

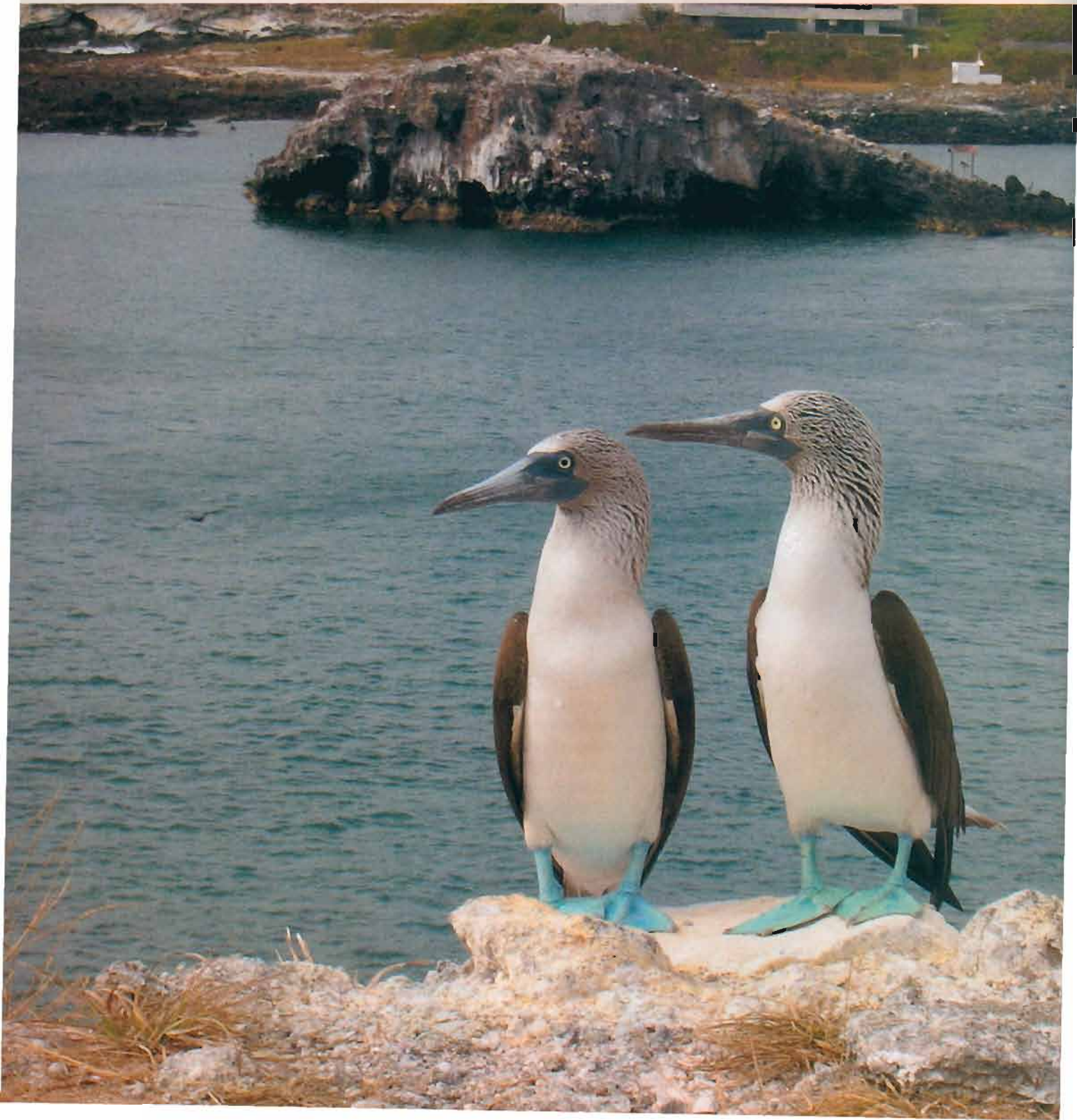


Observatori

Comportamiento Animal

Un dilema probable cuando hay escasez de recursos

¿Fecundidad o atractivo



sexual?



