

# PARTE III

## SELECCIÓN SEXUAL Y CONFLICTO SEXUAL

- Tema 8. El sexo: sus orígenes, mantenimiento, y la proporción de sexos.
- Tema 9. Sistemas de apareamiento
- Tema 10. Selección sexual

# Tema 9. Sistemas de apareamiento

Eduardo M. García Roger

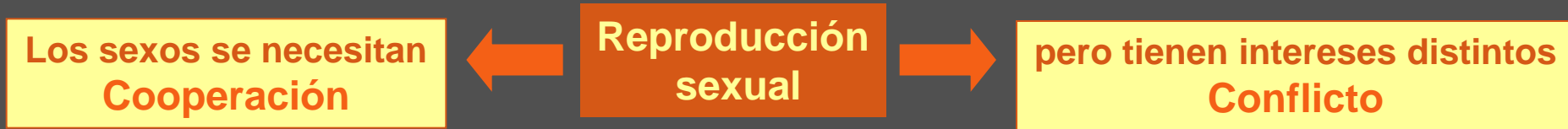
## Tema 9. Sistemas de apareamiento

1. La reproducción sexual: cooperación y conflicto entre sexos
2. Sistemas de reproducción y sistemas de apareamiento
3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas
4. Estrategias de apareamiento
5. Modelos dinámicos de sistemas de apareamiento

# Tema 9. Sistemas de apareamiento

1. La reproducción sexual: cooperación y conflicto entre sexos
2. Sistemas de reproducción y sistemas de apareamiento
3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas
4. Estrategias de apareamiento
5. Modelos dinámicos de sistemas de apareamiento

# 1. La reproducción sexual: cooperación y conflicto



**Conflicto macho-hembra:** Cada sexo intenta maximizar su eficacia biológica

Pero lo que aumenta la eficacia del macho no es necesariamente lo que aumenta la de la hembra (Trivers 1972).



- Gametos pequeños, menos costosos.
- Mayor éxito reproductivo si se aparean con el mayor número de hembras posible.



- Gametos grandes, mayor inversión en cada apareamiento.
- Tienden a ser más selectivas en el apareamiento.

# Tema 9. Sistemas de apareamiento

1. La reproducción sexual: cooperación y conflicto entre sexos
2. Sistemas de reproducción y sistemas de apareamiento
3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas
4. Estrategias de apareamiento
5. Modelos dinámicos de sistemas de apareamiento

## 2. Sistemas de reproducción y sistemas de apareamiento

### Sistemas de reproducción:

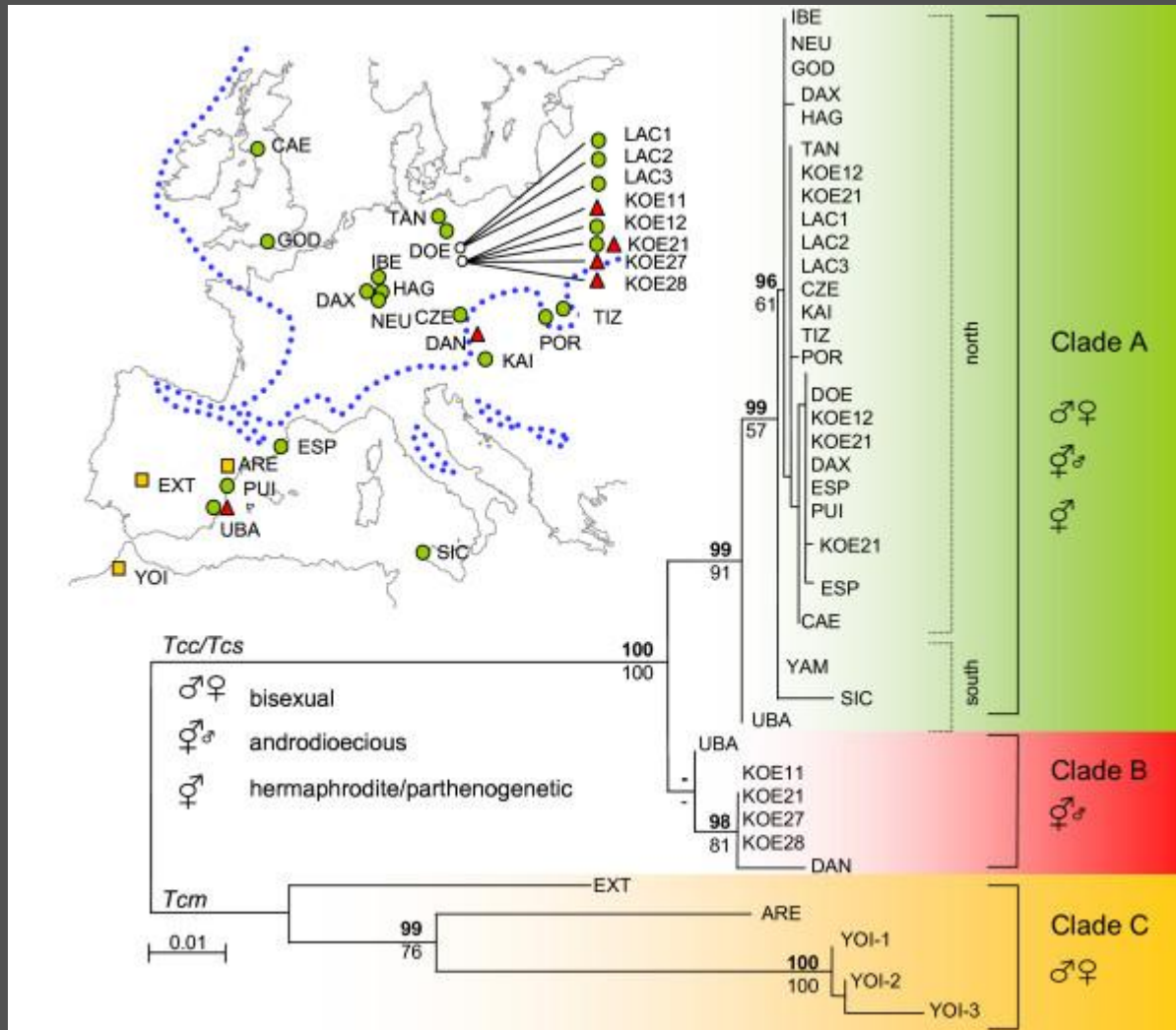
- Concepto asociado a la reproducción en plantas (aunque no exclusivo): Endogamia vs. Exogamia.

