

La selecció sexual: rere el llegat de Darwin

Roberto García-Roa i Pau Carazo

Laboratori d'Etologia, E 3: Ecologia, Etologia i Evolució, Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva, Universitat de València.

Correspondència: Roberto.Garcia-Roa@uv.es

DOI: 10.2436/20.1501.02.207

ISSN (ed. impresa): 0212-3037

ISSN (ed. digital): 2013-9802

<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>

Rebut: 15/02/2021

Acceptat: 17/03/2021

Resum

Gran part del coneixement que atresem sobre l'evolució, i la biologia en general, descansa sobre les idees que Darwin va exposar sobre la selecció sexual fa ja cent cinquanta anys. En la seva obra *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, Darwin explica dos mecanismes fonamentals per entendre la competència per la reproducció: el combat per l'aparellament i l'elecció de parella. Avui dia sabem que, juntament amb aquests dos mecanismes, l'intricat camí cap a la reproducció també depèn de la competència espermàtica i de l'elecció críptica de la parella per part de les femelles. En el present text repassem el que hem après sobre aquests quatre mecanismes i discutim aspectes generals sobre els rols sexuals, la batalla evolutiva entre els sexes i la rellevància general de la selecció sexual per entendre el món natural. Després de cent cinquanta anys estudiant la selecció sexual, avui sabem que amb aquesta idea Darwin no només va completar l'esquema general de la seva Teoria de la Selecció Natural, sinó que va establir les bases del que s'ha convertit en un dels camps més complexos i estimulants en l'estudi de l'evolució. Un procés vital per entendre no només l'evolució de mascles i femelles, sinó també els processos d'especiació, la capacitat de les poblacions per adaptar-se a ambients canviants, o l'evolució de la mateixa reproducció sexual.

Paraules clau: evolució, selecció sexual, comportament animal, sexes.

Abstract

Much of the knowledge we treasure about evolution, and biology in general, rests on Darwin's ideas about sexual selection, put forward 150 years ago. In his work *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, Darwin explains two fundamental mechanisms competition for reproduction: to understand intra-sexual competition and mate choice. Today we know that, along with these two mechanisms, the intricate path to reproduction also depends on sperm competition and cryptic mate choice by females. In this text we review what we have learned about these four mechanisms and discuss general aspects of sex roles, the evolutionary battle between the sexes and the general relevance of sexual selection for understanding the natural world. After 150 years of studying sexual selection, we now know that with this idea Darwin not only completed the general outline of his Theory of Natural Selection, but laid the foundations of what has become one of the most complex and stimulating fields in the study of evolution. A vital process for understanding not only the evolution of males and females, but also speciation, the ability of populations to adapt to changing environments, or the evolution of sexual reproduction itself.

Keywords: evolution, sexual selection, animal behaviour, sexes.

Introducció

El camaleó de Parson (*Calumma parsonii*) és un dels rèptils més espectaculars del planeta. D'aquest camaleó no només crida l'atenció la mida —actualment és reconegut com l'espècie de camaleó amb més pes—, sinó també les imponents protuberàncies rostrals dels mascles (Figura 1). Aquest tipus de protuberàncies han estat descrites en altres camaleons, variant des de subtils lòbuls supranasals a prominents cornamentes. En el cas dels escarabats de la família Lucanidae, que inclouen l'icònic cérvol volant (*Lucanus cervus*), els mascles d'algunes espècies posseeixen unes mandíbules tan hipertrofiades que poden arribar a ser més llargues que una femella adulta. En les aus del paradís (*Paradisaeidae*) els mascles llueixen gales molt diferents, en forma de conspicües coloracions en el seu plomatge acompanyades d'una gran varietat d'estructures plomoses, com plomalls, plomes filiformes o diademes. A més, els mascles d'aquestes espècies solen exhibir sofisticades danses que, al so

d'atraients melodies, combinen color i moviment en un dels espectacles més sorprenents de la natura. Els mascles d'algunes espècies tenen cura minuciosament fins de l'escenari d'aquestes danses, com ocorre en el mascle de l'au del paradís de Pennant. En aquesta espècie, els mascles escullen un clar de bosc que netegen durant

hores de branques i fullaraca per tal de garantir una pista perfecta en què mostrar les seves habilitats de ball.

Aquests són només alguns exemples del tipus de caràcters que, al seu dia, van desafiar la teoria de la selecció natural tal com Darwin la va formular a *L'origen de les espècies* (Darwin, 1859) (*Origin*, a partir d'ara). En un



↑ Figura 1. Retrat de mascles de *Calumma parsonii* (esquerra), *Calumma oshaughnessyi* (a dalt) i *Furcifer willsii* (a baix). Fotografies de R. García-Roa.

món suposadament dominat per la competència per la supervivència, com podem explicar l'evolució de trets tan extravagants i aparentment costosos per a la supervivència dels organismes? Aquesta pregunta va ser tot un maldecap per a Darwin, com va reflectir en una carta al seu amic, el botànic nord-americà, Asa Gray: «La visió d'una ploma a la cua d'un paó, cada vegada que la contemplo, em posa malalt» (carta a Gray, 3 d'abril del 1860).

