



Selecció sexual: per què els mascles lluiten i les femelles trien?

Ferran Sayol  i Mariona Ferrandiz-Rovira 

Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals (CREAF)
Universitat Autònoma de Barcelona (UAB)

Resum: La lluita per aconseguir reproduir-se és una part essencial de l'existència de qualsevol organisme. Per als animals sexuats, l'afer es veu complicat per la necessitat de trobar un altre individu disposat a aparellar-se. Charles Darwin va ser el primer que va estudiar els sistemes d'aparellament des d'una òptica evolutiva i va posar la primera pedra de la teoria de la selecció sexual. Tot i que va caldre més d'un segle per convèncer els científics de la seva validesa, ha esdevingut una de les àrees més fecundes en el camp de la biologia evolutiva. Segons la teoria, els caràcters que confereixen als individus més possibilitats de deixar descendència, malgrat que puguin comprometre la seva supervivència, seran seleccionats per dos mecanismes diferents. Per una banda, els individus d'un mateix sexe competiran entre si per aconseguir aparellar-se amb l'altre sexe, de manera que se seleccionaran caràcters que els facin bons competidors. Per altra banda, els individus d'un sexe, generalment les femelles, podran elegir quin individu els fa més el pes per aparellar-s'hi, de manera que es podran seleccionar trets que per alguna raó fan els individus més atractius a ulls de l'altre sexe. Sota aquesta perspectiva, la teoria de la selecció sexual ha mirat d'explicar perquè són els mascles els que normalment lluiten i perquè les femelles les que majoritàriament són més exigents a l'hora d'escollir parella. A més, ha permès entendre una gran varietat de comportaments extravagants en el context del sexe: còpules furtives, amants transvestits, regals nupcials o suïcidis sexuals. Tot s'hi val en la lluita per la reproducció!

Summary: SEXUAL SELECTION: WHY DO MALES FIGHT AND FEMALES CHOOSE? –The struggle to reproduce is a key part of the existence of any organism. For sexually reproductive species, reproduction is more difficult because they need to find another individual willing to mate. Charles Darwin was the first to study mating systems from an evolutionary point of view and he laid the first stone of sexual selection theory. More than one century was needed to convince the scientific community of its validity, but it has become one of the most active areas in the field of evolutionary biology. According to the theory, the traits that give individuals higher reproductive output, though they often compromise their survival, may be selected by two different mechanisms. First, individuals of the same sex compete with each other to copulate with the other sex, so any character that makes them good competitors should be selected. Second, the individuals of a given sex, usually the females, are able to choose which individual they prefer to mate with, so they can select attractive traits in the eyes of the other sex. From this perspective, sexual selection theory has explained why males usually fight and females are the choosy sex. In addition, it has increased understanding of a great variety of extravagant behaviours in the context of sex: furtive mating, cross-dressing lovers, nuptial gifts and sexual suicide. Everything counts in the struggle for reproduction!

Després de culminar 20 anys de minucios treball d'investigació amb la publicació de l'“Origen de les espècies” (*On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, en anglès; Darwin, 1859), Charles Darwin no descansa. Està determinat a adreçar tots els aspectes criticats de la teoria i durant els següents anys es dedica a revisar notes, ampliar informació i corregir les edicions successives de l'“Origen”. Hi ha un tema que té a Darwin especialment capficat: si els caràcters

que se seleccionen són els que confereixen més probabilitat de supervivència, per què els mascles d'algunes espècies tenen colors atractius o cues extravagants que semblen anar en detriment de la supervivència dels individus? Cal trobar una explicació.

La selecció natural i la selecció sexual

Uns mesos abans de la publicació de l'“Origen de les espècies”, Charles Darwin i Alfred Russel

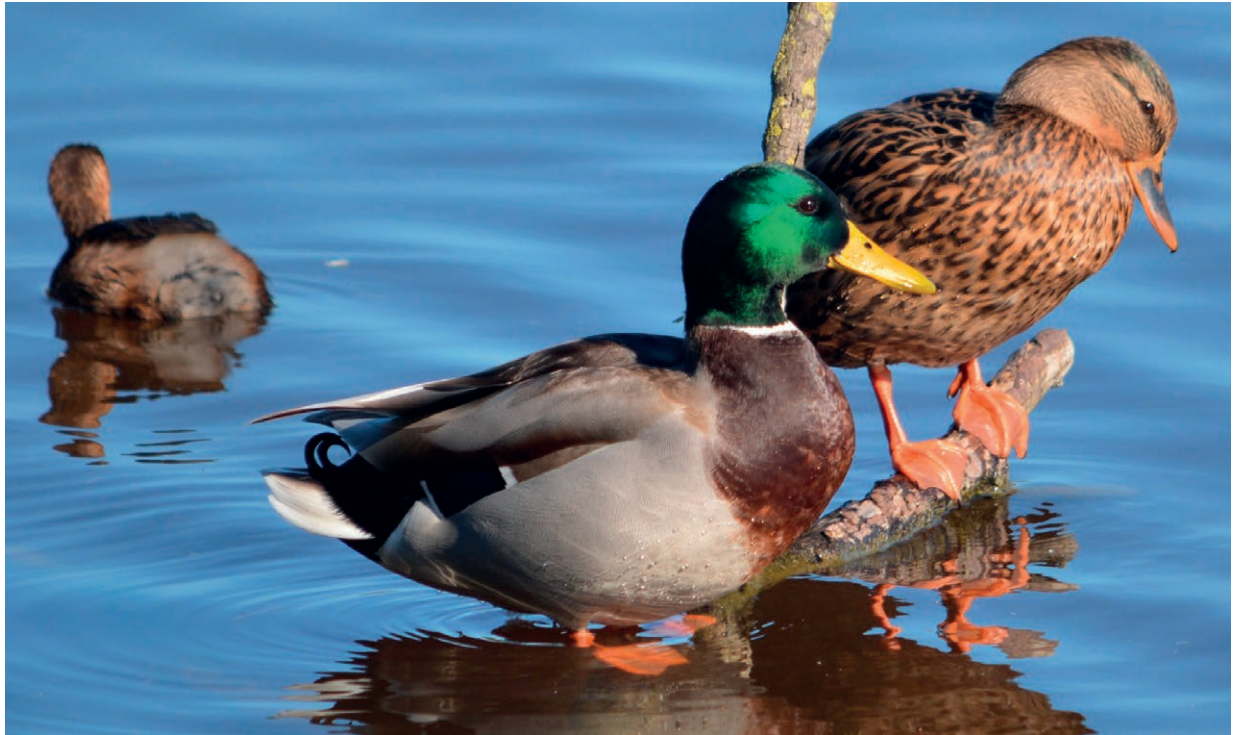


Figura 1. En alguns casos, mascles i femelles de la mateixa espècie tenen aparences força diferents. L'ànec collverd (*Anas platyrhynchos*) deu el seu nom a la brillant coloració verda del coll del mascle. La femella, en canvi, només presenta tons marrons, que la fan passar molt més inadvertida (Fotografia: Simon Ducatez).

Wallace presentaven a la Royal Society de Londres (Darwin i Wallace, 1858), el mecanisme de l'evolució per selecció natural, una idea que revolucionaria la biologia per sempre. La teoria ens explica l'evolució dels trets adaptatius: els individus que posseeixen trets que els permetin sobreviure millor que els altres individus, passaran aquests trets a la següent generació. Tot i que els dos científics van arribar a la mateixa conclusió, Darwin havia recopilat múltiples evidències que recolzaven la teoria de l'evolució per selecció natural, que exposà en la seva obra més coneguda (Darwin, 1859). Tanmateix, hi ha certs caràcters que la teoria no és capaç d'explicar: els caràcters sexuals secundaris. Aquests trets es desenvolupen en la maduresa sexual i distingeixen a mascles i femelles més enllà dels òrgans sexuals. Són trets característics de cada sexe, com per exemple diferències en els colors del plomatge o la mida corporal, però que no són imprescindibles per a la reproducció. En el cas de l'ànec collverd (*Anas platyrhynchos*), per exemple, podem distingir fàcilment mascles i femelles per la seva coloració (fig. 1). Sovint, alguns d'aquests caràcters que distingeixen als mascles, com les llargues cues d'alguns ocells, dificulten els moviments, impedeixen camuflar-se o bé requereixen energia extra per produir-se i mantenir-se. Per què la selecció natural no elimina aquests caràcters?

