismos causales próximos incluyen, entre otros: el área de Broca del cerebro (una pequeña sección del cerebro humano que tiene un papel crítico en la capacidad lingüística); hormonas; feromonas. Así, los biólogos se enfrentan a diversos niveles de complejidad individual (químico, fisiológico, psicológico, social), y por lo tanto, en sus investigaciones no pueden dejar de contemplar las relaciones causales y funcionales dentro y entre estos niveles (por ejemplo, examinar la influencia de las condiciones sociales y ecológicas en la liberación de ciertos neurotransmisores y hormonas, y los efectos de tales liberaciones en el comportamiento animal, considerando igualmente importantes a todos los niveles implicados .

### **IV) Ontogenia / Desarrollo**

En la segunda mitad del siglo XX, los científicos sociales debatieron si el comportamiento humano era el producto de la naturaleza (genes) o la crianza (el medio ambiente en el período de desarrollo, incluida la cultura). Un ejemplo de interacción (a diferencia de la suma de los componentes) implica familiaridad desde la infancia. En una serie de especies, los individuos prefieren asociarse con individuos familiares, pero prefieren aparearse con otros no familiares (Alcock 2001). Así, la información genética expresada en los individuos al momento de alcanzar la maduración sexual y asociada al comportamiento de apareamiento (especialmente al relacionado con la elección de una determinada pareja reproductiva), conduciría a la evitación de la endogamia. Por otra parte, muchas

formas de aprendizaje evolutivo tienen un período crítico; por ejemplo, la impronta o troquelado en numerosas especies de gansos; el copiado, por parte de hembras sexualmente maduras pero aun no reproductivamente activas, de la elección de parejas reproductivas de diferente calidad por parte de hembras reproductivamente activas en algunas especies de monos). Por otro lado, Wilson (1998) y Alcock (2001) proponen los conceptos denominados "aprendizaje preparado" y "aprendizaje sesgado", respectivamente. Si bien estos autores los denominan de distinto modo, ambos refieren a situaciones en las cuales un individuo adquiere un aprendizaje a consecuencia de una mala o buena experiencia particular que no incluye la interacción con co-específicos (relación entre un determinado alimento y sus consecuencias, interacciones interespecíficas, etc. que conduce a la asociación entre un olor, color, etc y el resultado de la experiencia.

En el **Cuadro 1.1** muestra las relaciones causales entre las cuatro categorías explicativas. Este esquema constituye un marco básico de los campos del estudio y comprensión del comportamiento, y que incluyen de manera superpuesta a la etología, la ecología del comportamiento, la psicología comparada, la sociobiología, la psicología evolutiva y la antropología. Si bien fue Julian Huxley quien planteó las tres primeras preguntas, estas no lograron distinguir entre el valor de la supervivencia y la historia evolutiva. Justamente fue la cuarta pregunta de Niko Tinbergen la que finalmente aclaró la visión y comprensión de esta problemática (Tinbergen 1963). La reproducción y los procesos de selección sexual refieren a la última de estas cuestiones, y son imposibles sin la mediación de la comunicación y el uso de señales, ya que los animales suelen presentar sofisticados rasgos para comunicarse la información necesaria para el apareamiento y otras actividades (Cabido Quintas 2009).



**Cuadro 1.1:** Explicaciones del comportamiento animal: relaciones causales entre las cuatro categorías explicativas (Adaptado de Tinbergen, 1963). A la izquierda del mismo se presentan las explicaciones evolutivas a nivel de especie, y a la derecha se el lado derecha se presentan las explicaciones inmediatas a nivel individual. En la parte media del Cuadro se hallan los productos finales de esos procesos: genes (es decir, genoma) y comportamiento, que pueden analizarse en ambos niveles.

### 1.2.2- Comunicación:

Wilson (1975), define la comunicación en el contexto de la sociobiología y la describe como aquel rasgo (señal) o acción que, al ser exhibida por un determinado individuo, al ser percibida por otro altera la probabilidad de su comportamiento, o su patrón comportamental, en un contexto adaptativo para uno o ambos participantes.



Por su parte, Hailman (1977), la define desde un punto de vista etológico y expresa que, la comunicación es la transferencia de información a través de señales enviadas en un canal entre el emisor y un receptor. La existencia de comunicación se reconoce a través de la diferencia en el comportamiento del receptor, reconocido en dos situaciones que difieren solo en la presencia o ausencia de la señal emitida correspondiente.

Dusenbery (1992), desde la perspectiva de la ecología sensorial, describe el término “comunicación verdadera” como aquella que se encuentra restringida a casos en los que el individuo transmisor se involucra en un comportamiento que es netamente adaptativo porque genera una señal, y la interacción mediada por esta señal es adaptativa tanto para el individuo generador como también para el individuo receptor de la misma.

Por otra parte, desde la ecología comportamental, Krebs y Davies (1993, 1997) definen comunicación como el proceso en el cual los actores usan señales o despliegues con diseños específicos que modifican el comportamiento de los individuos a los cuales están dirigidas.

Según Endler (1992, 1993), la comunicación incluye necesariamente la interacción de dos sistemas distintos dentro de la misma especie, un emisor y un receptor, que pueden estar sometidos a muy diferentes presiones y restricciones evolutivas.

Por su parte, Kimura (1993) define comunicación en un sentido mucho más estricto, para referirse a comportamientos mediante los cuales un miembro de una especie transmite información a otro miembro de la misma especie.

### **1.3- ¿QUÉ TIPO DE INFORMACIÓN SE COMUNICAN LOS ANIMALES?**

- ✓ **Cuidado parental:** En aquellas especies en las cuales el cuidado parental es una estrategia que aumenta el éxito reproductivo de

los padres y la supervivencia de la descendencia, la comunicación coordina las conductas de los padres y de las crías.

- ✓ **Reconocimiento:** De pertenencia a la misma especie, al mismo grupo social, al mismo grupo reproductivo, etc.
- ✓ **Solicitud:** De clemencia, de apareamiento, de provisión de alimento por parte de las crías, etc.
- ✓ **Anuncio sexual:** Algunas de las señales de comunicación más extravagantes desempeñan un papel muy importante en la atracción del sexo opuesto para la obtención de apareamientos. Para lograr una reproducción exitosa es imprescindible identificar a un miembro del sexo opuesto perteneciente a la misma especie y con condición reproductiva adecuada; así como también evaluar los indicadores de la calidad de la pareja. Muchas especies presentan elaborados comportamientos y/o señales de comunicación directamente relacionadas con el apareamiento, lo que puede implicar atraer a individuos del sexo opuesto o competir con otros potenciales competidores para el acceso a parejas reproductivas. Frecuentemente los comportamientos de comunicación asociados al apareamiento son altamente ritualizados. Entre aquellos que conducirían a la atracción del sexo opuesto se pueden mencionar las danzas complejas, características morfológicas muy llamativas (ornamentales, conspicuas), patrones elaborados de conducta (búsqueda y ofrecimiento de regalos nupciales, construcción de pérgolas nupciales y/o nidos, vocalización de melodías complejas, etc. Por otra parte, la comunicación implicada en el desplazamiento de potenciales rivales incluye entre otros, exhibiciones agresivas ritualizadas (posturas, gestos o vocalizaciones de amenazas).

✓ **Transmisión de información ambiental (Alarma de depredador), e Integración social** (llamadas de contacto).

Muchas especies animales que viven en grupos sociales o familiares, dependen en gran medida de los sistemas de comunicación para transmitir información sobre el medio ambiente a otros miembros del grupo, especialmente a parientes cercanos. En biología evolutiva se dice que un organismo se comporta altruísticamente (donador) cuando realiza acciones que benefician a otros individuos (receptores) a un costo para sí mismo. Los costos y beneficios se miden en términos de éxito reproductivo. Así, es muy probable que un individuo altruista reduzca el número de crías que potencialmente es capaz de producir, pero que aumente el número que otros individuos emparentados puedan producir (Fitness inclusivo; William D. Hamilton -1936/2000-, Precursor de la sociobiología). En este tipo de comportamiento la selección de grupo opera sobre el fitness de las interacciones sociales del grupo (por ejemplo, acciones inter-individuales que afectan al grupo, tales como avisos de alarma, división de tareas, etc.). Cuando estas interacciones constituyen una característica ventajosa para el grupo (como una unidad de selección), en una situación de competencia entre grupos, los genes que las promueven serán favorecidos. Estos genes otorgan al grupo superioridad sobre otros grupos, y la selección, aun cuando continúe avanzando en el nivel individual procederá a nivel de grupo.

✓ **Defensa del territorio y resolución de conflictos:** La comunicación de determinadas información puede permitir que las disputas sobre la intención de adquirir un territorio o de defender el que ya se posee, se resuelvan sin la necesidad de luchas directas que

podrían afectar la sobrevivencia de los potenciales contrincantes. Así, a través de gestos, vocalizaciones, exhibiciones de amenazas, etc. los oponentes realizan una proclama de su capacidad y disposición para luchar de manera relativamente honesta. Esta comunicación permite que ambas partes se evalúen unas a otras, y tomen las decisiones pertinentes (abandonar el intento o no). La agresión territorial es considerada como una manifestación de competencia por recursos (alimento, refugio, sitio de nidificación, pareja reproductiva), que conduce a la exclusión de otros individuos de un espacio físico determinado; de esta manera, la territorialidad mediada a través de conductas agresivas, actuaría como un instrumento para el mantenimiento de la prioridad sobre el uso de un recurso. Los límites territoriales son mantenidos principalmente a través del despliegue de conductas agresivas, o de amenazas y/o advertencias, que eviten la posible utilización del recurso defendido por parte de intrusos (Figura 1.4).

- ✓ **Jerarquía de dominancia:** las marcas de olor dejadas por los individuos dominantes son un medio adecuado por el cual estos animales adquieren y/o mantienen prioridad sobre el acceso a un determinado recurso, mantienen su relación jerárquica relativa, y/o, atraen pareja. Las marcas de olor pueden implicar el roce sobre un sustrato de la región ano-genital, o de otras zonas del cuerpo que contengan glándulas odoríferas especializadas, o la deposición de orina, constituyendo esta última una medida confiable de la condición social de los individuos durante el encuentro de potenciales competidores.
  
- ✓ **Coordinación de actividades grupales:** En las especies sociales, la comunicación es clave para coordinar las actividades del grupo,

tales como la adquisición y defensa de alimentos, mantenimiento de la cohesión del grupo, desplazamiento de la ubicación espacial del grupo, emigraciones, etc. / **Ubicación de comida:** En muchas especies los individuos de la población que encuentran alimento emiten señales sonoras específicas que advierten a sus coespecíficos de su presencia, En algunas especies de aves, aquellos individuos que localizan una fuente de alimento realizan vuelos especiales que indican su ubicación .



**Figura 1.4:** León (*Panthera leo*) rugiendo como comunicación de defensa territorial. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencias de: CC0 Creative Commons, extraídas de <https://pixabay.com/es/le%C3%B3n-depredador-big-cat-gato-1605295/>

## 1.4- SEÑALES DE COMUNICACIÓN

En función de las distintas consideraciones del concepto biológico de comunicación en un contexto adaptativo, en su tesis Doctoral, Cabido Quintas (2009) presenta, entre otras, las siguientes definiciones de diferentes tipos de señales:

- ✓ Señal verdadera: Un acto o estructura que altera el comportamiento de otro organismo (respuesta) y que ha evolucionado para ese propósito, siendo efectiva porque la respuesta del receptor también ha evolucionado (Bradbury y Vehrencamp 1998; Maynard-Smith y Harper 2003).
- ✓ Índice o señal basada en el rendimiento: Una señal cuya intensidad está causalmente relacionada con la cualidad señalada que no puede ser falseada (Maynard-Smith y Harper 2003).
- ✓ Handicap, señal zahaviana o estratégica: En contraposición a la anterior, se trata de una señal cuya fiabilidad es asegurada debido a que su coste es mayor que los requeridos solamente por cuestiones de eficacia. Son señales costosas de producir o con consecuencias costosas (Zahavi 1975).
- ✓ Coste: Coste de eficacia: Coste necesario para asegurar que la información se transmite eficazmente (Guilford y Dawkins 1991, 1993); Coste estratégico: Coste necesario, a través del principio del handicap (Zahavi 1975), para asegurar la honestidad de la señal (Grafen 1990).

## **Para permitir una adecuada comunicación:**

- ✓ la señal debe ser percibida por el receptor a pesar de la posible atenuación o la degradación de la misma causada por su transmisión a través del medio ambiente.
- ✓ el receptor debe discriminar entre las variantes de la señal transmitida e inferir su significado según corresponda.
- ✓ la transmisión de la señal dependerá de la modalidad sensorial utilizada.

## **Las señales son honestas cuando:**

- El emisor está estrechamente relacionado con el receptor.
- La producción de señal es condición dependiente, es decir, los costos de señalización solo pueden ser asumidos por algunos individuos de la población.
- La producción de señales se encuentra limitada.

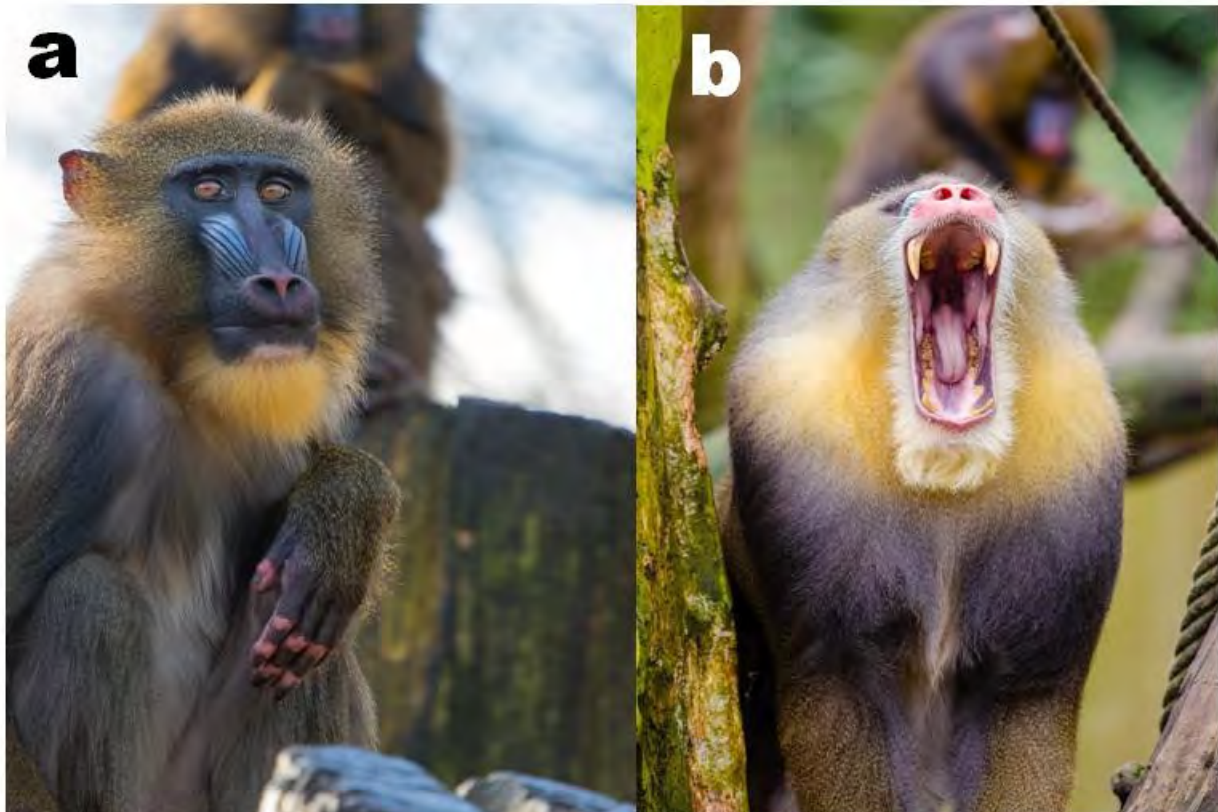
Los animales utilizan una gran variedad de canales sensoriales o modalidades de señales para la comunicación.

## **1.5- TIPOS DE SEÑALES**

### **1.5.1- Señales visuales:**

Las señales visuales son muy efectivas en aquellas especies con actividad diurna. Mientras que algunas señales visuales se mantienen en algunos individuos de la población durante un periodo prolongado, “anuncios permanentes”, alternativamente otras señales visuales son producidas activamente por un individuo, o un sexo, solo bajo determinadas condiciones (Figura 1.5 y 1.6). De este modo, las señales visuales pueden ser momentáneas (erección del pelaje),

cíclicas o estacionales (mayor coloración y/o brillo de ciertas partes del cuerpo) (Figura 1.5 y 1.6), o permanentes (a partir de una determinada etapa del ciclo de vida del animal, y generalmente asociado a un sexo, tal como la espalda plateada de los machos gorilas al alcanzar su madurez sexual).



**Figura 1.5:** Macho de mandril, *Mandrillus sphinx* (especie de primate catarrino de la familia Cercopithecidae), en el que se observa: a) el hocico con color azul intenso y con profundas estrías que lo recorren a ambos lados, destacándose respecto al pelaje del rostro ; esta coloración más intensa respecto a la de las hembras, la exhiben solo los machos al alcanzar la madurez sexual y se intensifica cuando los individuos se excitan sexualmente. b) tamaño corporal y la exhibición de los dientes I que interviene en la atracción de hembras. Además de estas señales visuales, durante el cortejo los machos emiten sonidos vocalizando ligeramente. Imágenes sin restricciones registradas en el dominio público según Licencias de: CC0 Creative Commons, extraídas de <https://pixabay.com/es/mandril-primate-mono-1797827/>, y <https://pixabay.com/es/mandril-aullando-retrato-colorido-1780903/>



Este tipo de señal pone en evidencia atributos visuales propios del individuo, tales como colores o ornamentaciones (ornamentas), o elementos elaborados u obtenidos por el emisor (construcciones, regalos, etc.).

Las señales visuales individuales generalmente se exhiben en determinadas partes del cuerpo de un animal, dependiendo tanto de la anatomía individual como del entorno. Por ejemplo, algunas especies de reptiles y aves disponen de partes del cuerpo que pueden hincharse (en las cobras, familia Elapidae, el despliegue de la "capucha" en la zona de la cabeza cuando están irritadas o en peligro; en machos de urogallos de las artemisas o gallo de salvia, *Centrocercus urophasianus*, la hinchazón de los sacos aéreos del pecho en época de cortejo), o vibrar (en la serpiente cascabel, *Crotalus*, cuyo cascabel ubicado en el extremo de la cola y formado por una serie de anillos córneos vibra emitiendo un sonido de aviso de su presencia). Los animales de hábitos terrestres generalmente presentan las señales visuales en su cabeza y el rostro. Los peces, en cambio, las presentan en las branquias y en las aletas.

Las señales visuales tienen algunas limitaciones, pues para ser vistas requieren de la presencia de luz y la ausencia de obstáculos que impidan la visión. Una excepción es la señal de la luciérnaga (Orden Coleóptera, Familia Lampyridae), que genera su propia luz en la oscuridad, esta capacidad de emitir luz se denomina bioluminiscencia

La comunicación visual se realiza a partir de señales tales como: expresiones faciales, posturas corporales, coloración, objetos, formas y exhibiciones de caracteres morfológicos, tal como la cola en forma de abanico del macho del pavo real, etc. (Figura 1.7 a y b). La comunicación visual es utilizada por casi todos los animales, aunque aquellos que disponen de una visión limitada como los murciélagos por ejemplo, no dependen principalmente de este sentido.



**Figura 1.6:** Macho de urogallo (*Centrocercus urophasianus*), de perfil (izquierda) y de frente (derecha), durante la época de apareamiento. Se distinguen tres claras señales visuales: cola extendida en forma de abanico erizado, cuello hinchado, y sacos aéreos pectorales hinchados y destacados sobre el plumaje blanco del pecho. Además de estas señales visuales, los machos emiten unos sonidos profundos y burbujeantes que contribuyen a la atracción de las hembras. Imágenes sin restricciones registradas en el dominio público según Licencias de: CC0 Creative Commons, extraídas de <https://pixabay.com/es/m%C3%A1s-sage-grouse-ave-936693/>, <https://pixabay.com/es/m%C3%A1s-sage-grouse-ave-936696/>.



**Figura 1.7:** **a)** Macho de Bolsero de Altamira, *Icterus gularis*, con plumaje negro, en fuerte contraste con zonas amarillas, naranjas o rojas. Esta especie presenta dimorfismo sexual, siendo las hembras de menor tamaño y con plumaje homogéneo de tonos pardos; **b)** Macho de Eastern bluebird, *Sialia sialis*, sujetando un insecto en su pico como oferta de alimento a su pareja potencial como una estrategia de inicio y mantenimiento del vínculo de la pareja, hasta el momento de anidación. Imágenes sin restricciones registradas en el dominio público según Licencias de: CC0 Creative Commons, extraídas de <https://pixabay.com/es/bolsero-de-altamira-ave-sentado-1653173/> y <https://pixabay.com/es/blue-bird-ave-naturaleza-1123355/>

### 1.5.2- Señales auditivas:

La comunicación acústica también es muy frecuente en las especies, probablemente porque las ondas sonoras pueden adecuarse a una amplia variedad de condiciones ambientales y situaciones de comportamiento. Los sonidos pueden variar sustancialmente en amplitud, duración y estructura de frecuencia, lo que afecta la distancia que recorre el sonido en el entorno y la facilidad con la que el receptor puede localizar la posición del emisor.

Las señales sonoras se transmiten fácilmente a través de la oscuridad, niebla, agua, etc, además pueden llegar mucho más lejos que las señales visuales. Son utilizadas principalmente por insectos, aves y mamíferos marinos.

Las hembras y machos responden diferencialmente al volumen, tono, ritmo, duración y frecuencia del sonido. Como con otras formas de comunicación, los mensajes auditivos se vuelven significativos para los animales cuando son detectados por los receptores y luego procesados por el cerebro. Los animales pueden responder a los mensajes auditivos ya sea acercándose a la fuente de un mensaje o alejándose de ella. Las señales sonoras pueden transmitir información muy diversa: señal de advertencia, peligro, tranquilidad (ausencia de peligro), reclamo de apareamiento, evitación sexual, búsqueda y/o localización, reclamo de alimento, etc.

Como se mencionó anteriormente, las señales sonoras se transmiten fácilmente a través de la atmósfera diáfana, oscuridad, la niebla, el agua, el suelo, etc, y pueden llegar mucho más lejos que las señales visuales; son utilizadas principalmente por aves, insectos y mamíferos marinos. Las hembras y machos tienen en cuenta el caudal de producción del sonido, el tono, la duración y /o frecuencia, y el repertorio del mismo.

Como con otras formas de comunicación, los mensajes auditivos se vuelven significativos para los animales cuando son detectados por los receptores y luego procesados por el cerebro. Los animales pueden responder a los mensajes auditivos ya sea acercándose a la fuente de un mensaje o alejándose de ella.

Así, la comunicación auditiva es el sonido que produce un animal, sin o con la intervención de un objeto con el cual interactúa. Por ejemplo, los machos de caimán americano (*Alligator mississippiensis*), usan una combinación de sonidos y despliegues o exhibiciones comportamentales para llamar la atención de potenciales parejas de apareamiento: rugidos o gruñidos de tonos profundos, golpeteo de cabeza contra el agua, contacto rostral con la hembra, empujones, y contacto próximo con ella. Por otro lado, los machos de la golondrina común, o de los graneros, (*Hirundo rustica*) atraen a las hembras al lugar de nidificación a través de vuelos en círculos y un canto sonoro; también las atraen desplegando sus alas y cola, ya que las hembras se sienten particularmente atraídas hacia los

machos con alas y colas con manchas simétricas de plumas blancas. (Figura 1.8 a y b).



**Figura 1.8:** **a)** Macho de cocodrilo americano (*Alligator mississippiensis*) realizar vocalizaciones específicas para atraer hembras receptivas; **b)** Macho de golondrina común o de los graneros (*Hirundo rustica*); en esta especie los machos arriban a las áreas de reproducción antes que las hembras y escogen un sitio para el nido, el cual es anunciado a las hembras con vuelos en círculos y un fuerte canto; también las atraen desplegando sus alas y cola, ya que las hembras se sienten particularmente atraídas hacia los machos con alas y colas con manchas simétricas de plumas blancas. Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencias de: CC0 Creative Commons, extraídas de: <https://pixabay.com/es/alg%C3%A1tor-americano-la-cabeza-614438/> y de [https://commons.wikimedia.org/wiki/Commons:Reusing\\_content\\_outside\\_Wikimedia;](https://commons.wikimedia.org/wiki/Commons:Reusing_content_outside_Wikimedia;) Image credit: *Barn swallow (Hirundo rustica rustica) singing* by Charles J. Sharp, CC BY-SA 4.0

Otro ejemplo de comunicación animal a través de señales auditivas lo componen los grupos sociales de monos cercopitecos Vervet (*Chlorocebus aethiops*) que presentan miembros que profieren gritos de alarma al percibir depredadores. Estos grupos tendrán una mayor probabilidad de sobrevivir que los grupos que no los poseen.

En el **Recuadro 1.1** se presenta el mecanismo evolutivo del comportamiento altruista consistente en el grito de alarma.

**Recuadro 1.1:** La mayoría de los procesos selectivos actúan a nivel del organismo individual (Darwin 1859; Hamilton 1964; Williams 1966; Maynard Smith 1972, 1982; Wilson 1975, 2009; Maynard-Smith y Harper 2003). Desde el punto de vista de la selección natural actuando a nivel de individuo, se espera que los animales se comporten de manera tal de aumentar su propia oportunidad de reproducirse y sobrevivir: aquellos individuos que poseen rasgos favorables tienen mayor probabilidad de transmitir sus genes a la generación siguiente. Sin embargo, existen procesos evolutivos similares en distintos niveles de la jerarquía biológica, de modo tal que la selección natural perpetúa rasgos que no favorecen a un individuo sino a un grupo (Hamilton 1964; Wilson 1975, 2009). Por ejemplo, en las manadas de rumiantes, como las de la cabra montés de la península ibérica (*Capra pyrenaica victoriae*), en las cuales hay individuos que restringen su alimentación, tienen una mayor probabilidad de sobrevivir que las manadas que agotan rápidamente un recurso esencial. No obstante, el uso prudente de los recursos llevado a cabo por algunos individuos beneficia a todos los miembros del grupo, incluso a los "tramposos" que consumen más que el resto. Desde el punto de vista de la selección natural actuando estrictamente a nivel de individuo, los genes asociados al comportamiento "tramposo" se esparcirían por el grupo, y la tendencia al uso cooperativo de los recursos disminuiría a lo largo de las generaciones. A este fenómeno Dawkins (1976) lo denominó la "subversión desde dentro", y propuso que la selección natural que produce adaptación a un nivel (individuo) causa problemas en el nivel superior (manada) (ejemplo de altruistas vs egoístas). De esta manera, y retomando el ejemplo de los individuos de *Chlorocebus aethiops* que profieren gritos de alarma al percibir depredadores, aquellos que no den el grito de alarma reducen la probabilidad de ser detectados por depredadores, y además se benefician del grito de alarma que profieren los otros. En biología evolutiva se dice que un organismo se comporta altruísticamente (donador) cuando realiza acciones que benefician a otros

individuos (receptores) aún a un gran costo para sí mismo; al comportarse altruísticamente un individuo reduce su propio fitness, quedando en desventaja selectiva en relación a otro egoísta. Así, desde el punto de vista de la selección natural actuando a nivel individual, el comportamiento altruista es desventajoso (selección dentro del grupo: los altruistas estarán en desventaja selectiva en relación a sus co-específicos egoístas).

Entonces, ¿cómo evolucionó el comportamiento de grito de alarma?, ¿por qué no fue eliminado dicho comportamiento de la población por medio de la selección natural? La respuesta consiste en que, si el altruismo es ventajoso para el grupo, aquel que contenga altruistas tendrá ventaja de supervivencia sobre otro grupo compuesto totalmente por individuos egoístas (selección entre grupos: el fitness del grupo como un todo, aumentará gracias a la presencia de altruistas; los grupos compuestos por individuos egoístas se extinguirán). Una hipótesis para la evolución de este comportamiento es la del **fitness inclusivo**. El fitness inclusivo es un concepto que acuñó el biólogo William D. Hamilton en 1964, precursor de la sociobiología, y que permite explicar algunos comportamientos sociales relacionados con el altruismo: en pocas palabras, el fitness inclusivo supone que, en ocasiones, ayudar a individuos emparentados genéticamente es una manera de ayudar a la difusión de los propios genes. Debido a que los costos y beneficios se miden en términos de éxito reproductivo, es muy probable que un individuo altruista reduzca el número de crías que potencialmente es capaz de producir, pero que aumente el número de descendientes que otros individuos emparentados puedan producir (desde el punto de vista del fitness inclusivo, un individuo “vale” el equivalente a un hermano, a sus dos padres, a ocho primos hermanos, etc.). Así, el fitness inclusivo permite reconciliar el comportamiento social altruista con el hecho de considerar como la unidad de la selección natural al individuo y no al grupo. Otra hipótesis explicativa de la selección natural actuando a nivel de grupo, fue propuesta por Hölldobler y Wilson (1994) y Wilson (2009). Estos autores propusieron que la selección de grupo opera sobre el **fitness de las interacciones sociales** en el grupo (acciones inter-individuales que afectan al grupo, como comunicación, división de tareas, etc.). Según Wilson y Sober (1994), Sober y

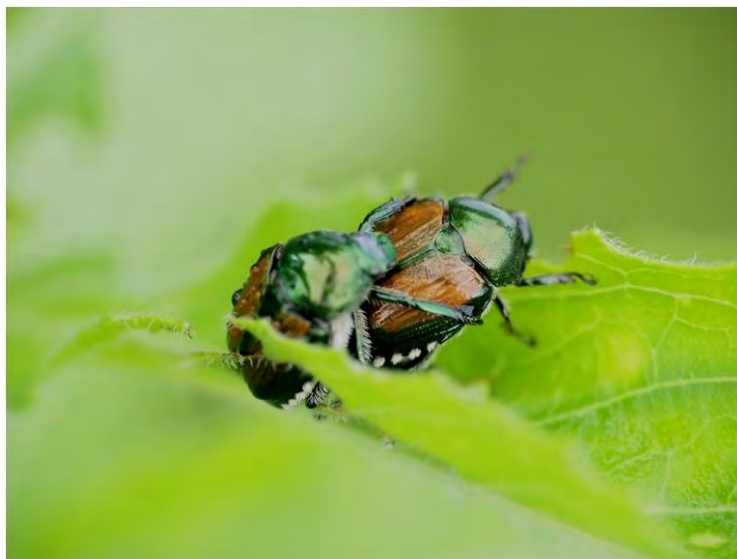
Wilson (1998) y Wilson y Wilson (2007), cuando estas interacciones constituyen una característica ventajosa para el grupo, en una situación de competencia entre grupos, los genes que las promueven serán favorecidos. Estos genes otorgan al grupo superioridad sobre otros grupos, y la selección, aun cuando continúe avanzando en el nivel individual procederá a nivel de grupo.

### **1.5.3- Señales táctiles:**

Las señales táctiles, en las cuales el contacto físico ocurre entre el emisor y el receptor, solo pueden transmitirse a distancias muy cortas. En especies sociales, la comunicación táctil es fundamental para originar y afianzar relaciones interindividuales.

El acicalamiento es la forma más frecuente y efectiva de comunicación táctil en especies con una fuerte estructura social que conduce al mantenimiento de relaciones interindividuales no asociadas a la reproducción, al afianzamiento de los vínculos de pareja reproductiva, etc. El contacto físico está limitado en su capacidad para comunicarse porque es extremadamente de corto alcance. Muchos invertebrados utilizan sus antenas como instrumento de contacto con los objetos y organismos. El uso más común de comunicación táctil se produce durante la cópula. En muchas especies de invertebrados y vertebrados, la estimulación táctil por parte del macho a menudo estimula a la hembra, aumentando sus probabilidades de fecundarla (Figura 1.9).





**Figura 1.9:** Macho del escarabajo verde, *Cotinis nitida*, del sureste de los Estados Unidos de América, frotando sus patas sobre los élitros de la hembra durante el apareamiento como mecanismo de estimulación sexual. Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencias de: CC0 Creative Commons, extraídas de: <https://pixabay.com/es/insecto-escarabajo-de-la-escarabajo-977191/>

Por ejemplo, los machos del escarabajo castaño, *Tribolium castaneum*, mientras copulan estimulan a la hembra frotando sus patas sobre sus alas, conduciendo al aumento del número de huevos puestos; en otras especies de coleópteros, durante la cópula los machos estimulan una serie de centros nerviosos de la hembra a través de la frotación con su órgano copulador, patas, o antenas, conduciendo a que los espermatozoides obtenidos de cópulas anteriores se desplacen y solo permanezcan los propios. Por otra parte, en vertebrados, los machos del acentor común, *Prunella modularis* (un paseriforme de la familia Prunellidae) aseguran su paternidad picoteando la cloaca de la hembra antes de la cópula, y así estimular la expulsión de espermatozoides de machos rivales; en felinos, los machos provocan una estimulación dolorosa durante la cópula a través de las espículas de su glande, conduciendo a una mayor liberación de óvulos maduros.

#### 1.5.4- Señales eléctricas:

La comunicación a través de la señalización eléctrica es un modo frecuente en especies acuáticas.

A lo largo de la evolución, dos grupos de peces “eléctricos”, uno endémico de África (Orden Osteoglossiformes, Familia Mormyridae), y otro en Sudamérica (Orden Gymnotiformes, Familia Gymnotidae), han desarrollado de forma independiente sistemas de comunicación a través de órganos electroreceptores y electroemisores. Las descargas eléctricas son a menudo pulsátiles y con valores de descarga electromagnética muy variables (entre 130 y 500 HZ). Las especies pertenecientes a la Familia Mormyridae son muy sociables y presentan la capacidad de producir y analizar débiles campos eléctricos que les son útiles para orientarse, encontrar comida y comunicarse entre coespecíficos; estos campos eléctricos les permiten ubicar objetos y reaccionar ante otros animales en aguas turbias, o de reducida transparencia, donde su visión se ve afectada por la presencia de materia orgánica y sólidos en suspensión (Hollmann et al. 2008; Pusch et al. 2008; von der Emde et al. 2008). Así, estos campos eléctricos proveen a estos peces un sistema sensorial especializado de comunicación y orientación (Lavouéa et al. 2008). Con respecto a los Gymnotiformes, cuya especie más conocida es la anguila eléctrica (*Electrophorus electricus*), son de hábitos nocturnos y también poseen órganos especializados capaces de generar un campo eléctrico (Crampton y Albert 2006). La capacidad de estos dos grupos de peces teleósteos de producir, analizar e interpretar la información de campos eléctricos a través de órganos especializados, derivados de células musculares o nerviosas, es un ejemplo de evolución convergente en forma y función, especialmente respecto al aparato sensorial para detectar y procesar señales eléctricas que involucran procesos de electrocomunicación y electrolocalización (Granado Lorenzo 2000; Sullivan et al. 2000; Lavoué et al. 2003).

### **1.5.5- Señales químicas: feromonas**

En comparación con las modalidades visuales, acústicas y táctiles, las señales químicas viajan mucho más lentamente a través del medio ambiente ya que deben difundirse desde la fuente de producción puntual hasta el área de captación del receptor. Sin embargo, estas señales pueden transmitirse a largas distancias y desvanecerse lentamente una vez producidas.

En insectos, la comunicación química a través de feromonas sexuales, de reconocimiento y de alarma, cumplen un rol primordial en la transmisión de información, especialmente en especies sociales. Por ejemplo, las feromonas de alarma son las señales químicas que uno o varios individuos emiten cuando son perturbados por un intruso. En general, inducen un comportamiento de dispersión que se manifiesta por un rápido movimiento de huida del lugar donde han sido perturbados (Guerrero 1988). Son, en general, de corta duración y los individuos dispersados se reagrupan posteriormente utilizando feromonas de agregación. Se han detectado feromonas de alarma en artrópodos pre-sociales, como pulgones, ácaros y hemípteros, así como en insectos sociales. El papel de las feromonas de alarma, producidas por diversas glándulas en insectos sociales, o circunstancialmente agrupados, es sutil y siempre se encuentra fuertemente ajustado a las circunstancias; por ejemplo, las feromonas de alarma pueden actuar como inhibidores del comportamiento social cuando son emitidas en un determinado contexto (Guerrero 1988). En otras ocasiones, especialmente en hormigas, las feromonas de alarma pueden inducir el enterramiento de miembros de la colonia o grupo social (McGurk et al.1966).

Por otra parte, las feromonas de pista son compuestos emitidos por algunas especies de insectos con el fin de localizar individuos coespecíficos, utilizar fuentes alimenticias de manera eficiente, o mantener la integridad o cohesión del grupo durante la migración de las colonias (Figura 1.10). En todos estos casos los individuos se orientan gracias a una señal química invisible liberada por uno o más insectos conspecíficos (Guerrero 1988). Las feromonas de pista terrestres son aquéllas en que la emisión tiene lugar en líneas continuas o

intermitentes sobre un sustrato sólido. Por el contrario, las feromonas de pista aéreas (feromonas sexuales y de agregación), son liberadas al aire desde un punto fijo y su área de acción queda delimitada por los desplazamientos o corrientes del medio en sus tres dimensiones (Guerrero 1988). En todos los casos, la persistencia de las feromonas de pista depende de la volatilidad de los componentes feromonales, la cantidad de compuesto depositado, el grado de continuidad en la deposición, la naturaleza del sustrato, etc.



**Figura 1.10:** A través de señales químicas las hormigas pertenecientes a especies sociales, son capaces de diferenciar no solamente a individuos de otras especies, sino también a coespecíficos pertenecientes a otra colonia, o nido, de este modo, el reconocimiento a través de feromonas puede desencadenar comportamientos de cohesión como fuertemente agresivos. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencias de: CC0 Creative Commons, extraídas de:<https://pixabay.com/es/macro-insectos-hormigas-recolectoras-2896149/>

Muchas feromonas son multifuncionales; una determinada feromona o complejo feromonal puede jugar un papel decisivo en una variedad de

comportamientos sociales. Por ejemplo, la feromona de alarma de la hormiga *Pogonomyrmex badius*, no sólo estimula la atracción de sus congéneres a bajas concentraciones, sino que puede llegar a comunicarles un comportamiento agresivo cuando se emite en concentraciones superiores a un cierto umbral (Wilson 1971).

Según Guerrero (1988), el papel de las feromonas multifuncionales está regulado por una variedad de factores; entre ellos, algunos factores que pueden afectar la respuesta comportamental de los individuos son: *i)* la situación del individuo receptor respecto al resto de la colonia o grupo social; *ii)* el comportamiento del individuo en el momento de percibir la feromona; *iii)* el momento del día; *iv)* la interacción de la respuesta feromonal con otros estímulos sensoriales. Además, la edad, el estado fisiológico o sexo del individuo también pueden regular el tipo de respuesta que la misma feromona puede estimular.

# CAPÍTULO 2

## SEÑALES EN LA REPRODUCCIÓN

### *Prólogo*

En el último capítulo de la serie "CSI: Crime Scene Investigation", el famoso criminalista Gil Grissom cuenta la historia de una ballena macho que, desde hace muchos años, se desplaza en solitario por el Océano Pacífico durante la época de apareamiento, cantando con una frecuencia de 52 hertzios que ninguna hembra reconoce; no obstante, cada año este macho intenta nuevamente acceder a una pareja reproductiva con su canto único e incomprensible. Más allá de todas las observaciones e hipótesis que se han formulado hasta el momento respecto a este macho solitario (Ballena 52), lo cierto es que ninguna hembra ha contestado a su llamada de amor.

Las ballenas, entre otros animales, emplean el sonido como un medio de comunicación, ya que los emiten con características específicas

que varían en su frecuencia, amplitud y periodicidad, que solo sus coespecíficos distinguen. Estas variaciones específicas generan una inmensa diversidad y complejidad de señales acústicas que van desde cantos muy simples hasta muy complejos. Las ballenas azules (*Balaenoptera musculus*) cantan en una frecuencia de entre 10 y 39 hertzios, el rorcual común (*Balaenoptera physalus*) emite sus llamadas a una frecuencia de alrededor de los 20 hertzios, y las ballenas barbadas (grupo de especies del Suborden Mysticeti), cantan en una banda de frecuencias entre 15 y 20 hertzios, todas ellas frecuencias mucho menores que la del canto de la ballena solitaria.

En las interacciones interindividuales o entre grupos de individuos de una misma especie, la comunicación cumple un rol fundamental en la reproducción. Sin embargo, según Font y Carazo (2009), las hipótesis disponibles no explican todavía la inmensa diversidad de colores, sonidos, olores, posturas y movimientos que las distintas especies animales utilizan como señales en la comunicación sexual.



En el año 1989, un equipo de la Institución Oceanográfica de Woods Hole (*Woods Hole Oceanographic Institution*) en Massachusetts, dirigido por William Watkins, detectó por primera vez y por medio de hidrófonos, un sonido que determinaron como el canto de una ballena. Sorprendentemente, el sonido que emitía esta ballena, un sonido grave, similar al de una tuba, no era parecido al de ninguna otra especie conocida de ballena; así se descubrió a la ballena más solitaria de la Tierra, o “Ballena 52 Hertzios”. Los cantos de “52 Hz” también han sido recogidos por la Marina y la Administración Nacional Oceánica y Atmosférica de los Estados Unidos de América, que continúan monitorizándola. Así, pudieron registrar sus desplazamientos por la costa oeste de Estados Unidos y Canadá, llegando incluso cerca de las Islas Aleutianas en Alaska. En los últimos años la ballena 52 ha bajado su registro vocal (su canto se emite en una frecuencia de 47 hertzios); no obstante, el Dr. John Hildebrand, del Instituto Oceanográfico Scripps, California, explica que todas las especies de ballena han bajado su “tono de voz” en los últimos años. Según un estudio publicado en 2009, esta variación podría ser una respuesta de los cetáceos al ruido provocado por los motores de los barcos. *Imagen sin restricción extraída de: <https://pixabay.com/es/illustrations/ballena-azul-animales-el-agua-3158626/>*



## 2.1- INTRODUCCIÓN

### COMUNICACIÓN ANIMAL Y REPRODUCCIÓN

- intercambio de información relacionada a la reproducción, entre dos o más individuos de la misma especie
- acción o condición de un individuo que altera el comportamiento de otro individuo induciendo alguna respuesta o cambio en el receptor que beneficie a una o ambas partes.



Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencias de: Creative Commons/Creative Commons CC0.Wikipedia; Extraídas de: <https://pixabay.com/es/photos/pavos-salvajes-rural-2080364/> y <https://pixabay.com/es/photos/pavo-real-ave-pluma-zool%C3%B3gico-2363750/>



Imagen sin restricción extraída de:  
<https://pixabay.com/es/photos/hormigas-insecto-jardin-1573619/>

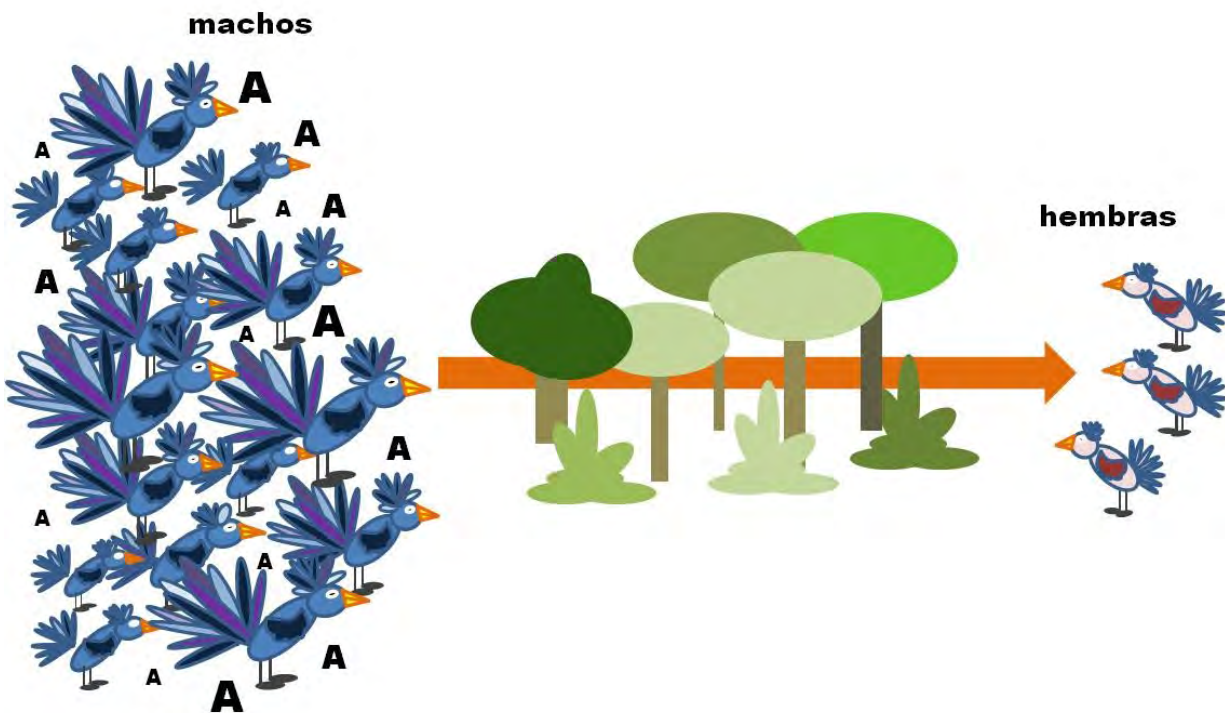


Imagen sin restricción extraída de:  
<https://pixabay.com/es/photos/pavo-granja-australia-plumas-2355465/>



Imagen sin restricción extraída de:  
<https://pixabay.com/es/illustrations/wolf-aullando-noche-animales-2309829/>

En vertebrados, la reproducción es un evento que insume altos costos. De acuerdo a la especie y sexo al que pertenezcan los individuos, estos invierten gran cantidad de energía, desde la producción de gametas, la búsqueda de pareja, el cortejo, la cópula, la vigilancia de la pareja, el cuidado de los embriones, el parto, la lactancia, el cuidado de las crías ya nacidas, etc. De este modo, la evolución de señales que indiquen la pertenencia a una determinada especie, el sexo y la condición sexual de los individuos, la ubicación espacial, etc., es fundamental para la optimización de los costos invertidos (**Figura 2.1**).



**Figura 2.1:** Estrategia de incremento de la capacidad de señalización conjunta por parte de machos reproductivos, que indica a las hembras la ubicación espacial de los mismos; incremento de la capacidad de atracción por señalización conjunta de un grupo de machos; la proximidad de machos con elevada capacidad de señalización permite que otros, con escasa capacidad de atracción, también logren apareamientos (Hipótesis explicativa de la agregación de machos en leks a través de la presencia de emisores calientes o hotshots). (Imagen de Andrea R. Steinmann).

Así, en principio, es fundamental el proceso evolutivo que conduzca a la divergencia de las señales de forma tal que estas permitan el reconocimiento intraespecífico de los individuos e impidan la hibridación, o disminuyan sus probabilidades de ocurrencia (Ryan y Rand 1993; Saetre et al. 1997; De Kort y ten Cate 2001; Hóbel y Gerhardt 2003).

En su obra “The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex” (1871), Darwin presenta su teoría de selección sexual y señala la importancia de diferentes señales estímulo en numerosas especies. Por ejemplo, escribió que:

*“Las aves machos hacen la corte a las hembras bailando o ejecutando fantásticos movimientos en el suelo o por los aires. En un caso, por lo menos, despide el macho cierto olor de almizcle, que sirve, sin duda, para excitar a la hembra o atraerla, pues un observador distinguido, Ramasy, hablando del pato almizclado de Australia (biziura lobata), dice que el olor que el macho despide durante el verano es peculiar en este sexo, y persiste aún en algunos individuos todo el año; pero nunca, ni en la época de celo, se ha observado una hembra que lo tenga. En la época de sus amores es tan fuerte este olor que se siente bastante antes que se vea el animal” (Pp. 319).*

*“Ni aun de las especies de aves más belicosas puede decirse que la unión y el apareamiento dependan exclusivamente de la fuerza y valor de los machos; pues estos generalmente están muy bien ornamentados, y precisamente en la época de reproducción sus adornos suelen tomar aspectos más brillantes, los que ostentan ufanos ante las hembras. Los machos tratan asimismo de seducir y cautivar a las hembras con notas amorosas, cantos y posturas; su cortejo, en muchos casos, es cosa larga: No es pues probable que las hembras permanezcan indiferentes a las seducciones del sexo opuesto, ni que se vean invariablemente impelidas a acatar a los machos vencedores” (Pp. 324).*

*“Sobre cuál es el verdadero objeto del canto de las aves, el naturalista Montagu afirma que los machos de las aves cantoras no buscan en general a la hembra, antes al contrario, toda su tarea consiste en ponerse en un sitio muy visible y desde él soltar sus notas amorosas, conocidas de la hembra por instinto, que al oírlos acude a escoger su macho” (Pp. 325).*

*“.....hay además diversos machos de muchas especies de aves que al cortejar a las hembras practican lo que podría llamarse música instrumental. Los pavos reales y aves del paraíso hacen resonar sus alas una con otra. ....Una especie americana, el tetrao umbellus, con la cola levantada y desplegadas sus galas demuestran sus bellezas ante las hembras ocultas en los alrededores, produciendo gran estruendo con el choque de las alas sobre el dorso.....La hembra nunca emite este ruido, pero vuela rápidamente hacia el sitio en que el macho lo ejecuta” (Pp. 330).*

*“Si las aves hembras fueran incapaces de apreciar los hermosos colores, los adornos y los cantos de los machos de su especie, todo el esfuerzo y la ansiedad, exhibidos por estos últimos al mostrar sus encantos frente a ellas, se hubiera desperdiciado...”*

***Fuente de las citas: El origen del hombre y la selección en relación al sexo. Darwin C. (1871). Biblioteca E.D.A.F. Madrid, España. 1889. Traducción de Gerardo Domínguez. ISBN: 978-84-7166-265-1.***

Además, dentro de cada especie existen variaciones inter-individuales en la expresión de las señales asociadas a la reproducción, y es esta variabilidad la que permite discernir al sexo opuesto las características morfológicas, de condición social y estado de salud del emisor, al momento de elegir la pareja sexual más “adecuada”. De esta manera, al detectar estas variaciones en señales

visuales, auditivas, químicas y/o táctiles, el receptor es capaz de ajustar sus respuestas reproductivas fisiológicas y/o comportamentales de forma diferencial.

## 2.2- EVOLUCIÓN DE SEÑALES IMPLICADAS EN EL CORTEJO

En la **Figura 2.2**, se muestran los mecanismos de evolución de señales visuales y acústicas.

Los factores últimos que determinan la forma de la señal son mecanismos de selección sexual y/o selección natural, no siendo mutuamente excluyentes)



La selección sexual modela las características que adquieren las características de las señales de comunicación ya que estas están ligadas al éxito reproductivo de los portadores (tanto a través de la preferencia de las hembras por determinadas características de las señales, como por la competencia entre machos, que señalizan su calidad a través del plumaje o de los despliegues acústicos y visuales).



La selección natural modela las características que adquieren las señales de comunicación, a través de factores bióticos y abióticos actuando sobre las mismas.



La selección sexual favorece la evolución de cantos y plumajes complejos; numerosos estudios han mostrado que individuos con cantos o plumajes más elaborados tienen mayor éxito al adquirir parejas o en la competencia con individuos del mismo sexo. Sin embargo, según Darwin (1871), las especies con cantos más complejos muestran plumajes menos elaborados. Esto sería consecuencia de un proceso en el cual, para dos señales igualmente atractivas para las hembras, sería favorecida la menos costosa o la más detectable. Esta hipótesis (hipótesis de transferencia), predice una relación negativa entre la elaboración del canto y del plumaje. Una hipótesis alternativa es la hipótesis de selección por evolución del plumaje y el canto con caracteres múltiples, que sugiere que tanto el canto como el plumaje son objetos de selección sexual, incrementándose la complejidad de ambos mediante este proceso evolutivo.

**Figura 2.2:** Mecanismos de evolución de señales visuales y acústicas. *(Imagen de Andrea R. Steinmann).*

Una de las contribuciones más importantes de etólogos como Niko Tinbergen, Konrad Lorenz y Paul Leyhausen, consistió en señalar que los comportamientos que los animales utilizan en la comunicación evolucionaron a partir de otros comportamientos que originalmente no tenían una función comunicativa. Así, muchas de las señales que actualmente utilizan numerosas especies de aves en el cortejo, han evolucionado a partir de movimientos de acicalamiento, alimentación, locomoción, termorregulación, etc. En el transcurso de la evolución, muchos comportamientos que inicialmente no cumplían una

función comunicativa pasaron, a través de la selección natural, a cumplir un rol fundamental en la comunicación inter-individual.

Los primeros etólogos denominaron a este proceso ritualización. Durante dicho proceso evolutivo, ciertos movimientos se vuelven estereotipados, repetitivos y exagerados, y frecuentemente se hallan acompañados por cambios en caracteres morfológicos. Estos nuevos estados más conspicuos de un determinado carácter relacionado con la atracción de pareja sexual, hacen que la señal comportamental se vuelva más llamativa aún. Así, durante el proceso de ritualización, las señales adquieren características que conducirían a maximizar la transferencia de información entre el emisor y el receptor. Fundamentalmente, la estereotipia, reduce la variabilidad de las señales, disminuyendo de este modo la probabilidad de que el receptor pueda confundir señales con significados distintos.

Por otra parte, según Greenfield (2006), hasta mediados de la década de 1970, la mayoría del tratamiento de la comunicación animal se centró de una manera directa, casi tipológica, en la mera caracterización físico-química de las señales; su supuesta función como identificadores de especies, sexo y estado fisiológico o de desarrollo; y en cómo pudieron haberse originado a partir de señales, u otras acciones, a través de un proceso de ritualización. Incluso Wilson (1975), que en su libro sobre comportamiento social dedicó dos capítulos enteramente a la comunicación, se restringió en gran medida a estos fundamentos. Recién a fines de la década de 1970, la revolución de la ecología del comportamiento, con su énfasis en el comportamiento animal y su evolución en poblaciones naturales (Krebs y Davies 1978), cambió este enfoque de manera irreversible. Según Greenfield (2006), entre las características centrales de esta revolución estaba el reconocimiento de que la variación en el comportamiento dentro de una población no era simplemente una molestia para los investigadores, sino un aspecto de gran importancia biológica. A partir de ese momento, se pudo prestar una atención legítima a las desviaciones de la norma de los comportamientos, y se aplicó entonces un esfuerzo considerable para contabilizar y analizar dicha variación. Así, desde el modelado cuantitativo de la variedad genética de una población, hasta un enfoque adaptado de la Teoría de Juegos de

Maynard-Smith (1982) (el análisis de estrategias evolutivamente estables), ofrecieron alguna medida de solución a muchas dificultades en el área del comportamiento reproductivo.

Font y Carazo (2009), en su capítulo “La Evolución de la Comunicación Animal”, perteneciente al libro “Evolución y Adaptación: 150 años después del Origen de las Especies”, ofrecen un análisis mucho más profundo de este mecanismo aparentemente tan claro y sencillo. Expresan los autores:

*“Para la concepción etológica clásica, la coevolución entre emisores y receptores era un proceso en el que las señales eran seleccionadas por su eficacia en la transferencia de información y en el que los órganos sensoriales de los receptores eran seleccionados por su eficacia en la recepción de las señales para beneficio mutuo de emisores y receptores. En retrospectiva, parece que algunos aspectos del diseño de las señales animales deberían de haber alertado a los etólogos de que había algo fundamentalmente erróneo en esta línea de razonamiento. Si se incrementa la sensibilidad del receptor por las señales, lo lógico sería pensar que las señales disminuyesen en intensidad, no que aumentasen. Y sin embargo, muchas señales son exageradas y muy llamativas. La concepción manipulativa de la comunicación, sin embargo, sugiere que cuando la comunicación sólo aporta beneficios al emisor, tanto éste como el receptor iniciarán un proceso desenfrenado en el que conforme los receptores afinen sus poderes de adivinación, respondiendo a aspectos cada vez más sutiles del comportamiento de los emisores, éstos evolucionarán señales cada vez más persuasivas. La manipulación y la adivinación coevolucionan, y las señales que observamos son el resultado de esa coevolución. Esta visión del proceso comunicativo permite además predecir muchas de las modificaciones que tienen lugar en el proceso de ritualización. La estereotipia de muchas señales, por ejemplo, podría no ser un mecanismo para reducir la ambigüedad de las señales, sino una mera maniobra de contraespionaje*



*destinada a evitar que los receptores adivinen las verdaderas intenciones del emisor”.*

Más adelante, estos mismos autores dicen que:

*“En la comunicación animal, el engaño consiste en ocultar información o proporcionar información cuantitativa o cualitativamente falsa acerca del emisor, lo cual beneficia a éste en perjuicio del receptor. Imaginemos, por ejemplo, a una hembra que tiene que elegir entre varios posibles pretendientes. La hembra se beneficiará si elige al pretendiente de mayor calidad. Cada uno de los machos, por su parte, se beneficiará si emite una señal que indique a la hembra que él es realmente el mejor padre para sus hijos. Todos los machos, por tanto, acabarán emitiendo la misma señal, que automáticamente perderá valor como indicador fiable de la calidad individual de cada macho. En realidad, todas aquellas situaciones en las que existe un conflicto de intereses entre emisor y receptor son, en principio, terreno abonado para la evolución de señales engañosas. Por tanto, las condiciones que favorecen la aparición de señales engañosas son las mismas que favorecen la manipulación”.*

*“Las señales que transmiten información falsa o engañosa crean una presión de selección que eventualmente lleva a los receptores a ignorar señales a las que les es perjudicial responder. A medida que una señal engañosa vaya siendo más frecuente en la población, los receptores irán respondiendo cada vez menos a ella, es decir que la señal se irá ‘devaluando’ al tiempo que el beneficio que obtienen los emisores mentirosos por emitirla cada vez será menor. En último término, los receptores dejarán de responder a la señal engañosa y el sistema de comunicación se colapsará. Para que una señal persista en una población debe ser beneficiosa, en promedio, tanto para el emisor de dicha señal como para el receptor. El paradigma actual asume que el diseño de las señales es fruto, al menos en parte, de una dinámica coevolutiva entre los intereses egoístas*

*(coincidan o no) de emisores y receptores. El desafío para el estudio moderno de la comunicación consiste en intentar descifrar los mecanismos evolutivos que consiguen estabilizar dicha dinámica evolutiva, especialmente en aquellos casos en los que no coinciden los intereses de emisor y receptor”.*

### **2.2.1- Selección sexual y calidad de las señales:**

Cuando comenzó el desarrollo de la ecología del comportamiento y el análisis de estrategias evolutivamente estables (Maynard-Smith 1982), la selección sexual por elección de pareja por parte de hembras se estaba recuperando de un siglo de negligencia a partir de que fuera propuesta por Darwin en 1871. Las explicaciones principales que se ofrecían de este mecanismo de selección sexual en la década de 1970 fueron: *i)* las ventajas directas que obtenían las hembras de un determinado macho (cooperación en la construcción del lugar de puesta o nido, protección hacia la hembra y/o a sus crías, regalos nupciales y acceso a recursos); *ii)* Selección Fisheriana, en la cual los machos elegidos en base a sus características estéticas sexualmente atractivas transmitían estas características a su descendencia masculina. Esta explicación proponía que las preferencias de las hembras por dichas características se habrían originado por presión de selección para evitar apareamientos interespecíficos o por representar algún tipo de "sesgo perceptual" en un contexto no sexual.

En 1975, Amotz Zahavi agregó una explicación muy diferente para las preferencias sexuales de las hembras que se basaban únicamente en la estética del macho. A partir de numerosas observaciones de las interacciones sociales del tordalino arábigo (*Turdoides squamiceps*), Zahavi propuso que, en realidad, las características estéticas atrayentes de los machos constituían "desventajas" que reducían la probabilidad de supervivencia de los machos que las presentaban, y que, por lo tanto, ofrecían a las hembras un medio para evaluar la "calidad" de un pretendiente: solo los machos de "constitución" superior son capaces de sobrevivir

manteniendo tales características. Al conocerse esta propuesta, denominada “Principio de la desventaja”, numerosos biólogos contemporáneos de Zahavi, tales como Dawkins (1976), Maynard-Smith (1976), Dawkins y Krebs (1978) y Kirkpatrick (1986), la desestimaron aduciendo que, las hijas de un padre “elegido” pueden heredar la “desventaja” tanto como sus hijos, pero sin obtener ninguna ventaja al momento de su apareamiento. Zahavi (1977a, 1977b) respondió reenfocando su teoría sobre la honestidad de las señales conspicuas atractivas, destacando cómo los costos asociados a la exhibición de “desventajas” protegían a toda la comunicación sexual del engaño. No obstante, el escepticismo de sus colegas se mantuvo hasta fines de la década de 1980, cuando Pomiankowski (1987a, 1987b, 1988) y Grafen (1990a, 1990b) reivindicaron la propuesta de Zahavi al demostrar que las desventajas serían seleccionadas, siempre y cuando el costo impuesto al macho señalizador (medido en la reducción de su éxito reproductivo), fuera mayor para los machos de menor calidad. Este costo diferencial fue lo que faltaba en el análisis inicial de Maynard-Smith (1976). Finalmente, Maynard-Smith (1991a) y Maynard-Smith y Harper (2003), coincidieron en que una hembra receptora podría evaluar de manera confiable la calidad del macho, ya que aquellos de baja calidad simplemente serían incapaces de exhibir las señales asociadas; y así, que las señales sexuales conspicuas de los machos se verían favorecidas al ser son indicadores honestos de su calidad. Greenfield (2006) señala que, a partir de entonces y debido a que estas características indicadoras no pueden ser falsificadas por individuos de baja calidad, y que las hembras generalmente no se aparean con machos que no las exhiben, se comenzó a considerar en los estudios de comunicación animal las implicancias generales de que estas señales fueran realmente indicadores confiables.

Si bien inicialmente el principio de la desventaja se había propuesto para explicar una estrategia de elección de pareja reproductiva por parte de la hembra, se reconoció que también podría esperarse confiabilidad de toda la señalización animal (Greenfield 2006). Por ejemplo, las características de las señales de mendacidad dadas en la interacción padres-hijos y otras interacciones de solicitud

deberían indicar la necesidad real de asistencia del solicitante (Maynard-Smith 1991b; Zahavi 1977a,b). Esta extensión de la expectativa de confiabilidad a diversas señales y contextos condujo al desarrollo de una teoría más general con varias reglas principales. En primer lugar, las comunicaciones en las que el señalizador y el receptor tienen intereses similares se distinguieron de aquellas en las que diferían; siempre se espera que las señales sean indicadores honestos (confiables) de la calidad o el estado del señalizador, pero cuando el señalizador y el receptor tienen intereses divergentes, se requiere algún costo de producción para garantizar la honestidad; la mayoría de las señales de apareamiento y de solicitud de alimentos por parte de la descendencia caerían en la última categoría, ya que los machos y las hembras, y los padres y la descendencia, rara vez tienen objetivos idénticos (Greenfield 2006). Por otra parte, cuando el señalizador y el receptor son genéticamente idénticos (como en varias especies de invertebrados coloniales), o son miembros de una agrupación social en la que todos los miembros clasifican/califican los resultados de manera similar (como en las respuestas a las llamadas de alarma que indican la presencia de depredadores), es innecesario un costo especial para garantizar la honestidad de la señal exhibida (Greenfield 2006).

Finalmente, Greenfield (2006) resume las expectativas fundamentales de la honestidad de las señales en la comunicación animal al considerar las presiones de selección que actúan sobre los receptores y los señalizadores; así, no es esperable que los receptores atiendan señales que no indican de manera confiable información crítica tal como: la identidad de la especie, el sexo, el estado de desarrollo o fisiológico, la categoría social, la información adquirida por parte del comunicador. Esto debido a que la atención y respuesta a dichas señales no mejorarían la aptitud del receptor y, por lo tanto, no deberían verse favorecidas por la selección. Como consecuencia, a través de las generaciones la falta de atención por parte de los receptores a señales que no indican de manera confiable información crítica, se volvería una característica cada vez menos representada en la población. Por el otro lado, y debido a que la producción y exhibición de señales requiere de energía y tiempo, y puede además presentar costos adicionales en la

exposición a enemigos naturales, no es esperable que se continuasen produciendo en ausencia de respuestas del receptor.

Sin embargo, Greenfield (2006) aclara que las expectativas formuladas anteriormente no implican que todas las transmisiones en la comunicación animal (señales), sean completamente honestas (es decir, que estén completamente desprovistas de exageración o engaño); de esta manera, las expectativas serían que, en promedio, la señalización es confiable y las respuestas del receptor mejoran la aptitud de ambas partes. Además, tampoco se espera que los receptores evalúen con precisión las diferentes magnitudes de señales en todo su rango de intensidad de transmisión; el "ruido ambiental" y las restricciones fisiológicas en la percepción a menudo pueden hacer que la precisión del receptor sea imposible, en cuyo caso los señalizadores de alta calidad simplemente se seleccionarían en base a su capacidad de transmitir una señal de intensidad estándar, de nivel discreto, que los receptores reconozcan al exceder un umbral, a pesar de sus propios impedimentos en la percepción (Johnstone y Grafen 1992; Grafen y Johnstone 1993; Johnstone 1994).

Para conocer sobre la variación en el desarrollo de una señal de apareamiento en relación a la interacción genotipo-ambiente (plasticidad fenotípica del carácter), en el contexto de las estrategias reproductivas alternativas, se puede consultar a: Jia y Greenfield (1997); Qvarnström (1999; 2001); Kawecki (2000); Qvarnström et al. (2000); Rodriguez y Greenfield (2003); Greenfield y Rodriguez (2004); Hunt et al. (2004); Greenfield (2006).

## **2.3- SEÑALES, CORTEJO Y OBTENCIÓN DE PAREJA**

En las especies donde las hembras son el sexo que elige a su pareja reproductiva, los machos compiten entre sí exhibiendo características exomorfológicas llamativas y/o llevando a cabo elaborados comportamientos de cortejo. La exhibición de atributos físicos conspicuos, de estructuras complejas y vistosas, y/o de comportamientos especialmente llamativos, son estrategias muy

comunes para la obtención de pareja en especies de vertebrados (otras estrategias consisten en peleas directas entre machos, adquisición y mantenimiento de jerarquía de dominancia, hostigamiento sexual, entre otras).

El cortejo sexual, al aumentar la motivación sexual de los individuos implicados, aumenta la disponibilidad al apareamiento y disminuye la agresividad intraespecífica entre los miembros de la potencial pareja. Por otra parte, los diferentes rituales de cortejo constituyen una poderosa barrera al flujo génico manteniendo el aislamiento reproductivo entre especies. En aquellas especies en las cuales el cortejo es llevado a cabo por machos (la gran mayoría), los componentes del cortejo inducen la activación de las gónadas de las hembras; esto, a través de la acción de estímulos visuales, acústicos, táctiles, etc. sobre el sistema nervioso-endocrino de las hembras. A su vez, la respuesta de la hembra frente al cortejo induciría el incremento de la activación de procesos fisiológicos del macho asociados a la fecundación. Así, el cortejo es considerado como un proceso comunicativo durante el cual cada uno de los sexos puede evaluar las características del otro individuo y con base a ellas “decidir” si lo acepta o no como pareja para el apareamiento.

Además, el cortejo permite:

- ✓la sincronización de las actividades reproductivas (fundamental en aquellas especies en las cuales el período reproductivo es de muy corta duración).
- ✓la orientación (imprescindible en aquellas especies en las cuales sus individuos no presenten una distribución espacial agrupada o habitan en áreas cuyas características impiden o dificultan la visión directa entre coespecíficos; las señales acústicas, odoríficas y visuales permiten la ubicación y el encuentro entre individuos reproductivos de sexos opuestos).
- ✓la persuasión (conduce a la evitación de respuestas no asociadas a la reproducción por parte de la hembra; afecta el comportamiento

de la hembra, a corto o mediano plazo, de modo tal de tornarla sexualmente receptiva.

Las señales asociadas a la reproducción son esenciales a la hora de evaluar y elegir el mejor momento y/o lugar de apareamiento y características de la pareja reproductiva. La evolución de este tipo de señales está mediada principalmente por la selección sexual (Andersson 1994; Andersson y Simmons 2006). Estos autores han demostrado que aquellos individuos con cantos más complejos o con plumajes o pelajes más coloridos, elaborados o intensos, tienen mayor éxito al adquirir parejas reproductivas o en la competencia con individuos del mismo sexo. No obstante, Darwin (1871) observó en especies de aves, que los machos con cantos más complejos mostraban plumajes menos elaborados o coloridos. Esto sería una consecuencia de un proceso en el cual, para dos señales igualmente atractivas para las hembras, sería favorecida la menos costosa o la más detectable (Gilliard 1956 1969; Zahavi 1977a, b; Kusmierski et al. 1993; Schluter y Price 1993).

Los costos asociados a la producción de señales de comunicación sexual sugieren que las mismas están ligadas al éxito reproductivo de los portadores, y varios autores sugieren que los modelos de “buenos genes” o “handicap”, estarían fuertemente involucrados en su evolución (Searcy y Yasukawa 1996; Zahavi y Zahavi 1997; Moller y Alatalo 1999). Esto se da tanto por la preferencia de las hembras por determinadas características de las señales, como por la competencia entre machos, que señalizan su calidad a través de diversas señales específicas.

Si bien hasta ahora se ha hecho referencia especialmente a señales de reconocimiento intersexual, hay especies que aumentan su éxito reproductivo a partir de la utilización de señales emitidas por otros individuos de su mismo sexo y especie. Por ejemplo, los machos del cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*), eligen el sitio de reproducción según el éxito que hayan tenido otros machos de su especie en ese lugar; a la hora de elegir el lugar en el que reproducirse los machos seleccionan aquellos sitios con gran proporción de machos residentes con

plumaje brillante, señal sexual que señala la calidad del reproductor y el más elegido por las hembras (Avilés et al. 2000, 2001). O sea, los mejores lugares para reproducirse serán aquellos donde residen los mejores reproductores. Sin embargo, según Parejo y Silva (2009), este hecho tendría implicaciones ecológicas importantes debido a que la influencia de las señales sexuales para la elección de hábitat de reproducción podría afectar la estructura y distribución de las poblaciones. Según estas autoras, que los individuos de mejor calidad ocupen los mejores territorios y a la vez atraigan a más individuos, puede afectar directamente a la densidad de individuos del lugar y como consecuencia producir un aumento de la competencia local por los recursos, puesto que no todos los individuos seleccionando un sitio de reproducción tendrían la misma eficacia competitiva.

### 2.3.1- Señales visuales:

#### Señales visuales en el cortejo

	<p>Macho y hembra de la libélula (<i>Calopteryx haemorrhoidalis</i>), cuyos machos realizan una exhibición de fortaleza en el cortejo, dejando un par de alas inmóviles durante el vuelo.</p>	
	<p>Macho y hembra del pájaro jardinero australiano (<i>Ptilonorhynchus violaceus</i>), los machos construyen una choza muy elaborada sobre el suelo, rodeada por un sendero de elementos coloridos.</p>	



La mayoría de los seres vivos hacen uso de la reflexión de la luz solar para producir señales visuales. Algunas pocas especies producen su propia luz. A diferencia de las señales acústicas, el emisor de una señal visual no puede “controlar” completamente las características de la señal, ya que, esta depende de la irradiancia (magnitud representada por el cociente entre la potencia, o la energía por unidad de tiempo, y el área que recibe la radiación. Las señales visuales pueden ser descritas en base a cuatro características: 1. Brillo; 2. Forma espectral (color); 3. Estructura espacial (patrones); 4. Variabilidad temporal de las anteriores.

A diferencia de las señales auditivas, las señales visuales son más ventajosas en contextos de comunicación a corta distancia, ya que cuentan con la atención del receptor y son menos costosas de emitir, al no tener que ser producidas repetidamente (Catchpole y McGregor 1985; Catchpole y Slater 1995). En la Figura 2.3, se muestran las ventajas y desventajas de las señales acústicas y visuales relacionadas a la obtención de pareja sexual.

Señales emitidas por los machos	Ventajas	Desventajas
<p data-bbox="331 344 574 373">Señales acústicas</p> 	<p data-bbox="704 344 1024 638">Mayor rango de alcance, pueden atravesar o esquivar objetos y dependen menos fuertemente del estado de atención del receptor</p>	<p data-bbox="1062 344 1382 478">Tienen un mayor costo y es más difícil localizar al emisor</p>
 <p data-bbox="282 915 623 945">Señales visuales pasivas</p> <p data-bbox="237 966 667 1155"><i>(dependen solamente del color del plumaje; no incluyen la exhibición de algún comportamiento).</i></p>	<p data-bbox="704 705 1024 999">Son más ventajosas en contextos de comunicación a corta distancia, ya que cuentan con la atención del receptor.</p>	<p data-bbox="1062 705 1382 999">Si bien tienen en general un alto costo inicial, luego son menos costosas de emitir, al no tener que ser “producidas” cada vez.</p>

**Figura 2.3:** Ventajas y desventajas de las señales acústicas y visuales relacionadas a la obtención de pareja sexual. *(Imagen de Andrea R. Steinmann).*

Las señales visuales pueden dividirse en dos tipos generales: las señales pasivas que dependen de una determinada coloración (intensidad, distribución, etc.), y las activas, que se expresan a través de un determinado comportamiento. Estas incluyen una amplia variedad de coloraciones, movimientos, exhibiciones posturales, o despliegues de ciertas partes corporales. La comunicación visual es fácil de producir, es instantánea y puede ser modificada para proporcionar varios tipos de información.

Las señales visuales pueden ser:

Permanentes:

- I.** Como en los machos de gorila de montaña (*Gorilla beringei beringei*) que presentan el lomo negro mientras son sexualmente inmaduros, hasta que a los ochos años aproximadamente, al alcanzar la madurez sexual, comienzan a cambiar el color original del pelaje del lomo hasta tornarse de color gris plateado.
- II.** Como las franjas de color púrpura, azulada y/o rojiza del rostro, que se extienden desde la zona situada bajo los ojos hasta las fosas nasales, y la coloración rojiza de la boca de los machos de mandril (*Mandrillus sphinx*) que se ponen de manifiesto con la madurez sexual.
- III.** Como la coloración azul intensa de las extremidades inferiores del macho del piquero o alcatraz patiazul (*Sula nebouxi*), que habita las costas entre Perú y el golfo de California y de las islas Galápagos, que cumple un rol muy importante en el apareamiento ya que los machos exhiben sus extremidades inferiores a las hembras en el baile de cortejo.
- IV.** Como las hembras del cernícalo vulgar (*Falco tinnunculus*), que seleccionan machos más ornamentados o de plumaje más brilloso (Palokangas et al. 1994).

Cíclicas:

- I.** Como las hembras de iguanas del género *Ctenophorus* que presentan una coloración sexo-específica exhibida exclusivamente durante períodos reducidos del ciclo reproductivo (brillantez, tamaño de manchas, etc.), y que informan a los machos coespecíficos sobre su madurez reproductiva y receptividad fisiológica. En esta especie, en la cual la selección sexual intrasexual es mucha más intensa en hembras y los machos son los que seleccionan parejas reproductivas, la ornamentación en hembras que señale su calidad reproductiva, es utilizada por los machos para tomar decisiones sobre su inversión de cortejo. Esto, debido a que, cuando el cortejo es costoso (cortejo

complejo y prolongado, cópula prolongada, riesgo de depredación, etc.), los machos deben tomar decisiones estratégicas respecto a la hembra en quién invertir.

- II.** Como las hembras de mandril (*Mandrillus sphinx*), que al tornarse receptivas sexualmente intensifican la coloración de sus callosidades traseras, las cuales además se vuelven más voluminosa.
- III.** Como las hembras del capuchino marrón (*Cebus apella*) y de capuchino de frente blanca (*Cebus albifrons*), que durante la estación de sequía prefieren aparearse de manera exclusiva con el macho dominante del grupo, quien exhibe su jerarquía de dominancia a través de exhibiciones comportamentales, beneficiándose a través del acceso al recurso alimentario.
- IV.** Como las hembras del cercopiteco verde (*Chlorocebus pygerythrus*) que prefieren aparearse con machos que exhiben comportamientos tolerantes hacia ellas y sus crías, presentando menos riesgos de infanticidio por parte del macho y una cierta protección hacia sus crías.