A *Origin* Darwin va dedicar uns pocs paràgrafs a especular sobre el paper d'aquells trets fenotípics en els mascles que podrien ser utilitzats com a armes en la batalla per la reproducció (Darwin, 1859). No obstant això, no va ser fins al 1871 quan, al llibre *L'origen de l'home* (*Descent*, a partir d'ara), Darwin va formalitzar la selecció sexual com un procés que podria explicar l'evolució del que va denominar caràcters sexuals secundaris (seguint Hunter, 1837): els «armaments» per al combat als quals havia al·ludit a *Origin* i els «ornaments» que tant li havien obsessionat, com les intrigants plomes del paó (Darwin, 1871). En essència, Darwin va descriure la selecció sexual com un procés anàleg a la selecció natural, però on la competència entre individus de la mateixa espècie es dona per l'aparellament, per reproduir-se més i/o amb les millors parelles disponibles.

Cent cinquanta anys després de la publicació de la seva obra (Darwin, 1871), sabem que Darwin tenia raó: l'exhibició de color, so i moviment dels mascles en les aus del paradís busca captivar les femelles (Diamond, 1986), les mandíbules en els cérvols volants són utilitzades com a eines amb les quals desbancar potencials competidors per a l'aparellament, i les protuberàncies rostrals dels camaleons semblen tenir un paper important tant en el combat entre mascles com per seduir les femelles (Karsten *et al.*, 2009; Emlen, 2014). De fet, la selecció sexual ha resultat ser un fenomen evolutiu central per entendre l'evolució al llarg de l'arbre de la vida, i se sustenta en el mateix principi que Darwin va formular fa un segle i mig: la variabilitat de trets heretables que intervenen en la competència per a la reproducció (Darwin, 1871). El que Darwin mai hauria pogut pronosticar és l'extraordinària complexitat i sofisticació dels diferents mecanismes de la selecció sexual, un laberint de processos que emanen tots ells d'aquest principi tan

aparentment senzill com endimoniadament intricat, la competència per la reproducció.

Mecanismes precòpula: el trencaclosques de Darwin

A *Descent*, Darwin explica la selecció sexual sobre la base de dos mecanismes que al seu torn reflecteixen dos tipus de competència per l'accés a l'aparellament. Primer, les conteses entre individus d'un mateix sexe —generalment mascles— a través d'adaptacions que incrementen l'èxit en el seu enfrontament directe amb altres competidors (*v. gr.* armaments), sigui intimidant o reduint l'oponent. Un exemple d'això són les ja esmentades mandíbules del cérvol volant. Segon, la competència entre individus del mateix sexe —generalment mascles— per resultar més atractiu a l'altre sexe, el qual escull els pretendents per mitjà d'un fenomen que coneixem com a elecció de la parella. Per exemple, l'elecció per part de les femelles de les aus del paradís per aquells mascles amb exhibicions més vistoses (*v. gr.* ornaments).

Competència intrasexual: combatre per l'aparellament

La competència intrasexual es dona quan hi ha un enfrontament directe entre individus del mateix sexe per l'accés a l'aparellament. Convé destacar que aquest tipus de competència succeeix tant en mascles com en femelles. No obstant això, i per raons que discutirem més endavant, en termes generals és molt més intensa entre els mascles, cosa que Darwin ja va reconèixer a *Descent*:

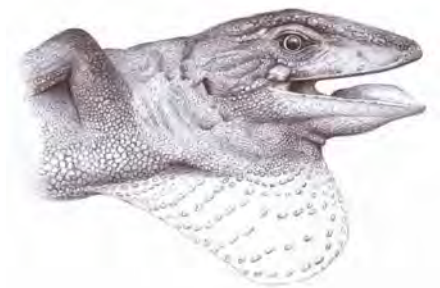
«[...] el mascle és qui, amb rares excepcions, ha estat més modificat [...]. La causa d'això sembla que és que els mascles de gairebé tots els animals tenen passions més fortes que les femelles. I és per això que els mascles es barallen i mostren l'atractiu seductorament a les femelles» (Darwin, 1871: 272).

Així doncs, la competència intrasexual explica el desenvolupament d'adaptacions, com ara les grans cornamentes en els mascles d'alguns ungulats o els fèmurs serrats que posseeixen els mascles d'algunes espècies de xinxes succionadores. Són adaptacions que han evolucionat perquè incrementen l'èxit en l'enfrontament directe entre individus del mateix sexe (Andersson, 1994).

Encara que l'objectiu final és clar —l'accés a l'aparellament— el camí per aconseguir-ho

varia entre espècies. Per exemple, el combat entre mascles pot donar-se amb l'objectiu de dominar una o diverses femelles —un harem—, com succeeix en el cas dels lleons. D'altra banda, la competència pot ser per la dominància d'un bon territori, aquell amb fonts d'alimentació assortides i aigua, una àmplia gamma d'amagatalls o altres recursos importants per a l'espècie. Els millors territoris atrauran més femelles amb què copular (*i.e. resource-defence polygamy*).