L'any 1871, Darwin publica "L'ascendència de l'home i la selecció sexual" (*The Descent of Man* en anglès; Darwin, 1871), on exposa una possible

explicació: La selecció sexual és un cas de selecció natural en què l'èxit dels individus no només depèn de la seva habilitat per sobreviure, sinó de la seva capacitat de reproduir-se i deixar més descendents que els altres individus (fig. 2). Els mascles més ornamentats, per exemple, si són capaços d'atraure més femelles i tenir més descendència, perpetuaran aquests caràcters a les generacions futures. Tanmateix, perquè són els mascles els que es barallen i tenen ornaments per atraure les femelles? Si ambdós estan exposats a les pressions per aconseguir el màxim èxit reproductor possible, no troben les mateixes solucions per aconseguir-ho?

Mascles i femelles: l'origen del conflicte sexual

L'única diferència universal entre mascles i femelles, que es compleix en totes les espècies sexuades, és la mida dels gàmetes: les femelles tenen gàmetes –anomenats òvuls– més grans que els dels mascles –anomenats espermatozoides (fig. 3). Al llarg de la seva vida, les femelles produeixen uns pocs òvuls energèticament costosos. En els ocells, per exemple, un ou pot constituir fins al 30% del pes de la mare (Lack, 1968). Els mascles, en canvi, poden generar milions d'espermatozoides en un sol dia, que sols contenen l'ADN i l'energia suficient per moure's fins a trobar un òvul. Aquesta asimetria devia evolucionar a partir de gàmetes idèntics, que es van especialitzar (fig.

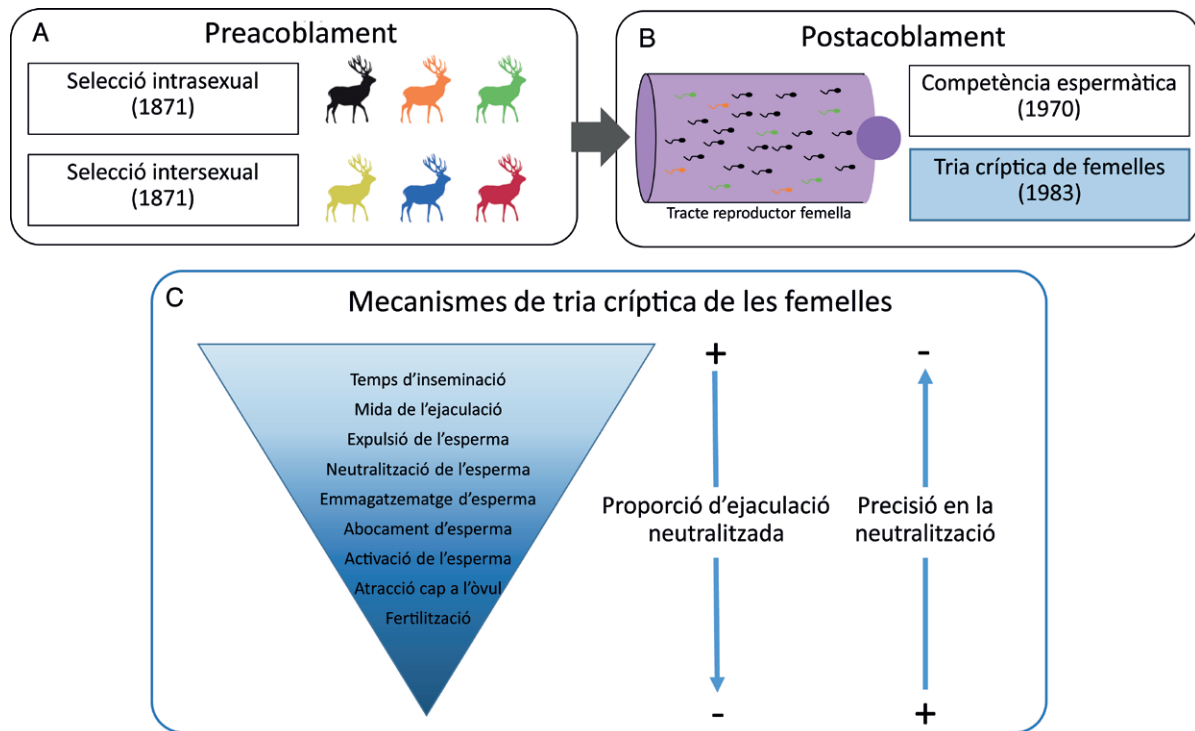


Figura 2. Mecanismes de selecció sexual. A, mecanismes preacoblament; B, mecanismes postacoblament; C, mecanismes de la tria crítica de les femelles (Modificat a partir de Firman *et al.*, 2017).

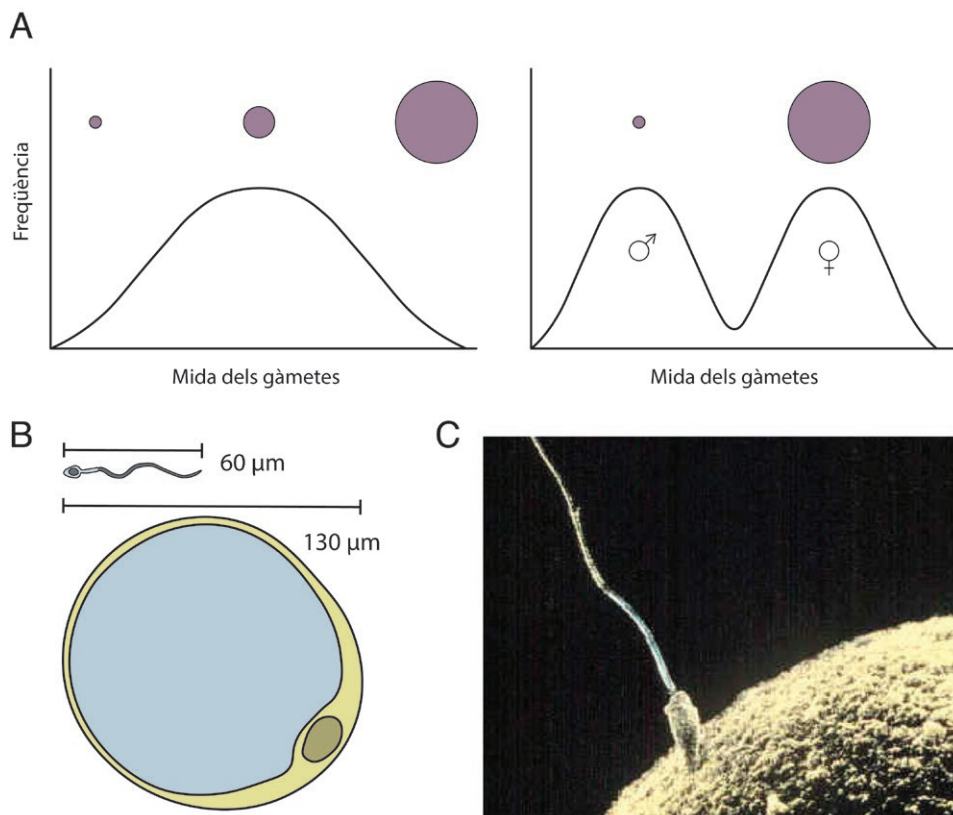


Figura 3. La distinció universal de mascles i femelles és la forma dels seus gàmetes. Els mascles produeixen milions de gàmetes petits i mòbils (els espermatozoides) i les femelles produeixen uns pocs gàmetes immòbils i grans, però amb reservoris energètics determinants per a l'embrió (els òvuls), que devien evolucionar a partir de gàmetes no especialitzats (A). Representació a escala d'un òvul i espermatozoide humans (B) i una fotografia amb microscopi electrònic del moment de la fertilització (C).