Momentáneas o temporales:

- i.** Como el pelo del lomo de los machos de mandril (*Mandrillus sphinx*) cuando se excitan sexualmente.
- ii.** Los gestos y la postura son señales visuales que se usan ampliamente en numerosas especies animales. Por ejemplo, los machos de chimpancés y gorilas comunican una amenaza cuando levantan sus brazos, golpean el suelo o miran directa y fijamente a otro coespecífico (generalmente del mismo sexo). Los gestos y las posturas también se usan mucho en rituales de apareamiento.



Imágenes sin restricción extraídas de: <https://pixabay.com/es/photos/chimpancé-zoo-mono-ojos-mamiferos-4010327/> y de <https://pixabay.com/es/photos/chimpancé-mono-mundo-animal-3854044/>

*iii.* En *Akodon azarae* (Cricetidae: Sigmodontinae), también conocido como “ratón del pastizal pampeano”, Bonatto (2013) describió para esta especie la “postura agresiva” como: individuo parado sobre sus cuatro patas, con el cuerpo tensionado hacia el oponente, apoyando su hocico sobre este; también describió el comportamiento “alerta” como: el individuo permanece tranquilo en actitud de alerta, con las orejas hacia abajo, manteniendo contacto visual permanente con su oponente. Este comportamiento, por lo general, se ve acompañado de temblores corporales y olfateo.



Pautas comportamentales observadas en un enfrentamiento intrasexual entre un macho residente y un macho intruso de *Akodon azarae*: oponente 1 = Alerta; oponente 2 = Postura agresiva. Imagen extraída de Bonatto (2013).

***Señales visuales en las palomas (Extraído y modificado de Mahler B. 2003):***

Las palomas, al igual que el resto de las aves, poseen principalmente dos canales de comunicación, el visual y el auditivo (Catchpole y Slater 1995). De esta forma, las palomas utilizan señales visuales como así también señales acústicas para la comunicación intraespecífica. Las señales visuales se pueden dividir en dos tipos: las pasivas, que dependen meramente del color del plumaje, y las activas, que están ligadas a algún comportamiento. Cuando las interacciones entre individuos, ya sean intra- o intersexuales, se realizan a corta distancia, los comportamientos por lo general implican la exhibición del plumaje de determinadas regiones. Durante el cortejo, el macho realiza despliegues que pueden ser realizados en vuelo o a corta distancia de las hembras; posados, los machos se ubican frente a las hembras, agachando la cabeza e inflando el cuello, y emitiendo al mismo tiempo un sonido característico. En algunas especies este comportamiento se acompaña abriendo la cola, inflando el pecho o extendiendo las alas. Por otro lado, durante una respuesta defensiva, los individuos levantan las plumas de todo el cuerpo, abren la cola y elevan una o las dos alas, mostrando el dorso de las mismas al objeto o individuo amenazador. En la mayoría de las especies las regiones exhibidas presentan algún tipo de ornamentación o coloración particular, indicando la importancia del plumaje como señal de comunicación (Gifford 1941; Goodwin 1966, 1983).



Imágenes sin restricción extraídas de:  
<https://pixabay.com/es/photos/paloma-ave-alas-mosca-libertad-747462/>, <https://pixabay.com/es/photos/paloma-animal-pájaro-pávagalamb-974972/>,  
<https://pixabay.com/es/photos/palomas-cielo-sombrío-moscú-2352080/> y <https://pixabay.com/es/photos/aguas-mar-la-naturaleza-palomas-3167278/>.

### 2.3.2- Señales olfativas:

Darwin (1871) proporcionó evidencia sobre el importante rol que los olores cumplen en la selección sexual:

*“Durante la época reproductora las glándulas odoríferas de serpientes y lagartos están en función activa. Como los machos de la mayor parte de los animales buscan a las hembras, estas glándulas odoríferas sirven probablemente para excitar o seducir a éstas, antes que para atraerlas hacia los machos.”*

*“En muchas especies de mamíferos, el desarrollo de estos órganos (que producen olores) puede explicarse por la selección sexual si se admite que los machos más odoríferos son los que obtienen mejor éxito entre las hembras, y por tanto, los que alcanzan más descendientes que heredan sus olores.”*

*“Además del olor general que en la época de celo se extiende por todo el cuerpo de los rumiantes (por ejemplo, el *bos moschatus* <sup>1</sup>), muchos ciervos, antílopes, carneros y cabritos poseen glándulas odoríferas en diversas partes, y más especialmente en la cara. Las llamadas lagrimales o de los agujeros suborbitarios entran en esta categoría. Estas glándulas segregan una materia fétida semifluida, a veces tan abundante, que le corre por toda la cara al animal, como lo he observado en el antílope. Por lo común son mayores en los machos que en hembras, y la castración detiene su desarrollo. Según Desmarest <sup>2</sup>, faltan por completo en la hembra del antílope subgutturosa. Por lo tanto, no es posible dudar de que tengan muy estrecha relación con las funciones reproductoras. .... En el ciervo almizclado (*moschus moschiferus* <sup>3</sup>) macho adulto, cierto espacio desnudo en torno de la cola está empapado de un líquido odorífero, mientras que, en la hembra y en el macho menor de dos años ese mismo espacio está cubierto de pelo y*

no despiden ningún olor. El saco de almizcle de este ciervo, solo se halla presente en el macho y forma un órgano secretorio adicional.....En la mayoría de los casos, en que solo el macho despiden fuertes emanaciones en el período de la reproducción, es muy probable que este olor sirva para excitar a la hembra”.

**1** - Buey almizclero (*Ovibos moschatus*);

especie de mamífero artiodáctilo de la Familia Bovidae. A pesar de su fuerte parecido externo con los bovinos, los bueyes almizcleros pertenecen a la Subfamilia Caprinae, la misma en la que se incluyen las cabras y ovejas.



Buey almizclero (*Ovibos moschatus*). Imagen sin restricción extraída de:  
<https://pixabay.com/es/photos/el-toro-almizclado-2563172/>

**2** - Anselme Gaëtan Desmarest (1784 - 1838), zoólogo francés, discípulo de Cuvier y Brongniart y a partir de 1815 estuvo a cargo de la cátedra de zoología de la Escuela Nacional de Veterinaria de Alfort (Francia). Fue miembro de la Academia Nacional de Medicina y describió seis especies de mamíferos: canguro gris occidental (*Macropus fuliginosus*), canguro rojo australiano (*Macropus rufus*), ratón espinoso egipcio (*Acomys cahirinus*), tapir malayo (*Tapirus indicus*), canguro o ualabi de Bennett (*Macropus rufogriseus*) y el zorro orejudo (*Otocyon megalotis*).

**3** - Ciervo almizclero siberiano (*Moschus moschiferus*), habita los bosques de montaña del noreste de Asia. A pesar de su nombre vulgar, si bien está emparentado con los cérvidos, no pertenece a esa Familia (Cervidae), sino a la de los mosquidos (Moschidae). Los machos no presentan astas, sino dos caninos superiores muy desarrollados que se extienden por debajo de la línea inferior de la mandíbula. Esta especie se encuentra en la lista roja como vulnerable de la UICN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) debido a que es muy cazado por el almizcle que producen con sus glándulas, muy usado para la producción de perfumes.



Los siguientes ejemplos de señales de olor evolucionadas por selección sexual, han sido extraídos de:

THE DESCENT OF MAN, AND SELECTION EST RELATION TO SEX. BY CHARLES DARWIN, NEW EDITION, REVISED AND AUGMENTED. COMPLETE IN ONE VOLUME. NEW YORK: D. APPLETON AND COMPANY. APPLETON & CO., Publishers. 1889.

"There are many other **structures and instincts which must have been developed through sexual selection** — such as the weapons of offence and the means of defence of the males for fighting with and driving away their rivals— their courage and pugnacity — their various ornaments— their contrivances for producing vocal or instrumental music — and their **glands for emitting odours**, most of these latter structures serving only to allure or excite the female. It is clear that these characters are the result of sexual and not of ordinary selection, since unarmed, unornamented, or unattractive males would succeed equally well in the battle for life and in leaving a numerous progeny, but for the presence of better endowed males. We may infer that this would be the case, because the females, which are unarmed and unornamented, are able to survive and procreate their kind" (pp. 210-211).

"Girard has always observed that the musky odour, which is emitted by two species of **Sphinx moths**, is peculiar to the males; and in the higher classes we shall meet with many instances of the males alone being odoriferous" (pp. 308).

"In **crocodilia**, the sexes apparently do not differ in colour; nor do I know that the males fight together, though this is probable, for some kinds make a prodigious display before the females. Bartram describes the male alligator as striving to win the female by splashing and roaring in the midst of a lagoon, "swollen to an extent ready to burst, with its head and tail lifted up, he spins or twirls round on the surface of the water, like an Indian chief rehearsing his feats of war." During the season of love, a musky odour is emitted by the submaxillary glands of the crocodile, and pervades their haunts" (pp. 351).

"Secondary sexual characters are more diversified and conspicuous in **birds**, though not perhaps entailing more important changes of structure, than in any other class of animals. I shall, therefore, treat the subject at considerable length. Male birds sometimes, though rarely, possess special weapons for fighting with each other. They charm the female by vocal or instrumental music of the most varied kinds. They are ornamented by all sorts of combs, wattles, protuberances, horns, air-distended sacks, top-knots, naked shafts, plumes and lengthened feathers gracefully springing from all parts of the body. The beak and naked skin about the head, and the feathers are often gorgeously coloured. The males sometimes pay their court by dancing, or by fantastic antics performed either on the ground or in the air. In one instance, at least, the male emits a musky odour, which we may suppose serves to charm or excite the female; for that

excellent observer, Mr. Kamsay,<sup>1</sup> says of the **Australian musk duck** (*Biziura lobuda*) that the smell which the male emits during the summer months is confined to that sex, and in some individuals is retained throughout the year; I have never, even in the breeding-season, shot a female which had any smell of musk. So powerful is this odour during the pairing-season, that it can be detected long before the bird can be seen" (pp. 358-359).

Sin embargo, según Martín y López (2009), la función de los olores fue un poco olvidada en la inmensa mayoría de los estudios de selección sexual posteriores. Esto, según estos autores, debido probablemente, al sesgo sensorial de los investigadores humanos, los cuales, aparentemente, parece que usarían más los estímulos visuales que los olorosos.

En su destacado capítulo "Evolución de Señales Químicas en los Procesos de Selección Sexual en Reptiles", del libro "Evolución y Adaptación. 150 años después del Origen de las Especies", publicado en homenaje a Charles Darwin al cumplirse 200 años de su nacimiento y 150 años de la publicación del "El origen de las especies...", Martín y López (2009), y citando también a Mason (1992), escriben:

*"... en los años 70, numerosos estudios resaltaban cada vez más la "asombrosa" capacidad de la mayoría de los reptiles para detectar y discriminar toda una variedad de olores de presas, depredadores y coespecíficos. Estaba claro que los reptiles debían de producir algo similar a las feromonas de los insectos, pero su papel en selección sexual era poco menos que menospreciado. Por el contrario, los colores llamativos de muchos reptiles parecía que podrían explicar por sí solos, como en las aves, muchos procesos de selección sexual. Pero, estudiando estas señales visuales se llegaba en muchos casos a decepcionantes conclusiones como que "la elección de pareja no existe o es rara en lagartos". Así que parecía*

*que sería mejor trabajar con otros grupos para entender la selección sexual. Tímidamente, en los años 90, algunos trabajos empezaron a hablar de feromonas en reptiles y a intentar relacionar la capacidad quimiorreceptora de estos animales con sus comportamientos reproductivos. Pero no es hasta hace poco cuando el papel de las feromonas se está revelando como más importante de lo que parecía, y no sólo como una curiosidad de unos pocos animales, sino quizás como la base que puede explicar el uso de otros sistemas sensoriales (visuales) en selección sexual”.*

Más adelante en el capítulo, y ahondando en el papel de las feromonas en los procesos de selección sexual en reptiles, Martín y López (2009), y citando además a Martín y López (2007) y a Martin et al. (2007), expresan:

*“.....ciertos compuestos químicos en las secreciones de los machos no sólo señalan el sexo, sino también caracteres como la edad y el tamaño, o el estatus de dominancia. Las señales parecen honestas, de modo que otros machos competidores pueden usar esta información en las marcas químicas para decidir sus “comportamientos agresivos” antes de encontrarse con el macho que ha dejado su señal. De este modo los machos pueden evitar los costes excesivos de los enfrentamientos agonísticos (por ejemplo, evitando las peleas innecesarias con machos dominantes con los que las probabilidades de ganar son nulas) y las jerarquías de dominancia pueden ser estables. Pero la dominancia de los machos no siempre es atractiva para las hembras. Así, que, en muchos casos, los machos de lagartijas han tenido que desarrollar otras feromonas que señalen las características de los machos que interesan a las hembras. Como las lagartijas no realizan cuidados parentales, los machos casi sólo pueden aportar a las hembras buenos genes que transmitir a sus hijos. Así, que las feromonas deberían señalar la condición y el estado de salud, y/o la calidad o compatibilidad genética de un macho”.*



Imagen sin restricción extraída de:  
<https://pixabay.com/es/photos/jirafa-tanzania-safari-áfrica-1424819/>

Los **semioquímicos** son sustancias químicas naturales utilizadas en la comunicación entre individuos. Semioquímico es un término utilizado para definir una sustancia química o un conjunto de sustancias químicas que proporcionan un mensaje determinado, ya que, tienen un modo de acción específico. Los semioquímicos pueden enviar mensajes entre distintas especies animales o entre individuos de la misma especie. Los semioquímicos más frecuentes que intervienen en la comunicación animal entre individuos de una misma especie son las feromonas.

En mamíferos, un ejemplo de utilización de una señal olfativa en la reproducción son los machos reproductivamente activos de la jirafa; para identificar el mejor momento para aparearse el macho empuja a la hembra hasta que ésta orina, y así, a través del olor de la misma comprueba, o no, si la hembra está sexualmente receptiva.

Por otra parte, Vitus Bernward Dröscher (1925-2010), zoólogo y etólogo alemán que escribió más de 30 libros sobre la biología del comportamiento, en su

obra sobre la fisiología sensorial en la comunicación animal “La magia de los sentidos en el reino animal”, expresa:

*“Imaginemos, por un instante, que somos la hembra de una mariposa y que nos encontramos completamente solos en plena campiña. El macho más próximo,....., se encuentra a una distancia de unos once kilómetros y espera nuestro aviso, nuestra señal. ¿Cómo podemos darnos a conocer en situación tan desesperada? ¿Gritando? Imposible..... ¿Mediante señales ópticas? Imposible. El ojo compuesto solo percibe imágenes a una distancia cortísima.....; así es como pensará una persona una y otra vez, siempre que juzguemos a las demás especies por lo que nos sucede a nosotros; y, sin embargo, es posible, porque el macho de una mariposa de seda encontrará siempre a su hembra, por muchos kilómetros que los separen, y la encontrará volando directamente hacia ella. La hembra de la mariposa posee una diezmilésima de gramo de un perfume especial y de esta cantidad sublima cada vez una ínfima parte en el aire, donde se volatiliza muchísimo más: Y este indicio, increíblemente minúsculo, desencadena en el macho una reacción inmediata de búsqueda que lo llevará al encuentro de su pareja reproductiva” (Cuadro 2.1). “Si el macho volase a “ciegas” para buscar a una hembra, lo que haría sería derrochar irresponsablemente sus fuerzas” (Pp. 108-109).*

Si tenemos en cuenta que al eclosionar de la crisálida, la mariposa o gusano de seda (*Bombyx mori*) solo vive de tres a quince días sin alimentarse, y durante los cuales solo buscará pareja para poder efectuar una puesta, un mecanismo eficaz que lo conduzca a su objetivo es fundamental.

**Fuente de las citas: La magia de los sentidos en el reino animal. Dröscher VB. (1966). Editorial Planeta S.A. Barcelona, España. 1987. Traducción de Guillermo Raebel Gumá. ISBN: 950-37-0289.5.**

**Cuadro 2.1:** En muchas especies de mariposas la orientación olfativa a través de las antenas permite la localización de pareja reproductiva a través de feromonas sexuales (Karlson y Lüscher 1959; Engen, 1986; Serby y Chobor,1992). La mariposa de la morera (*Bombyx mori*) (mariposa del gusano de la seda) posee antenas largas y plumosas con un gran número de sensilias tricoideas altamente sensibles a las moléculas de olor de los componentes feromonales (Steinbrecht y Gnatzy 1984; Keil y Steinbrecht, 1987; Steinbrecht et al. 1995). La hembra de esta especie está provista de una glándula que secreta feromonas constituida por bombicol y y bombical, cuyo olor específico atrae a los machos, aun cuando se encuentren a varios kilómetros de distancia; con una diezmilésima de gramo de olor la hembra desencadena en los machos, cuyas antenas actúan como sensores de estas moléculas de feromona específicas, una reacción de búsqueda intensa y localización de la fuente odorífica.



Imagen sin restricción registrada según  
Licencias de: Imágenes registradas en el dominio público según  
Licencias de: Creative Commons/Creative Commons  
CC0.Wikipedia; Extraídas de:  
<https://pixabay.com/es/photos/seda-mariposas-naturaleza-insectos-810687/>

**Los peces poseen** receptores olfativos capaces de detectar moléculas en concentraciones muy bajas, ubicados a ambos lados de la cabeza. En diferentes especies de peces el olfato les permite reconocer con certeza a los individuos de su propia especie, localizar pareja sexual, identificar y acceder al lugar de nacimiento para desovar, encontrar alimento, y la evolución de estrategias que minimicen la depredación de individuos de la población. De esta manera, las feromonas también actúan como señales de alarma, informando a los individuos coespecíficos de la necesidad de pronta huida. En peces del Suborden de los Ciprínidos, cuando algún individuo de la especie *Pimephales promelas* encuentra asustado o herido, libera por la piel una sustancia química que produce la exhibición de comportamientos de huida y de alerta en el resto de los individuos del grupo; de esta manera el potencial depredador solo puede consumir un ejemplar por cada ataque que realice sobre la totalidad del grupo.

Esto también ocurre en la especie ***Cichlasoma nigrofasciatum*** (Familia Cichlidae, Orden Perciformes), la cual se caracteriza por presentar un alto grado de agresividad y territorialidad intraespecífica; al detectar la señal olfativa de alarma emitida por un coespecífico, los individuos de esta especie nadan rápidamente en busca de refugio, llegando incluso a compartir el mismo espacio por un tiempo prolongado sin confrontarse entre ellos.



Imagen sin restricción registrada según Licencias de: Imágenes registradas en el dominio público según Licencias de: Creative Commons/Creative Commons CC0.Wikipedia; Extraídas de: <https://pixabay.com/es/photos/metriaclima-cebra-bass-malawi-2735131/>



### 2.3.3- Señales auditivas o acústicas:

La comunicación auditiva, o comunicación basada en sonidos, es ampliamente utilizada en numerosas especies animales. Las señales acústicas incluyen vibraciones que pueden ser, de acuerdo a su rango de frecuencia, categorizadas como sonido audible, ultrasonido e infrasonido. El sonido puede definirse de manera amplia como la transmisión de una vibración o un cambio de presión en un medio, con una frecuencia y amplitud determinada (ver **Cuadro 3.1**).

En líneas generales, las señales acústicas tienen un mayor rango de alcance, pueden atravesar o esquivar objetos y dependen menos fuertemente del estado de atención del receptor, pero tienen un mayor costo y es más difícil localizar al emisor (Catchpole y Slater 1995).

Si bien las señales acústicas son utilizadas en otros grupos animales tales como insectos, mamíferos y peces, la comunicación auditiva es particularmente importante en anfibios anuros y aves, que utilizan sonidos para transmitir advertencias, atraer parejas, defender territorios y coordinar comportamientos grupales. Los individuos de numerosas especies de estos grupos producen vocalizaciones particulares que permiten establecer su pertenencia a una determinada especie.

Como todos los tipos diferentes de señales, las señales auditivas presentan tanto ventajas como desventajas. Entre de las ventajas se puede mencionar que: *i)* no requieren de la presencia de luz, *ii)* pueden atravesar ciertos obstáculos y, *iii)* si bien su velocidad y distancia de alcance depende del medio ambiente, pueden ser transmitidas de manera rápida en diferentes medios. Sus desventajas consisten en que: *i)* a diferencia de las señales químicas u odoríficas que persisten en el ambiente incluso cuando el animal que la produjo ya no esté presente, estas se disipan rápidamente, *ii)* pueden verse afectadas por la interferencia de otras señales acústicas, y *iii)* en general poseen un alto costo energético.

Para un mayor desarrollo de señales acústicas ver el **capítulo 3**.

***El canto en las palomas (Extraído y modificado de Mahler B. 2003):*** Los cantos de las palomas son innatos, es decir que se desarrollan sin pasar por una etapa de aprendizaje vocal (proceso que consiste en la modificación de la producción vocal como consecuencia de la experiencia auditiva que el ave obtiene de los sonidos del ambiente o de los que ella misma es capaz de producir). A través de experimentos de hibridación, ensordecimiento, aislamiento acústico y selección artificial, se pudo demostrar que el desarrollo vocal de las palomas está rígidamente programado y que no requiere de retroalimentación auditiva para su desarrollo normal (Whitman 1919; Lade y Thorpe 1964; Nottebohm y Nottebohm 1971; Baptista 1996). Si bien esto haría que la variación intraespecífica del canto sea muy baja en este grupo (Slabbekoom et al. 1999), existe suficiente variación como para el reconocimiento individual del emisor (Gürtler 1973; Goodwin 1983; Hitchcock et al. 1989; ten Cate 1992).



Experimentos de playback han mostrado una respuesta diferencial a los cantos co-específicos que varían en ciertos parámetros vocales, indicando que la variación entre individuos es importante para el reconocimiento de las características del emisor (Slabbekoom y ten Cate 1998; ten Cate et al. 2002).

*Imagen sin restricción extraída de: <https://pixabay.com/es/photos/paloma-p%C3%A1jaro-palomas-aves-4380161/>*

**(Continuación canto en las palomas)** En las palomas existen dos tipos básicos de señales acústicas: las vocalizaciones, emitidas por el órgano fonador (siringe), y los sonidos mecánicos, producidos por el aire al pasar entre las plumas remeras de las alas, o también por comportamientos que originan algún tipo de golpeteo. Se han reconocido cuatro tipos de vocalizaciones en las palomas (Craig 1908; Goodwin 1983): el "advertising o perch coo", emitido en contexto territorial y reproductivo, el "bow o display coo", emitido durante el cortejo, el "nest coo", que está relacionado con diferentes actividades asociadas a la nidificación, y por último el "distress o excitement call", que se emite en contextos de amenaza o agresión. El "advertising o perch coo" es emitido principalmente por los machos, pero en algunas especies también lo emiten las hembras. Esta vocalización está destinada a individuos invasores o a posibles parejas y debe ser escuchada a distancia, lo que hace que sea la vocalización de mayor amplitud.

El otro tipo de señal acústica, los sonidos mecánicos, son producidos por el movimiento de las alas y consisten básicamente en silbidos o zumbidos. Estos sonidos se escuchan durante el despegue, cuando el movimiento de las alas es más intenso, o durante el vuelo. Otro tipo de sonido mecánico que presentan algunas especies es el que se produce cuando las alas golpean entre sí en algún punto del ciclo alar. Este sonido similar a un golpeteo se escucha durante el despegue, cuando se exagera el movimiento de las alas, o durante el despliegue de vuelo, cuando los machos intentan llamarla atención de las hembras.

**El canto en las ballenas Jorobadas:** En la ballena jorobada como en otros mamíferos, aves, anuros e insectos, la emisión de sonidos de largo alcance ocurre mayormente en la noche y estos sonidos son en general secuencias estructuradas (Cholewiak 2008; Jacobsen y Cerchio 2002). La competencia física directa entre las ballenas jorobadas involucra necesariamente la visión y, por lo tanto, esta actividad y en general la interacción cercana entre las ballenas, debe ocurrir preferentemente durante el día; de manera, la competencia entre los machos durante la noche es preferentemente acústica (Cholewiak 2008). En general, durante la noche los machos cantores se constituyen en “faros acústicos”, con función de anuncio y con ella, posiblemente de atracción de hembras o incluso machos aliados (Darling y Bérubé 2001, Darling et al. 2006).

La ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*), especie de cetáceo misticeto que se distribuye por todos los océanos y mares del mundo, pertenece a la Familia Balaenopteridae (del latín "ballena alada") y conocida comúnmente como “rorcuales”, tienen un ciclo migratorio anual regular; durante el verano se alimentan en altas latitudes en zonas costeras de alta productividad y durante el invierno migran a regiones subtropicales cerca de costas continentales e islas, donde se reproducen. Durante esta estación las ballenas casi no se alimentan y hay una fuerte competencia entre los machos por las hembras, la cual se distingue por despliegues en superficie y comportamientos agonísticos. En las zonas de reproducción solamente los machos cantan, y su canto es complejo y consiste en secuencias repetitivas de fonaciones con una estructura jerárquica (unidades-frases-temas-canción). Una canción puede durar entre 10 y 30 minutos, entre los cuales, los machos cantores salen a la superficie para respirar, La canción se puede repetir indefinidamente en sesiones que pueden durar hasta varias horas. Normalmente el canto lo emiten machos solitarios entre los cuales, generalmente se mantiene cierto distanciamiento espacial que permitiría minimizar la interferencia entre los mismos (Frankel et al. 1995). Cuando estas distancias se abrevian, los acercamientos pueden resultar en una mayor coincidencia en el canto complejo de ambos machos, o por el contrario, el acercamiento entre cantores puede conducir al desplazamiento espacial de uno de los competidores, e incluso, al silenciamiento de alguno de ellos (Cholewiak 2008).

**(Continuación canto en las ballenas Jorobadas):** Si bien las agrupaciones invernales son muy dinámicas, se pueden reconocer distintas formas de agrupación con actividades características. Así, pueden distinguirse: 1) Solos: animales juveniles y/o adultos de ambos sexos que transitan entre agrupaciones; 2) Cantores: machos adultos solitarios que comúnmente permanecen en un área por varias horas emitiendo secuencias repetitivas de sonidos estructurados denominados cantos; 3) Parejas de adultos y/o juveniles: agrupación formada generalmente por un macho y una hembra o por machos solos; 4) Hembras: hembra con su cría recién nacida; 5) Hembras con su cría y una escolta: generalmente constituida por un macho que esperaría el estro de la hembra; 6) Grupos de competencia: conjunto de tres o más machos adultos y/o juveniles competidores y que exhiben una actividad agonística intensa (Medrano González y Urbán Ramírez 2002). Medrano González y Smith Aguilar (2014), demostraron la existencia de zonas focales de actividad de canto en las ballenas jorobadas, entre las cuales no hay interferencia acústica; también sugirieron que la actividad de canto de los machos de ballenas jorobadas se rige por reglas generales dependientes del contexto social, y cuya función principal sería la atracción de hembras, y en segundo lugar, la jerarquización de machos.



Despliegue en superficie de machos de ballena Jorobada. Imágenes sin restricción extraídas de: <https://pixabay.com/es/photos/ballena-jorobada-ballena-marinos-1209297/> y <https://pixabay.com/es/photos/ballena-jorobada-saltar-incumplir-1984341/>

**Señales acústicas en peces:** A través del agua, los sonidos se propagan con mayor rapidez y experimentan una menor pérdida de energía que en el aire. Por ello, no resulta raro que muchos peces utilicen señales acústicas para comunicarse. Actualmente, se reconocen más de 100 familias de teleósteos que utilizan algún tipo de señal sonora para comunicarse (Slabbekoorn et al. 2010). La mayoría de las señales acústicas son utilizadas en contextos agresivos (defensa territorial, interacciones depredador/presa, alimentación competitiva) o actividades reproductivas (identificación y elección de pareja, cortejo, sincronización de la liberación de gametas; Slabbekoorn et al. 2010; Colleye y Parmentier, 2012). La diversidad y complejidad de los sonidos producidos por los peces no es tan notable como en otros grupos animales, mostrando poca amplitud y modulación de frecuencia y repertorios acústicos relativamente limitados. Sin embargo, estos sonidos proporcionan suficiente información para la identificación de especies y la comunicación. Sólo unas pocas especies de peces emiten más de uno o dos tipos de sonidos distintos. Ejemplo de ello son: el cíclido arco iris *Herotilapia multispinosa* que emite hasta cuatro tipos de sonidos distintos en contextos agresivos con otros machos, previo al desove y para minimizar interacciones agresivas con la hembra (Brown y Marshall, 1978); y el pez sapo lusitano *Halobatrachus didactylus* al cual se le han registrado diferentes señales sonoras relacionadas con la temporada de cría y con encuentros agonísticos (Santos et al., 2000).

Parmentier y colaboradores (2010) describieron el uso de la comunicación acústica en *Dascyllus flavicaudus* mostrando una gran diversidad y complejidad en su repertorio acústico. Estos peces producen sonidos compuestos principalmente por trenes de pulsos durante numerosos comportamientos. Estos autores describen el uso de señales acústicas en seis comportamientos diferentes incluyendo: cortejo (los machos se elevan en la columna de agua y luego nadan rápidamente hacia abajo mientras producen un sonido pulsado); visita (producido por los machos cuando las hembras visitan los nidos); persecución y expulsión de coespecíficos y heteroespecíficos del territorio; lucha contra coespecíficos y heteroespecíficos. Todos estos sonidos parecen estar contruidos en base a los mismos mecanismos ya que muestran el mismo tipo de espectro de sonido y muestran pocas diferencias en términos de la duración de los pulsos. Por otro lado, las diferencias en el número y la tasa de pulsos podrían deberse a que la fisiología de los peces refleja el comportamiento y su estado de motivación (Parmentier et al., 2010).

### 2.3.4- Señales táctiles:

Las ventajas generales de este tipo de señal consisten en que: *a)* no requiere luz; *b)* no dependen de las corrientes de aire; *c)* no posee complementos que puedan ser detectados por depredadores; *d)* se pueden utilizar efectivamente en ambientes con muchas otras interferencias. Su desventaja es que requieren de la proximidad entre los individuos involucrados.

Como ejemplos de señales táctiles, durante el cortejo y/o la cópula, se puede citar:

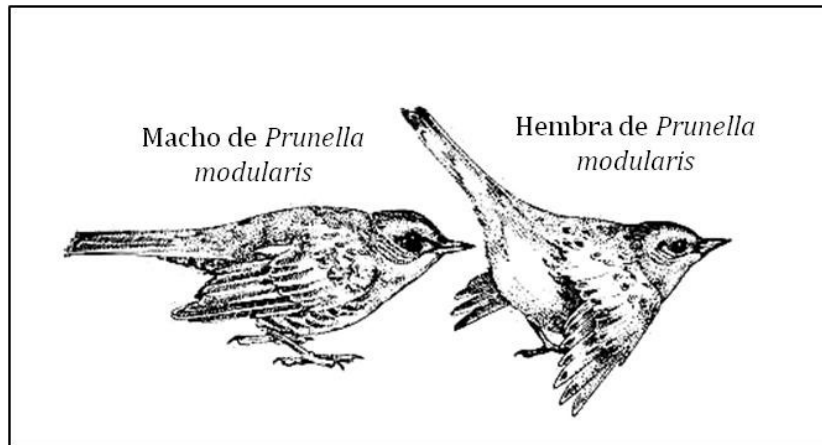
- i.* algunas especies de coleópteros, en las cuales los machos estimulan una serie de centros nerviosos de la hembra a través de la frotación con su órgano copulador, patas, o antenas, durante la cópula.
- ii.* el escarabajo castaño (*Tribolium castaneum*), en la durante la cópula el macho estimula a la hembra frotando sus patas sobre sus alas, conduciendo a un aumento de la probabilidad de fertilización.



En numerosas especies de escarabajos los machos utilizan estímulos y señales táctiles durante el apareamiento; más allá de la cópula en si misma, estas señales pueden exhibirse en el cortejo, la retención de la hembra, y, si existiera en la especie, en el comportamiento post-copulatorio.

Imágenes sin restricción extraídas de: <https://pixabay.com/es/photos/apareamiento-cópula-1342955/>; <https://pixabay.com/es/photos/escarabajos-verde-apareamiento-3982726/>; <https://pixabay.com/es/photos/errores-arena-animales-naturaleza-3399786/>

**iii.** los machos del pájaro *Prunella modularis*, que antes de la cópula picotean la cloaca de la hembra y así estimulan la expulsión de espermatozoides de machos rivales que hubieran copulado previamente con la hembra (mecanismo comportamental de competencia espermática precópula que aumenta su éxito de fertilización)



**iv.** las espinas del pene de los machos de felinos que durante la cópula, y al rozar con las paredes de la vagina, estimulan la ovulación de la hembra.

**v.** el acicalamiento que, en numerosas especies de mamíferos, conduce a afianzar y mantener los vínculos de la pareja reproductiva.





El acicalamiento social, es una de las principales actividades sociales del chimpancé (*Pan troglodytes*), entre otras numerosas especies de mamíferos, que conduce a reforzar la estructura social de la población o del grupo, ya que forja relaciones y estrecha los lazos familiares y de pareja.

Imágenes sin restricción extraídas de: <https://pixabay.com/es/photos/bonobo-zoológico-de-san-diego-2368873/>;

<https://pixabay.com/es/photos/monos-chimpancés-salvajes-grupo-1200216/>

# CAPÍTULO 3

## COMUNICACIÓN ACÚSTICA EN ANFIBIOS ANUROS

### *Prólogo*

*"Brekekekex, coax, coax; brekekekex, coax, coax". Como una alusión a los "detestables" poetas vivos, Baco intenta callar a las ranas, "raza graznadora", que dicen ser favoritas de la Musa. "¡Callar! al contrario, cantaremos con más fuerza. Porque a nosotras nos deleita en los días apacibles saltar entre el fleos y la juncia, entonando los himnos que solemos cantar cuando nadamos; o bien, cuando Zeus vierte la lluvia, sumergidas en el fondo de nuestras moradas, unir nuestras ágiles voces al ruido de las gotas. Brekekekex, coax". La comedia "Las ranas" (año 405 a.C.), escrita por el dramaturgo griego Aristófanes, fue probablemente la primera referencia escrita sobre el canto de los anfibios, y un*

primer intento de describir la onomatopeya del croar de las ranas.

Hubo que esperar más de 2300 años para que estas simples imitaciones pudieran ser finalmente reemplazadas por sonidos reales. Fue en 1948, cuando los ornitólogos Arthur Allen y Peter Kellogg, presentan "*Voices of the night*", el primer álbum con registros acústicos de 26 especies de anfibios anuros de América del Norte (Allen y Kellogg 1948). Algunos años después, Charles Bogert realiza una contribución más completa, con diferentes tipos de cantos y coros de 57 especies, y aportes relevantes sobre la significancia biológica de las vocalizaciones en este grupo de vertebrados (Bogert 1958); en tanto, Frank Blair utilizaba un espectrógrafo para visualizar y comparar cantos de anfibios (Blair 1955). Sin lugar a dudas, la aparición y el avance tecnológico de los instrumentos de grabación y herramientas de análisis de sonido, que permitieron el registro cada vez más fiel y la visualización de los sonidos, fue el punto de inflexión en el aporte de información y en el entendimiento de la estructura y función de las vocalizaciones animales. A partir de allí, Frank Blair, Murray Littlejohn, Robert Capranica, Kentwood Wells, Peter Narins, Carl Gerhardt, Stanley Rand, Michael Ryan, entre otros, han hecho invalorable aportes para desentrañar el asombroso mundo de la comunicación en los anfibios, del cual aún queda mucho por comprender...

### 3.1- ¿CÓMO SE COMUNICAN LOS ANFIBIOS?

*“...algunas especies de este orden ofrecen una diferencia sexual interesante, que consiste en las facultades musicales que caracterizan a los machos, si se nos permite calificar de musicales los discordantes sonidos que producen las ranas machos, entre otras. Emiten estos sonidos principalmente en la época de la reproducción, y, con este objeto, los órganos del macho están mucho más desarrollados que los de las hembras, por efecto sin duda de la selección sexual...”* (Charles Darwin – El origen del hombre y la selección en relación al sexo, 1871).

En los anfibios anuros, las vocalizaciones son las señales predominantes en la comunicación intra e intersexual, con una función fundamental en la atracción de pareja y en el comportamiento territorial. Estas vocalizaciones son muy diversas y varían de especie a especie, siendo de gran importancia desde el punto de vista taxonómico, y aún dentro de una misma especie, distinguiéndose diferentes tipos de vocalizaciones según el contexto en el que se encuentre el individuo.

Las vocalizaciones en este grupo animal son producidas principalmente por los machos y el mecanismo básico para la producción de sonido en la mayoría de los anuros es relativamente similar. Durante el ciclo respiratorio, el aire es empujado hacia los pulmones por presión positiva de los músculos de la cavidad bucal; luego el aire es forzado desde los pulmones por contracción de los músculos de la región torácica y movido a través de la laringe hacia la cavidad bucal. Al pasar a través de la laringe, el aire hace vibrar las cuerdas vocales, en asociación con los cartílagos, produciéndose el sonido. Desde allí, el aire viaja hacia los sacos vocales que se inflan, permitiendo que el sonido se irradie hacia fuera y resuene en ellos. Los sacos vocales de los anuros pueden ser morfológicamente variables entre especies, encontrándose especies con un único saco vocal subgular o bien un par de sacos vocales subgulares o laterales (**Figura 3.1**; Duellman y Trueb 1994), o bien estar ausentes como ocurre por ejemplo en

*Bombina*, *Alytes* o *Discoglossus* (Cannatella 2007). Aunque la mayoría de las especies de anuros produce sus cantos durante la expiración, existen algunas excepciones tales como *Bombina bombina*, que emite sus cantos durante la inspiración (Lörcher 1969).



**Figura 3.1:** Variación en los sacos vocales en anfibios anuros. Arriba, izquierda: saco vocal único subgular en *Boana pulchella* (Imagen de Celeste Salinero); derecha: saco subgular bilobulado en *Physalaemus biligonigerus* (Imagen de Pablo R. Grenat); Abajo: par de sacos vocales laterales en *Pelophylax kl. esculentus* (Imagen sin restricción extraída de: <https://pixabay.com/es/photos/search/sapo/>).

El éxito reproductivo de las especies de anuros, depende en gran medida de las vocalizaciones del macho, las cuales transmiten información relacionada con la identidad específica del remitente, el género y la ubicación física (Erdtmann y Amézquita 2009) y de la capacidad de la hembra de descifrar el mensaje y elegir su pareja. Por esto, los anuros poseen órganos auditivos adecuados para captar y discriminar los sonidos, orientándolos hacia ellos y posibilitando que las hembras se dirijan exclusivamente a los machos coespecíficos. La mayoría de los anuros presentan un par de membranas timpánicas a ambos lados de la cabeza, justo detrás de los ojos, a través de las cuales las ondas sonoras son detectadas y pasan al oído interno. En el oído interno de los anfibios se destacan dos órganos auditivos, la papila anfibia (*amphibiorum*), sensible a los sonidos de baja frecuencia (graves) entre los 100-1200Hz, y la papila basilar (*basilaris*), que permite la detección de sonidos de alta frecuencia (agudos; Duellman y Trueb 1994; Wells 2007).

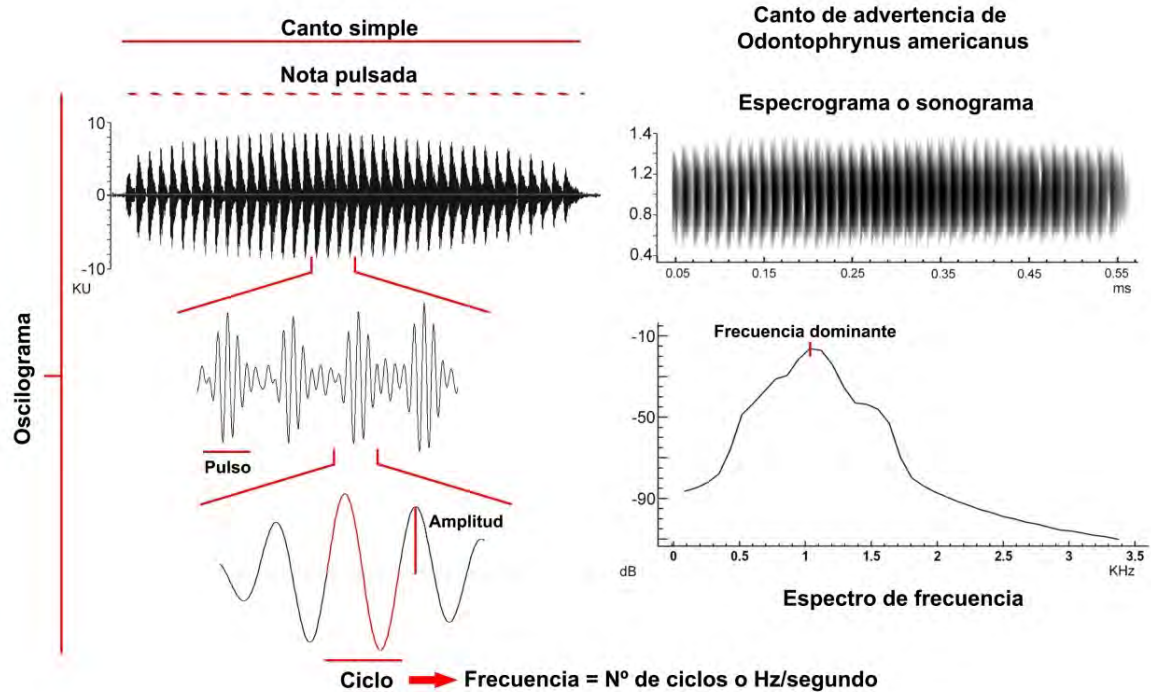
### **CUADRO 3.1: ¿De qué hablamos cuando hablamos de...**

**Nota:** Unidades de sonido temporalmente discretas, separadas por intervalos cortos de tiempo, en relación a la longitud total del canto. Los cantos pueden estar conformados por una única nota o por varias notas (multi-nota).

**Pulso:** Físicamente, es definido como un tren de ondas simple, producido por una única liberación o impulso de energía, separado en el tiempo de otros pulsos por una significativa reducción de la amplitud. Por las características intrínsecas de las vocalizaciones de los anuros, esta reducción de amplitud entre pulsos extrañamente se traduce en silencios totales.

**Frecuencia:** Número de ciclos de oscilación de las ondas sonoras por unidad de tiempo. La unidad utilizada para la medición de los ciclos por segundo es el Hertz o Hercio (Hz) o kiloHertz (kHz; equivalente a 1000 Hz). El sonido audible está definido en relación a la percepción humana entre los 20 y los 20000 Hz. Por debajo de este umbral se denomina infrasonido y por encima ultrasonido.

**Amplitud:** Diferencia entre la presión máxima (pico de la onda sonora) y la presión ambiental. Proporcional a la intensidad del sonido.



**Oscilograma:** Representación visual de un sonido, que muestra los cambios en la amplitud a lo largo del tiempo.

**Espectrograma:** Representación visual de un sonido, mostrando la frecuencia y la amplitud del sonido a lo largo del tiempo. También denominado como audiospectrograma o sonograma.

**Espectro de frecuencia (*power spectrum*):** Representación visual de un sonido, mostrando la amplitud relativa de cada componente de frecuencia. La frecuencia basal del canto es denominada frecuencia fundamental. A menudo se corresponde también con la frecuencia dominante (frecuencia con mayor concentración de energía en el espectro), aunque muchas veces el pico de mayor intensidad puede darse en algunos de los armónicos del canto (múltiplos de la frecuencia fundamental).

*Definiciones siguiendo a Toledo et al. 2015 y Köhler et al. 2017. Imagen de Pablo R. Grenat*

## 3.2- CLASIFICACIÓN DE LAS VOCALIZACIONES

Las vocalizaciones de los anfibios anuros pueden clasificarse de acuerdo a su estructura, o bien, por la función que cumplen dentro de un contexto dado en el que se encuentren los individuos.

**Estructura.** En los anuros, como en otros vertebrados, la acción de los músculos de la laringe genera una gran variedad de sonidos, desde notas sencillas hasta muy complejas (Wells 2007). Estos sonidos pueden ser clasificados de acuerdo a la estructura temporal y espectral (frecuencias) y al número y complejidad de los elementos que lo componen, a partir del uso de herramientas de análisis tales como oscilogramas y espectrogramas (ver **Cuadro 3.1** y **Figura 3.2**). Köhler y colaboradores (2017) realizaron una exhaustiva revisión de términos utilizados en la descripción de las vocalizaciones de los animales, con especial énfasis en los anuros. Las definiciones subsiguientes respetan esta terminología.

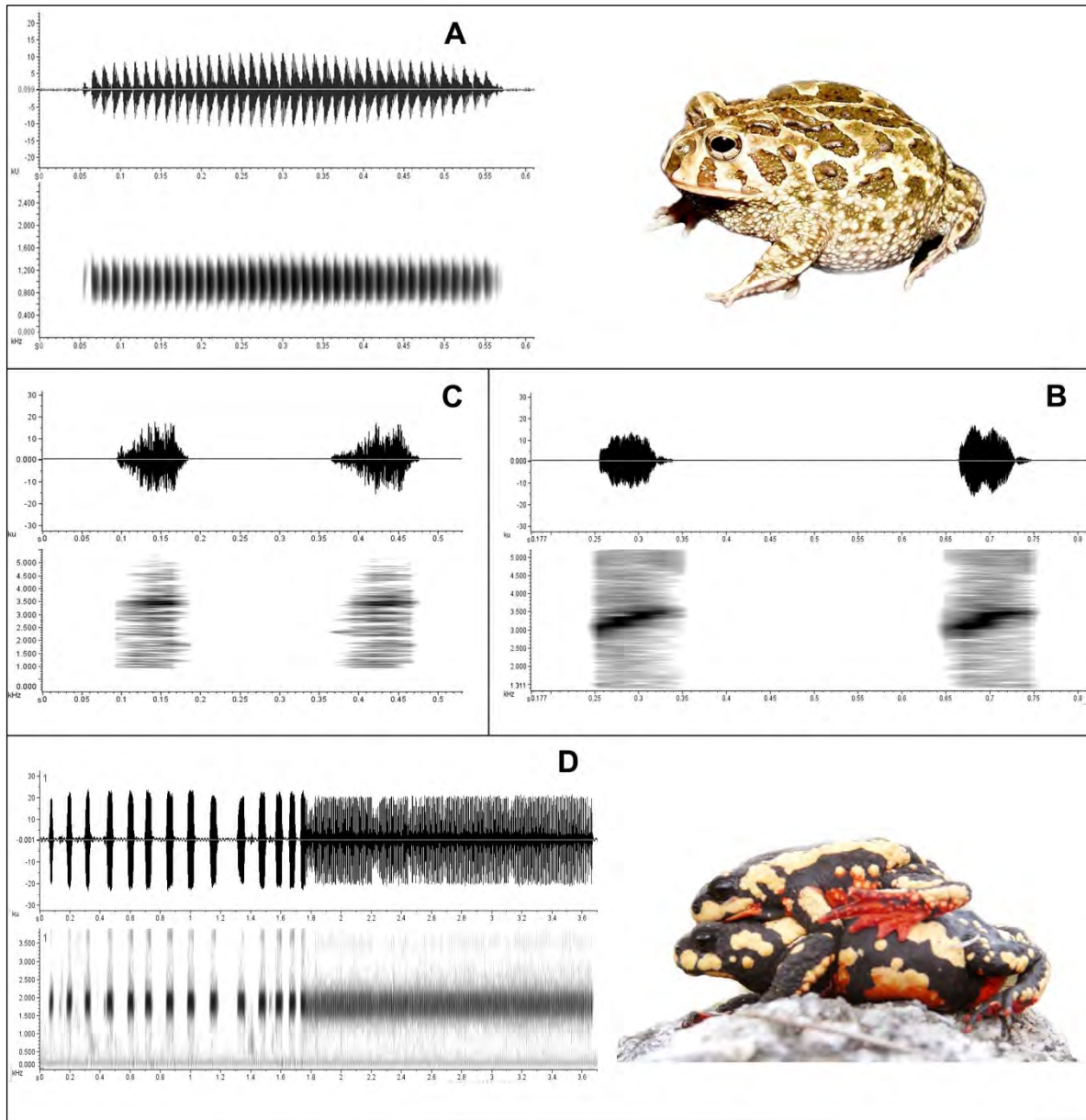
La clasificación de las vocalizaciones de acuerdo a su estructura puede resumirse en aquellas que se componen de:

- ✓ **notas pulsadas:** compuesta por una repetición de pulsos bien definidos, a menudo con un espaciado, intensidad y frecuencia regulares. También denominada tren de pulsos (**Figura 3.2**).

**notas no pulsadas:** Dentro de esta categoría se podrían incluir los sonidos tonales y los pulsátiles: a) *Tonales:* contienen un único componente de frecuencia en cualquier instante de tiempo, aunque la frecuencia o la amplitud puedan variar a través del tiempo por modulación. Las vocalizaciones de este tipo se escuchan como silbidos, o “*clics*” si las notas son muy cortas. La mayoría de los anuros con cantos tonales presentan armónicos, que son componentes de frecuencia de la señal que se caracterizan por ser múltiplos enteros de la frecuencia fundamental (ver **Cuadro 3.1**); b) *Pulsátiles:* presentan una rápida modulación de amplitud alternante, pero, generalmente, sin picos de energía discretos que puedan reconocerse inequívocamente como pulsos. No es posible



hacer un recuento claro de los pulsos (**Figura 3.2**).



**Figura 3.2:** Tipos de vocalizaciones en anuros según su estructura temporal y espectral. Oscilograma y espectrograma de (A) canto simple pulsado de *Odontophrynus americanus*; (B) serie de dos cantos simples tonales de *Leptodactylus latinasus*; (C) serie de dos cantos simples pulsátiles de *Scinax nasicus*; (D) canto compuesto o complejo de *Melanophryniscus stelzneri*, con series de notas tonales en la primer mitad del canto y un tren de pulsos en la segunda mitad (*Imagen de Pablo R. Grenat*).

Por otra parte, de acuerdo al número y complejidad de los elementos que

componen el canto, podemos reconocer:

- ✓ cantos simples: formados por un único elemento o nota, o por un grupo de notas de estructura similar. En general, una mayor cantidad de especies de anuros presentan este tipo de canto (**Figura 3.2**).
- ✓ cantos compuestos o complejos: presentan más de una nota, que difieren en cuanto a su estructura temporal y/o espectral (**Figura 3.2**).

**Función.** Los anuros pueden generar distintos sonidos según el escenario que enfrenten. A lo largo del tiempo, varios autores han clasificado los distintos tipos de cantos y sus funciones en diferentes categorías de acuerdo a su significancia biológica y ecológica (Bogert 1960; Littlejohn 1965; Wells 1977; Ryan 1985; Duellman y Trueb 1994; Wells 2007). En general, las vocalizaciones de los anuros transmiten información sobre: ubicación; en muchas especies, sobre el tamaño corporal del individuo (ver sección 3.3); identidad individual; estado reproductivo individual (receptivo: cantos de apareamiento o cortejo; no receptivo: canto de liberación), motivación agresiva; o interacciones depredador-presa (Ryan 2001; Gerhardt y Huber 2002; Wells 2007; Toledo y Haddad 2009). Toledo y colaboradores (2015) relevaron la información disponible sobre los tipos de canto reconocidos, basados en su significancia biológica, y los subdividieron en tres categorías de acuerdo al contexto social en el cual fueron observados: reproductivos, agresivos y defensivos. Siguiendo esta clasificación, en el **Cuadro 3.2** se describen aquellos tipos de vocalizaciones más comúnmente reportadas. Mientras que los cantos agresivos suelen estar siempre asociados a eventos reproductivos, los cantos defensivos son adaptaciones para prevenir la predación (Toledo et al. 2015).

Tipo	Nombre	Contexto
Reproductivos (cantos)	<b>Advertencia o apareamiento</b> ( <i>Advertisement Call</i> )	Durante la temporada de apareamiento. Atracción de pareja y segregación de otros machos competidores. Es el tipo de vocalización más comúnmente estudiada.
	<b>Cortejo</b> ( <i>Courtship call</i> )	Comunicación entre machos y hembras a corta distancia, previo al amplexo. Podría estimular y orientar a las hembras.
	<b>Amplexo</b> ( <i>Amplectant call</i> )	Durante el amplexo, podría estimular la liberación de huevos.
	<b>Liberación</b> ( <i>Release call</i> )	Cuando un individuo no receptivo es amplexado. Comúnmente se produce entre dos machos. A menudo acompañado por una vibración corporal.
	<b>Liberación post-ovoposición</b>	Emitido por el macho, durante el amplexo, después de la oviposición y antes de la liberación de la hembra.
	<b>Lluvia</b> ( <i>Rain call</i> )	Provocados por cambios climáticos, en condiciones de alta humedad ambiente, incluso fuera del período reproductivo (ej. durante el día, para especies nocturnas). Función desconocida.
Agresivos (cantos)	<b>Territorial</b> ( <i>Territorial call</i> )	Defensa de un territorio sobre machos co- o heteroespecíficos (principalmente en especies territoriales).
	<b>Encuentro</b> ( <i>Encounter call</i> )	Encuentro a corta distancia entre por lo menos dos machos.
	<b>Lucha</b> ( <i>Fighting call</i> )	Durante un combate físico entre machos.
Defensivos (Gritos)	<b>Angustia</b> ( <i>Distress scream</i> )	Durante el sometimiento por parte de un depredador, puede evitar la depredación. Puede ser producido por machos y hembras.
	<b>Aviso</b> ( <i>Warning scream</i> )	Durante el acercamiento de un posible depredador, puede advertir al depredador sobre cualquier riesgo ofrecido por el anuro. Puede ser producido por machos y hembras.

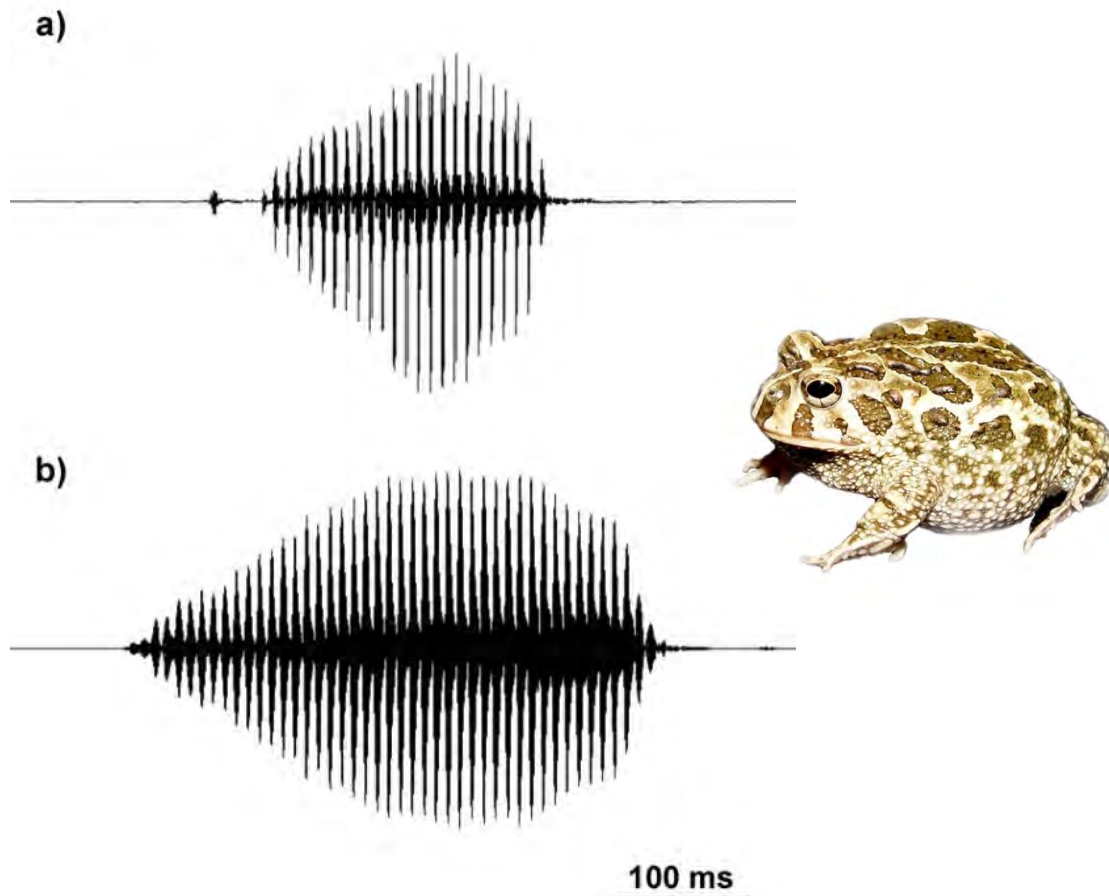
**Cuadro 3.2:** Clasificación y contexto en los cuales se emiten diferentes tipos de vocalizaciones reportadas en especies de anuros. Extraído y modificado de Toledo et al. 2015.

El canto de advertencia es el tipo de vocalización más ampliamente estudiado en anuros. Este canto es emitido por los machos, principalmente en coros formados en los lugares de reproducción, principalmente durante la época de apareamiento. Sus funciones principales están asociadas a transmitir información sobre la identidad específica, la receptividad sexual, la posición, el tamaño y, en algunos casos, la identidad individual de los machos en un coro (Wells y Schwartz 2007). Además, actúa en la orientación de ambos sexos hacia

los sitios de reproducción, en la formación de agregaciones reproductivas, y en la discriminación de sexos (Valetti et al. 2013). Las presiones selectivas han afectado la evolución del canto de advertencia a través de su rol en el reconocimiento de especie y la elección de pareja, llevando a una rápida divergencia de estas señales (ver sección 3.4; Ryan y Rand 1993). Por ello, el canto de advertencia actúa como un importante mecanismo de aislamiento pre-reproductivo entre especies y por lo tanto, al ser un atributo específico de cada especie, resulta un elemento de alto valor taxonómico.

Si bien, la mayoría de las especies emite este canto, algunas especies carecen de cantos de advertencia, como ocurre en el sapo de Achala, *Rhinella achalensis*. Llamativamente, esta especie sí emite canto de liberación (*release call*). Este tipo de vocalización también ha sido extensamente estudiado y es utilizado en algunos casos como un carácter diagnóstico para distinguir especies (di Tada et al. 2001; Grenat y Martino 2013). En anuros, los cantos de advertencia y de liberación difieren en su función y están potencialmente sujetos a fuerzas opuestas en escenarios de simpatria entre especies relacionadas (Leary 2001). Mientras que el canto de advertencia sirve para atraer a hembras coespecíficas, actuando a menudo como un mecanismo de aislamiento reproductivo, el canto de liberación tiene como función la de evitar amplexos prolongados entre machos coo heteroespecíficos. En este último caso, una señal efectiva podría traducirse en ventajas mediante la conservación de energía, evitando el derroche de gametas, reduciendo la exposición a predadores, y proporcionando más tiempo para las oportunidades de reproducción (Blair 1968). Tomando en cuenta su función, sería esperado que en zonas de sintopía (especies coexistiendo en tiempo y espacio) los caracteres del canto de especies relacionadas estuvieran influenciados por selección divergente, mientras que los caracteres del canto de liberación deberían estar bajo la influencia de la selección convergente (Rand, 1988). A menudo, la estructura general de estos dos tipos de vocalizaciones es similar, siendo más simple el canto de liberación. Por ejemplo, las especies con un canto de advertencia pulsado normalmente también poseen un canto de liberación compuesto por una serie de pulsos (**Figura 3.3**; Grenat et al. 2012; Grenat y

Martino 2013). Sin embargo, esto podría estar más influenciado por las limitaciones morfológicas del aparato productor de sonido que por las fuerzas selectivas (Kölher et al. 2017).



**Figura 3.3:** Oscilograma del canto de liberación (a) y del canto de advertencia (b) del escuercito común *Odontophrynus americanus*. En ambos cantos se aprecia la misma estructura, compuesto de una única nota o tren de pulsos, que difiere principalmente en las propiedades temporales (*Imagen de Pablo R. Grenat*).

### **3.3- FACTORES QUE INFLUYEN EN LAS PROPIEDADES ACÚSTICAS DE LOS ANUROS.**

#### **3.3.1- Factores ambientales y morfo-fisiológicos**

Las vocalizaciones de los anuros representan una de las actividades energéticamente más costosas que han sido registradas entre los vertebrados ectotérmicos (Taigen y Wells 1985; Wells y Taigen 1989). Los machos, cuando cantan, experimentan costos energéticos de hasta 25 veces respecto al costo energético de los mismos en reposo. En este sentido, la conservación de energía es, sin dudas, uno de los principales factores que influyen en las estrategias de canto de cada individuo (Schwartz et al. 1995; Grafe 1997). Una consecuencia casi inevitable de la ectotermia, es la covariación de la temperatura ambiental y la temperatura de los sistemas encargados de la producción y recepción de las señales acústicas (Narins 2001). Así, los animales ectotérmicos, como los anuros, que se comunican mediante estímulos acústicos, se enfrentan a un desafío adicional debido a que la temperatura de su cuerpo influye directamente sobre la tasa de reacción fisiológica que impulsa los músculos involucrados en la producción del sonido (Navas y Bevier 2001). Cambios de temperatura en el ambiente en el cual un individuo vocaliza pueden generar cambios temperatura-dependientes en la estructura general del canto, al afectar alguna o varias de las propiedades acústicas que lo componen. Varios estudios han demostrado que la temperatura (del aire o del agua) influye sobre las características temporales del canto (Blair 1958; Gerhardt 1978; Schneider y Sinsch 1992; Martino y Sinsch 2002; Bosch y De la Riva 2004; Bionda et al. 2006; Baraquet et al. 2007; Valetti, et al. 2009; Valetti y Martino 2012; Grenat et al. 2013; Grenat et al. 2017). La temperatura condiciona las propiedades contráctiles de los músculos del tronco y de la laringe involucrados en la producción del canto (Pough et al. 1992) afectando principalmente a parámetros temporales tales como la duración del canto, pulsos, interpulsos y tasa de pulsos (pulsos/s; Valetti et al. 2013; Grenat et al. 2013).

Por otro lado, se conoce que, dentro de cada especie, algunas propiedades del canto de advertencia están correlacionadas con el tamaño del

macho que emite el canto, sumando también las condiciones fisiológicas y sociales. La masa y la tensión de las cuerdas vocales es el mayor determinante de la frecuencia dominante del canto en los anuros, por lo cual es posible encontrar una relación inversa entre el tamaño del cuerpo y la masa de las cuerdas vocales, siendo los machos de mayor tamaño los que cantan con una frecuencia dominante más grave (Wells 2007). Por esta razón muchos autores sugieren que esta propiedad del canto podría proporcionar, tanto a las hembras receptoras como a otros machos vecinos, información consistente sobre el tamaño de los vocalizadores.

Por otra parte, puede existir una variación intraespecífica importante en el grado de desarrollo de los músculos asociados a la producción de sonido (Pough et al. 1992), por lo cual los machos de una misma especie pueden mostrar una variación sustancial en las características de sus cantos. Tal es así, que propiedades como la tasa de pulsos, la duración y la frecuencia del canto pueden variar entre individuos aun cuando la temperatura y el tamaño corporal permanecen constantes entre ellos (Wells et al. 1996). Además, la distribución temporal de los cantos también muestra una notable variación intra e interespecífica. Algunas especies son reproductores explosivos, permaneciendo solo una o unas pocas noches vocalizando en cada estación reproductiva completa. Otras especies vocalizan por periodos de tiempo prolongados abarcando varios días, semanas o meses. Más aún, si solo consideramos una escala de tiempo abarcando una única noche, el esfuerzo de canto de los vocalizadores también varía dentro y entre especies. Por ejemplo, en algunas especies, los machos cantan en distintos momentos de la noche alternando sus cantos con periodos variables de silencio (Wells 1977; Schwartz 1991).

### 3.3.2- Interacciones en agregaciones reproductivas

*“A medida que los últimos rayos de luz desaparecen del cielo vespertino, un pantano poco profundo en Panamá comienza a cobrar vida con los cantos de ranas y sapos. Entre ellos se encuentra una pequeña rana amarilla y marrón, *Hyla ebraccata* (actualmente *Dendropsophus ebraccatus*). Primero, un macho comienza a dar una serie tentativa de cantos de advertencia, como zumbidos, de una única nota. Pronto, otros machos se unen al primero, y un coro comienza a desarrollarse. El primer macho responde a las vocalizaciones de sus vecinos emitiendo sus propios cantos inmediatamente después de las de ellos, y pronto aumenta su tasa de canto y comienza a agregar notas secundarias a sus vocalizaciones en un intento de superar a sus rivales. De repente, otro macho canta solo a unos pocos centímetros de distancia y el primer macho responde modificando las notas introductorias de su canto, produciendo notas agresivas con una tasa de repetición de pulsos unas tres veces mayor a la de su canto de advertencia. A medida que los dos machos se acercan el uno al otro, aumentan gradualmente la duración de sus llamadas agresivas y eventualmente dejan de dar notas secundarias como “clicks” mientras se produce un breve combate de lucha libre. Después de unos pocos segundos, el macho intruso se retira, y el primer macho vuelve a emitir sus cantos de advertencia.*

*Una vez resuelto el espacio dentro del coro, la mayoría de los machos pronto se acomodan en un ritmo regular de cantos de advertencia, interrumpido ocasionalmente por cantos agresivos. Periódicamente, dejan de cantar debido que sus vocalizaciones son superadas por ráfagas de cantos de grupos de machos de otra especie, la rana arbórea de cabeza pequeña (*Hyla microcephala*; actualmente *Dendropsophus microcephalus*). Los machos de *H. ebraccata* tienen dificultades para hacer audibles sus llamadas cuando están rodeados por las otras especies, e intentan alternar sus cantos en los períodos de silencio entre las ráfagas de actividad acústica de *H. microcephala*. Después de dos horas de vocalizar, el primer macho detecta el movimiento de una rana que no llama en las cercanías. Percibiendo que una hembra puede estar acercándose, inmediatamente cambia a una rápida serie de repetidas notas introductorias de cantos de advertencia. La hembra se vuelve hacia el macho, y con unos cuantos saltos en zigzag, se acerca a su sitio de canto y le permite*



*abrazarla en un amplexo. La pareja se mueve entonces para encontrar una hoja adecuada en la que poner sus huevos, ubicados a medio metro, más o menos, sobre el agua poco profunda donde los renacuajos completarán su desarrollo. Después del apareamiento, el macho ya no se interesa por su descendencia, sino que se mueve a una percha de canto cercana y reanuda sus vocalizaciones” Wells y Schwartz (2007).*

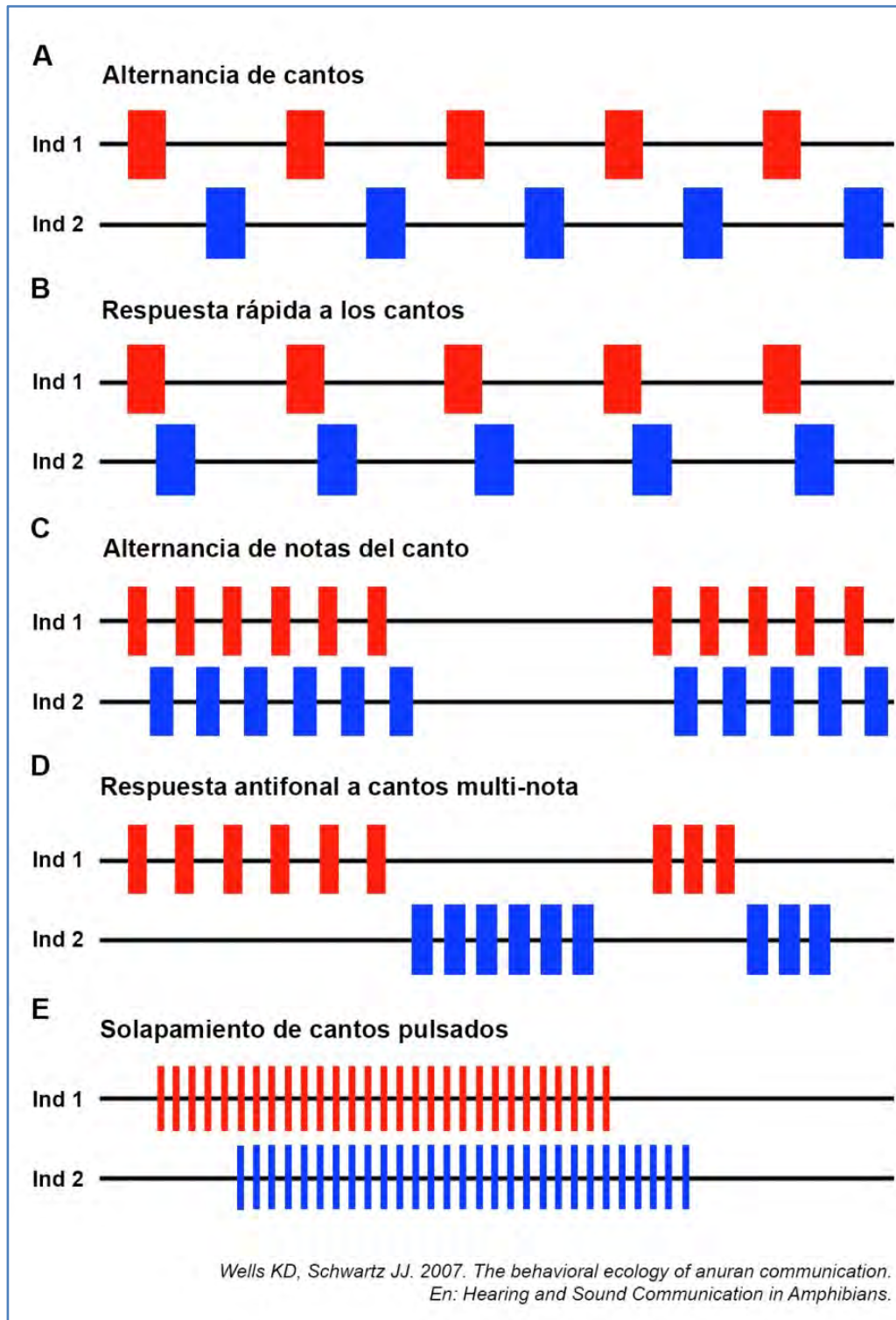
El texto anterior representa un excelente relato, realizado por Wells y Schwartz (2007), sobre la formación de un coro en una noche de Panamá, pero que podría ser, cambiando a sus protagonistas, extrapolado a muchos otros escenarios. La mayor parte de las especies de anuros forman agregaciones, comúnmente denominadas coros, en las que los machos vocalizan para atraer parejas. El entorno acústico de un coro puede ser complejo debido a la distribución espacial de los machos, la intensa competencia por conseguir pareja, los niveles elevados de ruido de fondo y la superposición acústica temporal con otros machos vecinos (Gerhardt and Huber 2002). Por otro lado, la proximidad de los machos vocalizando, permite a las hembras evaluar rápidamente múltiples parejas y puede promover la competencia vocal entre los machos (Wiley y Poston 1996). Los machos, por su parte, obtienen información sobre las capacidades de los posibles rivales que puede utilizarse al seleccionar sitios de cantos, estrategias de apareamiento o tácticas de canto (Wells 1988; Humfeld 2003).

Frecuentemente, los machos vocalizadores ajustan el tiempo y número de cantos en respuesta a los cantos de otros machos (Ryan 1985). En este sentido, la interferencia acústica ocasionada por otros individuos puede ser un factor importante afectando a las propiedades del canto. Aunque las interacciones entre machos coespecíficos se han propuesto como la fuente más importante de interferencia acústica natural (Wollerman 1999), se ha demostrado que la interferencia del canto entre machos heteroespecíficos también puede ser significativa (Littlejohn y Martin 1969; Zelick y Narins 1983; Paez et al. 1993). En consecuencia, las interacciones acústicas, evidenciadas como cambios en la producción vocal de un macho en respuesta a los cantos de otros machos, y de interferencia, son comunes, especialmente cuando la densidad de machos

vocalizadores en un sitio es alta (Wells 1988; Tarano 2002). Los machos suelen mantener una distancia mínima entre ellos y sus vecinos. La distancia a la que los machos toleran otros vocalizadores es relativamente plástica, y tiende a disminuir a medida que aumenta el número de machos en un coro. Esto se debe a que los machos se acomodan a la proximidad de sus vecinos en coros densos y no pierden tiempo y energía tratando de repelerlos. Si los machos no se acomodan a la presencia de sus vecinos cercanos, pueden pasar mucho de su tiempo emitiendo cantos agresivos y relativamente poco tiempo atrayendo a sus potenciales parejas (Wells 2007).

Debido a que las hembras eligen a los machos sobre la base de sus características vocales, podría esperarse que los machos alteren su canto de acuerdo al atractivo acústico de sus vecinos y de la superposición con los mismos. Durante las interacciones vocales, los machos compiten con otros mediante el aumento de la duración del canto, la amplitud, y la tasa de emisión de sus cantos, y mediante la modificación de la frecuencia (López et al. 1988; Wells 1988; Schwartz et al. 2002). A mayor competencia, mayor es el cambio esperado en el canto de los machos (Klump y Gerhardt 1992; Tarano 2002). En la **Figura 3.4** se muestra un diagrama extraído de Wells y Schwartz (2007) con posibles interacciones vocales entre machos vecinos en un coro: **(A)** Cantos simples emitidos a intervalos regulares por un macho vocalizador, con cantos exactamente alternados de un segundo macho; **(B)** Similar al caso anterior, aunque el segundo macho responde vocalizando inmediatamente después del final del canto del primer macho; **(C)** Cantos multi-notales con un número variable de notas cortas y espaciadas, con notas individuales del canto del segundo macho alternando con los del primero. En este caso, el resultado se traduce en una interferencia acústica mínima y una coincidencia relativamente precisa del número de notas del canto de cada macho; **(D)** Los cantos consisten en un número variable de notas cortas. Los cantos del segundo macho son emitidos inmediatamente después de que la secuencia total de notas del primer macho ha terminado, con una coincidencia bastante precisa del número de notas del canto; **(E)** Los cantos de ambos machos se componen de una rápida serie de pulsos cortos, que se superponen sin intentar

evitar las interferencias acústicas.



**Figura 3.4:** Diagrama mostrando posibles interacciones vocales entre machos vecinos en un coro. Extraído y modificado de Wells y Schwartz (2007).

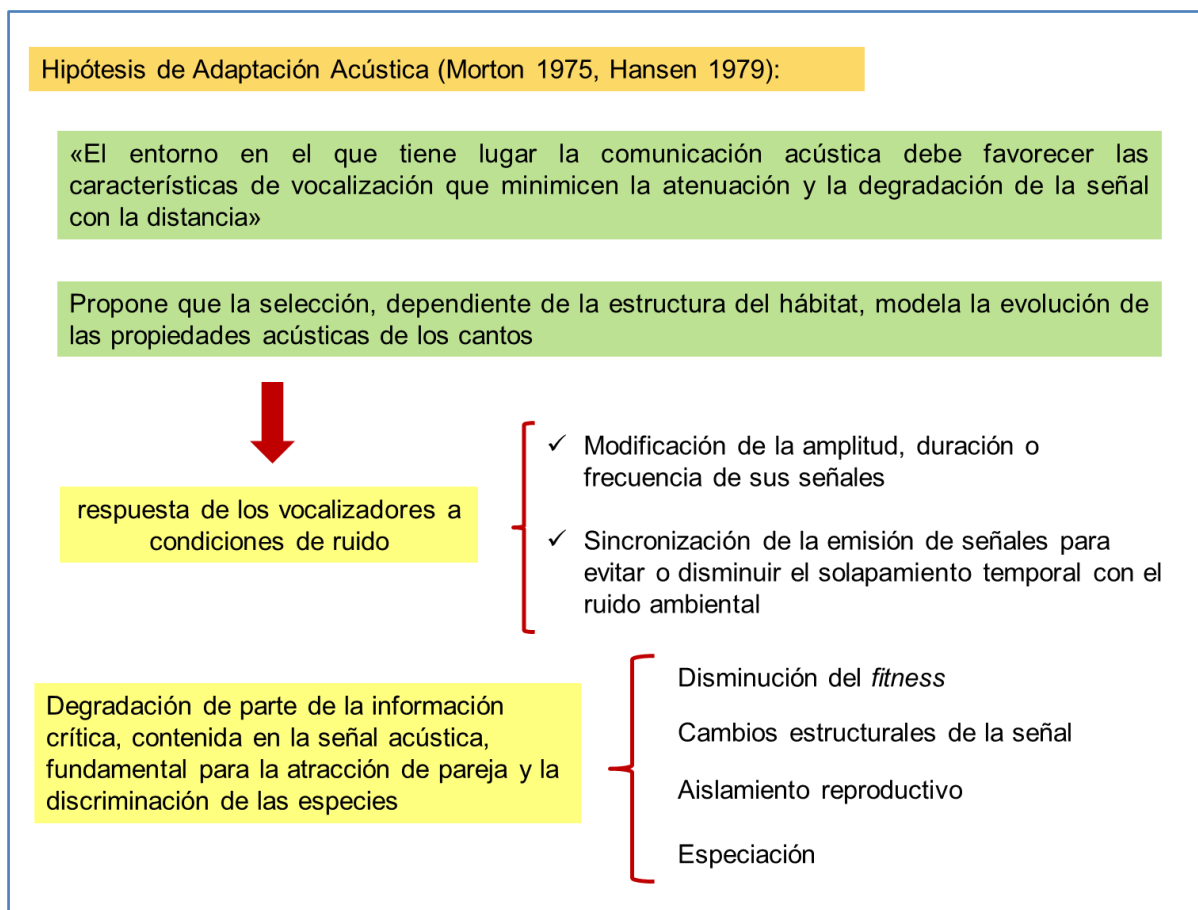
Estos constituyen algunos de los patrones de sincronización de las vocalizaciones de machos en un coro que temporalmente se perciben como alternados, sincronizados o parcialmente superpuestos (Wells y Schwartz 2007). La ocurrencia de estos patrones puede ser variable y dependen del escenario acústico y la capacidad de los individuos de una determinada especie de emitir sus cantos de acuerdo a estas estrategias.