De vegades, la competència intrasexual comporta un contacte físic que pot arribar a ser molt violent. Els combats no solen ser mortals, però poden generar danys, fins i tot als individus vencedors. A causa precisament d'aquests costos, la competència intrasexual no implica necessàriament el contacte directe. L'evolució ha dotat mascles i femelles de diferents mecanismes per avaluar la qualitat dels seus competidors, i sospesar així els costos/beneficis d'escalar el combat. Com a resultat, els enfrontaments són usualment ritualitzats i, només en algunes ocasions —quan no hi ha un vencedor clar en la fase ritualitzada—, esdevenen en combats aferrissats. Coloracions cridaneres, estructures morfològiques extravagants i exhibicions són alguns dels mecanismes més comuns que busquen intimidar i descoratjar l'oponent abans d'arribar al contacte directe (Andersson, 1994). En aquest procés, l'evolució ha afavorit trets fenotípics que són bons indicadors de la qualitat competitiva. Per exemple, els mascles del gènere de llangardaixos *Sitana* despleguen el ventall extensible de pell que posseeixen a la zona del coll —denominat «ventall gular»— per tal de mostrar el seu vigor enfront d'altres mascles (Kamath, 2016). El ventall gular



↑ Figura 2. *Anolis wermuthi* mostrant la seua cresta gular. Aquest comportament és típic en aquest gènere de llangardaixos i intenta intimidar possibles competidors durant les interaccions socials. Dibuix de Frutos García García.

intervé en les interaccions socials de multitud d'espècies de llangardaixos, com ara els llangardaixos americans del gènere *Anolis* (Figura 2) o els llangardaixos asiàtics del gènere *Draco*. Així doncs, mitjançant aquest tipus d'estructures els mascles minimitzen els costos dels seus enfrontaments. De fet, en espècies amb armaments extrems (*v. gr.* serps verinoses), els combats mai arriben a escalar completament i són fonamentalment ritualitzats.

Competència intersexual: elecció de parella

A més de directament, per mitjà de combats ritualitzats i/o aferrissats, els individus d'un mateix sexe poden competir entre si, de manera indirecta, per veure qui resulta més atractiu davant de parelles potencials. Darwin va denominar aquest fenomen «competència intersexual» perquè la selecció es produeix per mitjà del sexe oposat, mitjançant l'«elecció de parella». En l'elecció de parella, l'evolució tendirà a afavorir aquells individus que troben atractius, que tenen trets que són bons indicadors de beneficis associats a la seva potencial parella, i que classifiquem com a directes i indirectes (Andersson, 1994; Edward i Chapman, 2011).

Parlem de beneficis directes quan l'elecció es produeix partint dels recursos que es poden obtenir de la parella (Andersson, 1994). Per exemple, els mascles poden col·laborar en les cures parentals —o fins i tot fer-se'n càrrec exclusivament ells—, servir de protecció contra altres mascles o depredadors, oferir regals nupcials (*v. gr.* nutrients transmesos abans o durant la còpula), o disposar d'un bon territori (*v. gr.* amb amplis recursos alimentaris, amagatalls i/o baixa densitat de paràsits). Anomenem aquests beneficis «directes» perquè es tradueixen en una major inversió de recursos en la descendència. En el peix *Spinachia spinachia*, per exemple, els mascles venen els seus nius per millorar el flux d'oxigen en els ous. Això incideix en una major taxa d'eclosió i, per tant, en un major èxit reproductiu per a tots dos progenitors. En aquesta espècie, les femelles prefereixen aquells mascles que executen un aleteig i sacsejades corporals més forts durant el festeig, la qual cosa els serveix com a indicadors de la seva qualitat com a pares (Östlund i Ahnesjö, 1998).

Per contra, parlem de beneficis indirectes quan l'elecció té a veure exclusivament amb efectes que es deriven dels gens que la

descendència heretarà de la parella. És a dir, en primer lloc els beneficis aquí són sobre l'eficàcia biològica de la descendència —no sobre la quantitat de la descendència. En segon lloc, es tracta de beneficis resultat d'heretar gens que, de mitjana, seran diferents dels que haurien heretat si les femelles s'aparellessin a l'atzar —és a dir, no són resultat d'una major inversió en recursos. S'han proposat diferents models per explicar com pot haver evolucionat l'elecció de parella d'acord amb aquest tipus de beneficis. Segons el model dels gens bons (*good genes*), les femelles es beneficien quan s'aparellen amb mascles amb gens afavoridors de la viabilitat de la seva descendència (Möller i Alatalo, 1999). Per viabilitat aquí ens referim a gens que incrementin la capacitat d'un individu per sobreviure, com la seva habilitat per fugir de depredadors, metabolitzar nutrients, etc. Segons aquest model, la selecció afavorirà l'evolució de preferències per aquells trets que siguin bons indicadors de viabilitat, de manera que els gens subjacents siguin heretats pels descendents.