3A): uns gàmetes cada cop més grans (els òvuls) deuriem assegurar la nutrició de l'embrió, però això va obrir la porta a l'estratègia dels mascles: uns gàmetes petits, mòbils i ràpids –els espermatozoides– que es dirigeixen cap als òvuls immòbils (Parker *et al.*, 1972) (fig. 3). La contribució desigual de recursos per a l'embrió per part dels dos sexes (gran per als òvuls i molt petita per als espermatozoides) fa que l'èxit reproductor d'una femella estigui determinat pel nombre d'òvuls que pot produir, mentre que els mascles estan més limitats pel nombre d'òvuls que siguin capaços de fecundar. Això provoca dues pressions de selecció oposades: com que el factor limitant en la reproducció sembla ser el nombre d'òvuls, els mascles destinaran l'energia per aconseguir fecundar el màxim d'òvuls possibles, més que no pas cuidant cada descendent (Clutton-Brock, 1991). Tanmateix, les femelles hauran de triar molt bé a qui deixen fecundar els seus preuats òvuls, de manera que la seva estratègia es basa en maximitzar la qualitat de la seva parella (que acabarà determinant la qualitat dels seus descendents).

Les diferències en forma i funció dels gàmetes són determinants per explicar els diferents rols de mascles i femelles en la reproducció: Bateman (1948) va poder demostrar experimentalment en la mosca del vinagre (*Drosophila melanogaster*) que els mascles tenien un èxit reproductor molt

més variable entre individus que no pas les femelles i que els mascles podrien augmentar més ràpidament el seu èxit sexual simplement augmentant el nombre de còpules. Com a conseqüència, la competència per a l'accés a la reproducció és molt més intensa en els mascles, perquè s'hi juguen molt (Jones, 2009; Wade i Shuster, 2010). Bateman creia que aquestes diferències entre sexes es devien originalment en les asimetries en la inversió en els gàmetes. Anys més tard, Trivers (1972) va desenvolupar aquestes idees a partir de la teoria de la inversió parental. Dedicar més atencions als descendents pot aconseguir incrementar la seva probabilitat de supervivència, però a costa de dedicar menys energia a generar nous descendents. Ja des de la formació dels gàmetes, les femelles dediquen més energia en els descendents actuals, mentre que els mascles opten per invertir poc en cada descendent per tal de buscar noves oportunitats de reproducció. Les femelles, un cop s'han aparellat, guanyen poc de tornar a copular, per tant típicament hi haurà menys femelles disponibles, creant una raó de sexes operativa (la proporció de mascles i femelles) esbiaixada cap als mascles (Emlen i Oring, 1977; Clutton-Brock, 2017). Tot i que hi pot haver una reversió dels rols sexuals (fig. 4), la norma general és que són els mascles els que competeixen entre ells per trobar femelles sexualment actives.



Figura 4. A vegades els rols sexuals típics (mascles que es barallen i femelles que crieu a la descendència) es poden invertir. Quan la inversió parental és més gran en els mascles, són les femelles les que competeixen per accedir als mascles i aquests els que trien la parella (Clutton-Brock, 1991; Andersson, 1994; Eens, 2000). Un exemple n'és el corriol pit-roig (*Phalaropus lobatus*), un ocell de la família dels escolopàcids que cria a la tundra àrtica i que el podem observar a Catalunya durant el seu pas cap a les zones d'hivernada del nord d'Àfrica, com aquest individu que reposa al cim del Matagalls (Osona). En aquesta espècie, les femelles es barallaren per aparellar-se amb diversos mascles, mentre que ells incuben els ous i tenen cura de les cries (Fotografia: Martí Franch).

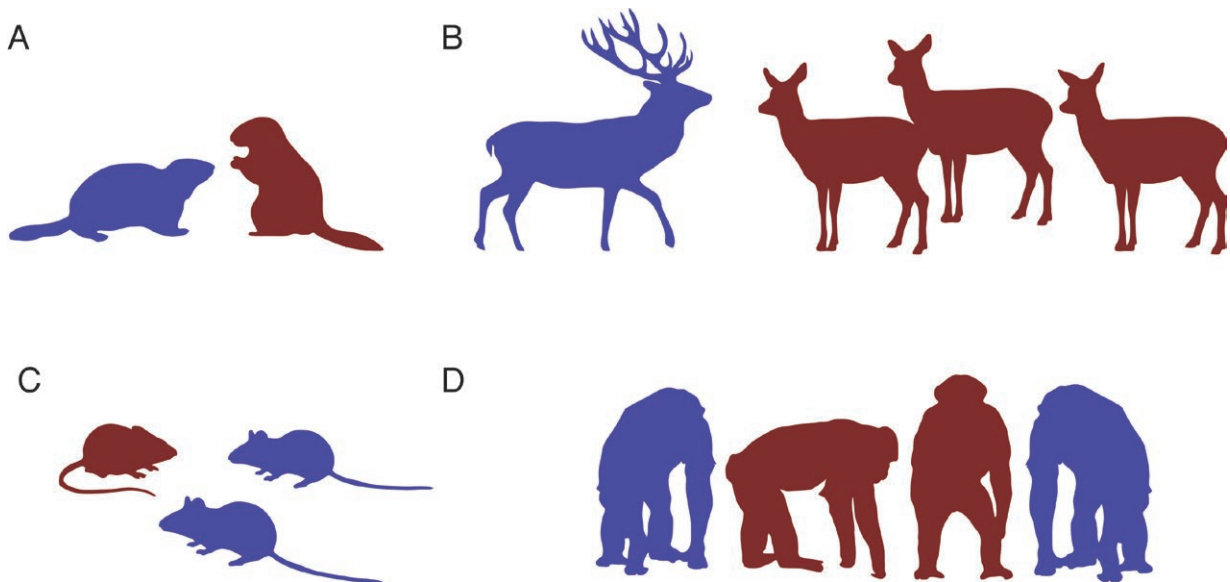


Figura 5. Els sistemes d'aparellament es poden classificar segons el nombre de parelles que té cada sexe. La monogàmia està formada per un sol mascle i una sola femella com en el cas de la marmota alpina (*Marmota marmota*) (A), mentre que la poligàmia pot consistir en un mascle i dues o més femelles (poligínia, B, com el cèrvol (*Cervus elaphus*)), una femella amb dos o més mascles (poliàndria, C, com el ratolí de casa (*Mus musculus*) o un grup social de diversos mascles i femelles que es poden aparellar entre ells (D, com el ximpanzé (*Pan troglodytes*)).

Selecció intrasexual: la lluita per l'aparellament

En paraules de Darwin, la selecció intrasexual és “La selecció que passa en un sexe com a resultat de competir entre els membres d'aquest sexe per reproduir-se amb l'altre sexe” (fig. 2A). Són els mascles els que generalment competeixen per accedir a les femelles, tot i que aquesta competència pot ser més o menys intensa segons el sistema d'aparellament (fig. 5). En les espècies monògames, la competència per les femelles és baixa, ja que els mascles que ja estan aparellats tenen més incentius per defensar la seva parella que per trobar-ne una de nova (Lukas i Clutton-Brock, 2013). En canvi, en sistemes promiscus o de poligàmia, hi haurà uns mascles que poden monopolitzar la majoria d'oportunitats de reproducció si poden controlar harems de femelles. En aquests casos, cada mascle pot aspirar a un potencial reproductor molt més alt que les femelles (Clutton-Brock i Parker, 1992), però sempre a costa dels fracassos dels altres mascles.

