

EVOLUCIÓN DE LA SELECCIÓN SEXUAL EN LA NATURALEZA:

UN VISTAZO A LA
IGNORADA SELECCIÓN
SEXUAL FEMENINA

/// JOSÉ JUAN RENDÓN HERRERA¹, NANCY CLAUDIA SAAVEDRA SOTELO^{1,2}

¹Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa, Mazatlán, Sinaloa, México. C.P.:82000.

²Investigadoras e Investigadores por México, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Ciudad de México. C.P.: 03940.

RESUMEN

Desde que Darwin emprendiera su travesía en el Beagle, hace casi 200 años, y se maravillara con las múltiples estrategias de cortejo, han habido grandes avances en el estudio de la selección sexual. Estos avances han permitido abandonar, en cierta medida, la visión androcentrista de la época victoriana en la que comenzó el campo de estudio del comportamiento reproductivo. Sin embargo, hoy en día esta visión sigue teniendo influencia en las hipótesis que se formulan al respecto. Esta problemática ha sido señalada solo recientemente, por lo que, las diferentes propuestas para su resolución concurren en la urgencia de una perspectiva holística, que necesariamente debe incluir el punto de vista femenino y *queer*. En este ensayo exploramos la selección críptica femenina desde un punto de vista evolutivo, considerando mecanismos, procesos y resultados de algunos estudios que han llevado a entender la selección sexual de dos formas: como un resultado adaptativo o simplemente como resultado de una coevolución.

ABSTRACT

Since Darwin set his journey on the Beagle nearly 200 years ago, and became marveled with multiple courtship strategies, there have been great advances in the sexual selection field. These advances have permitted to quit, to some extent, the conservative vision of the Victorian era in which the study of reproductive behavior began. Nevertheless, today the androcentric vision of the past era continue to influence the hypotheses formulated in this regard. This problem has been pointed out recently, thus the different proposals for its resolution concur in the urgency for a holistic perspective, which must necessarily include the feminine and *queer* point of view. In this essay, we explore the female cryptic choice from an evolutionary point of view, considering mechanisms, processes, and results of some studies that have led the sexual selection to be understood in two ways: as an adaptive result or simply as a result of coevolution.



Palabras clave: cortejo; selección críptica femenina; preferencias; conflicto intralocus; conflicto interlocus; coevolución antagónica.

KEYWORDS: courtship, female cryptic choice, female preferences, intralocus conflict, interlocus conflict, antagonistic coevolution.

INTRODUCCIÓN

El etólogo Richard Dawkins, en su libro *El gen egoísta: las bases biológicas de nuestra conducta* (1976), invita a hacer un ejercicio reflexivo sobre a qué o quién le asignamos la categoría de macho o hembra. El debate de buenas a primeras parece de resolución sencilla; sin embargo, recuerda a la mitificada ocasión en que Platón definió al hombre como un bípedo sin plumas, para luego ser interrumpido por Diógenes quien desplumó a un pollo y lo presentó ante la academia gritando: “¡Ahí os traigo un hombre!” De la misma manera, Dawkins invita a ignorar nuestras preconcepciones sobre la biología reproductiva, revelando que el criterio para establecer esta dicotomía puede no estar a simple vista. Cotidianamente pensamos en algunos rasgos como “característicos” de un sexo, por ejemplo, podríamos reducir todo a la presencia o ausencia de un pene para diferenciar entre machos y hembras. Así, el macho sería el sexo que lo presenta y la hembra el sexo donde el órgano está ausente. Sin embargo, existen grupos de organismos donde las hembras presentan un pene o al menos una estructura similar. Tal es el caso de algunos insectos en donde las hembras poseen un órgano intromitente que cumple la función de anclarla a una cavidad del macho (Yoshizawa *et al.*, 2014). Además, es quizás conocido el caso de las hienas, donde las hembras presentan un pseudopene por donde incluso dan a luz a sus crías (Hamilton *et al.*, 1986). Para Dawkins la diferencia tampoco reside en los cromosomas sexuales, observación válida ya que actualmente se sabe de individuos con cromosomas sexuales XY que al mismo tiempo exhiben características típicas de un cuerpo femenino (Tamar-Mattis, 2006).

Entonces, si no existe una característica física perceptible para discernir entre sexos, ¿qué los diferencia? Dawkins en realidad se sirve de un criterio sencillo, pero sumamente efectivo, que además se puede aplicar tanto en plantas como en animales. El macho será cualquiera de los dos sexos que produzca una mayor cantidad de gametos a un costo energético relativamente bajo, mientras que la hembra será el sexo que invertirá más energía en la producción de gametos, los cuales serán limitados en la mayoría de los casos. Es aquí donde comienza un conflicto intersexual en donde ambos

sexos buscarán maximizar su éxito reproductivo. Debido al menor costo energético de sus gametos, los machos de cualquier especie pueden maximizar su éxito reproductivo simplemente asegurando la mayor cantidad posible de apareamientos (Bateman, 1948). Mientras que las hembras deben lidiar con el gasto energético de la gestación u ovoposición, además, en muchos casos con la crianza de la progenie. En este punto podemos visualizar una aparente desigualdad entre machos y hembras, por lo que, es aquí donde intervienen una serie de mecanismos selectivos de ambos sexos antes y después del apareamiento, como estrategia para maximizar sus éxitos reproductivos.

SELECCIÓN SEXUAL:

UNA CARRERA ARMAMENTISTA ENTRE SEXOS

La diferencia entre los gametos masculinos y femeninos recibe el nombre de anisogamia, la cual está asociada a una divergencia entre los intereses de machos y hembras (Chapman *et al.*, 2003). Esta divergencia puede asumirse como parte de un “conflicto sexual” (Parker, 1979), que típicamente se describe como una correlación antagónica de la aptitud entre los sexos, es decir circunstancias óptimas para un sexo son perjudiciales para el otro. El conflicto sexual puede ocurrir de dos formas principales: 1) conflicto *intra*locus (Fig. 1), cuando existen diferentes rasgos óptimos para un rasgo común que expresan ambos sexos; y 2) conflicto *inter*locus (Fig. 2), cuando ambos sexos tienen capacidades distintas para la reproducción, por lo que, invierten recursos de forma desproporcional (Chapman *et al.* 2003; Martjin *et al.*, 2018); estos conflictos derivan en una carrera armamentista entre los sexos (Dawkins, 1976; Parker, 1979). En esta carrera, las hembras buscarán “rasgos honestos” que les permitan evaluar la calidad de las parejas potenciales al tener una relación directa con la aptitud de los machos (Pomiankowski, 1987; Zahavi, 1977); mientras que estos últimos buscarán aparearse a toda costa, llamando la atención de las hembras mediante rasgos que no necesariamente son “honestos” (ornamentaciones que suelen ser armas para competir con otros machos, e incluso para forzar a las hembras a copular; Pradhan y Van Schaik, 2009). Dado que las hembras buscarán estos “rasgos honestos”, la primera barrera que debe de ser sorteada por los machos es la del cortejo, el momento en el que las hembras evalúan sus capacidades como pareja.