### **3.3.3- La interferencia por ruido ambiental**

Se conoce que los ruidos naturales propios del ambiente (ej: arroyos, viento o lluvia), así como también los de otros animales co- y heterospecíficos (sección 3.3.2), pueden generar algunas modificaciones en el comportamiento vocal de los anuros (Penna y Veloso 1990; Hödl y Amézquita 2001). Sumado a ello, la estructura física del sustrato sobre el que se propagan las señales es generalmente compleja, incluyendo a menudo vegetación, rocas, depresiones o elevaciones del terreno, que pueden actuar como barreras contribuyendo a la degradación y atenuación de las señales que se propagan. En este sentido, la **hipótesis de adaptación acústica** (Morton 1975; Hansen 1979; Rothstein and Fleischer 1987) establece que el entorno en el que tiene lugar la comunicación acústica debe favorecer las características de vocalización que minimicen la atenuación (disminución de la intensidad) y la degradación (pérdida de información por deterioro de la estructura) de la señal (**Cuadro 3.3**). De acuerdo con Sun y Narins (2005), si los animales en un área en particular no pueden comunicarse debido a la interferencia acústica ambiental, la calidad del hábitat en esa área se reduce, lo que puede resultar en la disminución de la densidad y distribución de las especies.

Cuando las señales acústicas de los animales se desarrollan en un ambiente con sonidos externos, ocurre con frecuencia un potencial enmascaramiento acústico (Brumm y Slabbekoorn 2005), afectando negativamente tanto a nivel individual como poblacional (Bee y Swanson 2007). Barber y colaboradores (2010) definen el enmascaramiento (*masking*) como el

proceso por el cual el umbral de detección de un sonido se incrementa por la presencia adicional de otros sonidos. Además del incremento en el umbral de detección, otras consecuencias que genera son el deterioro en el reconocimiento de señales y la disminución en la capacidad de receptar y discriminar diferentes tipos de sonidos (Wiley 1994; Brumm y Slabbekoorn 2005). Por otra parte, puede además, reducir el “espacio activo” de las señales y limitar la distancia máxima sobre la cual es efectiva la comunicación (Lohr et al. 2003).



**Cuadro 3.3:** Hipótesis de Adaptación Acústica y las principales respuestas a condiciones de ruido y sus consecuencias en las especies de animales que se comunican mediante señales sonoras (*Imagen de Pablo R. Grenat*).

Las consecuencias de sonidos exógenos sobre el comportamiento y el tamaño de la población ha sido estudiado en muchos grupos animales, como por ejemplo en aves, mamíferos marinos y peces (ej., Scholik y Yan 2001; Perry et al.

2002; Wilson y Dill 2002; Slabbekoorn y Peet 2003; Castellote et al. 2012; McClure et al. 2013; Simpson et al. 2016). Particularmente en anuros, Littlejohn (1977), sugirió que las especies podrían hacer frente a la interferencia acústica ambiental por: (1) estratificación temporal de los cantos para reducir la superposición de las frecuencias; (2) división del período de canto para evitar la superposición temporal de los mismos; (3) utilización de diferentes patrones de codificación en los cantos o (4) separación espacial de los individuos. Sin embargo, muchas de estas estrategias generan consecuencias relacionadas con un mayor costo energético y posiblemente causan una reducción en la transmisión y detectabilidad de las señales por parte de otros individuos de la especie.

### **3.3.4- La interferencia antrópica en la comunicación de los anuros.**

En muchos casos, al ruido ambiental natural se adicionan perturbaciones sonoras ocasionadas por diferentes actividades humanas que dan lugar a cambios sustanciales en el paisaje acústico tanto en ecosistemas terrestres como acuáticos, afectando directamente a la comunicación animal. El constante crecimiento de las sociedades humanas modernas ha generado a lo largo del tiempo nuevos patrones de ruido que pueden afectar de manera directa la comunicación mediante señales acústicas y el comportamiento de muchas especies de animales. Entre las zonas afectadas por el ruido antrópico en ecosistemas terrestres se destacan los sitios que se encuentran asociados a las principales vías de comunicación y áreas urbanizadas, tales como rutas, autopistas, ferrocarriles y ciudades (Forman 2000; Barber et al. 2010). El ruido del tráfico vehicular en rutas es una de las fuentes más importantes de contaminación acústica que causa no sólo una alteración de la transmisión de la señal sino también una amenaza para la salud que podría reducir la supervivencia de los individuos (Troianowski et al. 2017). A menudo, es común encontrar especies de anuros utilizando sitios reproductivos asociados a las rutas y otras vías de comunicación. Este hecho podría ser explicado por una parte, por la capacidad de

los anuros, como otros grupos animales, de utilizar diferentes estrategias para hacer frente a condiciones acústicamente desfavorables. Sin embargo, otra explicación posible es la disminución de cuerpos de agua debido a la modificación del paisaje asociado a las vías de comunicación (agroecosistemas, áreas urbanizadas e industriales, etc.). Este hecho, provoca que las depresiones topográficas comúnmente encontradas al margen de las rutas, se conviertan a menudo en los únicos ambientes acuáticos disponibles para la reproducción de los anfibios (**Figura 3.5**).



**Figura 3.5:** Cuerpos de agua cercanos a vías de comunicación importantes, comúnmente utilizados por los anuros como sitios reproductivos. Imágenes de Pablo R. Grenat.

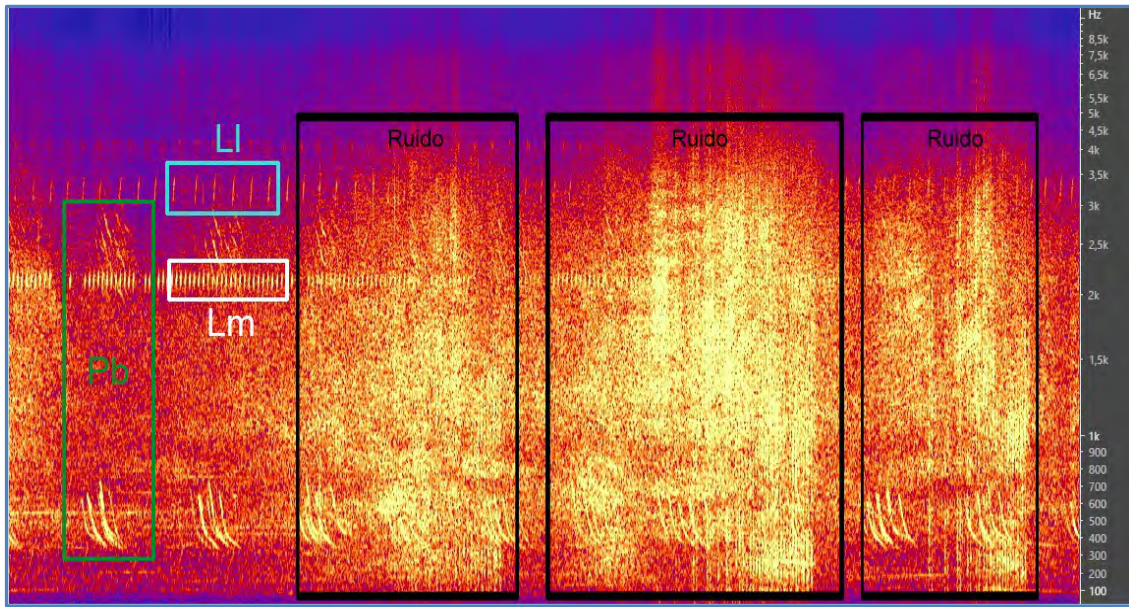
Para que un individuo receptor responda a una señal, en un ambiente con ruido de fondo, el sonido debe ser detectable, por lo cual muchas especies animales han modificado sus señales específicas en relación al hábitat en el que viven, compensando los altos niveles de ruido antrópico (ej., Slabbekoorn y Peet 2003; Foote et al. 2004; Brumm y Slabbekoorn 2005; Lengagne 2008; Parris et al. 2009; Grenat et al. 2019). En consecuencia, las vocalizaciones están adaptadas a la estructura y a las características acústicas del entorno local del organismo. Así, si el ruido del tráfico enmascarara estas comunicaciones, una variedad de ajustes puede ser hecha a las vocalizaciones para superar esta interferencia acústica. Por ello, los mecanismos para evitar las interferencias serían adaptativos (Schwartz

2001; Tarano 2002). Si esto resulta imposible para una especie o individuo, la única alternativa es evitar el hábitat que contiene el ruido antrópico, modificando así la distribución y ecología de las especies.

Varios autores han demostrado variaciones en el canto de algunas especies de anfibios en respuesta al ruido de fondo (ej., Warren et al. 2006; Bee y Swanson 2007; Parris et al. 2009; Cunnington y Fahrig 2010; Grenat et al. 2019). Una modificación observada en animales expuestos a ruido de tráfico vehicular es la variación de la frecuencia del canto. Sin embargo, en anuros esta no es una regla general (Roca et al. 2016). Debido a que los anuros no tienen cantos aprendidos, cambios significativos en la frecuencia podrían tardar muchas generaciones en manifestarse a niveles de población (Parris et al. 2009). La exposición a largo plazo para múltiples generaciones de una especie a un ambiente naturalmente ruidoso, como los coros co- y heteroespecíficos, podrían mejorar los mecanismos para disminuir las interferencias entre las señales y el ruido ambiental (Lengagne 2008). Sin embargo, el coro coespecífico y los ruidos antrópicos difieren en su estructura espectral. Mientras que los coros tienen un rango de frecuencia estrecho, el ruido de tráfico vehicular, por ejemplo, es variable y se compone principalmente de bajas frecuencias (<2000 Hz), aunque muestra picos espectrales por encima de los 3000 Hz (Michelli 2019), solapándose frecuentemente con las propiedades espectrales promedio de muchas especies de anuros (**Figura 3.6**). Además, en muchos casos, el aumento del tono del canto puede no ser una adaptación para reducir el enmascaramiento de la señal sino un efecto secundario fisiológico de cantar a altas amplitudes (Nemeth y Brumm 2010). Esto puede obedecer al denominado **efecto Lombard** con el cual los anuros, como muchos otros animales, aumentan la amplitud de sus vocalizaciones en respuesta a un aumento en el ruido de fondo (Nemeth y Brumm 2010).

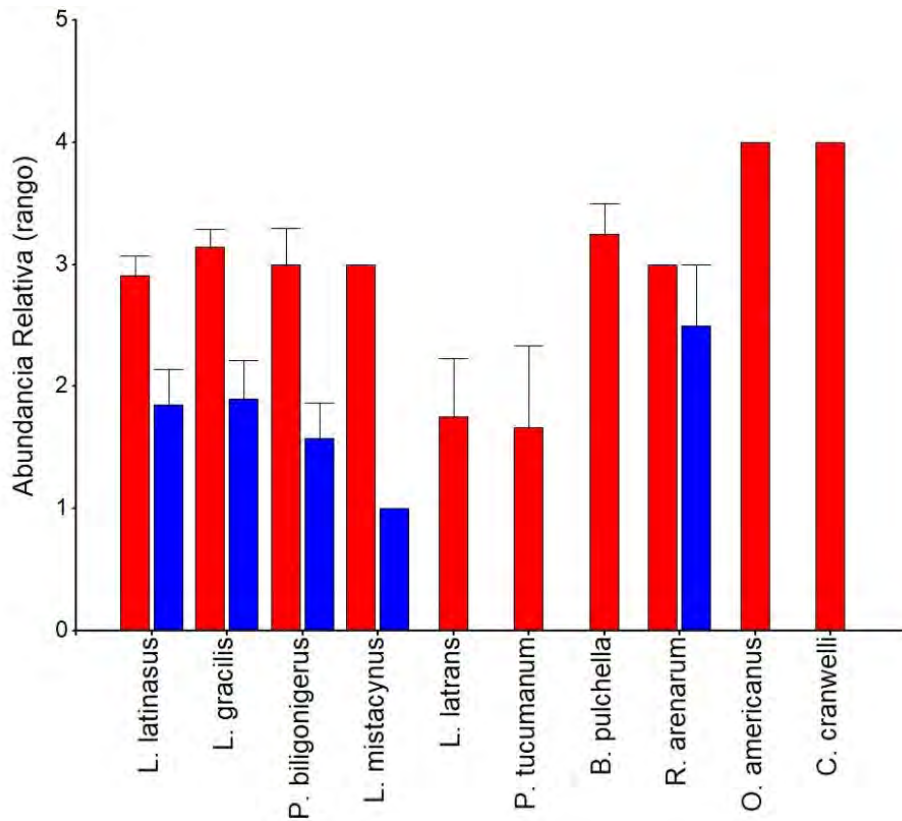
Por otra parte, algunas estrategias de reducción del efecto-ruta podrían estar basadas en la elección de los sitios de reproducción, relacionado a la distancia a las fuentes de ruido, la presencia de barreras atenuando la perturbación sonora y la utilización diferencial de los microhábitats de canto, entre otras (Eigenbrod et al. 2009; Michelli 2019; **Figura 3.7**).





**Figura 3.6:** Espectrograma mostrando la superposición de los rangos de frecuencia (Hz) del ruido de tráfico vehicular con la frecuencia de las vocalizaciones de tres especies de anuros. Las áreas más brillantes representan mayores niveles de energía o intensidad (amplitud). Pb: *Physalaemus biligonigerus*; Ll: *Leptodactylus latinasus*; Lm: *L. mistacynus*. Imagen de Pablo R. Grenat.

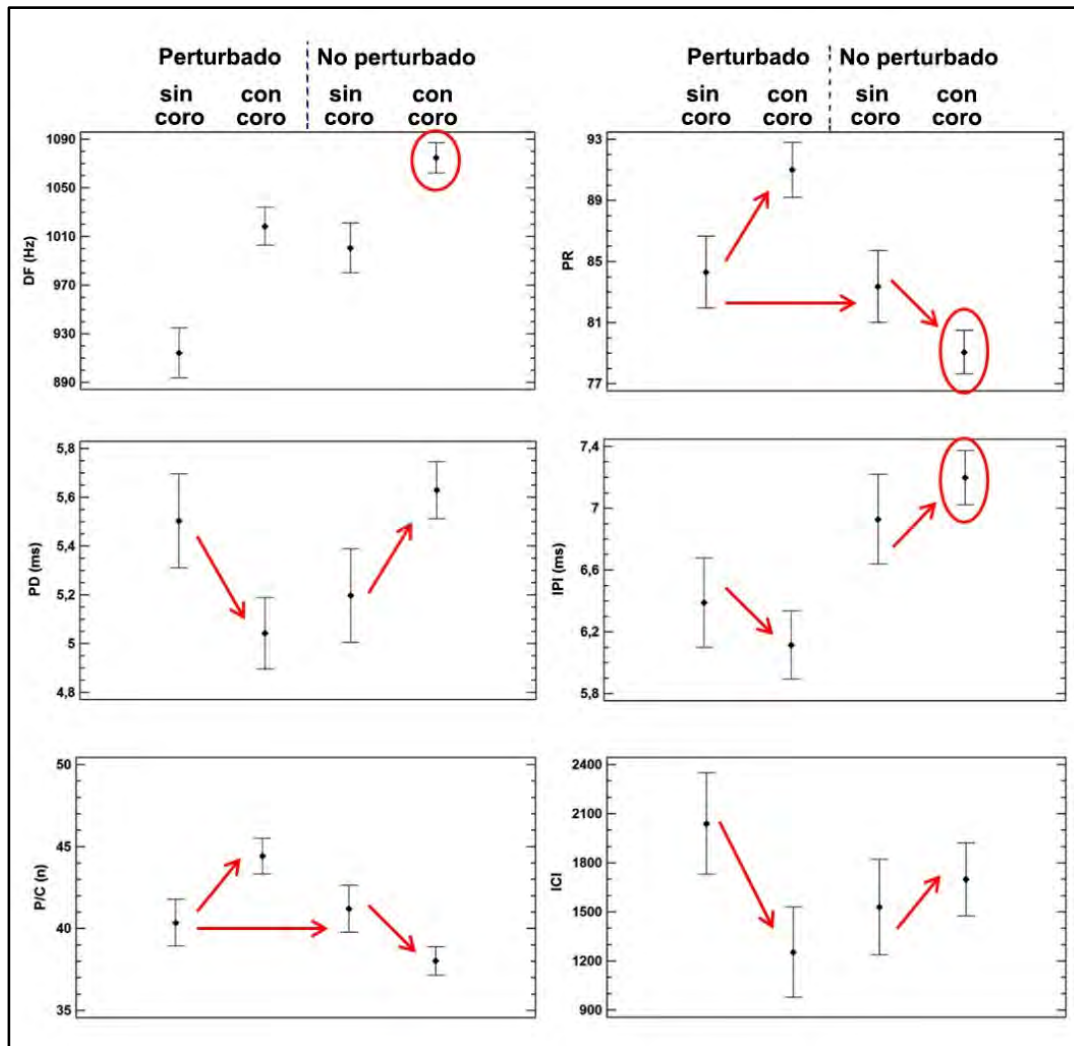
Es necesario tener en cuenta que la interferencia en las proximidades de las rutas, denominada por Forman y Alexander (1988) “zona de efecto-ruta (*road-effect zone*; área adyacente a los caminos donde se pueden distinguir uno o más efectos ecológicos directos de las rutas)”, ocupa más superficie que la de la ruta misma y sus banquetas, extendiéndose en algunos casos hasta 1km (Forman y Deblinger 2000). En este sentido, Michelli (2019), obtuvo resultados que muestran que a pesar de que la fuente de perturbación sea la misma (rutas), la estructura del perfil de ruido y el grado en la que se propaga y es percibido el ruido en los sitios de reproducción de los anuros depende de un conjunto de variables propias de cada hábitat (índice de tráfico vehicular, variación diaria, distancia a la fuente de ruido, presencia de barreras atenuadoras, variables estructurales de los sitios, etc.) que deberían ser consideradas al realizar estudios que evalúen las respuestas de los individuos a este tipo de contaminación.



**Figura 3.7:** Riqueza y abundancia de especies de anuros acústicamente activas en sitios asociados a rutas con diferentes índices de tráfico vehicular: 3000-4000 vehículos/día (rojo); 10000-15000 v/d (azul). Rangos: 1= $\leq$ 5 ind.; 2=5-10 ind.; 3= $\geq$ 10 ind.; 4= $\geq$ 20 ind. Extraído de Michelli (2019).

Además, las especies no solo están expuestas a una única fuente de ruido. Grenat et al. (2019) aportan datos sobre un efecto aditivo en la especie *Odontophrynus americanus*, cuando se combinan perturbaciones acústicas antrópicas (tráfico vehicular) y bióticas (coros coespecíficos), con machos modificando un mayor número de propiedades hacia valores extremos y en dirección inversa, incluso en propiedades relacionadas directamente con el reconocimiento de especie (tasa de pulsos, duración e intervalo entre pulsos; **Figura 3.8;**). Bajo un efecto combinado de ruido, los individuos presentan bajos valores de tasa de pulsos, que difieren de los valores promedio reportados para la especie (Grenat et al. 2017). Si los cambios en estos rasgos son inmediatos o a

corto plazo, las hembras podrían fallar no sólo en la detección de la calidad de los machos, sino también en la identificación de los individuos coespecíficos.



**Figura 3.8:** Comparación de las propiedades acústicas de machos de *Odontophrynus americanus* en diferentes escenarios acústicos. Se resaltan las variaciones en las propiedades del canto y la dirección en la que varían. DF: Frecuencia dominante; PR: Tasa de pulsos; PD: Duración del pulso; IPI: Intervalo interpulso; P/C: Pulsos/canto; ICI: Intervalo intercanto (*Imagen de Pablo R. Grenat*).

## 3.4- EVOLUCIÓN DE LAS SEÑALES EN ANUROS

### 3.4.1- Variabilidad y función de las propiedades acústicas

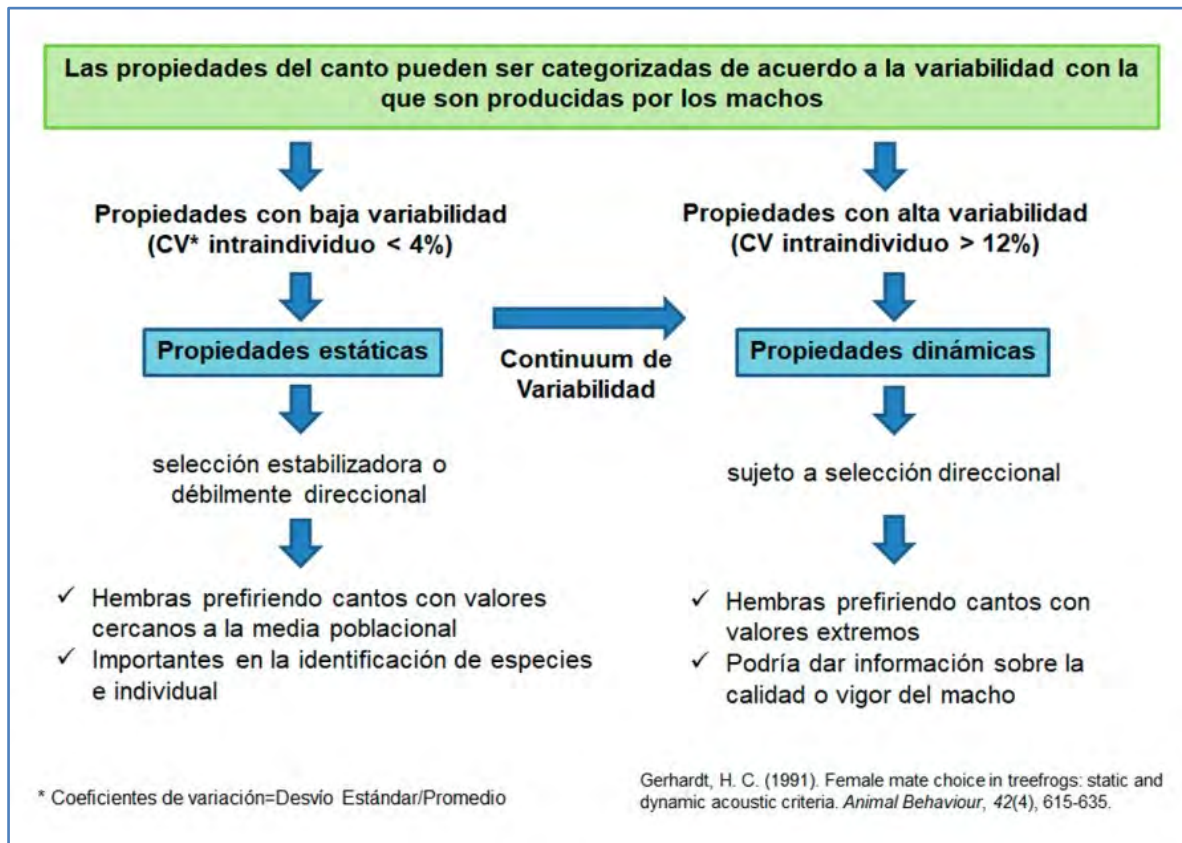
Entre los temas de mayor interés abordados por los etólogos se encuentra, sin dudas, el estudio de la evolución de los mecanismos de reconocimiento específico, debido a su importancia en los procesos de especiación y selección sexual (Ryan y Getz 2000). En la mayoría de las especies, los machos compiten por las oportunidades de apareamiento, y la comunicación juega un rol central en esta competencia (Kime et al. 2004). Como se trató largamente en los capítulos anteriores, la comunicación animal se logra a través de señales estereotipadas, que pueden transmitir información compleja a un receptor en relación con uno o más atributos del remitente (Hebets y Papaj 2005).

Los anfibios anuros han sido y siguen siendo de gran importancia como organismos modelo para la comprensión de los mecanismos y la evolución de la comunicación acústica y su función en el comportamiento social de los animales (Ryan 2001; Gerhardt y Huber 2002). Aunque el canto de advertencia ha sido considerado a menudo como una única unidad de información, los cantos no necesariamente evolucionan de manera unitaria. Las diferentes propiedades acústicas de los cantos se encuentran bajo diferentes restricciones y presiones selectivas, y podrían evolucionar a ritmos diferentes (Cocroft y Ryan 1995). Las propiedades del canto varían dentro de los individuos a lo largo de un amplio continuo que fue categorizado por Gerhardt (1991), utilizando coeficientes de variación intraindividuales, en *propiedades estáticas*, bajo restricciones morfológicas o morfo-fisiológicas, y *propiedades dinámicas*, bajo restricciones energéticas; **Cuadro 3.4**). De acuerdo a lo que han postulado varios autores, los rasgos estáticos podrían evolucionar bajo selección estabilizadora o direccional débil, debido a que juegan un papel importante en el reconocimiento de las especies, mientras que los rasgos dinámicos pueden haber evolucionado bajo los efectos de una fuerte selección direccional, debido a su mayor potencial para transmitir información sobre la condición de los machos y, por tanto, podrían

desempeñar un papel importante en la elección de pareja (**Cuadro 3.4**; Gerhardt 1991; Gerhardt y Huber 2002). De este modo, las propiedades estáticas y dinámicas tienen el potencial de codificar diferentes tipos de información biológicamente significativa: las propiedades estáticas podrían codificar la identidad de especies, poblaciones o incluso individuos, mientras que las propiedades dinámicas podrían transmitir información sobre la calidad de la pareja (Gerhardt 1992). Sin embargo, la clasificación estática o dinámica para una misma propiedad varía considerablemente entre las especies.

A partir de la teoría de la información se conoce que mientras más fuertes sean las restricciones sobre una propiedad de una señal, mayor será la redundancia de la información que puede ser transmitida y más bajo el riesgo de transmisión de errores (Nauta 1972). Si esta regla general resulta cierta también en los sistemas biológicos, las propiedades acústicas con mayores restricciones deberían ser las más adecuadas para transmitir aquellos mensajes cuya interpretación errónea tiene un alto costo en el *fitness*, tanto para los individuos que envían la señal como para los receptores. Además, debido a que el costo energético del canto en muchas especies es demasiado alto, la selección debería favorecer mecanismos para incrementar la eficiencia de la producción y la transmisión del sonido, permitiendo al macho vocalizador conservar las reservas de energía maximizando la transmisión de las señales hacia el receptor, especialmente hacia las hembras (Wells y Schwartz 2007). Las propiedades cuya variación se basa en el cambio de la base morfológica de la producción del canto son, de hecho, más conservadores que los caracteres cuya variación se basa en cambios en el comportamiento y la fisiología de la vocalización (Cocroft y Ryan 1995). En muchas especies se ha comprobado que la tasa de pulsos y la frecuencia dominante serían propiedades estáticas, fuertemente relacionadas al reconocimiento específico (Gerhardt y Huber 2002). Por ejemplo, la producción de la tasa de pulsos involucra una serie de contracciones activas de los músculos laríngeos dilatadores, los cuales están bien adaptados a generar rápidos movimientos con la periodicidad de la tasa de pulsos (Martin y Gans 1972). Si bien la tasa de pulsos está fuertemente influenciada por la temperatura, el tamaño del

músculo laríngeo también influye en los parámetros temporales afectando la fuerza de las contracciones (Giacoma y Castellano 2001). Por esta razón, la tasa de pulsos, se encontraría bajo restricciones morfo-fisiológicas. La heredabilidad de los rasgos morfológicos es generalmente mayor a la de los rasgos comportamentales. Si la expresión de un rasgo etológico es estrictamente dependiente de un carácter morfológico, la heredabilidad del rasgo comportamental bajo restricciones morfológicas (frecuencia dominante; ver sección 3.3.1) o morfo-fisiológicas (tasa de pulsos), tienen mayor heredabilidad que aquellos parámetros bajo limitaciones energéticas, tales como la duración del canto (Giacoma y Castellano 2001).



**Cuadro 3.4:** Resumen de la clasificación de las propiedades acústicas del canto de los anuros propuesta por Gerhardt (1991) (*Imagen de Pablo R. Grenat*).

Por otra parte, las propiedades dinámicas pueden proporcionar información específica a las hembras sobre la inversión energética en el cortejo de sus potenciales parejas (Gerhardt 1991). En consecuencia, los parámetros temporales como la duración del canto y del intervalo intercanto están limitados por la energía que los machos pueden invertir en la señalización y, por lo tanto, podrían servir como un indicador potencial de la condición relativa del macho (Castellano et al. 2002). Se conoce que estas propiedades pueden cambiar drásticamente dentro de unos pocos segundos, generalmente en respuesta al comportamiento de otros individuos o perturbaciones externas (Gerhardt 1991; Castellano et al. 2002).

### **3.4.1- Elección de pareja por parte de las hembras**

Un agente causal de la variación en las señales asociadas al reconocimiento de parejas es la selección sexual (West-Eberhard 1983). En este caso, la variación de las señales refleja las diferencias entre poblaciones en las preferencias de pareja, las cuales pueden tener o no algún significado adaptativo (Gerhardt 1994b). De acuerdo a la clasificación propuesta por Emlen y Oring (1977) muchas especies de anuros tendrían un sistema de apareamiento poligínico por dominancia del macho de tipo *Lek* (Ver **Capítulo 5**). Debido a que en este sistema de apareamiento el número de machos disponibles por hembra es bastante elevado, es la hembra quien toma la iniciativa en la selección de pareja, moviéndose hacia el macho vocalizador (Salthe y Mecham 1974). Las hembras pueden discriminar entre diferentes cantos y elegir a los machos sobre esta base, generando así una selección sexual sobre determinados atributos del canto.

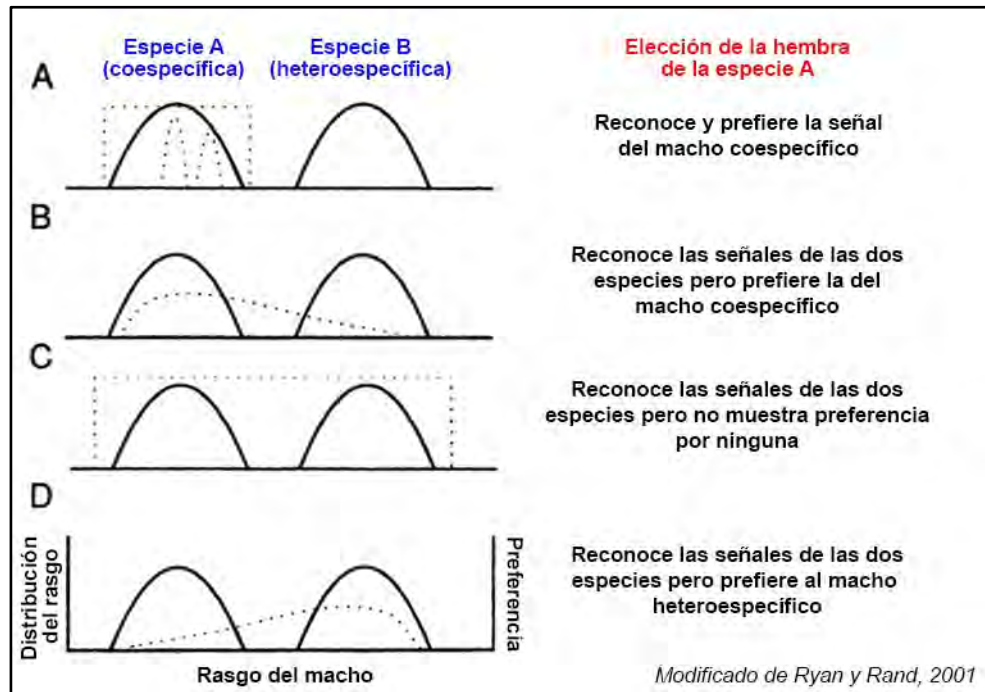
Gerhardt (1991) sugiere que en muchas especies, el rango típicamente estrecho de las propiedades estáticas (por ejemplo, la tasa de pulsos) dentro de una población es mantenido por la elección de las hembras. De esta manera, el reconocimiento coespecífico y la preferencia de pareja resultan de la interacción entre la variación de los machos y las preferencias de las hembras. Esta interacción puede causar apareamiento no-aleatorio o selectivo, tanto entre, como

dentro de la especie (Ryan 1990).

Debido a que la elección de pareja por parte de las hembras en los anuros se basa generalmente en las señales de cortejo emitidas por los machos, para entender cómo actúa la selección sexual es importante entender cómo las hembras perciben y reaccionan a la variación de la señal (Ryan y Rand 2003). Las hembras de muchas especies de anuros responden de manera fiable a experiencias de fonotaxis, mediante reproducciones de cantos de advertencia pregrabados o a sonidos sintéticos contruidos a partir de señales naturales (Gerhardt 1994a). Estos experimentos han ayudado a identificar las propiedades acústicas relevantes de las señales, necesarias para atraer a las hembras receptivas para el apareamiento y a determinar los rangos de valores más efectivos de estas propiedades (Gerhardt y Bee 2007). Ryan y Rand (1993, 2001) analizaron en base a diferentes experiencias de fonotaxis los posibles patrones que pueden surgir a partir de la elección por parte de la hembra sobre estímulos coespecíficos y heteroespecíficos, utilizando especies cercanamente relacionadas. Estos autores realizaron experiencias de fonotaxis para determinar si había reconocimiento de la señal, es decir si existía algún tipo de respuesta hacia la señal emitida, y si las hembras discriminaban entre señales, prefiriendo una señal por sobre la otra. Estos autores sugirieron cuatro patrones de reconocimiento y discriminación de señales que categorizaron desde un menor a un mayor efecto del canto heteroespecífico sobre la elección de la hembra (**Figura 3.9**). La situación que se asume podría ocurrir más comúnmente, es que solo la señal coespecífica fuera reconocida (**Figura 3.9A**). El patrón que podría ser considerado como la próxima alternativa más probable es aquel donde las hembras reconocen ambas señales, co- y heteroespecíficas, como apropiadas pero prefieren la señal emitida por sus coespecíficos (**Figura 3.9B**). Una alternativa menos probable es cuando las hembras, erróneamente, reconocen ambas señales como indicadoras de parejas apropiadas y no discriminan entre estas dos señales (**Figura 3.9C**). El escenario menos probable resulta cuando la hembra reconoce ambas señales como apropiadas y prefiere la señal heteroespecífica (**Figura 3.9D**). Si bien los patrones propuestos no agotan todas las posibles interacciones, representan



seguramente los casos más probables (Ryan y Rand 2001).



**Figura 3.9:** Posibles patrones de reconocimiento de señales y discriminación por parte de las hembras ante la presencia de estímulos coespecíficos y heteroespecíficos. Las líneas sólidas muestran la distribución de un determinado rasgo del canto de los machos de dos especies cercanamente relacionadas (“A” y “B”), y las líneas punteadas muestran la función de preferencia de las hembras de la especie “A” la cual podría resultar en uno de los cuatro patrones (A-D) propuestos. Extraído y modificado de Ryan y Rand (2001).

El sistema sensorial de la hembra está selectivamente sintonizado a un cierto rango de valores de cada característica del canto, y aquellos cantos que proporcionan la mayor estimulación sensorial son más propensos a provocar fonotaxis. A menudo los tipos de características que distinguen a las especies estrechamente relacionadas entre sí, en particular diferencias de frecuencia y características temporales finas como la tasa de pulsos, tienden a estar sujetos a una selección estabilizadora. Es decir, las hembras generalmente muestran preferencias por los valores medios de estos rasgos sobre los valores extremos.

Estos generalmente son propiedades acústicas estáticas que exhiben relativamente poca variación dentro y entre machos coespecíficos en un coro (Gerhardt 1991, 1994a; Castellano y Giacoma 1998). Por el contrario, las hembras a menudo muestran preferencias direccionales por propiedades temporales dinámicas (*gross-temporal properties*) como la intensidad del canto, la tasa de cantos o la duración del canto. Todas estas propiedades son bastante variables dentro y entre individuos y están sujetos a selección sexual. El resultado neto de las hembras mostrando preferencias por valores promedio de algunos rasgos del canto y para valores extremos de otros es que normalmente eligen machos de la misma especie. Dentro de ese subconjunto de machos en un coro mixto, a menudo prefieren individuos que invierten un esfuerzo considerable en la producción de cantos.

# CAPÍTULO 4

## CONFLICTO SEXUAL

### *Prólogo*

Procedo de una generación que resumía las máximas de la vida en forma de refranes, los cuales se transmitían de una generación a otra con la esperanza que, al menos aquellos preceptos encerrados en ellos, lograran asentarse en la conciencia de los futuros adultos.

Al caso me vienen a la memoria algunos referidos a la ambición, tales como "El que mucho abarca poco aprieta", "Quien todo lo quiere, todo lo pierde", y sus versiones más prosaicas tales como, "no todo se puede en la vida", o "no se puede tener el chancho, los veinte y la máquina de hacer chorizos". Fuera cual fuese el aplicado en la ocasión, a uno finalmente le quedaba la idea de que quien intentase hacerse con todo, con suerte se quedaba con un poco de poco, o en el peor de los casos, con nada de nada; lo cual daba lugar a la concepción de que en "saber elegir" entre "todo lo posible"

radicaba la clave del éxito. Ahora bien, saber discernir entre varias opciones no es "moco de pavo", sino una acción de gran trascendencia.

Focalizados finalmente en especies de animales vertebrados no humanos, podemos observar que los individuos toman decisiones continuamente. Es muy importante mencionar que en ellas, esto no representa una acción "consciente" en el sentido que alcanza este término en nuestra especie (en la cual la toma de decisiones implica acciones racionales, voluntarias e intencionales a través de un proceso psíquico inobservable de deliberación y decisión), y las consecuencias de optar por una opción modesta, o por el contrario, por otra más ambiciosa que suponga "poner huevos en la mayor cantidad posible de canastas", serán evaluadas a través de la selección natural o la selección sexual.

Por ejemplo, un macho que "decida" ser a la vez un buen competidor con otros individuos coespecíficos de su mismo sexo, alcanzar y mantener una alta jerarquía de dominancia, proteger a su/s pareja/s reproductiva/s, ejercer un esmerado cuidado parental de sus crías, y producir la mayor cantidad posible de descendientes, difícilmente obtenga un buen resultado en el marco de la selección sexual. Por el contrario, en términos de costos y beneficios, esta estrategia de "abarloarlo todo", o de "poner los huevos en

diferentes y variadas canastas", resultará muy costosa en relación a los beneficios obtenidos, ya que la energía invertida en las tres primeras "decisiones" hará mermar la cantidad de descendientes producidos que a su vez lleguen a reproducirse. Ahora, ¿cómo poner a prueba lo recién dicho? Una opción sería estudiar en las generaciones siguientes la proporción de machos en la población que presenten este comportamiento "multi-abarcativo" .....y lo más probable sería que la proporción hallada fuera muy reducida en relación a la proporción de machos que hubiesen optado por "decisiones" más modestas.

Y así llegamos al momento en el cual la "toma de decisiones" representa para el individuo un serio conflicto. Siguiendo con el ejemplo, el macho se enfrentará a "decidir" entre afrontar los costos de alcanzar y mantener una alta jerarquía de dominancia, o aquellos relacionados con el ejercicio del cuidado paternal, porque, y como dijera la escritora canadiense Lucy Montgomery (1874-1942), "todo tiene un precio....".

Ahora bien, ¿cuál constituirá la "mejor decisión"? Esta será aquella que incremente tanto su probabilidad de sobrevivir como de reproducirse (selección natural), o la que aumente su éxito reproductivo aun a expensas de su probabilidad de sobrevivir (selección sexual), respecto a aquellos machos que "optaron" por

otra decisión diferente. Entonces, teniendo en cuenta los costos invertidos y los beneficios obtenidos por los machos de una población, el aumento de la frecuencia de individuos que tomaran la "mejor decisión" evidenciará que esta ha resultado en una estrategia adaptativa para ese sexo.

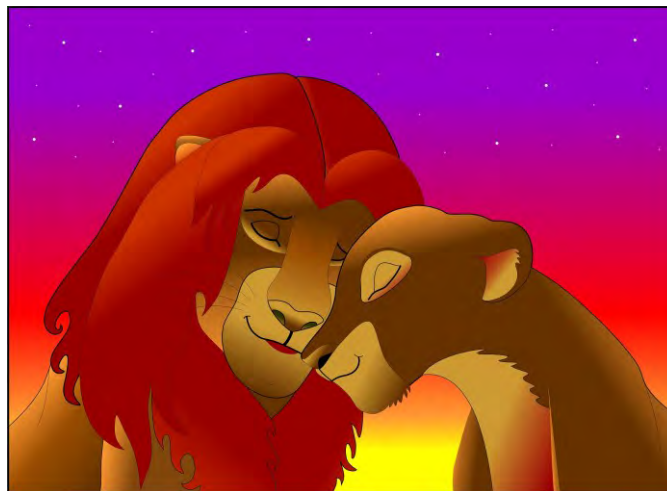
Continuando con el ejemplo, en una población en la cual los recursos necesarios para la crianza óptima de las crías por parte de la madre sean abundantes y se encuentren homogéneamente distribuidos, aquel macho que invirtiera en cuidado parental "descuidaría" su propio éxito reproductivo sin necesidad, ya que, no aprovecharía las oportunidades para lograr nuevos apareamientos con otras hembras de la población, ....o sea, el excesivo e innecesario gasto de inversión paternal no aumentaría el número de sus descendientes, y en consecuencia, difícilmente este comportamiento se vería extendido en la población de machos.

De esta manera, el conflicto sexual es la fuerza conductora de la evolución de las estrategias y los sistemas de apareamiento de las poblaciones.

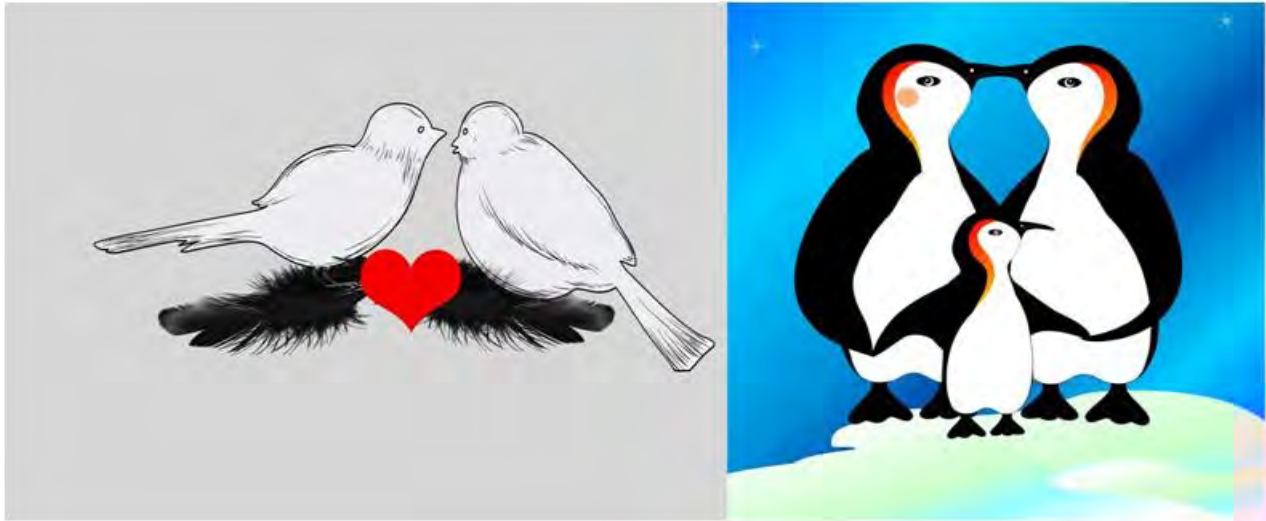
## 4.1- DIFERENTES INTERPRETACIONES DE LOS ROLES SEXUALES

Son pocos los que no hayan visto alguna vez algún largometraje animado producido por la Compañía Walt Disney, tales como “La dama y el vagabundo” (1955), “La noche de las narices frías” (1961) y “Los aristogatos” (1970), entre otros, en los cuales la historia de amor presentaba hembras cuyo principal interés era el cuidado de sus crías, y machos protectores y fieles, que velaban continuamente por el bienestar de su familia (**Figura 4.1**).

Anteriormente, los roles sexuales convencionales implicaban hembras protectoras y cuidadosas de sus crías y machos fuertemente competitivos por el acceso a las hembras. Esto proporcionaba una visión de los apareamientos como una contribución homogénea y cooperativa de los dos progenitores, cuyas estrategias reproductivas eran mutuamente beneficiosas; además, ignoraba los intereses de las hembras, ya que se les atribuía una naturaleza pacífica y un rol pasivo, y cuyo único interés era la adquisición de recursos para ellas y sus crías (Darwin 1871; Huxley 1938) (**Figura 4.2**).



**Figura 4.1:** Imagen de la película animada, “El rey león II”, producida por Walt Disney Feature Animation y distribuida por Walt Disney Pictures. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; extraída de <https://pixabay.com/es/león-leona-el-rey-león-walt-disney-2083279/pixabay.com>.



**Figura 4.2:** Imágenes que representan la visión preponderante hasta el año 1990, en la cual se interpretaban los apareamientos como una contribución homogénea y cooperativa de los dos progenitores, cuyas estrategias reproductivas eran mutuamente beneficiosas. Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencias Creative Commons/Creative Commons CC0. Wikipedia. Free for commercial use. No attribution required; extraídas de pixabay.com. <https://pixabay.com/es/las-aves-corazón-pluma-aves-2417167/>  
<https://pixabay.com/es/pingüino-familia-agua-de-aves-1897057/>

Sin embargo, en las especies de animales silvestre estos roles sexuales son muy difíciles de encontrar; en ellas no se observa que las estrategias reproductivas de machos y hembras sean mutuamente beneficiosas, y que partan de un acuerdo inicial que implique que cada progenitor invierta un porcentaje idéntico en la producción de la progenie (**Figura 4.3**). Así, pese a lo idílico de esas imágenes cinematográficas, debido a que en la naturaleza los apareamientos no implican una contribución homogénea y cooperativa de los dos progenitores, esa visión general debe ser abandonada.





**Figura 4.3:** Conflicto de los roles sexuales: en la naturaleza no existe un acuerdo inicial en el cual cada progenitor invierte un 50% en la producción de la progenie (*en cada cría producida*). En la imagen de la izquierda se observan dos machos de ciervo europeo, o ciervo común (*Cervus elaphus*), invirtiendo su energía en la competencia intrasexual por lograr apareamientos. En la imagen derecha se muestra una hembra de la misma especie, invirtiendo en la alimentación y cuidado de sus crías, luego de haber invertido en la preñez. Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; extraídas de <https://pixabay.com/es/ciervos-dólares-la-vida-silvestre-940500/>, <https://pixabay.com/es/capreolus-capreolus-kitz-silvestres-2549613/>

En la década del 70 surgen discusiones sobre las diferencias en los intereses evolutivos entre los sexos (Trivers 1972; Dawkins 1976; Dawkins y Krebs 1979; Parker 1979), y recién a partir de 1990 las investigaciones sobre el conflicto sexual existente entre machos y hembras reciben una atención significativa. El rol sexual convencional de las hembras, que les atribuía una indiferencia total por sus propios intereses al mismo tiempo que cumplían la función primordial de proteger y cuidar a sus crías, se modifica al de la visión de las hembras como activas participantes en las interacciones sexuales.

Especialmente, desde Parker (1979), los biólogos evolucionistas han identificado numerosos conflictos sexuales sobre patrones de apareamiento, cuidado de los padres e historia de vida (Arnqvist y Rowe 2005).

El conflicto sexual es un conflicto entre los intereses evolutivos de los individuos de los dos sexos. Los sexos pueden tener diferentes rasgos óptimos, pero esto no necesariamente debe implicar que exista un conflicto si este óptimo se puede alcanzar simultáneamente. Por ejemplo, la competencia intrasexual en machos puede conducir a combinaciones de adaptaciones, entre ellas aquellas relacionadas con la búsqueda de pareja, que no afecten necesariamente la aptitud de las hembras (**Figura 4.4**).



**Figura 4.4:** Machos de cabra salvaje de los Alpes (*Capra ibex*) combatiendo por el acceso a hembras (ejemplo de selección sexual intrasexual). Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0.Wikipedia; Extraída de <https://pixabay.com/en/ibex-male-horned-mammal-nature-2462568/>

El conflicto requiere una interacción entre los machos y las hembras (por ejemplo: lograr apareamientos versus brindar cuidado parental), de modo tal que los resultados óptimos para cada sexo no se puedan lograr simultáneamente (por ejemplo: brindar cuidado parental a costa de una disminución del número de apareamientos obtenidos) (Clutton-Brock y Parker 1992; Emlen y Wrege 2004).

El conflicto sexual puede ocurrir sobre todas las fases de la reproducción. Comienza con quién buscará a su pareja sexual (Hammerstein y Parker 1982, 1987), quién procederá a rechazar o aceptar a un compañero potencial (Parker 1979) y, a continuación, abarcará cómo ocurre el apareamiento y cómo la transferencia de gametas. Después del apareamiento, puede haber también un conflicto sobre la posibilidad de que se favorezcan o no apareamientos adicionales con otros individuos (Lessells 1999; 2005; Baer et al. 2001; Fromhage y Schneider 2012). Por último, hay conflicto sobre cuántos hijos se producen, cuándo se producen, y respecto a cuánto invierte cada padre en esos descendientes (Lessells y Parker 1999; Lessells 2006). Así, el conflicto sexual se extiende más allá de los rasgos bajo la selección sexual en un sexo, y de las respuestas por parte del otro sexo en función de sus efectos de esos rasgos seleccionados sobre su propio fitness.

*El conflicto sexual es un concepto mucho más amplio. A pesar del consenso de que el conflicto sexual surge debido a diferencias genéticas entre potenciales parejas, sus definiciones son una confusa mezcla de declaraciones sobre los costos impuestos a un solo individuo durante un encuentro de apareamiento, diferencias en el fitness promedio entre los sexos (o cambios temporales en la aptitud promedio de uno u otro sexo), o la disminución de la aptitud de la población. Para evitar confusiones y remarcar puntos conceptuales proponemos que: los conflictos de interés evolutivo surgen cuando individuos genéticamente diferentes interactúan y las rutas hacia la maximización del propio fitness difieren; existe un conflicto sexual si una "herramienta" hipotética sin costo permite a algunos individuos del sexo A alterar lo que los individuos del sexo B hacen a un costo para B, de manera tal que los individuos del sexo A que posean la "herramienta libre de costo" sean favorecidos selectivamente sobre aquellos individuos de su mismo sexo que no la posean. Lo más obvio sería que los individuos del sexo B podrían cambiar su comportamiento o morfología al interactuar con los individuos que tienen la "herramienta gratis". Por ejemplo, en lugar de que*

*B trate incesantemente de aparearse con A, opta por dejar a A en paz; o B ya no incluye productos químicos en su eyaculación que reducen la probabilidad de sobrevivida de A. (extraído de Kokko y Jennions 2017).*

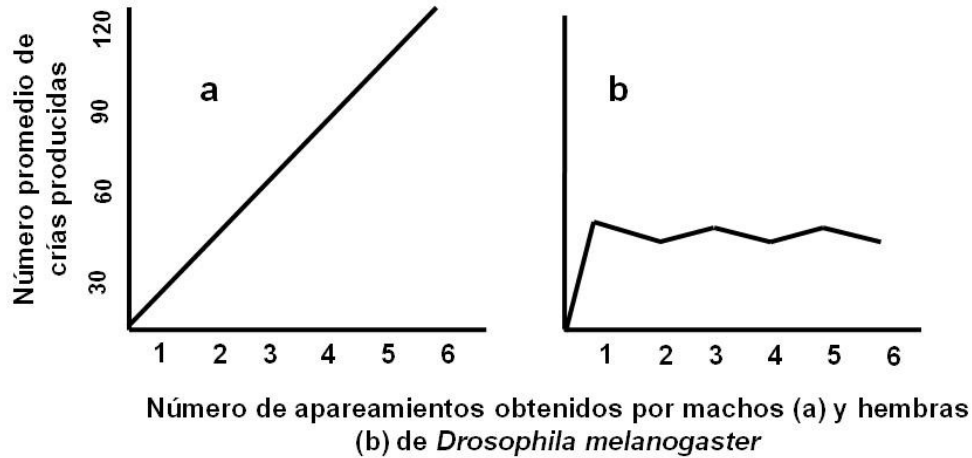
En general, debido a que las hembras son más discriminantes al momento de elegir pareja reproductiva debido a su mayor inversión parental, en varias especies los machos intentan superar esta resistencia de las hembras a través del cortejo u otras estrategias alternativas (Bateman 1948; Trivers 1972; Williams 1975; Thornhill 1976a,b, 1977, 1979, 1980, 1983; Thornhill y Alcock 1983; Waterman 2007). Así, respecto a las decisiones de apareamiento, las hembras tienen mucho más que perder que los machos y por lo tanto tienden a ser más selectivas que estos (Parker 1983). Según Parker (1979) dada una oportunidad de apareamiento, generalmente los machos se favorecerán si copulan y las hembras se beneficiarán si no lo hacen. Una manifestación extrema de este conflicto es la cópula forzada ejemplificada por los insectos mecópteros del género *Panorpa*. Los machos de varias especies de este género logran acceder a una pareja sexual presentándole a la hembras un regalo nupcial que puede consistir en una secreción salival especial (los machos presentan glándulas salivales mucho más grandes que las de las hembras), o en un insecto muerto. Durante la cópula la hembra se alimenta con este regalo y transforma el alimento en huevos. Sin embargo, puede ocurrir a veces que el macho no ofrezca ningún regalo nupcial y fuerce la cópula sujetando a la hembra por sus alas con un órgano abdominal especial en forma de pinza o abrazadera (Thornhill 1976, 1980). La cópula forzada parece ser un caso de conflicto sexual. La hembra pierde porque no obtiene ningún alimento para sus huevos y debe procurárselo por sí misma, mientras que el macho se beneficia porque se evita el costo de encontrar un regalo nupcial. La fuerza de la selección en los machos que presentan la estrategia de obtener apareamientos a través de la violación debe exceder la fuerza de la selección en hembras para prevenirla (Thornhill 1980, 1983). Así, el conflicto sexual representa un gran potencial para generar procesos selectivos, pero no es en sí mismo el propio proceso selectivo. De este modo, las presiones selectivas que genera el

conflicto sexual pueden convertirse en parte, o modificar, la acción de la selección sexual.

## 4.2- ORIGEN DEL CONFLICTO SEXUAL

Entre los factores explicativos del conflicto podemos mencionar la anisogamia y la teoría de la inversión parental. El genetista inglés Angus John Bateman (1919–1996) indicó que la varianza en el éxito reproductivo (ER), o varianza reproductiva, es mucho mayor en machos que en hembras, y ello es consecuencia directa de la anisogamia (**Figura 4.5**). Bateman (1948), indicó que típicamente es la hembra quien realiza la mayor inversión para generar cada descendiente, y atribuyó el origen de esta inversión desigual a las diferencias en las gametas producidas por ambos sexos; mientras que los machos producen abundantes espermatozoides con poco gasto energético, las hembras realizan un inversión mucho mayor en la producción de gametas escasas pero energéticamente costosas. Esto debido a que las gametas femeninas son de mucho mayor tamaño que las masculinas, y poseen suficiente citoplasma como para sobrellevar la fase inicial de la embriogénesis, o incluso permitir la supervivencia y desarrollo del embrión. El paradigma de Bateman considera así a las hembras como el factor limitante de la inversión de los padres, sobre la cual los machos competirán para reproducirse exitosamente. Esto permitiría asumir que esta pronunciada asimetría inicial en la inversión parental pre-apareamiento (óvulos vs espermatozoides) conduciría a una divergencia aún mayor en la inversión parental post-apareamiento (cuidado parental).

### PRINCIPIO DE BATEMAN (1948)



**Figura 4.5:** El principio de Bateman propone que el conflicto sexual tiene su origen en la anisogamia y asume que las diferencias existentes entre sexos derivan de la diferencia entre las gametas de machos y hembras (tamaño/reservas, cantidad, movilidad). En la imagen puede observarse que el número de apareamientos de los machos de *Drosophila melanogaster* se halla directamente relacionado con su éxito reproductivo, mientras que en las hembras de la misma especie, un aumento del número de apareamientos no incide en el número de crías producidas. De este modo, Bateman propone que la inversión en apareamientos (en términos de costos y de beneficios), en la mayoría de las especies, es mayor en machos.

En el **Cuadro 4.1**, se presentan los números aproximados de posibles descendientes, discriminado por sexo, en especies tetrápodos, que reflejan la varianza en el éxito reproductivo entre sexos (varianza reproductiva), y que se desprende del Principio de Bateman. En el Cuadro puede observarse es el éxito reproductivo de los machos es mucho mayor que en hembras, y esto sería consecuencia de la anisogamia.

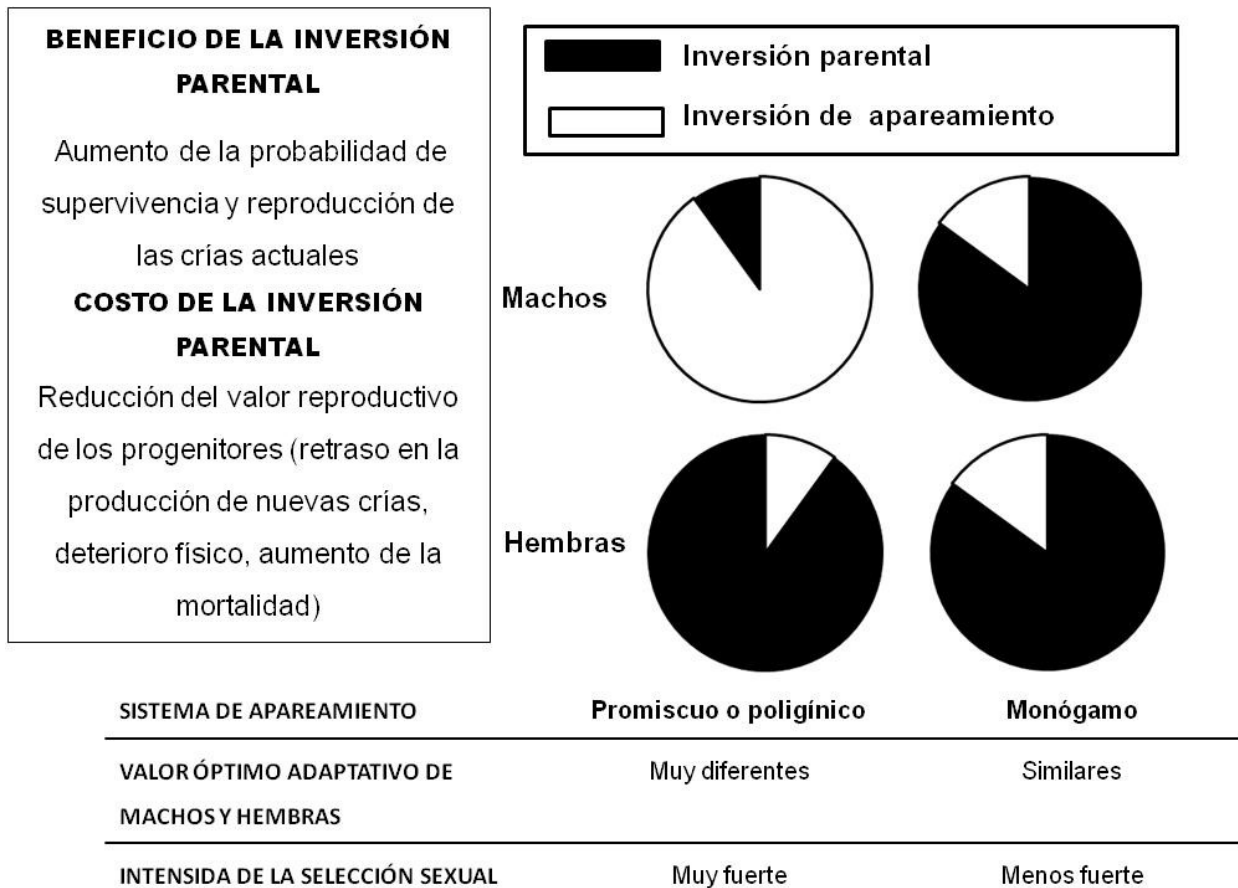
Número aproximado de posibles descendientes en especies tetrápodas,  
discriminado por sexo.

ESPECIE	TASA REPRODUCTIVA POTENCIAL (TRP)	
	MACHO	HEMBRA
Sapo común ( <i>Bufo bufo</i> )	420.000	160.000
Gato doméstico ( <i>Felis silvestris catus</i> )	240	80
Humano ( <i>Homo sapiens</i> )	900	60
Ratón maicero ( <i>Calomys musculus</i> )	450	38
Ciervo canadiense ( <i>Cervus canadensis</i> )	260	13
Elefante marino del Sur ( <i>Mirounga leonina</i> )	300	15

**Cuadro 4.1:** Números aproximados de posibles descendientes, discriminado por sexo, en especies tetrápodas, que reflejan la varianza en el éxito reproductivo entre sexos (varianza reproductiva).

La inversión reproductiva de cada progenitor es la suma de las inversiones (expresadas tanto en tiempo como en energía) depositadas en la producción de todas las crías producidas durante su vida. Robert Trivers (Washington, EEUU, 1943), propuso que el sexo que más invierte en reproducción es el sexo más discriminante en el apareamiento, mientras que el sexo que invierte menos en la descendencia compite por el acceso al que más invierte. En su teoría de la inversión parental (Trivers 1972), indicó que un macho aumentará su éxito reproductivo encontrando y fertilizando el mayor número posible de hembras, mientras que una hembra sólo podrá aumentarlo convirtiendo el alimento en gametas o en crías. Además, este autor aclaró que un macho solo igualará el costo de su inversión parental con el de la hembra, cuando esta inversión sea imprescindible para asegurar su propio éxito reproductivo (**Figura 4.6**). De esto,

Trivers (1972) desprende que la competencia por apareamientos entre miembros del sexo menos inversor (los machos), por el acceso al sexo más inversor (las hembras) es una consecuencia inevitable de la inversión parental diferencial (Figura 4.7).



**Figura 4.6:** Proporción de inversión parental e inversión de apareamiento en relación a diferentes sistemas de apareamiento de las poblaciones.





**Figura 4.7:** Imágenes que sugieren la divergencia en los intereses de machos y hembras. Esta divergencia de intereses, o conflicto sexual, causaría que la selección favoreciera estrategias reproductivas sexo-específicas que maximicen el fitness de un individuo a expensas de su pareja reproductiva. Esta selección sexualmente antagónica puede conducir a conflictos sobre: tiempo y frecuencia de apareamiento, selección de pareja y dedicación de cuidado parental. En la imagen superior se muestra una hembra de papamoscas protegiendo el nido e incubando los huevos; en la imagen del medio se observa una madre amamantando a su ternero; la imagen inferior muestra machos de ciervo peleando por el acceso a hembras. Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; Extraídas de: <https://pixabay.com/es/animal-lago-japón-duna-lago-2914130/>; <https://pixabay.com/en/bird-nest-flycatcher-429331/>; <https://pixabay.com/en/calf-cow-cattle-feeding-suckling-2434425/>; <https://pixabay.com/en/deers-animals-male-horns-fight-206892/>

## CONFLICTO SEXUAL, SELECCIÓN SEXUAL E INVERSIÓN PARENTAL

GRADIENTE DE CONFLICTO EN RELACIÓN AL GRADIENTE DE LA INTENSIDAD DE LA SELECCIÓN SEXUAL	
<p><b>INTERESES MUY SIMILARES ENTRE MACHOS Y HEMBRAS DE UNA POBLACIÓN</b></p> <p>✓Competencia entre machos por el acceso a hembras: leve o ausente. ✓Inversión reproductiva de machos y hembras: muy similar.</p> <p>Es esperable la evolución de la atención de los machos hacia las crías (cuidado paternal), en función que si el padre no colabora en la provisión de recursos para su subsistencia, su propio éxito reproductivo disminuye significativamente.</p>	<p><b>INTERESES MUY DIFERENTES ENTRE MACHOS Y HEMBRAS DE UNA POBLACIÓN</b></p> <p>✓Competencia entre machos por el acceso a hembras: fuerte. ✓Inversión reproductiva de machos y hembras: muy desigual.</p> <p>No es esperable la evolución de la atención de los machos hacia las crías (cuidado paternal), en función que los recursos que el padre debería proveerles a ellas son los que necesitaría consumir para aumentar su competitividad reproductiva.</p>

El conflicto sexual no es equivalente a la selección sexual, sino una forma de conflicto evolutivo que puede, o no, ser generado por selección sexual (Parker 2006). Por ejemplo, la competencia intrasexual en machos podría dar lugar a un conjunto de adaptaciones (por ejemplo, relativas a estrategias de búsqueda de pareja) que no tendrían por qué afectar la aptitud de las hembras.

Según Parker (2006), dependiendo de la forma del conflicto y de cómo se resuelva el conflicto evolutivo, este puede o no dar lugar a un conflicto manifiesto entre ambos sexos, ya que es posible que un determinado sexo gane y el otro pierda, o bien, que ambos logren un compromiso intermedio.

### 4.3- CONFLICTO SEXUAL INTERLOCUS Y CONFLICTO SEXUAL INTRALOCUS

La base genética de la distinción entre conflicto sexual interlocus y conflicto sexual intralocus radica en la ubicación de los alelos antagónicos interactuantes: el conflicto en el que los alelos antagónicos se encuentran en el mismo *loci* se denomina conflicto sexual intralocus, y el conflicto en el que los alelos antagonistas se encuentran en diferentes *loci* en ambos sexos se denomina conflicto sexual interlocus (Chapman et al. 2003; Bonduriansky y Chenowith 2009). El conflicto sexual intralocus ocurre cuando los machos y las hembras sufren diferentes presiones selectivas en el mismo *loci*, lo que resulta en que ambos sexos limitan la evolución del otro sexo. Por el contrario, el conflicto sexual interlocus se produce cuando los machos y las hembras experimentan diferentes presiones selectivas en diferentes *loci*, lo que puede conducir a la coevolución antagonista o agonística (Parker 1979).

El conflicto sexual Interlocus ha sido propuesto como una causa de co-evolución sexualmente agonística. El modelo de co-evolución sexual propuesto es el siguiente: cuando un alelo en un locus en los machos aumenta su aptitud mientras reduce la aptitud de las hembras que interactúan con ellos, en las hembras de la población podría evolucionar una contra-adaptación, o contra-estrategia, para reducir el daño (costo), en un locus diferente. De esta manera, al desarrollar rasgos favorables evolucionados bajo la presión selectiva de la estrategia original de los machos que las perjudicaba directamente, las hembras presentarían una resistencia a la reducción de los costos directos ejercidos por los machos. Para que el conflicto sexual interlocus sea una causa efectiva de co-evolución agonística, el daño inducido por los machos debe superar los beneficios indirectos que las hembras obtienen al interactuar con ellos (Price y Burley 1993; Merila 1997; Rice y Chippindale 2001; Pischedda y Chippindale 2006).

El conflicto sexual de interlocus está potencialmente extendido en todos los taxones. Numerosos estudios experimentales han proporcionado evidencia de conflicto sexual interlocus como una causa legítima de co-evolución agonística

(Bruce 1959, 1960, 1965; Wolff 1998; Eberhard 2002, 2004, 2005, 2006; Wolff y Macdonald 2004. Stewart et al. 2005; Waterman 2007). Por ejemplo, durante los enfrentamientos de competencia intrasexual pre-apareamiento entre machos de la mosca amarilla del estiércol, *Scathophaga stercoraria*, las hembras pueden resultar con lesiones; ahora bien, mientras los machos con un mayor desarrollo de habilidad competitiva aumentan su éxito reproductivo, en las hembras podría evolucionar un conjunto de adaptaciones antagónicas (comportamentales, fisiológicas, etc.), que reducirían las posibilidades de resultar lesionadas, lo cual aumentaría su aptitud (Parker 1979). Así, según este autor, existe un conflicto sexual entre machos y hembras que podría conducir a una "persecución evolutiva irresoluble" cuando un rasgo novedoso en los machos aumenta su capacidad competitiva perjudicando a las hembras.

#### **4.3.1- Conflicto intralocus:**

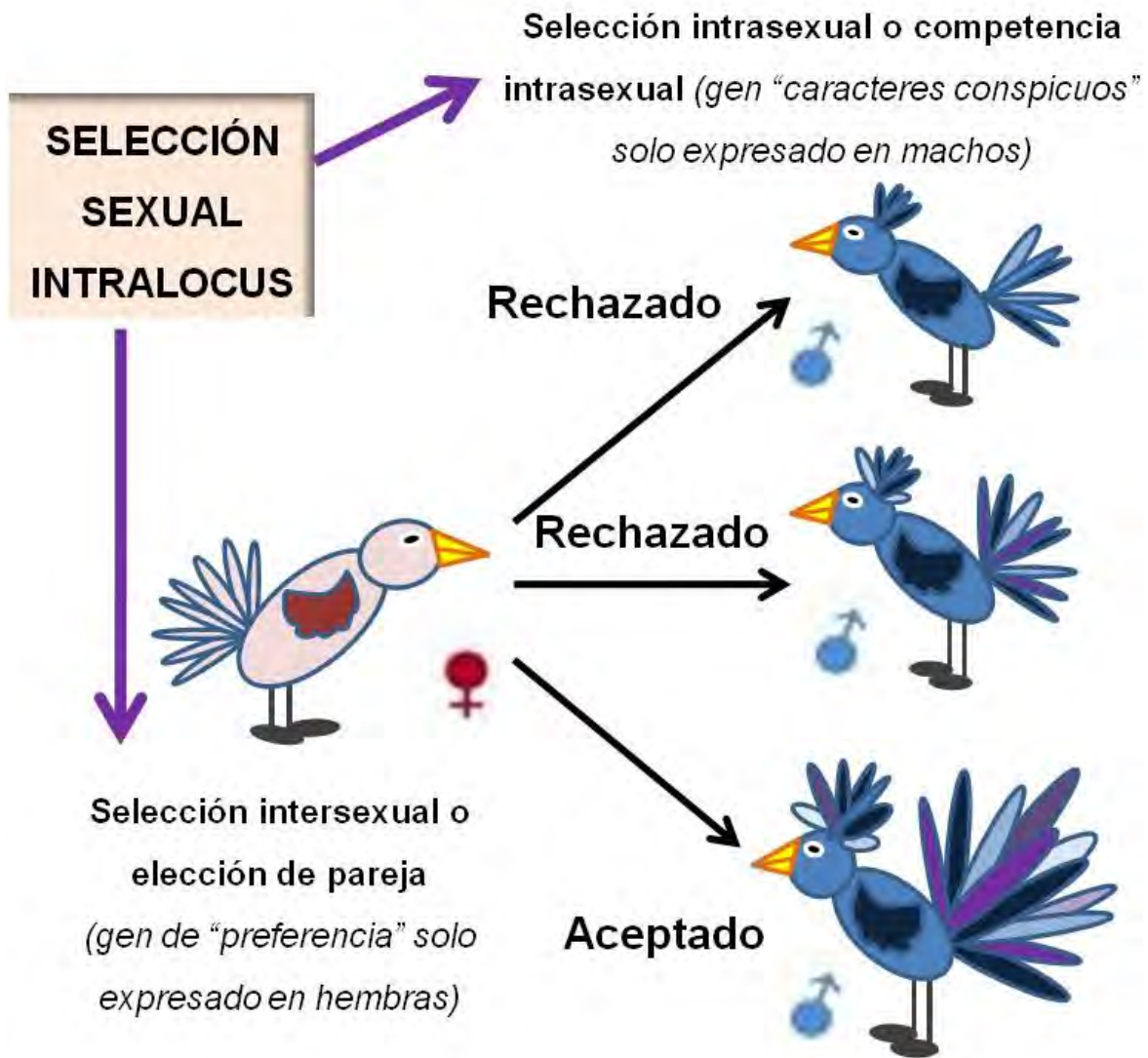
*Las hembras y los machos de muchas especies animales exhiben una sorprendente variedad de dimorfismos sexuales que van desde las diferencias primarias de las gametas y las gónadas, a las diferencias somáticas a menudo vistas en el comportamiento, la morfología y la fisiología. Estas diferencias plantean muchas preguntas sobre cómo estos fenotipos divergentes pueden surgir de un genoma que es ampliamente compartido entre los sexos. La evidencia indica que miles de genes, a través de todas las porciones del genoma, contribuyen a la evolución de fenotipos sexo-específicos a través de la expresión génica sesgada por el sexo (Extraído de Mank 2009).*

El conflicto sexual de Intralocus ocurre cuando los machos y las hembras experimentan diferentes presiones selectivas en el mismo locus, resultando que cualquiera de los dos sexos afecte la evolución del otro sexo (Bonduriansky y Chenoweth 2009).

La variación alélica autosómica en un locus puede afectar un rasgo en ambos sexos. Si un carácter presenta diferentes óptimos en machos y hembras, esto podría conducir inicialmente a la evolución de dimorfismo sexual en la población o la especie inicialmente monomórfica (Parker 2006) **(Figura 4.8)**.

Según este autor, si el locus S determina el tamaño del cuerpo de los individuos, los alelos en S podrían generar un conflicto si los machos y las hembras tuvieran diferentes tamaños óptimos; pero, si la expresión génica de un alelo en S estuviera limitada por el sexo, permitiendo que un tamaño óptimo del cuerpo sea alcanzado en cada uno de ellos, no existiría un conflicto de interés evolutivo entre los fenotipos de los machos y las hembras respecto a ese estado de carácter.

La evolución de dimorfismo sexual a través de este mecanismo estaría reforzada si la expresión de un alelo del locus P, que determinara preferencia por un determinado fenotipo de machos, solo se expresara en hembras. La evidencia indica que el conflicto intralocus puede ser una fuerza importante en la evolución de muchos rasgos fenotípicos asociados directamente con la reproducción. No obstante, esto dependería de la rapidez con que pueda lograrse que la expresión en S y en P estuviera limitada por el sexo (Rice 1984).



**Figura 4.8:** Selección sexual intralocus en la cual la expresión génica se encuentra limitada o ligada a un sexo. (*Imagen de Andrea R. Steinmann*).

#### 4.3.2- Conflicto interlocus:

La aptitud media de cada sexo debería ser igual en aquellas especies de reproducción sexual con una proporción sexual poblacional igual, o muy cercana, a 1,0. Sin embargo, un individuo con un rasgo novedoso que aumentara su aptitud directa en una interacción que involucrase conflicto sexual, disminuirá la aptitud del individuo del sexo opuesto con el cual interactuara. Si este rasgo se propagara

en la población, la contra-selección podría generar cambios de represalia en el otro sexo (Parker 2006).

El conflicto interlocus se trata de un "conflicto de intereses evolutivos" entre individuos de ambos sexos, equivalente al potencial para generar selección sexualmente antagónica (Parker 1979, Rice 1996, 1998; Rice y Holland 1997; Lessells 2006).