Un dels efectes més comuns de la selecció per accedir a les femelles és l'evolució d'una mida corporal gran en els mascles. Si els individus més grans poden guanyar als més petits per accedir a l'aparellament, aquest tret serà seleccionat. Altres trets que han evolucionat de forma independent en els mascles de molts grups són estructures d'armament en forma de banyes, corns o pues (fig. 6). Aquests caràcters s'utilitzen per combatre altres mascles (Emlen, 2008) i, com ja hem vist, ens permeten diferenciar

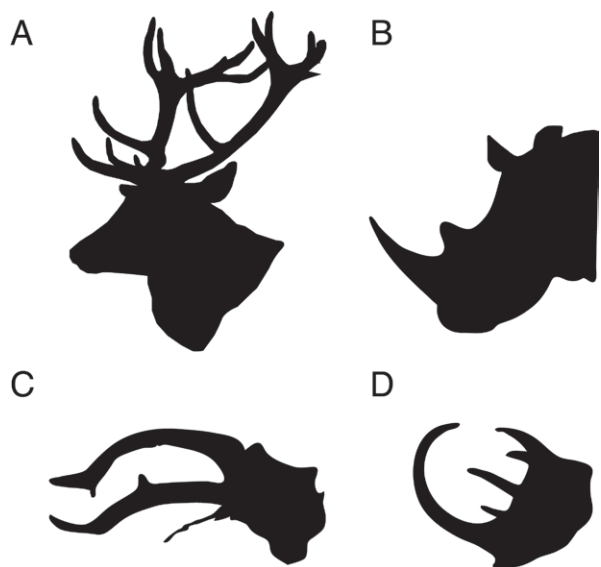


Figura 6. Els mascles de grups tan diferents com mamífers i insectes han evolucionat de forma independent estructures en forma de banyes o corns destinades a lluitar amb altres mascles per l'aparellament: A, cèrvol (*Cervus elaphus*); B, rinoceront blanc (*Ceratotherium simum*); C, escarabat cèrvol o escanyapolls (*Lucanus cervus*); i D, escarabat rinoceront de cinc banyes (*Eupatorus gracilicornis*).

mascles de femelles de manera que els anomenem caràcters sexuals secundaris. Els mascles que siguin capaços d'apartar els altres mascles, guanyant batalles i dominant territoris, tindran una probabilitat més alta de reproduir-se.

Tàctiques alternatives dels mascles

Què hauran de fer aquells mascles que no siguin capaços de guanyar combats i monopolitzar harems i territoris? No han de tirar la tovallola, perquè existeixen camins alternatius per als mascles perdedors per arribar a reproduir-se. En la granota roja (*Rana temporaria*), per exemple, els mascles poden "piratejar" les postes d'altres individus (Viites *et al.*, 2004), de manera que ejaculen sobre postes ja fetes per intentar fecundar els ous que no ho hagin quedat fecundats durant la còpula anterior. Aquest tipus de comportaments s'anomenen tàctiques de reproducció alternatives i la seva importància en la selecció sexual cada cop és més reconeguda, essent un dels principals factors de la diversitat morfològica i de comportament entre els mascles (Gross, 1996; Shuster i Wade, 2003).

Una de les tàctiques alternatives més comunes és la dels mascles furtius (*sneaker* en anglès). En comptes de defensar territoris i lluitar per a les femelles, aquests mascles es dediquen a entrar furtivament en territoris dominats per altres mascles per copular amb les femelles. Un tàctica similar és la dels mascles satèl·lit, que esperen al voltant dels territoris dominats per copular amb alguna femella que surti del territori. En la foca gris (*Halichoerus grypus*), per exemple, els mascles lluiten per monopolitzar les platges on crien les femelles i un sol vencedor és l'amo de la platja. Hi ha altres mascles, en canvi, que evadeixen les lluites, i dediquen els esforços a buscar femelles a l'aigua, quan arriben o marxen de la colònia i intentar reproduir-s'hi (Worthington Wilmer *et al.*, 1999). Una situació similar s'ha observat en l'esquirol gris (*Sciurus carolinensis*), on els mascles joves utilitzen la tàctica de satèl·lit, mentre que els més vells defensen activament els seus territoris (Koprowski, 1993).

Una altra tàctica alternativa freqüent és el mimetisme de femelles. En els mastegatxos (*Ficedula hypoleuca*), una espècie migradora comú a tot el territori català, s'ha observat que els mascles joves imiten el plomatge de les femelles per accedir als millors territoris (Slagsvold i Sætre, 1991). Els mascles mimetitzats potser no aconsegueixen tantes còpules com els vells mascles dominants, però tenen més èxit que els mascles sense territori. En els peixos les tàctiques d'aparellament alternatives són molt freqüents, probablement perquè en la majoria d'espècies la fertilització és externa (Gross i Shine, 1981). En una espècie de peix de la família dels Centràquids (*Lepomis macrochirus*), els mascles defensen territoris on les femelles podran fer les postes. Tanmateix, hi ha mascles que es dediquen a entrar furtivament als territoris dels mascles dominants, mimetitzant femelles o bé madurant precoçment quan encara tenen aspecte de juvenils (Gross, 1984).

Estratègies condicionals i estratègies en equilibri

Sovint, utilitzar una tàctica o una altra depèn d'una estratègia condicional (Gross, 1996). En

aquests casos, la tàctica utilitzada no és l'òptima, però és la que dona el màxim benefici tenint en compte les possibilitats existents (el que s'anomena *The best of a bad job* en anglès; Davies, 1982; Dawkins, 1980). Per exemple, els individus poden adoptar una tàctica alternativa –associada a unes característiques morfològiques i comportamentals–, segons la seva condició o estatus social: mascles amb possibilitats de guanyar combats optaran per lluitar i mascles amb poques possibilitats optaran per una tàctica alternativa. Aquestes decisions de vegades es prenen durant el desenvolupament, com en algunes espècies d'escarabat (Emlen, 1997). D'altres vegades, el canvi d'estratègia és seqüencial, com en una espècie d'espia-dimonis (*Calopteryx maculata*): els mascles joves més competitiu defensen territoris i els mascles ja vells es dediquen a infiltrar-se en territoris d'altri (Forsyth i Montgomerie, 1987).

Hi ha casos, però, en què diferents tàctiques estan prefixades genèticament i solament es mantenen perquè tenen el mateix èxit, de manera que estan en equilibri i cap de les estratègies pot desplaçar les altres (Smith, 1982). Uns petits llargardaixos originaris de Califòrnia (*Uta stansburiana*), per exemple, tenen tres coloracions diferents, associades a tres tàctiques de comportament sexual diferents (fig. 7). Els mascles taronges són grossos, agressius i defensen grans territoris amb harems de femelles. Els mascles blaus són de mida intermèdia, menys agressius i defensen petits territoris amb una sola femella. Els mascles grocs són els més petits, amb un comportament i coloració semblant a les femelles receptives i no

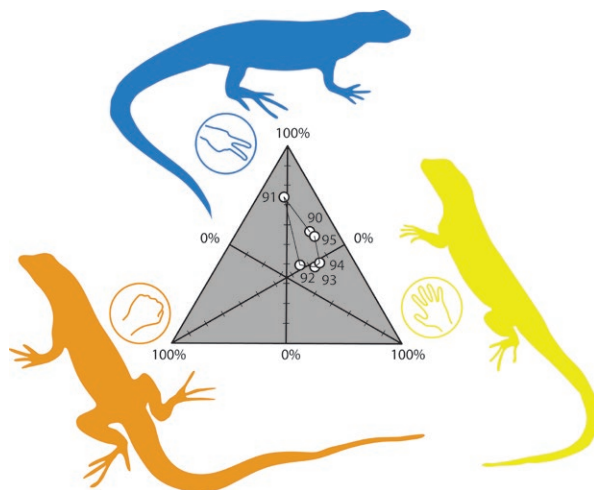


Figura 7. Durant el 1990 al 1995 (representat amb punts blancs), la freqüència de mascles adults de cada tipus de polimorfisme de coloració ha anat variant com a conseqüència de la selecció dependent de la freqüència (quan els blaus són molt freqüents se selecciona el morf taronja). La freqüència de cada morf està representada com segueix: 0-100% de blau des de la base a l'apex, 0-100% de taronja de dreta a esquerra i 0-100% de groc d'esquerra a dreta. Dades de Sinervo i Lively, 1996.