**Table 1. Modes of Sexuality in Flowers, Plants, and Populations**

Sexuality	Phenotype	Description
<b>Individual flowers</b>		
Hermaphrodite (bisexual, monoclinous)	♂	Bisexual flower with both stamens and pistil
Diclinous (unisexual)	♀ or ♂	Unisexual flowers
pistillate (carpillate)	♀	Unisexual flower with pistil only (female flowers)
staminate	♂	Unisexual flower with stamens only (male flowers)
<b>Individual plants</b>		
Hermaphrodite	♂	Only hermaphrodite flowers
Monoecious	♀ ♂	Both pistillate and staminate flowers on the same plant
Dioecious	♀ or ♂	Staminate and pistillate flowers borne on different plants
Gynoecious	♀	Plant bears only pistillate flowers
Androecious	♂	Plant bears only staminate flowers
Gynomonocious	♂♀	Plant bears both hermaphrodite and pistillate flowers
Andromonoecious	♂♂	Plant bears both hermaphrodite and staminate flowers
Trimonoecious (polygamous)	♂♀♂	Hermaphrodite, pistillate, and staminate flowers on the same plant
<b>Plant populations</b>		
Hermaphrodite	♂	Only hermaphrodites
Monoecious	♀ ♂	Only monoecious plants
Dioecious	♀ and ♂	Only dioecious plants
Gynodioecious	♂ and ♀	Both hermaphrodite and gynocious individuals
Androdioecious	♂ and ♂	Both hermaphrodite and androecious individuals
Trioecious (subdioecious)	♂ and ♀ and ♂	Hermaphrodite, pistillate, and staminate individuals

## 2. Sistemas de reproducción y sistemas de apareamiento

### Sistemas de reproducción en animales: *Triops cancriformis*



Filogenia de Máxima verosimilitud (ML) para la combinación COI y ATPasa (derecha) y distribución de haplotipos de *Triops cancriformis* (*Tcc/s*) y *T. mauritanicus* (*Tcm*) en Europa (izquierda). El modo de reproducción inferido en las poblaciones de cada clado se indica mediante símbolos. Los diferentes clados están representados por símbolos de colores en el mapa (círculos verdes para el clado A; triángulos rojos para el clado B, y cuadrados amarillos para clado C).



## 2. Sistemas de reproducción y sistemas de apareamiento

**Sistema de apareamiento:** patrón de apareamiento entre machos y hembras que incluye el número de parejas simultáneas y la permanencia del vínculo de pareja.