El conflicto interlocus puede implicar adaptaciones que surjan a través de la expresión entre *loci*. Para comprender su mecanismo, Parker (2006) nos invita a imaginar dos *loci* sexualmente limitados: M expresado solo en machos y H expresado solo en hembras, donde M determina "en la situación X intenta aparearte", y H, en la misma situación X determina "intenta resistir el apareamiento"; si en la situación X el apareamiento y la resistencia al apareamiento son respuestas respectivamente óptimas en machos y en hembras, habrá un conflicto sexual entre locus: cualquier alelo mutante en M o H que permita el logro libre de costo del resultado óptimo para el macho o la hembra, este se extenderá rápidamente en la población. Así, el conflicto sexual es un potencial para generar procesos selectivos, no el propio proceso selectivo.

De esta manera, el conflicto sexual interlocus, o antagonismo sexual, ocurre cuando los dos sexos tienen estrategias óptimas opuestas en relación con la reproducción, particularmente sobre el modo y la frecuencia del apareamiento (Parker 1979, 2006). Así, el conflicto sexual conducirá potencialmente a una carrera evolutiva armamentista entre ambos sexos. Por ejemplo, los machos pueden beneficiarse al obtener múltiples apareamientos, mientras que los apareamientos múltiples pueden perjudicar a las hembras. Así, este tipo de conflicto requiere de alguna interacción entre machos y hembras (por ejemplo, apareamiento *versus* inversión parental) que genere una limitación respecto al óptimo ideal para cada sexo que no puede lograrse simultáneamente (sólo es posible un resultado) (Parker 2006). En este caso, la aptitud de un individuo se halla en función de su propia estrategia y de la estrategia de su pareja reproductiva. El conflicto sexual interlocus ha sido propuesto por Andrés y Morrow (2003) y Chapman et al. (2003) como fuente originadora de coevolución

sexualmente agonística. Según estos autores, cuando en los machos de una especie un alelo en un locus aumenta su aptitud mientras que reduce la de las hembras que interactúan con ellos, en las hembras evolucionaría una contra-adaptación en un locus diferente para contrarrestar o reducir el perjuicio. En otras palabras, en las hembras evolucionaría una contra-estrategia que conduciría a la reducción de los costos directos de las estrategias surgidas previamente en los machos. El **Cuadro 4.2** presenta un resumen de los conceptos desarrollados hasta el momento.



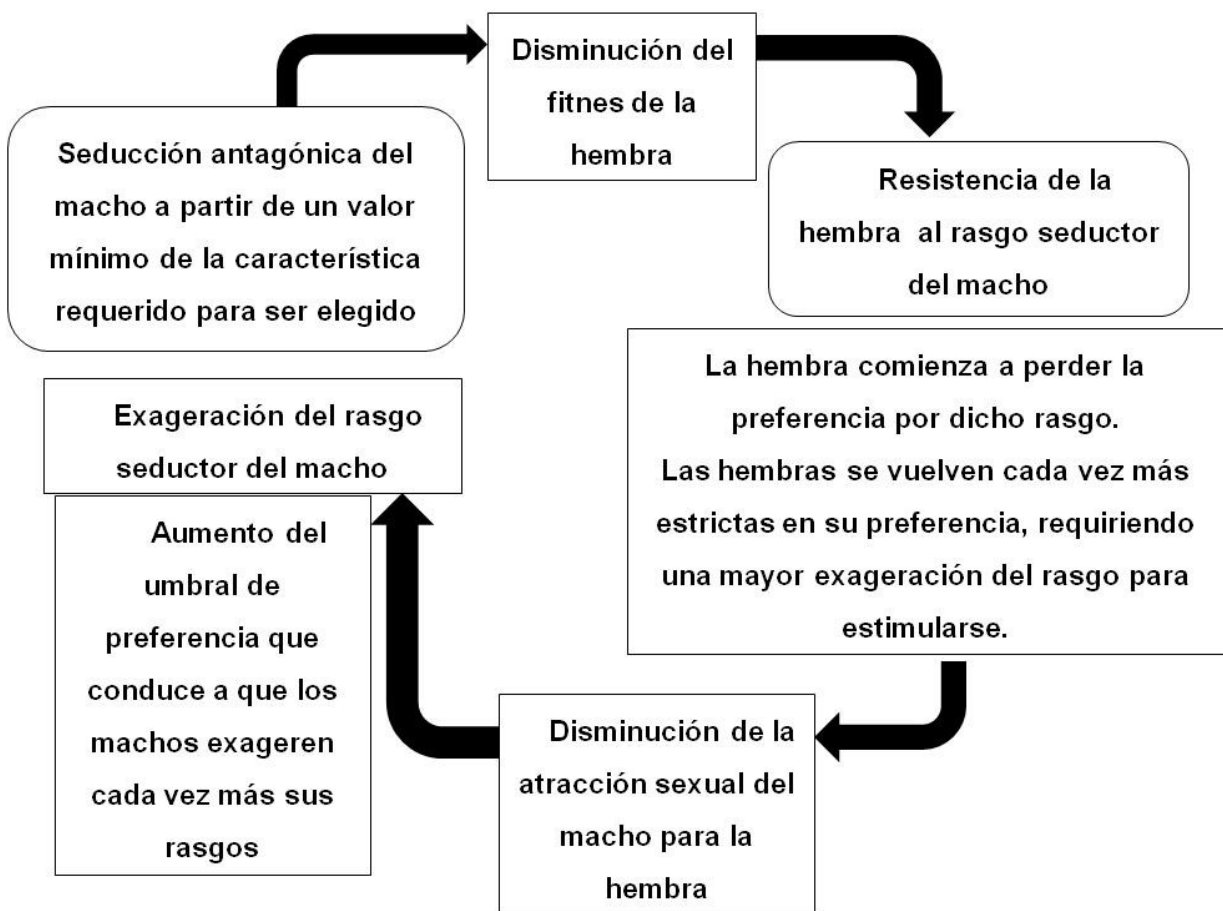
**Cuadro 4.2:** Diferencias en los mecanismos de selección intralocus e interlocus.



El conflicto sexual Interlocus es un tipo de conflicto sexual que se produce a través de la interacción de un conjunto de alelos antagonistas en dos o más *loci* diferentes en machos y hembras, lo que resulta en la desviación de uno o ambos sexos de la óptima de fitness para los rasgos. Este tipo de conflicto sexual implica una carrera armamentista co-evolutiva entre los dos sexos en el que cualquiera de ellos desarrolla un conjunto de adaptaciones antagónicas que son perjudiciales para la aptitud del otro sexo. El conflicto interlocus puede ocurrir sobre aspectos de interacciones macho-hembra tales como: la frecuencia de apareamiento, la fertilización, el esfuerzo relativo de los padres, el comportamiento de reapareamiento de la hembra, la tasa de reproductiva de las hembras, etc. (Andrés y Morrow 2003).

Uno de los modos genéticos de selección de pareja propuesto por Stockley (2003) es el de seducción antagónica o selección por resistencia (*Chase Away Selection*). De acuerdo con Rosenthal y Servedio (1999), el rasgo que incrementa el fitness del macho "sobre-estimularía" a las hembras, induciéndolas a apareamientos inconvenientes para ellas (por ser demasiado frecuentes -*aumento de su tasa de apareamiento por encima de su óptimo*-, por ocurrir fuera del momento o lugar ideal, a través de una alteración hormonal causada por las características físico-químicas del fluido seminal, por toxicidad del fluido seminal, por un aumento de probabilidad de predación y/o parasitismo, por una escasa provisión de beneficios directos, etc.). La clave del proceso radica en que el fitness de las hembras declina cuando se exponen a machos con rasgos realzados que no representan el beneficio que reflejan (las hembras perciben una mejor cualificación del macho de la que realmente este posee); es por eso que el umbral de preferencia de las hembras debería aumentar (la selección favorece la resistencia de la hembra hacia dicho rasgo). Así, a través de esta co-evolución antagónica, este proceso de resistencia conduce a la evolución de rasgos más exagerados en los machos (**Figura 4.9**).

**Figura 4.9: Esquema del modelo de selección sexual por resistencia**



**En pocas palabras.....**

- ✓ El grado de conflicto sexual, o grado de asimetría de intereses, depende de las diferencias en el valor óptimo adaptativo de machos y hembras.
- ✓ La base fundamental del conflicto sexual radica en el potencial que posee uno o ambos miembros de la pareja de beneficiarse a expensas del ER del otro miembro de la pareja.
- ✓ La teoría del conflicto sexual sugiere que los intereses de machos y hembras comúnmente divergen, causando que la selección favorezca

estrategias reproductivas sexo-específicas que maximizan el fitness de un individuo a expensas de su pareja reproductiva.

- ✓ Esta selección sexualmente antagónica puede conducir a conflictos sobre: tiempo y frecuencia de apareamiento, selección de pareja y dedicación de cuidado parental. Por ejemplo, existen asimetrías entre sexos en el costo que supone elegir un compañero inadecuado, y siempre habrá un sexo que pagará más caro el hecho de hacer una mala elección.

#### **4.4- CONTRA-ESTRATEGIAS DE LAS MADRES HACIA POTENCIALES INFANTICIDAS COMO UN EJEMPLO DE CONFLICTO INTERLOCUS**

##### **4.4.1- Valor adaptativo del infanticidio**

Si bien hasta fines de la década de los setenta del siglo pasado el infanticidio era descrito como un comportamiento patológico y no adaptativo, desencadenado por condiciones naturales extremas tales como un alto valor de densidad poblacional, la escasez de recursos limitantes, etc. (Calhoun 1962; Smith 1974; Holmes 1977; Curtin y Dolhinow 1978), actualmente se lo interpreta como una estrategia reproductiva adaptativa.

El infanticidio, o muerte de crías por parte de individuos de la misma especie, es un comportamiento muy frecuente en los mamíferos, especialmente en especies de primates, carnívoros y roedores (Olson 1993; Agoramoorthy y Rudran 1995; Ylönen et al. 1997; Ebensperger y Blumstein 2007; Opperbeck et al. 2012; Lukas y Huchard 2014). El infanticidio cometido por adultos no emparentados con las crías, es una estrategia que habría evolucionado en respuesta a una intensa competencia por recursos (**Figura 4.10**). Mientras que en algunas especies son los machos los que cometen infanticidio, en otras lo son las

hembras. No obstante, independientemente del sexo causante del infanticidio, la exhibición de este comportamiento conduce al aumento de la probabilidad de éxito reproductivo del perpetrador (**Figura 4.10**).

El infanticidio es un ejemplo destacado del conflicto evolutivo entre los intereses reproductivos de machos y hembras, y es ampliamente reconocido como un comportamiento adaptativo porque aumenta la aptitud individual del perpetrador (Hrdy 1979; Parker 2006; Ebensperger y Blumstein 2007). En muchas especies de mamíferos las crías son vulnerables al nacer, requiriendo de un cuidado y una protección intensos y prolongados para asegurar su crecimiento y supervivencia hasta la edad reproductiva, y en la mayoría de las especies, el cuidado parental es ejercido principalmente por las madres (Lonstein y De Vries 2000). Aunque el infanticidio es ampliamente aceptado como un comportamiento adaptativo en ambos sexos (Ebensperger y Blumstein 2007), una de las primeras formas reconocidas de conflicto sexual fue el infanticidio por parte de machos, el cual impone grandes costos al éxito reproductivo de las hembras, mientras que aumenta la aptitud de los machos infanticidas (Palombit 2015).

El infanticidio por parte de machos es habitual en especies que presentan grupos sociales liderados por un adulto dominante quien accede y defiende los recursos limitantes. En estas especies, para aquellos machos que intentan desplazar del grupo al dominante, es mucho menos costoso para ellos mismos eliminar a los individuos juveniles o invadir el sitio ocupado por una madre y sus crías, que enfrentar directamente a un contrincante de mayor jerarquía social. No obstante, una de las primeras y llamativas observaciones realizadas por biólogos que estudiaban el infanticidio, fue que el número total de crías de una población donde se registraba infanticidio por parte de machos era similar a la cantidad de crías de otra población donde esto no ocurría. El infanticidio cometido por los machos ocurre en una gran variedad de taxones de mamíferos (Boggess 1979; Agoramoorthy y Rudran 1995; Agrell et al. 1998; Janson y van Schaik 2000; Ebensperger y Blumstein 2007; Lukas y Huchard 2014).

**COMPETENCIA POR  
RECURSOS LIMITANTES**



Diferentes hipótesis planteadas sobre la evolución del infanticidio como una estrategia adaptativa que aumenta el éxito reproductivo del perpetrador



**Figura 4.10:** Evolución del infanticidio como un mecanismo adaptativo del perpetrador. Para un mayor desarrollo de este tema consultar Steinmann (2015, 2017), y Steinmann y Bonatto (2015).

Cuando a partir de 1980 comenzaron a desarrollarse estudios sistemáticos de infanticidio en poblaciones naturales, se constató que los machos infanticidas preñaban a las madres una vez consumada la muerte de sus crías. De este modo, en poblaciones con individuos infanticidas, si bien la tasa de mortalidad de crías aumentaba, también lo hacía la tasa de preñez. Más aún, un macho que lograba acceder a un grupo social a través del infanticidio lograba engendrar más descendencia que aquellos que inmigraban pacíficamente al grupo.

Así, es fácilmente comprensible que los machos se benefician al matar las crías de una hembra al aumentar las posibilidades de aparearse con ella; más aún, los machos de ciertas especies se benefician doblemente al cometer infanticidio. Por ejemplo, en poblaciones naturales de leones africanos (*Panthera leo*) cuando un macho extraño logra apoderarse de un grupo de hembras anteriormente monopolizadas por un macho dominante cometiendo infanticidio, el perpetrador se garantiza que las hembras rápidamente entren en celo, eliminando además a los potenciales competidores de sus futuras crías.

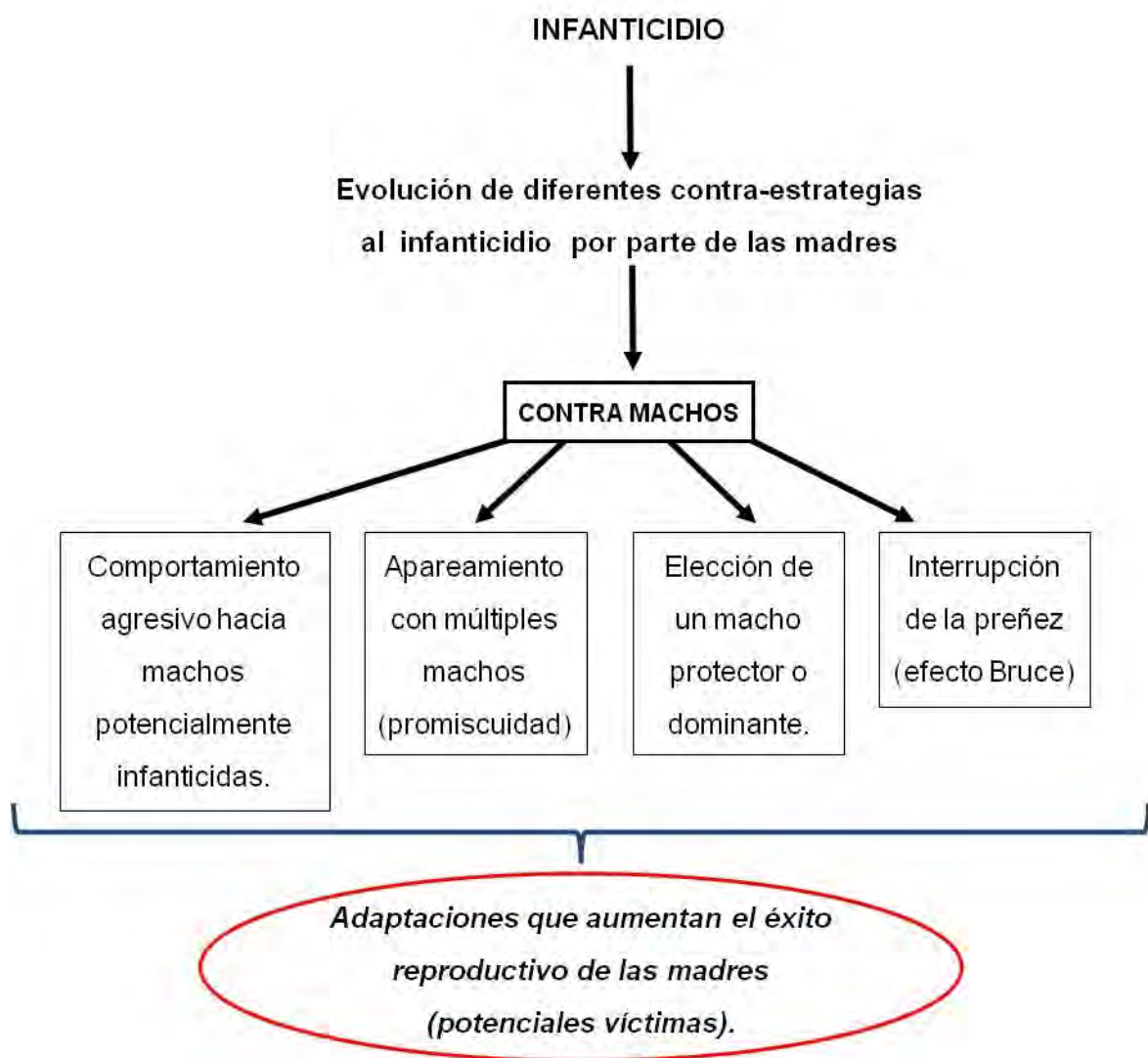
En mamíferos, las hembras maximizan su éxito reproductivo priorizando la supervivencia de sus crías, y los machos lo maximizan encontrando y fertilizando el mayor número posible de hembras diferentes. Estas diferentes estrategias de hembras y machos en la forma de alcanzar su mayor éxito reproductivo se hallan contempladas en la teoría de la inversión parental propuesta por Trivers en el año 1972 (*Ver 2.1- diferentes interpretaciones de los roles sexuales*). De esta manera, es fácil comprender que las hembras se benefician del infanticidio al reducir la competencia con otras hembras por la adquisición de recursos para su propia descendencia, logrando así el acceso a recursos favorables para el cuidado de sus crías hasta el momento del destete (alimento, refugio, etc.).

#### **4.4.2- Evolución de contra-estrategias hacia el infanticidio**

La ocurrencia de comportamiento infanticida condujo a la posterior evolución de contra-estrategias adaptativas hacia el infanticidio (**Figura 4.11 y 4.12**). Si bien estas estrategias contra el infanticidio evolucionaron tanto en madres como en padres de crías víctimas de infanticidio, en este punto se hará especial referencia a aquellas exhibidas por las madres. Dentro de éstas distinguiremos las contra-estrategias hacia el infanticidio cometido por machos (**Figura 4.11**) y aquellas que previenen el infanticidio por parte de hembras (**Figura 4.12**).

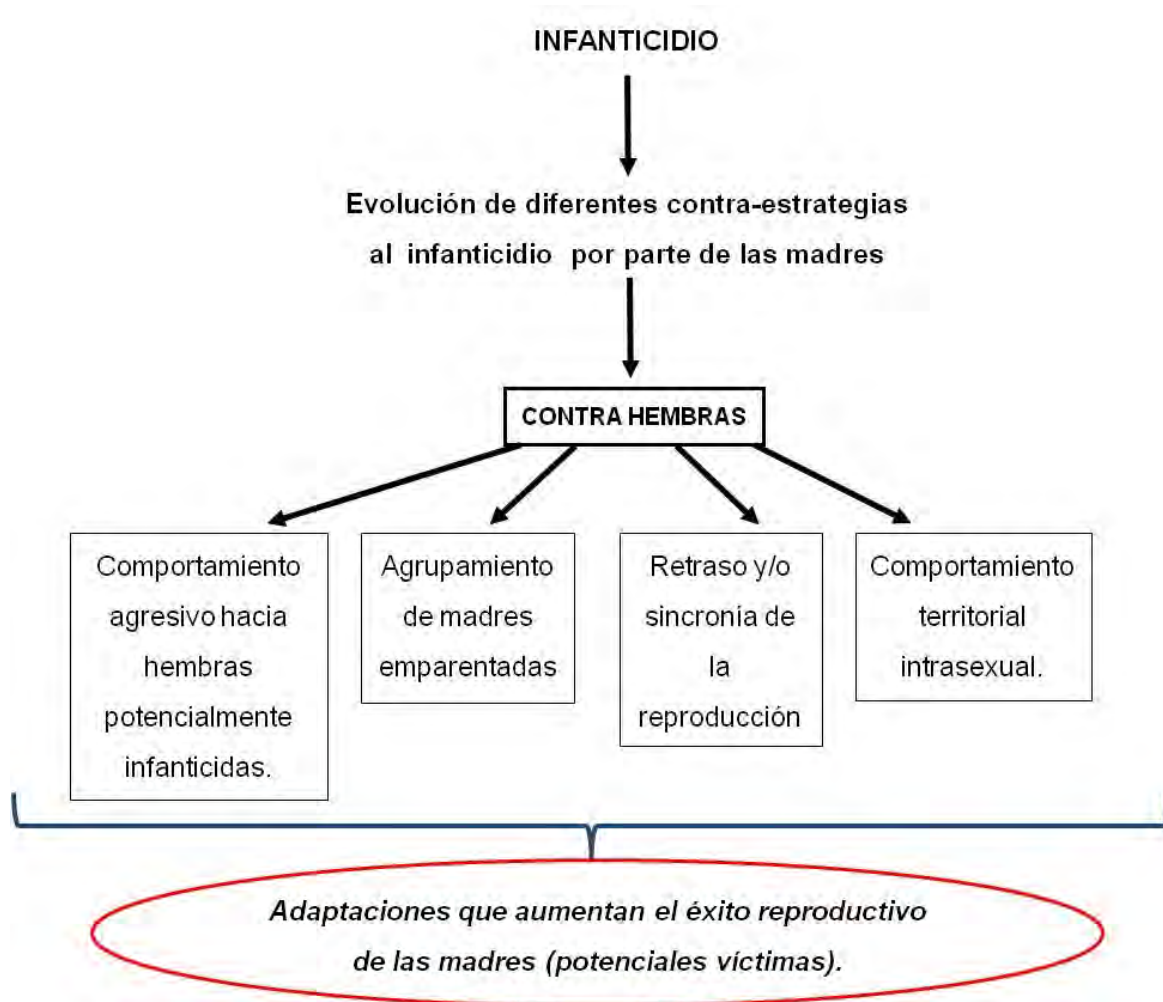
Considerando que el infanticidio es especialmente costoso para las hembras cuya descendencia se ha perdido, este comportamiento debería ser una

fuerza evolutiva suficiente para causar adaptaciones conductuales o fisiológicas en su contra (Agrell et al. 1998; Lukas y Huchard 2014; Palombit 2015). Las contra-estrategias de las hembras pueden incluir respuestas conductuales tales como: el apareamiento con múltiples machos (Agrell et al. 1998; Sommaro et al. 2015); la elección de un macho dominante (Lopuch y Matula 2008); la evitación de machos infanticidas a través de su desplazamiento a otra área sin este tipo de individuos (Ebensperger y Blumstein 2007); el ataque directo dirigido a machos potencialmente perpetradores (Parmigiani et al. 1988, 1994; Agrell et al. 1998; Wolff 1985, 1998; Ylönen y Horne 2002).



**Figura 4.11:** Evolución de contra-estrategias hacia el infanticidio cometido por machos por parte de las madres.

Por otro lado, la interrupción de la preñez, o efecto Bruce, constituye una contraestrategia fisiológica de las hembras, y se ha propuesto en muchas especies de pequeños roedores (Bruce 1960; Ebensperger y Blumstein 2007). Esta estrategia ocurre cuando las hembras preñadas se exponen directamente a un macho desconocido o a su olor, y conduce a la interrupción de la preñez, tanto en etapas tempranas como tardías (Hrdy 1979; Mahady y Wolff 2002; Ylönen y Horne 2002). Sin embargo, de acuerdo con Eccard et al. (2017), aunque el efecto de Bruce causa principalmente una interrupción temprana o tardía del embarazo, también podría resultar en otras consecuencias incluidas bajo un efecto más amplio del efecto Bruce, tal como un retraso en la fecha de nacimiento, entre otras.



**Figura 4.12:** Evolución de contra-estrategias hacia el infanticidio cometido por hembras por parte de las madres.



#### 4.5- Un estudio sobre contra-estrategias de hembras hacia infanticidio por parte machos.

En un estudio realizado por Bonatto y colaboradores, durante los años 2014 y 2015, (próximamente publicado en la Revista Mastozoología Neotropical), se investigó si el comportamiento agresivo de las hembras preñadas del ratón silvestre, *Akodon azarae* (**Figura 4.13**), constituía una estrategia para reducir el riesgo de infanticidio de sus crías próximas a nacer.



**Figura 4.13:** Hembra de *Akodon azarae* (Imagen de María Florencia Bonatto)

En base a la hipótesis de que el comportamiento agresivo de las hembras preñadas de *A. azarae* contra machos desconocidos reduce el riesgo de infanticidio de sus crías por nacer, el objetivo del estudio fue evaluar la predicción de que las hembras preñadas son más agresivas contra los machos que las hembras no preñadas. Por otro lado, debido a que el comportamiento agresivo de las hembras de *A. azarae* hacia machos desconocidos habría evolucionado como una respuesta adaptativa contra el infanticidio, el fundamento de la hipótesis de asimetría de valor propuesta por Maynard Smith y Parker (1976) no se aplicaría en este caso. Por lo tanto, también planteamos la hipótesis de que la agresión de las futuras madres será independiente del período de residencia en su territorio. Por lo tanto, predecimos que las hembras preñadas alojadas en recintos individuales durante un período de residencia más corto invierten el mismo tiempo en

interacciones agresivas hacia los machos desconocidos que las que tuvieron un período de residencia más largo. Además, describimos las respuestas conductuales de los machos contra las hembras preñadas y no preñadas.

La hipótesis del valor asimétrico de los recursos propone que, a menudo, y con menos habilidades de lucha, los residentes de un territorio casi siempre derrotan a los retadores (intrusos o desafiantes); esto, como resultado de su mayor inversión y experiencia local en comparación con los retadores (Maynard-Smith y Parker 1976; Maynard-Smith 1979). Sin embargo, en nuestro estudio asumimos que el comportamiento agresivo de las futuras madres de *A. azarae* ha evolucionado como una adaptación antagónica para evitar el infanticidio por parte de machos, y así, no dependería de su tiempo de residencia. De acuerdo con esto, la duración de la residencia de las hembras preñadas no debería afectar la intensidad de su respuesta conductual, sino solo la presencia de un macho extraño en la vecindad del sitio del nido. De hecho, los resultados mostraron que la duración de la residencia de las hembras preñadas en sus respectivos territorios no afectó su respuesta agresiva hacia los machos intrusos desconocidos.

Para probar las predicciones planteadas, Bonatto registró la respuesta agresiva de hembras preñadas y no preñadas hacia machos intrusos desconocidos en relación con su condición reproductiva y la duración de la residencia en sus respectivos territorios. En el paradigma Residente-Intruso, se permite a un animal establecer un territorio (el residente), posteriormente se coloca a otro animal en el territorio residente y luego se permite que los dos animales interactúen entre sí durante un período de tiempo fijo (Kraak 2012). Considerando el paradigma de residente-intruso, se establecieron diferentes tiempos de residencia tanto en hembras preñadas como no preñadas. En este estudio, a las hembras siempre se les asignó la condición de residente. La distribución de las hembras preñadas entre los diferentes tiempos de residencia en los territorios se realizó teniendo en cuenta la fecha probable del parto.

Para realizar pruebas de comportamiento, se utilizó una arena circular opaca circular de policarbonato (COA), 70 cm de alto (20 cm más alto que el borde

del recinto), 219.8 cm de perímetro y 70 cm de diámetro, con un área de terreno abierto (Bonatto et al. 2013a, b, 2017) (**Figura 4.14**).

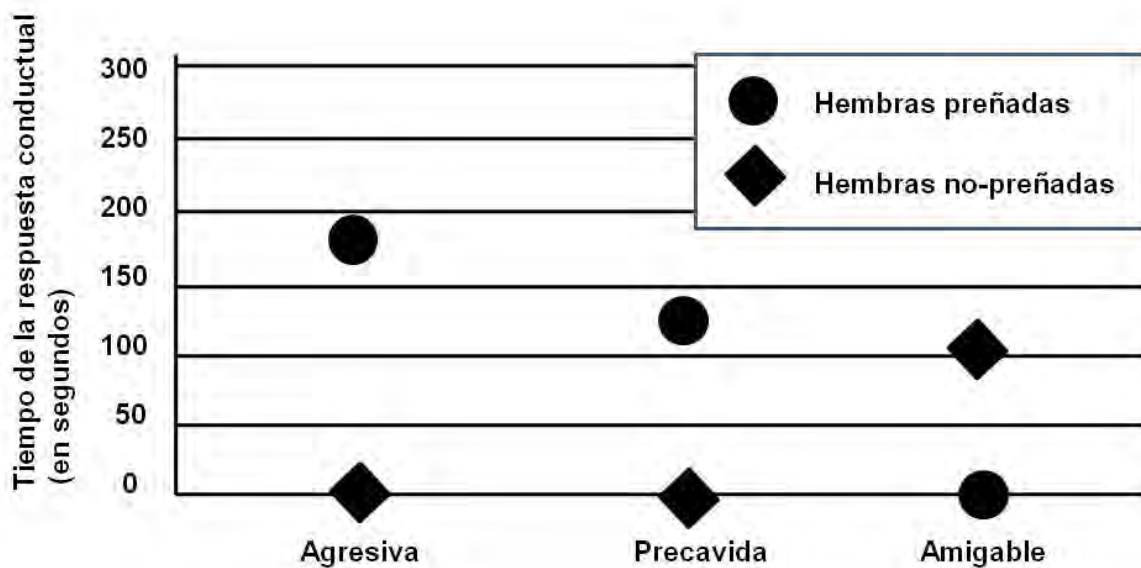


**Figura 4.14:** Arena circular opaca circular de policarbonato (COA).

Esta área abierta permitió a los animales percibir olores específicos. Se colocó una partición opaca removible en el centro del COA al comienzo de cada prueba, y los animales (hembra residente y macho intruso) se colocaron simultáneamente a cada lado de la partición durante un período de aclimatación de 1 minuto. Después de este período, el separador se retiró cuidadosamente para que pudieran ocurrir interacciones entre oponentes, y luego comenzaron las pruebas de comportamiento. Antes del ensayo conductual, para identificar a los oponentes, a uno de ellos se lo marcó en su frente con un marcador de color amarillo inodoro, que no afecta el comportamiento individual en pequeñas especies de roedores (Bonatto 2013; Bonatto et al. 2013a, b, 2017). Las observaciones duraron 5 minutos y se grabaron usando una cámara de video de alta definición instalada sobre un trípode para estabilizar la cámara de video y así evitar imágenes borrosas. Cada comportamiento se midió, por enfrentamiento intersexual y para cada oponente, como la duración (en segundos) de un comportamiento determinado a lo largo de los 5 minutos (300 segundos fue el

valor de duración máxima para un comportamiento dado). Los comportamientos agresivos observados durante los ensayos se describieron según los criterios propuestos por Bonatto et al. (2013a, b, 2017).

Los resultados obtenidos mostraron que las hembras preñadas siempre fueron mucho más agresivas hacia los machos extraños, independientemente de la duración de su residencia en sus respectivos territorios, y que las hembras no preñadas no exhibieron agresividad alguna hacia los machos intrusos a su territorio (**Figura 4.15**).



**Figura 4.15:** Duración promedio de la respuesta conductual de las hembras residentes contra los machos intrusos para cada comportamiento y por condición reproductiva (hembra preñada o no preñada) en enfrentamientos intersexuales de *Akodon azarae*.

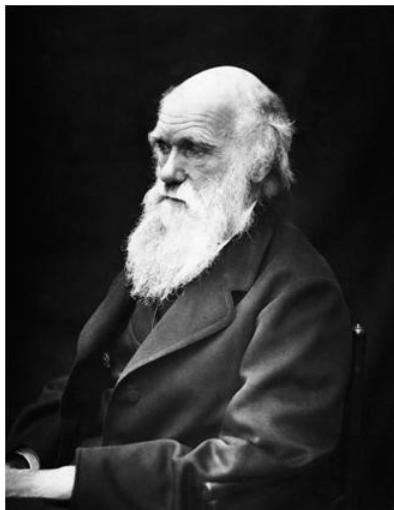
Además, los machos intrusos respondieron con altos valores de comportamiento sumiso ante el despliegue de conductas agresivas exhibidas hacia ellos por parte de las futuras madres. Así, los altos niveles de agresión intersexual por parte de las hembras preñadas de *A. azarae* podría ser el principal mecanismo defensivo para mantener alejados a los potenciales machos infanticidas del sitio del nido. Así, la inversión en el costo de la exhibición de un comportamiento agresivo permitiría reducir el mayor costo aun de perder a sus crías neonatas.

# CAPÍTULO 5

## SELECCIÓN SEXUAL: ELECCIÓN DE PAREJA POR PARTE DE LAS HEMBRAS

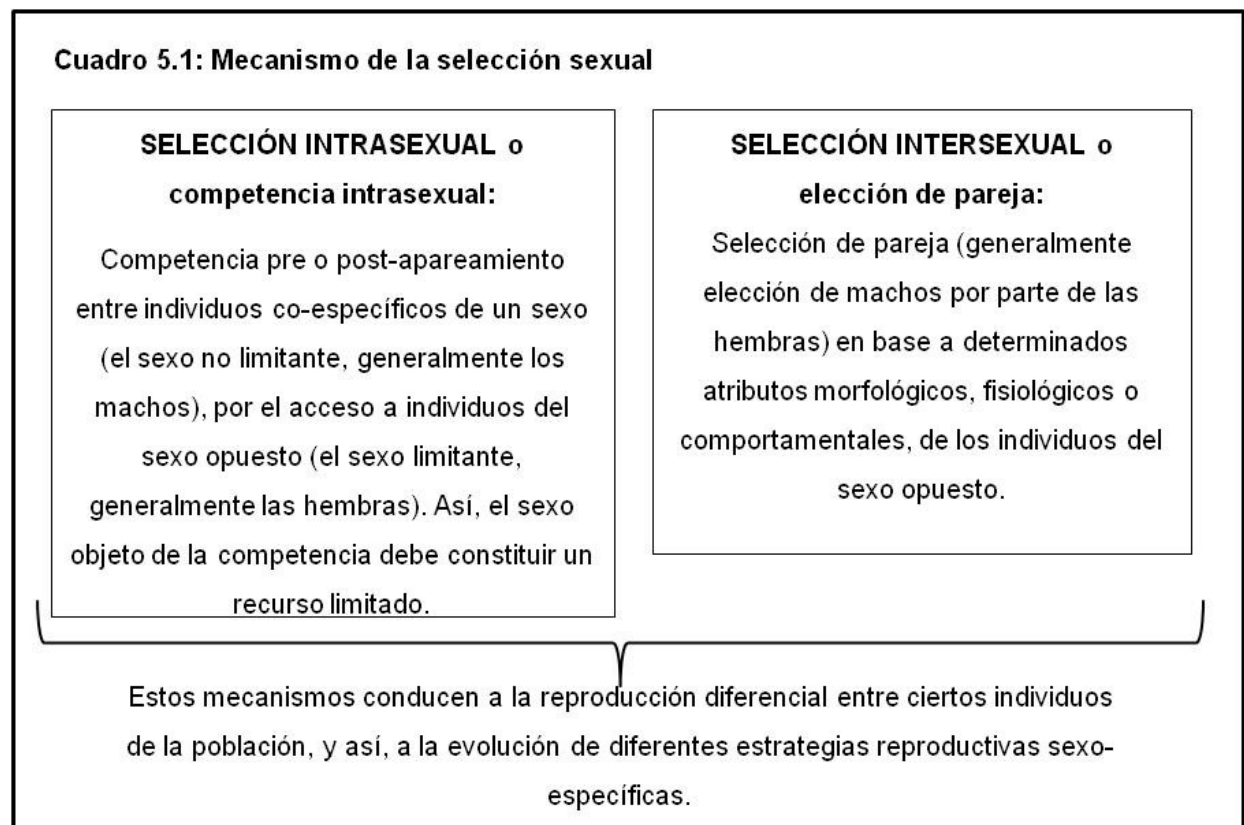
### 5.1- BREVE REFERENCIA A LA SELECCIÓN SEXUAL

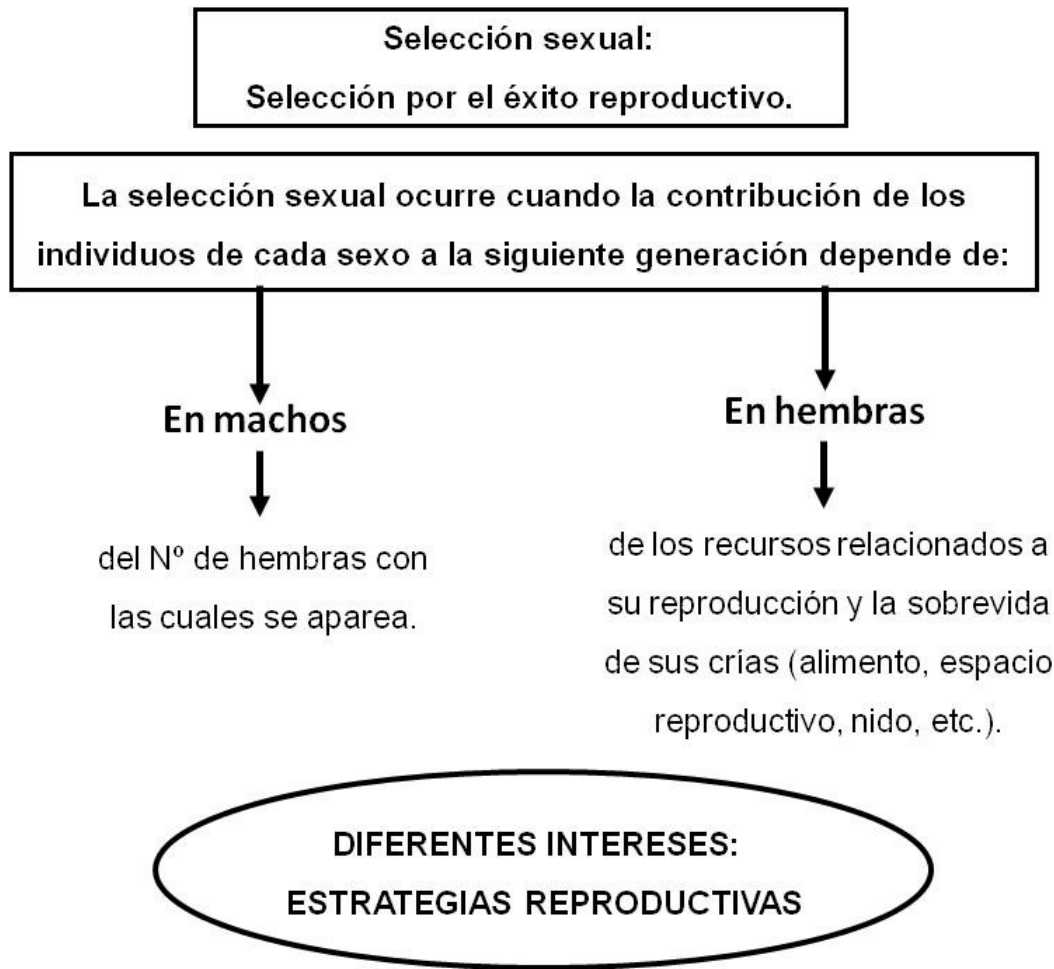
En su libro “*The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*”, Darwin (1871) (**Figura 5.1**), propuso que la selección sexual explica la evolución de caracteres sexuales secundarios extravagantes que serían desventajosos bajo selección natural, ya que disminuyen fuertemente la probabilidad de supervivencia de los individuos que los exhiben.



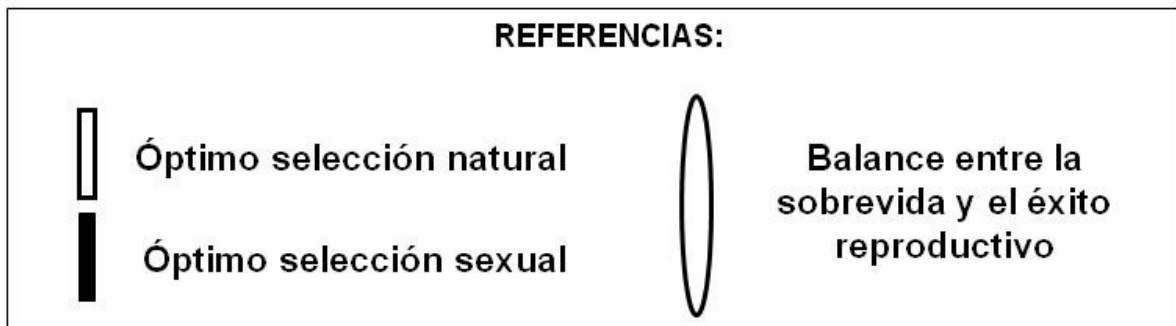
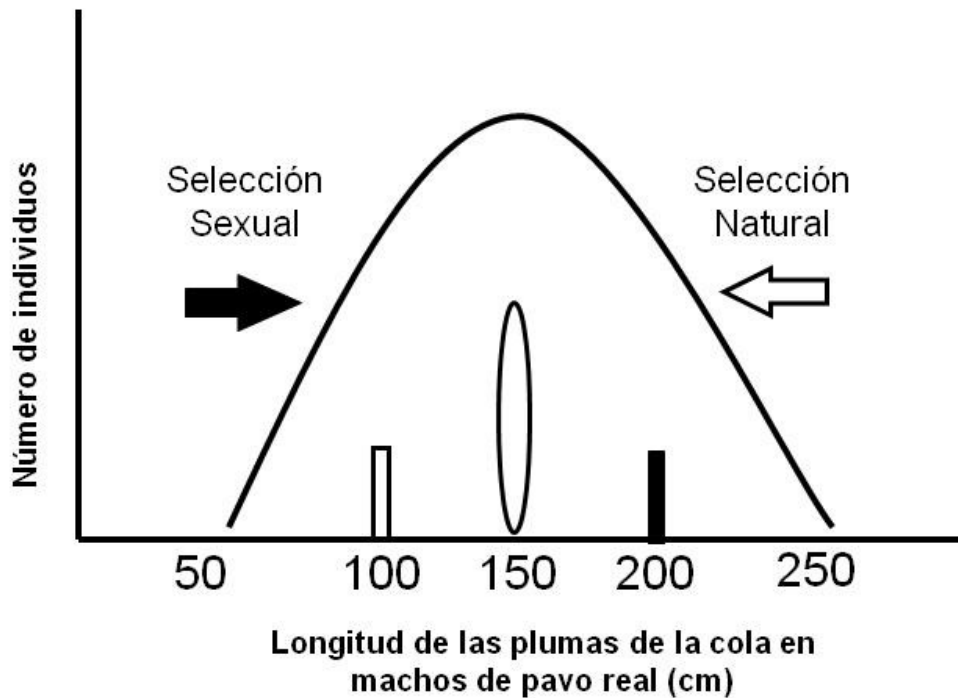
**Figura 5.1:** Charles Robert Darwin (Shrewsbury, Inglaterra, Reino Unido, 12 de Febrero de 1809 – Downe, Kent, Inglaterra, Reino Unido, 19 de Abril de 1882). Imagen registrada en el dominio público según Licencias Creative Commons/Creative Commons CC0.  
Wikipedia: Extraída de:  
<https://pixabay.com/es/charles-robert-darwin-cientificos-62911/>

En la citada obra Darwin expresa que: “La variación fenotípica de un carácter relacionada con la variación en el éxito de apareamiento también puede provocar cambios evolutivos. Este proceso se conoce como selección sexual y puede deberse a la selección activa de pareja o a la competencia entre individuos del mismo sexo por el acceso a la reproducción. Así, esta fue la respuesta que propuso Darwin para explicar el significado adaptativo de la presencia de caracteres evidentemente llamativos o conspicuos, que podrían conducir a disminuir la sobrevivencia del individuo. De este modo, la selección sexual es el proceso evolutivo en el cual la selección depende exclusivamente de las ventajas reproductivas que presentan los individuos de la población que exhiben determinados estados de carácter fenotípicos, sobre otros individuos co-específicos de la misma población y del mismo sexo que no los presentan. En el **cuadro 5.1** se presenta el mecanismo fundamental de la selección sexual.





Los caracteres seleccionados a partir de la preferencia de la hembra confieren una desventaja para la supervivencia del macho que los presenta: a mayor efecto de la preferencia por parte de la hembra por una determinada característica sexual, mayor desarrollo del carácter y, por lo tanto, mayor desventaja impuesta. De esta manera, surge un antagonismo entre el mecanismo de selección natural y selección sexual (**Figura 5.2**).



**Figura 5.2:** Ejemplo hipotético de antagonismo entre el mecanismo de la selección natural y la selección sexual: dos presiones selectivas en conflicto.

Es muy importante destacar, que cuando Darwin propuso su teoría de selección sexual, los roles sexuales convencionales implicaban hembras con un rol pasivo, protectoras y cuidadoras de sus crías, cuyo único interés radicaba en la adquisición de recursos para ellas y sus descendientes, y machos fuertemente competitivos por el acceso a las hembras (Darwin 1871; Huxley 1938). Con respecto a los apareamientos, estos eran vistos como una contribución homogénea y cooperativa de dos progenitores; cada progenitor invirtiendo un 50% en la producción de la progenie. Como se mencionó en el Capítulo 2, recién a partir de 1970 se produce una valorización de los desacuerdos o conflicto de los roles



sexuales. Así, a partir del reconocimiento de las diferencias entre machos y hembras respecto a sus diferentes inversiones en su reproducción, fueron expuestas las diferencias de intereses entre sexos. Finalmente, este reconocimiento de conflicto sexual condujo a reconocer a las hembras como participantes activas de las interacciones sexuales, dilucidar los mecanismos de elección pre-apareamiento y post-apareamiento (selección críptica de pareja reproductora por parte de las hembras), y al reconocimiento de tácticas reproductivas alternativas en hembras como importantes mecanismos evolutivos (Day 2000; Eberhard 1996, 2000, 2002, 2005; Eberhard y Cordero 2003; Solomon y Keane 2007).

## 5.2- ¿QUÉ PREFIEREN LAS HEMBRAS?

Entre los diferentes rasgos de los machos que buscan acceder al apareamiento, se pueden citar los siguientes ejemplos de aquellos preferidos por las hembras:

<b>RASGOS MORFOLÓGICOS Y COMPORTAMENTALES DEL MACHO</b>	<b>PREFERENCIA DE LA HEMBRA</b>	<b>ESPECIE</b>
<b>Tamaño del cuerpo</b>	<b>Grande</b>	<b><i>Cichlasoma Nigrofasciatum</i></b>
	<b>Pequeño</b>	<b><i>Chironomus plumosus</i></b>
<b>Vista anterior del cuerpo</b>	<b>Simétrico</b>	<b><i>Pavo cristatus</i> <i>Sturnus vulgaris</i> <i>Chironomus plumosus</i></b>
<b>Color del cuerpo</b>	<b>Mayor intensidad</b>	<b><i>Carpodacus mexicanus</i></b>
	<b>Mayor área naranja</b>	<b><i>Poecilia reticulata</i></b>
	<b>Mayor área roja</b>	<b><i>Gasterosteus aculeatus</i></b>
<b>Rostro</b>	<b>Con prolongaciones parecidas a un bigote</b>	<b><i>Poecilia sphenops</i></b>

<b>Cresta</b>	<b>De mayor tamaño</b>	<b><i>Gallus gallus</i></b>
<b>Cola</b>	<b>Con mayor número de ocelos</b>	<b><i>Pavo cristatus</i></b>
	<b>Más larga</b>	<b><i>Euplectes progne</i></b>
<b>Color de la cola</b>	<b>Mayor intensidad</b>	<b><i>Pavo cristatus</i></b>
	<b>Mayor área blanca continua</b>	<b><i>Hirundo rustica</i></b>
<b>Canto</b>	<b>De baja frecuencia</b>	<b><i>Engystomops pustulosus</i></b>
<b>Regalo nupcial</b>	<b>Calidad nutricional</b>	<b><i>Merops apiaster</i></b>
<b>Construcción de pérgola</b>	<b>Más decorada</b>	<b><i>Ptilonorhynchus violaceus</i></b>

### 5.3- MODELOS DE SELECCIÓN DE PAREJA

Aunque la elección de pareja ocurre tanto en machos como en hembras (Andersson 1994), en este libro solo haremos referencia a la elección de las hembras por rasgos sexuales secundarios de los machos. Si bien hasta el momento se han acumulado numerosas pruebas provenientes de estudios experimentales, que han conducido a que la elección de pareja sea un proceso ampliamente reconocido, los mecanismos genéticos que subyacen a su evolución siguen siendo aún objeto de debate. Además, esto se ve agravado no sólo por la posibilidad de que varios mecanismos diferentes co-ocurrán, sino también, porque los conflictos entre los sexos pueden añadir presiones de selección sobre las preferencias y el rasgo preferido (Parker 1979; Arnqvist 2005; Andersson y Simmons 2006). En el **Cuadro 5.2** se presentan los modelos de selección de pareja propuestos por Paul (2002).

**Cuadro 5.2: Modelos de selección de pareja propuestos por Paul (2002)**

HIPÓTESIS NO ADAPTATIVAS (El sexo seleccionador no obtiene nada).	Breve descripción
Hipótesis del sesgo sensorial	✓ Los rasgos son favorecidos porque explotan un sesgo sensorial pre-existente en el sistema sensorial del sexo seleccionador.
Hipótesis de selección por resistencia	✓ Los rasgos exagerados son favorecidos por superar la resistencia de las hembras hacia apareamientos sub-óptimos (debidos a un sesgo sensorial pre-existente).

**Continuación Cuadro 5.2: Modelos de selección de pareja propuestos por Paul (2002)**

HIPÓTESIS ADAPTATIVAS	Breve descripción
1-Beneficios directos	✓ El sexo seleccionador obtiene recursos.
2-Beneficios indirectos	✓ El sexo seleccionador solo obtiene genes.
2.1-Runaway	✓ Selección de machos atractivos; co-evolución entre carácter exagerado preferido y su preferencia.
2.2-Mecanismos de indicadores genéticos (Buenos genes)	✓ Los rasgos son favorecidos porque indican alta calidad heredable.
2.2.1-Modelo de handicap	✓ Los rasgos son favorecidos porque son costosos
2.2.2-Modelo de resistencia a los parásitos	✓ Los rasgos son favorecidos porque indican resistencia.
2.3- Hipótesis de heterocigosidad	✓ Las hembras eligen parejas genéticamente disimiles que favorecen (incrementan) el grado de heterocigosidad de sus descendientes.
2.4-Hipótesis de incompatibilidad genética	✓ Las hembras se aparean con múltiples parejas minimizando así el riesgo ser inseminadas por esperma genéticamente incompatible/selección post-cópula.

En este libro vamos a desarrollar brevemente los modelos de selección de pareja propuestos por Hosken y Stockley (2004). En el **Cuadro 5.3** se presentan los modelos de selección de pareja propuestos dichos autores.

**Cuadro 5.3: Modelos de selección de pareja (no asociadas a su valor adaptativo), propuestos por Hosken y Stockley (2004)**

➤ **Modelos genéticos**

❖ **Beneficios directos**

❖ **Beneficios indirectos**

✓ Runaway Selection (*selección fuera de control*)

✓ Buenos genes (*modelos de handicap, modelo de resistencia a los parásitos*)

✓ Sesgo Sensorial (*explotación sensorial*)

❖ **Seducción antagónica o selección por resistencia (Chase Away Selection)**

➤ **Modelos no-genéticos**

❖ **Aprendizaje**

❖ **Copiado**

Antes de detenernos en el desarrollo de los diferentes modelos, cabe aclarar que las señales indicadoras transmiten información sobre ciertas características del emisor (generalmente los machos), que el receptor (generalmente las hembras) utilizará para tomar una decisión con respecto a aquel.

Según Alcock (1998) de acuerdo con el canal sensorial empleado para su transmisión, las señales pueden clasificarse en químicas, auditivas, visuales, táctiles y eléctricas. De acuerdo con este autor, cada tipo diferente de señal se adecua mejor a un ambiente determinado y posee propiedades diferentes que determinarán sus costos y beneficios de acuerdo con el gasto energético que se requiere para producirlas y el tipo de receptores que pueden recibirlas.

Habitualmente el tipo de información dependerá de las características concretas de cada especie, y de qué le resulte “beneficioso” al receptor a la hora de seleccionar una pareja de apareamiento. Se habla de beneficios directos cuando la señal informa sobre determinados recursos que el emisor proporciona a la hembra y su descendencia (alimento, territorio, etc.); mientras que los beneficios indirectos, también conocidos como de “buenos genes”, se refieren a la calidad fenotípica/genética que heredará la descendencia del emisor (Andersson 1994).

## **5.4- MODELOS GENÉTICOS**

### **5.4.1- Beneficios directos**

Constituye la explicación más simple. En este modelo los machos proveen a las hembras con algún beneficio tangible que aumenta el éxito reproductivo de la hembra y su descendencia (**Figura 5.3**). Entre estos se pueden distinguir aquellos que representan exclusivamente recursos materiales (alimento, nido o material de nidificación, refugio, territorio reproductivo de calidad, etc), y los que implican un comportamiento tal como el de cuidado parental, de defensa de la hembra y/ o de sus crías, etc.). Cualquiera de ellos, tiende a aumentar potencialmente la supervivencia de la hembra y sus crías, y/o su fecundidad presente y futura. En este modelo, las hembras seleccionarán a aquellos machos que proveen beneficios de mayor calidad.



**Figura 5.3:** Modelo de selección de pareja sexual a través de un beneficio directo provisto por el macho: los machos proveen a las hembras con algún beneficio tangible que aumenta el éxito reproductivo de la hembra y su descendencia. En este caso el recurso material es alimento. Imagen registrada en el dominio público, extraída de: <https://pixabay.com/es/pájaro-fauna-animal-naturaleza-3113835/>

#### 5.4.2- Beneficios indirectos: Modelo *runaway selection*, o proceso fuera de control

A principios del siglo pasado, lejos de los posteriores avances en el conocimiento de la genética, el biólogo Inglés Ronald Aylmer Fisher (1915, 1937), (**Figura 5.5**), propuso un mecanismo para explicar el acoplamiento genético entre la preferencia por un carácter fenotípico conspicuo y el desarrollo del mismo.



**Figura 5.5:** Sir Ronald Aylmer Fisher (Londres, Reino Unido, 17 de Febrero de 1890 –Adelaida, Australia, 29 de Julio de 1962). Propuso el modelo de selección sexual autorreforzante (*Fisherian runaway selection*), también denominado modelo fisheriano de selección desbocada, selección descontrolada o selección en cascada. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia Creative Commons/Creative Commons CC0. Wikipedia, extraída de CC0 Creative Commons, [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:R.\\_A.\\_Fischer.jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:R._A._Fischer.jpg)

Se trata de un modelo hipotético sobre el posible mecanismo de la evolución de la preferencia por parte de uno de los sexos de una especie (generalmente las hembras), por un determinado carácter sexual secundario exomorfológico o comportamental en el otro sexo (generalmente los machos). A este modelo también se lo conoce como selección sexual autorreforzante de Fisher, o selección desbocada fisheriana (*Fisherian runaway selection*), e implica la co-evolución por retroalimentación positiva de caracteres sexuales secundarios asociados al apareamiento.

Fisher fue el primero en resumir un modelo por el cual la selección intersexual podría conducir a la evolución del dimorfismo sexual a través de la selección de pareja por parte de las hembras, basada en su preferencia por machos atractivos portadores de una ornamentación especial o de un determinado comportamiento de cortejo.

"Frecuentemente hay ocasiones en que una preferencia sexual otorgue una ventaja sexual, tanto para quién la escoja como para quién la porte, y que de esa manera logre establecerse en la especie. Cuando en una especie existen diferencias notables entre los sexos que se correlacionan con ventajas sexuales, habrá una tendencia a seleccionarlas ya que presentan una mayor ventaja. Las hembras obtienen beneficios genéticos indirectos por medio de la elección de machos atractivos, no debido a que estos sean genéticamente superiores, sino debido a que producirán hijos más atractivos que aquellas que se reprodujeron con machos menos atractivos". (extraído de "*The Genetical Theory of Natural Selection*", publicado por Fisher en 1930)

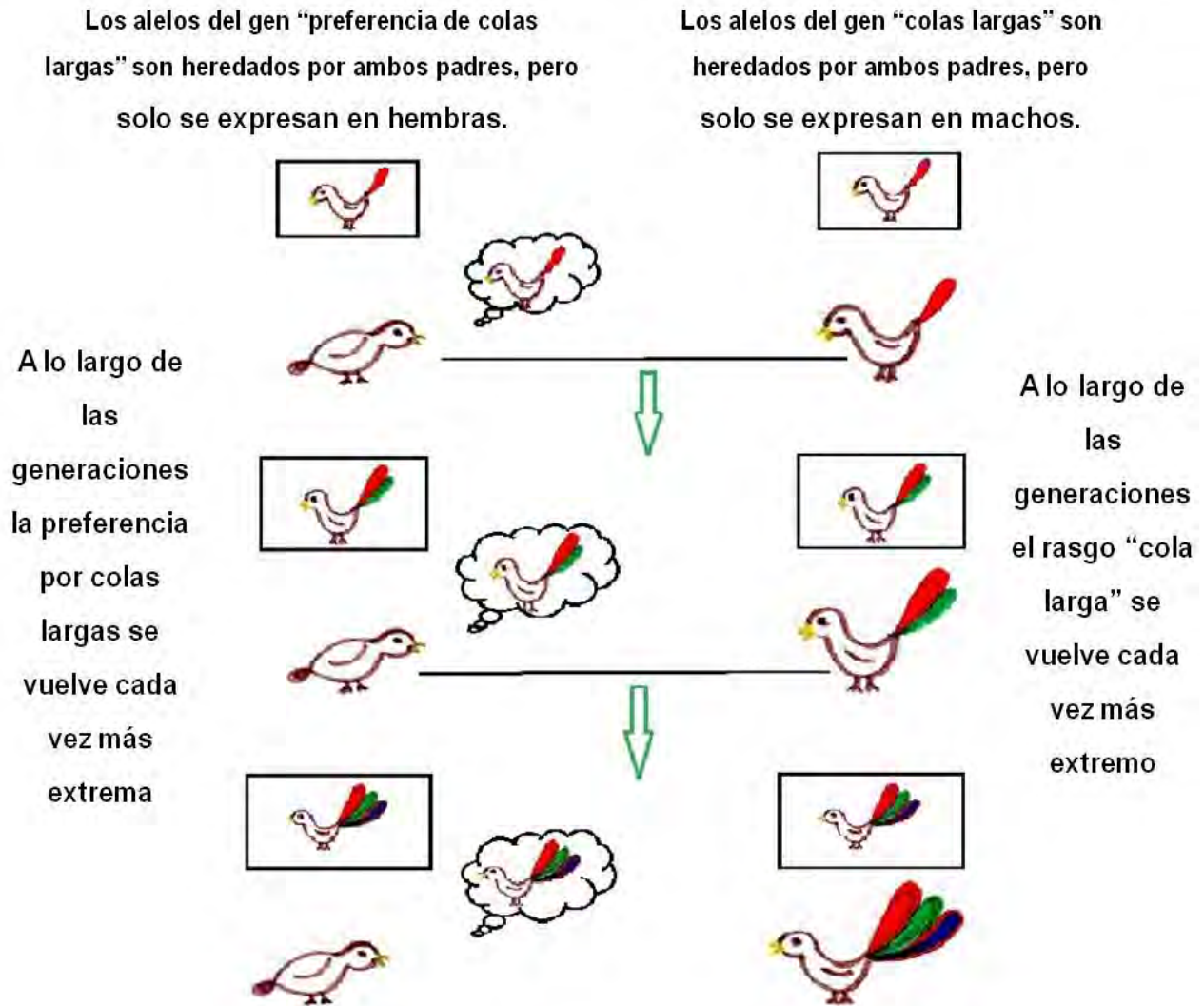
El modelo *Fisherian runaway selection* asume que la preferencia sexual en hembras y la ornamentación en machos tiene una base genética, y que la heredabilidad ligada al sexo de los mismos posibilitará que tanto la preferencia como los caracteres sexuales conspicuos pasen a los hijos (**Figura 5.6**).

Según este modelo, la preferencia de las hembras conduciría a la evolución de caracteres conspicuos que disminuyen la supervivencia del macho. Este mecanismo se explica a través del ejemplo hipotético en el que, en una población inicial de aves en la cual las hembras escogen parejas al azar, surge un gen que determina la aparición del carácter hereditario de la preferencia por un determinado estado de carácter de los machos.

Así, en la población inicial los machos que presentaran colas ligeramente más largas que otros, volarían con un poco más de habilidad o más velozmente, y así, tendrían mayores probabilidades de evitar la depredación. De esta manera, la presencia del estado de carácter “cola más larga”, conduciría a un aumento de la probabilidad de sobrevivir, respecto a los machos con colas ligeramente más cortas. El mecanismo evolutivo interviniente en esta etapa sería la selección natural. En esta situación, un gen para la elección de machos con cola más larga sería favorecido en las hembras, ya que, al elegir un macho con cola larga, los hijos producidos a partir de este apareamiento sobrevivirán más (hijos con colas largas). De este modo, este rasgo se extenderá a través de la población hasta que la mayoría de los machos tengan colas largas y la mayoría de las hembras los prefieran. El mecanismo evolutivo interviniente en esta etapa sería la selección sexual. Si esta retroalimentación positiva (co-evolución), entre la preferencia por parte de la hembra y el carácter sexual secundario preferido exhibido por el macho continuara, nos encontraríamos frente a un proceso en descontrol que conduciría a que el rasgo seleccionado alcanzara proporciones tan exageradas que se vuelvan desventajosas.



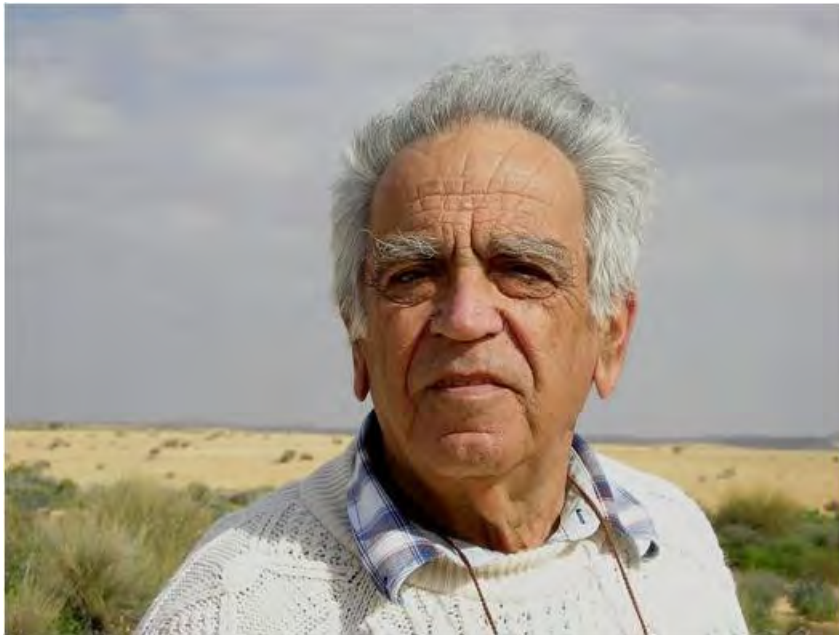
**ESQUEMA QUE REPRESENTA EL MECANISMO DE LA SELECCIÓN SEXUAL  
AUTORREFORZANTE PROPUESTA POR FISHER**



**Figura 5.6:** Modelo de selección sexual autorreforzante (*Fisherian runaway selection*), que asume que la preferencia sexual en hembras y la ornamentación de los machos tiene una base genética, y que la heredabilidad ligada al sexo de los mismos posibilitará que tanto la preferencia como los caracteres sexuales conspicuos pasen a los hijos, conduciendo a una co-evolución por retroalimentación positiva (*Imagen de Andrea R. Steinmann*).

### 5.4.3- Beneficios indirectos: Modelo de buenos genes

Propuesto en la década de 1970 por el biólogo evolutivo Amotz Zahavi (**Figura 5.7**), este modelo plantea que las características sexuales secundarias de los machos son representativas de la calidad genética subyacente. De esta manera, los rasgos conspicuos son preferidos porque indican alta calidad heredable.



**Figura 5.7:** Amotz Zahavi, nacido en la ciudad de Petah Tikva, Israel, en el año 1928. Conocido principalmente por enunciar el Principio de handicap, que explica la evolución de características morfológicas o comportamentales que parecen oponerse a la evolución darwiniana, ya que reducirían la probabilidad de supervivencia de los individuos que los portan. Evolucionando por selección sexual (intersexual), estas características actúan como señales del estatus del individuo. Zahavi desarrolló esta teoría junto a la de señalización honesta, en la cual la selección favorecería señales de alto coste, que no pueden ser utilizadas para engañar a la posible pareja. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia de Wikimedia Commons, extraída de <https://www.nzz.ch/wissenschaft/nachruf-zum-tod-des-israelischen-biologen-amotz-zahavi-ld.1294995>

Los beneficios para las hembras son indirectos: su descendencia (tanto machos como hembras), adquiriría genes que codifican rasgos de alta calidad.

Zahavi predijo que las características de los machos deberían ser:

- **Honestas:** transmitir información precisa
- **Extravagantes:** difíciles de producir y costosas en algún sentido.

Este modelo se halla relacionado al balance entre la supervivencia y la reproducción, más que puramente asociados a la atracción sexual (**Figura 5.8**).

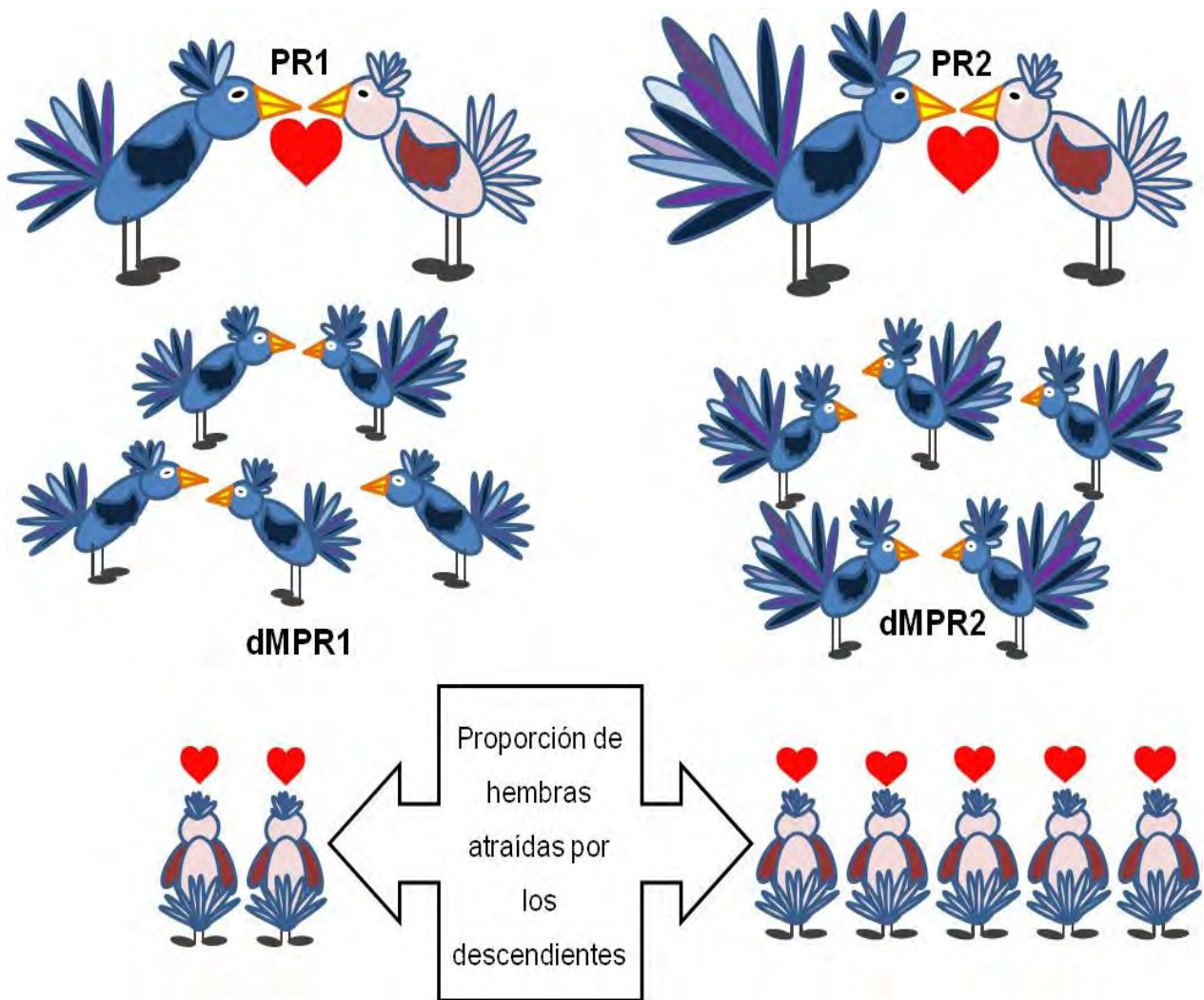
**Modelo de Buenos Genes**

Características de los machos	Buena calidad genética	Mala calidad genética
Cola y penacho cortos	Sobreviven **	Sobreviven *
Cola y penacho largos	<b>Sobreviven ***</b>	No sobreviven

\* Valoración de la aptitud

**Figura 5.8:** Modelo de buenos genes, relacionado al balance entre la supervivencia y la reproducción, más que puramente asociados a la atracción sexual (*Imagen de la Andrea R. Steinmann*).

Según este modelo, si las hembras eligen machos con características sexuales secundarias llamativas, ellas garantizarían buenos genes a su descendencia; por el contrario, si eligen machos con características normales (en el sentido que no se exceden o sobresalen), las hembras pueden obtener tanto genes buenos como malos para su descendencia.



**Figura 5.9:** Situación hipotética en la cual se muestra cómo la presencia de caracteres sexuales conspicuos de los machos se extendería en la población a través del éxito reproductivo diferencial de aquellos machos que los portan. **PR1:** pareja reproductiva 1; **PR2:** pareja reproductiva 2; **dMPR1:** descendientes de la PR1; **dMPR2:** descendientes de la PR1 (*Imagen de Andrea R. Steinmann*).

En la **figura 5.9** se presenta una situación hipotética en la cual se muestra cómo la presencia de caracteres sexuales conspicuos de los machos se extendería en la población a través del éxito reproductivo diferencial de aquellos machos que los portan. En la situación hipotética planteada las características sexuales secundarias masculinas seleccionadas son la longitud de la cola y del penacho, y el

éxito reproductivo solo se muestra en relación a los machos. En esta situación, si las hembras eligen machos con colas y penachos cortos (PR1) pueden obtener tanto genes buenos como malos para su descendencia (DmPR1); por el contrario, si eligen machos con largas colas y penachos (PR2) ellas garantizarían buenos genes a su descendencia (DmPR2).

#### **5.4.4- Beneficios indirectos: Modelo de hándicap, o de desventajas**

Este modelo, conocido como el “Principio de handicap”, también fue propuesto por Zahavi (1975, 1977) y Zahavi y Zahavi (1997), cinco años más tarde que la teoría de la señalización honesta (modelo de buenos genes, mediado por selección natural y selección sexual).

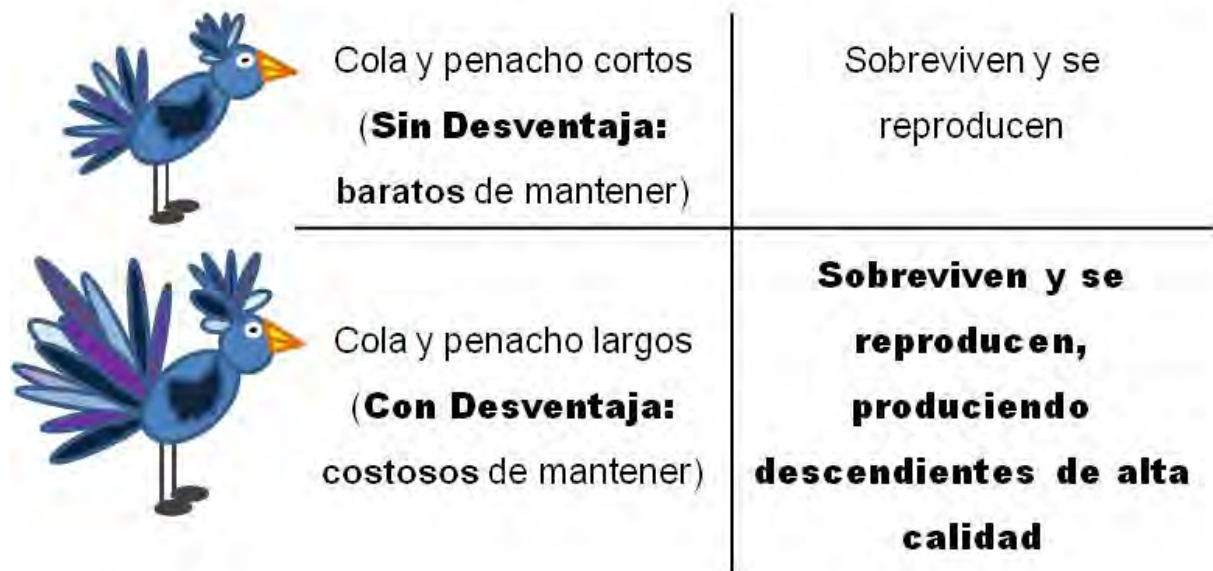
El modelo de hándicap explica que la evolución de características sexuales secundarias, tanto morfológicas como comportamentales, pareciera contravenir ciertos principios de la evolución por selección natural, ya que su expresión reduciría la eficacia biológica darwiniana, perjudicando al individuo que los porta. Dicho en pocas palabras, estas características conspicuas serían desventajosas respecto a las probabilidades de sobrevivencia del individuo que las porta (handicap). No obstante, evolucionando por selección sexual, éstos actuarían como señales claras del estatus del individuo, aumentando la probabilidad de atraer a potenciales parejas reproductivas.

Zahavi desarrolló este modelo bajo la hipótesis que la selección sexual favorecería la evolución de “señales” de altos costos, puesto que estas no podrían engañar a potenciales parejas. Entre otras cosas estipula que solo los individuos de mayor calidad pueden producir características conspicuas que le impliquen minusvalías, impedimentos u estorbos.

Este modelo expresa que la estrategia de elección de pareja en relación al hándicap se basa fundamentalmente en que: *i)* la magnitud de la desventaja expuesta a las potenciales parejas reproductivas está relacionada con la calidad del individuo que la manifiesta; *ii)* todos los individuos pueden presentar desventajas, pero solo los individuos de mayor calidad sobreviven a la inversión.

De este modo, considera a la desventaja (rasgo sexualmente eficaz pero que disminuye la sobrevivencia del individuo) como una “prueba” impuesta al individuo. Por ejemplo, un macho con un carácter sexual conspicuo es un individuo que ha superado la prueba de haber sobrevivido hasta alcanzar la madurez sexual pese a portar dicho rasgo; una hembra que seleccione para su apareamiento a un macho que posee tal carácter, rechazando a otro que no lo posea, en realidad está discriminando entre un macho que ha pasado la prueba, de otro que no la ha aprobado (Zahavi 1975, 1977; Zahavi y Zahavi 1997). La elección, por parte de una hembra, de un macho con caracteres sexuales conspicuos que disminuyan su probabilidad de sobrevivencia, aumentará su éxito reproductivo al producir descendencia de alta calidad (**Figura 5.10**).