defensen territoris sinó que intenten infiltrar-se als territoris dels altres mascles. Aquestes tres estratègies poden coexistir com a resultat de la selecció depenent de la freqüència. Això significa que, igual que en el joc de la pedra-paper-tisores, cada tipus de mascle ho fa bé contra una de les alternatives i malament contra l'altra. El resultat és que les freqüències de cada polimorfisme vagin oscil·lant en la població, sense que cap de les alternatives pugui desplaçar completament les altres (Sinervo i Lively, 1996). Un altre exemple similar amb tres mascles amb morfologies i comportaments sexuals diferents -totes amb el mateix èxit relatiu s'ha trobat en una espècie de crustaci que habita l'interior d'esponges (Shuster i Wade, 1991).

Selecció intersexual: el paper de les femelles en la reproducció

Després que Darwin presentés la seva teoria de la selecció sexual (Darwin, 1871), la competència entre mascles de seguida va ser acceptada per la comunitat científica com a un dels mecanismes de la selecció sexual, però, en aquella època, la majoria de científics van descartar la importància de l'elecció de parella. No obstant això, des de la dècada dels vuitanta fins a l'actualitat s'ha pogut constatar que les femelles (o els mascles en espècies amb rols invertits) no són agents passius de la reproducció sinó que el seu rol en la selecció sexual és imprescindible per entendre l'evolució d'alguns caràcters i comportaments. Aquest segon mecanisme de selecció, es coneix com a selecció intersexual i en paraules de Darwin (1871), consisteix en "individus d'un mateix sexe que intenten excitar o atraure els del sexe oposat, normalment les femelles, que no esdevenen passives sinó que seleccionen les parelles més agradables" (fig. 2A). Sota aquest mecanisme, els caràcters que generin més atracció, seran seleccionats.

El primer estudi experimental sobre preferències de les femelles, però, no va arribar fins gairebé 100 anys després. Es va realitzar en la vídua de cua llarga (*Euplectes progne*), un ocell de Kenya de la mida d'un pardal, però en què els mascles tenen unes cues de fins a mig metre de llarg. Aquest experiment clàssic (Andersson, 1982) va demostrar que modificar la llargada de les cues dels mascles canviava el seu èxit reproductor: les cues més llargues eren preferides per les femelles. Un estudi similar amb orenetes (Møller, 1988) també va concloure que hi havia una preferència per cues llargues. Així doncs, amb excepció de les còpules forçades (Smuts i Smuts, 1993; Clutton-Brock i Parker, 1995), les femelles decideixen amb qui es reproduïxen i amb qui no, de manera que generen un segon mecanisme de selecció sexual (anomenat selecció intersexual; fig. 2A) on les característiques que facin els mascles més atractius per elles, seran seleccionats. Cal tenir en compte, però, que quan parlem d'elecció de parella (*mate choice* en anglès o *choix de partenaire* en fran-

cès), és important remarcar que el terme elecció no fa referència a una conducta conscient sinó que s'utilitza com a contraposició a un aparellament a l'atzar, és a dir, amb qualsevol membre de l'altre sexe. Per altra banda, per entendre bé els interessos de les femelles en l'elecció de la parella, cal distingir el company social i el company genètic. El primer, és un/s individu/s amb qui conviu i estableix lligams socials durant l'època reproductora i fins i tot més enllà de l'època reproductora, mentre que el company o parella genètica és l'individu/s amb qui es reproduïx i té descendència. Gràcies al desenvolupament de tècniques de seqüenciació, a partir de mitjan anys 80 es va començar a determinar amb precisió si els companys socials eren o no els mateixos que els companys genètics i es va descobrir que en una proporció força elevada de casos, els companys socials i genètics no eren els mateixos. En una revisió feta amb 130 espècies d'ocells, on el sistema d'aparellament monògam és el majoritari (representa el 93% de les espècies [Lack, 1968]), es va veure que el 86% de les espècies tenen còpules extra-parella i aproximadament l'11% dels descendents són fills d'aquestes infidelitats (Griffith *et al.*, 2002). Les còpules extra-parella també són freqüents en mamífers (Cohas i Allainé, 2009) i s'han descrit tant en amfibis com en peixos (revisat a Allainé i Cézilly [2010]). Per tant, actualment es procura fer la distinció entre els sistemes d'aparellament socials i els sistemes d'aparellament genètics, ja que tots dos juguen un paper diferent a la selecció sexual i les femelles poden elegir individus diferents per aparellar-se o per reproduir-se.

Elecció de parella: quin és el millor company?

La llista de caràcters sexuals secundaris dels mascles que han sigut seleccionats per les femelles és realment extensa (vegeu Andersson [1994] per un recull exhaustiu) i s'ha vist que ocorre en grups tan diversos com els artròpodes (Tomkins i Simmons, 1998; Cotton *et al.*, 2006), els peixos (Bourne *et al.*, 2003), amfibis i rèptils (Sullivan i Kwiatkowski, 2007; Márquez *et al.*, 2008), ocells (Pryke *et al.*, 2001; Coleman *et al.*, 2004) i mamífers (Clutton-Brock *et al.*, 1980; Plavcan i Ruff, 2008; Ferrandiz-Rovira *et al.*, 2014). En certs casos, sembla que les femelles trien els mascles més competitiu, de manera que una mida corporal gran o uns armaments en forma de banyes poden servir als mascles tant per guanyar els contrincants com per resultar més atractius per a les femelles. Tanmateix, hi ha altres caràcters que semblen més difícils d'explicar com ara colors vistosos, plomalls extravagants i les llargues cues que hem vist en anteriors exemples. Ells inverteixen grans quantitats d'energia per expressar i mantenir aquests caràcters, que poden fins i tot provocar efectes adversos en la resposta immune (Garvin *et al.*, 2007) i, com a conseqüència, generar taxes de mortalitat més altes. També, carac-

ters sexuals prominents poden causar riscos més elevats de depredació ja que aquests passen difícilment desapercebuts (Zuk i Kolluru, 1998). Com s'entén doncs que les femelles busquin mascles amb aquests caràcters sexuals que poden ser un desavantatge en termes de selecció natural per als mateixos mascles? Com recordareu, l'èxit reproductiu de les femelles no depèn del nombre de parelles sexuals que tinguin, com en el cas dels mascles, sinó de la quantitat de recursos que podran dedicar a la producció dels seus descendents per a la contribució desigual de recursos per part dels dos sexes (gran per als òvuls i molt petita per als espermatozoides). Així doncs, la selecció natural hauria d'afavorir que les femelles elegissin aquells caràcters que puguessin millorar el nombre i/o la qualitat dels descendents que podrien produir al llarg de la seva vida reproductiva (Cézilly i Allainé, 2010). Però, coneixem quines són exactament les característiques que fan dels mascles uns bons companys? Poden considerar-se bons companys aquells mascles que aporten beneficis directes (en forma de recursos) i/o indirectes (en forma de bona qualitat genètica) a les femelles.

Beneficis directes: obtenció de bons recursos

Hi ha diversos tipus de beneficis directes que podrien explicar l'elecció de parella per part de les femelles com, per exemple, la garantia que el mascle sigui fèrtil; els recursos suplementaris que obté la femella associant-se amb un mascle; la protecció que li confereix enfront als depredadors o enfront a altres mascles que busquen aparellar-se amb ella; i la cura parental (*parental care*, en anglès) que ofereix als seus descendents (Cézilly i Allainé, 2010).