Alternativament, Fisher va proposar que els caràcters sexuals secundaris poden evolucionar perquè són atractius per a les femelles *per se*. Aquest model és conegut com dels «fills sexis» (*sexy sons*; Fisher, 1930). Suposem que en una població sorgeix una preferència per un caràcter determinat. Per exemple, una preferència per les plomes caudals llargues en els mascles perquè aquestes incrementen l'eficàcia en el vol i, per tant, la viabilitat de la descendència. Atès que les femelles portadores dels gens «per a» aquestes preferències s'aparellaran amb els mascles portadors dels gens «per a» cua llarga, tots aquests gens tendiran a transmetre's junts. Si la preferència en les femelles és per cues «més llargues» encara, s'iniciarà un procés de selecció direccional que es pot desbocar —selecció sexual desfermada (*runaway selection*)—, on els trets es van exagerant generació rere generació, fins i tot per sobre del punt en el qual ja no són avantatjosos per al vol, sinó costosos. Aquest procés explica l'evolució de trets que poden arribar a comprometre la supervivència, simplement perquè els portadors amb trets més exagerats tenen un major èxit reproductiu (Kirkpatrick, 1982). De fet, aquest procés de selecció desfermada només cessarà quan els costos en termes de supervivència siguin iguals o majors que els beneficis de ser «sexis». El model de Fisher podria explicar l'aparició de trets tan extravagants com la cua del paó.

Mecanismes postcòpula: la competència invisible

A partir de la segona meitat del segle xx la definició de selecció sexual es va expandir en comprendre que aquest procés transcendeix l'aparellament, cosa que passa fonamentalment per dos motius. D'una banda, perquè les tècniques moleculars posen de manifest que la poliàndria (*v. gr.* que una femella s'aparelli amb més d'un mascle en el mateix cicle reproductiu) és molt comuna en el regne animal (Arnqvist i Nilsson, 2000). De l'altra, perquè s'acumulen dades d'espècies en què les femelles presenten estructures per a l'emmagatzematge d'esperma durant prolongats períodes de temps (*v. gr.* Holt i Lloyd, 2010). La suma d'aquests dos factors brinda una excel·lent oportunitat perquè la guerra per la reproducció segueixi vigent després de l'aparellament, en el tracte reproductiu de les femelles, mitjançant la competència espermàtica (Simmons, 2002) i amb l'elecció críptica per part de les femelles (Eberhard, 1996).

Competència espermàtica: combatre per la fecundació

Atès que el nombre d'ous que pot produir una femella és limitat, l'evolució afavorirà qualsevol adaptació que permeti als mascles —és a dir, la seva esperma— fecundar més ous que els seus competidors (Parker i Pizzari, 2010). Aquest mecanisme competitiu postcòpula va ser descrit en insectes per Geoff Parker, el qual ho va denominar «competència espermàtica» (Parker, 1970). Cinquanta anys més tard, gràcies a l'ús de tècniques moleculars, sabem que aquest fenomen es dona en multitud de vertebrats i invertebrats (Smith, 2012). Per exemple, en moltes espècies els mascles modulen la quantitat d'esperma amb la qual inseminar les femelles d'acord amb el nombre de competidors. Atès que la producció d'esperma no és gratuïta (Parker i Pizzari, 2010), l'evolució afavoreix aquells mascles capaços d'optimitzar la seva inversió en esperma d'acord amb el nombre d'oponents. Augmentar el nombre d'aparellaments amb una mateixa femella o predir el seu pic de fertilitat són mecanismes que també afavoreixen l'èxit dels mascles en la fecundació. A més, la motilitat i viabilitat de l'esperma i altres característiques de l'ejaculació són crucials en la competència espermàtica (Smith, 2012).

A més, els mascles poden adoptar estratègies que impedeixin o redueixin la competència a la qual haurà de fer front la seva pròpia

esperma dins el tracte reproductor de la femella. Per exemple, els mascles d'algunes espècies escorten les femelles durant i després de l'aparellament per evitar que puguin ser inseminades pels seus competidors, un comportament que s'anomena «guarda de la parella». Un exemple clàssic són les libèl·lules (Figura 3), en què els mascles poden romandre units a les femelles per períodes prolongats de temps per evitar que aquestes tornin a aparellar-se (Alcock, 1994). Només cal observar detingudament un estany a la primavera per veure tàndems de libèl·lules volant, amb els mascles aferrats a les femelles per mitjà d'uns tancadors (*claspers*) genitals, fins que aquestes acaricien la superfície de l'aigua per dipositar-hi els seus ous. La varietat i elaboració de les adaptacions per a la competència espermàtica és extremadament diversa, des d'estructures que permeten «escombrar» l'ejaculació dels seus oponents, com passa en el cas de l'escarabat de la farina *Tribolium castaneum*, fins a taps nupcials que s'ancoren a l'obertura genital de la femella després de la còpula per dificultar que altres mascles insereixin la seva esperma (Andersson, 1994).