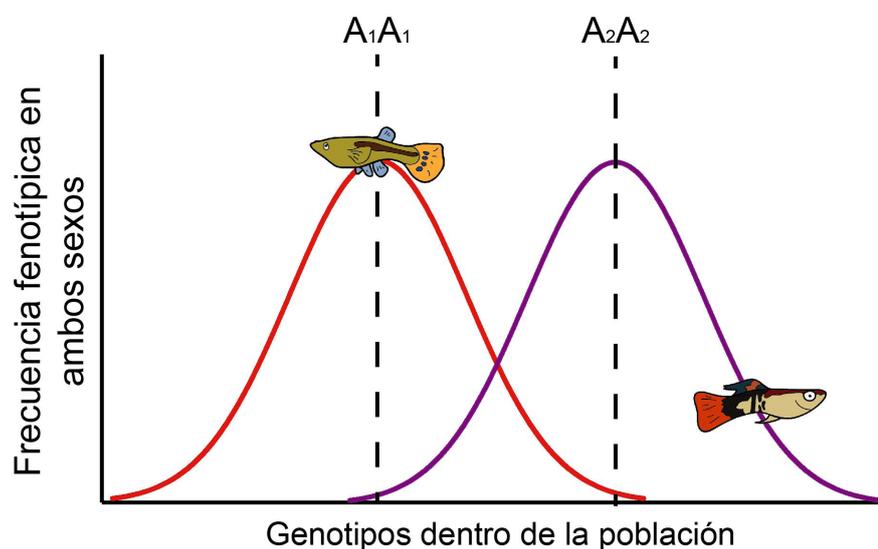


Figura 1. Esquema de un conflicto intralocus en una especie de poecílido. En el eje X se presentan los genotipos posibles en la coloración de hembra y macho. En el eje Y y ordenadas la frecuencia fenotípica del rasgo asociado con el genotipo de las hembras y machos. La curva roja representa la frecuencia para hembras y la morada para machos. En la cima de ambas curvas se representa el genotipo asociado con el óptimo fenotípico para cada sexo, obsérvese que la hembra se encuentra en su óptimo, mientras el macho se encuentra fuera de él. Modificado de Martjin *et al.* (2018).

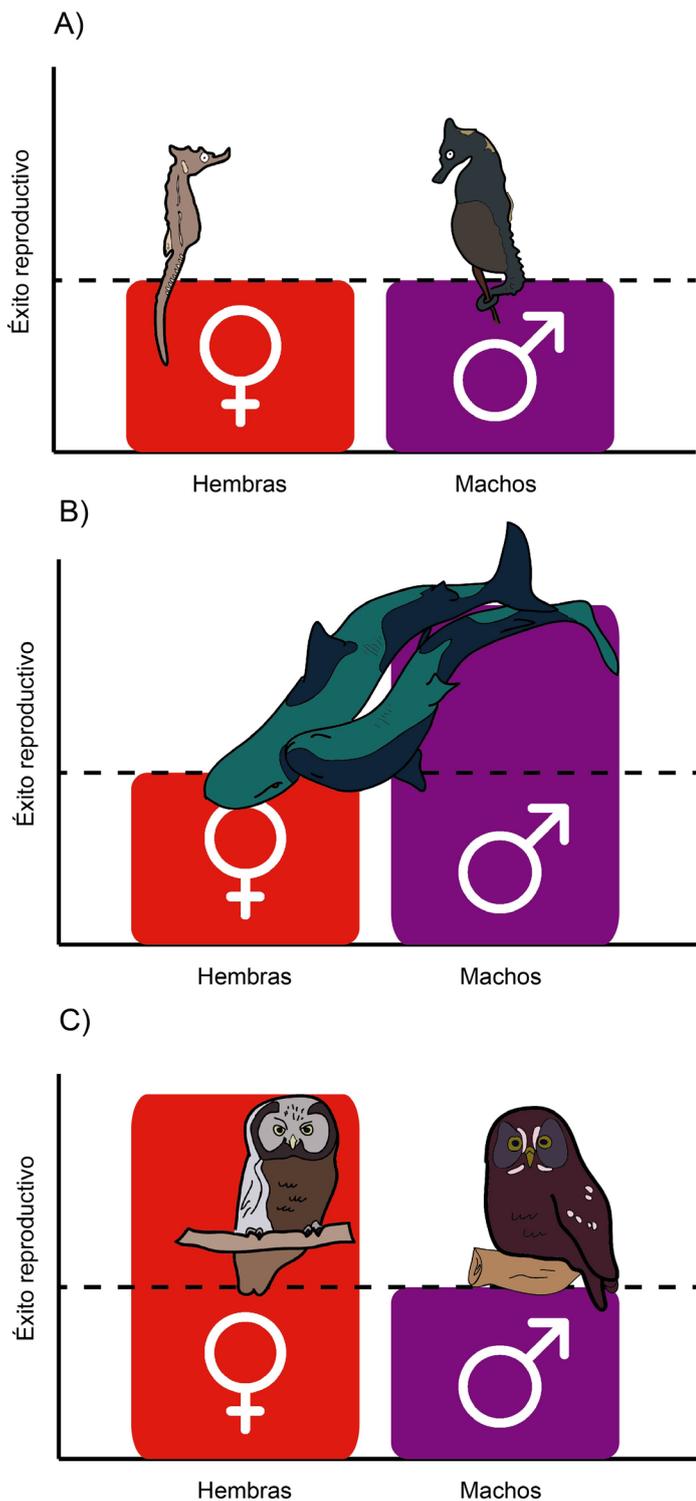


Figura 2. Esquema del conflicto interlocus en vertebrados. A) Una especie de caballito de mar, *Hippocampus whitei*, en donde el macho incuba los huevos que son depositados dentro de una estructura especializada (Stölting y Wilson, 2007). Se ha demostrado que en esta especie tanto machos como hembras se ven beneficiados de forma equitativa por un comportamiento monógamo, ya que esto deriva en un aumento en la fecundidad de ambos (Vincent, 1994). Aunado a esto, el costo energético del cuidado de las crías es llevado por el macho, mientras que el costo de la producción de gametos de la hembra es mucho mayor al del macho. Es por ello que, para efectos prácticos, el éxito reproductivo en ambos sexos es similar B) En general, el apareamiento en los elasmobranquios suele ser un proceso energéticamente costoso para las hembras, donde los machos muerden sus aletas para inducir las a copular (Byrne y Avise, 2012; DiBattista *et al.*, 2008). Aunque la SCPF permite que las crías de las hembras sean engendradas solo por los mejores candidatos (Fitzpatrick *et al.*, 2012), el costo energético en este proceso es desproporcional y es la hembra quien asume su mayor parte durante la gestación y el parto (Lyons *et al.*, 2021). C) En el caso del búho boreal, *Aegolius funereus*, las hembras abandonan el nido para aparearse con la mayor cantidad de parejas posibles, dejando a los machos al cuidado de las crías (Eldegard y Sonnerud, 2009). Por lo tanto, es el macho quien asume el costo del cuidado parental, mientras que la hembra maximiza su éxito reproductivo con la estrategia del abandono.