Un dels beneficis que més ha captivat l'atenció és el de l'obtenció de beneficis directes a través de recursos suplementaris o regals nupcials. El terme regal nupcial abasta una àmplia gamma d'estructures que es transfereixen a les femelles durant l'acoblament i que els aporten beneficis. Aquests regals poden ser de dos tipus: els regals orals, que s'absorbeixen a través del tracte oral (exemples: presa capturada, secrecions salivals o d'altres glàndules secretades pel mascle); i els regals seminals, que s'absorbeixen a través del tracte reproductor i consisteixen en col·locar l'espermateca (i.e. càpsula que conté els espermatozoides de diversos invertebrats) al tracte genital de la femella. Amb aquest tipus de regals nupcials les femelles avaluen a la possible parella sexual, obtenen nutrients per a la reproducció o fins i tot obtenen l'aliment necessari per a viure i reproduir-se i només es dediquen a la reproducció.

Els regals nupcials també són freqüents en aus. Moltes espècies d'ocells tenen un sistema d'aparellament del tipus monògam social (fig. 5A) i l'alimentació dels nounats recau en tots dos progenitors. En termes generals, el nombre de cries per posta s'ajusta al nombre màxim de descen-

dents que els pares poden criar amb èxit (Lack, 1954). No obstant això, en alguns casos el nombre de cries per posta pot ser una mica més baix del que s'esperaria a causa d'unes baixes reserves energètiques per part de la femella. El regal nupcial que ofereixen els mascles serviria doncs en aquests casos perquè la femella pugui pondre els ous amb més reserves energètiques i per tant aconseguir pondre aquest màxim d'ous per posta. Aquest regal també serviria per avaluar el mascle amb qui s'aparellarà. En un estudi realitzat amb una població de xatrac comú (*Sterna hirundo*), Nisbet (1973, 1977) va trobar que la quantitat de regals nupcials que oferia el mascle en forma de peixos estava correlacionat amb la mida de la posta i la mida dels ous, així com amb l'èxit d'eclosió i nombre de volanders (Nisbet, 1973). A més, també va trobar una correlació entre la quantitat d'aliment aportat a la femella durant les nupcies i l'aportat als descendents. Aquesta última troballa va fer pensar que la femella avalua la capacitat nodridora dels futurs descendents durant el festeig amb la parella.

En l'espècie *Hylobittacus apicalis*, una espècie de l'ordre dels mecòpters o mosques escorpí, la grandària dels regal nupcials en forma de presa capturada és clau per a la reproducció dels mascles, ja que determinarà si es produirà la còpula i, si ho fa, quin serà l'èxit (Thornhill, 1984). Primer de tot, les femelles comencen a menjar el regal mentre els mascles intenten iniciar la còpula i si el regal nupcial és massa petit, la femella se'l menjarà abans que el mascle pugui copular amb ella. Si el regal és més gran, la femella permetrà la còpula, però aquesta durarà més o menys segons la grandària del regal. Si la còpula dura menys de 5 minuts el mascle només tindrà temps per transferir uns pocs espermatozoides, si dura entre 5 i 20 minuts hi ha una transferència a mitges i passats els 20 minuts hi ha una transferència completa. Per tant, com més gran sigui el regal, més probabilitats tindrà el mascle de fecundar i la femella n'obtindrà el benefici directe de l'aliment per a la producció dels seus descendents (Thornhill, 1984).

Finalment, els mascles de l'espècie *Isophya kraussi*, una espècie de saltamartí, deixen un regal anomenat *espermatophylax* (en anglès), una bola nutritiva i gelatinosa, enganxada a l'espermatòfor. Aquest regal subministra tots els requisits energètics de la femella durant un o dos dies. Com que les femelles d'aquesta espècie es poden acoblar cada dos o tres dies, aquestes poden obtenir tota la seva alimentació mitjançant els regals nupcials que els aporten els mascles i dedicar-se exclusivament a la producció de descendents (Voigt et al., 2005).

Beneficis indirectes: obtenció de gens

En alguns casos, sembla que l'únic que les femelles poden obtenir dels mascles és la seva es-



Figura 8. El gall fer (*Tetrao urogallus*) és una espècie eurosiberiana, però viu als boscos del Pirineu des que hi va arribar amb les darreres glaciacions. Els mascles es congreguen en leks, sovint en els mateixos llocs documentats de fa més de cent anys, on intenten captar l'atenció de les femelles per aparellar-s'hi (Fotografia: Irene Figueroa).

perma. El gall fer (*Tetrao urogallus*), per exemple, és un habitant dels boscos pirinencs, relict de les últimes glaciacions (fig. 8). Durant l'època de la reproducció es formen *leks*, que són agregacions de mascles reunits per participar en competicions de seducció. Les femelles visiten aquests leks i estudien en deteniment cada mascle i semblen ser molt selectives en decidir amb quin acaben copulant. Després d'això, mascles i femelles no es tornaran a trobar i aquestes s'hauran d'espavilar soles per incubar els ous i tirar endavant els polls. Si tots els mascles són igual de fèrtils, quin benefici obté la femella de triar un o altre mascle? Existeixen almenys tres hipòtesis per explicar-ho.

La hipòtesi de Fisher

També coneguda com "selecció autoreforçada fisheriana", va ser proposada per Ronald Fisher (Fisher, 1930), que creia que el mecanisme era tan simple com que els ornaments i comportaments de festeig dels mascles eren seleccionats perquè els feien més atractius per a les femelles. Proposa que una petita preferència inicial de les femelles per cert caràcter del mascle (per exemple una cua una mica més llarga) pot provocar un procés de retroalimentació positiva: les femelles que trien mascles de cua llarga tindran fills amb aquestes característiques (heretats del pare) i filles que prefereixen aquest tret (heretat de la mare). Sota aquesta hipòtesi, la preferència per un caràcter i la seva expressió coevolucionen de manera que s'autoreforcen i només haurien de parar d'evolucio-

cionar quan es vegi balancejat per les seves conseqüències negatives en termes de supervivència (Lande, 1981; Kirkpatrick, 1982).

La hipòtesi dels bons gens

Una altra hipòtesi que ha estat considerada és que les preferències de les femelles per caràcters sexuals masculins com els ornaments haurien de buscar la seva qualitat genètica, és a dir, que els mascles amb caràcters sexuals més ben desenvolupats estan indicant una bona qualitat. Com és possible si aquests caràcters costen de produir i mantenir? Amotz Zahavi (Zahavi, 1975; 1977) va proposar que només els mascles de més qualitat poden suportar aquests costos d'un senyal atractiu (fig. 9). És a dir, els mascles que poden presumir de tenir uns ornaments que els han costat molt d'esforç, estan demostrant que posseeixen gens de bona qualitat, que els permeten sobreviure malgrat els costos de ser atractius. Aquesta idea es coneix com el principi del *Handicap*, desenvolupada en diversos models teòrics (Grafen, 1990a,b). Si les femelles s'acoblen amb aquests mascles, els seus descendents tindran una probabilitat elevada d'heretar aquestes característiques genètiques que els haurien de permetre tenir més probabilitats de supervivència i/o reproducció comparat amb descendents d'altres mascles amb caràcters sexuals menys desenvolupats i, per tant, que semblen indicar poques qualitats genètiques. Per exemple, en algunes espècies d'ocells monògams socials s'ha demostrat que les femelles bus-