Elecció críptica de la parella

El paper de les femelles en la competència postcòpula no es limita únicament a servir de camp de batalla per a la competència espermàtica. En multitud d'espècies, les femelles tenen un paper decisiu en la competència per la fecundació. La poliàndria

els brinda l'oportunitat d'afavorir l'esperma dels mascles que els confereixin un major benefici. Aquest procés fou anomenat «elecció críptica de la parella» per Randy Thornhill (1983) i abasta una gran varietat de mecanismes morfològics, fisiològics o de comportament (Eberhard, 1996). Per exemple, les femelles poden dificultar la intromissió completa del penis dels mascles de menys qualitat, reduint així la quantitat d'ejaculat inseminant. Poden, al seu torn, avançar la fi de la còpula o evitar que els mascles amb els quals s'aparellen desplacin l'esperma dels anteriors (Eberhard, 1996). Fins i tot després d'una còpula reeixida, les femelles poden esbiaixar l'ús de l'esperma d'un mascle rebutjant l'esperma dels altres, transferir l'esperma no seleccionat a llocs on un altre mascle pogués desplaçar-lo, o simplement emmagatzemar l'esperma del mascle preferit de manera que sigui el que fecundi preferentment els seus ous. Les femelles també poden variar la producció de descendència depenent del mascle amb el qual s'aparellen, cessant l'ovulació, no madurant els seus ous, no preparant l'úter per al desenvolupament, o fins i tot avortant quan s'aparellen amb un mascle no desitjat (Eberhard, 1996).

Els rols sexuals i la batalla evolutiva dels sexes

Darwin va observar que, mentre els mascles de la majoria de les espècies estaven disposats a copular amb assiduitat, les femelles es mostraven més cauteloses (Darwin, 1871).

Com hem vist anteriorment, la selecció sexual sol ser més intensa en els mascles: bé de forma directa per mitjà d'enfrontaments, bé de forma indirecta per mitjà de l'elecció de parella. El 1948, el genetista Angus John Bateman va utilitzar la mosca del vinagre (*Drosophila melanogaster*) en un intent per comprendre aquest principi tan generalitzat (Bateman, 1948). En el seu treball, Bateman va concloure que, mentre que les femelles aconseguen el seu major èxit reproductiu després d'unes poques còpules, el dels fervents mascles incrementava de manera lineal amb el nombre d'aparellaments. Va suggerir que, en comparació amb els mascles, les femelles estaven més restringides en el nombre de descendents que podien produir. En essència, la raó per la qual això és així té a veure amb l'anisogàmia, fenomen pel qual els gàmetes femenins són molt més grans i costosos que els masculins. Aquesta major inversió en un menor nombre de gàmetes suposa que les femelles solen tenir una taxa de reproducció potencialment molt menor que els mascles. Això, al seu torn, ha condicionat l'evolució de les cures parentals i, en general, de la inversió en la descendència, afavorint estratègies reproductives divergents, els anomenats «rols sexuals» en mascles i femelles (Trivers, 1972; Lethonen *et al.*, 2016).

Així, mentre la selecció tendeix a afavorir en els mascles l'evolució d'estratègies que maximitzen el nombre de femelles amb les quals aparellar-se, en femelles tendeix a afavorir estratègies que maximitzen la qualitat i la supervivència de la seva descendència. Com a conseqüència, els mascles solen variar molt més que les femelles en el seu èxit reproductiu. En altres paraules, hi ha una major diferència en l'èxit reproductiu entre el millor i el pitjor mascle d'una població que entre la millor i la pitjor femella. Això, al seu torn, implica que la selecció sexual actua de manera molt més intensa en els mascles, ja que sovint uns pocs —els millors— són els que tendeixen a monopolitzar gran part de l'accés a les femelles. Encara que aquest paradigma té moltes excepcions —per exemple, espècies amb rols sexuals invertits—, s'ha pogut corroborar que aquesta tendència general es compleix per tot l'arbre de la vida (Janicke *et al.*, 2016).

Una conseqüència insospitada de l'existència de rols sexuals en la naturalesa és que, sovint, els sexes tenen formes diferents de maximitzar la reproducció. De fet, els



↑ Figura 3. Aparellament de libèl·lules (Bèlgica). Fotografia de Roberto García-Roa.