Para entender la idea anterior, resulta útil volver a un ejemplo propuesto por Dawkins (1976) en *La batalla de los sexos* de su obra antes mencionada. Pensemos en dos tipos de hembras y dos tipos de machos en una población; están las hembras “esquivas”, que harán pasar a los machos por un proceso de cortejo antes de la cópula, mientras que las hembras “fáciles” no lo harán. Por otra parte, pensemos en machos “fieles” que estarán dispuestos a pasar por el proceso de cortejo y cuidado de las crías, mientras que los “galanteadores” intentarán asegurar el máximo de apareamientos al menor costo, no estarán dispuestos a pasar por el proceso de cortejo. Utilizando valores hipotéticos como lo propone Dawkins, podríamos asumir que la crianza exitosa de un hijo tiene una ganancia de +15 puntos, mientras que el costo energético de la crianza es de -10 y la penalización por un cortejo prolongado es de -3.

Si consideramos una población donde solo hay machos fieles y hembras esquivas, habrá una ganancia de +15 por la crianza, una pérdida en términos energéticos derivada del cortejo de -3 y del subsecuente cuidado parental de -10; por lo tanto la ganancia neta individual de tener un hijo sería de +2. Si una hembra fácil lograra infiltrarse, esta tendría un éxito excepcional ya que no gastaría energía ni tiempo en el proceso del cortejo (0), aunque si incurriría en el gasto del cuidado parental (-10), por lo tanto, el éxito de esta hembra podría expresarse como el resultado de +5. Si este comportamiento es hereditario, dado que el puntaje es mayor, en la siguiente generación habría un exceso de hembras fáciles que tomarían provecho de los machos fieles. En este escenario, si un macho galanteador se infiltrara, podría aparearse con tantas hembras como deseara, ya que las hembras fáciles no evalúan el cortejo (0) y no incurrirían en el gasto del cuidado parental (0), por lo que su éxito podría expresarse como un +15. Finalmente, si este macho galanteador se encontrara con una hembra esquivas no habría consecuencias para ninguna de las dos partes, la hembra no cederá si no hay cortejo y el macho ni siquiera se molestará en cortejar.

Aunque el ejemplo es en realidad bastante reduccionista, permite entender cómo el cortejo es la primera estrategia a la que recurren las hembras para seleccionar a los machos. Sin embargo, en la naturaleza el comportamiento es más complejo y en algunas especies no existe un cortejo como se espera, los machos tienden a buscar el apareamiento a como dé lugar, dando como resultado cópulas coercitivas en algunas especies, por lo que las hembras no siempre logran evadir a un macho al que no consideran buen candidato para engendrar a sus crías (Smuts y Smuts, 1993). Es entonces que las hembras recurren a estrategias alternas que les permitan discernir entre machos después de las cópulas, a esto se le conoce como selección sexual críptica post-copulatoria (Firman *et al.*, 2017).

SELECCIÓN SEXUAL CRÍPTICA FEMENINA:

LA SELECCIÓN SEXUAL FEMENINA IGNORADA

Si el macho logra sortear la barrera del cortejo, a pesar de no ser el mejor candidato de acuerdo con los criterios de la hembra, como sucede en los apareamientos

coercitivos, la hembra aún puede recurrir a toda una gama de mecanismos fisiológicos que tienen lugar en el aparato reproductor después del apareamiento (Firman *et al.* 2017), estos procesos reciben el nombre de Selección Críptica Post-Copulatoria Femenina (SCPF; Thornhill, 1983). Para entender mejor la SCPF, primero hay que considerar que los beneficios a los que accedería una hembra mediante estos mecanismos son exclusivamente una forma de maximizar la aptitud de su progenie, en otras palabras, beneficios genéticos (Firman *et al.* 2017). Lo anterior se ha condensado en algunas hipótesis como la denominada *hipótesis de los genes buenos*, la cual propone que las hembras se aparean con varios machos para asegurar la fertilización de sus huevos con los mejores candidatos, en términos de calidad genética (Yasui, 1997). Este escenario implica que las hembras realizan una selección de gametos mediante estrategias fisiológicas que ocurren en el aparato reproductor, por ejemplo, mediante la aceptación o eyección del esperma (Firman *et al.* 2017). En el gallo doméstico se ha observado que las hembras tienen la capacidad de eyectar el esperma de los machos de menor jerarquía social (Dean *et al.* 2011; Pizzari y Birkhead, 2000). Así como en algunos primates, el grado de aceptabilidad del esperma está asociado con el orgasmo femenino, en el caso del macaco japonés, se ha observado que las hembras presentan más orgasmos cuando se aparean con machos socialmente dominantes (Troisi y Carosi, 1998). En aves, en algunas gaviotas se ha observado que las hembras pueden eyectar el esperma "viejo" almacenado dentro del aparato reproductor como una medida preventiva ante cualquier efecto negativo para la progenie (Wagner *et al.* 2004).

Si a pesar de esto, el esperma de los machos "indeseables" escapa la eyección y otros mecanismos de incapacitación, aún puede pasar por un proceso de mezcla y estratificación con el esperma de otros machos y deberá competir con el esperma almacenado para evitar su desplazamiento (Firman *et al.* 2017). Además, se ha observado que la complejidad en la morfología del aparato reproductor femenino y/o de estructuras especializadas en el almacenamiento de esperma, podría influenciar el grado en que el esperma se almacena o se utiliza (Eberhard, 1996; Firman *et al.* 2017). Por ejemplo, la mosca de la fruta presenta una presión selectiva sobre la longitud del esperma, ya que los espermatozoides largos se almacenan mejor en los receptáculos de las hembras que suelen ser igualmente largos (Miller y Pitnick, 2002).