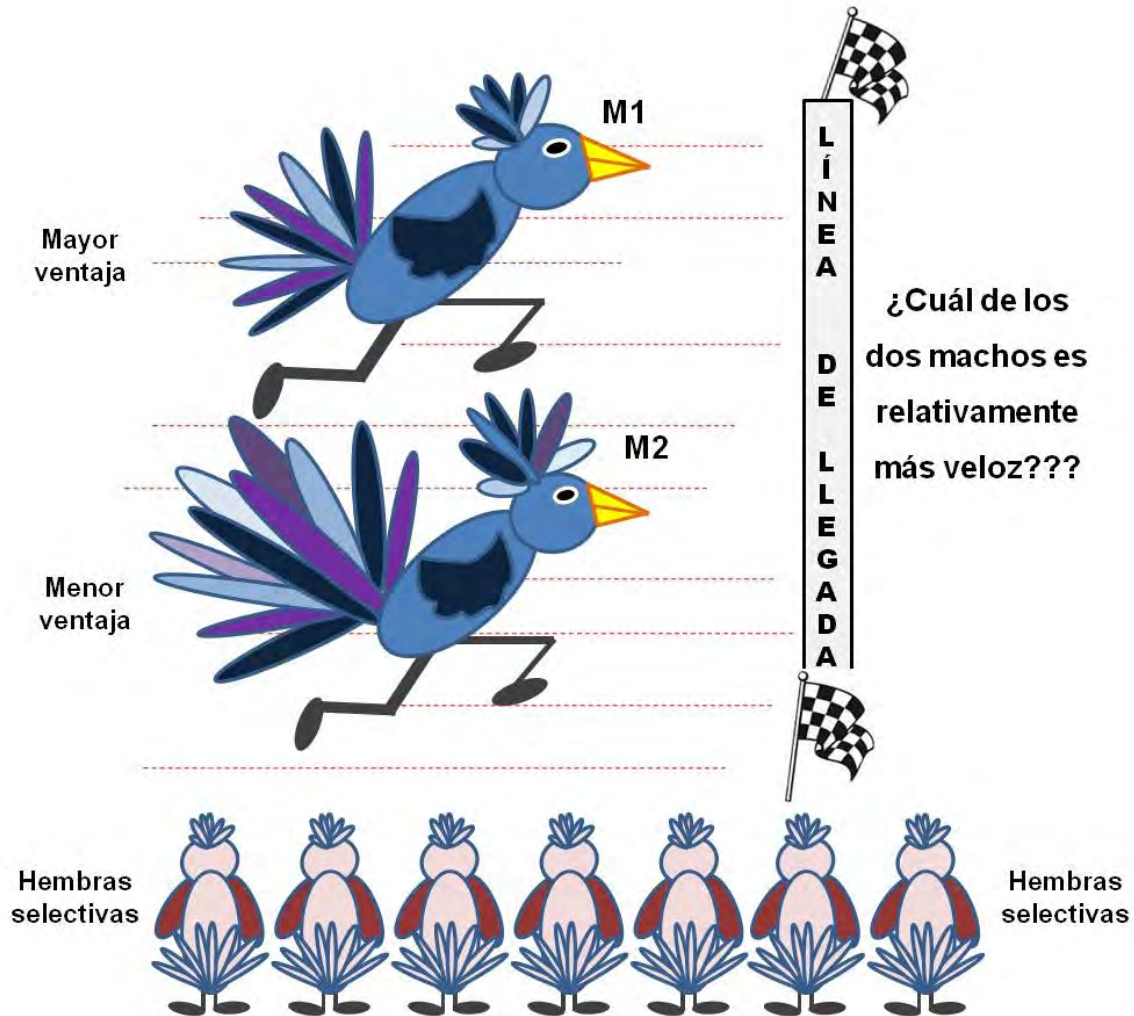
### Modelo de de Hándicap, o de desventajas



**Figura 5.10:** Modelo de Hándicap, o de desventajas, relacionado al balance entre la supervivencia y la reproducción (*Imagen de Andrea R. Steinmann*).

En la **figura 5.11** se muestran dos machos; uno de ellos con un carácter sexual de alto costo (mayor longitud y vistosidad de la cola y del penacho), y otro

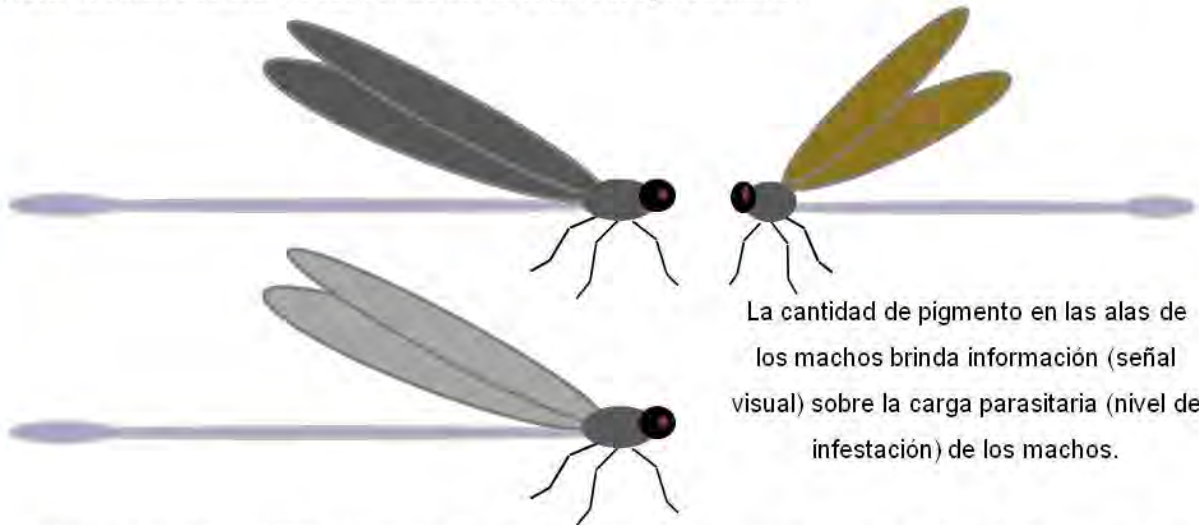
con un carácter sexual de bajo costo (menor longitud y vistosidad de la cola y del penacho). En la figura se representa una situación en la cual la exhibición de los caracteres sexuales conspicuos desventajosos realmente demuestra la capacidad del individuo de llegar a la meta (sobrevivir y reproducirse), a pesar del obstáculo que estos representan.



**Figura 511:** Modelo de hándicap, o de desventajas. La exhibición de caracteres sexuales conspicuos desventajosos en machos, exponen en comparación con aquellos que no los presentan, la capacidad de los individuos de llegar a la meta, a pesar del obstáculo que estos representan (*Imagen de Andrea R. Steinmann*).

### 5.4.5- Beneficios indirectos: Modelo de resistencia a los parásitos

En la libélula *Calopteryx haemorrhoidalis* (género de odonatos zigópteros de la familia Calopterygidae), cuyos machos vuelan dejando un par de alas inmóvil durante el cortejo, presentan una gran variación en la cantidad de pigmentos de sus alas; los machos con mayor pigmentación en sus alas son los preferentemente seleccionados por las hembras para el apareamiento.



Birkhead y Møller (1998), observaron que la cantidad de pigmento de las alas de los machos es inversamente proporcional a la cantidad de parásitos intestinales de sus portadores, y que los machos con mayor pigmentación sobreviven más que aquellos con menor pigmentación. Según estos autores, esto se debería a que los endoparásitos consumen el alimento ingerido por sus hospederos, necesarios para la producción de pigmentos.

(Imágenes de Andrea R. Steinmann)

Basándose en que los efectos negativos de los parásitos constituyen un componente ecológico muy importante que afecta la eficacia biológica de los animales portadores, Hamilton y Zuk (1982) propusieron que la presión por conseguir parejas reproductivas libres de parásitos (con información genética para la resistencia a ser infectados), se considera un importante componente de la selección sexual (Hamilton y Zuk 1982). Estos autores propusieron que una de las informaciones más importantes que pueden transmitir las señales sexuales es el nivel de infección por parásitos (beneficio directo: evitar el contagio), o la inmunocompetencia del emisor (beneficio indirecto: capacidad genética individual



heredable de protegerse de los parásitos). De este modo, el costo de las características producidas por los machos indicarían su resistencia, y las hembras preferirían aquellos machos con menores cargas de parásitos.

Los caracteres ornamentales son más susceptibles al estrés ambiental que los caracteres morfológicos ordinarios, ya que estarían siendo afectados por una intensa selección sexual direccional que desestabilizaría el genoma (Møller y Pomiankowski 1993). Por lo tanto, las hembras que escogen machos simétricos estarían seleccionando machos con buenos genes.

Uno de los métodos más utilizados para medir la inestabilidad del desarrollo de los individuos es la asimetría fluctuante, considerada como un indicador útil de la respuesta de los individuos expuestos al estrés ambiental y/o genético (Palmer y Strobeck 1986; Leary y Allendorf 1989).

La asimetría fluctuante se define como desviaciones pequeñas y aleatorias de rasgos perfectamente simétricos bilaterales (Palmer y Strobeck 1986). Debido a que tanto el estrés ambiental como el genético parecen aumentar la asimetría fluctuante, esta se ha estudiado ampliamente en muchos contextos ecológicos y evolutivos (Palmer 1994; Leung y Forbes 1997; Polak y Taylor 2007). La asimetría de caracteres morfológicos puede ser el resultado de factores ambientales tales como la deficiencia alimentaria, la infección de parásitos o la presencia de patógenos. Los individuos afectados por estos factores no solo presentan un mayor grado de asimetría, sino también una menor fortaleza y longevidad. Sólo los individuos capaces de soportar el estrés ambiental imperante pueden producir caracteres simétricos (Balmford et al. 1993; Evan 1993; Møller y Cuervo 2003). Este patrón se predice porque si el tamaño del carácter es proporcional a los costos de la producción de este carácter, entonces sólo los individuos de

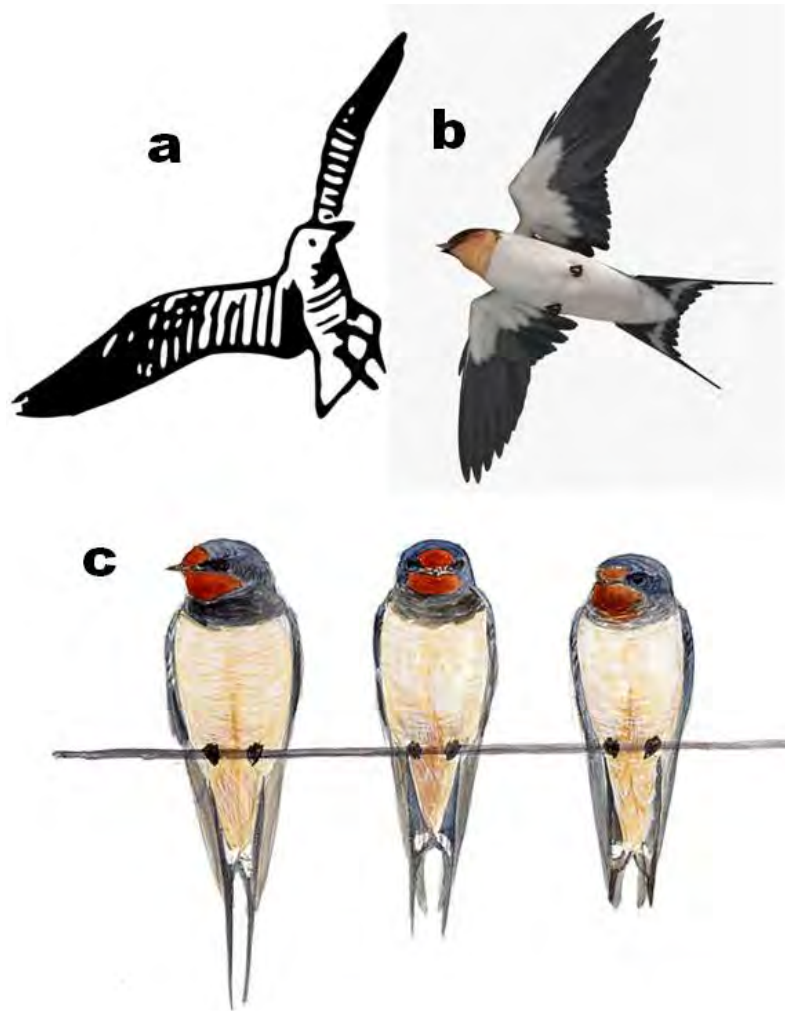
alta calidad serían capaces de producir caracteres sexuales simétricos (Tomkins y Simmons 1998, 2003; Møller y Cuervo 2003) (**Recuadro 3.1**).

Møller (1991, 1993, 1994), en estudios realizados en la golondrina de los graneros (*Hirundo rustica*), ofrece resultados claramente detallados, y específicamente relacionados con los cuatro supuestos que deberían ser probados para poder aceptar la hipótesis de selección de pareja por resistencia a los parásitos.

Estos supuestos son:

- 1) Los parásitos reducen la eficacia darwiniana del hospedador.
- 2) La resistencia a los parásitos es genética.
- 3) La resistencia a los parásitos está indicada por el mayor desarrollo de ornamentos sexuales, y su mantenimiento en condiciones saludables.
- 4) Las hembras prefieren a los machos con las señales sexuales más elaboradas.

*Hirundo rustica* es una especie monógama, con escaso dimorfismo sexual, en la cual existe una fuerte competencia intra-sexual entre machos (despliegue alar y de las plumas de la cola durante de cortejo), por oportunidades de apareamientos tempranos (mayor disponibilidad de alimento, mejor ubicación de sitios de nidificación, mayor probabilidad de criar mayor cantidad de camadas al año). En estudios experimentales que incluyeron la manipulación de caracteres morfológicos de la cola y las alas (longitud total, área de manchas de plumaje blanco, simetría), Møller (1991, 1993, 1994) encontró que las hembras prefieren machos con colas largas con extensas manchas blancas, y con alas y colas simétricas (**Figura 5.12**). Para comprobar que esta preferencia por un determinado fenotipo de pareja sexual se correspondía con el modelo indirecto de la resistencia a los parásitos, Møller puso a prueba las cuatro supuestos mencionados más arriba.



**Figura 5.12:** Imagen de machos de golondrina de los graneros, *Hirundo rustica*, exhibiendo diferentes estados de caracteres exomorfológicos relacionados con la selección de pareja por parte de las hembras: manchas asimétricas (a) y simétricas (b) de plumas blancas en la cara inferior de las alas, y diferentes longitudes de colas (c). Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencias CC0 Creative Commons, extraídas de <https://pixabay.com/es/gaviota-ave-que-vuelan-océano-40261/>, y <https://pixabay.com/es/gaviota-gaviota-argénte-ave-vuelo-30846/>.

Así, en primer lugar, Møller comprobó que el parásito hematófago *Ornithonyssus bursa*, una especie de ácaro que infesta específicamente a las aves (acaríasis), afecta tanto a los adultos como a los pichones de *Hirundo rustica*. Este ácaro vive en los nidos de las aves donde desarrolla su ciclo vital y es responsable de la menor supervivencia de los adultos y sus crías (primer supuesto). En segundo

lugar, realizó experimentos de intercambio de pichones a partir de los cuales demostró que la carga de parásitos de un pichón estaba correlacionada con la de sus padres, pero no con la de los padres adoptivos (segundo supuesto). A continuación Møller observó que en las poblaciones de *Hirundo rustica*, concurren machos con diferentes estados de las manchas de plumas blancas ubicadas en la cara inferior de sus colas y alas. Los estados de las mismas varían de muy pequeñas y asimétricas, a muy extensas y simétricas. Debido a que los ácaros prefieren las plumas blancas, la presencia de manchas blancas extensas (sin daños producidos por los parásitos), indicarían la calidad del macho. Así, la extensión y simetría de las manchas de plumas blancas de un macho señalaría su grado de resistencia al parasitismo. Por último, demostró que existe una relación positiva entre el tamaño de las manchas blancas y el número de descendientes producidos por temporada.

Resumiendo, el éxito reproductivo de los machos de *Hirundo rustica* se encuentra relacionado con la longitud de su cola y con la extensión y simetría de las manchas de plumas blancas situadas en la cara inferior de sus alas y cola. Aquellos machos con colas más largas, y extensas y simétricas áreas de plumas blancas serían los más elegidos por las hembras. Los machos que exhiben estos caracteres más atractivos para el sexo opuesto (**Figura 5.13**), son generalmente más longevos y más resistentes a las enfermedades. Así, las hembras que los seleccionaran para el apareamiento obtendrían una ventaja reproductiva indirecta, ya que colas más largas, y áreas de plumas blancas extensas y simétricas son indicadores de la superioridad genética del macho, aumentando la supervivencia y éxito reproductivo de los descendientes que este produjera. Debido a que los piojos aviares prefieren las plumas blancas, la presencia de estas grandes manchas blancas sin daños producidos por los parásitos ofrecen un indicio de la calidad reproductiva de un individuo; existe una relación positiva entre el tamaño de las manchas y el número de descendientes producidos por temporada reproductiva (Møller y Tegelstrom 1997; Saino et al. 2003).



**Figura 5.13:** Imagen de macho de golondrina de los graneros, *Hirundo rustica*, exhibiendo caracteres indicadores de su alta calidad genética, tales como: cola larga, y extensas y simétricas áreas de plumas blancas en la cara inferior de sus alas y cola. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencias CC0 Creative Commons, extraída de [https://es.wikipedia.org/wiki/Hirundo\\_rustica](https://es.wikipedia.org/wiki/Hirundo_rustica).

**Recuadro 5.1-** Los rasgos sexuales secundarios están muy extendidos entre los taxones poligínicos y se encuentran entre las clases de rasgos animales que evolucionan más rápidamente (Andersson 1994). Debido a que tienden a ser fisiológicamente costosos de producir y mantener, el grado de expresión de los rasgos sexuales utilizados en el cortejo y la competencia por apareamiento permiten reflejar la calidad genética de un individuo (Johnstone 1995).

Un importante aspecto de los caracteres sexuales secundarios es su nivel de simetría (Thornhill y Møller 1998). El nivel de asimetría fluctuante en rasgos que deberían ser simétricos refleja la calidad de los individuos (su estabilidad en el desarrollo o capacidad para desarrollar el fenotipo simétrico codificado en su genotipo), y según Møller (1992), Fiske y Amundsen (1997) y (Møller y Swaddle 1997), los machos con en caracteres sexuales secundarios más simétricos serían

preferentemente seleccionados por las hembras al momento de elegir pareja reproductiva.

La asimetría fluctuante (AF) es utilizada para comparar los niveles de inestabilidad del desarrollo en poblaciones sometidas a factores de estrés ambiental Pankakoski et al. 1992; Parsons 1992; Hoffmann y Woods 2003. Varios autores han propuesto que las desviaciones de la simetría bilateral perfecta (AF), en características sexuales secundarias pueden ser un indicador especialmente sensible de la calidad genética, debido a que la AF revelaría una inestabilidad del desarrollo (Van Valen 1962; Møller y Pomiankowski 1993; Tomkins y Simmons 2003). La estabilidad del desarrollo (ED) se define como la capacidad de un organismo para producir un fenotipo predeterminado por un diseño corporal adaptativo bajo un conjunto de condiciones genéticas y ambientales específicas (Waddington 1942). Así, la ED refiere a las capacidades intrínsecas de un individuo para resistir accidentes y perturbaciones durante su crecimiento y desarrollo (Clarke 1998; Auffray et al.1999).

Por el contrario, si la capacidad para amortiguar el efecto de las perturbaciones sobre el desarrollo estuviera comprometida se produciría una inestabilidad del desarrollo (Van Valen 1962; Auffray et al.1999). Klingenberg (2003), Nijhout y Davidowitz (2003) y Van Dongen (2006), denominan inestabilidad del desarrollo (ID) a la tendencia de un sistema del desarrollo para producir cambios morfológicos en respuesta a perturbaciones aleatorias.

Con respecto al rol de la AF en la selección sexual, este aun está siendo debatido. Por un lado, la controversia proviene de asumir el atractivo intuitivo de la simetría como un "certificado de salud" (Møller y Swaddle 1997), y por otro, de la inconsistencia entre los estudios sobre las consecuencias de la "buena forma física" y las bases genéticas de la AF (Leamy y Klingenberg 2005; Van Dongen 2006). Así, a pesar de que la AF continúa ocupando posiciones destacadas en la formulación de hipótesis de selección sexual (Watson y Thornhill 1994; Møller y Cuervo 2003), algunos autores sostienen que las cuestiones sobre la heredabilidad de la AF, y la importancia de la covarianza entre la AF y el desarrollo del rasgo sexual secundario

conspicuo, todavía no han sido adecuadamente resueltas (Simmons et al., 1995; Fuller y Houle 2003; Polak y Starmer 2005; Van Dongen 2006).

Sin embargo, una conclusión sólida que ha surgido de estudios en humanos, y en algunas especies de insectos, peces y aves, es que la AF es un predictor fiable de éxito de apareamiento (Brown et al. 2005; Gross et al. 2007; Rhodes y Simmons 2007). Sin embargo, las razones biológicas de por qué la AF predice el éxito sexual en algunas especies pero no en otras, siguen siendo prácticamente desconocidas (Møller y Thornhill 1998; Møller y Cuervo 2003; Swaddle 1999).

Una explicación general puede ser que la mayoría de las especies y poblaciones simplemente no alberguen suficiente variación ED/ID como para mantener a la selección sexual mediada por la AF (Gibson y Wagner 2000; Houle 2000). Por lo tanto, es más probable que exista una relación entre AF y éxito de apareamiento en poblaciones con alta variabilidad en AF en rasgos particulares debido a factores desestabilizadores ambientales y / o genéticos, lo cual permitiría revelar diferencias ID entre individuos. Por otro lado, las anomalías morfológicas que ocurren en baja frecuencia en una población, también son una expresión de ID (Graham et al., 1993, Hoyme 1993, Jones 2006). Esto es porque, al igual que la AF, se cree que una AM es un producto de accidentes aleatorios de desarrollo dentro de la trayectoria de desarrollo de un rasgo particular. No obstante, mientras que se ha predicho un vínculo entre AM y selección sexual (Møller y Thornhill 1998), aún no se ha demostrado tal relación (Polak y Taylor 2007).

En un estudio de golondrinas de granero (*Hirundo rustica*) en Chernobyl, Ucrania, Møller (1993) encontró que los machos con morfología aberrante (plumas externas de la cola enredadas y muy poco coloridas) se reprodujeron más tarde en la temporada de cría, lo que sugiere que las hembras habrían evitado a estos machos. Sin embargo, este fenotipo aberrante parece ser causado por una mutación resultante de la exposición a la radiación y ligada al sexo, más que a una inestabilidad del desarrollo. Esta presunción parecería estar apoyada por los resultados obtenidos por Oleksyk et al. (2004) en un estudio llevado a cabo en Ucrania para determinar si la AF en el tamaño y la forma del cráneo de *Apodemus*

*flavicollis*, una especie de pequeño roedor que habita los bosques que rodean a la central nuclear de Chernobyl, se hallaba afectada por los niveles de contaminación. Para ello Oleksyk et al. (2004) muestrearon dos poblaciones de *A flavicollis*, provenientes de dos áreas situadas dentro de la zona de exclusión de Chernobyl a distancias crecientes del cuarto reactor que explotara el 26 de abril de 1986 (10 y 30 Km respectivamente). Las poblaciones de control se encontraban en un área mucho más alejada, por fuera de la zona de exclusión, y con ausencia de radiación. Estos autores encontraron que la asimetría era mucho mayor en las poblaciones contaminadas radiactivamente, cercanas al cuarto reactor de Chernobyl, en comparación con aquellas de control, tanto para el tamaño como para la forma del cráneo.





La zona de exclusión de Chernóbil fue establecida rápidamente tras la explosión, ocurrida el 26 de abril de 1986, del cuarto bloque de la central nuclear de Chernóbil, situada a 120 km de la capital de Ucrania - Kiev, para evacuar a la población local y evitar el ingreso de personas. El área cercana al lugar del desastre fue dividida en 4 zonas concéntricas, de las cuales la cuarta (la más cercana, en un radio de 30 km) es la más peligrosa por sus niveles de contaminación radiactiva. Imagen sin restricción, extraída de: <https://pixabay.com/es/pripyat-chernobyl-1366163/>

#### 5.4.6- Beneficios indirectos: Modelo de Sesgo sensorial o de explotación sensorial

El modelo de explotación sensorial (*sensory exploitation*), fue propuesto por Ryan y Rand (1993 a,b) y enfatiza la modificación evolutiva de las señales del emisor en respuesta a características previas del sistema sensorial del receptor.

De esta manera, este modelo propone que la preferencia de las hembras por un cierto carácter del emisor ha evolucionado previamente y en un contexto ajeno a los apareamientos, pero luego esta preferencia es explotada por el sexo opuesto con el fin de obtener más oportunidades de apareamientos.

1. En un principio la preferencia surge como producto de la selección natural sobre sus sistemas sensoriales, y conduce a respuestas diferenciales a determinados tipos de estímulos.
2. En el sexo competitivo evolucionan rasgos que explotan el sesgo sensorial que el sexo selectivo ya posee.

.....o sea que, la preferencia de las hembras es anterior al desarrollo del carácter estimulante del macho.

Un buen ejemplo de este modelo lo ofrecen Ryan et al. (1990 a,b), quienes encontraron que en las hembras de la rana Túngara, *Physalaemus pustulosus* (Lynch 1970), (actualmente *Engystomops pustulosus*, Cope 1864) (**Figura 5.14**), las propiedades de su sistema auditivo influyen en la preferencia de sus parejas de apareamiento (Ryan 1985, 1988), un posible mecanismo de selección intersexual es que las hembras son más sensibles a las señales de cortejo masculino que se desvían de la media de la población.



**Figura 5.14:** Macho y hembra de *Engystomops pustulosus* apareándose. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia Creative Commons Atribución 2.0 Genérica, extraída de [https://wiki2.org/es/Archivo:Physalaemus\\_pustulosus01\\_jpg](https://wiki2.org/es/Archivo:Physalaemus_pustulosus01_jpg). Autor de la imagen: Brian Gratwicke.

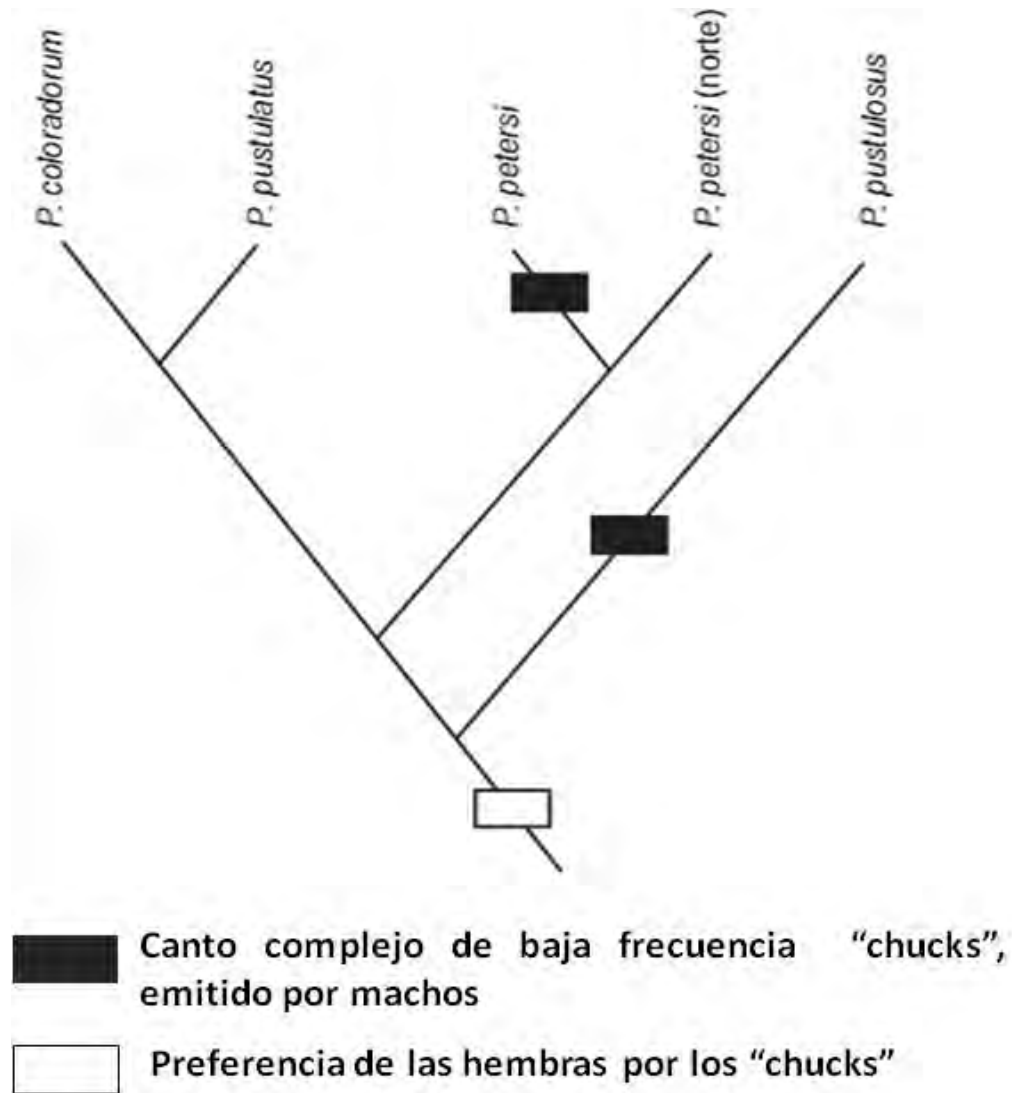
Los machos de esta especie emiten dos tipos diferentes de cantos de sujeción de hembras: cantos simples (CS), y cantos complejos de baja frecuencia (CC), identificados como “chucks”. Además, los machos de gran tamaño, que poseen sacos vocales más grandes, son los que emiten cantos de baja frecuencia del CC, y los que presentan una mayor tasa de fertilización.

En las hembras de *Engystomops pustulosus*, la afinación de la papila basilar está sesgada hacia frecuencias más bajas que el promedio en la porción “chuck” de la llamada de los machos, lo que explicaría su preferencia por las frecuencia más baja de los “chucks” producidos por los machos más grandes. Así, cuanto menor la frecuencia del canto, mayor la preferencia de la hembra (Ryan et al. 1990a; Rand et al. 1992). Esto es lo mismo que expresar que, a menor diferencia sexual en el tamaño corporal, mayor preferencia de las hembras por un determinado macho.

En un estudio realizado por Ryan y Rand (1993 a,b), y debido a que ellos no encontraron diferencia alguna entre la afinación del canto de *P. pustulosus* y *P. coloradorum* (una especie filogenéticamente cercana en la que los machos nunca desarrollaron la capacidad de producir “chuck” de baja frecuencia), se demostró que

la capacidad de las hembras de captar o sintonizar bajas frecuencias evolucionó antes de la evolución del canto complejo de baja frecuencia (“chucks”) de los machos (**Figura 5.15**). De esta manera, los autores concluyen que el “chuck” no jugó ningún rol en la evolución de la preferencia de las hembras por ese rasgo, que esta ocurrió por selección sexual por explotación sensorial, y no por selección sexual desbocada y selección natural.

Análisis filogenéticos indican que la preferencia de las hembras de la rana túngara (*Physalemus pustulosus*) precede al rasgo del macho (**Figura 5.15**). En todas las especies del grupo las hembras prefieren el “chuck”, pero solo los machos de dos especies (*P. petersisy* y *P. pustulosus*) lo producen (**Figura 5.13**). Asumiendo que, por el Principio de Parsimonia, es más probable que haya aparecido el “chuck” en dos especies a que se haya perdido en tres, se considera que la preferencia de las hembras existía antes de que apareciera el carácter en los machos, y que el carácter se ha originado a partir del mayor éxito reproductivo de aquellos machos que explotaron esa preferencia preexistente de las hembras, determinada por un sesgo sensorial de su sistema auditivo (Ryan y Rand 1993 a,b).



**Figura 5.15:** Árbol filogenético o cladograma, a partir del cual se puede observar que la preferencia de las hembras de la rana túngara, *Physalemus pustulosus*, (actualmente *Engystomops pustulosus*, Cope 1864) precede a la evolución del canto complejo de baja frecuencia "chucks", emitido por los machos de este grupo de ranas americanas (Extraído y modificado de Ryan y Rand 1993 a,b).

El principio de parsimonia (Edwards y Cavalli-Sforza, 1963, 1964) es el criterio metodológico adoptado por el cladismo para decidir, en un análisis filogenético que presenta incongruencias entre los caracteres, cuál de los cladogramas posibles, el llamado árbol más corto, constituye la

reconstrucción más probable que es representativa de la filogenia del grupo.

El principio de parsimonia sostiene que la explicación más simple es preferible a las más complejas, es decir, aquella que requiera un menor número de cambios evolutivos, permitiendo tanto las reversiones como las convergencias de los caracteres. Así, este principio minimiza el número de pasos en las transformaciones evolutivas de un carácter. Este principio no sólo es de aplicación en análisis cladistas (Camin y Sokal, 1965) sino también en análisis de distancias en la taxonomía numérica (Cavalli-Sforza y Edwards, 1967).

#### **5.4.7- Modelo de seducción antagónica o selección por resistencia (*Chase-Away Selection*).**

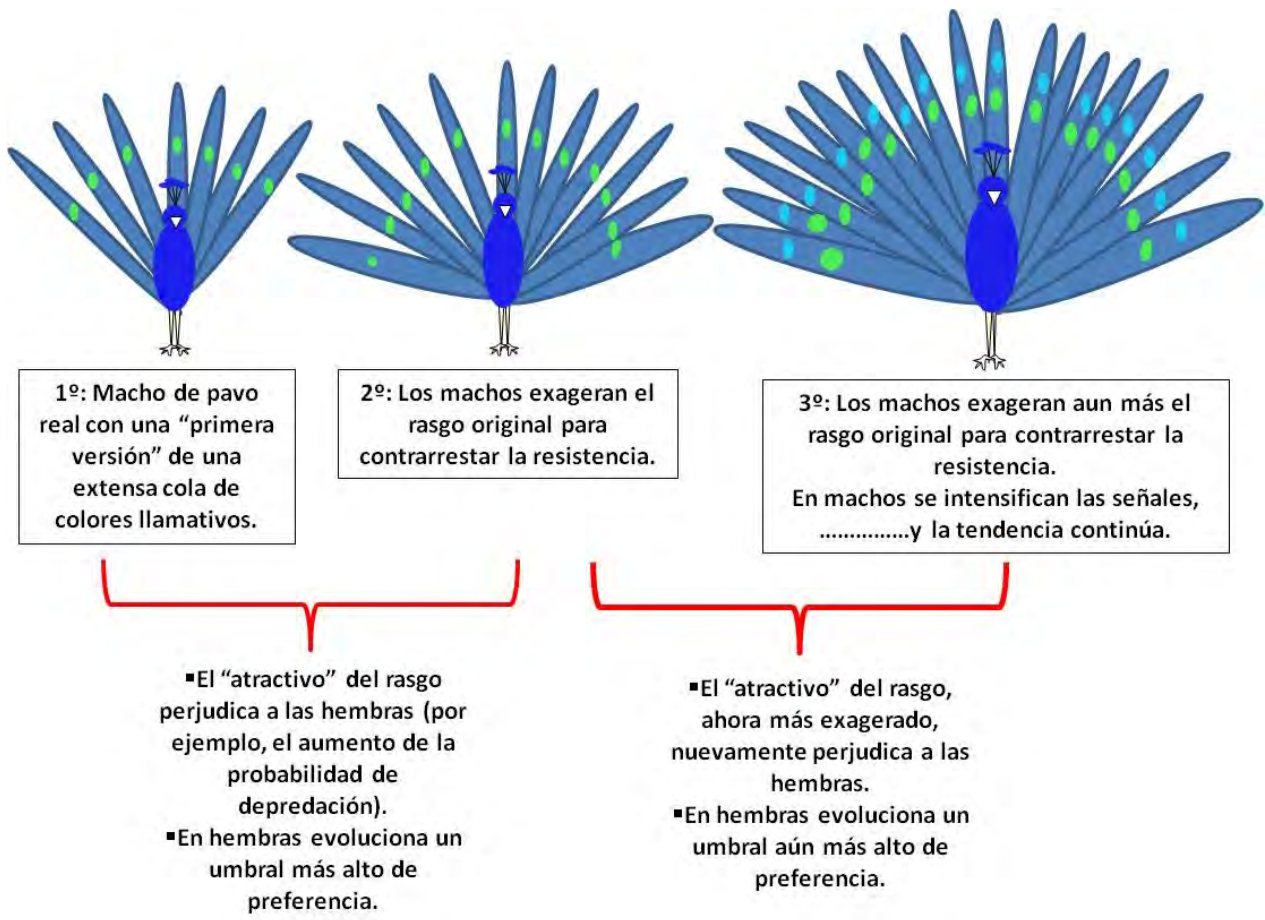
Este modelo también conocido como coevolución antagónica, fue propuesto por Holland y Rice (1998). Resumidamente, el mecanismo de selección intersexual Chase-away, postula que algunos rasgos de los machos que atraen a las hembras podrían ser desventajosos para ellas, por ejemplo persuadiéndola de aparearse con una frecuencia o en un momento que sea perjudicial para ella. En respuesta a esto, las hembras desarrollarían una resistencia al rasgo, que más tarde se vería superada por una versión exagerada del rasgo resistido. Esta sucesión de: *i*) origen de un rasgo masculino inicial atractivo pero perjudicial para las hembras (por recombinación o mutación), *ii*) evolución de la resistencia al rasgo por parte de la hembras, *iii*) evolución de la exageración del rasgo masculinos, aumentando su valor de atracción para las hembras, *iv*) evolución de la resistencia al nuevo rasgo por parte de la hembras, conduciría a una coevolución antagónica.

Específicamente, Holland y Rice (1998) propusieron que:

- a) Las hembras poseen un sesgo sensorial pre-existente que es explotado exitosamente por aquellos machos en los cuales ha surgido ese determinado rasgo atractivo (*explotación sensorial*).
  
- b) El rasgo que incrementa el éxito reproductivo del macho "sobre-estimula" a las hembras, induciéndolas a apareamientos inconvenientes para ellas (demasiado frecuentes -*aumento de su tasa de apareamiento por encima de su óptimo*-, fuera del momento o lugar ideal, alteración hormonal por el fluido seminal, toxicidad del fluido seminal, aumento de probabilidad de predación y parasitismo, escasa provisión de beneficios directos, etc.).

Según West-Eberhard (2004), este rasgo sexual secundario, que surge como un sub-producto "accidental" que coincide con el sesgo sensorial ya existente en hembras, crea una trampa sensorial que manipula el comportamiento de las hembras en beneficio del macho. Así, la clave del proceso sería que, el fitness de las hembras declina cuando se exponen a machos con rasgos realzados que no representan el beneficio que reflejan (perciben una mejor cualificación del macho de la que realmente este posee); es por eso que el umbral de preferencia de las hembras debería aumentar (la selección favorece la resistencia de la hembra hacia dicho rasgo). Este proceso de resistencia conduce a la evolución de rasgos más exagerados en los machos.

Un carácter sexual secundario conspicuo de machos, propuesto como un posible ejemplo de Chase-away selection, es el de la cola del pavo real (**Figura 5.16**).



**Figura 5.16:** Esquema que muestra el mecanismo del proceso evolutivo de selección intersexual por seducción antagónica o selección por resistencia, utilizando la cola del macho de pavo real (*Pavo cristatus*) como carácter sexual secundario conspicuo evolucionado a través de Chase-Away Selection). En la selección sexual por seducción antagónica o selección por resistencia, a medida que aumenta el éxito reproductivo de los machos, disminuye el fitness de las hembras; es una coevolución antagónica entre machos y hembras. (Imagen de Andrea R. Steinmann).

Sin embargo, Yorzinski et al. (2013), en un trabajo publicado en el Journal of Experimental Biology (216:3035-3046), encontró que las hembras de pavo real (*Pavo cristatus*) no muestran claras preferencias por caracteres altamente conspicuos de los machos (**Figura 5.17**).





**Figura 5.17:** Macho de pavo real (*Pavo cristatus*). Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencias CC0 Creative Commons, extraída de <https://pixabay.com/es/peacock-wilhelma-stuttgart-alemania-942036/>

Rosenthal y Servedio (1999) propusieron el mecanismo de la evolución de la resistencia en hembras, el cual se muestra en las **figura 5.18 a y b**. Además, estos autores concluyen las siguientes consecuencias de este mecanismo:

- ✓ Los machos están continuamente presionados por selección sexual para incrementar la magnitud del rasgo que induce a las hembras a aparearse con ellos por debajo de su óptimo.
- ✓ Las hembras están continuamente seleccionadas para la resistencia al rasgo masculino, más que para la atracción hacia el carácter que las estimula para el apareamiento.



FIG. 1. Preference function for a hypothetical trait. Females will not mate with males whose traits lie below a certain threshold and will prefer males with increasing trait values above the threshold. This is an "absolute preference function" sensu Wagner (1998). The y-axis shows female response to single presentations of males.

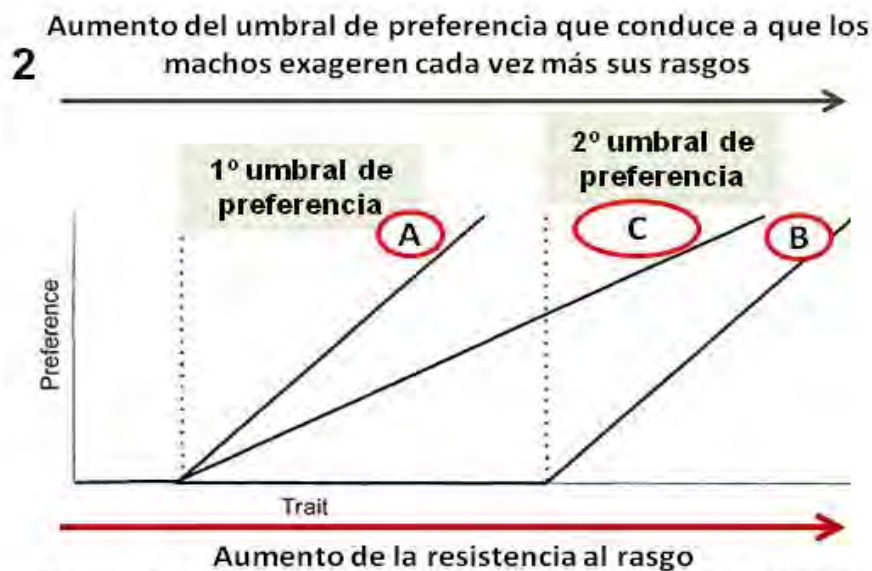
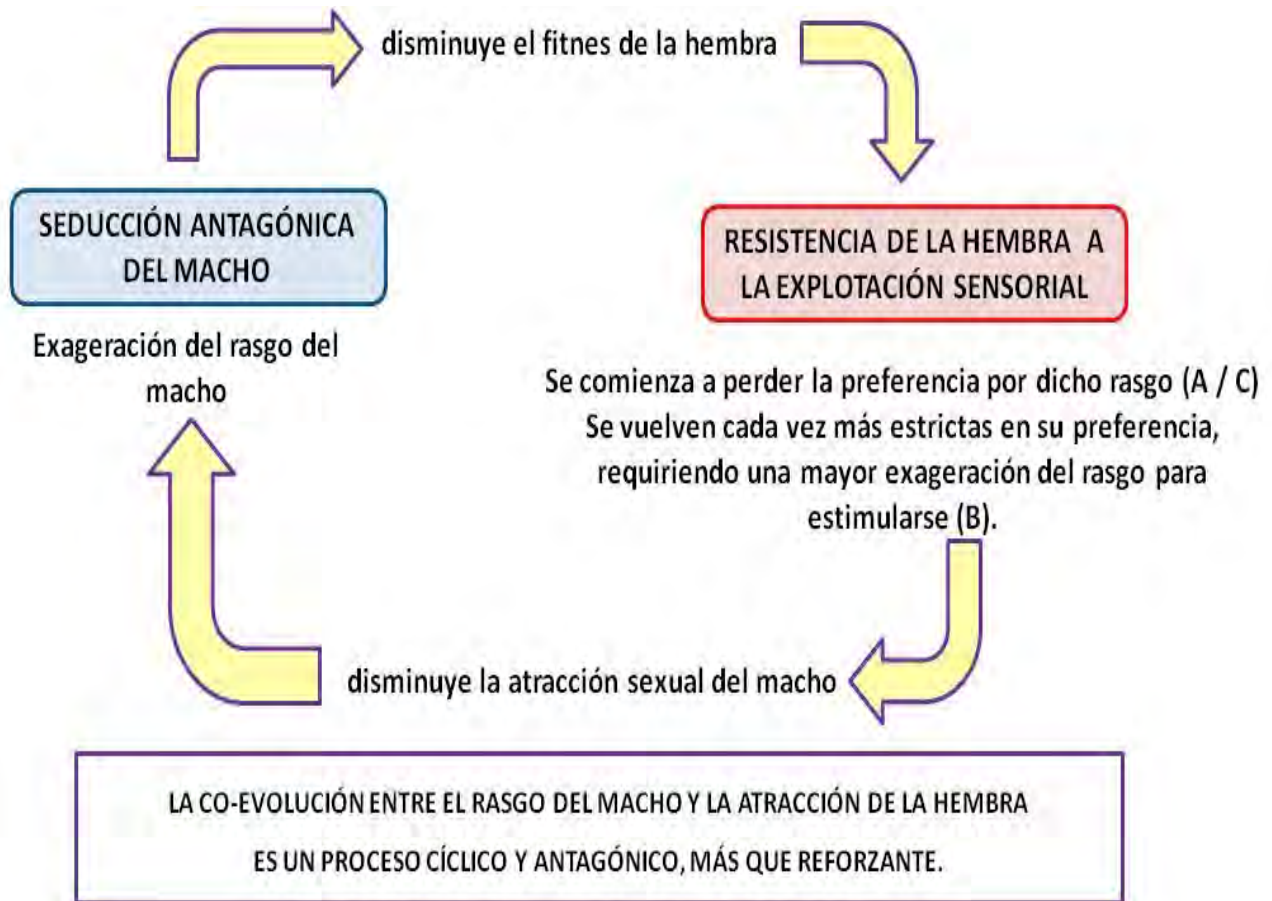


FIG. 2. Evolution of preference functions. A change from A to B involves a change in threshold ("resistance," dotted line); a change from A to C involves only a change in slope (discrimination among mates). Empirical studies of preference evolution are consistent with the latter.

**Figura 5.18a:** Mecanismo de la evolución de la resistencia en hembras (1 y 2), incluido en el modelo de selección intersexual por seducción antagónica o selección por resistencia. Imagen modificada por la autora de este libro, a partir de la original presentada por Rosenthal y Servedio (1999).



**Figura 5.18b:** Mecanismo de la evolución de la resistencia en hembras, incluido en el modelo de selección intersexual por seducción antagónica o selección por resistencia; A y C representan el primero y el segundo umbral de preferencia de la hembra; ver **Figura 5.18a** (Imagen de Andrea R. Steinmann).

## 5.5- MODELOS NO-GENÉTICOS

### 5.5.1- Aprendizaje o Impronta Sexual (*Sexual imprinting*)

Este es un tipo de comportamiento de aprendizaje por el cual los juveniles aprenden a reconocer rasgos atractivos del sexo opuesto. Se requiere la impronta sexual para el reconocimiento de co-específicos vecinos, de manera tal que mediante la selección de compañeros de apareamiento que sean ligeramente diferentes, el individuo sea capaz de lograr un equilibrio óptimo entre la endogamia y la exogamia. En muchos vertebrados los padres proporcionan, a través del proceso de aprendizaje de "impronta sexual", el modelo de la preferencia sexual posterior.

Bateson (1966, 1978, 1979 a,b) y Bateson et al. (1980) realizaron numerosos estudios relacionados al efecto de la experiencia temprana sobre la preferencia sexual y la óptima exogamia. Entre otros temas, y como un ejemplo de evitación de endogamia demostraron que los machos de codorniz japonesa (*Coturnix coturnix japonica*) se aparean preferentemente con hembras con plumaje levemente diferente al plumaje de aquellas con las cuales estuvieron expuestos en la primera infancia. No obstante, ante la opción de aparearse con hembras con plumaje similar al de aquellas con las cuales convivieron en la primera infancia o con hembras que exhiben un plumaje extremadamente poco familiar, los machos prefieren el primer tipo de hembra.

Por otro lado, y como un ejemplo de experiencia temprana sobre la preferencia de apareamiento, Witte y Sawka (2003) demostraron experimentalmente en el pinzón cebrado (*Taeniopygia guttata*) (**Figura 5.19**), que las hembras que se criaron junto a un padre con un rasgo distintivo (una pluma roja adjunta a la cabeza) prefirieron aparearse con machos con ese rasgo.



**Figura 5.19:** Macho adulto de pinzón cebra (*Taeniopygia guttata*). Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia CC0 Creative Commons, extraída de: <https://pixabay.com/es/aves-pequeños-colorido-pinzones-1619983/>

Por otra parte, Swaddle et al. (2005), establecieron experimentalmente que, a una edad temprana y a partir de la información visual disponible en su población de origen, las hembras adultas de pinzones cebra desarrollan preferencias sexuales por ciertas características de machos de la población. Así, Swaddle et al. (2005), investigaron si, a través de su experiencia social previa, las hembras *T. guttata* adquieren preferencias sexuales por machos particulares y para un rasgo generalizado en los machos (bandas de color en el rostro y patas).

Para ello, las hembras estudiadas observaron machos en dos condiciones experimentales simultáneas: 1º experimento: condición de emparejamiento heterosexual; 2º experimento: condición de emparejamiento homosexual (macho-macho). Luego de transcurridas dos semanas de observación de machos en las dos condiciones, las hembras prefirieron significativamente aquellos machos individuales que habían sido apareados con otra hembra; en el segundo experimento, las hembras prefirieron significativamente a machos no utilizados en el estudio (machos “nuevos”), que presentaban el mismo patrón de color que los machos que

participaron en la primera condición (parejas heterosexuales). Estos hallazgos son consistentes con la conclusión que las preferencias de pareja de las hembras de pinzones cebra son afectadas por la información visual disponible en la población y que las preferencias de pareja pueden generalizarse rápidamente a través de las poblaciones por mecanismos sociales.

Konrad Lorenz (**Figura 5.20**), también demostró que las experiencias tempranas afectan las preferencias de apareamiento en aves.

Konrad Lorenz fue un zoólogo austríaco, nacido el 7 de noviembre de 1903 en Viena, Austria, y fallecido el 27 de febrero de 1989 en Altenburg, Alemania). Fue el fundador de la etología moderna, ya que abordó el estudio del comportamiento animal mediante métodos comparativos. Sus resultados contribuyeron a la comprensión de la evolución de los patrones de comportamiento. También destacaron sus investigaciones sobre la agresión y el comportamiento de aprendizaje (Lorenz 1950, 1966; Lorenz y Leyhausen 1985).

Además, Lorenz (1972), describió el comportamiento de aprendizaje en patos y gansos juveniles y observó que poco después de la eclosión, los pichones pueden seguir tanto a sus padres reales, como a padres a "adoptivos". Este proceso se denomina impronta o troquelado (*imprinting*). La impronta es un tipo de aprendizaje que ocurre en una edad particular, o en una etapa de la vida específica, es rápido y aparentemente independiente de sus consecuencias.

Lorenz demostró cómo los pichones de gansos seguían el primer estímulo móvil (estímulos visuales y auditivos del objeto principal), que veían dentro de lo que llamó un "período crítico", entre las 13 y las 16 horas después de la eclosión.

Konrad Lorenz compartió el Premio Nobel de Fisiología o Medicina en 1973 con Karl von Frisch y Nikolaas Tinbergen.



**Figura 5.20:** El etólogo austriaco Konrad Lorenz siendo seguido por gansos silvestres juveniles (*Anser anser*), 1960. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencias de *Nina Leen—Time Life Pictures/Getty Images*, <https://www.britannica.com/biography/Konrad-Lorenz>

### 5.5.2- Copia de elección de pareja (*Mate Choice Copying*)

Este modelo de elección de pareja ocurre cuando la probabilidad de que un individuo ("observador") se aparee con un individuo en particular ("objetivo"), aumenta o disminuye en base a la observación de una interacción sexual previa entre el "objetivo" y otro individuo. De este modo, las hembras están influenciadas por elecciones de parejas realizadas previamente por otras hembras (la observación de la elección de un macho por parte de otra hembra experimentada le permitirá discernir rasgos de calidad del macho). No obstante, las hembras pueden incurrir en copias correctas o incorrectas, cuyo resultado afectará su éxito reproductivo.

- i*) Copias correctas (elecciones ventajosas): la elección copiada conducirá a un aumento en el ER.
- i*) Copias incorrectas (elecciones desventajosas): las copadoras podrían copiar la elección de hembras que no han evaluado cuidadosamente las características del macho (copiaron una mala elección).

En varias especies de primates, las hembras emiten llamadas fuertes y distintivas durante el apareamiento. Estudios realizados en el macaco de Gibraltar (*Macaca sylvanus*) (**Figura 5.21**), Pfefferle et al. (2008) demostraron que durante la cópula, las vocalizaciones realizadas por las hembras durante la eyaculación difieren de aquellas realizadas durante cópulas no eyaculatorias, proporcionando información valiosa sobre la calidad del macho y el resultado del apareamiento a las hembras oyentes





**Figura 5.21:** Macaco de Gibraltar (*Macaca sylvanus*). Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia CC0 Creative Commons, extraída de <https://pixabay.com/es/macaca-sylvanus-monos-animales-3004349/>

## **5.6- ELECCIÓN DE MACHO EN RELACIÓN A SU JERARQUÍA DE DOMINANCIA**

Este tipo de elección ocurre típicamente en aquellos sistemas de apareamiento en los cuales no todos los machos participarían de la reproducción, y en los cuales la selección sexual intrasexual es intensa. En general, este modo es típico de grupos reproductivos de un solo macho dominante, y sus resultados conducen a un acceso diferencial a hembras receptivas, al desplazamiento de rivales y la supresión fisiológica de la reproducción de otros machos. Así, el establecimiento de jerarquías de dominancia entre machos ocurre cuando el número de competidores por acceso al apareamiento es elevado (alta tasa de interacción intra-sexual).

Los Individuos dominantes son aquellos competitivamente superiores a sus rivales; se puede definir la dominancia de un individuo sobre la base de los resultados de sus encuentros agonísticos. Por otra parte, los individuos dominantes mantienen su prioridad de acceso a los recursos bajo varios contextos.

Así, la condición de dominancia usualmente se refiere a la prioridad de un individuo por el acceso a recursos como resultado de interacciones agonísticas directas previas (Drews 1993). De este modo, los Individuos dominantes serán competitivamente superiores, excluyendo a sus rivales del acceso a parejas o a recursos cruciales para la reproducción, a través del desplazamiento de sus contrincantes (Dewsbury 1982a).

En mamíferos, los olores desempeñan un rol fundamental en la mediación de las interacciones reproductivas ya que, entre otros, pueden afectar la madurez reproductiva de individuos juveniles, la sincronización o la inhibición del estrógeno entre las hembras, la culminación a término de la preñez, los niveles hormonales y la espermatogénesis (Bruce 1959, 1965; Eisenberg y Kleiman 1972; Johnston 1983; Brown 1979, 1985; Ferkin et al. 1994; Krucsek 1994). En roedores, y en otros grupos de mamíferos, la marcación odorífica puede realizarse mediante la deposición de orina, heces, el frotado de la región anogenital, y/o la deposición de olores producidos por glándulas odoríficas especializadas (Johnston et al. 1993; Rich y Hurst 1999). La comunicación olfativa, al ofrecer información sobre coespecíficos en relación a la edad, sexo, estado reproductivo, jerarquía de dominancia, posesión de un territorio, etc., desempeña un papel clave en la mediación de la conducta sexual, desde el reconocimiento del sexo opuesto hasta en la evaluación de la idoneidad de los diferentes individuos como potenciales parejas (Krucsek 1997; Rich y Hurst 1998, 1999; Thomas 2002; Thomas y Wolff 2002; Hurst 2009).

Las señales usadas en contextos de competencia intrasexual entre machos informan sobre el estatus de dominancia del emisor (Martín et al. 2007), es decir, su agresividad o habilidad de lucha, mientras que las señales usadas para la elección de pareja informan sobre diferentes características “beneficiosas” del emisor o bien de su localización (Andersson 1994). El contenido concreto de información puede ser muy variado (Dawkins y Guilford 1991) y dependerá de las características

ambientales (Welch 2003). Así, las características sociales determinarán si las señales informan sobre el estatus de dominancia de los machos o de otros factores (Qvarnström y Forsgren 1998; Wong y Candolin 2005).

Las jerarquías de dominancia pueden basarse en:

- Edad (Tamaño de los dientes; Patrones de coloración; Experiencia)  
**(Figura 5.22).**
- Tamaño corporal relativo
- Habilidad para pelear
- Presencia de señales de capacidad de lucha
- Agresividad

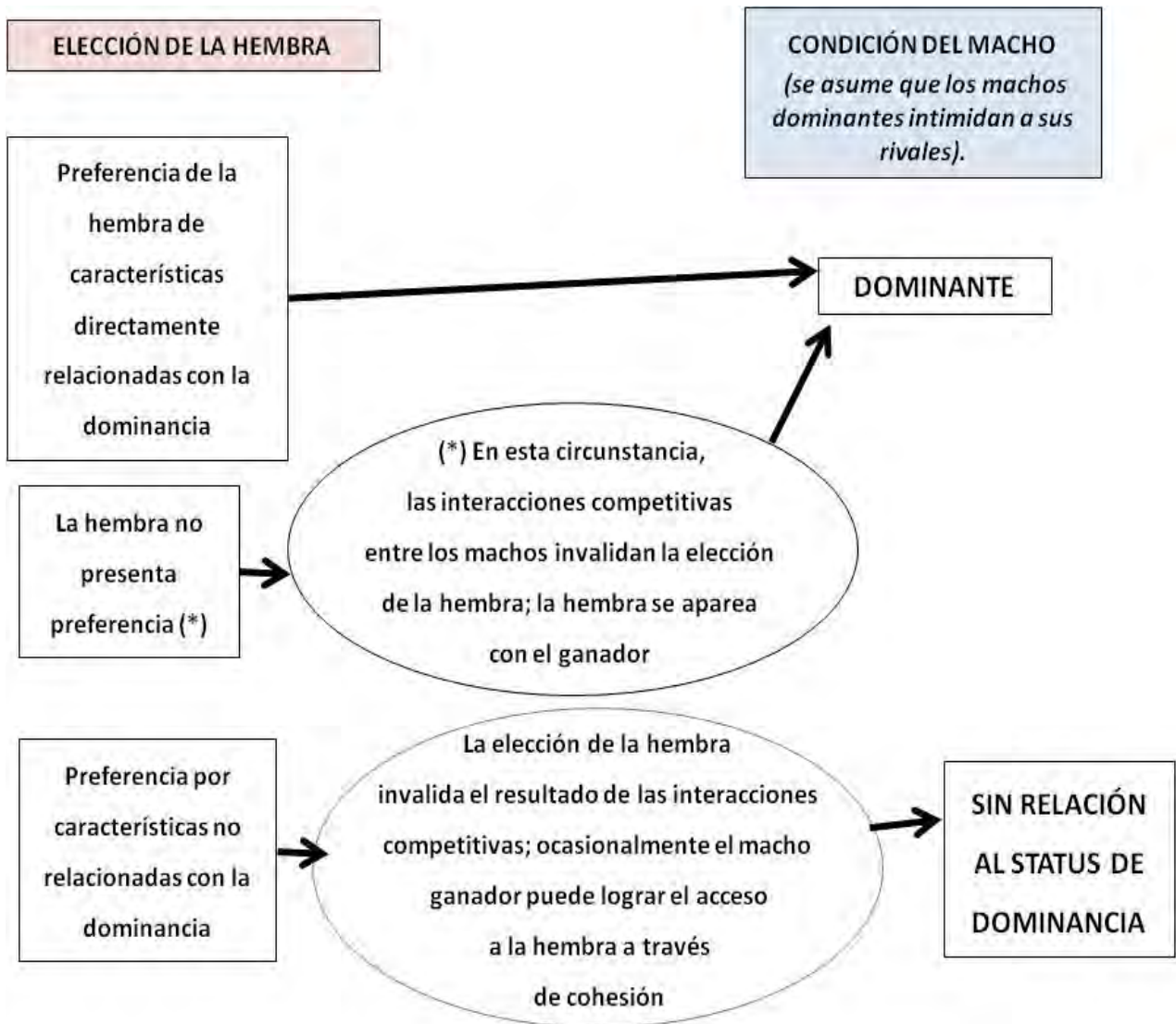


**Figura 5.22:** Gorila de montaña (*Gorilla beringei beringei*). Los machos maduros sexualmente típicamente presentan caninos largos y el lomo plateado; el macho dominante es el que determina la dinámica general del grupo social. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia CC0 Creative Commons, extraída de <https://pixabay.com/es/plata-de-nuevo-gorila-masculina-707327/>

Cabe señalar que la agresividad por sí misma no establece la condición de dominancia de un individuo; esta se adquiere a través de interacciones agresivas que con el tiempo se vuelven menos frecuentes al hacerse menos necesarias (condición establecida como resultado de experiencia adquirida en encuentros previos entre los mismos oponentes y que confiere prioridad sobre el acceso a recursos).

La dominancia es uno de los atributos individuales asociados con el éxito de apareamiento más estudiado entre los mamíferos. Los individuos de alto rango, los machos en la mayoría de las especies de mamíferos, obtienen acceso diferenciado al apareamiento a través de la competencia intrasexual o de la elección por parte de hembras. Esto resulta en un éxito reproductivo desproporcionado entre los machos de la población (Dewsbury 1982a, b). En general, un macho que ostente una alta jerarquía de dominancia, estaría brindando información sobre ciertas aptitudes, tales como, buena condición de salud, buen contrincante, buena pareja sexual, buen monopolizador de recursos, entre otras.

No obstante, si bien todas ellas son características importantes al momento del apareamiento, no siempre aseguran su elección por parte de la hembra (**Figura 5.23**). Por ejemplo, si el cuidado paternal es importante para la cría exitosa de la descendencia producida, y el macho dominante no necesariamente proveerá mejor cuidado parental que los perdedores, una hembra aumentará su éxito reproductivo si selecciona un macho que sea un “buen padre”, y ocasionalmente preferirá un macho subordinado (**Figura 5.23**).



**Figura 5.23:** Elección de la hembra en relación a sus preferencias particulares, y a la condición de dominancia del macho. Las flechas indican qué tipo de macho logró acceder al apareamiento (*Imagen de Andrea R. Steinmann*).

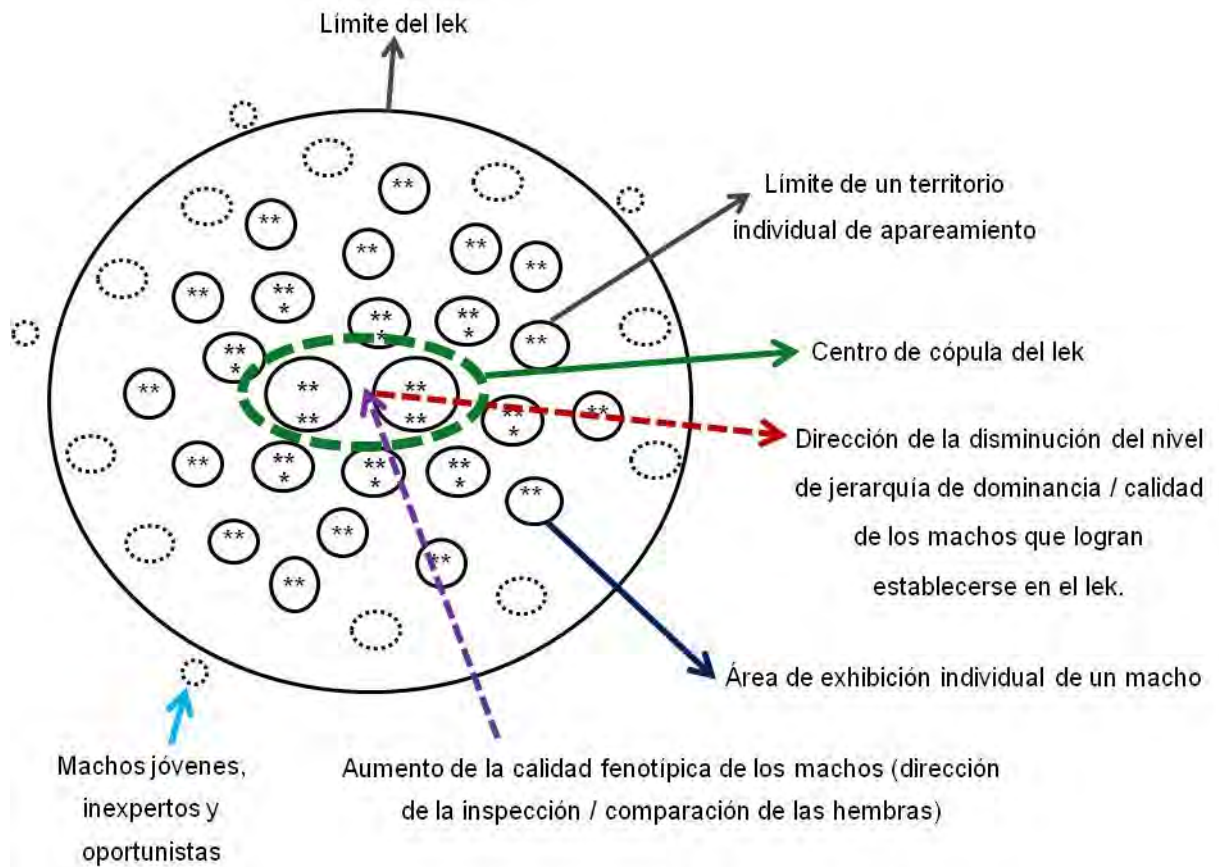
## **5.7- SELECCIÓN DE PAREJA EN UN SISTEMA DE APAREAMIENTO DE LEK: EL GALLO DE LAS ARTEMISAS O UROGALLO (*Centrocercus urophasianus*) COMO EJEMPLO.**

El sistema de apareamiento del lek (palabra de origen escandinavo, que significa juego), es un tipo de poliginia caracterizado por un éxito de apareamiento extremadamente desigual entre los machos. Aunque existe una variación considerable, los leks se caracterizan básicamente por la agrupación de machos en los terrenos de exhibición (que generalmente se mantienen en ubicaciones tradicionales), y la falta de asociación entre machos y hembras después de la cópula. Las hembras visitan los leks solo para reproducirse; crían a sus crías en otro lugar sin la ayuda del macho.

El comportamiento de *Lekking* ocurre en muchos taxones animales, lo que sugiere que las estrategias generales asociadas al mismo, que aumentan el éxito reproductivo de los individuos que lo exhiben, podrían explicar los múltiples orígenes independientes de este sistema de apareamiento. Así, el sistema de lek ha evolucionado en numerosas especies de aves filogenéticamente alejadas. En menor frecuencia, se encuentra también en algunos insectos, peces, anfibios anuros y mamíferos.

En un sistema de apareamiento de lek la tasa sexual operativa se encuentra fuertemente desviada hacia las hembras, y presenta una intensidad muy alta de la selección sexual. Un lek consiste en una agrupación de machos que compiten por el acceso al apareamiento en un área específica denominada “arena” ,o sitio de exhibición, que no contiene recursos significativos para las hembras. En este sistema los machos solo proveen gametas. En un sistema de lek los machos que más se aparean son aquellos que vencieron luego de un período de intensa competencia intrasexual, a través de diferentes tipos de exhibiciones (mayor costo de inversión); los machos ganadores tendrán mayor cantidad de apareamientos respecto a los vencidos. La posición de un “buen macho” en un lek se logra a través del establecimiento de jerarquías de dominancia, y en general, la calidad media de los machos puede ser correlacionada con el tamaño del lek (**Figura 5.24**).

Así, este sistema de apareamiento se caracteriza por una muy alta varianza en el éxito de apareamiento de los machos, con uno o muy pocos que acceden a la mayoría de las cópulas. Este elevado sesgo reproductivo entre los machos ha llevado a cuestionar por qué se reúnen en leks cuando, en general, las posibilidades de éxito reproductivo son tan bajas. Entre las hipótesis explicativas de las posibles causas de la agregación de machos en leks se pueden mencionar: a) la selección de parentesco; b) la minimización del riesgo de predación; c) la presencia de emisores calientes, y d) la agregación en puntos calientes.



**Figura 5.24:** Esquema de un lek. La cantidad de asteriscos representa la calidad de los machos del lek, donde a mayor cantidad de asteriscos, mayor la calidad del machos.

**a) Selección de parentesco:** Los machos que no acceden a la reproducción se encuentran relacionados genéticamente con aquellos que sí, obteniendo beneficios indirectos (aptitud inclusiva).

**b) Minimización del riesgo de depredación:** Las hembras prefieren aparearse en los leks debido a las ventajas que estos ofrecen en comparación con el apareamiento en sitios solitarios (leks como sitios seguros de apareamiento). El riesgo de depredación se reduce: menor probabilidad de depredación que seleccionando machos en lugares solitarios. Además, se reduce el costo de búsqueda / selección de machos de alta calidad.

**c) Presencia de emisores calientes (hotshots):** El lek conduce al incremento de la capacidad de atracción por señalización conjunta del grupo de machos; la proximidad de machos con elevada capacidad de señalización permite que otros, con escasa capacidad de atracción, también logren apareamientos (machos cleptoparásitos). La agrupación de los machos atractivos beneficiaría no sólo a las hembras, sino también a machos menos atractivos. En la **Figura 2.1** (en el Capítulo 2 de este libro), se muestra la estrategia de incremento de la capacidad de señalización conjunta por parte de un grupo de machos que aumenta de manera muy importante la probabilidad de ser ubicados por las hembras. La proximidad de machos con elevada capacidad de señalización permite que otros, con escasa capacidad de atracción, también logren apareamientos (Hipótesis explicativa de la agregación de machos en leks a través de la presencia de emisores calientes o hotshots).

**d) Agregación en puntos calientes (hotspots):** Los patrones de movimientos y / o dispersión de las hembras determinan dónde se asientan los machos; los leks se establecen en aquellas áreas en las cuales la tasa de encuentro con hembras es muy elevada, sea por la concentración de recursos, o por solapamiento de territorios de hembras; los machos tienden a reunirse en el área de superposición de las áreas de acción de las hembras, o en aquellas áreas donde su densidad es mayor.

Por otra parte, el lek les proporciona a las hembras una oportunidad para evaluar una amplia gama de machos y seleccionar los mejores rasgos fenotípicos.



Así, en este sistema habría un efecto dominante de la preferencia de hembras respecto a ciertos caracteres sexuales de los machos. El único beneficio para las hembras es la obtención de esperma del mejor, o de los pocos mejores machos, y estas maximizarían su éxito reproductivo a través del apareamiento con más de un macho de calidad. Es importante señalar que en un sistema de lek las hembras tienen la oportunidad de comparar a sus potenciales parejas reproductivas, en oposición a la habitual comparación secuencial de posibles parejas.

En las elevadas mesetas cubiertas de artemisas de las montañas Rocosas (sistema de cordilleras que se extiende desde Columbia Británica en el noroeste, pasando por la frontera entre Alberta y Columbia Británica hasta el suroeste de Estados Unidos, en Nuevo México), ambos sexos del gallo de las artemisas (*Centrocercus urophasianus*), también conocido como urogallo, y con un pronunciado dimorfismo sexual, se congregan durante la estación de reproducción en terrenos de exhibición comunales o leks. Así, el sistema de apareamiento del urogallo consiste en un sistema de lek (Wiley Jr. 1978), una asociación transitoria de ambos sexos en un lugar específico.

En un lek de urogallos pueden reunirse entre 50 y 60 machos, y, a menos que interfirieran actividades antrópicas que la modifiquen, la localización del mismo se mantiene año tras año en el mismo punto geográfico que ocupó en los años anteriores. En esta especie, no solo se mantiene la ubicación del lek, sino que es común que la ubicación de los individuos que han accedido al centro del lek en el año anterior, también se mantenga. Allí, los machos se exhiben reiteradamente durante las tres o cuatro primeras horas del día, desde Marzo hasta fines de Abril. Durante cada exhibición, que dura casi 4 segundos, el macho hincha y expande su elástico saco esofágico hasta que este llega a contener unos 4 litros de aire aproximadamente; a continuación, y a través de la contracción de los músculos del pecho, comprime bruscamente el saco hinchado y el aire sale expulsado de golpe produciendo un chasquido muy resonante. Entre cada ciclo de exhibición o pavoneo, el macho se yergue con las plumas blancas de su cuello erizadas y extendiendo verticalmente sus plumas caudales de manera tal que forman un abanico vertical.

Además, cuando el macho extiende sus plumas caudales formando un abanico extendido, quedan a la vista las plumas más claras y cortas situadas por debajo de las plumas caudales más largas. Las puntas blancas de estas cortas plumas, que ahora se han vuelto visibles, forman un modelo a patrón característico que difiere de un macho a otro (**Figura 5.25**). Este patrón también podría constituirse en un estímulo visual para las hembras al momento de su elección de pareja sexual. De esta manera, las señales estímulo para las hembras receptivas podrían ser tanto auditivas como visuales. El pavoneo se interrumpe cuando un macho se acerca al límite de su área de exhibición. En estas circunstancias los machos vecinos se enfrentan en exhibiciones de comportamientos agresivos y, más raramente, a través de peleas directas. El resultado del gasto energético que conlleva esta intensa actividad de competencia intrasexual, a través de las exhibiciones y ocasionales enfrentamientos, es la posición que ocupará cada macho en el lek a la llegada de las hembras. Aquellos machos que logren ocupar un territorio de cópula en el área central del lek tendrán un gran éxito de apareamiento, ya que copulará con una gran cantidad de hembras; esto, a diferencia de sus vecinos más cercanos que lo harán muy ocasionalmente, por no mencionar a los más alejados que no llegarán a copular en absoluto. A partir de sus observaciones, Wiley (1978) expresó que en el primer año de actividad reproductiva, un gallo de las artemisas establece un territorio en el borde de un lek; de no mediar algún impedimento, en años sucesivos el mismo macho vuelve al mismo lek y también a la misma área general que ocupó en el año dentro del lek. Si el resultado de sus pavoneos condujeran a dominar a sus contrincantes vecinos, la localización del macho dentro del lek variará de manera centrípeta, no solo de un año para otro, sino también en el transcurso de una misma estación reproductiva (período de exhibición). Así, el recorrido del macho hacia centro del lek (centro de cópula del lek), estará en función de su éxito reproductivo. Aunque existe una gran variación en la edad de los machos que alcanzan el centro de cópula del lek, es muy poco probable que un macho de un año de edad llegue a aparearse, mientras que los machos más viejos tendrán las máximas probabilidades de hacerlo. De esta manera, existiría una trayectoria ontogenética que reflejaría la

progresión en el desarrollo (edad y experiencia), que conduciría a un macho a un óptimo éxito reproductivo (copular con la mayor cantidad posible de hembras).

Entre mediados y fines de Abril, un gran número de hembras de *C. urophasianus* visitan los leks para elegir pareja en función de características tales como la resonancia del chasquido, el plumaje, el tamaño corporal y la forma de exhibirse de los machos. Tras esta discriminación de fenotipos, sólo unos muy pocos machos consiguen aparearse, y serán aquellos pocos que se encuentren en el centro del lek. De esta manera, las hembras visitantes copulan sólo con unos pocos machos (no más del 10% de los machos presentes en el lek), y generalmente siempre con los mismos. Los machos seleccionados pueden llegar a copular con hasta 60 hembras diferentes; el resto de los machos no participa de la reproducción. Así, la selección sexual es muy intensa en esta especie de ave.

Ahora bien, una primera hipótesis respecto al modo de elección de pareja por parte de las hembras de urogallo, sería que estas eligen a los machos que presenten los caracteres secundarios más llamativos: los machos del lek difieren entre sí y las hembras eligen para aparearse al macho, o machos, más atractivos del lek, según determinados criterios de forma corporal, sonido, comportamiento, etc. Así, los territorios individuales de los machos más atractivos del lek se transformarían en los centros de cópula del lek. Este modo de elección de pareja coincidiría con el propuesto por Fisher en 1918 (Runaway Selection o selección fuera de control). En este modelo de elección de pareja, las hembras obtienen beneficios genéticos indirectos por medio de la elección de machos atractivos, no debido a que estos sean genéticamente superiores, sino debido a que producirán hijos más atractivos (hijos machos más atractivos con mayores probabilidades de copular que lo menos atractivos; nietos machos más atractivos con mayores probabilidades de copular que aquellos menos atractivos), que aquellas hembras que se reprodujeron con machos menos atractivos. Así, si bien las hembras eligen los machos con caracteres secundarios más llamativos, esto no necesariamente implica que escojan los que puedan darles una mayor o mejor descendencia.



**Figura 5.25:** Exhibición pre-apareamiento de machos del gallo de las artemisas o urogallo (*Centrocercus urophasianus*). Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencias de: <https://pixabay.com/es/más-sage-grouse-ave-936693/>, <https://pixabay.com/es/más-sage-grouse-ave-936696/>

Otra hipótesis sobre el modo de elección de pareja por parte de las hembras de esta especie, podría ser que estas eligieran machos en función de la intensidad o frecuencia de las actividades desplegadas por los mismos: los territorios individuales de aquellos machos que exhibieran una mayor actividad serían los que congregaran una mayor cantidad de hembras. Si consideramos que los machos que se pavonean con mayor frecuencia son aquellos que han invertido un mayor costo energético, y que, aun así continúan exhibiéndose en el centro del lek a la llegada de las hembras, entonces las características sexuales secundarias de los machos serían representativas de su calidad genética subyacente. Si así fuera, la descendencia de

las hembras que se reprodujeran con ellos (tanto sus hijos como sus hijas), adquiriría genes que codifican rasgos de alta calidad. Este modo, propuesto por Zahavi, es conocido como el de "buenos genes". Cabe recordar que, en este modelo, Zahavi predijo que las características de los machos deberían ser honestas (transmitir información precisa) y extravagantes, difíciles de producir, costosas en algún sentido, o desventajosas respecto a las probabilidades de supervivencia del individuo que las porta (handicap).

Una tercera hipótesis a formular sería el modo por copia de elección de pareja (mate choice copying), un modelo no genético de elección de pareja en el cual las hembras están afectadas por elecciones de parejas realizadas previamente por otras hembras de la población (la observación realizada por una hembra inexperta de la elección de un macho determinado por parte de otra hembra experimentada, le permitirá discernir a la primera rasgos de calidad de un macho). Wiley Jr. (1978), observó que las hembras experimentadas que llegan al lek son seguidas y observadas por aquellas inexpertas; así, las primerizas siguen a las hembras que ya visitaron el lek en años anteriores hasta llegar al centro de cópula. El hecho que las primerizas pongan sus huevos más tarde que las hembras más viejas, que han visitado el lek en años anteriores, y estando ya avanzada la estación reproductiva, apoyaría la hipótesis de la selección de macho a través de repetir la elección de las experimentadas. Estudios realizados por Höglund et al (1995) en comportamiento de *Lekking* en el urogallo negro (*Tetrao tetrix*), proporcionaron evidencia de que la selección de pareja reproductiva se vio afectada por las hembras que copiaron las elecciones de otras. Según estos autores, después de haber sido elegido por una hembra, las probabilidades del macho de ser nuevamente elegido aumentaban significativamente. Además, en un experimento en el cual se colocaron intermitentemente modelos de hembras ficticias de la misma especie en el interior de los territorios individuales de los machos del lek, con las cuales los dueños de los territorios intentaban copular, los días en que los modelos estuvieron presentes la afluencia de hembras a dichos territorios de cópula fue significativamente mayor; este resultado no se registró en otros dos tratamientos en los cuales a los machos se

les presentaron señuelos con los que no podían copular, sugiriendo que la cópula en sí misma aumentaba la elección del macho por parte de las hembras.

## **5.8- SELECCIÓN DE PAREJA POST-APAREAMIENTO, O ELECCIÓN CRÍPTICA DE HEMBRAS.**

Hasta aquí se asumió que todos los apareamientos son equivalentes, y que el éxito reproductivo, tanto de machos como de hembras, se podría estimar a través de la contabilización de cópulas obtenidas. No obstante, que una hembra acepte aparearse con un determinado macho no significa necesariamente que lo acepte como padre de sus crías.

La selección sexual es una poderosa fuerza evolutiva que selecciona características que aumentan la probabilidad de éxito reproductivo en aquellos individuos que las exhiben. Antes de la cópula, la selección sexual puede ocurrir a través de dos mecanismos: la selección intrasexual, o competencia entre individuos del mismo sexo (generalmente los machos) para acceder a parejas de apareamiento del sexo opuesto, y la selección intersexual, o la selección de pareja (típicamente la elección de machos por parte de las hembras). Cuando las hembras son sexualmente promiscuas y se aparean con múltiples machos (que en las especies animales es más la regla que la excepción), estos dos mecanismos tienen el potencial de también continuar después de la cópula: selección intrasexual como competencia espermática (Parker 1970; Birkhead y Møller 1998), y selección intersexual como elección críptica de hembras (Eberhard 1996; Birkhead y Pizzari 2002). El término “críptica” se aplica porque esta forma de elección de pareja reproductiva puede ser difícil de observar (por ejemplo, cuando se produce dentro del tracto reproductivo femenino), y también difícil de cuantificar, ya que las medidas clásicas de éxito reproductivo tal como el “éxito de apareamiento”, no son aplicables en este caso (Eberhard 1996; Birkhead y Pizzari 2002).

Darwin no pudo apreciar que la competencia entre machos y la selección de pareja por parte de las hembras pudieran continuar después de que hubiese comenzado la cópula, y menos cuando esta hubiera concluido. Darwin omitió el

hecho que no todas las cópulas dan como resultado la inseminación, y que no todas las inseminaciones resultan en la fertilización de los óvulos de la hembra. Así, no evaluó la importancia de que cualquier estrategia exhibida por los machos, que al aumentar la probabilidad de que sus cópulas condujeran a la fertilización de las gametas femeninas, le otorgara una ventaja en la competencia con otros machos que se apareasen con la misma hembra. Sin embargo, esta omisión por parte de Darwin es menos comprensible que la de concebir una elección post-cópula por parte de las hembras.

Ya cuando Darwin (1871) propuso los mecanismos de selección sexual, el más resistido por sus pares fue el mecanismo que implicaba una elección activa de pareja por parte de las hembras; en una sociedad inglesa victoriana, en la cual las mujeres pertenecientes a la clase alta (nobleza), o a la alta burguesía, típicamente no participaban en la elección de sus propio esposos, que a partir del momento en que contraían matrimonio perdían todo derecho sobre sus rentas, propiedades y sobre sus propios cuerpos, donde sus opiniones no eran consideradas, sus lecturas controladas, y que básicamente sus actividades, supervisadas por los varones de la familia, se limitaban a los lugares privados (Scott 1982; Thompson 1988; Charlot y Marx 1993), aceptar que las hembras tuvieran un rol activo en la selección de su pareja reproductiva era muy difícil de aceptar. De esta manera, es totalmente comprensible que Darwin no hubiera siquiera evaluado la posibilidad de que las hembras pudieran continuar eligiendo su pareja reproductiva después de la cópula.

No fue hasta 99 años después de la publicación del libro de Darwin "*The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*" (1871), que Geoff Parker advirtió a los biólogos sobre la importancia evolutiva de los procesos que ocurren después que el macho haya logrado el acoplamiento genital o apareamiento. Parker (1970) observó que estos mecanismos, al igual que los pre-copulatorios destacados por Darwin, podían resultar en la selección sexual de un macho en especial, al afectar su éxito en la competencia con otros machos. La competencia espermática, o sea, la acción directa del comportamiento de un macho o de su esperma sobre otro macho o su esperma, fue rápidamente aceptada como una fuerza evolutiva potencialmente

importante después de la publicación del artículo pionero de Parker "*Sperm competition and its evolutionary consequences*" (1970). En la **Tabla 5.1** se presentan algunos ejemplos de mecanismos de selección sexual post-copulatorio en machos, o competencia espermática, en distintas especies animales.

**Tabla 5.1:** Algunos ejemplos de mecanismos utilizados por los machos en la competencia espermática.

1.	Diluir el esperma de los machos que accedieron a la cópula antes que ellos con su propia eyaculación voluminosa. Esta táctica es muy común en aquellas especies de vertebrados, donde el tamaño de los testículos (y por lo tanto el tamaño de la eyaculación) se correlaciona con el grado de poliandria femenina (apareamientos con múltiples machos en un mismo evento de reproductivo). (Parker 1977; Harcourt et al. 1981; Birkhead y Møller 1992)
2.	Exhibición de rasgos conductuales que le permitan prevalecer en la competencia espermática que incluyen la transferencia de eyaculados más grandes cuando hay más machos en las proximidades de la hembra (Gage y Baker 1991).
3.	Efectuar cópulas de "represalia" o "desquite" cuando la hembra con la que se apareó copula posteriormente con otro macho (Birkhead y Møller 1992)
4.	Tácticas relacionadas con la variabilidad en la cantidad, motilidad y morfología de los propios espermatozoides (Birkhead et al. 1999; Gage y Morrow 2003; Gage et al 2004)
5.	Táctica relacionada con la variabilidad en la cantidad y en la motilidad y morfología de los propios espermatozoides, los cuales al interactuar y unirse con los espermatozoides de un macho que copuló previamente alcanzan un desplazamiento más vigoroso (Pizzari y Foster 2008).
6.	Utilización de sus propios genitales o espermatóforo para desplazar físicamente a los espermatozoides de machos anteriores y que aún están presentes en la hembra (Waage 1979; Gack y Peschke 1994; Simmons 2001).
7.	Exhibición de estrategias defensivas que conduzcan a reducir el riesgo de competencia para su propio esperma, protegiendo a la hembra de la cópula con machos adicionales (quedándose con ella después de la cópula -comportamiento de vigilancia de la pareja-, tapando físicamente sus genitales, etc.), o inducirla a un comportamiento no receptivo. (Storey y French 1995; Schubert et al. 2009; Yokoi et al. 2016).
8.	Mecanismos competitivos que incluyen el esperma "kamikaze", que mata o incapacita el esperma de otros machos (Baker y Bellis 1988).



Por otra parte, Eberhard (2009) propuso que también existen estrategias post-copulatorias en las hembras, equivalentes a las luchas previas entre machos y a la elección de pareja por parte de hembras, propuestas por Darwin. Si una hembra copula con más de un macho, y si uno de estos machos fuera mejor que otros en el proceso de eliminar o desplazar los espermatozoides depositados en el tracto femenino por esos otros machos en cópulas previas, este macho tendrá mayor probabilidad de fecundar a la hembra, produciendo más descendencia que los otros (Parker 1970; Waage 1979; Birkhead y Møller 1992; Eberhard 1996).

En el año 1996, William Eberhard propuso que las hembras pueden convertirse en un factor de selección muy importante después de la cópula (o durante la misma), ejerciendo el control sobre los procesos de fertilización, denominado “elección críptica de hembras” (**Cuadro 5.4**). No obstante, aunque es indiscutible que las hembras tienen un gran potencial para sesgar la paternidad en la etapa post-copulatoria, debido a la complejidad en la obtención de evidencia la elección críptica de hembras es la menos estudiada de los procesos a través de los cuales puede tener lugar la selección sexual (en comparación con los numerosos estudios sobre competencia espermática), fehaciente (Andersson y Simmons 2006; Birkhead et al. 2009; Eberhard 2009).

<b>SELECCIÓN SEXUAL</b>		
<b>Darwin</b>		
<b>Antes de la cópula</b>	Selección de macho por parte de las hembras	Competencia entre machos por el acceso a hembras
<b>Después de Darwin</b>		
<b>Durante y después de la cópula</b>	Competencia espermática	<b>SELECCIÓN CRÍPTICA DE HEMBRAS</b>

**Cuadro 5.4:** Mecanismo de la selección sexual previos a la cópula propuestos por Darwin, y mecanismos posteriores a la cópula propuestos por Parker (1970), quien expresó que la selección intrasexual puede continuar luego (o durante), del apareamiento a través de la competencia espermática, y por Eberhard (1996) quién planteó la elección críptica de hembras.

Debido a que estos eventos se llevan a cabo en el interior del cuerpo de la hembra, donde ella tiene el control de gran parte de lo que sucede, la elección de pareja por parte de la hembra parecería a priori más importante después de la cópula que aquella llevada a cabo antes de la cópula (Simmons 2001; Hosken y Stockley 2004). Según Eberhard (1996), la elección críptica de las hembras incluye mecanismos por los cuales estas pueden alterar su propio proceso reproductivo en respuesta a la cópula, manipulando así su resultado. Además, la elección críptica ha sido propuesta como mecanismo de la rápida evolución de complejas genitalias en machos, especialmente en especies de insectos y entre ellos, particularmente en coleópteros (mecanismo de especiación simpátrica) (Shapiro y Porter 1989; Hosken y Stockley 2004; Minder et al.2005; Eberhard 2006). Eberhard (1996) describió

numerosos mecanismos (comportamentales, fisiológicos, etc.) por los cuales la hembra puede sesgar la probabilidad de fecundación por parte de los machos con los cuales se apareó: los machos capaces de desencadenar una respuesta positiva por parte de las hembras son favorecidos, y aquellos que desencadenaran una respuesta negativa no participarían de su fecundación. De esta manera, la selección sexual después del apareamiento puede exagerar el resultado de la selección sexual antes del apareamiento (**Cuadro 5.5**).

	SELECCIÓN INTRASEXUAL POST-CÓPULA	SELECCIÓN INTERSEXUAL POST-CÓPULA
ESPECIE	COMPETENCIA ESPERMÁTICA	ELECCIÓN CRÍPTICA
Escarabajo castaño, <i>Tribolium castaneum</i>	Mientras copula estimula a la hembra frotando sus patas sobre sus alas conduciendo a un aumento de la probabilidad de fertilización.	Responde aumentando la cantidad de huevos puestos a continuación, <b>0</b> Responde resistiendo las manipulaciones.
<i>Algunas otras especies de coleópteros</i>	Estimulan una serie de centros nerviosos de la hembra a través de la frotación con su órgano copulador, patas, o antenas, durante la cópula.	Esta estimulación contrae los músculos que controlan el tracto reproductor de la hembra, conduciendo a que los espermatozoides obtenidos de cópulas anteriores se desplacen y solo permanezcan los del macho actual.

**Cuadro 5.5:** Mecanismos de competencia espermática y diferentes respuestas en relación a la elección críptica en hembras de especies de insectos.

En la **Tabla 5.2** se presentan algunos ejemplos de procesos controlados por las hembras de diferentes especies, y que aumentan las probabilidades de que un determinado macho engendre a su descendencia (elección críptica de hembras) (Eberhard 2009).

**Tabla 5.2:** Procesos que aumentan las posibilidades de que un determinado macho engendre a su descendencia en desmedro de otros.

1.	Impedir el apareamiento a otro macho inmediatamente después de la cópula con un macho de alta calidad.
2.	Abstenerse de terminar la cópula prematuramente.
3.	Dejar que la penetración sea lo suficientemente profunda como para permitir la deposición de espermatozoides en el sitio óptimo para almacenamiento o fertilización.
4.	Transporte de espermatozoides a sitios de almacenamiento y fertilización.
5.	Modificar las condiciones internas (por ejemplo, pH) en su tracto reproductivo para reducir las defensas contra la invasión microbiana que mata a los espermatozoides.
6.	Nutrir, o al menos mantener, el espermatozoides vivo en el sitio de almacenamiento.
7.	Abstenerse de descartar el espermatozoides del macho actual.
8.	Descartar el espermatozoides del macho anterior.
9.	Mover el espermatozoides del macho anterior a un sitio donde el macho actual pueda eliminarlos fácilmente.
10.	Acceder a las manipulaciones que realiza el macho durante la cópula y que conducen a la descarga de su espermatozoides.
11.	Incrementar la tasa de crecimiento de huevos todavía inmaduros hasta alcanzar su madurez (vitelogenénesis).
12.	Ovular.
13.	Producir huevos con más nutrientes.
14.	Ovipositar todos los huevos maduros disponibles.
15.	Preparar el útero para la implantación del embrión.
16.	Abstenerse de eliminar el tapón copulatorio producido por el macho actual.
17.	Estimular al macho actual para la formación del tapón copulatorio.
18.	Modificar la morfología de su tracto reproductivo después de la cópula con el macho actual con el fin de dificultar cópulas posteriores.
19.	Abstenerse de eliminar el espermatozoides antes de que se transfieran todos los espermatozoides.
20.	Abortar cigotos previamente formados.
21.	Abstenerse de abortar cigotos del espermatozoides del macho actual.
22.	Invertir más en el cuidado de la descendencia producida por el macho preferido.

La evidencia acumulada hasta la fecha sobre la elección críptica de hembras ha conducido a revalorizar el papel activo de las hembras en la selección sexual postcópula, a ser cautos al estimar el éxito reproductivo de un macho mediante el conteo de cópulas que obtiene, y a combinar estudios experimentales con observaciones a campo cuando esto sea factible.

## **5.9- ESTUDIOS DE SELECCIÓN SEXUAL APLICADOS A LA TAXONOMÍA, Y COMO UN MECANISMO DE ESPECIACIÓN SIMPÁTRICA.**

A continuación, se reproduce una versión abreviada del artículo científico “Comportamiento sexual de *Drosophila brncici* Hunter & Hunter 1963”, publicado en el año 1976 por Luisa V. Pilares G. en la Revista Peruana de Entomología, Vol. 19 (1). El mismo, pese a llevar más de 40 años de publicado, destaca por la claridad del marco teórico de referencia, de la terminología utilizada, la metodología empleada y la clara descripción de los comportamientos observados. El objetivo de la autora fue contribuir al concepto de especie, cuando esta no puede ser rígidamente definida desde el punto de vista morfológico.

# COMPORTAMIENTO SEXUAL DE *DROSOPHILA BRNCICI* HUNTER & HUNTER, 1963<sup>1</sup>

Luisa V. Pilares G.<sup>2</sup>

## SUMARIO

Se hace un estudio del comportamiento sexual de *Drosophila brncici* H. & H., para determinar el proceso de cortejo y duración de la cópula. Estos hechos representaron el mismo modelo de las otras especies del grupo mesophragmatica: *pavani*, *gaucha*, *mesophragmatica*, *gasci* y *viracocha*.

Sin embargo, los estímulos empleados por los machos y las respuestas de las hembras, hacen que *D. brncici* se asemeje más a *D. gasci* con la que forman un grupo filético muy próximo, ya determinado por aspectos morfológicos, citogenéticos y enzimáticos.

## SUMMARY

A study of sexual behaviour of *Drosophila brncici* H. & H. was made to determine courtship and duration of copulation. These events represented the typical pattern displayed by the species belonging to mesophragmatic group: *pavani*, *gaucha*, *mesophragmatica*, *gasci* and *viracocha*.

However, the stimulus-response pattern showed several subtle changes in both sexes, making *D. brncici* more similar to *D. gasci* forming a closed philetic group, already known by morphologic, cytogenetic and enzymatic evidence.

## INTRODUCCIÓN

En la naturaleza es frecuente la existencia de poblaciones simpátricas, aisladas reproductivamente, pero cuya morfología es similar y en algunos casos indistinguible mediante la técnica de la taxonomía clásica. Es el grupo de las especies denominadas *cripticas* o *sibilinas*.

El aislamiento reproductivo ya referido en un trabajo anterior (Pilares, 1975) significa fundamentalmente diferencias profundas en el contingente genético colectivo de cada una de ellas. Este proceso conduce a la formación de razas y especies, puesto que desde el punto de vista evolutivo, el comportamiento sexual representa una de las primeras etapas detectables de la separación de una población o de una especie en unidades diferentes.

La existencia de preferencias en el apareamiento de individuos de dos o más poblaciones, implica reconocimiento previo al proceso de la cópula, manifestado por un ritual de galanteo o cortejo, que es un intercambio de estímulos y respuestas tanto en el macho como en la hembra, que muchas veces constituyen particularidades que representan, por sí solas, aislamiento reproductivo suficiente, pues provienen de elementos genéticos de reconocimiento, incorporados al genotipo de cada grupo, aislado a través de un largo proceso de selección.

Spieth (1949) indica que los machos de muchas especies de *Drosophila* sólo cortejan superficialmente a las hembras de especies próximas e interrumpen el proceso

por no recibir la respuesta adecuada. Este mismo autor (1952) ha descrito el ritual de cortejo considerado un rasgo taxonómico específico del mismo modo que los caracteres morfológicos y fisiológicos.

Se postula que a mayor semejanza de cortejo o galanteo mayor es la relación filogenética. Las incompatibilidades que se presentan a nivel de sistemas genéticos impide la formación de híbridos o determinan su infertilidad. Lo mismo ocurre con mecanismos anatómicos, fisiológicos, bioquímicos, enzimáticos y otros que no permiten el reconocimiento de los sexos de especies distintas, en el ambiente natural, o que se rechacen o que efectúen apareamientos incompletos. Esto puede ocurrir también en el laboratorio.

Continuando con el estudio del aislamiento reproductivo de *Drosophila brncici*, se describe aquí el ritual de cortejo y el tiempo de cópula, siguiendo la metodología de

diversos autores que trabajaron con otras especies del género: Koref-Santibáñez (1963), Spieth (1952), Manning (1965).

La autora desea así contribuir en algo al concepto de especie, que no puede ser rigidamente definida desde el punto de vista morfológico, pues donde el taxónomo aplica criterios morfológicos, los usa como indicadores secundarios de aislamiento reproductivo. Varios conceptos ya han sido vertidos en el trabajo anterior (Pilares, 1975).

## Agradecimiento

La autora agradece sinceramente al Dr. Pedro G. Aguilar F. por sugerencias y revisión del trabajo. A la señorita María del Pilar Suyo T. por la confección de las ilustraciones.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se utilizó una cepa de *Drosophila brncici*, establecida a partir de varias hembras inseminadas en la naturaleza y colectadas en Bogotá, Colombia. Estas cepas se mantuvieron en el laboratorio en una cámara iluminada con 16°C, en frascos con un medio de cultivo Agar-Sémola, enriquecida con levadura.

Se emplearon hembras vírgenes y machos que no habían tenido oportunidad de cópula. La selección se hizo retirando del frasco de cultivo todas las moscas que habían eclosionado de la pupa, dentro de las 24 horas. Con

ayuda del estereoscópico se separaron los sexos, previa esterización. Cuando alcanzaron 10 ó 12 días de edad, usando una pipeta ad-hoc, se les colocó en tubitos de vidrio de 15 x 5 mm, con 5 ml de medio de cultivo, tapándolos luego con algodón. Enseguida los tubos se colocaron bajo una lámpara de luz de tal manera que ésta diera iluminación y no calor. Hay que hacer notar que en *Drosophila* la luz tiene un papel importante para el desarrollo del comportamiento sexual.

Se realizaron 30 observaciones en grupos de 3 parejas. Luego se procedió a describir las actividades del macho y de la hembra, utilizando la terminología empleada por Sturtevant (1951), Spieth (1952) y Koref-Santibáñez (1963).

*Terminología empleada para describir el cortejo de Drosophila*

1 Trabajo realizado en los laboratorios de Genética Animal del Departamento de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Presentado a la XIX Convención de la Sociedad Entomológica del Perú. 24-29 octubre 1976. Huánuco - Perú.

2 Biólogo. Sección Biología y Genética. Dpto. Ciencias Biológicas. Univ. Nac. Mayor San Marcos. Lima.

de cortejo de las especies del grupo *Mesophragmatica*. De acuerdo a dichos autores, los elementos más importantes del cortejo, puestos en evidencia por los machos, son los siguientes:

**Orienta:** El macho dirige su cabeza hacia el lugar donde se encuentra la hembra, continuando luego con otros movimientos (Fig. 1).

**Circunda:** El macho describe un círculo (360°) alrededor de la hembra (Fig. 2).

**Golpetea:** El macho se acerca a la hembra y con sus patas delanteras toca cualquier parte del cuerpo de ella, frente a la cual se encuentra en ese momento.

**Vibra:** El macho describe un rápido movimiento de una o de ambas alas, con un ángulo de 10 grados o menos de inclinación hacia abajo. Esta oscilación se repite numerosas veces en fracción de segundos (Fig. 3).

**Toca antenas:** Durante sus movimientos circulares, el macho se coloca momentáneamente frente a frente con la hembra, tocándose ambos recíprocamente con las antenas.

**Lame:** El macho se coloca detrás de la hembra; con la cabeza le levanta las alas y luego extiende su proboscis hasta tocar con ella la zona genital de la hembra (Fig. 4).

Se entiende por "cortejo" la serie de actos ejecutados tanto por parte del macho como de la hembra antes de efectuar la cópula. Sturtevant (1951) fue el primero que describió el proceso en *Drosophila melanogaster*; Spieth (1952) y otros autores han estudiado numerosas especies del género. Kref-Santibáñez (1963) describió el modelo

**Intenta copular:** Se observa el encorvamiento del abdomen y emerge el edeago (Fig. 5).

**Cópula:** (Fig. 6).

La hembra, frente al macho que la corteja, efectúa diferentes movimientos según esté receptiva o rechace al macho:

**Ignora:** La hembra no receptiva continúa cualquier actividad que estuviera realizando, se queda parada, se frota la cabeza con sus patas posteriores.

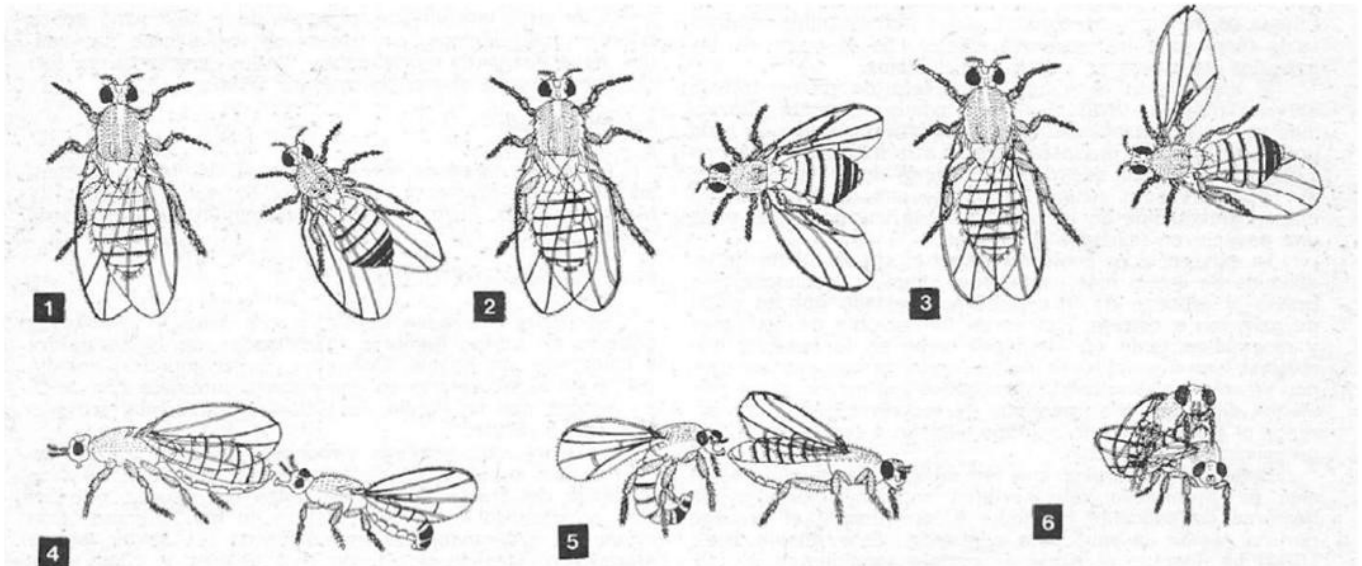
**Patea:** La hembra receptiva puede "patear" con sus extremidades posteriores, al macho que se encuentra detrás de ella.

**Corre:** Una de las manifestaciones de no receptividad es la fuga o escape de la hembra en forma brusca y rápida.

**Cierra alas:** La hembra no receptiva puede cerrar sus alas impidiendo el lamido y el montaje por parte del macho.

La hembra receptiva que permite la cópula, después del lamido, abre las alas y el macho monta, abraza la parte anterior del abdomen de la hembra con sus patas anteriores y cópula.

La cópula dura un tiempo específico; luego el macho se separa, pudiendo a veces reiniciar el cortejo con la misma hembra o con otra.



## RESULTADOS

Sobre la base de observaciones en 30 parejas, se ha logrado el siguiente esquema descriptivo:

Las moscas se limpian las alas, una por una, con las patas. El macho inicia el cortejo con los movimientos circulares; si la hembra es receptiva, los movimientos circulares se van haciendo mucho más estrechos; luego golpetea, mueve las alas en forma de tijera e insiste en sus actividades de torno a la hembra: le toca el cuerpo con las patas anteriores y con la proboscis, principalmente la zona genital con la proboscis.

La hembra toma una postura estática, receptiva y comienza a tijeretear sus alas (\*) en forma rápida. El macho continúa repitiendo los procesos de golpeteo, vibra antenas y lame. Se quedan parados uno frente a otro; el macho vibra rápidamente, toca con la proboscis las antenas de la hembra. La hembra se limpia nuevamente cada una

(\*) Es un movimiento de abrir y cerrar las alas sobre la espalda.

## DISCUSIÓN

Con respecto a cortejo, *D. brncici* no difiere mucho de los otros miembros del grupo estudiados por Koref-Santibáñez (1963, 1964), Koref-Santibáñez & Del Solar (1961), Koref-Santibáñez & Neele (1961) y Lamborot & Koref-Santibáñez (1964).

Todas las especies del grupo siguen el mismo esquema de comportamiento sexual, utilizan los mismos elementos en secuencias similares, variando sólo en el grado de utilización de ellos en los umbrales de excitabilidad y en el tiempo que demoran las diferentes etapas.

De acuerdo a Koref-Santibáñez (1964) *D. pavani* y *D. gaucha* que son especies crípticas, se comportan en forma prácticamente idéntica, en cambio otros miembros del grupo como *D. mesophragmatica* ó *D. viracochi*, evolutivamente más distanciadas de las anteriores, difieren en cuanto al número de movimientos circulares de los machos, la palpación del cuerpo de las hembras mediante las antenas y las piezas bucales y los tiempos que demoran las moscas en reaccionar frente a estos estímulos.

Koref-Santibáñez & Neele (1961) han estudiado cuidadosamente la actividad sexual de *D. gasci*. Esta especie presenta rasgos comunes con *D. brncici*, en lo que se refiere a los movimientos circulares y de toqueteos con la proboscis efectuados por los machos, que son más numerosos que en las otras especies.

El hecho descubierto demuestra una vez más el estrecho emparentamiento genético de estas dos especies, como puede verse también a través de estudios de la secuencia de bandas e inter-bandas en los cromosomas polifónicos (Brncic, Nair & Wheeler, 1971) y el análisis electroforético de las diferencias enzimáticas (Nair, Brncic & Kojima, 1971).

de las alas. El macho reinicia los movimientos circulares, vibra un ala horizontalmente y la hembra tijeretea as alas mucho más frecuentemente, manteniéndose parada. Luego el macho trata de abrir la alas de la hembra con las patas anteriores, la hembra corre muy cerca. El macho toca las antenas de la hembra y lame la zona genital. Moviendo simultáneamente las alas intenta nuevamente abrir las alas. La pareja se queda parada y el macho logra abrir las alas de la hembra y monta sobre ella sosteniéndose con las patas anteriores, iniciándose la cópula.

Durante la cópula la pareja se mantiene quieta. Ocasionalmente el macho hace movimientos con las patas posteriores y más o menos a los 65 minutos de iniciarse la cópula la hembra mueve las patas posteriores, luego comienza a caminar, y el macho se deja llevar. Después de un corto período en que se quedan quietos, el macho gira casi 180 grados y se separa de la hembra, sosteniéndose siempre con las patas anteriores.

Al finalizar el apareamiento, ambos individuos inician una serie de movimientos destinados a limpiar la zona genital, la cara y las alas, empleando para ello las patas.

## CONCLUSIONES

De las observaciones efectuadas y de la discusión de los resultados, pueden exponerse las siguientes conclusiones:

1. El cortejo o galanteo dura para hembras de 10 días de edad, entre 1.5 a 6.0 minutos; para las de 12 días de edad, 10 minutos.
2. La cópula en *Drosophila brncici* dura 65 minutos.
3. Hay gran similitud en los estímulos empleados por los machos de las especies del grupo, sin embargo, el tiempo de duración y la preponderancia de unos estímulos sobre otros, por parte de los machos hacen que *D. brncici* esté más cerca de *D. gasci*, especie con la cual forma un grupo filático muy próximo.

## BIBLIOGRAFÍA

- BRNCIC, D., NAIR, S.P. & WHEELER, M. 1971. Cytotaxonomic relationships within the Mesophagmatic species group *Drosophila*. Studies in Genetics VI Texas Publ. 7103, February págs. 1-6.
- KOREF-SANTIBÁÑEZ, S. & DEL SOLAR, E. 1961. Courtship and sexual isolation in *Drosophila pavani* Brncic and *Drosophila gaucha* Jaeger and Salzano. Evolution; 15: 401-106.
- KOREF-SANTIBÁÑEZ, S. & NEELE, M.A. 1961. Cortejo y aislamiento sexual en tres poblaciones de *Drosophila gasci*. Biología, págs. 39-48. Ed. Universitaria, Santiago de Chile.
- KOREF-SANTIBÁÑEZ, S. 1963. Courtship and sexual isolation in five species, of the Mesophagmatic group of the genus *Drosophila*. Evolution, 17: 99-106.
- \_\_\_\_\_. 1964. Reproductive isolation between the sibling species *Drosophila pavani* and *Drosophila gaucha*. Evolution 18: 245-251.
- LAMBOROT, M. & KOREF-SANTIBÁÑEZ S. 1964. Actividad Sexual de *Drosophila pavani* y *Drosophila gaucha*. Biología, Fascículo XXXVI, pp. 17-26. Ed. Universitaria, Santiago de Chile.
- MANNING, A. 1965. *Drosophila* and the evolution of behaviour view points in Biology, 4:125-169.
- NAIR, P.S., D. BRNCIC & K. KEN ICHI. 1971. Isozyme variation and evolutionary relationship in the Mesophagmatic species group of *Drosophila*. Studies in Genetics VI Univ. Texas Publ. 7103, February págs. 17-28.
- PILARES G., L.V. 1975. Aislamiento reproductivo de *Drosophila brncici* Hunter & Hunter, 1964. Rev. Per. Ent. 18 (1) 29-33.
- STURTEVANT, A.H. 1951. Experiments on sex recognition and the problems of sexual selection in *Drosophila*. Journal of Animal Behavior 6(5): 351-366.
- SPIETH, H.T. 1949. Sexual behavior and isolation in *Drosophila* II The interspecific mating behavior of species of the willistoni group. Evolution 3: 67-81.
- \_\_\_\_\_. 1952. Mating behavior within the genus *Drosophila* (Diptera) Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 99: 339-474.
- \_\_\_\_\_. 1958. Behavior and isolating mechanisms. In A. Roe and G.C. Simpson eds. Behavior and evolution (Yale University Press, New Haven 363-389).



El siguiente artículo científico, titulado “Wing melanin pattern mediates species recognition in *Pieris occidentalis*”, y publicado en el año 1992 por D.C. Wiernasz y J.L. Kingsolver en la Revista *Animal Behaviour*, Vol. 43:89-94, es un estudio experimental con un protocolo sumamente claro y preciso. Esto permitió a los autores proponer que la elección por parte de hembra es el posible mecanismo de divergencia entre las dos especies simpátricas de mariposas del género *Pieris*. En este estudio los autores examinaron la elección de pareja interespecífica en dos poblaciones simpátricas de dos especies de mariposas estrechamente relacionadas del género *Pieris*. Estas dos especies solo difieren morfológicamente en el patrón de coloración de las alas de los machos. En un primer momento, y para determinar en qué medida al momento de aparearse las hembras de *Pieris occidentalis* discriminan y eligen machos de su misma especie en vez de machos de *P. protodice*, utilizaron datos de observación a campo. A continuación, experimentalmente manipularon el patrón de color de las alas de machos de *P. protodice* para examinar la importancia de las diferencias en el patrón de pigmentación de las alas, en relación al aislamiento reproductivo entre las dos especies.

*Anim. Behav.*, 1992, 43, 89–94

### **Wing melanin pattern mediates species recognition in *Pieris occidentalis***

DIANE C. WIERNASZ\* & JOEL G. KINGSOLVER†

\*Program in Ecology and Evolutionary Biology, University of Houston, Houston, TX 77204-5513, U.S.A.

†Department of Zoology, NJ-15, University of Washington, Seattle, WA 98195, U.S.A.

(Received 11 February 1991; initial acceptance 27 February 1991;

final acceptance 1 May 1991; MS. number: A5929)

**Abstract.** The western white butterfly, *Pieris occidentalis* Reakirt, and the checkered white butterfly, *P. protodice* Bosduval & LeConte, are morphologically similar, closely related species that do not hybridize in nature despite little or no post-mating reproductive incompatibility. Field studies of interspecific mate choice indicate that female *P. occidentalis* significantly discriminate against courting *P. protodice* males relative to conspecific males. Artificially increasing wing melanization in male *P. protodice* so that they resemble males of *P. occidentalis* significantly increases their interspecific mating success. Female *P. occidentalis* appear to use the same male character, dorsal forewing melanin pattern, to discriminate between potential conspecific mates and between conspecific and heterospecific males.

The implication of recent theoretical models is that sexual selection resulting from female choice may lead to speciation (Lande 1981, 1982). In these models, intraspecific variation in female mating preferences can produce divergence of male phenotypes and subsequent reproductive isolation (West-Eberhard 1983). While the pattern of morphological divergence in speciose groups is predicted by this mechanism of speciation (Dominey 1984), it is not known whether the divergent male characters are used by females in mate choice.

Results of experimental manipulations have verified the importance of specific aspects of male phenotype in intraspecific mate choice (e.g. Anderson 1982; Houde 1987), or as cues used by females in species recognition (Waage 1975; Silberglied & Taylor 1978). Female use of the same phenotypically varying male character in both intraspecific and interspecific mate choice has not been demonstrated experimentally. In the well studied case of *Geospiza conirostris*, for example, females distinguish between conspecific and heterospecific males on the basis of male song and morphology (head and bill characters), but choose among conspecific males on the basis of plumage coloration (Ratcliffe & Grant 1983; Grant & Grant 1987). Alternate sensory modalities produce reproductive isolation in other closely related species pairs (e.g. butterflies: Silberglied & Taylor 1978; fish: Crapon de Caprona & Ryan 1990). This absence of data is important because speciation by Fisherian models of sexual selection requires that

the characters used by females to distinguish between species be the same as those used to choose mates within species (Lande 1981; West-Eberhard 1983).

Here we examine interspecific mate choice in sympatric populations of two closely related species of *Pieris* butterflies that differ in male wing colour pattern. We used data from observational field studies to determine the extent to which females of *Pieris occidentalis* (Reakirt) discriminate in mating against males of the closely related *P. protodice* (Boisduval & LeConte). We then experimentally manipulated the wing colour pattern of *P. protodice* males in the field to examine the importance of differences in male colour pattern for reproductive isolation between the two species. Previous work indicated that female *P. occidentalis* used dorsal forewing pattern to discriminate among courting conspecific males (Wiernasz 1989). Here we demonstrate that the same aspects of male wing pattern influence interspecific female choice in *P. occidentalis*. This is the first experimental demonstration of both interspecific and intraspecific female choice on the basis of the same male phenotypic characters in sympatric populations of sister species.

*Pieris occidentalis* and *P. protodice* are closely related, sexually dimorphic species, that are often sympatric in the western United States at elevations of 1400–2100 m (Chang 1963; Shapiro 1976). The two species occur in the same habitats, and their larvae use the same host plants (weedy species of

*Lepidium* and *Descurainia*, both Brassicaceae). *Pieris occidentalis* and *P. protodice* do not appear to hybridize in nature, despite substantial temporal and spatial overlap (Shapiro & Geiger 1986). In the laboratory, however, reciprocal interspecific crosses yield viable, fertile offspring (Wiernasz, unpublished data).

Wing colour pattern in these species involves two pigments. One is a pteridine that produces the white background, and the other is a single melanin pigment that produces the pattern (Descimon 1976). Female melanin patterns are similar in the two species, but the males differ (Fig. 1a, b, c, d). Male *P. protodice* have fewer and smaller melanin markings, particularly on the dorsal forewing, than do male *P. occidentalis*, but those melanin characters that are present in *P. protodice* are also present in *P. occidentalis* (Fig. 1a, c). Although males of the two species exhibit overlap in the relative size of some melanin characters, the two species are distinct on the basis of overall melanin patterns. The dorsal wing surfaces in males of both species are ultraviolet (UV) absorbent and appear identical (black) when viewed under ultraviolet light, while females of both species are partially UV reflective (Rutowski 1981; Wiernasz, unpublished data). Thus, males of these species differ in wing pigment pattern only, unlike other pairs of closely related pierids which differ in both pigmentation and UV reflectance (e.g. Silberglied & Taylor 1973).

## METHODS

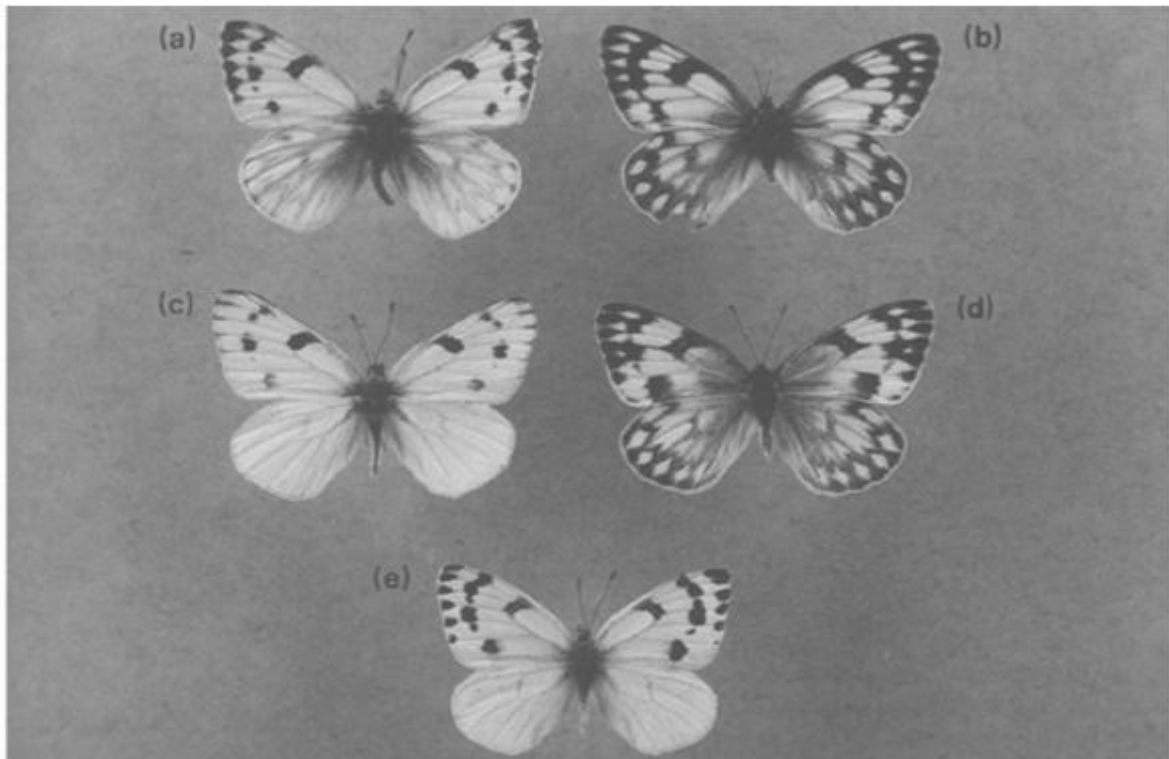
### General Methods

One of us (D.C.W.) conducted field experiments on interspecific mate choice in naturally occurring mixed populations of the two species at Alkali Flats (near Olathe, Montrose County, 38°37'N, 107°55'W, elevation 1620 m) and Coyote Wash (near Fruita, Mesa County, 39°16'N, 108°45'W, elevation 1470 m), Colorado. We assessed the mating preferences of virgin female *P. occidentalis* by observing the responses of newly eclosed, untethered females to free-flying males (Wiernasz 1989). By using this protocol we exposed females to natural levels of male courtship activity, and allowed them to escape from males by flying away. We tested females that had eclosed within the last 5–60 min (most within 20 min) from approximately 0730 to 1130 hours. Testing began when substantial numbers of males began flying and ended when

females began to exhibit heat avoidance behaviour. We placed a female on a host plant to attract males, and recorded the duration of each courtship and whether the male copulated with the female. We followed females that flew to escape a courting male and retrieved them when the courtship was finished. Generally, virgin females do not fly until they have mated (Wiernasz, personal observation). The outcome of a courtship attempt was scored as successful if the male copulated, unsuccessful if he did not. Copulation requires cooperation from the female; unsuccessful males were actively rejected by females, which exhibited the typical pierine rejection posture (Obara 1964), or failed to elicit a courtship response. We disengaged accepted males from the female within 10 s by gently pulling the pair apart to prevent passage of a spermatophore or accessory gland secretions (Boggs 1981; Drummond 1985). All courting males were collected, uniquely numbered and released. We deleted from the data set any marked males that later courted another test female. We observed courtship by a previously marked male twice during the first experiment, but not during the second experiment.

### Female Choice of Unmanipulated Males

We first determined the extent of females' discrimination between conspecific and heterospecific males from female responses to free-flying males in the natural population. Twenty *P. occidentalis* females were tested during 4 days in early August at Alkali Flats. We observed each female until she had been courted by at least three *P. occidentalis* and three *P. protodice* males or until she had been courted by a total of 10 males. Fourteen females were courted by at least three males of each species, six females lacked sufficient courtship attempts by males of one species' and were excluded from the analyses. We inferred female discrimination against *P. protodice* males when their probability of acceptance was significantly lower than that of conspecific males, as determined by a one-tailed Wilcoxon matched-pairs signed-ranks test (Siegel 1956). Using each female as her own control corrected for differences in female receptivity. We assessed differences in the duration of successful courtships by a one-way ANOVA to determine whether conspecific males were accepted more quickly than *P. protodice* males. Because all females did not accept one or more heterospecific males, the data could not be analysed with a repeated-



**Figure 1.** Dorsal melanin pattern of a *P. occidentalis* male (a) and female (b), a *P. protodice* male (c) and female (d), and a *P. protodice* male (e) whose pattern has been altered to resemble *P. occidentalis*.

measures ANOVA or a paired *t*-test. Instead, we used the mean duration of successful conspecific and heterospecific courtships for each female. We log-transformed data on courtship time to produce normality.

#### Female Choice of Manipulated Males

On the day prior to an experiment, we collected 80–100 *P. protodice* and 40–50 *P. occidentalis* males, refrigerated them for 3 h, and then manipulated their wing pattern. Control *P. protodice* (40–50 males) and control *P. occidentalis* (all males) had the melanin characters of the marginal forewing coloured with clear magic marker (Design 209-LO Warm Grey 0). Blackened *P. protodice* (40–50 males) had these same melanin characters darkened and enlarged (Sanford Sharpie Black), so that they resembled *P. occidentalis* males (see Fig. 1e). We could distinguish manipulated males from unmanipulated males by close inspection, and during the mate choice tests we collected and examined each courting male. The ink of both markers

absorbs UV light and does not alter the normal UV pattern of either species. After manipulation, we refrigerated males until 0600 hours on the following day, when we dispersed them on vegetation in the study area. Experimental males that were released prior to sunrise basked and began flying at the same time as uncaptured males.

Forty female *P. occidentalis* were tested during 6 days in mid-June at Coyote Wash. We observed each female until she had been courted by three males from each of the three treatment categories or until she had been courted 10 times. Twenty-two females were courted by at least three males of each class, 18 females lacked sufficient courtships by at least one class of experimental males to be included in the analyses. Because we released the males whose wing patterns were manipulated back into the general population, the courtship of test females was not constrained, and some females were not courted by any or enough manipulated males. Although this experimental procedure resulted in many females being excluded from the analyses, it also ensured that any male that courted

a female was physiologically 'ready' to mate. Fourteen of the 22 females discriminated between courting males, and eight females did not. Six females rejected all 10 males that courted them and two females accepted all males.

We used hierarchical log-linear analysis to determine the importance of female identity and male class for the outcome of courtship. We used goodness-of-fit contingency analysis to test the prediction that blackened *P. protodice* did not differ significantly from control *P. occidentalis* and that these two classes were significantly more successful than control *P. protodice*.

## RESULTS

### Female Response to Unmanipulated Males

Female *P. occidentalis* discriminated against *P. protodice* males. The proportion of heterospecific males that were accepted was significantly lower than that of conspecific males (conspecifics:  $\bar{X} \pm \text{SE} = 0.71 \pm 0.07$ ,  $N = 14$  females; heterospecifics:  $\bar{X} \pm \text{SE} = 0.08 \pm 0.05$ ,  $N = 14$  females; Wilcoxon  $T = 5$ ,  $P < 0.005$ ). Female *P. occidentalis* accepted conspecific males more quickly than heterospecific males. *Pieris protodice* males that were accepted courted for nearly twice as long as conspecific males, although the difference in the average courtship length was not significant (conspecifics:  $\bar{X} \pm \text{SE} = 13.6 \pm 0.52$  s,  $N = 14$  females; heterospecifics:  $\bar{X} \pm \text{SE} = 22.4 \pm 0.44$  s,  $N = 5$  females;  $F = 3.21$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.09$ ).

### Female Response to Manipulated Males

Alteration of the melanin pattern of the marginal dorsal forewing of male *P. protodice* to resemble male *P. occidentalis* significantly increased the proportion of these males accepted by female *P. occidentalis* (conspecifics:  $\bar{X} \pm \text{SE} = 0.58 \pm 0.05$ ; control *P. protodice*:  $\bar{X} \pm \text{SE} = 0.15 \pm 0.07$ ; blackened *P. protodice*:  $\bar{X} \pm \text{SE} = 0.40 \pm 0.09$ ;  $N = 22$  females for all treatments). Although individual female *P. occidentalis* differed significantly in their overall receptivity to courting males (partial  $\chi^2 = 124.26$ ,  $df = 21$ ,  $P < 0.001$ ), their response to different classes of males was similar (partial  $\chi^2 = 52.61$ ,  $df = 42$ ,  $P = 0.126$ ). The outcome of a courtship, however, depended significantly on male class

( $\chi^2 = 25.00$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ). Analysis of the two-way contingency table generated by pooling data across females showed that there was a significant effect of male class on the outcome of courtship ( $G = 15.57$ ,  $df = 2$ ,  $P < 0.001$ ). Blackened *P. protodice* did not differ significantly in mating success versus control *P. occidentalis* ( $G = 2.44$ ,  $df = 1$ ,  $P > 0.9$ ), but were significantly more successful than control *P. protodice* ( $G = 4.53$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0.001$ ). Exclusion of the eight females that either accepted or rejected all courting males in the analysis did not alter the conclusions. Interspecific male mating success appears to be determined by the receptivity of the female and the male's melanin pattern.

## DISCUSSION

Female *P. occidentalis* prefer conspecific males that are more heavily melanized on the medial and marginal dorsal forewing (Wiernasz 1989), the same region where male *P. protodice* are conspicuously less melanized relative to male *P. occidentalis*. Deletion of these melanin characters by painting them white significantly reduced the mating success of whitened males relative to controls (Wiernasz 1989). Female *P. occidentalis* use the same cue, marginal dorsal forewing melanin pattern, to discriminate between conspecifics and between conspecifics and heterospecifics. This suggests that *P. occidentalis* females do not distinguish between two species of males, but treat the entire range of phenotypic variation in *P. occidentalis* and *P. protodice* males as a single continuum.

Approximately 10% of the control *P. protodice* males that courted *P. occidentalis* females were successful, suggesting that behavioural reproductive isolation in these two species is incomplete. However, females that were subject to several disrupted matings (separation after acceptance) may have changed their receptivity to all males. At no time during the experiment did a female accept a control *P. protodice* male that was the first male to court her, nor did a female accept a control *P. protodice* before she had accepted a conspecific male. Thus, in the wild, the effective acceptance probability of *P. protodice* males by *P. occidentalis* females may be zero. No natural interspecific pairings have been observed in populations from western Colorado ( $N = 107$  mated pairs). Female mate choice is probably the primary mechanism of reproductive isolation between these species,

although preliminary results suggest male choice is involved as well (Wiernasz, unpublished data).

The view that butterfly wing pigment patterns are important for mate recognition and female choice has a long history (Darwin 1871; Belt 1874). The widespread occurrence of female-limited mimicry and polymorphism (Turner 1978) and the generally greater phenotypic variability observed in female Lepidoptera (Fisher & Ford 1928; Pearse & Murray 1982) suggest that female mating preferences may constrain the evolution of male colour pattern. Although male mate choice on the basis of pigment patterns has been documented experimentally (e.g. Magnus 1963; Silberglied 1984), there is little experimental evidence to suggest that females choose mates on the basis of wing pigment patterns (Krebs & West 1988; Wiernasz 1989). One of the best understood cases of behavioural reproductive isolation in butterflies involves two species in the pierid genus *Colias*. Although males of the two species differ in wing pigment pattern, females do not discriminate between males on this basis in either species (Silberglied & Taylor 1973, 1978). In *P. occidentalis*, earlier work has shown that females use male melanin pattern in intraspecific mate choice (Wiernasz 1989), and here we have demonstrated that the same character also mediates species recognition.

Comparative analyses within the family Pieridae suggest that reduced melanization is a derived character (Shapiro 1984). Among sexually dimorphic pierid species, female patterns appear to be conserved relative to male patterns, which can exhibit striking divergence (Shapiro 1984). Systematic studies indicate that *P. occidentalis* and *P. protodice* are sister species sharing a unique common ancestor (Shapiro & Geiger 1986). *Pieris protodice* males have apparently diverged in colour pattern from a common ancestor more like *P. occidentalis*. Our results suggest that one possible mechanism producing this divergence is directional sexual selection generated by female choice of male melanin pattern

#### ACKNOWLEDGMENTS

We thank P. Karieva, S. Rohwer, D. Rubenstein and especially B. Cole for critically reading the manuscript; P. Murphy for help with some of the fieldwork; L. and C. Liming for permission to work at Alkali Flats; and A. Shapiro for helpful advice.

Part of this research was supported by NSF grants BSR 86-00486, BSR 87-41326 and BSR 87-96193 to J.G.K.

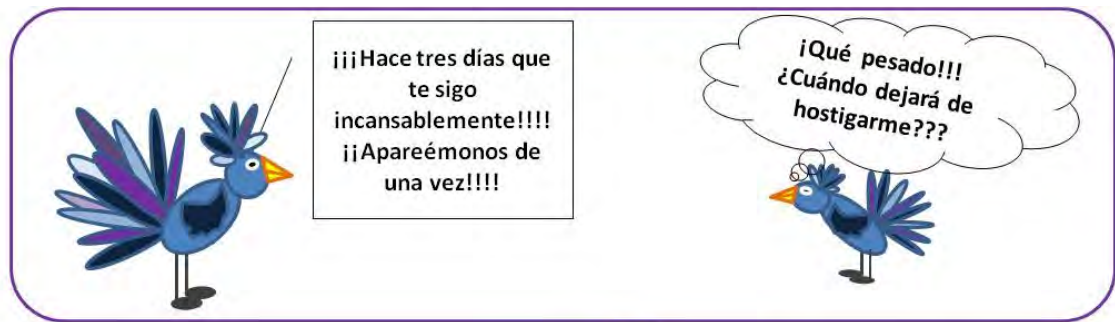
#### REFERENCES

- Andersson, M. 1982. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature, Lond.*, **299**, 818–820.
- Belt, T. 1874. *The Naturalist in Nicaragua*. London: John Murray.
- Boggs, C. L. 1981. Selection pressures affecting male nutrient investment at mating in heliconiine butterflies. *Evolution*, **35**, 931–940.
- Chang, V. C. 1963. Quantitative analysis of certain wing and genitalia characters of *Pieris* in western North America. *J. Res. Lepid.*, **2**, 97–125.
- Crapon de Carpona, M. D. & Ryan, M. 1990. Conspecific mate recognition in swordtails, *Xiphophorus nigrensis* and *X. pygmaeus* (Poeciliidae): olfactory and visual cues. *Anim. Behav.*, **39**, 290–296.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London: John Murray.
- Descimon, H. 1976. Biology of pigmentation in Pieridae butterflies. In: *Chemistry and Biology of Pieridines* (Ed. by W. de Gruyter), pp. 805–840. Berlin: Springer-Verlag.
- Dominey, W. J. 1984. Effects of sexual selection and life history on speciation: species flocks in African cichlids and Hawaiian *Drosophila*. In: *Evolution of Fish Species Flocks* (Ed. by A. A. Echelles & I. Kornfeld), pp. 231–249. Orono: University of Maine at Orono Press.
- Drummond, B. A. 1985. Multiple mating and sperm competition in the Lepidoptera. In: *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems* (Ed. by R. L. Smith), pp. 291–370. New York: Academic Press.
- Fisher, R. A. & Ford, E. B. 1928. The variability of species in the Lepidoptera with reference to abundance and sex. *Trans. entomol. Soc. Lond.*, **76**, 367–379.
- Grant, B. R. & Grant, P. R. 1987. Mate choice in Darwin's finches. *Biol. J. Linn. Soc.*, **32**, 247–270.
- Houde, A.E. 1987. Mate choice based upon naturally occurring color-pattern variation in a guppy population. *Evolution*, **41**, 1–10.
- Krebs, R. A. & West, D. 1988. Female mate preference and the evolution of female-limited mimicry. *Evolution*, **42**, 1101–1104.
- Lande, R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A.*, **78**, 3721–3725.
- Lande, R. 1982. Rapid origin of sexual isolation and character divergence in a cline. *Evolution*, **36**, 213–223.
- Magnus, D.B.E. 1963. Sex limited mimicry. II. Visual selection in the mate choice of butterflies. *Proc. XVI Intl. Cong. Zool., Wash.*, **4**, 179–183.
- Obara, Y. 1964. Mating behavior of the cabbage white, *Pieris rapae crucivora*. II. the 'mate refusal posture' of the female. *Dobut. Zasshi*, **73**, 175–178.
- Pearse, F. K. & Murray, N. D. 1982. Sex and variability in the Common Brown butterfly *Heteronympha merope merope* (Lepidoptera: Satyriinae). *Evolution*, **36**, 1251–1264.

- Ratcliffe, L. M. & Grant, P. R. 1983. Species recognition in Darwin's finches (*Geospiza*, Gould). I. Discrimination by morphological cues. *Anim. Behav.*, **31**, 1139–1153.
- Rutowski, R. L. 1981. Sexual discrimination using visual cues in the checkered white butterfly (*Pieris protodice*). *Z. Tierpsychol.*, **55**, 325–334.
- Shapiro, A. M. 1976. The biological status of nearctic taxa in the *Pieris protodice-occidentalis* group (Pieridae). *J. Lepid. Soc.*, **30**, 289–300.
- Shapiro, A. M. 1984. The genetics of seasonal polyphenism and the evolution of 'general purpose genotypes' in butterflies. In: *Population Biology and Evolution* (Ed. by K. Woehrmann & V. Loeschke), pp. 16–30. Berlin: Springer-Verlag.
- Shapiro, A. M. & Geiger, H. 1986. Electrophoretic confirmation of the species status of *Pontia protodice* and *P. occidentalis*. *J. Res. Lepid.*, **25**, 39–47.
- Siegel, S. 1956. *Nonparametric Statistics*. New York: McGraw-Hill.
- Silberglied, R. E. 1984. Visual communication and sexual selection among butterflies. In: *The Biology of Butterflies* (Ed. by P. Ackery & R. Vane-wright), pp. 207–223. London: Academic Press.
- Silberglied, R. E. & Taylor, O. R. 1973. Ultraviolet differences between the sulphur butterflies, *Colias eurytheme* and *C. philodice*, and a possible isolating mechanism. *Nature, Lond.*, **241**, 406–408.
- Silberglied, R. E. & Taylor, O. R. 1978. Ultraviolet reflection and its behavioral role in the courtship of the sulphur butterflies, *Colias eurytheme* and *C. philodice*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **3**, 203–243.
- Turner, J. R. G. 1978. Why male butterflies are non-mimetic: natural selection, selection, group selection, modification and sieving. *Biol. J. Linn. Soc.*, **10**, 385–432.
- Waage, J. K. 1975. Reproductive isolation and the potential for character displacement in the damselflies *Calopteryx maculata* and *C. aequabilis*. *Syst. Zool.*, **24**, 24–36.
- West-Eberhard, M. J. 1983. Sexual selection, social competition, and speciation. *Q. Rev. Biol.*, **58**, 155–183.
- Wiernasz, D. C. 1989. Female choice and sexual selection on male wing melanin pattern in *Pieris occidentalis* (Lepidoptera). *Evolution*, **43**, 1672–1682.

# CAPÍTULO 6

## SISTEMAS, ESTRATEGIAS Y TÁCTICAS DE APAREAMIENTO





## 6.1- SISTEMAS Y ESTRATEGIAS DE APAREAMIENTO, CONFLICTO SEXUAL, E INVERSIÓN REPRODUCTIVA

Teniendo en cuenta, *i)* las diferencias entre machos y hembras respecto a sus diferentes inversiones en reproducción, *ii)* que el grado de conflicto sexual, o grado de asimetría de intereses, depende de las diferencias en el valor óptimo adaptativo de machos y hembras, *iii)* que la base fundamental del conflicto sexual radica en el potencial que posee uno o ambos miembros de la pareja de beneficiarse a expensas del éxito reproductivo del otro miembro de la pareja, y *iv)* que las diferentes inversiones reproductivas realizadas por cada sexo se evidencian a través de la selección de estrategias sexo-específicas que maximizan su éxito reproductivo a expensas del de su pareja (ver Capítulo 4), es claro que las diferencias de intereses entre sexos, respecto a sus diferentes inversiones en reproducción, constituyen la principal fuerza conductora de la evolución de los sistemas y estrategias de apareamiento (**Cuadro 6.1**).

Así, y dicho de otro modo, las diferentes estrategias de apareamiento reflejan la competencia entre los individuos de una población por las oportunidades de reproducción y por el acceso a los recursos, y surgen debido a que el éxito reproductivo de los individuos usualmente se halla restringido por las actividades de otros miembros del mismo grupo (Waterman 2007). La mayoría de las relaciones sexuales y sociales generan conflictos de interés entre los individuos de una población (Trivers 1972; Wolff 1985; Clutton-Brock 1989; Davies 1991), y estos conflictos entre sexos son los que conducen la evolución de las diferentes estrategias de apareamiento y comportamientos reproductivos (Alonzo y Warner 2000).

Si el ER de una hembra no depende de la frecuencia de cópula sino de lograr el acceso a recursos necesarios para su reproducción y la sobrevivencia de su descendencia,

.....y por otro lado,

el ER de un macho depende del número de hembras que logre fertilizar.....

**los machos deberían ser capaces de:**

- Acceder al mayor número posible de apareamientos
- Estimular a la hembra para maximizar el número de huevos / óvulos producidos mientras su espermatozoos se encuentra en ventaja sobre los eyaculados de otros machos
- Conseguir que su espermatozoos alcance los lugares de almacenamiento y/o fertilización
- Evitar la disminución de su probabilidad de fertilización impidiendo que la hembra se aparee con otros machos

..... a expensas de la hembra (por propender a su desgaste físico, por proveer el menor cuidado parental posible; etc)

**Cuadro 6.1:** Estrategias que propenden al aumento de éxito reproductivo de los machos a expensas de las hembras como un ejemplo de conflicto sexual versus estrategias reproductivas.

La teoría de inversión parental propuesta por Trivers (1972), predice que el sexo que más invierte en reproducción (generalmente las hembras) es el sexo más discriminante en el apareamiento, mientras que el sexo que invierte menos en la descendencia (generalmente los machos) compite por el acceso al más inversor. De esta manera, la competencia entre individuos del sexo menos inversor por apareamientos con el sexo más inversor (uno de los componentes principales del mecanismo de la selección sexual), es una consecuencia inevitable de la inversión parental diferencial.

Si tenemos en cuenta que la inversión reproductiva de cada progenitor (inversión parental + inversión de apareamiento) es la suma de las inversiones (tiempo y energía) depositadas en la producción de todas las crías producidas durante su vida, las hembras invertirán más en su prole que los machos (inversión parental), y los machos invertirán más en el acceso a apareamientos

que las hembras (inversión de apareamiento). Así, un macho aumentará su éxito reproductivo encontrando y fertilizando el mayor número posible de hembras, mientras que una hembra sólo podrá aumentarlo convirtiendo el alimento en gametas, o en crías. De acuerdo con Trivers (1972), no sería esperable la evolución de la atención de los machos hacia las crías en función que, los recursos que debería proveerles a ellas son los que necesitaría consumir para aumentar su competitividad.

De las siguientes instancias, donde ocurren importantes inversiones reproductivas, la gran mayoría son llevadas a cabo por las hembras.

- I. **Pre-apareamiento** (expresión de caracteres sexuales secundarios, cortejo, hostigamiento sexual, infanticidio, etc).
- II. **Apareamiento** (cópulas forzadas, duración y/o frecuencia de apareamiento, vigilancia de la pareja, número de parejas, etc.).
- III. **Fertilización** (exitosa, traumática /extra-genital, competencia espermática, elección críptica de la hembra, etc.).
- IV. **Inversión parental pre-nacimiento** (cantidad y cuidado de embriones producidos, monopolización de recursos necesarios para las crías por nacer, puesta / parto, etc).
- V. **Inversión parental post-nacimiento** (cuidado parental, estrategias de impedimento/logro de deserción por parte de la pareja reproductiva, estrategias de impedimento/logro de infidelidad, etc.).

*Para un mayor desarrollo de esta temática consultar Steinmann (2013) y Steinmann y Bonatto (2015).*

## **6.2- PREDICTORES DE SISTEMAS DE APAREAMIENTO: INTENSIDAD DE LA SELECCIÓN SEXUAL**

### **6.2.1- Potencial ambiental para la poliginia**

Emlen y Oring (1977) propusieron dos medidas para cuantificar la intensidad de la selección sexual, y predecir los sistemas de apareamiento de las poblaciones. Estas medidas reflejarían el gradiente entre una monogamia estricta u obligada, y la poliginia (el apareamiento de un macho con varias hembras en el transcurso de un mismo episodio reproductivo que conduce a que sólo una minoría de machos accede a la reproducción).

Una de ellas es el Potencial Ambiental para la Poliginia (PAP), y correspondería al grado en el cual el ambiente social y ecológico de la población permite la monopolización de parejas por parte de los machos. El máximo valor del PAP se daría cuando los recursos fueran abundantes, temporalmente estables y estuvieran espacialmente agrupados, y al mismo tiempo las hembras también tuvieran una distribución agregada, y su receptividad fuera asincrónica en la población. En este escenario, la distribución espacial agrupada de las hembras o de los recursos, y la asincronía en la receptividad de las hembras, permitiría que los machos de la población fueran capaces de monopolizar a unas u a otros a un bajo costo, aun cuando la competencia intrasexual de machos previa a los apareamientos fuese intensa. El bajo costo para los machos estaría representado por la baja inversión en el cuidado parental de sus descendientes. Esto debido a que, en estas circunstancias ambientales el cuidado de las crías por parte de ellos no sería necesaria para la sobrevivencia de sus crías, o sea, que la ausencia de inversión parental por parte de los machos no afectaría su propio éxito reproductivo.

Por el contrario, el mínimo valor del PAP ocurriría cuando las hembras o los recursos fueran escasos y estuvieran uniformemente distribuidos, y la receptividad de las hembras de la población fuera sincrónica (la disponibilidad temporal de hembras sexualmente receptivas en la población sería discontinua).

En este caso, el costo de defensa y monopolización de hembras y/o recursos por parte de un macho sería extremadamente alto. De esta manera es fácilmente comprensible que a baja disponibilidad de recursos:

- Las hembras fuercen la monogamia a través de una intensa territorialidad intrasexual (agresividad entre hembras para reducir la oportunidad de poliginia de su pareja) (Wittenberger 1979; Wittenberger y Tilson 1980).
- La competencia por alimento sea muy intensa, y el alto riesgo de depredación sea morigerados por el vínculo social de la pareja reproductiva (van Schaik y Janson 2000). Así, en la monogamia obligada un macho está unido reproductiva y socialmente a una única hembra durante toda su vida reproductiva.
- Dado que las diferencias en la calidad de los territorio de los machos sería muy pequeña, los costos de apareamiento para ellas sean grandes (en estas circunstancias, las hembras apareadas poligínicamente presentan un éxito reproductivo menor que aquellas apareadas monogámicamente, ya que ellas y sus crías comparten los escasos recursos del territorio reproductivo del macho con otras hembras y sus crías) (Verner 1964; Orians 1969).
- Cuando los rangos espaciales de las hembras son tan grandes, un macho no puede defender un área lo suficientemente grande como para incluir más de una hembra en el (la selección favorece a los machos que se aparean monogámicamente e invierten en el cuidado de su descendencia – certeza de paternidad) (Emlen y Oring 1977; Rutberg 1987).

- Por razones fisiológicas o ecológicas se requiere la asistencia del macho para la cría exitosa de la descendencia (Clutton-Brock y Harvey 1978; Kleiman 1977, 1981). Así, en la monogamia obligada el cuidado parental es prolongado y ejercido equitativamente por los dos padres (el cortejo y el apareamiento con parejas adicionales, a expensas del tiempo dedicado al cuidado de las crías ya producidas, disminuye el éxito reproductivo del macho).

### **6.2.2- Grado o intensidad de competencia por apareamientos**

La otra medida propuesta por Emlen y Oring (1977) para cuantificar la intensidad de la selección sexual, y predecir los sistemas de apareamiento de las poblaciones, es el Grado de competencia por apareamientos (Tasa Sexual Operativa = coeficiente de competencia reproductiva). Esta medida reflejaría el gradiente entre una monogamia estricta u obligada y la poligamia (un individuo de un determinado sexo establece relaciones reproductivas de forma más o menos simultánea con más de un miembro del sexo opuesto, y bajo requerimiento de aporte de cuidado parental compartido). Según esta medida, a mayor desbalance de la Tasa Sexual Operativa (TSO), mayor será la intensidad de la competencia intrasexual, o sea, mayor grado de poligamia (Emlen y Oring 1977; Clutton-Brock y Iason 1986). Así, ante una TSO desviada hacia los machos el gradiente se desplazaría hacia la poliandria, y, ante una TSO desviada hacia las hembras el gradiente se desplazaría hacia la poliginia (en una población con una TSO desviada hacia las hembras existiría una intensa competencia intrasexual de machos previa a los apareamientos, y sólo una minoría de machos accedería a la reproducción).

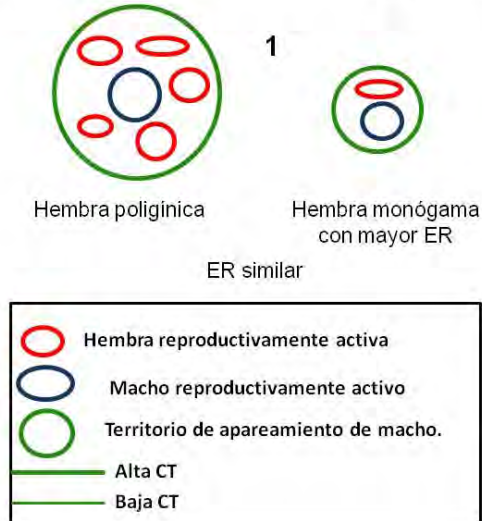
### 6.2.3- Modelo de umbral de poliginia

Las principales restricciones ecológicas que afectan a la aparición de los distintos sistemas de apareamiento se pueden agrupar en dos tipos: la distribución espacial de los recursos, y la disponibilidad o distribución espacial y temporal de los individuos con los que emparejarse. Los individuos que defienden estos recursos esenciales para la reproducción suelen ser los machos. La elección de las hembras estará influida tanto por la calidad del macho que defiende los recursos, como por la calidad de los recursos que éste defiende ante otros machos. La poligamia se verá favorecida por un aumento de la varianza de la calidad de los recursos defendidos por el macho. Este sistema de apareamiento será una estrategia ventajosa para las hembras sólo si los beneficios directos genéticos y de recursos defendidos por el macho son mayores que los costes que se producen por la generalizable falta de cuidado parental compartible por parte del macho. Otro coste importante de la poligamia se deriva de la interferencia que puede producirse entre las hembras apareadas con un mismo macho

En relación a estos antecedentes, Orians (1969) propuso el modelo de umbral de poliginia. Este modelo hace referencia a la relación entre la eficacia biológica de las hembras y la calidad del territorio de los machos, en situación de monogamia y/o poliginia. Según el modelo, una hembra presentará una reducción en su eficacia biológica al pasar a ser una hembra secundaria, comparado con la situación en la que ella se emparejara con un macho monógamo. El umbral de poliginia representará el punto a partir del cual, una hembra debería elegir un macho ya emparejado previamente (poligínico), abandonando una situación monogámica en la cual su eficacia biológica fuera inferior. Los **Esquemas 6.1,a,b,c**, se representan las diferentes circunstancias en las cuales se puede visualizar el umbral de poliginia.

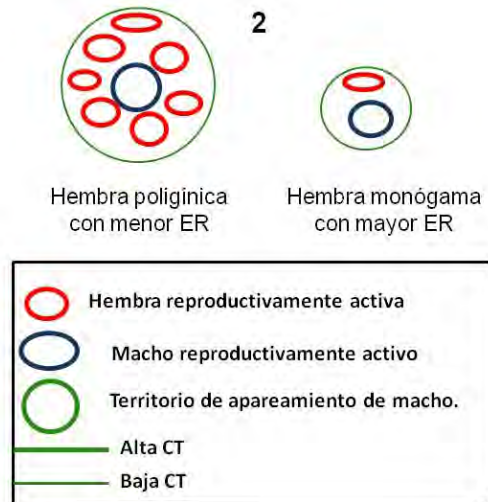
### Modelo de umbral de poliginia (Orians 1969).

✓ PARA UNA MISMA HEMBRA, a igual calidad de territorio de apareamiento/reproductivo del macho, tendrá > ER apareándose con un macho monógamo que con otro poliginico (1).

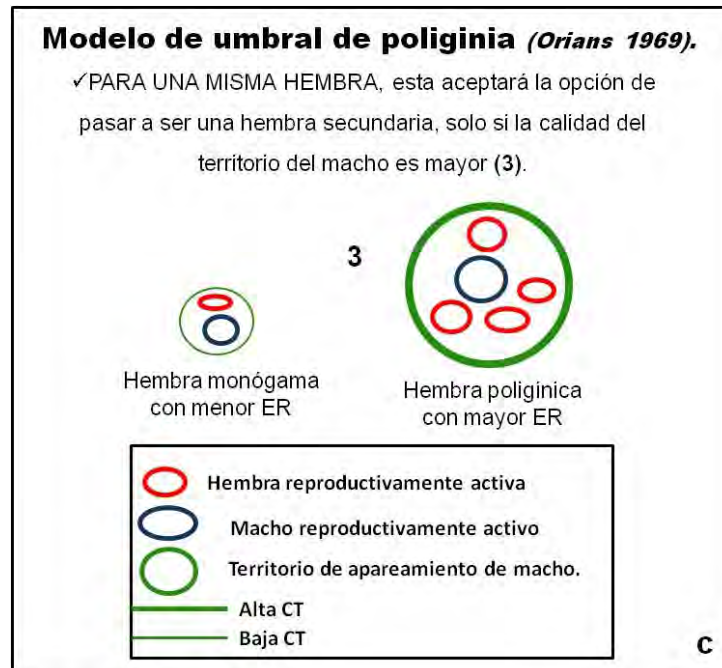


### Modelo de umbral de poliginia (Orians 1969).

✓ PARA UNA MISMA HEMBRA, cuando la cantidad de hembras en el territorio afecta la calidad inicial del territorio de apareamiento/reproductivo del macho, tendrá > ER apareándose con un único macho, aún cuando este sostenga un territorio de baja calidad (2).







**Esquema 6.1,a,b,c:** Representación de diferentes circunstancias (1, 2 y 3), en las cuales se pueden visualizar umbrales de poliginia (Esquema de la autora).

#### 6.2.4- Circunstancias que conducirían a la evolución de la monogamia

En la monogamia, la eficacia biológica de los individuos se maximizará al compartir el cuidado parental por ambos sexos de forma conjunta. Entre las características de la monogamia, que consiste en el apareamiento exclusivo de una hembra con un macho en el transcurso de un mismo episodio reproductivo, una estación reproductiva, o durante toda la vida, podemos mencionar que:

- ✓ es frecuente en poblaciones de individuos ampliamente dispersos en ambientes relativamente uniformes (los recursos esenciales para las hembras y sus crías son escasos y uniformemente distribuidos).
- ✓ ningún sexo tiene la oportunidad de monopolizar simultáneamente, directa o indirectamente, miembros adicionales del sexo opuesto.

- ✓ Los machos logran un mayor éxito reproductivo a través de la monopolización del rendimiento reproductivo de una sola hembra más que de intentar aparearse con varias.
- ✓ se requiere un considerable cuidado parental para la cría exitosa de los descendientes.
- ✓ Es el sistema de apareamiento dominante en aves (+ del 90%).

En mamíferos el vínculo de pareja se regula específicamente a través de dos neurotransmisores de rápida liberación en el cerebro (dopaminas): luego del apareamiento la liberación de vasopresina en machos y de oxitocina en hembras, conduce a la formación y al mantenimiento del vínculo de pareja (Cuando macho y hembra se aparean, las hormonas se liberan y activan receptores cerebrales implicados en el placer, la recompensa, y en la memoria a largo plazo (aprendizaje relacionado a la recompensa) (Insel y Hulihan 1995; Insel y Young 2001; Wang et al. 1997, 2000; Wang y Aragona 2004).

La monogamia social ha evolucionado preferentemente en especies en las cuales los machos son incapaces de monopolizar y conservar a múltiples hembras frente a sus competidores.

En un estudio realizado por Lukas y Clutton-Brock (2013), de las 2.545 especies de mamíferos consideradas, sólo 229 resultaron especies monógamas sociales (9%). Según estos autores este sistema de apareamiento ha evolucionado en mucha mayor medida en especies carnívoras y frugívoras que habitan áreas con baja/discontinua disponibilidad de recursos.

Lukas y Clutton-Brock (2013) han propuesto tres hipótesis que podrían explicar la evolución de monogamia social en mamíferos:

- Reducción de la amenaza del infanticidio por parte de otros machos rivales.
- Incremento de la sobrevivencia de las crías a través del cuidado parental compartido.
- Baja disponibilidad de hembras; conservación de la pareja reproductiva por parte del macho.

## ***Algunos ejemplos***

***El zorro polar, Alopex lagopus.*** Habitan en tundras de las regiones circumpolares del hemisferio norte, en túneles excavados en la nieve. Permanecen activos todo el año y son de las pocas especies de mamíferos polares que no hibernan o emigran a otras regiones durante el invierno. Organización social: puede variar de 1 a varias parejas reproductivas monógamas; a veces participan adultos adicionales que contribuyen escasamente con la alimentación de las crías. Forman parejas monógamas y territoriales. Son omnívoros oportunistas. Las hembras tienen 1 camada anual de hasta 14 crías; cuidado parental conjunto. Los miembros de la pareja permanecen juntos toda la vida, y cuando muere uno de ellos, raramente el sobreviviente vuelve a formar pareja.

***Los antílopes africanos, Madoqua kirkiide (dicdics).*** Habitan regiones áridas de África oriental. Las hembras se encuentran muy dispersas en su área de distribución; solo presentan nueve horas de receptividad, 2 partos anuales de 1 cría. Macho territorial. Fuerte competencia pre-apareamiento entre machos; elección de la hembra a favor del macho dominante. El macho vigila continuamente a su pareja durante todas sus actividades con el fin de evitar que esta copule con otros machos. La primera cría coopera con los rituales vinculantes hasta que la segunda alcanza su independencia. Los padres fuerzan la dispersión reproductiva.

***Las suricata, Suricata suricatta.*** Habitan en los desiertos, en zonas de matorrales de las tierras áridas, abiertas y secas de la región del sur de África. Una sola camada anual de 2 a 5 crías. Grupos de miembros desde 5 a 50; una pareja dominante y sus hijos (que permanecen en el grupo natal y al llegar a la madurez sexual ayudan en la crianza de sus

hermanos como adultos subordinados). Más tarde, la pareja reproductiva impulsa la dispersión reproductiva de los adultos jóvenes. La pareja reproductora permanece junta durante años, incluso de por vida, monopolizando los derechos de reproducción.

**La mara patagónica, *Dolichotis patagonum*.** Endémica de la región árida del centro sur de Argentina; Habita pastizales abiertos y estepas arbustivas. Organización social: combina parejas monogámicas y grupos de reproducción cooperativa (hasta 29 parejas); de una a dos camadas anuales de 1 a 3 crías. Constante protección entre miembros de la pareja. El macho cuida constantemente a la hembra a través de su marcado con orina, y de la marcación regular a través de secreciones glandulares y heces, del terreno alrededor de ella (el área alrededor de la hembra constituye un territorio móvil). Los miembros de la pareja permanecen juntos toda la vida, y el reemplazo de uno de ellos sólo se produce después de la muerte del otro. La pareja tiene más probabilidades de alcanzar edades más longevas y con ello aumentar las posibilidades de reproducirse durante más tiempo.

**El castor americano, *Castor canadensis*.** Habita en el norte de Norteamérica, Alaska y Canadá; además ha sido introducido en la isla grande de Tierra del Fuego (Argentina y Chile). Organización social: grupo familiar de hasta 10 individuos; cada pareja tiene solamente una camada por año de 1 a 3 crías. Reproducción cooperativa: los juveniles nacidos el año anterior cooperan con la crianza de las nuevas crías. La receptividad de la hembra dura entre 12 y 24 horas. El macho invierte mucho tiempo/energía en la construcción y mantenimiento de la madriguera y en la defensa territorial. Los miembros de la pareja permanecen juntos toda la vida, y el reemplazo de uno de ellos sólo se produce después de la muerte del otro. La pareja tiene más

probabilidades de alcanzar edades más longevas y con ello aumentar las posibilidades de reproducirse durante más tiempo.

### **6.2.5- Circunstancias que conducirían a la evolución de la promiscuidad**

La selección sexual conduce a la evolución de estrategias reproductivas que optimicen el fitness de los individuos de ambos sexos; así, en aquellas circunstancias en las cuales el éxito reproductivo de las hembras no se hallase afectado por la ausencia de cuidado parental por parte del macho, y donde los costos de acceso a recursos imprescindibles para ella y sus crías y pareja reproductiva son muy bajos, la estrategia que maximizaría el éxito reproductivo de las hembras no sería la selección del macho de mayor calidad, sino la de varios machos de calidad.

En un sistema de apareamiento promiscuo, los miembros de ambos sexos se aparean de manera no-exclusiva con múltiples parejas durante un mismo episodio reproductivo (poliginia y poliandria simultánea); la tasa sexual operativa es cercana a 1 (la competencia entre machos por el acceso a parejas sexuales no es intensa), los machos no contribuyen con el cuidado de las crías ni forman lazos de pareja a largo plazo, y no es esperable dimorfismo sexual. No obstante, la promiscuidad no asume apareamientos al azar o ausencia de selección de pareja.

En este sistema de apareamiento, a pesar de los costos (tiempo/energía, disminución de forrajeo, riesgo de predación, enfermedades de transmisión sexual, aumento de parasitismo, lastimaduras, etc), las hembras se beneficiarían por aparearse con varios machos durante un mismo ciclo estral. De esta manera, las crías de una misma camada podrían presentar diferentes padres.

La paternidad múltiple es un resultado común de la promiscuidad genética de las hembras (la inseminación de una hembra por más de un macho durante un único evento reproductivo), y su extensión en las poblaciones naturales dependería de dos características comportamentales principales: la habilidad de

los machos para acceder a hembras que ya se han apareado durante un mismo ciclo estral, y el grado en el cual las hembras buscan copular con varios machos.

Parker y Birkhead (2013) propusieron las siguientes hipótesis, no mutuamente exclusivas, que explican cómo las hembras pueden beneficiarse de aparearse con múltiples machos.

Según estos autores, el significado adaptativo del apareamiento de una hembra con múltiples machos podría analizarse considerando los beneficios directos (para la hembra) y los beneficios indirectos (beneficios solo para sus crías).

Entre los beneficios directos Parker y Birkhead (2013) proponen:

- La obtención de regalos de cortejo / nupciales.
- El aumento de la proporción de óvulos fertilizados.
- Una garantía contra la esterilidad de la pareja sexual previa.
- El aumento del tamaño de la camada.
- La evitación de infanticidio por parte de machos (hipótesis de confusión de la paternidad).
- La cooperación de diferentes machos en el cuidado parental.
- La reducción de los costos de la coerción (persistencia y acoso) por parte de machos que accederían al apareamiento a través de esa estrategia comportamental.

y, entre los beneficios indirectos, mencionan que estos:

- Permiten la selección de pareja post-cópula (elección críptica de las hembras).
- La compensación por parejas de baja calidad.
- Evitan la endogamia.
- Aumentan la diversidad genética de la camada (este beneficio que implica la producción de crías genéticamente variables cobra gran importancia en aquellas poblaciones que habitan en un ambiente de condiciones impredecibles).

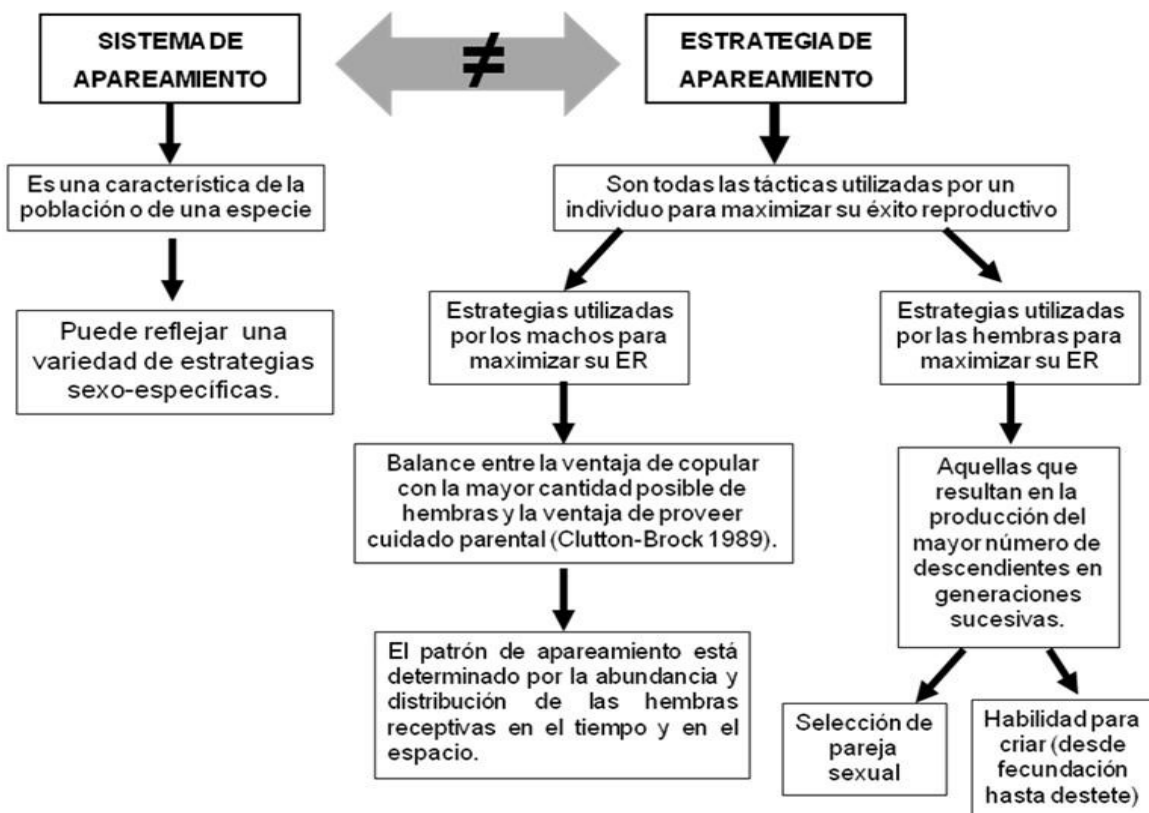
Más allá de los beneficios mencionados, numerosos estudios han demostrado que, como consecuencia de las diversas condiciones sociales, la tasa de apareamientos con varios machos diferentes varía entre diferentes especies y entre poblaciones de una misma especie, y aún, entre individuos de una misma población (Stockley 2003; Wolff 2003; Wolff y Macdonald 2004; Loughran 2007). Además, en algunas especies, aún cuando la tasa de apareamientos con múltiples machos se mantenga a lo largo del año, la ocurrencia de paternidad múltiple puede variar debido a la intensificación, o relajación, de la selección pre-apareamiento y crítica de las hembras, debido a variaciones poblacionales en la densidad total o de machos a lo largo de un período reproductivo o entre períodos reproductivos (Clutton-Brock y Harvey 1978; Taitt y Krebs 1985; Korpela et al. 2010; Kvarnemo y Simmons 2013; King et al. 2014).

Por otra parte, en varias especies de roedores, en las cuales las hembras dependen fuertemente de la adquisición de alimento para asegurar su éxito reproductivo, la tasa de apareamientos con múltiples machos dependerá de la abundancia, distribución y tasa de renovación del alimento (Ostfeld 1985, 1990; Wolf 1993; Jennions y Petrie 2000; Solomon y Keane 2007). Según Korpela et al (2010, 2011), en períodos de baja abundancia poblacional, la tasa de promiscuidad de las hembras será menor, tanto porque no haya machos reproductivamente activos disponibles, o bien, porque estos pocos machos ejerzan una efectiva monopolización de hembras con estro sincronizado; por el contrario, altos valores de abundancia poblacional promoverían el aumento de apareamientos con múltiples machos (Wolff y Macdonald 2004; Solomon y Keane 2007).

### **6.3- SISTEMAS, ESTRATEGIAS Y TÁCTICAS DE APAREAMIENTO: DEFINICIONES Y RELACIONES**

Los sistemas de apareamiento son característicos de una población o de una especie, que refleja una variedad de estrategias sexo-específicas e involucra

todas aquellas características morfo-fisiológicas y comportamentales destinadas a obtener apareamientos. Según Emlen y Oring (1977), Clutton-Brock y Harvey (1978), Clutton-Brock (1988, 1989 1991) y Waterman (2007), los sistemas de apareamiento representan el resultado de las estrategias reproductivas de los individuos destinadas a obtener apareamientos. Así, sistemas y estrategias de apareamiento no significan lo mismo; mientras que los primeros son propios de las especies o las poblaciones, las segundas son propias de los individuos (Clutton-Brock y Harvey 1978; Clutton-Brock 1989; Waterman 2007) (**Cuadro 6.2**).



**Cuadro 6.2:** Diferencias básicas entre sistemas de apareamiento y estrategia de apareamiento.

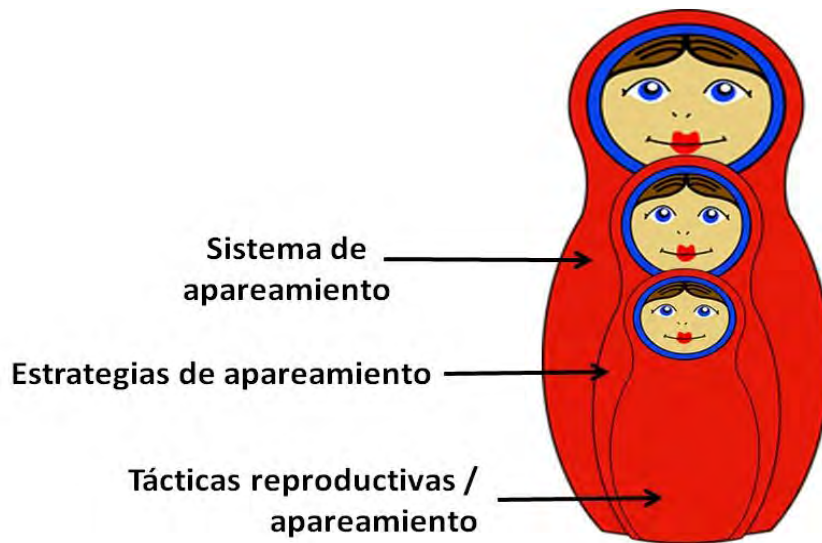
A su vez, debido a que el sistema de apareamiento de una especie o de una población es el resultado de estrategias reproductivas individuales, este puede presentar ciertas variaciones a lo largo del año, durante una misma estación reproductiva, entre diferentes años, y entre poblaciones (Clutton-Brock



1989). De este modo, existe una gran variabilidad en los sistemas de apareamiento entre distintas especies y poblaciones en relación con las condiciones ecológicas y comportamentales (Wolff 1985). *Para un mayor desarrollo de las características propias de los diferentes sistemas de apareamiento, consultar Steinmann (2013) y Steinmann y Bonatto (2015).*

Las estrategias de apareamiento son “reglas de decisión” que conducen a maximizar el éxito reproductivo de los individuos a través de tácticas reproductivas alternativas en miembros de un mismo sexo y población (plan general para lograr los “mejores resultados”) (Clutton-Brock y Harvey 1978; Clutton-Brock 1989; von Kuerthy et al. 2015). Debido a que cada sexo realiza diferentes inversiones reproductivas, en machos y hembras evolucionaron diferentes estrategias que conducen a maximizar su éxito reproductivo (Trivers 1972; Alonzo y Warner 2000; Waterman 2007; Kokko y Jennions 2008; Aloise King 2013). La variación en las estrategias de apareamiento se halla relacionada con la abundancia y la distribución espacial y temporal de los recursos, los costos y beneficios relacionados a su acceso, y las interacciones con otros miembros de la población (Ostfeld 1985, 1986; Ims 1987; Pusenius y Viitala 1993; Nelson 1995a, b; Wolff y MacDonald 2004; Waterman 2007).

Por otra parte, una táctica de apareamiento es el conjunto de fenotipos reproductivos discretos que se aplican de acuerdo a determinadas circunstancias para cumplir de forma efectiva con la estrategia. Estas se hallan determinadas genéticamente, y rigen tácticas reproductivas alternativas en miembros de un mismo sexo y población. De esta manera, rigen fenotipos reproductivos discretos (diferentes tácticas morfológicas, fisiológicas y/o comportamentales), que permiten maximizar el éxito reproductivo de un individuo. Como consecuencia de la variabilidad de aptitudes individuales y del ajuste a las diferentes condiciones sociales y ecológicas, se espera encontrar diferentes estrategias reproductivas entre y dentro de las poblaciones. De esta manera, los sistemas de apareamiento terminan reflejando una variedad de tácticas de apareamiento específicas de cada sexo (Waterman 2007; Aloise King 2013) **(Figura 6.1)**.



**Figura 6.1:** Sistemas, estrategias y tácticas de apareamiento. La imagen muestra la relación entre las mismas. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; extraída de <https://pixabay.com/es/matrioska-30470/>.

#### **6.4- UNA POSIBLE HIPÓTESIS DE LA EVOLUCIÓN DE LOS SISTEMAS DE APAREAMIENTO**

En un escenario de evolución por selección natural actuando a nivel de individuo, en el cual aun no habría evolucionado aun la anisogamia (**Cuadro 6.3**), los machos y las hembras no presentarían preferencia por alguna determinada característica del sexo opuesto, ni tampoco exhibirían caracteres sexuales secundarios conspicuos. Esto, debido a que las diferencias existentes entre sexos derivan de la diferencia existente entre las gametas de machos y hembras (tamaño, reservas, cantidad, movilidad). De este modo, en estas circunstancias los apareamientos ocurrirían al azar y sin exclusión de individuos. Así, todos los individuos de una población hubieran tenido las mismas probabilidades de participar de la reproducción (**Figura 6.2a**).

**Dos estrategias extremas tienen mayor éxito que cualquier otra estrategia intermedia.**

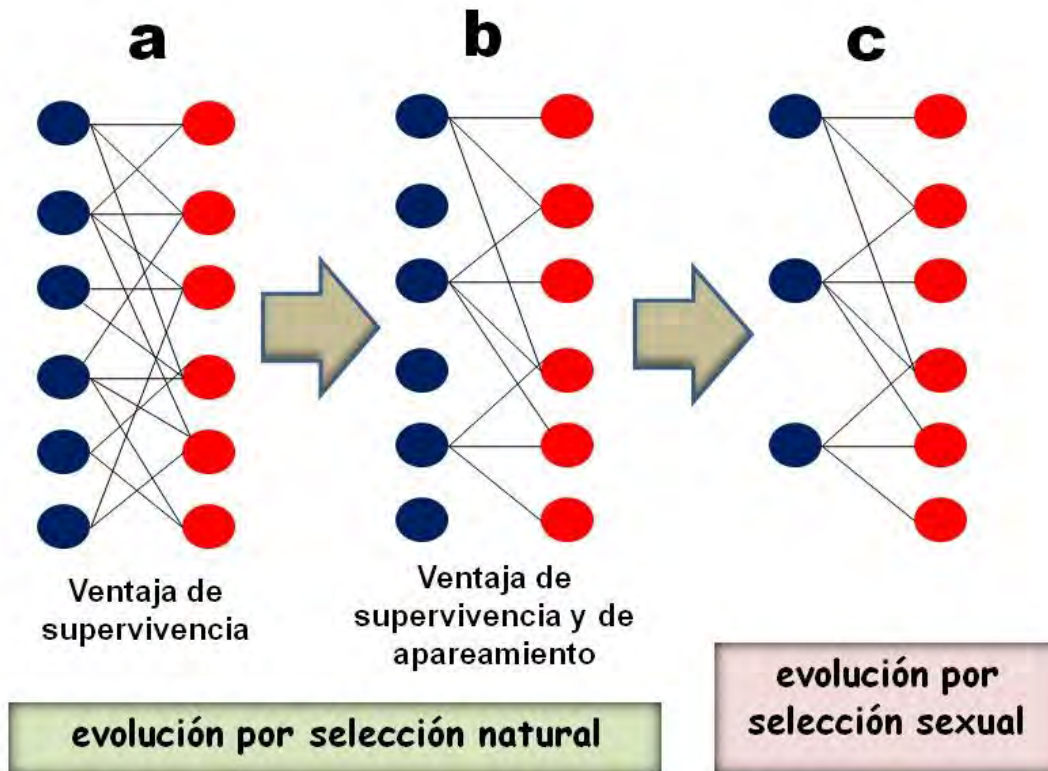
La selección favoreció individuos que presentaban nutrientes en sus gametas (aumenta la probabilidad de supervivencia en los primeros estadios del desarrollo del embrión hasta que el nuevo individuo pueda conseguirlos por sí mismo).



La selección favoreció individuos que producían un elevado número de gametas pequeñas. El éxito de esta estrategia depende de la abundancia de gametas grandes con las cuales contactar, pero depende también de la densidad de gametas pequeñas de individuos competidores. Esta competencia entre las gametas pequeñas favorece su incremento en número y su progresiva reducción en tamaño, y/o el incremento de su movilidad, en la carrera por contactar primero con las grandes gametas.

**Cuadro 6.3:** Evolución de la anisogamia. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; extraída de <https://pixabay.com/es/esperma-huevo-fertilización-956481/>

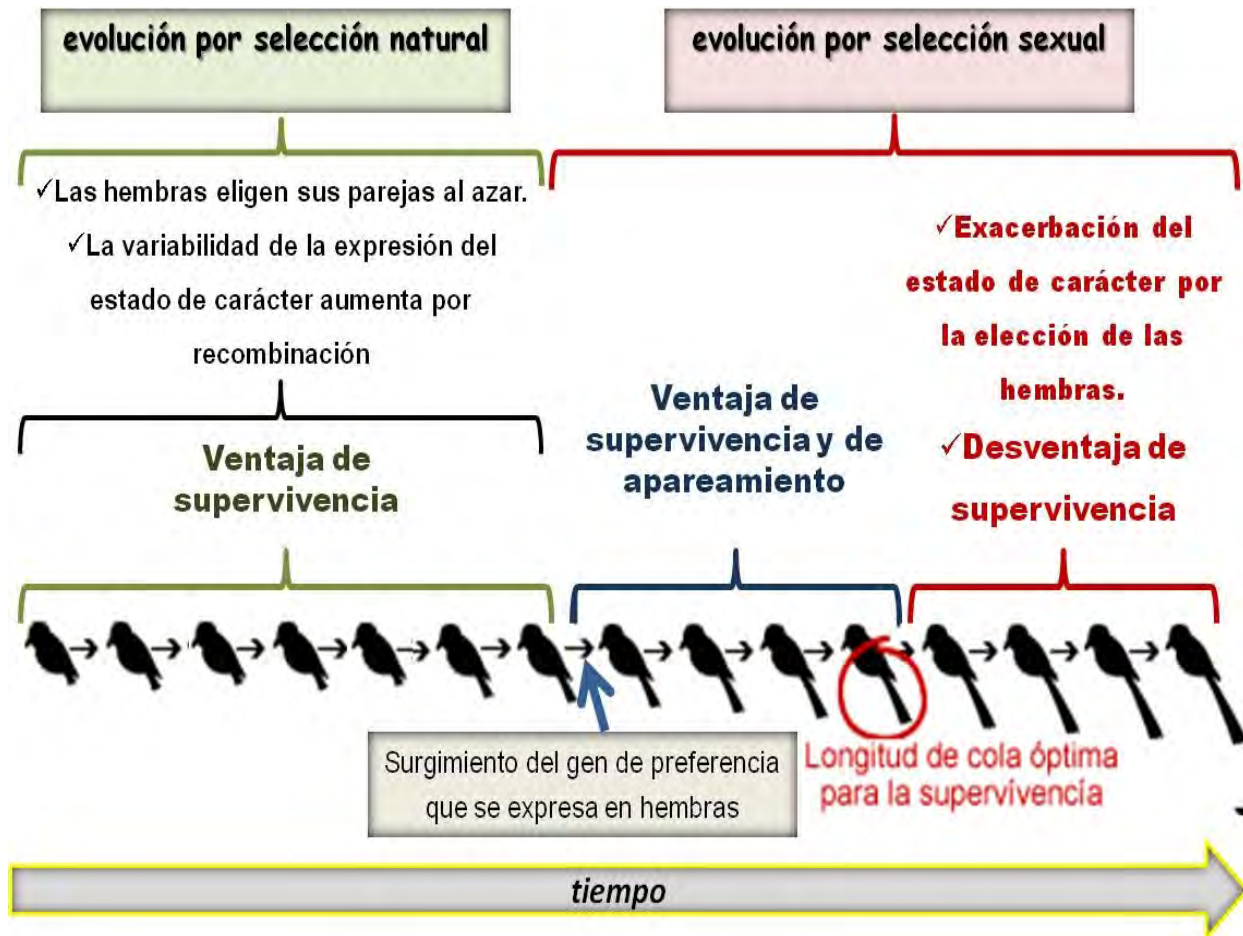
En algún momento, la aparición en la población de individuos con un determinado rasgo (por recombinación o mutación), que aumentara su éxito reproductivo y su supervivencia respecto a otros individuos que no presentasen esa característica (evolución por selección natural), habría conducido a que dichos individuos tuvieran más probabilidades de acceder a la reproducción que aquellos que no los presentaran (**Figura 6.2b**).



**Figura 6.2:** Hipótesis de la evolución de los sistemas de apareamiento; **a:** evolución por selección natural, ausencia de anisogamia, y donde las hembras eligen sus parejas al azar y la variabilidad de la expresión del estado de carácter aumenta por recombinación; **b:** evolución por selección natural, ausencia de anisogamia, y surgimiento del gen de preferencia que se expresa solo en hembras; **c:** evolución por selección sexual que conduce a la exacerbación del estado de carácter de los machos por su elección preferencial de las hembras y a una desventaja de supervivencia en aquellos machos que los portan. Los círculos azules representan a los machos y los rojos a las hembras. (Imagen de Andrea R. Steinmann).

A través de las generaciones, en aquellas poblaciones en las cuales hubiera individuos con caracteres que favorecieran su éxito reproductivo sobre aquellos que no los presentaran, éstas características asociadas a la reproducción se volverían cada vez más frecuentes, aún cuando su exhibición disminuyera su probabilidad de sobrevivir. Así, la selección sexual actuaría sobre la expresión del

carácter que aumentara el éxito reproductivo de los individuos (Figura 6.2c y Figura 6.3).



**Figura 6.3:** Hipótesis de la evolución de los sistemas de apareamiento a través de la selección natural, en primer lugar, y de la selección sexual en segundo lugar; una vez que ha surgido el gen de preferencia, que se expresa solo en hembras, estas tenderían a elegir preferentemente a machos de cola larga que producirá hijos más atractivos, y en consecuencia a su vez más elegidos por otras hembras para el apareamiento, que aquellas que se reprodujeron con machos menos atractivos de cola corta.

## 6.5- CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LOS SISTEMAS DE APAREAMIENTO

Charles Darwin (1871) fue el primero que consideró a los sistemas de apareamiento en términos evolutivos. Según Hamilton (1964) y Emlen y Oring (1977), para comprender los sistemas de apareamiento es preciso dejar de lado el punto de vista de una selección natural operando a nivel de grupo o especie, retornando a la perspectiva evolutiva original en la cual la selección natural opera a nivel de individuo. Comprender la diversidad y el significado adaptativo de los sistemas de apareamiento es muy importante debido a que, al afectar los factores que influyen sobre la supervivencia y el éxito reproductivo de los individuos, ellos afectan la probabilidad de los mismos a ser seleccionados favorablemente (Trivers 1972; Clutton-Brock 1988, 1989).

Según Clutton-Brock (1989), los sistemas de apareamiento son el resultado de comportamientos reproductivos individuales. De esta manera, el término sistema de apareamiento involucra todas aquellas estrategias de comportamientos destinadas a obtener apareamientos (Emlen y Oring 1977). Estas incluyen los patrones de cuidado parental ejercido por cada sexo y la selección sexual, involucrando el número de apareamientos producidos, la manera en la cual se los obtienen y características de estabilidad de la pareja (Emlen y Oring 1977; Gaulin y FitzGerald 1986, 1988; Schwagmeyer 1988, 1994; Spritzer 2003; Spritzer et al. 2005 a,b). Así, los sistemas de apareamiento se pueden definir en función de los apareamientos obtenidos por cada sexo dentro de la población y de las diferentes estrategias de defensa y/o mantenimiento de la pareja por parte de los machos (Clutton-Brock 1989).

En general, los sistemas de apareamientos pueden ser caracterizados en función de:

- ✓ El número de parejas que obtiene un sexo de manera más o menos simultánea.
- ✓ La estrategia de monopolización de pareja.

- ✓ La duración del vínculo de la pareja.
- ✓ La proporción de la inversión parental vs la de apareamiento.
- ✓ Las relaciones espaciales entre machos y hembras (*Sistema de apareamiento social*).
- ✓ El porcentaje de paternidad de las crías producidas por evento (*Sistema de apareamiento genético*).

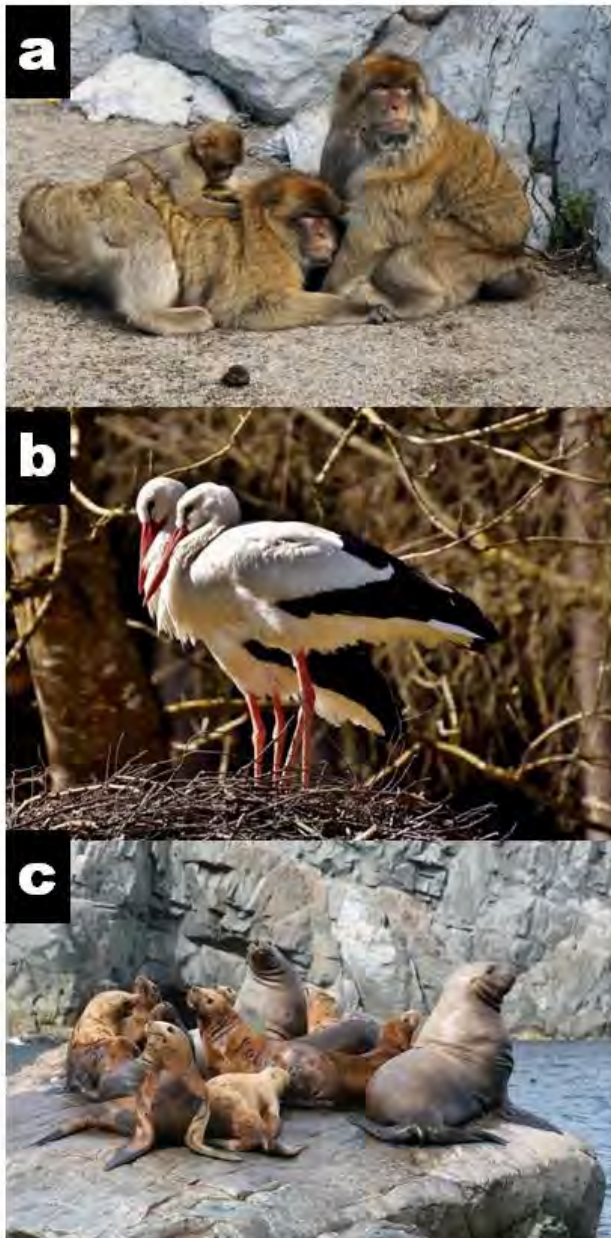
En la **Tabla 6.1** se presenta la caracterización de los sistemas de apareamiento de mamíferos en relación al número de parejas que obtiene un sexo de manera más o menos simultánea.

**Tabla 6.1:** Sistemas de apareamientos comunes en mamíferos, basados en el número de parejas que un sexo obtiene de manera más o menos simultánea; (\*) a mayor número de asteriscos, mayor frecuencia del sistema de apareamiento en mamíferos. (En esta Tabla se presenta la forma más estricta de cada uno de los sistemas de apareamiento)

SISTEMA DE APAREAMIENTO	NÚMERO DE PAREJAS	
	EN MACHOS	EN HEMBRAS
MONÓGAMO (*)	Acceso exclusivo a una hembra	Acceso exclusivo a un macho
PROMISCUO (**)	Acceso compartido a varias hembras	Acceso compartido a varios machos
POLIGÍNICO (***)	Acceso exclusivo a varias hembras	Acceso exclusivo a un único macho

*Para mayor información sobre los distintos sistemas de apareamiento, consultar Steinmann y Bonatto (2015). Ecología comportamental: una introducción al estudio del comportamiento animal. Segunda Edición. Editorial. UniRío editora. Ciudad de Río Cuarto, Provincia de Córdoba, Argentina.*

En la **Figura 6.4** se muestran ejemplos de diferentes sistemas de apareamiento en vertebrados.



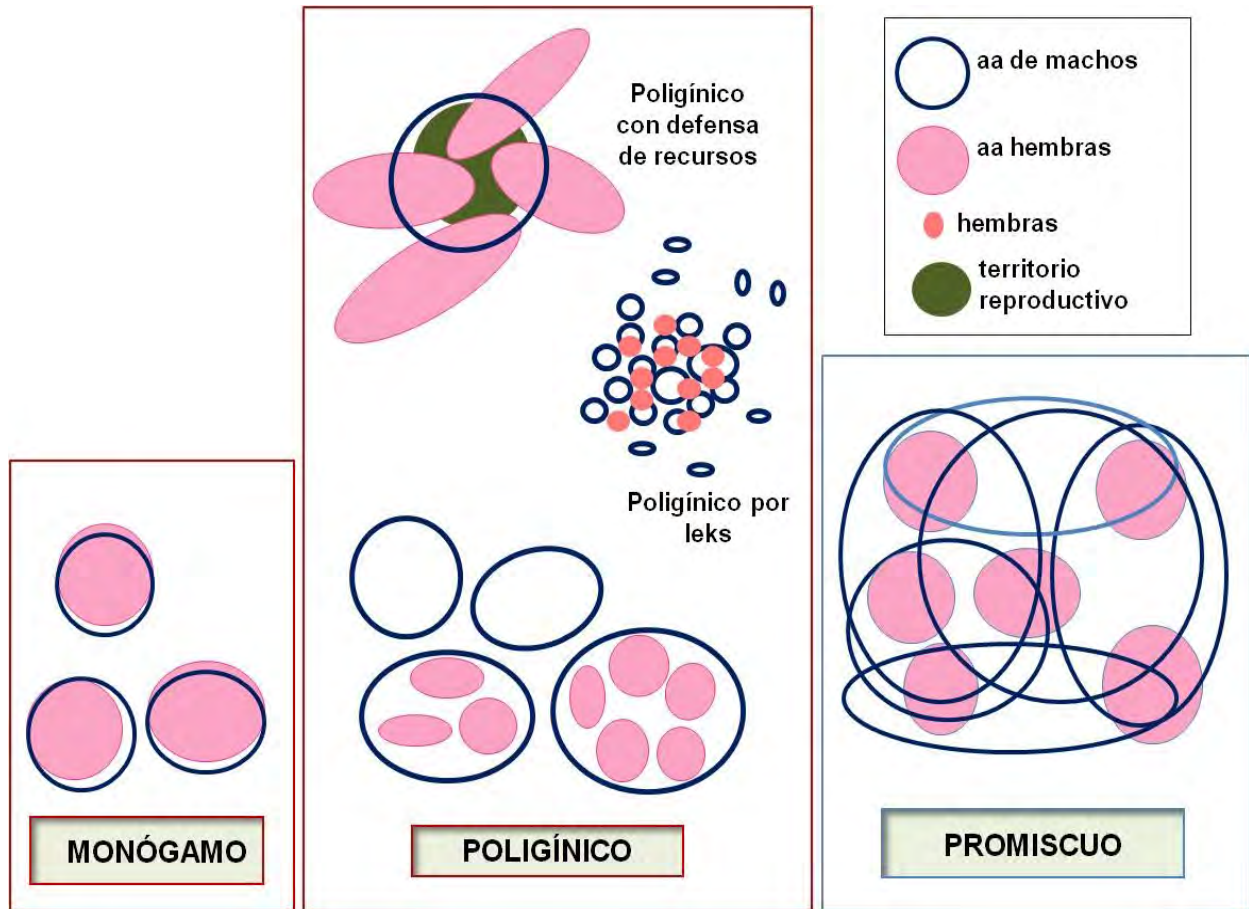
**Figura 6.4:** Sistemas de apareamiento de vertebrados: **a**, sistema promiscuo en macacos con incidencia basado en el cual existe incidencia de la jerarquía social del macho; **b**, monogamia en cigüeñas; **c**, sistema poliginico de harén en león marino. Imágenes registradas en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; extraídas de

<https://pixabay.com/es/macaca-sylvanus-monos-animales-3004349/>;  
<https://pixabay.com/es/cigüeñas-nidificación-par-las-aves-2183773/>;  
<https://pixabay.com/es/harem-87-costa-2517572/>

En la **Figura 6.5** se presentan los diferentes sistemas de apareamiento en especies de vertebrados en función de las relaciones espaciales entre machos y hembras durante el período reproductivo, el cortejo o el apareamiento. Para un mayor desarrollo del tema, ver Steinmann AR, Bonatto MF. 2015. Ecología comportamental: una introducción al estudio del comportamiento animal. Segunda



Edición. Editorial. UniRío editora. ISBN: 978-987-688-141-8. Ciudad de Río Cuarto, Provincia de Córdoba, Argentina. 258 P.

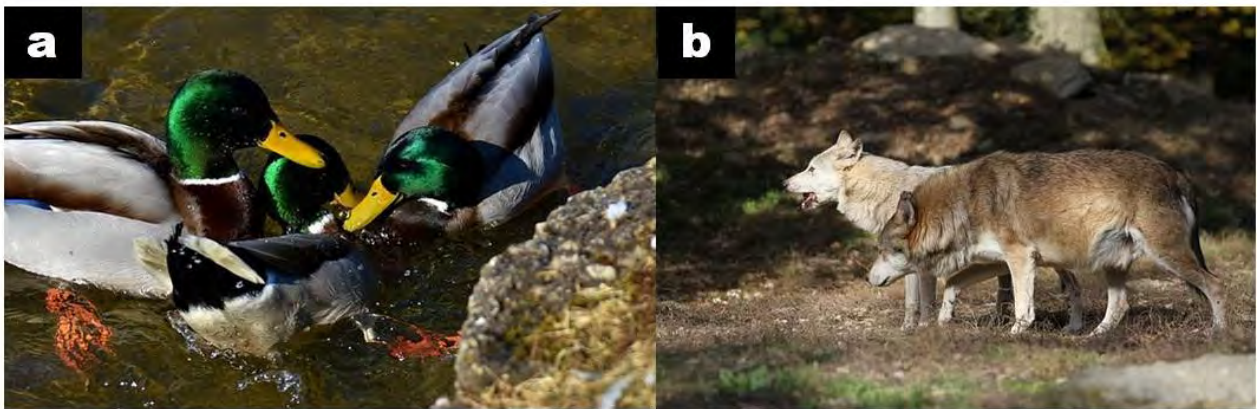


**Figura 6.5:** Sistemas de apareamiento en especies de vertebrados en función del tamaño y grado de solapamiento intra e intersexual de las áreas de acción (aa) de machos y hembras reproductivos, de la distribución espacial de las hembras, y de la ocupación y defensa de un territorio reproductivo rico en recursos asociados a la reproducción de las hembras (*Imagen de Andrea R. Steinmann*).

## 6.6- CARACTERÍSTICAS DE LAS TÁCTICAS DE APAREAMIENTO

Las tácticas de apareamiento surgen a partir de la selección de características morfológicas, fisiológicas y/o comportamentales, alternativas y

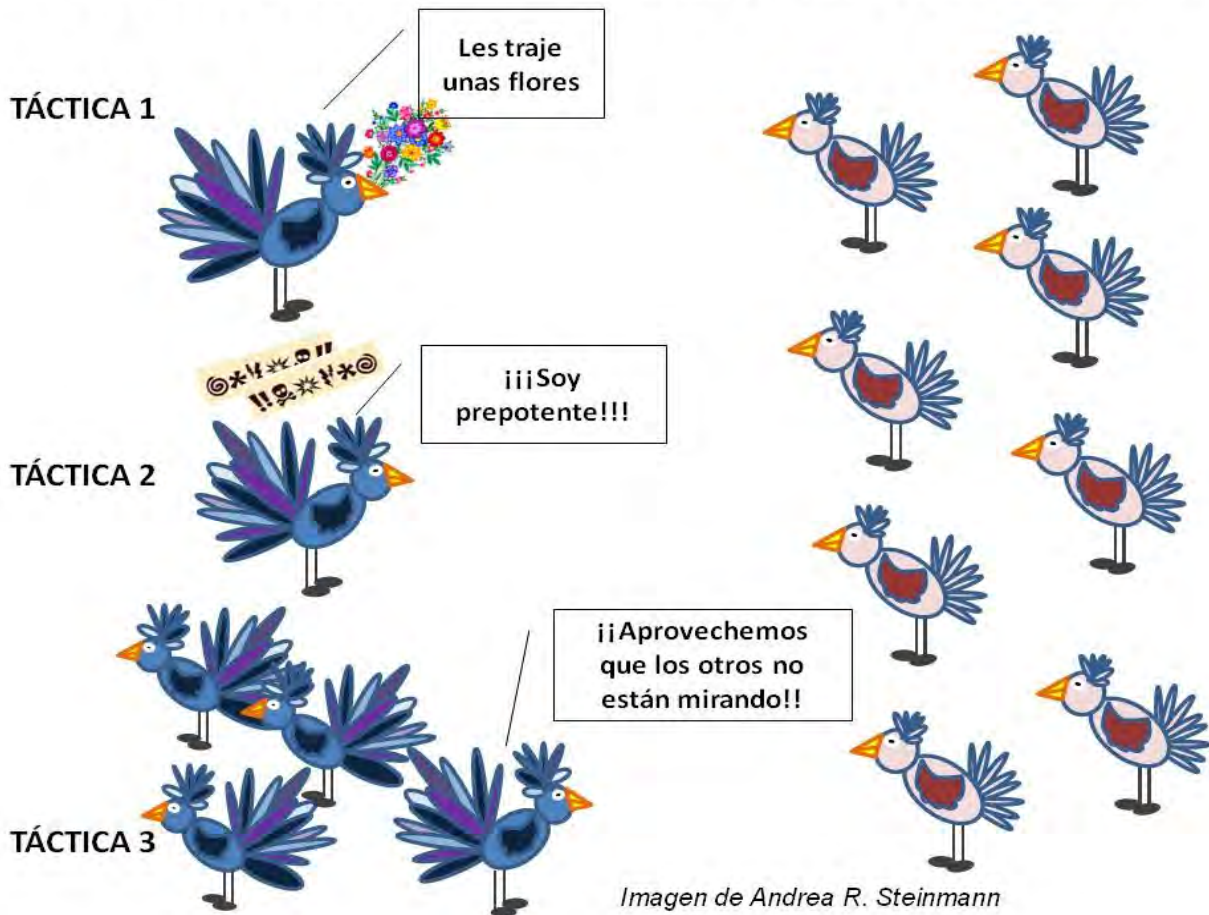
discretas, que conducen a maximizar el fitness de los individuos en el contexto de la competencia intrasexual (Brockman 2001; Taborsky et al.2008; Brunner et al. 2016). De esta manera, cualquier expresión de variación continua de rasgos no se consideraría como una táctica alternativa, destacando además, que entre los fenotipos discretos los comportamentales son los más fáciles de identificar (Taborsky et al.2008) De acuerdo con estos autores, el incremento del éxito reproductivo no se alcanzaría a través de expresiones intermedias de un rasgo sino mediante la aplicación de tácticas reproductivas discontinuas mutuamente excluyentes. Según Taborsky et al. (2008), ante una intensa competencia reproductiva intrasexual los competidores pueden encontrar diferentes tácticas alternativas para acceder y/o monopolizar parejas reproductivas. A menudo las tácticas alternativas implican tácticas opuestas, como por ejemplo, lograr apareamientos a través de la defensa y mantenimiento de un territorio reproductivo vs cópulas furtivas (**Figura 6.6 a y b**).



**Figura 6.6 a y b:** **a:** Táctica de hostigamiento hacia una hembra aislada, por parte de machos de una especie de ánade, hasta cansarla con el fin de lograr cópulas forzadas múltiples; **b:** Táctica de acompañamiento prolongado de la hembra aislada, por parte de machos de una subespecie de lobo, con el fin de obtener cópulas consensuadas. Imágenes sin restricción registradas en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; extraída de <https://pixabay.com/es/patos-ánades-reales-drake-colorido-3184272/> y <https://pixabay.com/es/lobos-lobos-de-madera-depredador-2875085/>

## 6.7- TÁCTICAS REPRODUCTIVAS ALTERNATIVAS (TRAS)

DIFERENTES TÁCTICAS DE MACHOS PARA LOGRAR EL MISMO OBJETIVO: UNA ESTRATEGIA PARA OBTENER EL MAYOR NÚMERO POSIBLE DE APAREAMIENTOS



(Imagen de Andrea R. Steinmann)

El tratamiento teórico de la evolución y mantenimiento de las TRAs típicamente presenta una dicotomía entre causas genéticas y causas ambientales que conducen al fenotipo que incrementa el éxito reproductivo de los individuos que las exhiban (West-Eberhard 2003; Tomkins y Hazel 2007). Así, una de las condiciones principales que favorecen la evolución de TRAs es la existencia de hábitats reproductivos que difieran de forma discontinua (Hiebeler 2004). De este modo, individuos que posean una arquitectura genética subyacente similar

diferirán en sus TRAs debido a las condiciones divergentes del ambiente (Lee 2005). Según Wolff (2008), las TRAs incluyen respuestas flexibles a diferentes condiciones del entorno físico o social de un animal. Así, si los animales utilizan diferentes hábitats para la reproducción (hábitats que difieran en cuanto al número de parejas reproductivas potenciales, a la calidad y cantidad de competidores presentes, a la disponibilidad de recursos asociados a la reproducción, etc.), la selección favorecerá múltiples fenotipos discontinuos especializados para aprovechar las oportunidades reproductivas en cada uno de esos hábitats (Shuster y Wade 2003).

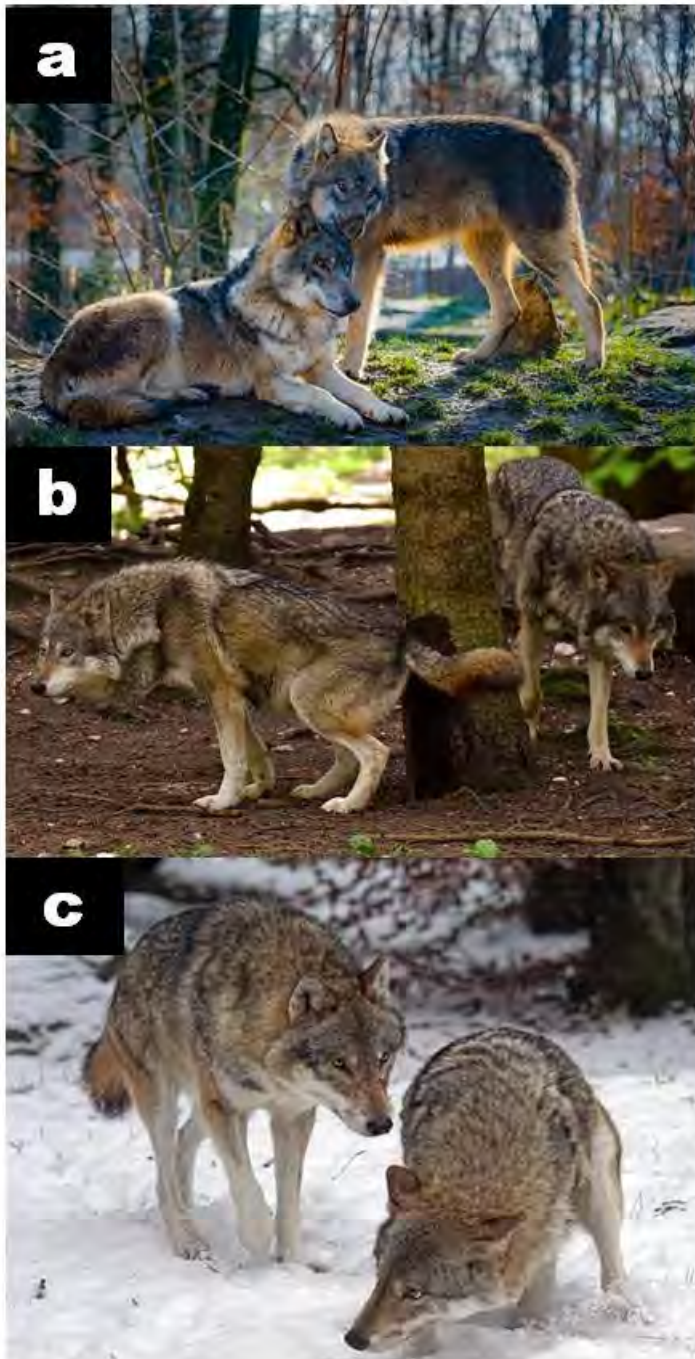
En mamíferos, si bien la selección de respuestas reproductivas alternativas es posible en ambos sexos, debido a la inevitable inversión reproductiva de las hembras (Trivers 1972; Clutton-Brock 1991), se espera que las TRAs evolucionen con mayor frecuencia en los machos (Schradin y Lindholm 2011; Neff y Svensson 2013). Además, teniendo en cuenta que en mamíferos los sistemas de apareamiento más frecuentes son el poligínico y el promiscuo (*ver Steinmann A. 2013. Ecología comportamental: una introducción al estudio del comportamiento animal*". Editorial. UniRío editora. ISBN: 978-987-688-031-2 Ciudad de Río Cuarto, Provincia de Córdoba, Argentina. 212 P), es esperable que exista una mayor variación fenotípica en el sexo bajo mayor selección intrasexual (Wolff y Sherman 2007).

Según Neff y Svensson (2013), el hecho que los machos sean el sexo más competitivo explicaría la mayor prevalencia de TRAs en este sexo. Según Shuster y Wade (2003) se pueden encontrar TRAs cuando los machos de una especie utilizan diferentes hábitats para la reproducción; la selección favorecerá entonces aquellos fenotipos que conduzcan a aprovechar las oportunidades de apareamiento, maximizando su éxito reproductivo en relación a las opciones de hábitat disponibles. Entre las estrategias comportamentales de machos de especies poligínicas, destacan aquellas de obtención de apareamientos a partir de la defensa de hembras o recursos, o a partir de cópulas furtivas (McGuire y Getz 2010) **(Cuadro 6.4)**.

Así, en relación con tácticas que conduzcan al acceso de áreas con hembras receptivas o con recursos esenciales para ellas, a la evitación de áreas con competidores intrasexuales o sin hembras reproductivas, es esperable que existan fenotipos discontinuos en comportamientos tales como habilidad espacial, exploración del entorno y audacia (Spritzer 2003; Spritzer et al. 2005; Hegarty et al. 2006; Eccard et al. 2011). **(Figura 6.7 a, b y c).**

<b>TÁCTICAS REPRODUCTIVAS ALTERNATIVAS (TRAs)</b>	
<b>En machos</b>	<b>MECANISMO</b>
Cópulas furtivas, mimetismo femenino, habilidad espacial, etc	Polimorfismos asociados a diferentes estrategias de apareamiento.
Competencia por interferencia	Alto nº de competidores por acceso al apareamiento (alta tasa de interacción intra-sexual), uso de la fuerza, coerción sexual (o la amenaza de su uso) para lograr el apareamiento, aún a costas de la hembra. Jerarquías de dominancia en función de la edad / experiencia: machos perseguidores activos; machos satélites.
Competencia scramble o indirecta	Hallando y fertilizando hembras receptivas, especialmente muy dispersas, antes que lo hagan sus rivales (Habilidad espacial).
Supresión reproductiva	Supresión o retraso de la madurez sexual de los rivales a través de mecanismos socio-endocrinológicos.
Competencia espermática	Competencia post-copula entre 2 o más rivales por la fertilización de gametas.
Rivalidad de resistencia	Permaneciendo reproductivamente activo por periodos más prolongados que los rivales.

**Cuadro 6.4:** Algunos ejemplos de tácticas reproductivas alternativas en machos. *Extraído y modificado de Eberhard 1996 y Vera-Ramírez et al. 2012.*



**Figura 6.7 a, b y c:** Tácticas reproductivas alternativas exhibidas por machos de *Canis lupus*. a: vigilancia y defensa de la pareja reproductiva; b; establecimiento y mantenimiento de jerarquías de dominancia; exclusión de competidores a través de competencia intrasexual directa. Imágenes registradas en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; extraídas de <https://pixabay.com/es/lobos-amor-animales-atención-2178126/>, <https://pixabay.com/es/lobo-animales-salvajes-hermosa-3151872/> y <https://pixabay.com/es/lobo-depredador-carnivoros-1955463/>

TÁCTICAS REPRODUCTIVAS ALTERNATIVAS (TRAs)	
En hembras	MECANISMOS
Efecto Bruce	Interrupción de la preñez en presencia de un macho extraño
Agresión intersexual	Exclusión activa de machos potencialmente infanticidas del área cercana al nido
Apareamientos con múltiples machos	Solicitar cópulas con diferentes machos durante un estro (involucra diversos beneficios e implica ciertos riesgos).
Elección críptica (elección post-copulatoria o post-fertilización)	Mecanismos morfológicos, físico-químicos, fisiológicos y comportamentales que conducen a que las hembras puedan sesgar los resultados de las cópulas con diferentes machos. Son desencadenados por estímulos procedentes de los machos.
Prevención de la infidelidad por parte del macho	Reticencia al apareamiento; cópula con el macho más perseverante; cortejos prolongados y costosos.

**Cuadro 6.5:** Algunos ejemplos de tácticas reproductivas alternativas en hembras. *Extraído y modificado de Eberhard 1996 y Vera-Ramírez et al. 2012.*

Debido a que las TRAs afectan la relación entre el costo energético invertido y los beneficios obtenidos, las tácticas seleccionadas por los individuos en relación a la habilidad espacial, los comportamientos de exploración y audacia, pueden ser utilizados como indicadores de calidad del hábitat en los agroecosistemas (Yletyinen y Norrdahl 2008; Schradin y Lindholm 2011). Por otra parte, según Clutton-Brock (2009), si bien hasta el momento se ha dedicado relativamente poca atención al estudio de la selección de TRAs en hembras, la teoría que apoya su evolución en machos también aplicaría a este sexo. Así, según este autor, bajo condiciones de intensa competencia intrasexual también sería esperable la selección de TRAs en hembras (**Cuadro 6.5**). Hasta el momento, en hembras de roedores se han identificado TRAs comportamentales tales como: auto-remoción del tapón mucoso vs su conservación, y evasión vs

permanencia en cercanía de agrupamiento de machos reproductivos (Koprowski 1992), reproducción solitaria vs reproducción comunal (Schradin y Pillay 2014), y evitación de cópulas con machos dominantes vs solicitud de cópulas a machos subordinados (Koprowski 1992).

Resumiendo, **las tácticas reproductivas alternativas....**

- surgen a partir de la selección de características morfológicas, fisiológicas y/o comportamentales alternativas, y discretas, que conducen a maximizar el fitness de individuos co-específicos.
- a menudo implican tácticas opuestas (lograr apareamientos a través de la defensa y mantenimiento de un territorio reproductivo vs cópulas furtivas).
- ante una intensa competencia reproductiva intrasexual los competidores encuentran respuestas alternativas para el acceso y/o monopolización de parejas reproductivas.
- el éxito reproductivo no se alcanza a través de expresiones intermedias de un rasgo, sino mediante la aplicación de tácticas reproductivas discontinuas, mutuamente excluyentes.
- se esperan encontrar TRAs cuando el éxito reproductivo (acceso a parejas o fertilizar gametos), no se alcanza a través de expresiones intermedias de un rasgo reproductivo, sino mediante la aplicación de tácticas reproductivas discontinuas, mutuamente excluyentes; Entre los fenotipos discretos, los comportamentales son más fáciles de identificar. (cualquier expresión de variación continua de rasgos no se considera como táctica alternativa). Por ejemplo, en machos del escarabajo estercolero, *Onthophagus nigriventris*, las TRAs consisten



en la existencia de polimorfismos de apareamiento morfológicos y comportamentales. Sin embargo, mientras que existe un solapamiento en los diferentes estados del carácter longitud del cuerno y tamaño corporal, los diferentes comportamientos se encuentran bien definidos: algunos machos recurren a la pelea para acceder al apareamiento o copulan furtivamente evitando confrontaciones intrasexuales.

- en mamíferos usualmente se expresan en machos: táctica para obtener acceso a hembras: “agresiva” o “prepotente”; “cooperativa /ofrecimiento de cuidado parental”; táctica “conciliadora”.
- a nivel individual, las TRAs pueden exhibirse al mismo tiempo (simultáneas), en sucesión (secuenciales), o permanecer sin modificación durante toda la vida (fijas); si las condiciones del hábitat son altamente impredecibles (en cuanto al número de parejas potenciales, la calidad y la cantidad de competidores presentes, la disponibilidad de refugio, el riesgo potencial de predación, etc.), la selección favorecerá TRAs simultáneas.
  - Un ejemplo de estrategia secuencial es el de los polimorfismos de apareamiento en machos de lagartija manchada del norte *Uta stansburiana*. En poblaciones trimórficas de lagartijas (*Uta stansburiana*), el patrón de coloración de la garganta (determinado genéticamente por el locus OBY) y de comportamiento de los machos, se hallan asociados a diferentes tácticas de apareamiento (alternancia de fenotipos con diferentes tácticas reproductivas). (*Para profundizar el mecanismo de selección sexual dependiente de la frecuencia, similar al juego Piedra-Papel-Tijera, consultar a Sinervo y Lively, 1996*).
  - Un ejemplo de estrategia fija es el de los machos de salmón *Oncorhynchus kisutch* los cuales se constituyen en dos

grupos perfectamente discernibles a través de su diferente tamaño corporal; los machos de mayor tamaño acceden a copular con la mayor cantidad posible de hembras a través de la competencia intrasexual a través de su comportamiento agresivo, su marcada territorialidad y la búsqueda activa de hembras. Por otro lado, los machos de menor tamaño son oportunistas o satélites y acceden a copular con la mayor cantidad posible de hembras a través de apareamientos furtivos (combinan ocultamiento y rapidez), su semejanza fenotípica (tanto morfológica como comportamental) respecto a las hembras, evitando las confrontaciones intrasexuales.

- cuando las tácticas que adopta un individuo dependen de algún aspecto de su estado fisiológico, morfológico, o de su entorno ambiental, estas se denominan estrategias alternativas condicionales. En estas el individuo elige la/s táctica/s que mejor se adapte a su estado u entorno. Este tipo de TRAs ocurre cuando los machos, o las hembras, de una especie se reproducen en hábitats con diferentes características; la selección favorecerá aquellos fenotipos que conduzcan a aprovechar las oportunidades de apareamiento, maximizando su éxito reproductivo, en los distintos hábitat disponibles.
- debido a que las TRAs afectan la relación entre el costo energético invertido y los beneficios obtenidos, las tácticas seleccionadas por los individuos pueden ser utilizados como indicadores de la calidad del hábitat en los agroecosistemas (Ver Tesis de Grado para acceder al Título de Licenciado en Ciencias Biológicas "Efecto del hábitat lineal sobre las tácticas reproductivas alternativas de machos de *Calomys musculinus*" de Héctor Javier Escudero, Biblioteca Central de la Universidad Nacional de Río Cuarto, Juan Filloy, Córdoba, Argentina. [http://juanfilloy.bib.unrc.edu.ar/bases\\_uni.php](http://juanfilloy.bib.unrc.edu.ar/bases_uni.php)).

## 6.8- TÁCTICAS REPRODUCTIVAS ALTERNATIVAS EN ESPECIES MONÓGAMAS

En los sistemas naturales, la monogamia en lugar de ser un estado de acuerdo armonioso de intereses entre los sexos, generalmente presenta conflictos sexuales intensos. Así, cuando las circunstancias que condujeron a una monogamia estricta se morigeran, tanto los machos como las hembras anteriormente fieles, buscarán acceder a apareamientos adicionales por fuera de la pareja.

Esta situación en la cual uno de los miembros de la pareja es infiel, conducirá a un conflicto, el cual a su vez, conducirá a la evolución de tácticas reproductivas alternativas. Entre ellas se pueden mencionar aquellas estrategias que permitan: conseguir un padre sustituto, restringir el comportamiento de apareamiento del otro miembro de la pareja, , etc.

Principalmente este conflicto sexual conduce a la evolución de dos tácticas principales:

- **Tácticas en respuesta a un padre infiel que abandona a su compañera preñada o con crías (*el abandono por parte del macho que ha engendrado esas crías solo será compensado si la hembra puede criar sola a sus hijos*):**
  - **TRA 1-** La madre induce a otro macho a criar a sus hijos como propios (engaño de paternidad).
  - **TRA 2-** La madre afronta la situación y cría ella sola a sus hijos.
  - **TRA 3-** La madre abandona al macho y sus crías antes que lo haga el padre.
  
- **Tácticas que previenen la infidelidad por parte de las hembras:**

- **TRA 4-** Reticencia al apareamiento; cópula con el macho más perseverante; cortejos prolongados y costosos. (Esta estrategia también beneficia al macho para evitar criar hijos ajenos).
  
- **TRA5-** Las hembras copulan luego que el macho construye el nido, y/o que le provea de cantidades sustanciales de alimento (apareamiento sujeto a la inversión pre-apareamiento del macho) (Figura 6.8).

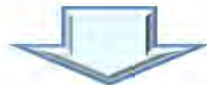


**Figura 6.8:** El somormujo lavanco (*Podiceps cristatus*), que habita humedales de Eurasia, África y Australia, presenta un cortejo prolongado, que incluye movimientos complejos de cabeza y cuello y la entrega de obsequios. Si bien esta especie no presenta dimorfismo sexual, los machos exhiben un plumaje dimórfico estacional. Imagen sin restricción registrada en el dominio público según Licencia Creative Commons CC0. Wikipedia; extraída de <https://pixabay.com/es/aguas-somormujo-lavanco-cortejo-3356279/> y <https://pixabay.com/es/aguas-aves-lago-somormujo-lavanco-3356290/>

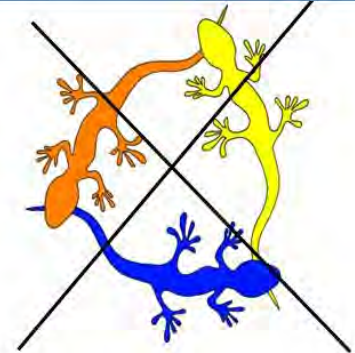
## 6.9- ESTRATEGIAS EVOLUTIVAMENTE ESTABLES (EEE)

John Maynard Smith (1982) denominó **estrategias evolutivamente estables (EEE)** a las que, una vez fijadas en una población por selección natural, impiden que prosperen estrategias alternativas: *si una estrategia es evolutivamente estable, un determinado fenotipo tendrá una mayor aptitud que otros.*

En este contexto, en una especie inicialmente polimórfica, mantener los diferentes fenotipos simultáneamente **NO** constituye una EEE.



Una EEE es una estrategia que, una vez exhibida por la mayoría de los individuos de la población, **NO** puede ser mejorada por una estrategia alternativa sincrónica (otros posibles fenotipos)



A modo de ejemplo:

Un individuo **T** tiene un parásito peligroso en un lugar del cuerpo al cual no puede acceder; Un individuo **I** le ayuda a deshacerse de él : **Estrategia “Incauto”.**

**I:** aseará a cualquiera que lo necesite de manera indiscriminada.

Poco después, es **I** quien tiene un parásito peligroso que no puede eliminar; busca a **T** con el fin de que éste le retribuya su buena acción anterior; **T** lo ignora:

**Estrategia “Tramoso”.**

**T:** aceptará el altruismo practicado por los *incautos*, pero no aseará a *nadie*, ni siquiera a aquellos que le ayudaron previamente a eliminar el parásito.

Un individuo engañado **E** recordará la respuesta recibida previamente por un individuo **T** o **I**: ayudará a individuos desconocidos e **I**, e ignorará a individuos **T**:

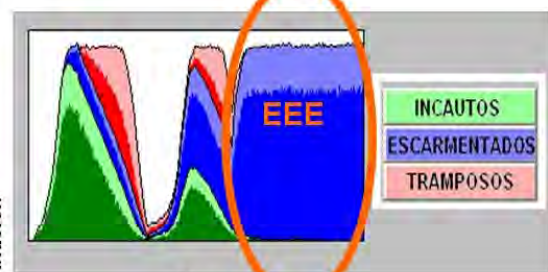
**Estrategia “Escarmentado”.**

**E:** asearán a los extraños y a los conocidos que, con anterioridad, los hubiesen aseado a ellos.



**La estrategia evolutivamente estable**

Frecuencia de fenotipos en la población



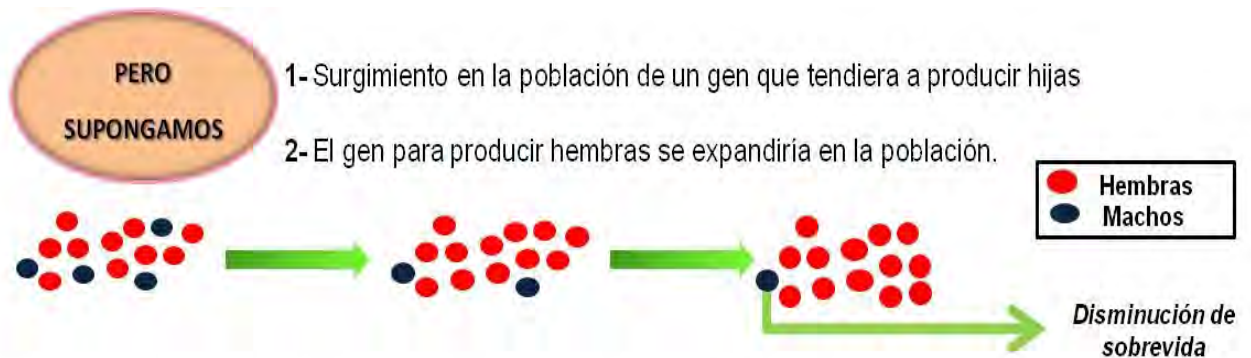
Otro ejemplo:



En poblaciones de elefantes marinos (*Mirounga leonina*) solo el 5% de los machos logran apareamientos (un gran excedente de machos no participa de la reproducción y consume reservas alimenticias en cantidades semejantes a los machos que sí lo hacen).

Desde el punto de vista del "bien de la población" o del "bien de la especie" (selección de grupos), esto constituye un "inexplicable derroche": *Machos extras = parásitos sociales*

**Entonces, .....**  
**¿Por qué la tasa sexual permanece cercana a 1?; ¿por qué no producir una tasa sexual de 1 macho / 20 hembras?**



3- Amplia ventaja genética para aquellos machos que produjesen hijos machos.

4- El gen para producir hijos machos se expandiría en la población; la población rápidamente desviaría su proporción sexual hacia los machos.



5- Amplia ventaja genética de aquellos padres que produjesen hijas.

*Fisher (1930), The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford University Press, Oxford.*

Una tasa sexual desviada hacia un sexo no es evolutivamente estable; Cuando la proporción de sexos de la población se desviara de 1:1, ocurriría un sesgo compensatorio a favor del sexo más raro (Estrategia Evolutivamente Estable).

Pero....., si la producción de un determinado sexo fuera más costosa que la del otro (donde producir un hijo costara el doble pero redituase el doble de ganancias), la **estrategia evolutiva estable** consistiría en que el progenitor **invertiera en forma equivalente en los dos sexos** (*expresado en términos de inversión de los progenitores*).



Los progenitores producen más hijas que hijos pero haciendo de cada hijo un "supermacho" a base de invertir el triple de alimentos que los invertidos en cada hija (cada hijo <sup>♂</sup> representa en recursos el equivalente al invertido en 3 hijas <sup>♀</sup>).



Según Richard Dawkins (2006), podría haber proporciones desiguales de sexos que fueran evolutivamente estables, siempre y cuando a cada sexo producido le correspondiera cantidades desiguales de recursos invertidos.

# BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Agrell J, Wolff JO, Ylönen H. 1998. Counter strategies to infanticide in mammals: costs and consequences. *Oikos* 83:507-517.
- Alcock J. 1998. *Animal Behavior and evolutionary approach*. Sixth edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts 444:510-511.
- Alcock J. 2001. *Animal Behaviour: An Evolutionary Approach*, Sinauer, 7th edition.
- Allen AA., Kellogg PP. 1948. *Voices of the Night: The Calls of 34 Frogs and Toads of the United States and Canada*. Cornell University Records.
- Aloise King ED. 2013. Sexual conflict in mammals: consequences for mating systems and life history. *Mammal Review* 43:47-58.
- Alonzo SH, Warner RR. 2000. Female Choice conflict between the sexes and the evolution of male alternative reproductive behaviours. *Evolutionary Ecology Research* 2:149-170.
- Andersson M, Simmons LW. 2006. Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology and Evolution* 21:296-332.
- Andersson M. 1994. *Sexual Selection*. Monographs in Behavior and Ecology. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Andrés JA, Morrow EH. 2003. The origin of interlocus conflict: is sex linkage important? *Journal of Evolutionary Biology* 16:219-223.
- Arnqvist G, Rowe L. 2005. *Sexual Conflict*, Princeton University Press.
- Auffray J, Debat V, Alibert P. 1999. Shape asymmetry and developmental stability. En: Chaplain MA, Singh GD, McLachlan JC (eds.). *On growth and form: spatio-temporal pattern formation in biology*. Pp. 309-24. Chichester, UK: John Wiley & Son.
- Avilés JM, Sánchez JM, Parejo D. 2001. Breeding rates of Eurasian kestrels (*Falco tinnunculus*) in relation to surrounding habitat in southwest Spain. *Journal of Raptor Research* 35:31-34.
- Avilés JM, Sánchez JM, Sánchez A. 2000. Breeding biology of the Eurasian kestrel in the steppes of southwestern Spain. *Journal of Raptor Research* 34:45-48.



- Baer B, Morgan ED, Schmid-Hempel P. 2001 A nonspecific fatty acid within the bumblebee mating plug prevents females from remating. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 98:3926-3928.
- Baker RR, Bellis MA. 1988. Kamikaze sperm in mammals. *Animal Behaviour* 36:936-39.
- Balmford A, Jones IL, Thomas AL. 1993. On avian asymmetry evidence of natural selection for symmetrical tails and wings in birds. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological sciences* 252:245-251.
- Baptista LF. 1996. Nature and its nurturing in avian vocal development. En: Kroodsma DE, Miller EH (eds.). *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Pp. 39-60. Ithaca, EEUU: Cornell University Press.
- Baraquet M, Salas N. di Tada IE. 2007. Variación geográfica en el canto de advertencia de *Hypsiboas pulchellus* (Anura, Hylidae) en Argentina. *Revista Española de Herpetología* 21:107-118.
- Barber JR, Crooks KR, Fristrup KM. 2010. The costs of chronic noise exposure for terrestrial organisms. *Trends in Ecology & Evolution* 25:180-189.
- Bateman AJ. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2:349-368.
- Bateson PPG, Lotwick W, Scott DK. 1980. Similarities between the faces of parents and offspring in Bewick's swan and the differences between mates. *Journal of Zoology of London* 191:61-74.
- Bateson PPG. 1966. The characteristics and context of imprinting. *Biological Reviews* 41:177-220.
- Bateson PPG. 1978. Early experience and sexual preference. En: Hutchison JB (ed.). *Biological Determinants of Sexual Behaviour*. Pp. 29-53. London, UK: John Wiley.
- Bateson PPG. 1979a. Sexual imprinting and optimal outbreeding. *Nature* 273:659-660.
- Bateson PPG. 1979b. How do sensitive periods arise and what are they for? *Animal Behaviour* 27:470-486.
- Bee MA, Swanson EM. 2007. Auditory masking of anuran advertisement calls by road traffic noise. *Animal Behaviour* 74:1765-1776.

- Benítez HA, Parra LE. 2011. Fluctuating Asymmetry: A Morpho-functional Tool to Measure Development Stability. *International Journal of Morphology* 29:1459-1469.
- Bionda C, Salas N, di Tada I. 2006. Variación bioacústica en poblaciones de *Physalaemus biligonigerus* (Anura: Leptodactylidae) en Córdoba, Argentina. *Revista Española de Herpetología* 20:95-104.
- Birkhead T, Møller AP. 1992. *Sperm Competition in Birds: Evolutionary Causes and Consequences*, Academic Press, New York.
- Birkhead TR, Hosken DJ, Pitnick S. 2009. *Sperm biology: An evolutionary perspective*. Amsterdam and London: Elsevier.
- Birkhead TR, Martinez JG, Burke T, Froman DP. 1999. Sperm mobility determines the outcome of sperm competition in the domestic fowl. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 266:1759-1764.
- Birkhead TR, Møller AP. 1998. *Sperm competition and sexual selection*. London: Academic Press.
- Birkhead TR, Pizzari T. 2002. Postcopulatory sexual selection. *Nature Reviews: Genetics* 3:262-273.
- Blair WF. 1955. Differentiation of mating call in spadefoots, genus *Scaphiopus*. *Texas Journal of Science* 7: 183-188.
- Blair WF. 1958. Mating call in the speciation of anuran amphibians. *American Naturalist* 92:27-51.
- Blair WF. 1968. Amphibians and reptiles. En: Sebeok TA (ed.). *Animal Communication*. Bloomington: Indiana University Press.
- Bogert CM. 1958. *Sounds of North American frogs: The biological significance of voices in frogs*. Folkways Records. New York.
- Bogert CM. 1960. *The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles*. Washington DC: American Institute of Biological Sciences.
- Boggess J. 1979. Troop male membership changes and infant killing in langurs (*Presbytis entellus*). *Folia Primatologica* 32:65-107.
- Bonato MF, Coda J, Gomez D, Priotto J, Steinmann AR. 2013a. Inter-male aggression with regard to polygynous mating system in Pampean

- grassland mouse, *Akodon azarae* (Cricetidae: Sigmodontinae). *Journal of Ethology* 31:223-231.
- Bonatto MF, Coda J, Priotto J, Steinmann AR. 2013b. Inter-female territorial behavior in pampean Grassland mouse, *Akodon azarae* (Cricetidae: Sigmodontinae). *Mastozoología Neotropical* 20:367-372.
- Bonatto MF, Priotto J, Coda J, Steinmann AR. 2017. Female intrasexual territoriality and its potential adaptive significance: the Pampean grassland mouse as an ecological model species. *Ethology* 123:230-241
- Bonatto MF. 2013. Sistema de apareamiento y efecto de la proporción de sexos sobre el comportamiento de espaciamiento en roedores: *Akodon azarae* como modelo comportamental. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Río Cuarto. Argentina.
- Bonduriansky R, Chenoweth SF. 2009. Intralocus sexual conflict. *Trends in Ecology and Evolution* 24:280-288.
- Bosch J, De la Riva I. 2004. Are frog calls modulated by the environment? An analysis with anuran species from Bolivia. *Canadian Journal of Zoology* 82:880-888.
- Bradbury JW, Vehrencamp SV. 1998. *Principles of Animal Communication*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Brockmann HJ. 2001. The evolution of alternative strategies and tactics. *Advances in the Study of Behavior* 30:1-51.
- Brown DH, Marshall JA. 1978. Reproductive behaviour of the rainbow cichlid, *Herotilapia multispinosa* (Pisces, Cichlidae). *Behaviour* 67:299-322.
- Brown RE. 1979. Mammalian social odors: a critical review. *Advances in the Study of Behavior* 10:103-162.
- Brown RE. 1985. The rodents I: effects of odours on reproductive physiology (primer effects). *Social odours in mammals*. Oxford: Clarendon Press. 1:245-344.
- Brown WM, Conk L, Grochow K, Jacobson A, Liu CK, Popovic Z, Trivers R. 2005. Dance reveals symmetry especially in young men. *Nature* 438:1148-1150.
- Bruce HM. 1959. An exteroceptive block to pregnancy in the mouse. *Nature*

184:105.

- Bruce HM. 1960. A block to pregnancy in the mouse caused by proximity of strange male. *Journal of Reproduction and Fertility* 1:96-103.
- Bruce HM. 1965. Effect of castration on the reproductive pheromones of male mice. *Journal of Reproduction and Fertility* 10:141-143.
- Brumm H, Slabbekoorn H. 2005. Acoustic communication in noise. *Advances in the Study of Behavior* 35:151-209.
- Brunner P, Schoepf I, Yuen CH, König B, Schradin C. 2016. Does a mouse have a friend? Mixed evidence for individual recognition in the African striped mouse (*Rhabdomys pumilio*). *Journal of Zoology* 299: 142-149.
- Burley N. 1977. Parental investment, mate choice and mate quality. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 74:3476-3479.
- Buss DM, Haselton MG, Shackelford TK, Bleske AL, Wakefield JC. 1998. Adaptations, exaptations, and spandrels. *American Psychologist* 53:533-548.
- Cabido Quintas C. 2009. Evolución de las Señales implicadas en los procesos de selección sexual de las lagartijas serranas ibéricas (Género: *Iberolacerta*). Tesis Doctoral. Departamento de Biología Animal, Biología Vegetal e Ecología Universidade da Coruña. 161P.
- Calhoun J. 1962: Population density and social pathology. *Scientific American* 206:139-148.
- Camin JH, Sokal RR. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* 19:311-326.
- Cannatella DC. 2007. An integrative phylogeny of Amphibia. En: Narins PM, Feng AS, Fay RR, Popper AN (eds.) *Hearing and sound communication in amphibians*. Pp. 12-43. New York, USA: Springer.
- Castellano S, Cuatto B, Rinella R, Rosso A, Giacoma C. 2002. The advertisement call of the European treefrogs (*Hyla arborea*): a multilevel study of variation. *Ethology* 108:75-89.
- Castellano S, Giacoma C. 1998. Stabilizing and directional female choice for male calls in the European green toads. *Animal Behaviour* 56:275-287.

- Castellote M, Clark CW, Lammers MO. 2012. Acoustic and behavioural changes by fin whales (*Balaenoptera physalus*) in response to shipping and airgun noise. *Biological Conservation* 147:115-122.
- Catchpole CK, McGregor PK. 1985. Sexual selection, song complexity and plumage dimorphism in European buntings of the genus *Emberiza*. *Animal Behaviour* 33:1378-1380.
- Catchpole CK, Slater PJB. 1995. Bird song, biological themes and variations. Cambridge, Cambridge University Press, Reino Unido.
- Cavalli-Sforza LL, Edwards AW. 1967. Phylogenetics analysis: models and estimation procedures. *The American Society of Human Genetics* 19:233-257.
- Chapman T, Arnqvist G, Bangham J, Rowe L. 2003. Sexual conflict. *Trends in Ecology and Evolution* 18:41-47.
- Charlot M, Marx R. 1993. Londres 1851-1901: La era victoriana o el triunfo de las desigualdades. Madrid: Alianza Editorial.
- Cholewiak D. 2008. Evaluating the role of song in the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) breeding system with respect to intra-sexual interactions. Tesis de Doctorando. Ithaca, NY: Cornell University.
- Clarke GM, McKenzie JA. 1987 Developmental stability of insecticide resistant phenotypes in the blowfly: a result of canalizing natural selection. *Nature* 325:345-346.
- Clarke GM. 1998. Developmental stability and fitness: the evidence is not quite so clear. *American Naturalist* 152:762-766.
- Clutton-Brock TH, Harvey PH. 1978. Mammals, resources and reproductive strategies. *Nature* 273:191-195.
- Clutton-Brock TH, Iason GR. 1986. Sex ratio variation in mammals. *Quarterly Review of Biology* 61:339-374.
- Clutton-Brock TH, Parker GA. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *The Quarterly Review of Biology* 67:37-456.
- Clutton-Brock TH. 1988. Reproductive success. In: T.H. Clutton-Brock (Ed.), *Reproductive success*. University of Chicago Press. Pp. 472-486.

- Clutton-Brock TH. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 236:339-372.
- Clutton-Brock TH. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press, Princeton.
- Clutton-Brock TH. 2009. Sexual selection in females. *Animal Behaviour* 77:3-11.
- Cocroft RB, Ryan MJ. 1995. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Animal Behaviour* 49:283-303.
- Colleye O, Parmentier E. 2012. Overview on the Diversity of Sounds Produced by Clownfishes (Pomacentridae): Importance of acoustic signals in their peculiar way of life. *PLOS ONE* 7:e49179.
- Craig W. 1908. The voices of pigeons regarded as means of social control. *American Journal of Sociology* 14:86-100.
- Crampton WGR, Albert JS. 2006. Evolution of electric signal diversity in gymnotiform fishes. En: Ladich F, Collin SP, Moller P, Kapoor BG (eds.). *Communication in Fishes*. Pp. 641-725. Enfield, NH: Science Publishers Inc.
- Cunnington GM, Fahrig L. 2010. Plasticity in the vocalizations of anurans in response to traffic noise. *Acta Oecologica* 36:463-470.
- Curtin R, Dolhinow P. 1978: Primate social behaviour in a changing world. *Journal of American Science* 66: 468-475.
- Darling JD, Bérubé M. 2001. Interactions of singing humpback whales with other males. *Marine Mammal Science* 17:570-584.
- Darling JD, Jones ME, Nicklin CP. 2006. Humpback whale songs: do they organize males during the breeding season? *Behaviour* 143:1051-1101.
- Darwin CR. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* (1st edición), Londres: John Murray.
- Darwin CR. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. (1st edición), Londres: John Murray.
- Davies NB. 1991. Mating systems. En: Krebs JR, Davies NB (eds). *Behavioral ecology: an evolutionary approach*. Oxford, Blackwell.

- Dawkins MS, Guilford T. 1991. The corruption of honest signalling. *Animal Behaviour* 41:865-873.
- Dawkins R, Krebs JR. 1978. Animal signals: information or manipulation? En: Krebs JR, Davies NB (eds). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. 1º edn. Pp. 282–309. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- Dawkins R, Krebs JR. 1979. Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* 205:489-511.
- Dawkins R. 1976. *The selfish gene*. Oxford: Oxford University Press.
- Day T. 2000. Sexual selection and the evolution of costly female preferences: spatial effects. *Evolution* 54:715-30.
- De Kort S, ten Cate C. 2001. Response to interspecific vocalizations is affected by degree of phylogenetic relatedness in *Streptopelia* doves. *Animal Behaviour* 61:239-247.
- Dewsbury DA. 1982a. Dominance rank, copulatory behavior, and differential reproduction. *The Quarterly Review of Biology* 57:135-159.
- Dewsbury DA. 1982b. Ejaculate cost and male choice. *American Naturalist* 119:601-610.
- di Tada IE, Martino A, Sinsch U. 2001. Release vocalizations in neotropical toads (*Bufo*): Ecological constraints and phylogenetic implications. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 39:13-23.
- Drews C. 1993. The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour* 125:283-313.
- Dröscher VW. 1966. *La magia de los sentidos en el reino animal*. Editorial Planeta S.A. Barcelona, España. 1987. Traducción de Guillermo Raebel Gumá. ISBN: 950-37-0289.5.
- Duellman WE, Trueb L. 1994. *Biology of amphibians*. JHU press.
- Dusenbery DB. 1992. *Sensory Ecology*. New York: WH Freeman and Company.
- Ebensperger LA, Blumstein DT. 2007. Nonparental infanticide. En: Wolff JO, Sherman PW (eds) *Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective*. Pp 267-279. Chicago, Illinois: University of Chicago Press.
- Eberhard WD. 2000. Criteria for demonstrating postcopulatory female choice.

- Evolution 54:1047-1050.
- Eberhard WG, Cordero C. 2003. Sexual conflict and female choice. Trends in Ecology and Evolution 18:438-439.
- Eberhard WG. 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Eberhard WG. 1998. Importancia de la elección críptica femenina para la etología. Etología 6:1-8.
- Eberhard WG. 2002. Female resistance or screening? Male force versus selective female cooperation in intromission in sepsid flies and other insects. Revista de Biología Tropical 50:485-505.
- Eberhard WG. 2004. Rapid divergent evolution of sexual morphology: Comparative tests of antagonistic coevolution and traditional female choice. Evolution 58:1947-1970.
- Eberhard WG. 2005. Evolutionary conflicts of interests: are female sexual decisions different? America Naturalist 165:19-25.
- Eberhard WG. 2006. Sexually antagonistic coevolution in insects is associated with only limited morphological diversity. Journal of Evolutionary Biology 19:657-681.
- Eberhard WG. 2009. Postcopulatory sexual selection: Darwin's omission and its consequences. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 106: 25-32.
- Eccard JA, Dammhahn M, Ylönen H. 2017. The Bruce effect revisited: is pregnancy termination in female rodents an adaptation to ensure breeding success after male turnover in low densities? Oecologia 185:81-94.
- Eccard JA, Jokinen I, Ylönen H. 2011. Loss of density-dependence and incomplete control by dominant breeders in a territorial species with density outbreaks. BMC Ecology 11:1-16.
- Edwards AW, Cavalli-Sforza LL. 1963. The reconstruction of evolution. Annals of Human Genetics 27:104-105.
- Edwards AW, Cavalli-Sforza LL. 1964. Reconstruction of evolutionary tree. Systematics Association Publication 6:67-76.



- Eigenbrod F, Hecnar SJ, Fahrig L. 2009. Quantifying the road-effect zone: threshold effects of a motorway on anuran populations in Ontario, Canada. *Ecology and Society* 14:24.
- Eisenberg JF, DG Kleiman. 1972. Olfactory communication in mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:1-31.
- Emlen ST, Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
- Emlen ST, Wrege PH. 2004. Division of labour in parental care behaviour of a sex role-reversed shorebird, the wattled jacana. *Animal Behaviour* 68:847-855.
- Endler JA. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *American Naturalist* 139:125-153.
- Endler JA. 1993. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. B, Biological sciences* 340:215-225.
- Engen T. 1986. The biology of olfaction: an introduction. *Experientia* 42:211-213.
- Erdtmann L, Amezcua A. 2009. Differential evolution of advertisement call traits in dart-poison frogs (Anura: Dendrobatidae). *Ethology* 115: 801-811.
- Evans MR. 1993. Fluctuating asymmetry and long tails: the mechanical effects of asymmetry may act to enforce honest advertisement. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological sciences* 253:205-9.
- Ferkin MH, ES Sorokin, MW Renfroe, RE Johnston. 1994. Attractiveness of male odors to females varies directly with plasma testosterone concentration in meadow voles. *Physiology and Behavior* 55:347-353.
- Fisher RA. 1937. The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Genetics Review* 7:353-367.
- Fisher RA. 1915. The evolution of sexual preference. *Annals of Genetics Review* 7:184-92.
- Fiske P, Amundsen T. 1997. Female bluethroats prefer males with symmetric colour bands. *Animal Behaviour* 54 81-87.
- Font E, Carazo P. 2009. La Evolución de la Comunicación Animal. En: Dopazo H, Navarro A (eds). *Evolución y Adaptación: 150 años después del Origen de*

- las Especies. Valencia, España: SESBE Publisher.
- Forman RT, Alexander LE. 1998. Roads and their major ecological effects. Annual review of ecology and systematics 29:207-231.
- Forman RT, Deblinger RD. 2000. The ecological road-effect zone of a Massachusetts (USA) suburban highway. Conservation biology 14:36-46.
- Forman RT. 2000. Estimate of the area affected ecologically by the road system in the United States. Conservation biology 14:31-35.
- Frankel A, Clark CW, Herman LM, Gabriele CM. 1995. Spatial distribution, habitat utilization, and social interactions of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*, off Hawaii, determined using acoustic and visual techniques. Canadian Journal of Zoology 73:1134-1136.
- Fromhage L, Schneider JM. 2012. A mate to die for? A model of conditional monogyny in cannibalistic spiders. Ecology and Evolution 2:2572-2582.
- Fuller RC, Houle, D. 2003 Inheritance of developmental instability. En: Polak M. (ed.). Developmental instability: causes and consequences. Pp. 157-183. New York, USA: Oxford University Press.
- Gack C, Peschke K. 1994. Spermathecal morphology, sperm transfer and a novel mechanism of sperm displacement in the rove beetle, *Aleochara curtula* (Coleoptera, Staphylinidae). Zoomorphology 114:227-237.
- Gage MJG, Baker RR. 1991. Ejaculate size varies with socio-sexual situation in an insect. Ecological Entomology 16:331-337.
- Gage MJG, Macfarlane CP, Yeates S, Ward RG, Searle JB, Parker GA. 2004 Spermatozoal traits and sperm competition in Atlantic salmon: relative sperm velocity is the primary determinant of fertilization success. Current Biology 14:44-47.
- Gage MJG, Morrow EH. 2003 Experimental evidence for the evolution of numerous, tiny sperm via sperm competition. Current Biology 13:754-757.
- Gaulin S, FitzGerald R. 1986. Sex differences in spatial ability: an evolutionary hypothesis and test. American Naturalist 127:74-88.
- Gaulin S, FitzGerald R. 1988. Home range size as a predictor of mating systems in *Microtus*. Journal of Mammalogy 69:311-319.

- Gerhardt HC 1994a. The evolution of vocalization in frogs and toads. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 25:293-324.
- Gerhardt HC, Bee MA. 2007. Recognition and localization of acoustic signals. En: Narins PM, Feng AS, Fay RR, Popper AN (eds.). *Hearing and sound communication in amphibians*. New York, USA: Springer.
- Gerhardt HC, Huber F. 2002. *Acoustic Communication in Insects and Anurans: Common Problems and Diverse Solutions*. University of Chicago Press, Chicago and London.
- Gerhardt HC. 1978. Temperature coupling in the vocal communication system of the gray treefrog *Hyla versicolor*. *Science* 199:992-994.
- Gerhardt HC. 1991. Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. *Animal Behaviour* 42:615-635.
- Gerhardt HC. 1994b. Reproductive character displacement of female mate choice in the gray treefrog *Hyla chrysoscelis*. *Animal Behaviour* 47:959-969.
- Giacoma C, Castellano S. 2001. Advertisements call variation and speciation in the *Bufo viridis* complex. En: Ryan MJ (ed.). *Anuran Communication*. Pp. 205-219. Washington DC, USA: Smithsonian Press.
- Gibson G, Wagner G. 2000 Canalization in evolutionary genetics: a stabilizing theory. *BioEssays* 22:372-380.
- Gifford EW. 1941. Taxonomy and habits of pigeons. *Auk* 58:239-245.
- Gilliard ET. 1956. Bower ornamentation versus plumage characters in bower-birds. *Auk* 73:450-451.
- Gilliard ET. 1969. *Birds of Paradise and Bower birds*. The Natural History Press, Garden City, Nueva York, EEUU.
- Goodwin D. 1966. The bowing display of pigeons in reference to phylogeny. *Auk* 83:117-123.
- Goodwin D. 1983. *Pigeons and doves of the world*. Cornell University Press, Ithaca, Nueva York, EEUU.
- Gould SJ, Vrba ES. 1982. Exaptation, a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8:4-15.
- Gould SJ. 1991. Exaptation: A Crucial Tool for an Evolutionary Psychology.

- Journal of Social Issues 47:43-65.
- Grafe U. 1997. Use of metabolic substrates in the gray treefrog *Hyla versicolor*. implications for calling behavior. *Copeia* 1997:356-362.
- Grafen A, Johnstone RA. 1993. Why we need ESS signaling theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 340:245-250.
- Grafen A. 1990a. Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology* 144:517-546.
- Grafen A. 1990b. Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *Journal of Theoretical Biology* 144:475-518.
- Graham JH, Siegel MI, Anistranski J. 1993. Antisymmetry, directional asymmetry and dynamic morphogenesis. *Genetica* 89:121-137.
- Granado Lorenzo C. 2000. *Ecología de comunidades: el paradigma de los peces de agua dulce*. Sevilla: Universidad de Sevilla. p. 282.
- Greenfield MD, Rodriguez RL. 2004. Genotype-environment interaction and the reliability of mating signals. *Animal Behaviour* 68:1461-1468.
- Greenfield MD. 2006. Honesty and deception in animal signals. En: *Essays in Animal Behaviour: Celebrating 50 Years of Animal Behaviour*. Pp. 281-300. Elsevier Academic Press.
- Grenat PR, Martino AL. 2013. The release call as a diagnostic character between cryptic related species *Odontophrynus cordobae* and *O. americanus* (Anura: Cycloramphidae). *Zootaxa* 3635:583-586.
- Grenat PR, Pollo FE, Ferrero MA, Martino AL. 2019. Differential and additive effects of natural biotic and anthropogenic noise on call properties of *Odontophrynus americanus* (Anura, Odontophrynidae): Implications for the conservation of anurans inhabiting noisy environments. *Ecological indicators* 99:67-73.
- Grenat PR, Valetti JA, Martino AL. 2013. Intra-specific variation in advertisement call of *Odontophrynus cordobae* (Anura, Cycloramphidae): a multilevel and multifactor analysis. *Amphibia-Reptilia* 34:471-482.
- Grenat PR, Valetti JA, Martino AL. 2017. Call variability, stereotypy and relationships in syntopy of tetraploid common lesser escuerzo (Anura:

- Genus *Odontophrynus*). Zoologischer Anzeiger 268:143-150.
- Grenat PR, Zavala Gallo LM, Salas NE, Martino AL. 2012. Reproductive behaviour and development dynamics of *Odontophrynus cordobae* (Anura, Cycloramphidae). Journal of Natural History 46:17-18.
- Gross MR, Suk HY, Robertson CT. 2007. Courtship and genetic quality: asymmetric males show their best side. Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences 274:2115-2122.
- Guilford T, Dawkins MS. 1991. Receiver psychology and the evolution of animal signals. Animal Behaviour 42:1-14.
- Guilford T, Dawkins MS. 1993. Receiver psychology and the design of animal signals. Trends in Neurosciences 16:430-436.
- Gürtler W. 1973. Artisolierende Parameter des Rivieme der Türkentaube (*Streptopelia decaocto*). Journal für Ornithologie 114:305-316.
- Hailman JP. 1977. Optical signals :animal communication and light Bloomington. Indiana University Press.
- Hamilton WD, Zuk M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? Science 218:384-387.
- Hamilton WD. 1964. The genetical evolution of social behaviour. Journal of Theoretical Biology 7:1-52.
- Hammerstein P, Parker GA. 1982. The asymmetric war of attrition. Journal of Theoretical Biology 96:647-682.
- Hammerstein P, Parker GA. 1987. Sexual selection: Games between the sexes. En: Bradbury JW, Andersson MB (ed.). Sexual selection: Testing the alternatives. Pp. 119-142. Hoboken, NJ: Wiley.
- Hansen P. 1979. Vocal learning: its role in adapting sound structures to long-distance propagation, and a hypothesis on its evolution. Animal Behaviour 27:1270-1271.
- Harcourt AH, Harvey PH, Larson SG, Short RV. 1981. Testis weight, body weight, and breeding system in primates. Nature 293:55-57.
- Hebets EA, Papaj DR. 2005. Complex signal function: developing a framework of testable hypothesis. Behavioral Ecology and Sociobiology 57:197-214.

- Hegarty M, Montello DR, Richardson AE, Ishikawa T, Lovelace K. 2006. Spatial abilities at different scales: Individual differences in aptitude-test performance and spatial-layout learning. *Intelligence* 34:151-176.
- Hiebeler D. 2004. Competition between near and far dispersers in spatially structured habitats. *Theoretical Population Biology* 66:205-218.
- Hitchcock RR, RE Mirarchi, Lishak RS. 1989. Recognition of individual male parent vocalizations by nestling Mourning Doves. *Animal Behaviour* 37:517-520.
- Hladký V, Havlíček J. 2013. Was Tinbergen an Aristotelian? Comparison of Tinbergen's Four Whys and Aristotle's Four Causes. *Human Ethology Bulletin* 28:3-11.
- Höbel G, Gerhardt HC. 2003. Reproductive character displacement in the acoustic communication system of green tree frogs (*Hyla cinerea*). *Evolution* 57:894-904.
- Hödl W, Amezcua A. 2001. Visual signalling in anuran amphibians. En: Ryan M. (ed.). *Frogs Speaking. Recent Advances in the Study of Anuran Communication*. Pp. 121-141. Washington DC, USA: Smithsonian Institution Press.
- Hoffmann AA, Woods RE. 2003. Associating environmental stress with developmental stability: problems and patterns. En: Polak M (ed.). *Developmental instability: causes and consequences*. Pp. 387-401. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Höglund J, Alatalo RV, Gibson RM, Lundberg A. 1995. Mate-choice copying in black grouse. *Animal Behaviour* 49:1627-1633.
- Holland B, Rice WR. 1998. Perspective: Chase-Away Sexual Selection: Antagonistic Seduction Versus Resistance. *Evolution* 52:1-7.
- Hölldobler B, Wilson EO. 1994. *Journey to the Ants: a Story of Scientific Exploration*. Harvard University Press.
- Hollmann M, Engelmann J, von der Emde G. 2008. Distribution, density and morphology of electroreceptor organs in mormyrid weakly electric fish: anatomical investigations of a receptor mosaic. *Journal of Zoology* 276:149-158.

- Holmes WG. 1977: Cannibalism in the arctic ground squirrel (*Spermophilus parryii*). *Journal of Mammalogy* 58:437-438.
- Hosken DJ, Stockley P. 2004. Sexual selection and genital evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19:87-93.
- Houle D. 2000 A simple model of the relationship between asymmetry and developmental stability. *Journal of Evolutionary Biology* 13:720-730.
- Hoyme HE. 1993 Minor anomalies: diagnostic clues to aberrant human morphogenesis. *Genetica* 89:307-315.
- Hrdy SB. 1979. Infanticide among mammals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females. *Ethology and Sociobiology* 1:13-40.
- Humfeld SC. 2003. Signaling, intersexual dynamics and the adoption of alternative male mating behaviors in green treefrogs, *Hyla cinerea*. PhD Dissertation, Univ. of Missouri, Columbia.
- Hunt J, Bussière LF, Jennions MD, Brooks R. 2004. What is genetic quality? *Trends in Ecology and Evolution* 19:329-333.
- Hurst JL. 2009. Female recognition and assessment of males through scent. *Behavioural Brain Research*. 200:295-303.
- Huxley JS. 1938. Species Formation and Geographical Isolation. 150th Anniversary celebrations of the Linnean Society of London; Proceedings of the Linnean Society of London pp. 253-264.
- Ims RA. 1987. Responses in Spatial Organization and Behaviour to Manipulations of the Food Resource in the Vole *Clethrionomys rufocanus*. *The Journal of Animal Ecology* 56, Nº 2.
- Insel TR, Hulihan TJ. 1995. A gender-specific mechanism for pair bonding: oxytocin and partner preference formation in monogamous voles. *Behavioral Neuroscience* 109:782-789.
- Insel TR, Young LJ. 2001. The neurobiology of attachment. *Nature Reviews Neuroscience* 2:129-136.
- Jacobsen JK, Cerchio S. 2002. Variación espacial y temporal en la distribución de ballenas jorobadas cantando alrededor de la isla Socorro, Pacífico

- mexicano, 2000 y 2001. Veracruz, Ver.: XXVII Reunión internacional para el estudio de los mamíferos marinos.
- Janson CH, van Schaik CP. 2000: The behavioral ecology of infanticide by males. En: van Schaik CP, Janson CH (eds.). Infanticide by males and its implications. Pp. 467-494. Cambridge: University Press.
- Jennions MD, Petrie M. 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biological Reviews* 75:21-64.
- Jia F-Y, Greenfield MD. 1997. When are good genes good? Variable outcomes of female choice in wax moths. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 264:1057-1063.
- Johnston RE, A Derzie, G Chiang, P Jernigan, HC Lee. 1993. Individual scent signatures in golden hamsters, *Mesocricetus auratus*. *Animal Behaviour* 45:1061-1070.
- Johnston RE. 1983. Chemical signals and reproductive behavior. En: Vandenberg, J.G. (ed.), *Pheromones and Reproduction in Mammals*. Pp. 3-37. Orlando: Academic Press.
- Johnstone RA, Grafen A. 1992. Error-prone signaling. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 248:229-233.
- Johnstone RA. 1994. Honest signalling, perceptual error and the evolution of “all-or-nothing” displays. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 256:169-175.
- Johnstone RA. 1995 Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: reviewing the evidence. *Biological reviews* 70:1-65.
- Jones KL. 2006 *Smith’s recognizable patterns of human malformation*. Philadelphia, PA: Elsevier Saunders.
- Kaplan G. 2014. Animal communication. *WIREs Cognitive Science* 5:661-677.
- Karlson P, Lüscher M. 1959. Pheromones: a new term for a class of biologically active substances. *Nature* 183:55-56.
- Kawecki TJ. 2000. The evolution of genetic canalization under fluctuating selection. *Evolution* 54:1-12.
- Keil TA, Steinbrecht RA. 1987. Diffusion barriers in silkworm sensory epithelia:



- application of lanthanum tracer to olfactory sensilla of *Antheraea polyphemus* and *Bombyx mori*. *Tissue and Cell* 19:119-134.
- Kime NM, Burmeister SS, Ryan MJ. 2004. Female preference for socially variable call characters in the cricket frog, *Acris crepitans*. *Animal Behaviour* 68:1391-1399.
- Kimura D. 1993. *Neuromotor mechanisms in human communication*. Oxford, Oxford University Press.
- King C, Winstanley T, Innes J, Gleeson D. 2014. Multiple paternity and differential male breeding success in wild ship rats (*Rattus rattus*). *New Zealand Journal of Ecology* 38:76-85.
- Kirkpatrick M. 1986. The handicap mechanism of sexual selection does not work. *American Naturalist* 127:222-240.
- Kleiman DG. 1977. Monogamy in mammals. *The Quarterly Review of Biology* 52:39-69.
- Kleiman DG. 1981. Correlations among life history characteristics of mammalian species exhibiting two extreme forms of monogamy. En: Alexander RD, Tinkle DW (eds.). *Natural selection and social behavior*. Pp. 332-44. Oxford: Blackwell Scientific.
- Klingenberg CP. 2003. A developmental perspective on developmental instability: theory, models, and mechanisms. En: Polak M. *Developmental Instability: Causes and Consequences*. Pp. 13-34. Oxford: Oxford University Press.
- Klump GM, Gerhardt HC. 1992. Mechanisms and function of call-timing in male-male interactions in frogs. En: *Playback and studies of animal communication*. Pp. 153-174. Boston, MA: Springer.
- Köhler J, Jansen M, Rodriguez A, Kok PJR, Toledo LF, Emmrich M, Glaw F, Haddad CFB, Rödel M-O, Vences M. 2017. The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods and recommendations for best practice. *Zootaxa* 4251:1-124.
- Kokko H, Jennions MD. 2008. Parental investment, sexual selection and sex ratios. *Journal of Evolutionary Biology* 21:919-948.
- Kokko H, Jennions MD. 2014. *The Relationship between Sexual Selection and*

- Sexual Conflict. Cold Spring Harbor Perspectives in Biology 2014:a017517.
- Koprowski JL. 1992. Removal of copulatory plugs by females tree squirrels. *Journal of Mammalogy* 73:572-576.
- Korpela K, Sundell J, Ylönen H. 2010. Density dependence of infanticide and recognition of pup sex in male bank voles. *Behaviour* 147: 871-881.
- Kraak LW. 2012. The Resident-Intruder model: Evaluation of the possible factors and mechanisms that control the display of aggressive behavior in rodents. Ph.D. Thesis. Faculty of Veterinary Medicine, Utrecht University, Netherlands.
- Krebs JR, Davies NB. 1978. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 1st edn. Sunderland, Massachusetts: Sinauer. 494 pp.
- Krebs JR, Davies NB. 1993. *An Introduction to Behavioral Ecology*. Third Edition. Blackwell Publishing, 420 P.
- Krebs JR, Davies NB. 1997. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Fourth edition. Blackwell Publishing, 456 P.
- Kruczek M. 1994. Responses of female bank voles *Clethrionomys glareolus* to male chemosignals. *Acta Theriologica* 39:249-255.
- Kruczek M. 1997. Male rank and female choice in the bank vole, *Clethrionomys glareolus*. *Behavioural Processes* 40:171-176.
- Kusmierski R, Borgia G, Crozier RH, Chan BHY. 1993. Molecular information on bowerbird phylogeny and the evolution of exaggerated male characteristics. *Journal of Evolutionary Biology* 6:737-752.
- Kvarnemo CH, Simmons LW. 2013. Polyandry as a mediator of sexual selection before and after mating. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B. Biological Sciences* 368:1-16.
- Lade BI, Thorpe WH. 1964. Dove songs as innater coded patterns of specific behaviour. *Nature* 202:366-368.
- Lavoué S, Sullivan JP, Hopkins CD. 2003. Phylogenetic utility of the first two introns of the S7 ribosomal protein gene in African electric fishes (Mormyroidea: Teleostei) and congruence with other molecular markers.

- Biological Journal of the Linnean Society 78:273-292.
- Lavouéa S, Arnegarda ME, Sullivan JP, Hopkins CD. 2008. Petrocephalus of Odzala offer insights into evolutionary patterns of signal diversification in the Mormyridae, a family of weakly electrogenic fishes from Africa. *Journal of Physiology* 102:322-339.
- Leamy LJ, Klingenberg CP. 2005 The genetics and evolution of fluctuating asymmetry. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:1-21.
- Leary CJ. 2001. Evidence of convergent character displacement in release vocalizations of *Bufo fowleri* and *Bufo terrestris* (Anura; Bufonidae). *Animal Behaviour* 61:431-438.
- Leary RF, Allendorf FW. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: Implications for conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 4:214-217.
- Lee JS. 2005. Alternative reproductive tactics and status-dependent selection. *Behavioral Ecology* 16:566-570.
- Lengagne T. 2008. Traffic noise affects communication behaviour in a breeding anuran, *Hyla arborea*. *Biological Conservation* 141:2023-2031.
- Lessells CM, Parker GA. 1999 Parent-offspring conflict: the full-sib-half-sib fallacy. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 266:1637-1643.
- Lessells CM. 1999. Sexual conflict in animals. En: Keller L (ed.). *Levels of selection in evolution*. Pp. 75-99. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Lessells CM. 2005. Why are males bad for females? Models for the evolution of damaging male mating behaviour. *American Naturalist* 165:46-63.
- Lessells CM. 2006 The evolutionary outcome of sexual conflict. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 361:301-317.
- Leung B, Forbes MR. 1997. Modelling fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness. *Oikos* 78:397-405.
- Littlejohn MJ, Martin AA. 1969. Acoustic interaction between two species of leptodactylid frogs. *Animal Behaviour* 17:785-791.

- Littlejohn MJ. 1965. Premating isolation in the *Hyla ewingi* complex (Anura: Hylidae). *Evolution* 1965:234-243.
- Littlejohn MJ. 1977. Acoustic communication in anurans: an integrated and evolutionary approach. En: Taylor DH, Guttman S.I (eds.). *The Reproductive Biology of Amphibians*. Pp. 263-294. New York: Plenum Press.
- Lohr B, Wright TF, Dooling RJ. 2003. Detection and discrimination of natural calls in masking noise by birds: estimating the active space of a signal. *Animal behaviour* 65:763-777.
- Lonstein JS, De Vries GJ. 2000. Sex differences in the parental behavior of rodents. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 24:669-686.
- Lopez PT, Narins PM, Lewis ER, Moore SW. 1988. Acoustically induced call modification in the white-lipped frog, *Leptodactylus albilabris*. *Animal Behaviour* 36: 1295-1308.
- Lopuch S, Matula B. 2008. Is there a relationship between dominance rank and condition in captive male bank voles, *Clethrionomys glareolus*? *Acta Ethologica* 11:1-5.
- Lörcher K. 1969. Vergleichende bio-akustische Untersuchungen an der Rot-und Gelbbauchunke, *Bombina bombina* (L.) und *Bombina v. variegata* (L.). *Oecologia* 3: 84-124.
- Lorenz K, Leyhausen P. 1985. *Biología del Comportamiento*. Siglo Veintiuno Argentina editores, décima edición, Pp.322.
- Lorenz K. 1950. The comparative method in studying innate behaviour patterns. *Symposium of the Society Experimental Biology* 4:221-268.
- Lorenz K. 1966. *On Aggression*. New York: Harcourt, Brace & World.
- Lorenz K. 1972. Comparative studies on the behavior of Anatinae. En: Klopfer PH, Hailman, JP (eds.). *Function and Evolution of Behavior: An Historical Sample from the Pens of Ethologists*. Reading, MA: Addison-Wesley.
- Loughran MFE. 2007. Social organization of the male field vole (*Microtus agrestis*): a case of transient territoriality? *Annales Zoologici Fennici* 44: 97-106.
- Lukas D, Clutton-Brock TH, 2013. *The Evolution of Social Monogamy in Mammals*.

- Science 341:526-530.
- Lukas D, Huchard E. 2014. The evolution of infanticide by males in mammalian societies. *Science* 346:841-844.
- Mahady SJ, Wolff JO. 2002. A field test of the Bruce effect in the monogamous prairie vole (*Microtus ochrogaster*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52:31-37.
- Mahler B. 2003. Evolución del plumaje y el canto en las palomas americanas (Aves: Columbiformes). Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires. Colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar).
- Mank JE. 2009. Sex chromosomes and the evolution of sexual dimorphism: lessons from the genome. *American Naturalist* 173:141-150.
- Martín J, López P. 2007. Scent may signal fighting ability in male Iberian rock lizards. *Biology Letters* 3:125-127.
- Martín J, López P. 2009. Evolución de Señales Químicas en los Procesos de Selección Sexual en Reptiles. En: Dopazo H, Navarro A (eds.). *Evolución y Adaptación. 150 años después del Origen de las Especies*. Pp. 258-266. Sociedad Española de Biología Evolutiva; SESBE 2009.
- Martín J, Moreira PL, López P. 2007. Status signalling chemical badges in male Iberian rock lizards. *Functional Ecology* 21:568-576.
- Martin WF, Gans C. 1972. Muscular control of the vocal tract during release signalling in the toad *Bufo valliceps*. *Journal of morphology* 137:1-27.
- Martino AL, Sinsch U. 2002. Speciation by polyploidy in *Odontophrynus americanus*. *Journal of Zoology (London)* 257: 67-81.
- Mason RT. 1992. Reptilian pheromones. En: Gans C, Crews D. (eds.) *Biology of the Reptilia*, Vol. 18. Pp. 114-228. Chicago: University of Chicago Press.
- Maynard-Smith J, Harper D. 2003. *Animals Signals*. New York: Oxford University press.
- Maynard-Smith J, Parker GA. 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* 24:159-175.

- Maynard-Smith J. 1972. *On Evolution*. Edinburgh University Press.
- Maynard-Smith J. 1976. Sexual selection and the handicap principle. *Journal of Theoretical Biology* 57:239-242.
- Maynard-Smith J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press.
- Maynard-Smith J. 1991a. Theories of sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 6:146-151.
- Maynard-Smith J. 1991b. Honest signalling: the Philip Sidney game. *Animal Behaviour* 42:1034-1035.
- Maynard-Smith, J.M. 1979. Game theory and the evolution of behaviour. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 205:475-488.
- Mayr E. 2001. *What Evolution Is (Science Masters Series)* Phoenix Paperback  
First published in Great Britain in 2002 by Weidenfeld & Nicolson.
- McClure CJ, Ware HE, Carlisle J, Kaltenecker G, Barber JR. 2013. An experimental investigation into the effects of traffic noise on distributions of birds: avoiding the phantom road. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280: 20132290.
- McGuire B, Getz LL. 2010. Alternative male reproductive tactics in a natural population of prairie voles *Microtus ochrogaster*. *Acta Theriologica* 55:261-270.
- McGurk DJ, Frost J, Eisenbraun EJ, Vick K, Drew WA, Young J. 1966. Volatile compounds in ants: Identification of 4-methyl-3-heptanone from *Pogonomyrmex* ants. *Journal of Insect Physiology*.12: 1435-1441.
- Medrano González L, Smith Aguilar SE. 2014. Patrones espacio-temporales del canto de las ballenas jorobadas (*Megaptera novaeangliae*) en el Pacífico mexicano. *Quehacer Científico en Chiapas* vol. 9, N° 2.
- Medrano González L, Urbán Ramírez J. 2002. La ballena jorobada (*Megaptera novaeangliae*) en la Norma Oficial Mexicana 059-ECOL-1994, 2000. Ficha de la especie, categorización de riesgo y propuesta para un plan nacional de investigación y conservación. Reporte del proyecto W024. México, DF: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

- Merila J. 1997. Antagonistic natural selection revealed by molecular sex identification of nestling collared flycatchers. *Molecular Ecology* 6:1167-1175.
- Michelli M. 2019. Estrategias de selección de sitios de reproducción y comportamiento reproductivo en diferentes especies de anfibios anuros asociados a la presencia de rutas. Tesis de Grado. Universidad Nacional de Río Cuarto. Argentina.
- Minder AM, Hosken DJ, Ward PI. 2005. Coevolution of male and female reproductive characters across the Scathophagidae (Diptera). *Journal of Evolutionary Biology* 18:60-69.
- Moller AP, Alatalo RV. 1999. Good genes effects in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 266:85-92.
- Møller AP, Cuervo JJ. 2003. Asymmetry, size, and sexual selection: factors affecting heterogeneity in relationships between asymmetry and sexual selection. En: Polak, M. (ed.). *Developmental Instability: Causes and Consequences*. Pp. 262-275. Oxford: Oxford University Press.
- Møller AP, Pomiankowski A. 1993. Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Genetica* 89:267-279.
- Møller AP, Swaddle JP. 1997. *Asymmetry, developmental stability, and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Møller AP, Tegelstrom H. 1997. Extra-pair paternity and tail ornamentation in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 41: 353-360.
- Møller AP, Thornhill R. 1998 Bilateral symmetry and sexual selection: a meta-analysis. *American Naturalis* 151:174-192.
- Møller AP. 1991. Sexual selection in the monogamous barn swallow (*hirundo rustica*). I. Determinants of tail ornament size. *Evolution* 45:1823-1836.
- Møller AP. 1992. Female swallow preference for symmetrical male sexual ornaments. *Nature* 357:238-240.
- Møller AP. 1993. Morphology and sexual selection in the barn swallow *Hirundo rustica* in Chernobyl, Ukraine. *Proceedings of the Royal Society of London*

- B, Biological Serie 252:51-57.
- Møller AP. 1994. Sexual selection in the barn swallow (*Hirundo rustica*). IV. Patterns of fluctuating asymmetry and selection against asymmetry. *Evolution* 48:658-670.
- Morton ES. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist* 109:17-34.
- Narins PM. 2001. Ectothermy's last stand: Hearing in the heat and cold. En: Ryan MJ. (ed.). *Anuran Communication*. Pp. 61-70. Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- Nauta D. 1972. *The meaning of information*. Mouton, The Hague.
- Navas CA, Bevier CR. 2001. Thermal dependency of calling performance in the eurythermic frog *Colostethus subpunctatus*. *Herpetologica* 384-395.
- Neff BD, Svensson EI. 2013. Polyandry and alternative mating tactics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368:20120045. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2012.0045>.
- Nelson J. 1995a. Intrasexual competition and spacing behaviour in males of the field vole, *Microtus agrestis*, as revealed under constant female density and spatial distribution. *Oikos* 73:9-14.
- Nelson J. 1995b. Determinants of male spacing behavior in microtines: An experimental manipulation of female spatial distribution and density. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37:217-232.
- Nemeth E, Brumm H. 2010. Birds and anthropogenic noise: are urban songs adaptive?. *The American Naturalist* 176: 465-475.
- Nijhout HF, Davidowitz G. 2003. Developmental perspectives on phenotypic instability, canalization, and fluctuating asymmetry. En: Polak, M. (ed.) *Developmental Instability: Causes and Consequences*. Pp. 3-13. Oxford: Oxford University Press.
- Nottebohm F, Nottebohm ME. 1971. Vocalizations and breeding behaviour of surgically deafened Ring doves (*Streptopelia risoria*). *Animal Behaviour* 19:313-327.
- Oleksyk TK, Novak JM; Purdue JR, Gashchak SP, Smith MH. 2004. High levels of



- fluctuating asymmetry in populations of *Apodemus flavicollis* from the most contaminated areas in Chernobyl. *Journal of Environmental Radioactivity* 73:1-20.
- Olson TM. 1993. Infanticide in brown bears, *Ursus arctos*, at Brooks River, Alaska. *Canadian Field Naturalist* 107:92-94.
- Opperbeck A, Ylönen H, Klemme I. 2012. Infanticide and population growth in the bank vole (*Myodes glareolus*): the effect of male turnover and density. *Ethology* 118:178-186.
- Orians G. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *American Naturalist* 103:589-603.
- Ostfeld RS. 1985. Limiting Resources and Territoriality in Microtine Rodents. *The American Naturalist*. 126:1-15.
- Ostfeld RS. 1986. Territoriality and Mating System of California Voles. *The Journal of Animal Ecology*. 55: 691-706.
- Paez VP, Bock BC, Rand AS. 1993. Inhibition of evoked calling of *Dendrobates pumilio* due to acoustic interference from cicada calling. *Biotropica* 25:242-245.
- Palmer AR, Strobeck C. 1986. Fluctuating asymmetry: Measurement, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:391-421.
- Palmer AR. 1994. Fluctuating asymmetry analyses: A Primer. En: Markow TA (ed.). *Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications*. Pp. 335-364. Netherlands: Kluwer.
- Palokangas P, Korpimäki E, Hakkarainen H, Huhta E, Tolonen P, Alatalo RV. 1994. Female kestrels gain reproductive success by choosing brightly ornamented males. *Animal Behaviour* 47:443-448.
- Palombit RA. 2015. Infanticide as sexual conflict: coevolution of male strategies and female counterstrategies. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* pii: a017640. doi: 10.1101/cshperspect.a017640.
- Pankakoski E, Koivisto I, Hyvarinen H. 1992. Reduced developmental stability as an indicator of heavy metal pollution in common shrew *Sorex avensis*. *Acta Zoologica Fennica* 191:137-144.

- Parejo D, Silva N. 2009. Methionine supplementation influences melanin-based plumage colouration in Eurasian kestrel, *Falco tinnunculus*, nestlings. *The Journal of Experimental Biology* 212:3576-3582.
- Parker GA, Birkhead TR. 2013. Polyandry: the history of a revolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B. Biological Sciences* 368:1–13.
- Parker GA. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences. *Biological Reviews* 45:525-567.
- Parker GA. 1979. Sexual selection and sexual conflict. En: Blum MS, Blum NA, (eds.). *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. Pp. 123–166. Academic Press.
- Parker GA. 1983. Mate quality and mating decisions. En: Bateson P (ed.). *Mate choice*. Pp. 141-164. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Parker GA. 1997. Sperm Competition and Sexual Selection, eds Birkhead T, Møller AP (Academic, New York), pp 3-54.
- Parker GA. 2006. Behavioural ecology: the science of natural history. En: Lucas JR, Simmons LW (ed.). *Essays on animal behaviour: celebrating 50 years of animal behaviour*. Amsterdam: Elsevier.
- Parmentier E, Kéver L, Casadevall M, Lecchini D. 2010. Diversity and complexity in the acoustic behaviour of *Dacyllus flavicaudus* (Pomacentridae). *Marine Biology* 157:2317-2327.
- Agoramoorthy G, Rudran R. 1995. Infanticide by adult and subadult males in free-ranging red howler monkeys, *Alouatta seniculus*, in Venezuela. *Ethology* 99:75-88.
- Parmigiani S, Palanza P, Mainardi D, Brain PF. 1994. Infanticide and protection of young in house mouse (*Mus domesticus*): female and male strategies. En: Parmigiani S, von Saal FS (eds). *Infanticide and parental care* Harwood. Pp. 341-363. Chur, Switzerland: Academic Publishers.
- Parmigiani S, Sgoifo A, Mainardi D. 1988. Parental aggression displayed by female mice in relation to the sex, reproductive status and infanticidal potential of conspecific intruders. *Monitore Zoologico Italiano* 22:193-201.
- Parris KM, Velik-Lord M, North JMA. 2009. Frogs call at a higher pitch in traffic

- noise. *Ecology and Society* 14: 25.
- Parsons PA. 1992. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. *Heredity* 68:361-364.
- Paul A. 2002. Sexual Selection and Mate Choice. *International Journal of Primatology* 23:877-904.
- Penna M, Veloso A. 1990. Vocal diversity in frogs of the South American temperate forest. *Journal of Herpetology* 24:23-33.
- Perry EA, Boness DJ, Insley SJ. 2002. Effects of sonic booms on breeding gray seals and harbor seals on Sable Island, Canada. *The Journal of the Acoustical Society of America* 111: 599-609.
- Pischedda A, Chippindale AK. 2006. Intralocus sexual conflict diminishes the benefits of sexual selection. *PLoS Biology* doi.org/10.1371/journal.pbio.0040356.
- Pizzari T, Foster KR. 2008. Sperm sociality: Cooperation, altruism, and spite. *PLoS Biology* 130:925-931.
- Polak M, Starmer WT. 2005 Environmental origins of sexually selected variation and a critique of the fluctuating asymmetry-sexual selection hypothesis. *Evolution* 59:577-585.
- Polak M, Taylor PW. 2007. A primary role of developmental instability in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London. B, Biological sciences* 274:3133-3140.
- Pomiankowski A. 1987a. Sexual selection: the handicap principle does work sometimes. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 231:123-145.
- Pomiankowski A. 1987b. The handicap principle works without Fisher. *Trends in Ecology and Evolution* 2:2-3.
- Pomiankowski A. 1988. The evolution of female mate preferences for male genetic quality. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 5:136-184.
- Pough FH, Magnusson WE, Ryan MJ, Wells KD, Taigen TL. 1992. Behavioural energetics. En: Feder ME, Burggren WW (eds.). *Environmental Physiology of the Amphibians*. Pp. 395-436. Chicago and London: University Chicago

Press.

- Price DK, Burley NT. 1993. Constraints on the evolution of attractive traits: genetic (co)variance of zebra finch bill colour. *Heredity* 71:405-412.
- Pusch R, von der Emde G, Hollmann M, Bacelo J, Nöbel S, Grant K, Engelmann J. 2008. Active sensing in a mormyrid fish – Electric images and peripheral modifications of the signal carrier give evidence of dual foveation. *Journal of Experimental Biology* 211:921-934.
- Pusenius J, Viitala J. 1993. Varying spacing behaviour of breeding field voles, *Microtus agrestis*. *Annales Zoologici Fennici* 30:143-152.
- Quarnström A, Forsgren E. 1998. Should females prefer dominant males? *Trends in Ecology and Evolution* 13:498-501.
- Quarnström A, Part T, Sheldon BC. 2000. Adaptive plasticity in mate preference linked to differences in reproductive effort. *Nature* 405:344-347.
- Quarnström A. 1999. Genotype-by-environment interactions in the determination of the size of a secondary sexual character in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Evolution* 53:1564-1572.
- Quarnström A. 2001. Context-dependent genetic benefits from mate choice. *Trends in Ecology and Evolution* 16:5-7.
- Rand AS, Ryan MJ, Wilczynski W. 1992. Signal redundancy and receiver permissiveness in acoustic mate recognition by the tungara frog, *Physalaemus pustulosus*. *American Zoologist* 32:81-90.
- Rand AS. 1988. An overview of anuran acoustic communication. En: Frittsch B, Ryan MJ, Wilczynski W, Hetherington TE, Walkowiak W (eds.). *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. Pp. 415-431. New York: J. Wiley.
- Rhodes G, Simmons LW. 2007 Symmetry, attractiveness and sexual selection. En: Barrett L, Dunbar R (eds). *Oxford handbook of evolutionary psychology*. Pp. 333-364. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Rice WR, Chippindale AK. 2001. Intersexual ontogenetic conflict. *Journal of Evolutionary Biology* 14:685-693.
- Rice WR, Holland B. 1997. The enemies within: intergenomic conflict, interlocus

- contest evolution (ICE), and the intraspecific Red Queen. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41:1-10.
- Rice WR. 1984. Sex chromosomes and the evolution of sexual dimorphism. *Evolution* 38:735-742.
- Rice WR. 1996. Sexually antagonistic male adaptation triggered by experimental arrest of female evolution. *Nature* 381:232-234.
- Rice WR. 1998. Intergenomic conflict, interlocus antagonistic coevolution, and the evolution of reproductive isolation. En: Howard DJ, Berlocher SH (ed.). *Endless forms: species and speciation*. Pp. 261-270. Oxford: Oxford University Press.
- Rich TJ, JL Hurst. 1998. Scent marks as reliable signals of the competitive ability of mates. *Animal Behaviour* 56:727-735.
- Rich TJ, JL Hurst. 1999. The competing countermarks hypothesis: reliable assessment of competitive ability by potential mates. *Animal Behaviour*. 58:1027-1037.
- Roca IT, Desrochers L, Giacomazzo M, Bertolo A, Bolduc P, Deschesnes R, Martin CA, Rainville V, Rheault G, Proulx, R. 2016. Shifting song frequencies in response to anthropogenic noise: a meta-analysis on birds and anurans. *Behavioral Ecology* 27:1269-1274.
- Rodriguez RL, Greenfield MD. 2003. Genetic variance and phenotypic plasticity in a component of female mate choice in an ultrasonic moth. *Evolution* 57:1304-1313.
- Rosenthal GG, Servedio MR. 1999. Chase-away sexual selection: resistance to "resistance". *Evolution* 53:296-299.
- Rothstein SI, Fleischer RC. 1987. Vocal dialects and their possible relation to honest status signaling in the Brown-headed Cowbird. *The Condor* 89:1-23.
- Rutberg AT. 1987. Adaptive hypotheses of birth synchrony in ruminants: An interspecific test. *American Naturalist* 130:692-710.
- Ryan MJ, Cocroft RB, Wilczynski W. 1990a. The role of environment selection in intraspecific divergence of mate recognition signals in the cricket frog,

- Acris crepitans*. Evolution 44:1869-1872.
- Ryan MJ, Fox JH, Wilczynski W, Rand AS. 1990b. Sexual selection for sensory exploitation in the frog *Physalaemus pustulosus*. Nature 343:66-67.
- Ryan MJ, Getz W. 2000. Signal decoding and receiver evolution. Brain, behavior and evolution 56:45-62.
- Ryan MJ, Rand AS. 1993. Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. Evolution 47:647-657.
- Ryan MJ, Rand AS. 1993a. Sexual selection and signal evolution: the ghost of biases past. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 340:187-195.
- Ryan MJ, Rand AS. 1993b. Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. Evolution 47:647-657.
- Ryan MJ, Rand AS. 2001. Feature weighting in signal recognition and discrimination by the túngara frog. En: Ryan MJ. (ed.). Anuran Communication. Pp. 86-101. Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- Ryan MJ. 1985. The Túngara Frog: A Study in Sexual Selection and Communication. Chicago: Univ. Chicago Press.
- Ryan MJ. 1988. Energy, calling and selection. America Naturalist 28:885-898.
- Ryan MJ. 1990. Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. Oxford Surveys in Evolutionary Biology 7:157-195.
- Ryan MJ. 2001. Anuran communication. Smithsonian Institution Press.
- Saetre GP, Moum T, Bures S, Král M, Adamjan M, Moreno J. 1997. A sexually selected character displacement in flycatchers reinforces premating isolation. Nature 387:589-592.
- Saino N, Romano M, Sacchi R, Ninni P, Galeotti P, Møller AP. 2003. Do male barn swallows (*Hirundo rustica*) experience a trade-off between the expression of multiple sexual signals?. Behavioral Ecology and Sociobiology. 54:465-471.
- Salthe SN, Mecham JS. 1974. Reproductive and courtship patterns. En: Lofts B (ed.). Physiology of the Amphibia, Vol. II. Pp. 309-521. New York:

Academic Press.

- Santos MD, Modesto T, Matos RJ, Grober MS, Oliveira RF, et al. 2000. Sound production by the Lusitanian toadfish, *Halobatrachus didactylus*. *Bioacoustics* 10:309-321.
- Schluter D, Price T. 1993. Honesty, perception and population divergence in sexually selected traits. *Proceedings of the Royal Society of London B, Biological Sciences* 253:117-122.
- Schneider H, Sinsch U. 1992. Mating call variation in lake frogs referred to as *Rana ridibunda* Pallas, 1771: taxonomic implications. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 30: 297-315.
- Scholik AR, Yan HY. 2001. Effects of underwater noise on auditory sensitivity of a cyprinid fish. *Hearing research* 152:17-24.
- Schradin C, Lindholm AK. 2011. Relative fitness of alternative male reproductive tactics in a mammal varies between years. *Journal of Animal Ecology* 80:908-917.
- Schradin C, Pillay N. 2014. Absence of reproductive suppression in young adult female striped mice living in their natal family. *Animal Behaviour* 90:141-148.
- Schubert M, Schradin C, Rödel HG, Pillay N, Ribble DO. 2009. Male mate guarding in a socially monogamous mammal, the round-eared sengi: on costs and trade-offs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64:257–264.
- Schulz A. 2013. Exaptation, Adaptation, and Evolutionary Psychology. *History and Philosophy of the Life Sciences* 35:193-212.
- Schwagmeyer PL. 1988. Scramble-competition polygyny in an asocial mammal: male mobility and mating success. *American Naturalis* 131:885-892.
- Schwagmeyer PL. 1994. Competitive mate-searching in thirteen-lined ground squirrels (Mammalia, Sciuridae): potential roles of spatial memory. *Ethology* 98:265-276.
- Schwartz JJ, Buchanan BW, Gerhardt HC. 2002. Acoustic interactions among male gray treefrogs, *Hyla versicolor*, in a chorus setting. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53:9-19.

- Schwartz JJ, Ressel SJ, Bevier CR. 1995. Carbohydrate and calling: depletion of muscle glycogen and chorusing dynamics of the neotropical treefrog *Hyla microcephala*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37:125-135.
- Schwartz JJ. 1991: Why stop calling? A study of unison bout singing in a Neotropical treefrog. *Animal Behaviour* 42:565-577.
- Schwartz JJ. 2001. Call monitoring and interactive playback systems in the study of acoustic interactions among male anurans. En: Ryan MJ (ed.). *Anuran communication*. Washington DC: Smithsonian Institution Press.
- Scott J. 1982. *The upper classes: property and privilege in Britain*. London: Macmillan, 1982.
- Searcy WA, Yasukawa K. 1996. Song and female choice. En: Kroodsma DE, Miller EH (eds.). *Ecology and Evolution of acoustic communication in birds*. Pp. 454-473. Ithaca, EEUU: Cornell University Press.
- Serby MJ, Chobor KL. 1992. *Science of olfaction*. Springer, Berlin
- Shapiro AM, Porter AH. 1989. The lock-and-key hypothesis: Evolutionary and biosystematic interpretation of insect genitalia. *Annual Review of Entomology* 34:231-245.
- Shuster SM, Wade MJ. 2003. *Mating systems and strategies*. Princeton University Press, Princeton.
- Simmons LW, Tomkins JL, Manning JT. 1995 Sampling bias and fluctuating asymmetry. *Animal Behaviour* 49:1697-1699.
- Simmons LW. 2001. *Sperm Competition and its Evolutionary Consequences in the Insects* (Princeton Univ Press, Princeton).
- Simpson SD, Radford AN, Nedelec SL, Ferrari MC, Chivers DP, McCormick MI, Meekan MG. 2016. Anthropogenic noise increases fish mortality by predation. *Nature communications* 7:10544.
- Sinervo B, Lively CM. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature* 380:240-243.
- Slabbekoom H, de Kort S, ten Cate C. 1999. Comparative analysis of perch-coo vocalizations in *Streptopelia* doves. *Auk* 116:737-748.
- Slabbekoom H, ten Cate C. 1998. Multiple parameters in the territorial coo of the



- collared dove: interactions and meaning. *Behaviour* 135:879-895.
- Slabbekoorn H, Bouton N, Opzeeland IV, Coers A, Cate CT, et al. 2010. A noisy spring: the impact of globally rising underwater sound levels on fish. *Trends in Ecology and Evolution* 25:419-427.
- Slabbekoorn H, Peet M. 2003. Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature* 424:267-267.
- Smith RJ. 1974: Cannibalism by confined cottontail rabbits. *Journal of Wildlife Management* 38:576-578.
- Sober E, Wilson DS. 1998. *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior* Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Solomon NG, Keane B. 2007. Reproductive strategies in female rodents. En: (Wolff JO, Sherman PW (eds.). *Rodent societies: an ecological and evolutionary perspective*. Pp. 42-56. Chicago, Illinois: University of Chicago Press.
- Sommaro LV, Chiappero MB, Vera NS, Coda JA, Priotto JW, Steinmann AR. 2015. Multiple paternity in a wild population of the corn mouse: its potential adaptive significance for females. *Journal of mammalogy* 96:908-917.
- Spritzer MD, Meikle DB, Solomon NC. 2005b. Female choice based on male spatial ability and aggressiveness among meadow voles. *Animal Behaviour* 69:1121-1130.
- Spritzer MD, Solomon NC, Meikle DB. 2005a. Influence of scramble competition for mates upon the spatial ability of male meadow voles. *Animal Behaviour* 69: 375-386.
- Spritzer MD. 2003. Spatial ability, dominance rank, and sexual selection among meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). PhD thesis, Miami University.
- Steinbrecht RA, Gnatzy W. 1984. Pheromone receptors in *Bombyx mori* and *Antheraea pernyi*. Reconstruction of the cellular organization of the sensilla trichoidea. *Cell and Tissue Research* 235:25-34.
- Steinbrecht RA, Laue M, Ziegelberger G. 1995. Immunolocalization of pheromone-binding protein and general odorant-binding protein in olfactory sensilla of the silk moths *Antheraea* and *Bombyx*. *Cell and Tissue Research* 282:203-

217.

- Steinmann AR, Bonatto MF. 2015. Ecología comportamental: una introducción al estudio del comportamiento animal. Segunda Edición. Editorial. UniRío editora. ISBN: 978-987-688-141-8. Ciudad de Río Cuarto, Provincia de Córdoba, Argentina. 258 P.
- Steinmann AR. 2013. Ecología comportamental: una introducción al estudio del comportamiento animal. Editorial. UniRío editora. ISBN: 978-987-688-031-2 Ciudad de Río Cuarto, Provincia de Córdoba, Argentina. 212 P.
- Steinmann AR. 2017. Spacing behaviour and social and genetic mating system in corn mouse. Lambert Academic Publishing. Saarbrücken, Germany. ISBN: 978-3-330-06140-8. 82 P.
- Stewart AD, Morrow EH, Rice WR. 2005. Assessing putative interlocus sexual conflict in *Drosophila melanogaster* using experimental evolution. Proceedings of the Royal Society of London B, Biological sciences 272:2029-2035.
- Stockley P. 2003. Female multiple mating behaviour, early reproductive failure and litter size variation in mammals. Proceedings of the Royal Society of London. B, Biological sciences 270:271-278.
- Storey AE, French RJ, Payne R. 1995. Sperm Competition and Mate Guarding in Meadow Voles (*Microtus pennsylvanicus*). Ethology 101:265-279.
- Sullivan JP, Lavoué S, Hopkins CD. 2000. Molecular systematics of the African electric fishes (Mormyroidea: Teleostei) and a model for the evolution of their electric organs. Journal of Experimental Biology 203:665-683.
- Sun JWC, Narins PA. 2005. Anthropogenic sounds differentially affect amphibian call rate. Biological Conservation 121:419-427.
- Swaddle JP, Cathey MG, Correll M, Hodkinson BP. 2005. Socially transmitted mate preferences in a monogamous bird: a non-genetic mechanism of sexual selection. Proceedings of the Royal Society of London B, Biological sciences 272:1053-1058.
- Swaddle JP. 1999 Visual signalling by a symmetry: a review of perceptual processes. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological

- Sciences 354:1383-1393.
- Taborsky M, Oliveira RF, Brockmann HJ. 2008. The evolution of alternative reproductive tactics: concepts and questions. En: Oliveira R, Taborsky M, Brockmann HJ (eds.). *Alternative reproductive tactics*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Taigen TL, Wells KD. 1985. Energetics of vocalization by an anuran amphibian (*Hyla versicolor*). *Journal of Comparative Physiology B* 155:163-170.
- Táranó Z. 2002. Vocal responses to conspecific call variation in the neotropical frog *Physalaemus enesefae*. *Journal of Herpetology* 36:615-620.
- ten Cate C, Slabbekoom H, Ballintijn MR. 2002. Bird song and male-male competition: causes and consequences of vocal variability in the Collared Dove (*Streptopelia decaocto*). *Advances in the Study of Behaviour* 31:31-75.
- ten Cate C. 1992. Coo types in the Collared dove *Streptopelia decaocto*: one theme, distinctive variations. *Biocoustics* 4: 161-183.
- Thomas SA, JO Wolff. 2002. Scent marking in voles: a reassessment of counter marking, over marking, and self advertisement. *Ethology* 108:51-62.
- Thomas SA. 2002. Scent marking and mate choice in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. *Animal Behaviour* 63:1121-1127.
- Thompson FML. 1988. *The rise of respectable society. A social history of Victorian Britain. 1830-1900*. Londres: Fontana.
- Thornhill R, Alcock J. 1983. *The evolution of insect mating systems*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Thornhill R. 1976a, Sexual selection and paternal investment in insects. *American Naturalist* 110:153-163.
- Thornhill R. 1976b. Sexual selection and nuptial feeding behavior in *Bittacus apicalis* (Mecoptera: Bittacidae). *American Naturalist* 110:529-548.
- Thornhill R. 1977. The comparative predatory and sexual behaviour of hangingflies (Mecoptera: Bittacidae). *Occasional papers of the Museum of Zoology of the University of Michigan* 677:1-43.
- Thornhill R. 1979. Male and female sexual selection and the evolution of mating

- strategies in insects. En: Blum MS, Blum NA (eds.). Reproductive Competition and Sexual Selection. Pp. 81-121. New York: Academic Press.
- Thornhill R. 1980. Rape in *Panorpa* scorpionflies and a general rape hypothesis. *Animal Behaviour* 28:52-59.
- Thornhill R. 1981. *Panorpa* (Mecoptera: Panorpidae) scorpionflies: systems for understanding resource defense polygyny and alternative male reproductive efforts. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12:355-364.
- Thornhill R. 1983. Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *American Naturalist* 122:765-788.
- Tinbergen N. 1948. Social releasers and the experimental methods required for their study. *Wilson Bull* 60:6-52.
- Tinbergen N. 1951. The study of instinct. Oxford: Clarendon Press.
- Tinbergen N. 1953. Social Behaviour in Animals: With Special Reference to Vertebrates. Methuen & Co.
- Tinbergen N. 1957. The functions of territory. *Bird Study* 4: 14 - 27.
- Tinbergen N. 1963. On Aims and Methods of Ethology, *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20:410-433.
- Toledo LF, Haddad CFB. 2009. Defensive vocalizations of Neotropical anurans. *South American Journal of Herpetology* 4:25-42.
- Toledo LF, Martins IA, Bruschi DP, Passos MA, Alexandre C, Haddad CF. 2015. The anuran calling repertoire in the light of social context. *Acta ethologica* 18:87-99.
- Tomkins JL, Hazel WN. 2007. The status of the conditional evolutionary stable strategy. *Trends in Ecology and Evolution* 22:522-528.
- Tomkins JL, Simmons LW. 1998. Female choice and manipulations of forceps size and symmetry in the earwig *Forficula auricularia*. *Animal Behaviour* 56:347-356.
- Tomkins JL, Simmons LW. 2003. Fluctuating asymmetry and sexual selection: paradigm shifts, publication bias, and observer expectation. En: Polak, M.

- (ed.). Developmental Instability: Causes and Consequences. Pp. 231-261. Oxford: Oxford University Press.
- Trivers RL. 1972. Parental investment and sexual selection. En: Campbell B (ed.). Sexual selection and the descent of man. Chicago, Aldine.
- Troïanowski M, Mondy N, Dumet A, Arcanjo C, Lengagne T. 2017. Effects of traffic noise on tree frog stress levels, immunity, and color signaling. Conservation biology 31:1132-1140.
- Valetti JA, Martino AL. 2012. Temperature effect on the advertisement call of *Pleurodema tucumanum* (Anura: Leiuperidae). Phyllomedusa: Journal of Herpetology 11:125-134.
- Valetti JA, Salas NE, Martino AL. 2013. Bioacústica del canto de advertencia de *Ceratophrys cranwelli* (Anura: Ceratophryidae). Revista de Biología Tropical 61: 273-280.
- Valetti JA, Salas NE, Martino AL. 2009: A new polyploid species of *Pleurodema* (Anura: Leiuperidae) from Sierra de Comechingones, Córdoba, Argentina and redescription of *Pleurodema kriegi* (Müller, 1926). Zootaxa 2073:1-21.
- Van Dongen, S. 2006 Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future. Journal of Evolutionary Biology 19:1727-1743.
- Van Schaik CP, Janson CH, eds. 2000. Infanticide by males and its implications. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Van Valen L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. Evolution 16:125-142.
- Vera-Ramírez N, Martínez-Martínez A, Bojórquez Rangel G. 2012. *Uta stansburiana*: una ventana a la evolución de las estrategias reproductivas. Acta Universitaria 22:5-11, ISSN: 0188-6266, Universidad de Guanajuato, Guanajuato, México.
- Verner J. 1964. Evolution of polygamy in the long-billed marsh wren. Evolution 18:252-261.
- von der Emde G, Amey M, Engelmann J, Fetz S, Folde C, Hollmann M, Metzen M, Pusch R. 2008. Active Electrolocation in *Gnathonemus petersii*: Behavior, Sensory Performance and Receptor Systems. Journal of Physiology

102:279-290.

- von Kuerthy C, Tschirren L, Taborsky M. 2015. Alternative reproductive tactics in snail shell-brooding cichlids diverge in energy reserve allocation. *Ecology and Evolution* 5(10):2060-9. doi: 10.1002/ece3.1495. Epub 2015.
- Waage JK. 1979. Dual function of the damselfly penis: Sperm removal and transfer. *Science* 203:916-918.
- Waddington CH. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150:563-5.
- Wagner G, Booth G, Bagheri-Chaichian H. 1997 A population genetic theory of canalization. *Evolution* 51:329-347.
- Wang Z, Young LJ, Liu Y, Insel TR. 1997. Species differences in vasopressin receptor binding are evident early in development: comparative anatomic studies in prairie and montane voles. *Journal of Comparative Neurology* 378:535-46.
- Wang ZX, Aragona BJ. 2004. Neurochemical regulation of pair bonding in male prairie voles. *Physiology and Behavior* 83:319-328.
- Wang ZX, Liu Y, Young LJ, Insel TR. 2000. Hypothalamic vasopressin gene expression increases in both males and females postpartum in a biparental rodent. *Journal of Neuroendocrinology* 12:111-120.
- Warren PS, Katti M, Ermann M, Brazel A. 2006. Urban bioacoustics: it's not just noise. *Animal Behaviour* 71:491-502.
- Waterman J. 2007. Male Mating Strategies in rodents. En: Wollff JO, Sherman PW (eds). *Rodent Societies. An Ecological, Evolutionary Perspective*. Pp. 27-41. Chicago: University of Chicago Press.
- Watson PJ, Thornhill R. 1994 Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 9:21-25.
- Wells KD, Schwartz JJ. 2007. The behavioral ecology of anuran communication. En: Narins PM, Feng AS, Fay RR, Popper AN (eds.). *Hearing and Sound Communication in Amphibians*. Pp. 44-86. New York: Springer.
- Wells KD, Taigen TL, O'Brien JA. 1996. The effect of temperature on calling energetics of the spring peeper (*Pseudacris crucifer*). *Amphibia-Reptilia*

17:149-158.

- Wells KD, Taigen TL. 1989. Calling energetics of a neotropical treefrog, *Hyla microcephala*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25:13-22.
- Wells KD. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour* 25:666-693.
- Wells KD. 1988. The effect of social interactions on anuran vocal behavior. En: Fritsch, B, Ryan MJ, Wilczynski W, Hetherington TE, Walkowiak W. (eds.). *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. Pp. 433–454. New York: Wiley.
- Wells KD. 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. Chicago: University of Chicago Press.
- West-Eberhard MJ. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. New York: Oxford University Press.
- West-Eberhardt MJ. 1983. Sexual selection, social competition, and speciation. *The Quarterly Review of Biology* 58:973-993.
- Whitman CO. 1919. The behavior of pigeons. Posthumous works of Charles Otis Whitman, Vol.III. The Carnegie Institution of Washington, EEUU.
- Wiley Jr. RH. 1978. The lek mating system of the Sage Grouse. *Scientific American* 238:114-125.
- Wiley RH, Poston J. 1996. Perspective: Indirect mate choice, competition for mates, and coevolution of the sexes. *Evolution* 50:1371-1381.
- Wiley RH. 1994. Errors, exaggeration, and deception in animal communication. En: Real L. (ed.). *Behavioral mechanisms in ecology*. Chapter 7. Pp. 157-189. University of Chicago Press: Chicago.
- Williams GC. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: University Press.
- Williams GC. 1975. *Sex and Evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Wilson B, Dill LM. 2002. Pacific herring respond to simulated odontocete echolocation sounds. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59:542-553.
- Wilson DS, Sober E. 1994: Reintroducing group selection to the human behavioral sciences; *Behavioral and Brain Sciences* 17:585-654.

- Wilson DS, Wilson EO. 2007. Rethinking the Theoretical Foundation of Sociobiology. *Quarterly Review of Biology* 82:327-48.
- Wilson EO. 1971. *The Insect Societies*. Belknap Press. Cambridge, Mass.
- Wilson EO. 1975. *Sociobiology*. Cambridge: Harvard University press.
- Wilson EO. 2009. *The Superorganism: The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies*, W.W. Norton & Company.
- Witte K, Sawka N. 2003 Sexual imprinting on a novel trait in the dimorphic zebra finch: sexes differ. *Animal Behaviour* 65:195-203.
- Wittenberger JF, Tilson RL. 1980. The evolution of monogamy: Hypotheses and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:197-232.
- Wittenberger JF. 1979. The evolution of mating systems in birds and mammals. En: Marler P, Vandenbergh J (eds.). *Handbook of behavioral neurobiology*. Pp. 271-349. New York: Plenum.
- Wolff JO, Macdonald DW. 2004. Promiscuous females protect their offspring. *Trends in Ecology and Evolution* 19:127-134.
- Wolff JO, Sherman PW. 2007. *Rodent Societies: An Ecological, Evolutionary Perspective*. University of Chicago Press.
- Wolff JO. 1985, Maternal aggression as a deterrent to infanticide in *Peromyscus leucopus* and *P. maniculatus*. *Animal Behaviour* 33:117-123.
- Wolff JO. 1993. Why are female small mammals territorial? *Oikos* 68:364-370.
- Wolff JO. 1998. An offspring-defence hypothesis for territoriality in female mammals. *Ethology Ecology and Evolution* 10:227-239.
- Wolff JO. 2003. Density-dependence and the socioecology of space use in rodents. En: Singleton G R, Hinds L A, Krebs C J, Spratt (eds.). *Rats, mice and people: Rodent biology and management*. Pp. p. 124-130. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research.
- Wolff JO. 2008. Alternative reproductive tactics in nonprimate mammals. En: Oliveira R, Taborsky M, Brockmann HJ (eds.). *Alternative reproductive tactics: An integrative approach*. P. 356. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wollerman L. 1999. Acoustic interference limits call detection in a Neotropical frog



- Hyla ebraccata*. Animal Behaviour 57:529-536.
- Wong BBM, Candolin U. 2005. How is female mate choice affected by male competition? Biological Reviews 80:559-571.
- Yletyinen S, Norrdahl K. 2008. Habitat use of field voles (*Microtus agrestis*) in wide and narrow buffer zones. Agriculture, Ecosystems and Environment 123:194-200.
- Ylönen H, Horne TJ. 2002. Infanticide and effectiveness of pup protection in bank voles: does the mother recognise a killer? Acta ethologica 4:97-101.
- Ylönen H, Koskela E, Mappes T. 1997. Infanticide in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*): occurrence and the effect of familiarity on female infanticide. Annales Zoologici Fennici 31:259-266.
- Yokoi S, Ansai S, Kinoshita M, Naruse K, Kamei Y, Young LJ, Okuyama T, Takeuchi H. 2016. Mate-guarding behavior enhances male reproductive success via familiarization with mating partners in medaka fish. Frontiers in Zoology 17:13-21.
- Zahavi A, Zahavi A. 1997. The handicap principle: a missing piece of Darwin's puzzle. Oxford University Press. Oxford. Reino Unido.
- Zahavi A. 1975. Mate selection - a selection for a handicap. Journal of Theoretical Biology 53:205-214.
- Zahavi A. 1977a. The cost of honesty (Further remarks on the handicap principle). Journal of Theoretical Biology 67:603-605.
- Zahavi A. 1977b. Reliability in communication systems and the evolution of altruism. En: Stonehouse B, Perrins C (eds.). Evolutionary Ecology. Pp. 253-259. London: MacMillan Press.
- Zelick RD, Narins PM. 1983. Intensity discrimination and the precision of call timing in two species of neotropical treefrogs. Journal of comparative physiology 153:403-412.



# Comportamiento animal reproductivo

## Un enfoque evolutivo

Andrea Rosa Steinmann y Pablo Raúl Grenat

*Comportamiento animal reproductivo: un enfoque evolutivo* es un material bibliográfico accesible que permite un primer acercamiento a la inmensa variedad de temáticas abordadas por la ecología comportamental. De manera específica, la publicación se centra en el comportamiento reproductivo animal, motivo por el que a lo largo de los seis capítulos de esta segunda edición del libro se desarrollan los siguientes temas: comunicación y señales; señales en el cortejo y la reproducción; comunicación acústica en anfibios anuros; conflicto sexual; selección sexual: elección de pareja, y sistemas, estrategias y tácticas de apareamiento. Estos contenidos serán analizados desde la perspectiva de la evolución biológica, por lo que el mecanismo de la selección natural y la selección constituirán el marco teórico transversal de toda la obra.

Esta publicación —dirigida a estudiantes universitarios avanzados de las carreras de Licenciatura y Profesorado de Ciencias Bológicas, Biología, Zoología, Paleontología, Medicina Veterinaria y carreras afines, como así también egresados y profesionales de las Ciencias Naturales— incluye una gran cantidad referencias bibliográficas pertinentes y relevantes, varias resultantes de investigaciones realizadas por los autores de dicho material.

En pocas palabras, el material bibliográfico que aquí se presenta pretende acompañar la formación de estudiantes de la ecología comportamental, mediante la facilitación de herramientas que les permitan dar sus primeros pasos en el estudio de diferentes aspectos del comportamiento animal.

e-book

ISBN 978-987-688-387-0



9 789876 883870



Universidad Nacional  
de Río Cuarto  
Secretaría Académica