interessos evolutius de mascles i femelles rarament coincideixen, de manera que la seva eficàcia biològica no es pot optimitzar simultàniament (Parker, 2006). Aquest fenomen, conegut com a «conflicte sexual», està associat a una intensa competència entre mascles i sol desfermar una carrera armamentista (o coevolució antagònica) entre els dos sexes (Arnqvist i Rowe, 2005) a la qual Dawkins es va referir com «la batalla evolutiva entre els sexes» (Dawkins, 1976). El conflicte sexual ha rebut una atenció creixent durant els últims anys, fins al punt de ser reconegut avui dia com un dels principals fenòmens de la selecció sexual. En primer lloc, perquè és imprescindible per entendre per què mascles i femelles responen com ho fan a la selecció sexual. En segon lloc, perquè pot actuar com a motor de la biodiversitat, afavorint processos de divergència evolutiva interpoblacional i fins i tot d'especiació (Gavrilets, 2014). En tercer lloc, perquè pot tenir conseqüències molt negatives per a les poblacions. Per exemple, en resposta a la intensa competència espermàtica, els mascles d'algunes espècies d'insectes han evolucionat genitals amb espines que provoquen danys considerables a les femelles durant l'aparellament, incrementant la seva inversió en la reproducció i per tant l'èxit reproductiu del mascle, però a costa del de la femella (Parker, 2006). De manera similar, els mascles de *D. melanogaster* transfereixen un «pèptid sexual» en la seva ejaculació que manipula les femelles perquè pinguin més ous a curt termini i redueixen la seva receptivitat davant d'altres mascles, de nou a costa de la seva longevitat i la seva pròpia eficàcia reproductiva. Genitals amb espines i ejaculats tòxics no són sinó exemples de com els alts nivells de competència entre mascles —competència intrasexual intensa— poden donar lloc a adaptacions que, si bé serveixen per competir eficaçment davant d'altres mascles, en fer-ho fan mal a les femelles, i en redueixen l'eficàcia biològica (Parker, 2006). El «mal a les femelles» no només està extraordinàriament estès en la natura, sinó que pot donar lloc a una «tragèdia reproductiva dels comuns» on el conflicte sexual arriba a reduir dràsticament la capacitat de creixement i viabilitat d'una població, fins i tot fins a la seva extinció (Rankin 2011).

La importància de la selecció sexual en l'evolució

A través de les seves diferents eres, la Terra ha estat testimoni d'una infinitat d'adaptacions, de sons, colors, morfologies i comportaments (Darwin, 1859). Moltes d'aquestes adaptacions han estat esculpides per la selecció sexual, un dels dos pilars de l'evolució darwiniana. Basada en la competència per la reproducció i la fecundació (Andersson, 1994), la selecció sexual s'ha convertit en una pedra angular per entendre l'evolució d'adaptacions en mascles i femelles i, en definitiva, per entendre la història de la vida a la Terra. La selecció sexual és un motor fonamental dels processos d'especiació (Panhuis *et al.*, 2001). Per exemple, l'extraordinària radiació adaptativa de les aus de paradís —ja ens hem referit als seus elaborats seguicis i ornaments—, es deu en gran manera a l'acció desfermada de la selecció sexual (Ligon *et al.*, 2018). A més, la selecció sexual és també un procés determinant per a la viabilitat de les espècies i les seves poblacions, per la seva capacitat per sobreviure a canvis en l'ambient (Pomiankowski i Moller, 1995). Avui sabem que la selecció sexual és un potent mecanisme que depura el genoma de mutacions deletèries (Radwan, 2004), el que protegeix les poblacions enfront de la depressió endogàmica, un fenomen clau en l'extinció (Lumely *et al.*, 2015). De fet, la selecció sexual és un mecanisme evolutiu tan eficaç que sovint domina sobre la selecció natural.

En primer lloc, els caràcters sexuals secundaris afavorits per la selecció sexual tendeixen a estar molt lligats a trets que impacten directament sobre la condició dels seus portadors, inclosos trets que influeixen directament sobre l'eficàcia mitjana de la població, com la supervivència —com ara capacitats antidepredadores, envelliment—, la fecunditat o la qualitat de la seva descendència —per exemple, les cures parentals. Avui sabem que l'expressió d'armaments i ornaments complexos depèn en gran manera no només de l'herència de determinats al·lels «per a» aquests caràcters, sinó de la condició general de l'organisme, de la seva «qualitat genètica» general. Així doncs, la selecció sexual tendeix a seleccionar genotips amb combinacions generalment bones de caràcters, la majoria

dels quals no cal que estiguin lligats directament a la reproducció, en un procés anomenat «captura gènica» (Rowe i Houle, 1996)¹. En segon lloc, atès que la selecció sexual és més intensa en mascles que en femelles, constitueix un mecanisme evolutiu extraordinàriament eficaç perquè la major part dels costos de la selecció els paguen els mascles, que són el sexe no reproductor. En altres paraules, a escala poblacional es filtren els millors gens —captura gènica— a costa que molts mascles no deixin descendència, mentre que la major part de les femelles d'una població sí que es reproduïxen. Aquest filtre selectiu tendeix, a més d'incrementar l'eficàcia mitjana de la població, a incrementar considerablement la velocitat a la qual aquesta evoluciona i, per tant, la seva capacitat per adaptar-se a canvis bruscos en l'ambient. Això és així especialment en referència a canvis ambientals direccionals i sostinguts, com el canvi climàtic. Aquests avantatges evolutius possiblement expliquen per què l'acaparadora majoria d'animals, plantes i fongs es reproduïxen sexualment tot i que, a primera vista, sembla més costosa que la reproducció asexual².