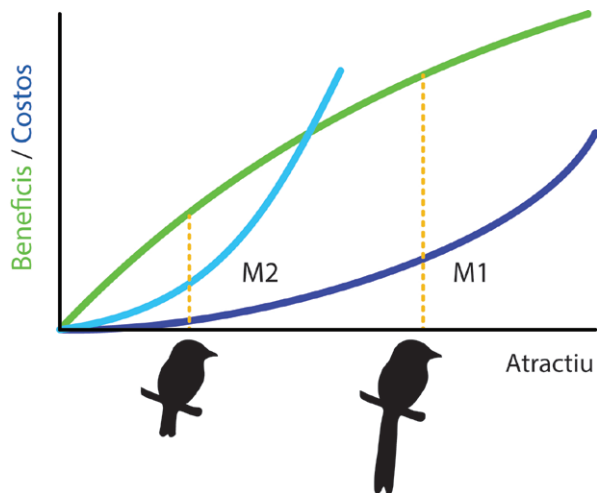


Figura 9. Segons el principi del *Handicap*, els beneficis (línia verda) de ser més atractius (en aquest exemple un ocell mascle amb una cua llarga) són iguals en tots els mascles. Tanmateix, els mascles amb millor qualitat genètica (M1) suporten millor els costos de l'atractiu que els de menys qualitat (M2), de manera que es poden permetre d'exhibir un atractiu més gran, en aquest cas, una cua més llarga (Modificat de Johnstone, 1995).

quen ser infidels amb mascles que tenen caràcters sexuals secundaris ben desenvolupats o més desenvolupats que els seus mascles socials (Kempnaers *et al.*, 1992; Møller i Tegelström, 1997). Al seu torn, els descendents fruit d'acoblaments infidels s'ha trobat que tenen una millor supervivència i una millor condició corporal (Kempnaers *et al.*, 1992). Segons la hipòtesi dels bons gens, totes les femelles haurien de triar un únic tipus de mascles, és a dir, les femelles estarien d'acord en quin és el mascle més atractiu. Tanmateix, veurem que a vegades hi ha varietat d'opinions.

La hipòtesi dels gens compatibles

En alguns estudis s'ha observat que les femelles no trien un únic tipus de mascle com el que era d'esperar segons la hipòtesi dels bons gens sinó que trien un mascle amb característiques genètiques compatibles amb les seves característiques genètiques. La hipòtesi que hi ha darrere d'aquest fet és que, com que els descendents tenen la meitat d'ADN provinent de la mare i la meitat del pare, l'aptitud d'aquests descendents hauria de ser el resultat de la interacció entre els genomes materns i paterns. En aquest sentit, hi hauria una preferència per acoblar-se amb mascles anomenats compatibles (i que tindrien característiques genètiques diferents a la femella que s'acobla amb ell) ja que aquesta resultaria en la producció d'una descendència majoritàriament heterozigòtica (definició d'heterozigosi: estat d'un individu, una cèl·lula, etc., diploides que, per a un locus cromosòmic determinat, posseeix els dos al·lels diferents). De fet, s'ha comprovat que els in-

dividus heterozigots tenen una supervivència més elevada que la dels homozigots o individus amb elevada consanguinitat (Chapman *et al.*, 2009; Szulkin *et al.*, 2010).

Altres estudis han trobat evidències que les espècies poden triar parelles amb sistemes immunitaris compatibles, que reconeixen a partir de senyals olfactivs dels individus (Penn, 2002; Yamazaki i Beauchamp, 2007). Aquests senyals, indiquen algunes característiques d'un grup de gens que s'anomena complex d'histocompatibilitat principal (*Major Histocompatibility Complex* o MHC en anglès), present a totes les espècies de vertebrats, que codifiquen molècules que són capaces de reconèixer patògens i, per tant, d'iniciar la resposta immune. En un estudi realitzat amb una població salvatge de mandrils (*Mandrillus sphinx*), per exemple, l'anàlisi de les olors individuals va revelar que aquestes són capaces de senyalar característiques genètiques del complex d'histocompatibilitat principal, a més del sexe i rang social dels individus (Setchell *et al.*, 2010). És especialment rellevant el fet que van trobar la relació entre similitud genètica i la d'olors entre dos individus i van suggerir, per tant, que l'olor podria ser el mecanisme pel qual els mandrils es podrien guiar a l'hora d'escollir el mascle per aparellar-se (Setchell *et al.*, 2010). En humans, en una revisió recent sobre la relació MHC-olors-elecció també recalca aquest rol important dels gens del complex d'histocompatibilitat principal (Jaworska *et al.*, 2017). La hipòtesi dels gens compatibles, doncs, s'ha pogut corroborar tant en humans com en moltes altres espècies, tot i que també hi ha casos en què és la hipòtesi dels bons gens la que explica la tria de parella (vegeu una revisió exhaustiva en [Kamiya *et al.*, 2014; Winternitz *et al.*, 2017]).

L'última peça del trencaclosques de Darwin

Fins aquí hem descobert com funciona la selecció sexual tal i com la va teoritzar Darwin (1871), la selecció preacoblament, que posteriorment s'ha validat. Aproximadament un segle més tard, Geoff Parker (Parker, 1970) va escriure que la selecció intrasexual podia continuar després de l'aparellament en forma de competència postcopulatòria ja que la poliàndria o promiscuïtat (figs. 2B, 5), generaria competència espermàtica, és a dir, hi hauria la competència entre espermatozoides de diferents mascles per a la fecundació de l'òvul.

Competència postcopulatòria entre mascles

Els mascles, doncs, no només lliuren les seves batalles abans de copular amb les femelles. En les darreres dècades s'ha observat que les femelles poden copular amb més d'un mascle (Smith, 1984; Birkhead i Møller, 1998), de manera que hi ha una lluita per quin dels espermatozoides, dels diversos mascles que han copulat amb la femella, aconseguirà fecundar l'òvul (fig. 2B) (Birkhead i

Pizzari, 2002; Parker i Pizzari, 2010). Per assegurar l'èxit, els mascles poden incrementar el nombre d'espermatozoides produïts, de manera que hi hagi més probabilitat de ser el pare de l'embrió (Parker, 1970; 1984; Gage i Morrow, 2003). De fet, en mamífers, ocells, papallones i peixos s'ha vist que les espècies sotmeses a més competència intrasexual tenen els testicles més grossos, de manera que transmeten més espermatozoides en cada ejaculació (Birkhead i Møller, 1998).

Tanmateix, igual que en les batalles de mascles per l'accés a la femelles en la competència espermàtica, hi ha diferents estratègies per aconseguir l'objectiu. En algunes espècies de papallona, per exemple, s'ha observat que produeixen espermatozoides amb nucli i sense (que no poden fertilitzar), per tal d'omplir de forma més barata el receptacle de la femella i així impedir que hi hagi espai per a l'esperma d'altres mascles (Cook i Wedell, 1999). Altres vegades, els mascles es trobaran amb el compromís d'invertir en la competència precòpula o postcòpula: els mascles de l'escarabat cornut (*Onthophagus nigriventris*) inverteixen la producció de banyes quan són de mida gran o en sacs espermàtics més grans si són petits, ja que no poden maximitzar la producció de les dues estructures per igual (Simmons i Emlen, 2006). Una o altra estratègia determinarà el seu comportament: els mascles amb banyes es barallaran per les femelles, mentre que els mascles petits utilitzaran la tàctica del mascle intrús (*sneaker*), tot acostant-se furtivament a les femelles per copular i ejacular molta més esperma que els mascles competitius. Un exemple semblant ocorre en els salmons (*Oncorhynchus kisutch*), on hi ha una distribució de mides discontinua que correspon a dues tàctiques: madurar de forma precoç (els "Jack") i fer còpules furtives amb femelles o bé madurar més tard amb una mida més gran (els "Hooknose" o nas de ganxo) per poder lluitar i desplaçar altres mascles (Gross, 1985).

Elecció críptica en femelles

Si la competència després de l'aparellament existeix entre mascles, per què no hauria d'existir també una elecció durant i postaparellament per part de les femelles? Doncs sí, es va descobrir que les femelles de diverses espècies són capaces d'esbiaixar la fertilització dels òvuls a favor dels mascles escollits durant la mateixa còpula o bé després de la còpula quan una femella s'aparella amb més d'un mascle durant un mateix període fèrtil en detriment d'altres, fenomen que va ser anomenat per Randy Thornhill com a '*cryptic female choice*', és a dir, tria críptica de la femella (fig. 2B,C) (Thornhill, 1983).

Anys més tard, Eberhard (1996) va identificar múltiples mecanismes proximals a través dels quals les femelles poden esbiaixar la fertilització en les diferents etapes del procés reproductiu com per exemple en el moment de la inseminació,

l'expulsió de l'esperma o l'atracció cap a l'òvul entre altres (fig. 2C). Un exemple d'aquesta tria críptica es va descobrir en les gallines (*Gallus domesticus*), que expulsen de manera preferencial l'esperma de galls subordinats i afavoreixen així l'esperma dels dominants (Pizzari i Birkhead, 2000). Aquesta expulsió faria automàticament que el mascle a qui se li ha expulsat l'esperma perdés possibilitats de guanyar la "cursa" de la competència postcopulatòria, ja que tindria un nombre inferior d'espermatozoides dels que havia col·locat a la femella inicialment. Se suposa que les gallines, que sovint són coaccionades pels mascles subordinats, expulsarien l'esperma d'aquests mascles com a rebuig al seu comportament i a les possibles conseqüències, que seria una descendència d'aquests mascles no desitjats (Pizzari i Birkhead, 2000). L'expulsió d'esperma, de fet, és un fenomen força comú, ja que s'ha trobat en el 25% de les 53 espècies d'insectes i aranyes en que s'ha buscat aquest fenomen (Eberhard, 1994).

En la tria críptica de les femelles, el complex d'histocompatibilitat principal torna a tenir rellevància per decidir quin mascle és el millor company. En l'espècie de gall bankiva (*Gallus gallus*) es va trobar que el nombre d'espermatozoides que fertilitzaven els òvuls estava esbiaixat a favor d'aquells que provenien dels mascles amb un complex d'histocompatibilitat principal compatible al de les femelles (Løvlie *et al.*, 2013). Aquests resultats suggereixen que les femelles afavoririen per tant la producció d'una descendència diversa a partir del complex d'histocompatibilitat principal fet que podria beneficiar a aquests descendents. De fet, una elevada diversitat al complex d'histocompatibilitat principal afavoreix la resistència als patògens i per tant dona més "números" per a la supervivència dels descendents.

Conclusió

Explicar la diversitat de formes de vida al planeta és un dels trencaclosques més antics de la filosofia i la biologia evolutiva. La selecció sexual és capaç d'aportar una mica de llum a l'origen d'una gran varietat de colors, formes extravagants i trets exagerats, que segurament no tindrien cap sentit sense aquesta teoria. Les armes utilitzades en els combats o els senyals atractius utilitzats en el festeig estan sota una forta selecció. Petites variacions en els trets poden representar un gran canvi en l'èxit reproductor, sobretot si pocs individus poden monopolitzar les oportunitats d'aparellament. La selecció sexual, pot donar lloc a canvis evolutius ràpids, que fins i tot poden culminar en processos d'especiació.

Si en els animals existeix alguna cosa semblant a la bellesa, aquests són els caràcters atractius d'un sexe a ulls de l'altre sexe. L'origen de tot plegat és la lluita per la reproducció, que dona sentit biològic a qualsevol organisme viu. Sense la reproducció sexual, és molt possible que el món

fos menys bell. Si més no, les danses nupcials hipnòtiques de les aus del paradís, o la cua captivadora del paó reial ens semblarien portades d'un altre planeta.

Agraïments

Volem agrair a l'Ajuntament de Mataró i a la Delegació de la Serralada Litoral Central (SLC-ICHN) per la invitació a realitzar la conferència que va servir de base per a aquesta revisió. Gràcies també a en Joan Lluís Pretus i a la Catherine Preece per revisar parts del text. Finalment, voldríem que aquest article fos un petit homenatge al biòleg evolutiu Amotz Zahavi, traspasat aquest any, que al llarg de la seva carrera va contribuir substancialment a entendre els intricats mecanismes de la selecció sexual.

Referències

- Allainé, D. i Cézilly, F. 2010. Evolution et typologie des régimes d'appariement. In: *Biologie Évolutive*, pp. 423-452. De Boeck Supérieur.
- Andersson, M. 1982. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature*, 299(5886): 818-820. doi: [10.1038/299818a0](https://doi.org/10.1038/299818a0)
- Andersson, M.B. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press.
- Bateman, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2(Pt. 3): 349-368.
- Birkhead, T.R. i Møller, A.P. 1998. *Sperm competition and sexual selection*. Academic Press.
- Birkhead, T.R. i Pizzari, T. 2002. Evolution of Sexpostcopulatory Sexual Selection. *Nature Reviews Genetics*, 3(4): 262-273. doi: [10.1038/nrg774](https://doi.org/10.1038/nrg774)
- Bourne, G.R., Breden, F. i Allen, T.C. 2003. Females prefer carotenoid colored males as mates in the pentamorphic livebearing fish, *Poecilia parae*. *Naturwissenschaften*, 90(9): 402-405. doi: [10.1007/s00114-003-0444-1](https://doi.org/10.1007/s00114-003-0444-1)
- Cézilly, F. i Allainé, D. 2010. La sélection sexuelle. In: *Biologie Évolutive*, pp. 387-422. De Boeck Supérieur.
- Chapman, J.R., Nakagawa, S., Coltman, D.W., Slate, J. i Sheldon, B.C. 2009. A quantitative review of heterozygosity-fitness correlations in animal populations. *Molecular Ecology*, 18(13): 2746-2765. doi: [10.1111/j.1365-294X.2009.04247.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04247.x)
- Clutton-Brock, T.H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press.
- Clutton-Brock, T.H. 2017. Reproductive competition and sexual selection. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372(1729): 1-22. doi: [10.1098/rstb.2016.0310](https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0310)
- Clutton-Brock, T.H., Albon, S.D. i Harvey, P.H. 1980. Antlers, body size and breeding group size in the Cervidae. *Nature*, 285(5766): 565-567. doi: [10.1038/285565a0](https://doi.org/10.1038/285565a0)
- Clutton-Brock, T.H. i Parker, G.A. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *The Quarterly Review of Biology*, 67(4): 437-456. doi: [10.1086/417793](https://doi.org/10.1086/417793)
- Clutton-Brock, T.H. i Parker, G.A. 1995. Sexual coercion in animal societies. *Animal Behaviour*, 49(5): 1345-1365. doi: [10.1006/anbe.1995.0166](https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0166)
- Cohas, A. i Allainé, D. 2009. Social structure influences extra-pair paternity in socially monogamous mammals. *Biology Letters*, 5: 313-316.
- Coleman, S.W., Patricelli, G.L. i Borgia, G. 2004. Variable female preferences drive complex male displays. *Nature*, 428(6984): 742. doi: [10.1038/nature02419](https://doi.org/10.1038/nature02419)
- Cook, P.A. i Wedell, N. 1999. Non-fertile sperm delay female remating. *Nature*, 397(6719): 486. doi: [10.1038/17257](https://doi.org/10.1038/17257)
- Cotton, S., Small, J. i Pomiankowski, A. 2006. Sexual selection and condition-dependent mate preferences. *Current Biology*, 16(17): R755-R765.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man, and selection in relation to sex*. John Murray, London.
- Darwin, C. i Wallace, A. 1858. On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 3(9): 45-62. doi: [10.1111/j.1096-3642.1858.tb02500.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1858.tb02500.x)
- Davies, N.B. 1982. Behaviour and competition for scarce resources. In: *Current problems in sociobiology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 363-380.
- Dawkins, R. 1980. Good strategy or evolutionarily stable strategy. *Sociobiology: beyond nature/nurture*, 331-367.
- Eberhard, W.G. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution*, 48(3): 711-733. doi: [10.1111/j.1558-5646.1994.tb01356.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1994.tb01356.x)
- