

Origen y Evolución de los Géneros: ¿Conflicto o Cooperación?

Ph.D. Mohammad Badii Zabeh¹

Resumen. Se hace una revisión de conceptos en relación con el cortejo y la selección sexual, poniendo énfasis en la naturaleza conflictiva, y no cooperativa de este fenómeno. Se estudia el origen de la hembra y el macho en diferentes tipos de organismos en término de su contribución en la creación de nuevas generaciones. Se ilustra la escasez del sexo femenina desde su origen como un recurso vital para la procreación de las descendientes. Se considera el papel del cortejo y la competencia local para la pareja. Finalmente, se reconsidera la noción de la selección sexual bajo los nuevos paradigmas.

Introducción

Los ecólogos anteriormente veían al cortejo y la copulación como eventos armónicos en donde las hembras y los machos cooperan para propagar sus respectivos genes. Hay que admitir que algunos animales no son del todo cooperativos en cuanto a estos esquemas; por ejemplo, las hembras de *Mantis religiosa* consumen frecuentemente a su pareja macho durante la cópula. Sin embargo, en término general, se considera al cortejo como un fenómeno que sirve para algunas funciones de común interés para las hembras y los machos; por ejemplo: 1) sincroniza el interés sexual en ambos sexos, y 2) establece una unión común de pareja que permite la identificación correcta de la especie.

La noción de la armonía ya no esta aceptada y, por tanto, se pone más énfasis en la idea de que hay un conflicto de interés entre la hembra y el macho durante el cortejo y la cópula (Maynard Smith y Price, 1973). Se considera la selección sexual como un intento muy tenso en donde cada sexo se trata de maximizar su éxito en propagar su propio gen. Los dos sexos cooperan porque ambos pasan sus genes por medio de la misma progenie y por tanto cada sexo tiene un 50% de interés y riesgo en la sobrevivencia de la progenie. Sin embargo, los dos sexos tienen conflicto en: 1) la selección de una

pareja adecuada, 2) en proveer alimento al cigoto, y 3) correr con el cuidado del producto (huevo y cigoto). El resultado de este conflicto sexual es una explotación de la pareja más que una cooperación mutua (Hamilton, 1980; Trivers, 1974). Para comprender la razón de considerar la reproducción sexual de esta manera, tenemos que empezar con el principio de la diferencia fundamental entre la hembra y el macho.

Las hipótesis sobre las ventajas de la reproducción sexual

Varias hipótesis (PBS, 2004) han sido propuestos para explicar la ventaja de la selección sexual sobre la reproducción asexual, y incluso, ¿porqué existe la selección sexual en primer lugar? Por muchos años, todos los investigadores del tema aceptaban la idea de que el sexo es bueno para la evolución debido a que genera variedad genética y, por tanto, es bueno para la noción de la adaptación de los individuos a los ambientes naturales siempre cambiantes y desafiantes. Sin embargo, actualmente hay dos corrientes de pensamiento sobre este asunto. La primera hipótesis, denominada "*la hipótesis de la mutación detrimental*", indica lo siguiente: en una población asexual, cada vez que un individuo muere debido a la mutación, la mutación también muere con el individuo. En el caso de una población sexual, algunos individuos poseen pocas y otros poseen muchas mutaciones. En estas poblaciones, cuando mueren los individuos con muchas mutaciones, entonces el sexo purga las clases de las mutaciones, y debido a que la mayoría de las mutaciones son malignas, entonces, esto le da una ventaja grande a la población sexual.

La segunda corriente propone el siguiente argumento: ¿por qué eliminar las mutaciones de esta manera en lugar de corregir muchas de ellas? Los proponentes de esta hipótesis tienen una explicación ingeniosa de manera siguiente: Evolutivamente, sería más económico permitir la presencia de algunas mutaciones (errores) y eliminarlas después. Solamente el costo de este trabajo aumenta muy fuertemente a medida que uno se acerca a la perfección. Según esta hipótesis, aunque el sexo juega un papel en el purgar las mutaciones, sin embargo, no explica porqué el sexo persiste. Este argumento esta respaldado por la noción de que la tasa de las mutaciones deletarias es cerca de uno por individuo por generación, entonces, las poblaciones sexuales inevitablemente deben ser extintas debido a la productividad mayor del clon, al menos que la

¹ Miembro del SNI. Facultad de Ciencias Biológicas. UANL, AP. 391, San Nicolás, N. L., 66450, mhbadii@yahoo.com.mx

desventaja genética del clon pueda aparecer en justo tiempo. De aquí nace la hipótesis que explica este escenario, es decir **“la hipótesis de la reina de corazón”** que viene del cuento de “Alicia en la tierra de las maravillas”, en donde la reina dice a Alicia: corre todo lo que puedas para mantenerte en el mismo espacio. En otras palabras, hay que mudar constantemente para poder adaptarse a un ambiente siempre cambiante. Este ciclo evolutivo “sin fin”, describe a la mayoría de las interacciones naturales entre las enfermedades y los huéspedes, o entre los depredadores y sus presas. Según esta hipótesis, el sexo (diferentes géneros) es necesario para combatir las enfermedades.

En un ambiente uniforme, es obvio que la población asexual tiene mejor adaptación, mientras que en los ambientes heterogéneos, las poblaciones sexuales tienen la ventaja para la sobrevivencia y la reproducción. Además, es también obvio que en un concurso entre la reproducción sexual y asexual, siempre gana la asexual. Esto se debe a que la reproducción asexual es más sencilla y, por tanto, garantiza el traslado de los genes a los descendientes. Más sin embargo, en los ambientes heterogéneos, con la presencia de los adversarios (parásitos, patógenos, depredadores, competidores, etc.) la reproducción sexual será la ganadora. Además, en contraste con las especies asexuales, las especies sexuales retienen los genes desfavorables para el uso en el futuro. La esencia del sexo es que permite el almacenaje de los genes que en el presente son malos pero que tienen promesa para ser útiles en el futuro. El sexo, continuamente prueba estos genes en diferentes combinaciones, esperando con el tiempo que el enfoque de la desventaja haya desaparecido.

Hembra y macho

La reproducción sexual significa la formación de gametos vía meiosis por cada sexo, y la fusión o la unión del material genético de ambas parejas para formar un cigoto o producto: esto involucra a los dos sexos denominados hembra y macho (Wilson, 1975). En los animales evolutivamente avanzados, se distinguen los dos sexos fácilmente por sus características externas, como los genitales, el tamaño del cuerpo, color, pelo (seda, pluma), etc. Sin embargo, estos no son las diferencias fundamentales entre los dos sexos. En todos los animales y plantas la diferencia básica entre los dos sexos es el tamaño de sus gametos: las hembras producen gametos (óvulos) grandes, inmóviles y llenos de alimento que ayuda al desarrollo del cigoto, mientras que los machos generan gametos (espermias) muy pequeños, móviles y sin nada de alimento. Con excepción de los

protistas (paramecium, por ejemplo) en donde los gametos de los dos sexos son del mismo tamaño (reproducción isogámica), en el resto de los organismos multicelulares existen gametos de diferentes tamaños (reproducción anisogámica). Debido a que las hembras, en comparación con los machos, invierten mucho más en la unión sexual en virtud del aprovisionamiento de alimento para el cigoto y el subsiguiente cuidado del producto, entonces ésta asimetría (Reeve y Keller, 1996) trae consecuencias tremendas en la conducta sexual, de tal modo que la conducta del cortejo y la cópula esta dirigida principalmente hacia la “competencia entre los machos para adquirir la pareja” y la “explotación de la hembra” por el macho (Hamilton, 1980).

Las hembras como un recurso escaso

La reproducción sexual anisogámica involucra parasitar un óvulo grande por una espermia muy chiquita (Hamilton, 1980). En término relativo, por ejemplo, en el caso del hombre, las hembras producen muy pocos óvulos (480 durante toda su vida sexual) en comparación con los machos (20 millones diariamente durante casi toda su vida). Debido a esto, los machos pueden fertilizar los óvulos a una tasa mucho más rápida que la tasa de la producción de éstos óvulos. Para darse cuenta de la magnitud de ésta diferencia, cinco mililitros del semen de un hombre contiene suficiente espermias para fertilizar a casi 500 millones de mujeres. Debido a este punto, las hembras forman un recurso escaso para el cual los machos tienen que competir, ya que un macho solamente puede incrementar su éxito reproductivo vía encontrar y fertilizar muchas diferentes hembras, mientras que una hembra puede hacer esto vía convertir el alimento del óvulo en progenie a una tasa más rápida que, por supuesto, está restringida por el tiempo de la gestación (nueve meses en el caso del humano, por ejemplo).

Una mujer normalmente gasta nueve meses en gestar un hijo, mientras que durante este período, un hombre puede fertilizar miles de hembras. Por ejemplo en el caso de dos especies mamíferos como el hombre y el elefante marino, podemos observar la diferencia en la capacidad reproductiva entre el macho y la hembra (Tabla 1)

Tabla 1. Número de progenies producidas por vida por cada sexo (Wilson, 1975).

Especie	Máximo # de progenie / vida	
	Por macho	Por hembra
Elefante marino	200	15
Humano*	888	69

* El caso del humano se refiere al emperador Marrueco Moulay Ismael.

La suma de los recursos que un animal utiliza en la reproducción, se denomina esfuerzo reproductivo (ER) (Hamilton, 1967), y se divide en dos partes: 1) el cuidado de las progenes (CP), y 2) el esfuerzo de la cópula para adquirir pareja (EC). En término general, las hembras invierten mayor proporción de ER en CP, mientras que, los machos en EC. Además, la diferencia en EC entre los animales depende en especies, mientras que, la diferencia en CP radica en las variaciones de los sistemas de cópula. Por ejemplo, en los organismos monógamos, tanto la hembra como el macho dividen el ER en forma equitativa, contrario de los sistemas polígamos en donde la hembra dedica más a CP y el macho más a EC (Alexander, 1974). La consecuencia de estas diferencias es que el macho posee un potencial reproductivo más alto que la hembra y está bajo una selección muy fuerte en ser bueno en la búsqueda de la pareja y también por la competencia con otros machos para adquirir las hembras. Obviamente, la consecuencia genética y evolutiva para un macho exitoso en este contexto es enorme y por tanto, hay que tomar en cuenta estas ideas, cuando se considera la conducta reproductiva del macho.

Porcentaje sexual

¿Si un macho (M), puede copular y fertilizar, por ejemplo, 20 hembras (H), entonces, porqué no generar un porcentaje sexual de 1M:20H? Es claro que con esta razón o radio sexual a favor de la hembra, el porcentaje será diferente de la razón sexual usual de 1M:1H, ya que hay muchos óvulos alrededor para fertilizar. Sin embargo, en la naturaleza, la razón sexual es muy cerca de 1M:1H, aún cuando los machos todo lo que hacen o se dedican a hacer es tratar de fertilizar a las hembras y nada más. En este contexto, hay que considerar la adaptación no por el bien de la población (selección en grupo, Wynne-Edwards, 1986), sino por el bien del individuo o el gen (individuo o gen egoísta, Dawkins, 1989). Fisher (1930), en su trabajo clásico, notó que esta razón de 1M:1H se puede explicar en término de la selección sexual actuando sobre el individuo.

Vamos a suponer que en una población hay 20 hembras para cada macho; entonces, el éxito reproductivo de cada macho es 20 veces el éxito reproductivo de cada hembra y, por consecuencia, un padre que tiene solamente hijos varones es capaz de tener 20 veces más nietos comparando con un padre que posee principalmente hijas. Un radio o razón sexual a favor de la hembra (1M:20H, en este caso)

no es evolutivamente estable, ya que un gen que ocasiona que los padres sesguen el radio sexual hacia la producción de más varones se va a dispersar y extender rápidamente en la población y como resultado, el radio sexual gradualmente cambiaría hacia mayor proporción de machos en comparación con el radio sexual inicial de 1M:20H (Hamilton, 1967).

Ahora suponemos una situación opuesta a la anterior, en donde tenemos un radio sexual de 20M:1H. En esta situación, un padre que produce sólo hijas va a tener ventajas debido a que una esperma solo puede fertilizar un óvulo, entonces, solamente uno de cada 20 machos puede contribuir con genes a cada progenie y como consecuencias, las hembras, en término promedio, tendrán 20 veces más éxito reproductivo que los machos. Por tanto, un radio sexual sesgado a favor del macho tampoco es estable evolutivamente.

La conclusión de estos dos ejemplos es que el sexo escaso en términos numéricos, siempre va a tener ventajas y los padres que se van a concentrar a producir el sexo escaso van a tener la selección a su favor. *Solamente* cuando el radio sexual es 1:1, el éxito reproductivo esperado de un macho será igual al de una hembra y la población va a ser estable en término del porcentaje sexual. Hay que notar que aún un sesgo muy chiquito en el radio sexual, va a favorecer al sexo escaso, es decir, por ejemplo, en una población de 51 hembras y 49 machos, cuando una hembra tiene una progenie, un macho tendrá 51/49 progenes, en otras palabras, otra vez la selección favorece al sexo escaso.

El argumento que el radio sexual estable es 1:1 se puede refinar en término de la inversión de los recursos (Maynard Smith, 1977). Vamos a suponer que producir un hijo cuesta el doble para los padres que producir una hija. Cuando el radio sexual es 1:1 un hijo tiene el mismo número de los descendientes que una hija, pero debido a la diferencia del costo de producción arriba mencionado, producir hijos constituye una mala inversión por los padres y, por tanto, es más beneficioso para los padres en concentrarse en hacer hijas. Cuando esto sucede, el éxito reproductivo esperado del hijo va a aumentar hasta llegar a un radio de producción 2H:1M, es decir cada hijo produce dos veces progenie que cada hija y, a este preciso punto de radio sexual, los hijos y las hijas tienen exactamente igual resultado reproductivo por la unidad de inversión, ya que un hijo cuesta dos veces producir, pero, da dos veces más resultado.

Todo este escenario demuestra que cuando hay una diferencia en el costo de producir más hijos que

hijas, la estrategia evolutiva estable (EEE) para los padres, sería la inversión equitativa de los recursos en la producción de la progenie, con la consecuente alteración del radio 1:1 para compensar el déficit del costo de la inversión (Maynard Smith y Price, 1973). Según estos autores la estrategia evolutiva estable (EEE) es aquella estrategia que la población adopta y que por su virtud de estabilidad es inmune a la invasión de cualquier estrategia mutante, en otras palabras, tratar de escapar a esta estrategia es dañino en términos de costo-beneficio para quien lo intenta. En resumen, producir un hijo cuesta dos veces más que producir una hija, pero un hijo produce dos veces más progenie que una hija y allí tenemos la compensación de costo-beneficio.

La competencia local para la pareja (CLP)

La teoría de Fisher predice diferentes resultados cuando los hermanos compiten entre sí por la pareja. Esta situación se denomina “la competencia local para la pareja = CLP” (Hamilton, 1967), lo cual sucede entre muchos invertebrados de distribución muy agregada y poca movilidad. Suponemos que dos hijos varones tienen una sola oportunidad de cópula y ambos están compitiendo por la misma pareja. En la presente situación, sólo uno de estos hermanos va a tener éxito en la cópula y a los ojos de su madre uno de los hijos está perdido y, por tanto, le conviene a la madre invertir en la producción de mayor proporción de hijas y no de hijos. Obviamente este sesgo de inversión hacia la producción está limitado por la intensidad de la competencia local para la pareja (CLP). La competencia va a ser más intensa cuando la capacidad de la dispersión está reducida y, por tanto, va a haber mucha consanguinidad.

En el caso de la consanguinidad, la madre “sabe” que todas las hijas van a estar fertilizadas por los hijos, y por tanto, la mejor estrategia que la madre puede adoptar en esta situación sería producir solamente suficiente hijos para que fertilicen todas las hijas, ya que una producción mayor de hijos traduce en la pérdida de los recursos.

La diferencia fundamental entre el radio sexual de 1:1 con el radio sesgado del caso de CLP, es que: 1) el radio sexual local es independiente del resto de la metapoblación (Badii et al, 1999), y 2) el radio sesgado a favor de la hembra no ocasiona que, en esta situación, las madres produzcan más hijos del sexo escaso.

Selección sexual (SS)

La combinación de dimorfismo y el radio sexual 1:1 significa que los machos compiten por las hembras. La ventaja para el éxito del macho es muy alta y debido a esto, los machos están bajo una presión de la selección por adquirir más hembras. Este tipo de la selección, se denomina selección sexual y funciona de dos maneras: 1) el favorecer la capacidad del macho para competir directamente (por ejemplo, mediante peleas) entre sí para fertilizar la hembra, este tipo de SS se denominan la selección sexual intraespecífica, 2) el favorecer las características del macho que atrae a las hembras, este tipo de SS se denominan la selección sexual interespecífica.

Normalmente, el 1 y 2 actúan al mismo tiempo. La intensidad de SS depende en el grado de la competencia por la pareja, y este a su vez varía dependiendo de los dos siguientes factores: 1) la diferencia entre el cuidado de la progenie (CP) entre los dos sexos, y 2) el radio sexual disponible en cada momento, denominado el radio sexual operacional.

Cuando el CP está dividido de manera igual entre los dos sexos, como en el caso de los animales monógamos, como los gansos, la SS es menos intensa y viceversa. Cuando igual número de los machos y hembras llegan al estado reproductivo, hay menor probabilidad de encontrar hembras que no están atendidas y por tanto, la SS es menos intensa (poca competencia); en cambio, cuando es redituable competir, como el caso de pocos machos y mayor número de hembras, entonces, la SS tiene un mayor intensidad.

La significancia de cortejo

Se pueden interpretar algunos aspectos de cortejo en término de SS y conflicto sexual. Muchas de las señales de cortejo están diseñadas para: 1) la identificación correcta de la especie, lo cual beneficia a ambos sexos, 2) la competencia o la repelencia de otro macho y la atracción de la hembra, y 3) en las especies que el macho participa en el CP, los señales de cortejo sirven para que la hembra estime la capacidad del macho en el CP y a la vez el macho va a detectar si la hembra ha sido fertilizado previamente (Maynard Smith, 1994). En el caso de las aves y los peces, se ha visto que al inicio del cortejo el macho es agresivo y la hembra es indiferente y tímida, entonces, el cortejo en este caso sirve para despertar el interés de la otra pareja. Una posible explicación del por qué es necesario vencer la agresión y la indiferencia, es que en el acto de cortejo ambos sexos están “calculando” la situación

y el mérito de su pareja antes de invertir en la progenie.

Conclusión

La esencia de la reproducción sexual es el conflicto. La diferencia fundamental entre ambos sexos radica en el tamaño de los gametos; los machos producen gametos chicos que se les puede considerar como los parásitos de los óvulos de la hembra. Debido a que la esperma es tan abundante y por tanto barata, los machos solamente pueden incrementar su éxito sexual por medio de aparear y fertilizar mayor número de hembras. Las hembras solamente pueden aumentar su éxito sexual vía producción de progenie a una tasa más rápida. Las hembras constituyen un recurso escaso para el cual los machos compiten y la mayor parte del cortejo del macho se puede entender en término de la competencia para seleccionar parejas buenas en término de recurso o genes.

La estrategia evolutiva estable (EEE) en el porcentaje sexual depende de si el apareamiento es aleatorio (con un radio sexual equitativo de 1H:1M) o existe una situación de competencia local entre los machos por la hembra (con un radio sexual sesgado). A veces la ley general de la inversión de los recursos en la selección sexual está invertida, es decir, el macho es el principal inversionista; por ejemplo, en el caso de algunos anfibios, aves, peces y artrópodos, se divide el cuidado del producto (CP) y esfuerzo del cortejo (EC) de manera igual entre ambos sexos. Por tanto, en estos casos, el cortejo sirve para estimar si el macho puede invertir recursos en sus hijos con seguridad. Por ejemplo, en algunos aves (*Streptopelia risoria*, Pterodidae), el macho ataca a la hembra en lugar de cortejarla, y si ella demuestra una postura baja (un estado avanzado de cortejo) muy pronto, entonces, esto significa que ella ya fue previamente inseminada por otro macho. Por tanto, lo que esta haciendo el macho es asegurarse si él va a

ser el verdadero padre del hijo o se trata de una hembra tramposa.

Referencias

- Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behavior. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 325-383.
- Badii, M. H., A. E. Flores, H. Quiróz y R. Foroughbakhch. 1999. Matapoblación: teoría y aplicación. *CiENCIA UANL*, 2(2): 133-140.
- Dawkins, R. 1989. *The Selfish Gene*. OxfordUniversity Press, Oxford.
- Fisher, R. A. 1930. *The Genetical Theory of Natural selection*. Clarendon, Oxford.
- Hamilton, W. D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science*, 156: 477-488.
- Hamilton, W. D. 1980. Sex vesus non-sex versus parasite. *Oikos* 35: 282-290.
- Maynard Smith, J. 1977. Parental investment: a prospective analysis. *Anim. Behav.* 25: 1-9.
- Maynard Smith, J. 1994. Must reliable signals be costly? *Anim. Behav.* 74: 1115-1120.
- Maynard Smith, J. and G. A. Price. 1973. The logic of animal conflict. *Nature*, 246: 15-18.
- Reeve, H. K. and L. Keller. 1996. Relatedness asymmetry and reproductive sharing in animal societies. *Am. Nat.* 148: 764-769.
- Trivers, R. L. 1974. Parent-offspring conflict. *Am. Zool.* 14: 249-264.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology*. Harvard University press, Cambridge.
- Wynne-Edwards, V. C. 1986. *Evolution Through Group selection*. Blackwell, Oxford.
- Public Broadcasting Service. www.pbs.org. 2004.