	♂	♂♂♂♂
♀	<b>Monogamia</b> 92% de aves 5% de mamíferos	<b>Poliandria</b> 1% de aves rara en mamíferos
♀♀♀♀	<b>Poliginia</b> 2% de aves 94% de mamíferos	<b>Promiscuidad</b> Muchas especies de peces

Emlen y Oring (1977)

**Promiscuidad:** apareamiento con muchos individuos distintos dentro de una población, generalmente sin la formación de nexos fuertes o duraderos con la pareja.

**Monogamia:** formación de una relación de pareja entre un macho y una hembra que persiste durante el período requerido para criar a la descendencia, y que puede durar hasta que uno de los miembros de la pareja muere.

**Poligamia:** un individuo establece relaciones de pareja a largo plazo con más de un individuo del sexo opuesto al mismo tiempo.

- **Poliginia:** Un macho se aparea con varias hembras.
- **Poliandria:** Una hembra se aparea con varios machos.

# Tipos de poliginias

Emlen and Oring (1977)

## basada en la defensa del territorio:

el macho defiende un territorio con los recursos que las hembras necesitan para la reproducción.



Los guanacos (*Lama guanicoe*) forman grupos de 1 macho y unas 15 hembras con su descendencia, que viven a lo largo del año en un territorio defendido por un macho.

## basada en la defensa del harén:

las hembras forman grupos y el macho impide el apareamiento de las hembras con otros machos.

Macho de elefante marino rodeado por su harén.



## basada en jerarquías (leks):

los machos compiten por un estatus en exhibiciones comunes, y las hembras seleccionan al macho de mayor jerarquía para aparearse.



Grupo de urogallos de la salvia exhibiéndose ante las hembras.

# Tema 9. Sistemas de apareamiento

1. La reproducción sexual: cooperación y conflicto entre sexos
2. Sistemas de reproducción y sistemas de apareamiento
3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas
4. Estrategias de apareamiento
5. Modelos dinámicos de sistemas de apareamiento

### 3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas

Promiscuidad: aprox. 5% de todas las aves  
cuidados parentales: hembra

Monogamia: aprox. 92% de todas las aves  
cuidados parentales: compartidos

Poliandria: menos que 1% de todas las aves  
cuidados parentales: machos

Poliginia: aprox. 2% de todas las aves  
cuidados parentales: hembra



**Cisne trompetero (*Cygnus buccinator*).**  
La mayoría de especies monógamas son monomórficas, las hembras y los machos son difíciles de distinguir en base a caracteres externos.



**Macho y hembra de jacana (*Jacana spinosa*).**  
En las especies poliándricas las hembras suelen ser de mayor tamaño y más vistosas.

### 3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas

#### ¿Qué determina el sistema de apareamiento?

**Monogamia:** la baja inversión parental de los machos sugiere que los sistemas de apareamiento poligínicos deberían ser los más comunes.

#### ¿Por qué los machos son monógamos?

**Poliginia:** los machos de una población se emparejan de forma regular con dos o más hembras.

¿Por qué una hembra escogería la poliginia en vez de la monogamia? ¿Por qué se empareja con un macho ya emparejado con otras hembras cuando hay disponibles en la población machos no emparejados?

### 3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas

#### Determinantes ecológicos del sistema de apareamiento:

**Sistema de apareamiento basado en los recursos (Emlen y Oring,1977):** La distribución temporal y espacial de los recursos para la hembra y para el macho determina la evolución de los sistemas de apareamiento.

#### ¿Por qué hay machos monógamos?

- Las condiciones ecológicas pueden no permitir a los machos tener mas que una pareja.
- Las hembras están muy dispersas en el hábitat y los machos no pueden monopolizarlas.
- Las hembras pueden copular con otros machos luego la monogamia sirve para custodiar a la hembra.
- Si los machos ayudan a cuidar las crías, aumenta la eficacia al aumentar la supervivencia de las crías.

#### ¿Por qué una hembra escogería la poliginia en vez de la monogamia?

- Modelo del umbral de poliginia

### 3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas

#### MONOGAMIA

Alcock (2006) la define como 'Evolutionary puzzle'

*'Monogamy is an armed compromise rather than a happy collaboration'*

#### Hipótesis para la evolución de la monogamia:

1. Custodia de las hembras (Mate-guarding hypothesis)
2. Asistencia de los machos (Mate-assistance hypothesis)
3. 'Custodia' del macho (Female-enforced monogamy)

### 3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas

#### MONOGAMIA

#### 1. Custodia de las hembras (Mate-guarding hypothesis)

- Hembras escasas y difíciles de encontrar
- Hembras permanecen receptivas tras el apareamiento