Los ornamentos femeninos pueden inducir a los machos a realizar un mayor esfuerzo parental. Pero mantener el atractivo sexual resulta muy costoso y podría llegar a comprometer la fecundidad. Recientes estudios experimentales demuestran que, cuando ciertos recursos son escasos, la fecundidad puede limitar el atractivo sexual.

A la vista está que las hembras de muchas especies, al igual que los machos, exhiben llamativos ornamentos. Sin ir muy lejos, podemos contemplar la cola surcada de la golondrina común (*Hirundo rustica*), la cresta del cormorán moñudo (*Phalacrocorax aristotelis*) o de otras aves marinas y el color rojo del pez espinoso (*Gasterosteus aculeatus*). Ya Darwin advirtió este hecho y se aventuró a proponer que tal vez los machos también son selectivos a la hora de elegir pareja, prefiriendo a las hembras más ornamentadas (1). Planteó, por tanto, que en algunos casos podría existir un proceso de selección sexual doble o mutua. Sin embargo, esta posibilidad ha permanecido prácticamente inexplorada hasta hace unas décadas.

La visión tradicional ha mantenido que los ornamentos de las hembras son vestigios heredados de los mismos ornamentos en los machos, sin ninguna función aparente. Pero en los años noventa se dio un giro en la investigación de los ornamentos femeninos. Desde entonces hemos visto salir a la luz algunas evidencias sobre el papel crucial que desempeñan en la señalización sexual. Actualmente sabemos que en varias especies de insectos, peces, reptiles, aves y mamíferos las hembras exhiben ornamentos que informan sobre su calidad física o su capacidad reproductiva. Estos rasgos son claves para los machos, que al elegir a las hembras más atractivas están supuestamente aumentando su potencial re-

A la izquierda, pareja de piqueros de patas azules en un acantilado de isla Isabel (México). La hembra es la de la izquierda y la intensidad del color azul turquesa de las patas se considerara una señal honesta de su condición física.

En la foto de arriba, parte de la colonia ocupada por los piqueros de patas azules en isla Isabel, según se divisa desde el monte donde está instalado el fero. Esta es la zona elegida para el trabajo de campo sobre el comportamiento reproductor de la especie.



Nido marcado de piqueros de patas azules en isla Isabel. Mientras la hembra incuba la puesta, el macho se mantiene en actitud vigilante.

Pareja de piqueros de patas azules durante el cortejo. La hembra es la que está a la derecha. Esta fase se caracteriza por una danza de posturas estereotipadas y por el ofrecimiento de diversos materiales.

productivo. Lo más curioso es que, en numerosos casos, los ornamentos no sólo se expresan durante la elección de pareja, sino también en fases posteriores.

Ventajas de señalar después del emparejamiento

¿Qué beneficios obtiene una hembra que invierte recursos en ornamentos después de la elección de pareja? La respuesta depende de la estrategia reproductiva de ca-

da especie. Cuando la hembra carga con todo el peso del cuidado parental sin la ayuda del macho, no servirá de mucho mantenerle informado de su calidad después del apareamiento. La perspectiva es otra cuando el macho contribuye al cuidado de las crías. Se ha comprobado en muchos casos que los machos modifican su conducta paternal en función del atractivo de la hembra. Cuanto más ornamentada, mayor esfuerzo realizan en cuidar a la progenie, ya sea incubando durante más tiempo o alimentando a las crías en mayor medida.

Pero hay otras posibles ventajas, como mantener los vínculos de la pareja para disminuir las probabilidades de divorcio o mejorar la coordinación en el cuidado parental. Tras el apareamiento, pero aún durante el periodo fértil, las hembras podrían buscar cópulas fuera de la pareja en un intento de mejorar la calidad de la progenie. Estos beneficios favorecen que las hembras mantengan su atractivo sexual durante gran parte de la reproducción, permitiendo a su pareja una evaluación continua de su calidad o del propio evento reproductivo.