¹ La captura gènica és un dels processos que podria resoldre la paradoxa del *lek* (grup de mascles en competència), ja que la major part de la variabilitat fenotípica en l'expressió dels caràcters sexuals secundaris no estaria lligada directament a la variabilitat genètica en els al·lels directament responsables de l'expressió dels caràcters sexuals secundaris, sinó amb la condició general de l'individu que, al seu torn, condicionaria el desenvolupament d'aquests caràcters (Rowe i Houle, 1996).

² Un organisme de reproducció asexual transfereix tots els seus gens a la seva descendència —no només la meitat— i es reproduïx el doble de ràpid que un organisme amb sexes diferenciats —on un dels sexes no es reproduïx—, el que es coneix com el «doble cost del sexe» (*two-fold cost of sex*; Maynard-Smith, 1971, 1978).

Conclusions

Ens queda molt camí per recórrer, una llarga llista de desafiaments en l'estudi de la selecció sexual que sens dubte amaguen grans descobriments per realitzar. Per exemple, encara no entenem bé l'evolució i les característiques de les preferències en l'elecció de parella. Encara desconeixem aspectes bàsics relacionats amb la distribució, la variabilitat i la forma de les funcions de preferència, els costos associats a l'elecció o el paper de l'ambient social i els mecanismes cognitius implicats en l'elecció de parella —vegeu l'article de Santos i Varela en aquest mateix monogràfic. Així mateix, hem prestat molt poca atenció a la competència intrasexual en les femelles o a l'evolució del sexe entre individus del mateix sexe, dos fenòmens que estan molt més estesos del que sospitàvem. Tampoc entenem bé com opera la selecció sexual en ambients complexos, subjectes a les variacions ambientals que són pròpies de la major part dels hàbitats en els quals es

reproduïen els organismes en la natura. La major part dels avenços que hem realitzat fins a la data en el camp de la selecció sexual s'han centrat a estudiar els mecanismes de competència sexual en condicions ambientals estables, com les del laboratori, i per tant desconeixem com es traslladen aquests descobriments a la natura. Un altre gran desafiament consisteix a entendre quins factors són determinants en l'evolució del conflicte sexual, per què aquest fenomen tan estès en la naturalesa danya les femelles de moltes espècies i no unes altres, i les conseqüències que això té per a la viabilitat de les poblacions. També resultarà crucial entendre el paper de la plasticitat fenotípica en els caràcters sexuals secundaris, i com aquestes respostes poden donar lloc a una retroalimentació entre processos ecològics i evolutius; fet fonamental tant per entendre com opera la selecció sexual com el seu paper en l'adaptació a les creixents demandes de canvi a què s'enfronta la biodiversitat d'aquest planeta.

En definitiva, hem arribat molt lluny des de la publicació el 1871 de la segona i freqüentment oblidada obra mestra de Darwin, la seva enorme *Descent*. Probablement perquè Darwin va dedicar el títol principal i gran part d'aquest llibre a l'evolució humana, pot fer la impressió que la selecció sexual és un aspecte secundari d'aquesta obra. Tot al contrari, les idees de Darwin sobre selecció sexual constitueixen, sens dubte, la principal aportació d'aquest llibre a l'estudi de l'evolució, i al de la biologia en general. En presentar les seves idees sobre la selecció sexual fa cent cinquanta anys, Darwin no només va completar l'esquema general de la seva teoria de la selecció natural, sinó que va establir les bases del que s'ha convertit en un dels pilars de la biologia evolutiva. Un camp que, des de la dècada dels anys setanta del passat segle, ha explotat i s'ha revelat com un dels més complexos i excitants en l'estudi de l'evolució. Quin millor testimoni del que va suposar la segona gran idea de Darwin?

Bibliografia

- AGRAWAL, A. F. (2001). «Sexual selection and the maintenance of sexual reproduction». *Nature* 411: 692-695.
- ALCOCK, J. (1994). «Postinsemination associations between males and females in insects: the mate-guarding hypothesis». *Annu. Rev. Entomol.* 39: 1-21.
- ANDERSSON, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton: Princeton University Press.
- ARNQVIST, G.; NILSSON, T. (2000). «The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects». *Animal Behav.* 60: 145-164.
- ARNQVIST, G.; ROWE, C. (2005). *Sexual conflict*. Princeton: Princeton University Press.
- BATEMAN, A. J. (1948). «Intra-sexual selection in *Drosophila*». *Heredity* 2: 349-368.
- DARWIN, C. R. (1859). *On the origin of species: A facsimile of the first edition*. Cambridge (1964): Harvard University Press [versió catalana: DARWIN, C. (1982) *L'origen de les espècies*. Trad.: S. Albertí i C. Albertí. Barcelona: Edicions 62/Diputació de Barcelona].
- DARWIN, C. R. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. Londres: John Murray, 2 vol., 1a edició [versió catalana: DARWIN, C. (1984) *L'origen de l'home i sobre la selecció en relació al sexe*. Trad.: J. Egozcue. Barcelona: Edicions Científiques Catalanes].
- DAWKINS, R. (1976). *The selfish gene*. Oxford: Oxford University Press.
- DIAMOND, J. (1986). «Biology of birds of paradise and bowerbirds». *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 17-37.
- EBERHARD, W. (1996). *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton: Princeton University Press.
- EDWARD, D. A.; CHAPMAN, T. (2011). «The evolution and significance of male mate choice». *Trends Ecol. Evol.* 26: 647-654.
- EMLÉN, D. J. (2014). *Animal weapons: the evolution of battle*. Nova York: Henry Holt and Co.
- FISHER, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*. Londres: Oxford University Press.
- GAVRILETS, S. (2014). «Is Sexual Conflict an "Engine of Speciation"?». *Cold Spring Harb. Persp. Biol.* 6: a017723.
- HOLT, V. V.; LLOYD, R. E. (2010). «Sperm storage in the vertebrate female reproductive tract: how does it work so well?». *Theriogenology* 73: 713-722.
- HUNTER, J. (1837). «An account of Mr. Hunter's method of performing the operation for the cure of the popliteal aneurism». *The works of John Hunter* 3: 594-612.
- JANICKE, T. et al. (2016). «Darwinian sex roles confirmed across the animal kingdom». *Sci. Adv.* 2: e1500983.
- KAMATH, A. (2016). «Variation in display behavior, ornament morphology, sexual size dimorphism, and habitat structure in the fan-throated lizard (*Sitana*, Agamidae)». *J. Herpetol.* 50: 394-403.
- KARSTEN, K. B. et al. (2009). «Sexual selection on body size and secondary sexual characters in 2 closely related, sympatric chameleons in Madagascar». *Behav. Ecol.* 20: 1079-1088.
- KIRKPATRICK, M. (1982). «Sexual selection and the evolution of female choice». *Evolution* 36: 1-12.
- LEHTONEN, J. et al. (2016). «Why anisogamy drives ancestral sex roles». *Evolution* 70: 1129-1135.
- LIGON, R. A. et al. (2018). «Evolution of correlated complexity in the radically different courtship signals of birds-of-paradise». *PLoS Biol.* 16: e2006962.
- LUMLEY, A. J. et al. (2015). «Sexual selection protects against extinction». *Nature* 522: 470-473.
- MAYNARD-SMITH, J. (1971). «*The origin and maintenance of sex*». A: WILLIAMS, G.C (ed): *Group Selection*. Chicago: Aldine Atherton, 163-175.
- MAYNARD-SMITH, J. (1978). *The Evolution of sex*. Cambridge: Cambridge University Press.
- MÖLLER, A. P.; ALATALO, R. V. (1999). «Good-genes effects in sexual selection». *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 85-91.
- ÖSTLUND, S.; AHNESJÖ, I. (1998). «Female fifteen-spined sticklebacks prefer better fathers». *Animal Behav.* 56: 1177-1183.
- PANHUIS, T. M. et al. (2001). «Sexual selection and speciation». *Trends Ecol. Evol.* 16: 364-371.
- PARKER, G. A. (1970). «Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects». *Biol. Rev.* 45: 525-567.
- PARKER, G. A. (2006). «Sexual conflict over mating and fertilization: An overview». *Phil. Trans. R. Soc.* 361: 235-259.
- PARKER, G. A.; PIZZARI, T. (2010). Sperm competition and ejaculate economics. *Biological Reviews* 85 (4): 897-934.
- POMIANKOWSKI, A.; MÖLLER, A. (1995). «A resolution of the lek paradox». *Proc. R. Soc. Lond. B* 260: 21-29.
- RADWAN, J. (2004). «Effectiveness of sexual selection in removing mutations induced with ionizing radiation». *Ecol. Lett.* 7: 1149-1154.
- RANKIN, D. J. et al. (2011). «Sexual conflict and the tragedy of the commons». *Am. Nat.* 177: 780-791.
- ROWE, L.; HOULE, D. (1996). «The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits». *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 1415-1421.
- SIMMONS, L.W. (2002). *Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects, Monographs in Behavior and Ecology*, vol. 68. Princeton: Princeton University Press.
- SMITH, R. L. (ed.). (2012). *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Londres: Academic Press.
- THORNHILL, R. (1983). «Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*». *Am. Nat.* 122: 765-788.
- TRIVERS R. L. (1972) «Parental investment and sexual selection». A CAMPBELL, B., (ed.). *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*. Chicago: Aldine Publishing Co., 136-179.
- WIGBY, S.; CHAPMAN, T. (2005). «Sex peptide causes mating costs in female *Drosophila melanogaster*». *Curr. Biol.* 15: 316-321.