Estas estrategias femeninas promueven respuestas por parte de los machos, las cuales permiten cruzar estas barreras post-copulatorias. Complementando esta última idea surge la *hipótesis del esperma sexi*, la cual propone que los machos que son exitosos en una competencia espermática engendran crías que heredan esa misma calidad de competencia (Curtsinger, 1991). Esta competencia espermática se ha observado en la presencia de ciertos complejos de proteínas en el fluido seminal, los cuales les darían la posibilidad de sobrevivir al ambiente adverso que supondría el aparato reproductor femenino (Hamlett, 1999). Una vez almacenado el esperma existen factores que influyen

su eficiencia en la fertilización, como es su capacidad de nado, en la cual las hembras pueden incidir para sesgar la fertilización mediante fluidos reproductivos que modulan el nado del esperma (Firman *et al.* 2017). Por ejemplo, se ha demostrado una quimiotaxis diferencial del esperma en una especie de mejillón, en la cual los quimio-atractores en el fluido asociado a los huevos tienen un efecto sobre la migración del esperma de ciertos machos (Oliver y Evans, 2014). Además, hay secreciones del aparato reproductor femenino que pueden provocar una activación diferencial del esperma, sobre todo en especies donde el esperma debe de pasar por algunas transformaciones para lograr la fertilización (Firman *et al.* 2017); como ocurre en algunas especies de arañas, donde la estructura especializada en el almacenamiento de esperma secreta sustancias que lo liberan de sus cápsulas, lo que permite activar de manera selectiva el esperma de diferentes machos (Herberstein *et al.* 2011).

Cabe mencionar que ambas hipótesis no son mutuamente excluyentes, de hecho, son procesos que forzosamente ocurren en conjunto. Precisamente es esta sinergia entre ambos procesos (competencia espermática y SCPF) lo que dificulta el estudio de la selección sexual, por lo que durante varios años fue adjudicada solo a los machos. Se proponen dos directrices principales para demostrar que en realidad existe una selección de las hembras sobre el esperma de los machos: 1) debe de identificarse un rasgo o comportamiento femenino que afecte la utilización del esperma o, 2) debe demostrarse que la respuesta femenina favorece o desfavorece el esperma de ciertos machos con base en su genotipo o fenotipo (Firman *et al.* 2017). Las dos directrices parecen obvias, sin embargo, la dificultad para formular diseños experimentales que evalúen estos procesos y una visión reduccionista han obstaculizado el avance en los estudios de la SCPF (Lyons *et al.* 2021).

Aunado a la dificultad de formular experimentos que evalúen la SCPF, surge la discusión respecto a si las estrategias de SCPF son resultado de un proceso adaptativo en lugar de ser azarosas. Hasta el momento parece lógico pensar que son un proceso adaptativo, después de todo, las hembras buscan maximizar su éxito reproductivo utilizando diversas estrategias que sesguen la paternidad de los machos. El problema con esta idea de adaptación, por más lógica que parezca, es que lleva a la conclusión errónea, donde se asume que las hembras de alguna forma son conscientes de la ocurrencia de estos procesos. Al respecto, recientemente Rosenthal y Ryan (2022) han abordado esta discusión, proponen que es poco probable que sea un resultado de adaptación, ya que las hembras no van sobre los beneficios de aparearse con un tipo de macho particular, sino que ellas atienden señales que sencillamente estimulan sus órganos periféricos, como podrían hacerlo los colores, sonidos o hedores llamativos. De acuerdo con esta controversia, para explicar la SCPF existen dos ideas: 1) la SCPF es adaptativa y ha evolucionado específicamente debido a los beneficios que conlleva el controlar la utilización del esperma o, 2) la SCPF no es adaptativa, es un efecto secundario de otros rasgos adaptativos de los que se sirven las hembras para seleccionar pareja (Firman *et al.* 2017).

Recientemente se ha señalado la necesidad de abordar los estudios de comportamiento reproductivo con un enfoque holístico (Lyons *et al.* 2021). Es posible que esta perspectiva se alcance mediante la síntesis, al menos en parte, de las ideas 1) y 2) planteadas en el párrafo anterior; es decir, un rasgo puede ser adaptativo para un fin diferente a la SCPF, pero este rasgo puede generar un subproducto que pueda favorecer la SCPF. Valdría la pena redondear esta idea con un ejemplo: en el aparato reproductor de algunas especies de elasmobranquios usualmente se encuentra diferenciada una estructura denominada glándula oviducal (Hamlett y Koob, 1999). En esta estructura ocurre la fertilización de los ovocitos de la hembra (Hamlett *et al.* 2002) y dependiendo de su complejidad, permite el almacenamiento de esperma durante un periodo de tiempo determinado (Conrath y Musick, 2002; Pratt, 1993). Además de almacenar esperma, se ha propuesto que esta estructura posiblemente les permita a las hembras “seleccionarlo”, dándoles la oportunidad de elegir a aquellos machos de mejor calidad para engendrar a sus crías (Dutilloy y Dunn, 2020, Tárula-Marín y Saavedra-Sotelo, 2021). En este sentido, la utilización no azarosa del esperma sería un subproducto de otro rasgo adaptativo, el almacenamiento en sí, ya que la hembra no elige de forma consciente a los machos con los que se aparea. El resultado de este proceso es un sesgo en el éxito reproductivo masculino observado en varias especies (Lyons *et al.*, 2021). Como evidencia de esto, diversos estudios reportan paternidad múltiple en camadas de varias especies de tiburones y rayas, en donde existe un

macho que domina la paternidad de los embriones, tal es el caso del tiburón marrón *Mustelus henlei* (Fig. 3; Rendón-Herrera *et al.*, 2022).

Aun cuando podría haber varios rasgos similares al mencionado en el párrafo anterior, el estudio sobre la SCPF suele ser un campo dominado por hombres intentando explicar el comportamiento reproductivo femenino (Lyons *et al.*, 2021). Esto inadvertidamente ha imprimido una serie de preconcepciones y sesgos ideológicos que dificultan el avance en este campo, llevándonos a explicaciones donde el macho es el protagonista y la hembra juega un papel secundario y pasivo (Firman *et al.* 2017; Lyons *et al.* 2021; Rosenthal y Ryan, 2022). Para entender este sesgo es necesario remontarnos a la historia del estudio de la selección sexual, específicamente al estudio de las “preferencias”.

DARWIN Y LA SELECCIÓN SEXUAL: NATURALISTA PRODUCTO DE SU TIEMPO

El estudio de la selección sexual definitivamente comenzó con Darwin hace casi 200 años, en su famosa travesía a lo largo del hemisferio sur a bordo del *Beagle*. Durante su viaje notó las diferencias entre machos y hembras de varias especies de aves; principalmente que los machos cortejaban a las hembras con diversos rituales en donde el canto y la coloración del plumaje juegan un papel fundamental, a estos rasgos los

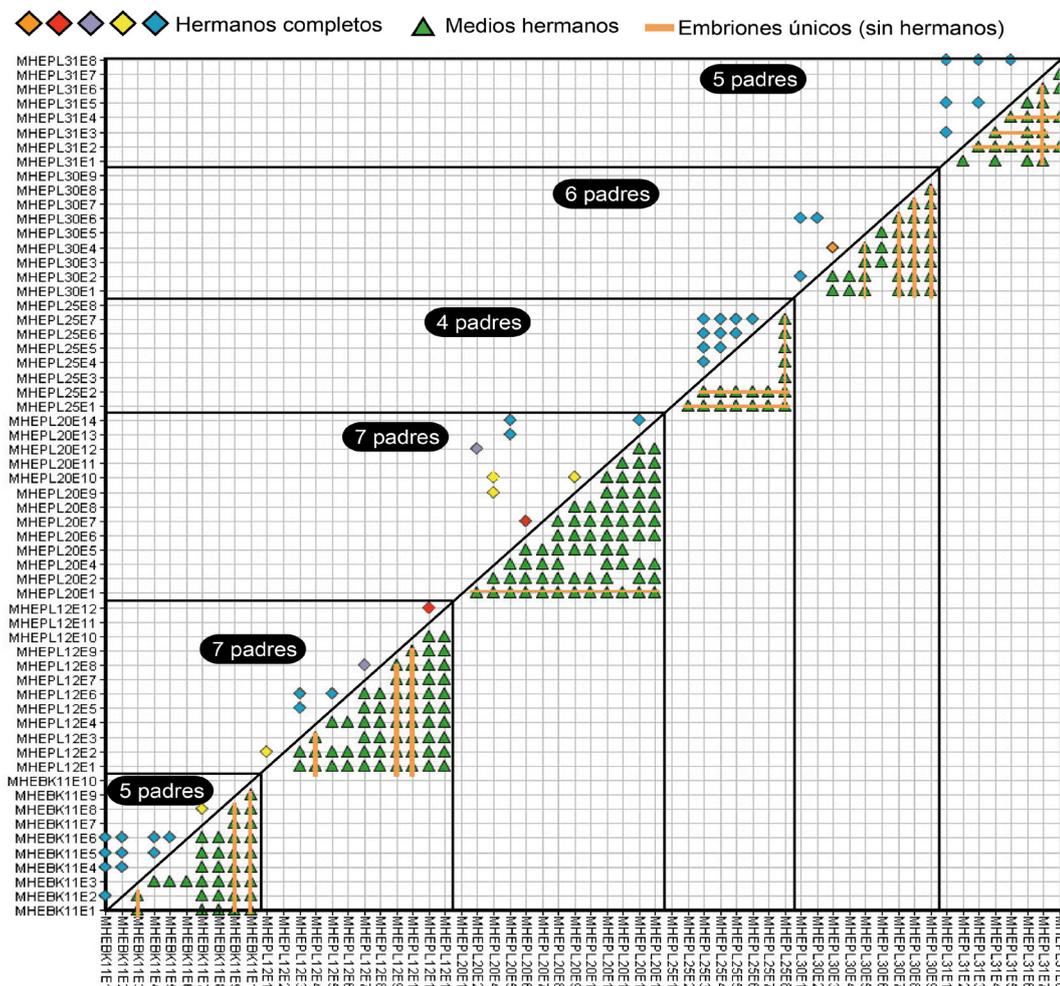


Figura 3. Relaciones de hermandad entre embriones del cazón pardo, *Mustelus henlei*, en el Golfo de California, México (Rendón-Herrera *et al.* 2022). En ambos ejes de la gráfica se muestran las claves de identificación de cada uno de los embriones correspondientes a seis camadas. Los rombos del mismo color por encima de la diagonal representan hermanos completos del mismo padre. Triángulos debajo de la diagonal representan medios hermanos de padre. Líneas anaranjadas representan embriones como hijos únicos de padre. Las líneas negras separan las camadas de cada hembra. Por ejemplo, obsérvese que el embrión MHEBK11-E7 es hermano completo de MHEBK11-E8, esta relación de parentesco está representada por un rombo de color amarillo. Por otra parte, ambos embriones son medios hermanos de MHEBK11-E1, MHEBK11-E2, MHEBK11-E4, MHEBK11-E5 y MHEBK11-E6, relación de parentesco que está señalada por los triángulos verdes. Aunado a esto, los embriones MHEBK11-E3, MHEBK11-E9 y MHEBK11-E10 son hijos únicos de un padre diferente, y a su vez medios hermanos entre sí y del resto de los embriones que componen la camada, relación representada por los triángulos verdes cubiertos por una línea naranja.

denominó “ornamentaciones” (Harel, 2001; Rosenthal y Ryan, 2022). Estas ornamentaciones llamaron tanto su atención que al proponer la Selección Natural como principal mecanismo evolutivo, en *El origen de las especies*, tuvo que hacer una excepción al intentar explicar la herencia de estos rasgos; después de todo un plumaje y un canto llamativos podrían afectar la capacidad de supervivencia de los machos, volviéndolos vulnerables ante los depredadores, por lo que suelen considerarse rasgos “maladaptativos” (Harel, 2001; Kirkpatrick, 1987). El naturalista entonces acuñó el término “Selección Sexual”, el cual juega un papel complementario al de la Selección Natural, ya que podría garantizar mayores oportunidades de apareamiento de un macho, bajo el costo de ser susceptible a la depredación (Cade, 1975; Ryan, 1985).

Una década después, Darwin publicó su obra el *Origen del hombre y la selección en relación al sexo*, en donde sostendría que la Selección Sexual es un mecanismo aún más importante que la Selección Natural para el proceso evolutivo. Básicamente, las hembras eligen a los machos de acuerdo a sus ornamentaciones, dándole a esta elección un “sentido de la belleza” (Harel, 2001). En su momento, estas ideas abrieron un debate; sin embargo, actualmente sabemos que la Selección Sexual se basa en la coevolución de las preferencias sobre los rasgos que podrían predecir algún tipo de beneficio para la descendencia (Rosenthal y Ryan, 2022).

El contexto histórico en el que Darwin desarrolló su vida y obra, nos muestra que su visión respecto a la selección sexual pudo ser sesgada, habiendo vivido en la Inglaterra victoriana no es difícil entender el por qué sus ideas estaban impregnadas de un androcentrismo característico de la época (Rosenthal y Ryan 2022). Es precisamente su entorno el que moldeó sus ideas, llevándolo a usar diversos eufemismos para explicar el proceso reproductivo; un clásico ejemplo fue el proceso reproductivo de las mariposas que, en palabras de Darwin, culmina en una romántica “ceremonia de matrimonio”. Esta forma conservadora de pensar hizo que Darwin ignorara comportamientos reproductivos como el sexo oral en los murciélagos y la aparente homosexualidad en las hembras del macaco japonés (Rosenthal y Ryan, 2022; Vasey, 1996).

A pesar de todo, la visión de Darwin sobre la selección sexual no necesariamente definía a las hembras como pasivas en el proceso de reproducción, en cuyo caso eran las hembras quienes separaban a los machos entre aptos y no aptos para este proceso; sin embargo, este papel activo de las hembras en el proceso de Selección Sexual parecía no aplicar a la especie humana, idea por supuesto influenciada en la noción general del valor de la mujer en la sociedad victoriana (Rosenthal y Ryan, 2022). La Selección Sexual de Darwin ocasionó un conflicto entre los naturalistas de su época y en el propio Darwin, dando como resultado diversas críticas a sus ideas en tres puntos principales: 1) ¿realmente es posible que las mujeres elijan a los hombres? Considerando que “es más probable que una mujer esconda una deformidad” (Darwin, 1871) y tomando en cuenta que son el género con más “ornamentaciones”

en cualquier cultura. 2) Aceptar que los hombres compiten por mujeres, sería aceptar que son igual de salvajes que el resto de los animales y, 3) ¿es posible que los hombres (seres que anteponen la lógica ante las emociones) sean seleccionados por las mujeres (seres enteramente emocionales)? (Harel, 2001). Estas críticas y posturas en contra de las ideas básicas de Darwin fueron las que aletargaron los avances en estudios sobre la Selección Sexual.

LAS PREFERENCIAS FEMENINAS:

¿LA SELECCIÓN SEXUAL TIENE UNA SIGNIFICANCIA ADAPTATIVA O SOLO ES EL RESULTADO DE PREFERENCIAS?

Poco más de 100 años después de que Darwin publicara el *Origen del hombre y la selección en relación al sexo*, la Selección Sexual seguía siendo un tema de controversia en la biología evolutiva. Hasta el momento, una gran cantidad de estudios realizados, principalmente en aves, habían generalizado la noción de que los sistemas de apareamiento variaban en función del espacio y de los recursos disponibles (Emlen y Oring, 1977; Kirkpatrick, 1987). Esta conclusión llevó a todo un grupo de investigadores afines a la llamada *escuela de los genes buenos*, a considerar que, si las hembras suelen preferir a los machos que proporcionan “regalos nupciales” en la forma de algún recurso valioso, era posible que además eligieran a los machos con los genotipos “mejor adaptados” a su ambiente; en contraparte, la *escuela no adaptativa* consideraba que las hembras no necesariamente prefieren a los machos “mejor adaptados” y, que los rasgos que podrían “volver atractivos” a los machos, también podrían volverlos vulnerables ante depredadores (Kirkpatrick, 1987).

Aunque podrían formarse buenos argumentos a favor o en contra de las propuestas de ambas escuelas, en esta discusión la palabra clave es “preferencia”, básicamente, aquello que lleva a las hembras a seleccionar a un macho sobre otro. Para entender cómo funcionan las preferencias, hay que entender cómo surgen los rasgos masculinos que son sujetos a estas selecciones. Abandonando la visión androcentrista, un enfoque interesante ha sido propuesto recientemente, el cual incita a olvidar nuestra noción humana de la belleza, un sesgo ideológico importante que ha impedido el avance del estudio de la Selección Sexual desde que éste surgió. Este enfoque sugiere abordar la controversia sobre el origen y función de las características que son preferidas por las hembras desde la teoría de la comunicación (Lehrman, 1965).

Simplificando esta idea, las hembras tenderán a elegir las “señales” que sean más estimulantes y más fáciles de detectar (Andersson, 1994; Ryan y Keddy-Hector, 1992). La “preferencia” por una clase de “señales” probablemente tiene poco que ver con la aptitud de los machos, en su lugar está relacionada con la capacidad de los machos para captar la atención de las hembras y mantenerla por un periodo de tiempo prolongado (Rosenthal y Ryan, 2022). Por ejemplo, no es que el llamado de las ranas, los grillos o el canto de las aves sean una invitación a copular. Por su puesto,

es la intención del macho, pero para las hembras son simplemente señales que resultan llamativas y que estimulan sus sentidos de la misma forma en que lo harían otros componentes de su ambiente. En cuyo caso, el macho explota la receptividad de la hembra hacia otras señales igualmente llamativas, pero que no necesariamente incitan al apareamiento, como por ejemplo las señales de alerta, tratando de detectar las preferencias de la hembra ante dichas señales (Wiley, 2015).

Conociendo lo anterior, podríamos preguntarnos, ¿tanto las “señales” como las “preferencias” juegan un papel importante para el éxito reproductivo?, esto nos ayudaría a entender si la SCPF tiene una significancia adaptativa. Al respecto existe una amplia discusión, hasta hace algunos años la idea más aceptada es que, si las hembras tienen la capacidad de hacer una selección no azarosa del esperma dentro del tracto reproductivo, entonces lo más lógico es que la SCPF si tiene una significancia adaptativa (Firman *et al.* 2017). Sin embargo, parece necesario recordar que la evolución no tiene un propósito, las hembras no seleccionan a las “mejores parejas” de forma consciente, a pesar de lo complejo que son los mecanismos de selección críptica, por lo tanto no debería de reducirse todo a un proceso de coevolución antagónica, ni tampoco descartar la posibilidad de que en la SCPF participen rasgos que no necesariamente estaban destinados a la elección de un padre potencial (Rosenthal y Ryan, 2022).

Hasta el momento, pareciera que la pregunta central de este apartado no tiene una respuesta concreta, aunque hay evidencia para argumentar que la SCPF tiene una significancia adaptativa, ya que les permite a las hembras generar estrategias para evitar procrear descendencia con machos subóptimos. Por otra parte, la teoría de la comunicación provee de una perspectiva que había sido ignorada desde comienzos de este debate. Quizás, sería recomendable que en estudios futuros se consideraran ambas perspectivas para ampliar nuestro entendimiento de estos procesos.

CONSIDERACIONES FINALES:

DESENREDANDO EL NUDO GORDIANO DE LA SELECCIÓN SEXUAL

El estudio de la selección sexual pasó por un cambio notorio entrada la década de los 70's, donde mujeres y personas *queer*¹ se posicionaron al frente de este campo con sus investigaciones (Rosenthal y Ryan 2022). Posterior a esa década, finalmente los estudios comenzaron a abordar preconcepciones y sesgos de la opinión pública sobre la sexualidad, tema considerado tabú hasta entonces (Ganna *et al.* 2019). Los movimientos feministas y la creciente revolución sexual permitieron aminorar el androcentrismo que plagaba el estudio de estos procesos desde los tiempos de Darwin, para que, en lugar de maravillarnos por la

belleza de los machos, nos preguntemos ¿qué es lo que los hace bellos? (Rosenthal y Ryan, 2022).

Como se discutió anteriormente, es necesario realizar estudios del comportamiento reproductivo que consideren todas las vertientes que pueden estar involucradas en la Selección Sexual. Para que esto sea posible, es necesario diseñar estrategias de muestreo y experimentos *ad hoc* para probar hipótesis formuladas adecuadamente. Lo más probable es que un solo estudio no podrá abordar todas las incógnitas; sin embargo, puede ser la punta de lanza que nos permita ir desenredando esta discusión, o esperar a que los nuevos avances en la ciencia lleguen como Alejandro Magno a cortar el *Nudo Gordiano*².

Aunado a lo anterior, es necesario que nuestras investigaciones dejen de lado la visión androcentrista, además de recomendar tener diferentes visiones dentro del tema, para tener una perspectiva menos sesgada y, evitar que nuestras preconcepciones culturales interfieran con nuestras discusiones sobre los hallazgos científicos en el tema.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos ampliamente a las instituciones que han financiado parte de las investigaciones realizadas en el Laboratorio de Ecología Molecular y Evolución (LECME), las cuales nos llevaron a la búsqueda y comprensión del tema (PROFAPI2014 No. 194; CONACyT No. 248076; PROFAPI2022 No. A2_004). El primer autor (JJRH) es becario CONACyT (No. 1154384) y estudiante de maestría del posgrado en Recursos Acuáticos de la Facultad de Ciencias del Mar (FACIMAR), de la Universidad Autónoma de Sinaloa (UAS). JJRH estudia los efectos de los procesos crípticos poscopulatorios de las hembras en la paternidad múltiple de especies de tiburones. La segunda autora (NCSS) es profesora-investigadora de FACIMAR-UAS a través del programa “Investigadoras e Investigadores por México” de CONAHCYT (Proyecto No. 2137). NCSS es encargada del LECME de la FACIMAR-UAS y ha sido líder de los proyectos mencionados; además es una de las fundadoras de la Red Mexicana de Biología Evolutiva (ReMBE).

² La leyenda del nudo gordiano dice que en la ciudad de Gordión, en la actual Turquía, el rey Gordias en agradecimiento por ser coronado ofreció su carreta al dios Zeus, la cual estaba atada a una de las columnas del templo con una cuerda anudada de una manera enrevesada. En el nudo no se lograban ver las puntas o cabos de la cuerda, por lo que era muy difícil desenredarlo. El oráculo de la ciudad pronosticó que quien desenredara el nudo sería el dueño de todo Oriente. Cuatro siglos después, Alejandro Magno, en plena guerra de expansión hacia Oriente, pasó por Gordión en donde lo desafiaron a resolver el nudo. Alejandro lo intentó y no pudo resolverlo, consciente del peligro que se avecinaba sacó su espada y lo cortó de tajo diciendo: “*es lo mismo cortarlo que desatarlo*”.

¹ Teoría *Queer* es la elaboración teórica de la disidencia sexual y la deconstrucción de las identidades estigmatizadas, que a través de la resignificación del insulto consigue reafirmar que la opción sexual distinta es un derecho humano” (Fonseca-Hernández y Quintero-Soto, 2009).



LITERATURA CITADA

- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Nueva Jersey, 621 pp.
- Bateman, A. J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*. 2(3): 349–368. <https://doi.org/10.1038/hdy.1948.21>
- Byrne, R. J. y J. C. Avise. 2012. Genetic mating system of the brown smoothhound shark (*Mustelus henlei*), including a literature review of multiple paternity in other elasmobranch species. *Marine biology*. 159(4): 749–756. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1851-z>
- Cade, W. H. 1975. Acoustically Orienting Parasitoids: Fly Phonotaxis to Cricket Song. *Science*. 190(4221): 1312–1313.
- Chapman, T., G. Arnqvist, J. Bangham, L. Rowe. 2003. Sexual conflict. *Trends in ecology and evolution*. 18(1): 41–47. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.03.052>
- Conrath, C. L., y J. A. Musick. 2002. Reproductive biology of the smooth dogfish, *Mustelus canis*, in the northwest Atlantic Ocean. *Environmental biology of fishes*. 64(4): 367–377. <https://doi.org/10.1023/A:1016117415855>
- Curtsinger, J. W. 1991. Sperm competition and the evolution of multiple mating. *American naturalist*. 138(1): 93–102. <https://doi.org/10.1086/285206>
- Darwin, C. 1871. *El descenso del hombre y la selección en relación con el sexo*. Editorial La Catarata, Barcelona, 512 pp.
- Dawkins, R. 1976. *La Batalla de los sexos*. Pp. 186–224. En: Dawkins, R. (Ed.). *El gen egoísta: Las bases biológicas de nuestra conducta*. Barcelona, España, 345pp.
- Dean, R., S. Nakagawa, T. Pizzari. 2011. The risk and intensity of sperm ejection in female birds. *American naturalist*. 178(3): 343–354. <https://doi.org/10.1086/661244>
- DiBattista, J. D., K. A. Feldheim, X. Thibert-Plante, S. H. Gruber, A. P. Hendry. 2008. A genetic assessment of polyandry and breeding-site fidelity in lemon sharks. *Molecular ecology*. 17(14): 3337–3351. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03833.x>
- Dutilloy, A. y M. R. Dunn. 2020. Observations of sperm storage in some deep-sea elasmobranchs. *Deep-sea research part I: oceanographic research papers*. 166, 103405. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2020.103405>
- Eberhard, W. G. 1996. *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton University Press, Nueva Jersey, 472 pp.
- Eldegard, K. y G. A. Sonnerud. 2009. Female offspring desertion and male-only care increase with natural and experimental increase in food abundance. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*. 276(1662): 1713–1721. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1775>
- Emlen, S. T. y L. W. Oring. 1977. Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems. *Science*. 197(4300): 215–233.
- Firman, R. C., C. Gasparini, M. K. Manier, T. Pizzari. 2017. Post-mating Female Control: 20 Years of Cryptic Female Choice. *Trends in ecology and evolution*. 32(5): 368–382. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.02.010>
- Fitzpatrick, J. L., R. M. Kempster, T. S. Daly-Engel, S. P. Collin, J. P. Evans. 2012. Assessing the potential for post-copulatory sexual selection in elasmobranchs. *Journal of fish biology*. 80(5): 1141–1158. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03256.x>
- Fonseca-Hernández, C. y M. Quintero-Soto. 2009. La Teoría Queer: la de-construcción de las sexualidades periféricas. *Sociológica*. 24(69): 43–60. <http://europa.sim.ucm.es/compludoc/AA?articuloid=743373>
- Ganna, A., K. J. H. Verweij, M. G. Nivard, R. Maier, R. Wedow, A. S. Busch, A. Abdellaoui, S. Guo, J. Fah Sathirapongsasuti, 23andMe Research Team, P. Lichtenstein, S. Lundström, N. Långström, A. Auton, K. M. Harris, G. W. Beecham, E. R. Martin, A. R. Sanders, J. R. B. Perry, B. M. Neale, B. P. Zietsch. 2019. Large-scale GWAS reveals insights into the genetic architecture of same-sex sexual behavior. *Science*. 365(6456): 1–8. <https://doi.org/10.1126/science.aat7693>
- Hamilton, W. J., R. L. Tilson, L. G. Frank. 1986. Sexual Monomorphism in Spotted Hyenas, *Crocuta crocuta*. *Ethology*. 71(1): 63–73.
- Hamlett, W. C. 1999. Male reproductive system. Pp. 444–470. En: Hamlett, W. C. (Ed.). *Sharks, Skates, and Rays: The Biology of Elasmobranch Fishes*. Baltimore, Estados Unidos, 528 pp.
- Hamlett, W. C. y T. J. Koob. 1999. Female reproductive system. Pp. 398–443. En: Hamlett, W. C. (Ed.). *Sharks, Skates, and Rays: The Biology of Elasmobranch Fishes*. Baltimore, Estados Unidos, 528 pp.
- Hamlett, W. C., J. A. Musick, C. K. Hysell, D. M. Sever. 2002. Uterine epithelial-sperm interaction, endometrial cycle and sperm storage in the terminal zone of the oviducal gland in the placental smoothhound, *Mustelus canis*. *Journal of experimental zoology*. 292(2): 129–144. <https://doi.org/10.1002/jez.1149>
- Harel, K. 2001. When Darwin flopped: The rejection of sexual selection. *Sexuality and culture*. 5(4): 29–42. <https://doi.org/10.1007/s12119-001-1001-8>
- Herberstein, M. E., J. M. Schneider, G. Uhl, P. Michalik. 2011. Sperm dynamics in spiders. *Behavioral ecology*. 22(4): 692–695. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr053>

- Kirkpatrick, M. 1987. Sexual Selection by Female Choice in Polygynous Animals. *Annual review of ecology and systematics*. 18: 43–70.
- Lehrman, D.S. 1965. Interaction between internal and external environments in the regulation of the reproductive cycle of the ring dove. Pp. 355–380. En: Beach, F.A. (Ed.). *Sex and behavior*. Nueva York, Estados Unidos, 592 pp.
- Lyons, K., D. Kacev, C. G. Mull. 2021. An inconvenient tooth: Evaluating female choice in multiple paternity using an evolutionarily and ecologically important vertebrate clade. *Molecular ecology*. 30(7): 1574–1593. <https://doi.org/10.1111/mec.15844>
- Martjin, A. S., I. Pen, L. W. Beukeboom, J. C. Billeter. 2018. Making sense of intralocus and interlocus sexual conflict. *Ecology and evolution*. 8(24): 13035–13050. <https://doi.org/10.1002/ece3.4629>
- Miller, G. T. y S. Pitnick. 2002. Sperm-female coevolution in *Drosophila*. *Science*. 298(5596): 1230–1233. <https://doi.org/10.1126/science.1076968>
- Oliver, M y J. P. Evans. 2014. Chemically moderated gamete preferences predict offspring fitness in a broadcast spawning invertebrate. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*. 281(1784): 1–8. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0148>
- Parker, G. A. 1979. Sexual selection and sexual conflict. Pp. 123–166. En: Blum, M. S. & N. A. Blum (Eds.). *Sexual selection and reproductive competition in insects*. Boston, Estados Unidos, 476 pp.
- Pizzari, T. y T. R. Birkhead. 2000. Female feral fowl eject sperm of subdominant males. *Nature*. 405(6788): 787–789. <https://doi.org/10.1038/35015558>
- Pomiankowski, A. (1987). Sexual selection: the handicap principle does work - sometimes. *Proceedings of the royal society of London - biological sciences*. 230(1262): 123–145. <https://doi.org/10.1098/rspb.1987.0038>
- Pradhan, G. R. y C. P. Van Schaik. 2009. Why do females find ornaments attractive? The coercion-avoidance hypothesis. *Biological journal of the Linnean society*. 96(2): 372–382. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01131.x>
- Pratt, H. L. (1993). The storage of spermatozoa in the oviducal glands of western North Atlantic sharks. *Environmental biology of fishes*. 38(1–3): 139–149. <https://doi.org/10.1007/BF00842910>
- Rendón-Herrera, J. J., J. C. Pérez-Jiménez, N. C. Saavedra-Sotelo. 2022. Regional variation in multiple paternity in the brown smooth-hound shark *Mustelus henlei* from the north-eastern Pacific. *Journal of fish biology*. 100(6): 1399–1406. <https://doi.org/10.1111/jfb.15050>
- Rosenthal, G. G. y M. J. Ryan. 2022. Sexual selection and the ascent of women: Mate choice research since Darwin. *Science*. 375(6578): 1–10. <https://doi.org/10.1126/science.abi6308>
- Ryan, M. J. 1985. *The Túngara frog: a study in sexual selection and communication*. University of Chicago Press, Chicago, 246 pp.
- Ryan, M. J. y A. Keddy-Hector. 1992. Directional Patterns of Female Mate Choice and the Role of Sensory Biases. *American naturalist*. 139(Supplement: Sensory Drive): S4–S35. <https://doi.org/10.1086/285303>
- Smuts, B. B. y R. W. Smuts. 1993. Male Aggression and Sexual Coercion of Females in Nonhuman Primates and Other Mammals: Evidence and Theoretical Implications. *Advances in the study of behavior*. 22(22): 1–63. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60404-0](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60404-0)
- Stölting, K. N. y A. B. Wilson. 2007. Male pregnancy in seahorses and pipefish: Beyond the mammalian model. *Bioessays*. 29(9): 884–896. <https://doi.org/10.1002/bies.20626>
- Tamar-Mattis, A. 2006. Exceptions to the rule: curing the law's failure to protect intersex infants. *Berkeley journal of gender law & justice*. 21: 59–110.
- Tárula-Marín, A. O. y N.C. Saavedra-Sotelo. 2021. First record of the mating system in the grey smoothhound shark (*Mustelus californicus*). *Marine Biology Research*. 17(4): 362–368. <https://doi.org/10.1080/17451000.2021.1964533>
- Thornhill, R. 1983. Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *American naturalist*. 122(6): 765–788. <https://doi.org/10.1086/284170>
- Troisi, A. y M. Carosi. 1998. Female orgasm rate increases with male dominance in Japanese macaques. *Animal behaviour*. 56(5): 1261–1266. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0898>
- Vasey L. P. 1996. Interventions and alliance formation between female Japanese macaques, *Macaca fuscata*, during homosexual consortships. *Animal behaviour*. 52(3): 539–551. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0196>
- Vincent, A. C. J. 1994. Operational Sex Ratios in Seahorses. *Behaviour*. 128(1), 153–167.
- Wagner, R. H., F. Helfenstein, E. Danchin. 2004. Female choice of young sperm in a genetically monogamous bird. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*, 271(SUPPL. 4): 134–137. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0142>
- Wiley, R. H. 2015. *Noiste Matters: The evolution of communication*. Harvard University Press, Boston, 520 pp.
- Yasui, Y. 1997. A “good-sperm” model can explain the evolution of costly multiple mating by females. *American naturalist*. 149(3): 573–584. <https://doi.org/10.1086/286006>
- Yoshizawa, K., R. L. Ferreira, Y. Kamimura, C. Lienhard. 2014. Female penis, male vagina, and their correlated evolution in a cave insect. *Current biology*. 24(9): 1006–1010. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.022>
- Zahavi, A. 1977. The cost of honesty. Further Remarks on the Handicap Principle. *Journal of theoretical biology*. 67(3): 603–605. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(77\)90061-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(77)90061-3)