Ejemplo:  
Clown shrimp



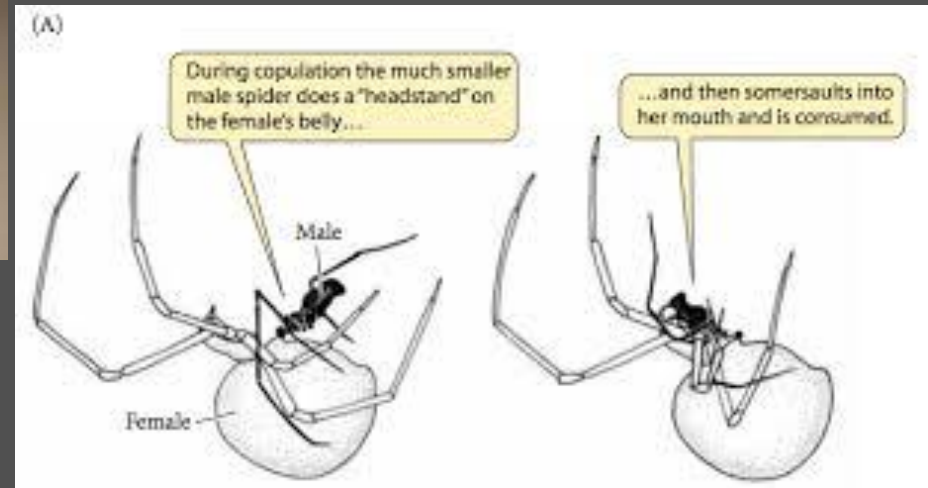
### 3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas

#### MONOGAMIA

El suicidio de los machos como estrategia de custodia de la hembra



*Honeybee drones mate only once and die after mating. The drone's genitalia break off during mating to form a mating plug. This does not stop the queen from mating with additional males during her mating flight, but it does prevent sperm from leaking out.*



Redback spider

Beneficio: Exclusividad en la paternidad

Coste: Imposibilidad de futuros apareamientos

### 3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas

#### MONOGAMIA

El suicidio de los machos como estrategia de custodia de la hembra a través de un sencillo modelo matemático

Parámetros del modelo:

$X$  = razón de machos ( $X=1$ , equifrecuencia de machos y hembras.  $X > 1$ , exceso de machos)

$Y$  = descendencia de la hembra

$N$  = número de apareamientos por hembra, si no están impedidos por un macho

Eficacias de los machos:

- $W_{\text{sacrificing } \text{♂}} = Y$

- $W_{\text{non-sacrificing } \text{♂}} \text{ (mating with a previously unmated female)} = Y/N + Y/X$

Oportunidades futuras de apareamiento

Competencia con otros machos

### 3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas

#### MONOGAMIA

El suicidio de los machos como estrategia de custodia de la hembra a través de un sencillo modelo matemático

La estrategia de suicidio se seleccionará si se cumple:

$$Y > Y/N + Y/X$$

Es más probable que ocurra cuando N es grande (las hembras se aparean con muchos machos) y X es grande (la sex-ratio está muy sesgada hacia los machos)

### 3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas

#### MONOGAMIA

#### 2. Asistencia de la pareja (Mate-assistance hypothesis)

Si el macho se involucra en los cuidados parentales y aumenta la supervivencia de la descendencia



*Hippocampus sp.*

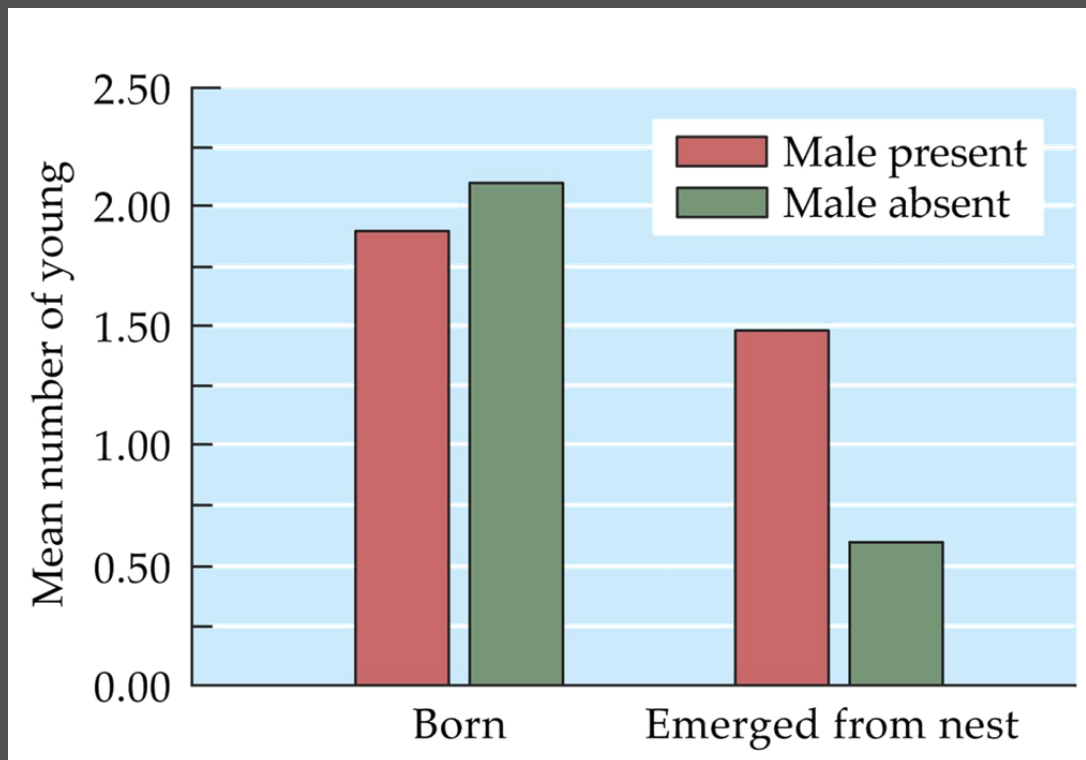
- La relación macho-hembra es perdurable
- Los machos cargan los huevos en un saco ovífero durante 3 semanas aprox.
- Los machos no pueden simultanear parejas, de manera que no se benefician de cortejar a otras hembras
- Los machos son escasos
- Las hembras son más vulnerables a la depredación que los machos

### 3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas

#### MONOGAMIA

#### 2. Asistencia de la pareja (Mate-assistance hypothesis)

Si el macho se involucra en los cuidados parentales y aumenta la supervivencia de la descendencia



Male care of offspring affects fitness in the California mouse

### 3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas

#### MONOGAMIA

#### 3. 'Custodia' del macho (Female-enforced monogamy)

En algunas especies, la hembra previene activamente el apareamiento de los machos con otras hembras. Al compartir la asistencia del macho con otras hembras, la eficacia de la hembra disminuye



*Alca torda*

Las alcas son aves coloniales que viven en acantilados

Los machos de alca se podrían beneficiar de aparearse con más de una hembra, pero las hembras los disuaden para monopolizar su asistencia en el cuidado de la puesta

Las hembras agreden a los machos que muestran interés en otras hembras de la colonia

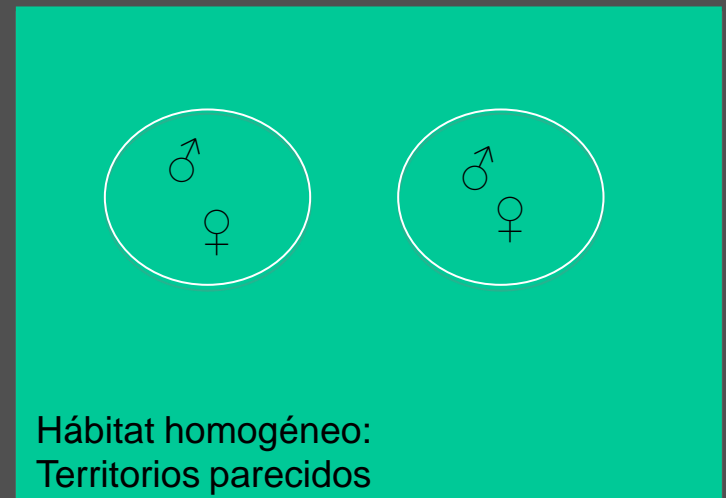
### 3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas

#### POLIGINIA

#### Distribución de recursos y poliginia

#### Supuesto de distribución uniforme

- Hábitat de alta calidad en el que los recursos se distribuyen homogéneamente.
- Los machos establecen territorios de alimentación (que serán todos de igual calidad) y las hembras eligen y permanecen en esos territorios.
- En esta situación resultará ventajoso para la hembra establecerse en el territorio de un macho no emparejado. Se tenderá a la **monogamia**.
- Si los machos ayudan a cuidar las crías, en esta situación la hembra dispondrá de su ayuda en exclusiva.



### 3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas

#### POLIGINIA

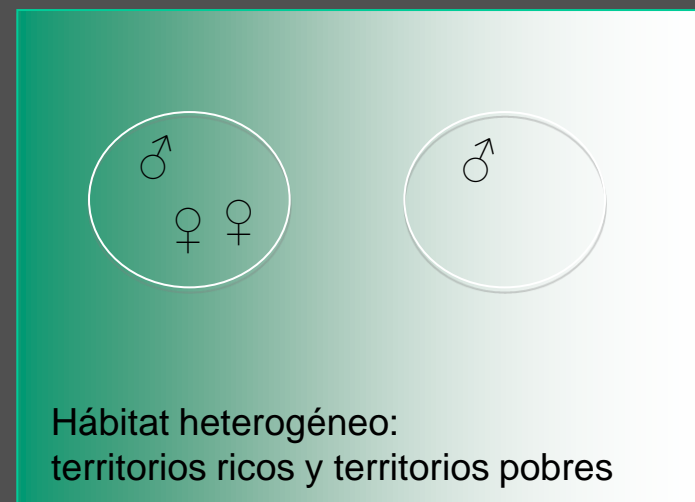
#### Distribución de recursos y poliginia

#### Supuesto de distribución heterogénea

- Hábitat heterogéneo en la distribución de los recursos.
- Habrá machos con territorios de alta calidad y machos con territorios de baja calidad.
- En esta situación una vez que los machos con los mejores territorios estén ya apareados la hembra tendrá más difícil su elección:

(1) aparearse con un macho no emparejado en un territorio pobre y disfrutar de las ventajas de la **monogamia**, o

(2) aparearse con un macho ya emparejado en un territorio rico en recursos aceptando la desventaja de repartirlo con una o más hembras (**poliginia**)