El posible compromiso entre fecundidad y ornamentación

Pero entonces surge la pregunta obvia: si el atractivo sexual durante la crianza confiere semejantes ventajas a las hembras, ¿por qué hay hembras que expresan ornamentos en menor medida que otras dentro de la misma especie? La respuesta es que la inversión en ornamentos no es gratis, pues



mantenerlos durante la reproducción no está exento de costes. Si los recursos se destinan mayoritariamente a la expresión de ornamentos, nos encontramos ante un posible compromiso entre señalización sexual y otras funciones vitales. El compromiso materno más probable y quizá más importante que se nos podría ocurrir es aquel entre señalización sexual y fecundidad (2).

Si tal compromiso existe, ha de ser crucial cuando los machos también contribuyen al cuidado parental o cuando las hembras buscan con frecuencia cópulas extra-pareja. Cabe preguntarse si los machos deberían preferir hembras que invierten excesivamente en ornamentos a costa de una menor fecundidad (3). La realidad es que no sabemos gran cosa sobre cómo funcionan las preferencias de los machos, pues ni siquiera estamos seguros de si tal compromiso existe. Por tanto, una vez planteado el posible compromiso, merece la pena llevarnos la teoría a una situación real. Explorarlo en la naturaleza es relevante, no sólo para descubrir qué ocurre con las preferencias de los machos, sino también para investigar cuál es el mecanismo que modula la inversión de las hembras. En conjunto, todas las piezas del puzzle nos ayudarán a entender mejor la evolución de los ornamentos femeninos.

La clave está en los carotenoides

Uno de los recursos más empleados por los animales en señalización sexual son los pigmentos carotenoides, sobre todo en peces y aves. Curiosamente, los huevos de ambos grupos de animales tienen un alto contenido de estos pigmentos en la yema, lo que contribuye al éxito de eclosión y a la supervivencia de las crías en las primeras etapas de vida. Los carotenoides parecen contribuir a aumentar la fecundidad y juegan además un papel importante en procesos fisiológicos como la defensa inmunitaria y antioxidante.

Una peculiaridad de los pigmentos carotenoides es que los vertebrados no son capaces de sintetizarlos por sí mismos y deben obtenerlos a partir de lo que comen. Este hecho define a los carotenoides como un recurso limitado en la naturaleza y los individuos difieren en su capacidad de encontrarlos o asimilarlos.

Volviendo a nuestra pregunta crucial, si existe un compromiso entre fecundidad y



Macho de piquero de patas azules empollando durante la segunda semana de edad de los pollos.

Otro macho de piquero de patas azules durante la crianza de los pollos. Aquí los vástagos tienen aproximadamente un mes de edad.

ornamentos que dependen de los carotenoides, debería ser más fácil detectarlo cuando los pigmentos son escasos. La disponibilidad de carotenoides podría ser un mecanismo que limita la inversión en ambos rasgos vitales. Ya disponemos de al-





Espectrofotómetro portátil para medir la intensidad del color de las patas a los piqueros en isla Isabel. Durante la temporada de cría, las hembras mejor alimentadas tienen las patas de un color azul turquesa más vivo e intenso, rasgo que aprecian los machos al elegir pareja.

gún que otro ejemplo de especies con ornamentos basados en carotenoides, cuyos compromisos maternos están siendo objeto de investigación. En algunos casos se han encontrado evidencias del compromiso entre atractivo y fecundidad, tanto en peces –guppies (*Poecilia reticulata*)– como en aves –gaviota patiamarilla (*Larus michahellis*), diamante mandarín (*Taeniopygia guttata*) y herrerillo común (*Cyanistes caeruleus*)–. Pero necesitamos saber qué ocurre en otras especies para obtener una visión más completa.

Experimentalmente es fácil provocar un escenario en el que sepamos con certeza que los individuos difieren en el acceso a los pigmentos. Una manera de hacerlo es formar dos grupos experimentales, uno que recibe un suplemento de carotenoides en la dieta y otro que no lo recibe. Eso es precisamente lo que hicimos en el año 2007 con un ave marina monógama, el piquero de patas azules (*Sula nebouxii*) en la isla Isabel (México).

“Kind of blue”

Cuando los machos de piquero contemplan las vistosas patas de sus hembras, y viceversa, el color azul importa y mucho. No es lo mismo un atractivo azul turquesa que un oscuro azul cobalto. En efecto, en el piquero de patas azules existe selección sexual mutua según el color de las patas antes y después del emparejamiento (4).

Además, las cópulas fuera de la pareja son frecuentes antes y durante la puesta. Como en otras aves marinas, esta especie invierte mucho esfuerzo en cada evento reproductor. Los machos realizan un esfuerzo muy similar al de las hembras durante el cuidado parental ya desde la incubación. Esto explica que ambos sexos mantengan su atractivo sexual después del emparejamiento. Aún más, sabemos que el color de las patas depende de la disponibilidad de carotenoides en la dieta y que puede variar en cuestión de horas (5). Unas brillantes patas de color azul turquesa son sinónimo de una buena condición nutricional. Se trata, por tanto, de una señal sexual honesta y muy dinámica. Todo esto hace que el piquero de patas azules sea un buen modelo de estudio para explorar el dilema potencial entre atractivo sexual y fecundidad.

Nuestro experimento consistió en administrar pigmentos carotenoides a un grupo de hembras durante la puesta. A un segundo grupo no le modificamos la dieta, para mantenerlo como control en una si-

tuación natural donde los recursos son limitados. Como estima de fecundidad medimos el tamaño y el peso de los huevos, pues sabemos que en esta especie ambos rasgos determinan la supervivencia del embrión (el número de huevos varía muy poco entre individuos). Tres días después de suministrar los carotenoides medimos el color de las patas con un espectrofotómetro para saber cuánto invirtieron las hembras en ornamentación.

El dilema existe

Lo que encontramos fue que las hembras a las que suministramos carotenoides aumentaron el atractivo de sus patas en comparación con el grupo que servía de control. Parece entonces que las hembras de piquero que disponen de suficientes carotenoides siguen invirtiendo en atractivo sexual después de elegir pareja. En segundo lugar, observamos que en un escenario de abundancia de recursos (grupo experimental) las hembras pusieron además huevos de mayor calidad, más pesados y voluminosos, que en condiciones naturales de escasez de recursos (grupo de control). Bien, ambos resultados apoyan que el compromiso existe en condiciones naturales. Más interesante aún, dentro del grupo de control, las hembras que pusieron huevos de mayor calidad fueron las que tenían patas menos atractivas.

Sin embargo, en el grupo experimental la relación fue a la inversa, pues las hembras que pusieron huevos de mayor calidad se permitieron además aumentar su atractivo. En conjunto, todos estos resultados apuntan a la existencia de un dilema, limitado por la disponibilidad de pigmentos, entre invertir en el color de las patas o en la fecundidad.

Implicaciones evolutivas

Los resultados de estos recientes experimentos arrojan nuevos interrogantes, con implicaciones para nuestro conocimiento del proceso de selección sexual. Por ejemplo, el hecho más o menos generalizado de que los ornamentos estén menos desarrollados en las hembras que en los machos podría deberse al compromiso con la fecundidad. De este modo, la limitación de carotenoides podría ser la causa del dimorfismo sexual en especies con ornamentos basados en dichos pigmentos.

En segundo lugar, quizá sea hora de empezar a formular predicciones más complejas acerca de las preferencias de los ma-

HEMEROTECA

Quercus 234 (agosto 2005)

Ref: 5301234 / 3'90 €

- La belleza femenina en los animales. Alberto Velando y Roxana Torres.

Quercus 229 (marzo 2005)

Ref: 5301229 / 3'90 €

- El color azul y verde de los huevos de las aves y la selección sexual. Juan Moreno y José Luis Osorno.

Quercus 224 (octubre 2004)

Ref: 5301224 / 3'90 €


- ¿Qué nos indica el color de las plumas? Jordi Figuerola y Joan Carles Senar.

Quercus 217 (marzo 2004)

Ref: 5301217 / 3'90 €

- Paradojas de la selección sexual. José Gabriel Segarra.