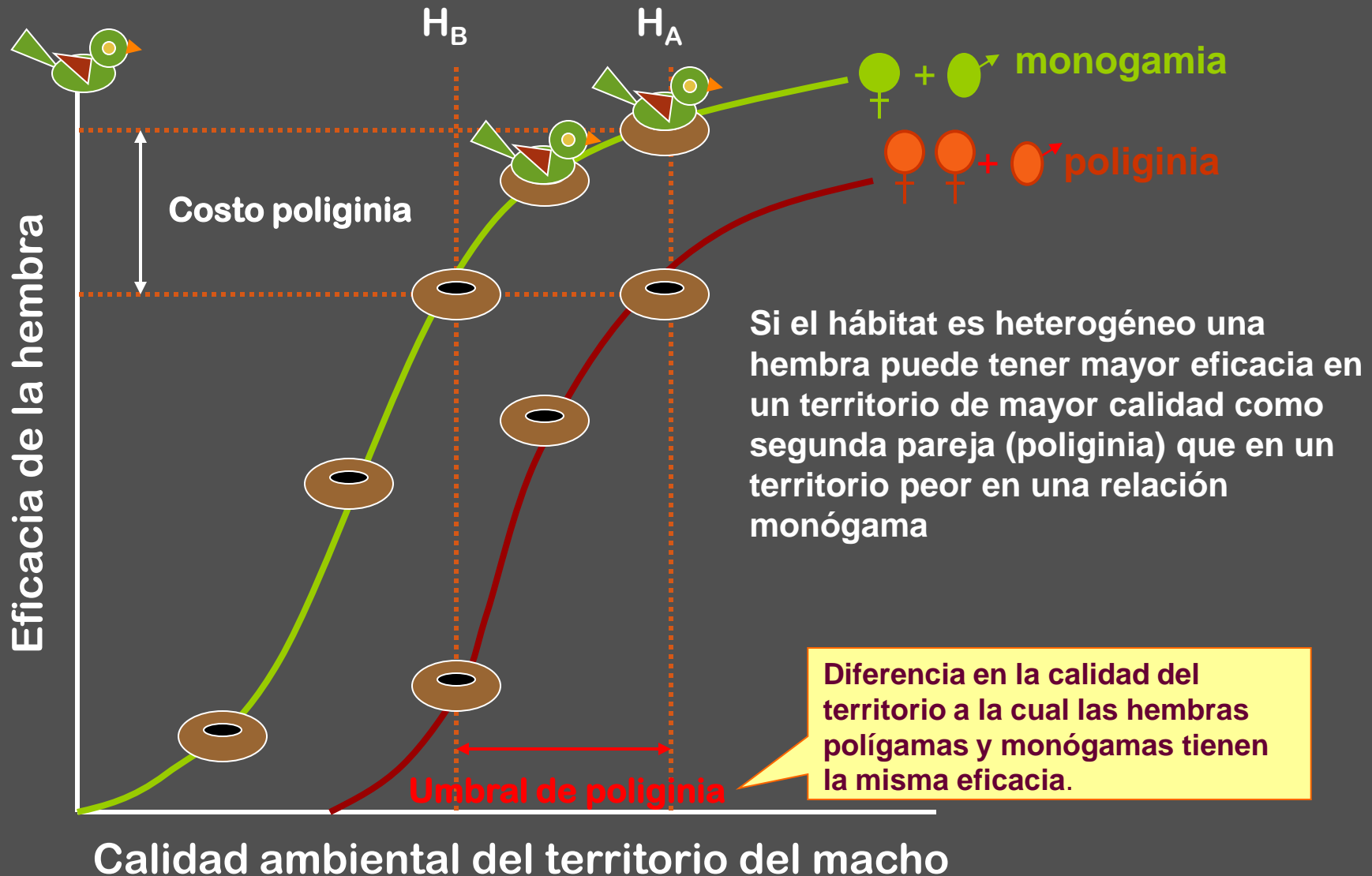




### 3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas

#### POLIGINIA

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



### 3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas

#### **POLIGINIA**

#### Predicciones del modelo del umbral de poliginia

1. La poliginia tiene un costo para las hembras, preferirán la monogamia si la calidad del territorio es la misma.
2. Las hembras elegirán la poliginia si la calidad del territorio del macho poligínico es suficientemente alta.
3. La elección del tipo de apareamiento está influenciada por la calidad del territorio.
4. La poliginia es más común en los ambientes heterogéneos (más variación en la calidad de los territorios).

### 3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas

#### POLIGINIA

#### Modelo del umbral de poliginia en el mirlo de alas rojas



En el mirlo de alas rojas (*Agelaius phoeniceus*) la calidad del territorio depende de la profundidad del agua debajo del lugar de anidamiento

Las hembras prefieren establecerse en los territorios de los machos ya apareados. La mayor calidad del territorio determina el tipo de apareamiento.

#### Diseño experimental

Territorio 1  
Alta calidad  
poliginia

Territorio 2  
Baja calidad  
monogamia

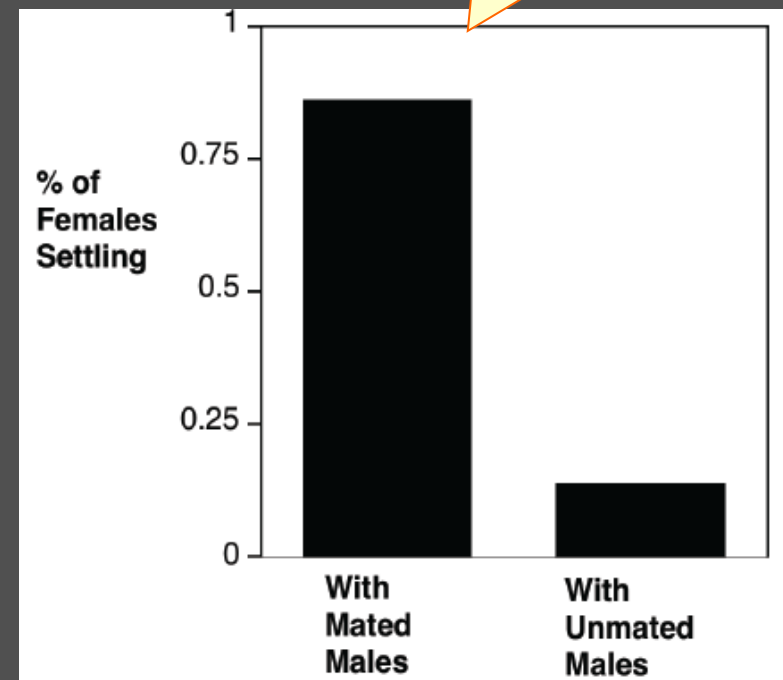
Se colocan plataformas  
artificiales de anidamiento

sobre el agua

sobre el suelo

Se capturan y eliminan  
todas las hembras  
menos una  
(macho emparejado)

Se capturan y eliminan  
todas las hembras  
(macho no emparejado)



### 3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas

#### Ejercicio

En el hábitat de un ave los territorios de los machos se ordenan de mayor a menor calidad como se indica en la tabla. Los números son la eficacia (número de pollos) que consigue cada hembra en función del tamaño del harem. Los 10 territorios están defendidos cada uno por un macho y llegan 10 hembras a establecerse. De acuerdo con la hipótesis del umbral de poliginia ¿qué tipo de sistema de apareamiento esperamos que exista? Razona tu respuesta basándote en las predicciones de dicha hipótesis.

<b><i>Territorio</i></b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>
1♂+ 1♀	8	8	7	7	6	6	4	3	2	2
1♂+ 2♀	5	5	5	5	3	3	2	2	1	1

# Tema 9. Sistemas de apareamiento

1. La reproducción sexual: cooperación y conflicto entre sexos
2. Sistemas de reproducción y sistemas de apareamiento
3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas
4. Estrategias de apareamiento
5. Modelos dinámicos de sistemas de apareamiento

## 4. Estrategias de apareamiento

¿Qué sistema de apareamiento maximiza la eficacia de cada sexo? ¿Deberían evolucionar los cuidados parentales?

El conflicto entre sexos puede evaluarse mediante modelos de la **teoría de juegos** (Maynard-Smith, 1977)

Modelo de 2 estrategias (para cada sexo):  
**cuidados parentales vs. abandono de las crías**

		♂
		♀
	<b>“Cuida”</b>	<b>“Abandona”</b>
<b>“Cuida”</b>		
<b>“Abandona”</b>		



¿Qué juego debe jugarse?

## 4. Estrategias de apareamiento

Parámetros del modelo:

$P_0$  = prob. supervivencia huevos sin cuidados

$P_1$  = prob. supervivencia huevos cuando cuida un progenitor

$P_2$  = prob. supervivencia huevos cuando cuidan dos progenitores

$p$  = prob. encontrar una nueva pareja cuando se abandona el nido

$p'$  = prob. encontrar una nueva pareja cuando se efectúan cuidados parentales

$V$  = número de huevos producidos por hembra que abandona el nido

$v$  = número de huevos producidos por hembra que cuida la puesta

Supuestos del modelo: 1)  $P_0 \leq P_1 \leq P_2$ , y 2)  $V \geq v$

Cálculo de las eficacias:

$W_{\text{♀}}$	♀ "Cuida"	♀ "Abandona"
♂ "Cuida"	$v P_2$	$V P_1$
♂ "Abandona"	$v P_1$	$V P_0$

$W_{\text{♂}}$	♀ "Cuida"	♀ "Abandona"
♂ "Cuida"	$v P_2 + v P_2 p'$	$V P_1 + V P_1 p'$
♂ "Abandona"	$v P_1 + v P_1 p$	$V P_0 + v P_0 p$

## 4. Estrategias de apareamiento

$W_{\text{♀}}$	♀ "Cuida"	♀ "Abandona"
♂ "Cuida"	$v P_2$	$V P_1$
♂ "Abandona"	$v P_1$	$V P_0$

$W_{\text{♂}}$	♀ "Cuida"	♀ "Abandona"
♂ "Cuida"	$v P_2 (1 + p')$	$V P_1 (1 + p')$
♂ "Abandona"	$v P_1 (1 + p)$	$V P_0 (1 + p)$

Condiciones para:

### Monogamia:

♀ "Cuida" si  $v P_2 > V P_1$

♂ "Cuida" si  $v P_2 (1 + p') > v P_1 (1 + p)$

### Poliandria:

♀ "Abandona" si  $V P_1 > v P_2$

♂ "Cuida" si  $V P_1 (1 + p') > V P_0 (1 + p)$

### Poliginia:

♀ "Cuida" si  $v P_1 > V P_0$

♂ "Abandona" si  $v P_1 (1 + p) > v P_2 (1 + p')$

### Promiscuidad:

♀ "Abandona" si  $V P_0 > v P_1$

♂ "Abandona" si  $V P_0 (1 + p) > V P_1 (1 + p')$



# Tema 9. Sistemas de apareamiento

1. La reproducción sexual: cooperación y conflicto entre sexos
2. Sistemas de reproducción y sistemas de apareamiento
3. Monoginia y poliginia. Hipótesis explicativas
4. Estrategias de apareamiento
5. Modelos dinámicos de sistemas de apareamiento

## 5. Modelos dinámicos de sistemas de apareamiento

<http://www.r-project.org/>

<http://cran.es.r-project.org/>

### Download and Install R

Precompiled binary distributions of the base system and contributed packages, **Windows and Mac** users most likely want one of these versions of R:

- [Download R for Linux](#)
- [Download R for \(Mac\) OS X](#)
- [Download R for Windows](#)

```
install.packages("deSolve")
```

```
library(deSolve)
```

```
install.packages("popbio")
```

```
library(popbio)
```