Insertamos un boletín de pedidos en la página 77.

chos (3). Podríamos esperar que, en una situación de escasez de pigmentos, los machos no incrementen su esfuerzo parental o no elijan hembras que invierten excesivamente en ornamentación, ya que esto supondría una pérdida de fecundidad. Sin embargo, el panorama cambia cuando las hembras tienen más acceso a los recursos, puesto que una ornamentación más vistosa sí que podría estar señalizando una mayor fecundidad. Explorar las preferencias de los machos en el contexto de los compromisos maternos nos ayudará a comprender mejor la evolución de los ornamentos femeninos, tal vez con una visión menos simplista que la que quizá teníamos en un principio. 

Bibliografía

- (1) Darwin, C.R. (1871). *Descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, Londres.
- (2) Fitzpatrick, S.; Berglund, A. y Rosenqvist, G. (1995). Ornaments or offspring: costs to reproductive success restrict sexual selection processes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 55: 251-260.
- (3) Chenoweth, S.F.; Doughty, P. y Kokko, H. (2006). Can non-directional male mating preferences facilitate honest female ornamentation? *Ecology Letters*, 9: 179-184.
- (4) Torres, R. y Velando, A. (2005). Male preference for female foot colour in the socially monogamous blue-footed booby, *Sula nebouxi*. *Animal Behaviour*, 59: 59-65.
- (5) Velando, A.; Beamonte-Barrientos, R. y Torres, R. (2006). Pigment-based skin colour in the blue-footed booby: an honest signal of current condition used by females to adjust reproductive investment. *Decologia*, 149: 535-542.

Judith Morales Fernaz es investigadora en la Universidad de Vigo y en la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Siente interés por la conducta animal y por la ecología evolutiva. Ha empezado a investigar acerca de la evolución de los ornamentos en las hembras y los compromisos maternos.

Roxana Torres Avilés es investigadora en la UNAM de México. Su principal línea de trabajo se centra en la selección sexual y las soluciones evolutivas de las estrategias reproductivas, sobre todo en aves marinas.

Alberto Velando Rodríguez es investigador en la Universidad de Vigo. Se interesa por la evolución de las estrategias vitales, los sistemas de apareamiento y la biología de la conservación.

Dirección de contacto: Judith Morales · Departamento de Ecología y Biología Animal · Facultad de Biología · Universidad de Vigo · Campus Universitario Lagoas · 36310 Vigo · Pontevedra · Correo electrónico: jmorales@uvigo.es



Arriba, Judith Morales durante el trabajo de campo en isla Isabel (foto: Alberto Velando). A la izquierda, Roxana Torres Avilés durante un curso de comportamiento animal en la localidad mexicana de Tlaxcala (foto: Juan Moreno). Debajo, Alberto Velando durante una jornada de campo en isla Isabel (foto: Judith Morales).



S.E.E. es la Sociedad para todos los interesados en compartir conocimientos sobre comportamiento animal

SOCIEDAD ESPAÑOLA DE ETOLOGÍA



La Sociedad Española de Etología es una entidad de carácter no lucrativo que fue fundada con el objetivo de promover y coordinar el estudio del comportamiento animal desde un enfoque evolutivo y ecológico.

La SEE publica dos revistas: *Acta Ethologica* de carácter científico y *Etológico*, de carácter divulgativo, que son distribuidas de forma gratuita a los socios, además de un *boletín electrónico* con diversa información de actualidad sobre Etología. Bienalmente se celebran congresos nacionales donde se puede interactuar con los mejores investigadores sobre Etología.

Dirigirse a: Luisa Arroyo
Museo Ciencias Naturales (Zoología),
Pº Picasso s/n, 08003 Barcelona.
Tlf.: 932562217; Fax: 933104999
e-mail: recercamuseuencienas@mail.bcn.es
<http://www.etologia.org>

BOLETÍN DE INSCRIPCIÓN S.E.E.

Apellidos y nombre

D.N.I. Fecha de nacimiento

Profesión Teléfono

Domicilio

Localidad C.P.

Provincia

E-mail

45 € Numerario 25 € Estudiante (con Justificante)

Transferencia bancaria La Caixa CCC. 2100-3293-86-2200071267

Domiciliación CCC:

Número VISA

Fecha caducidad ___/___/___ Firma: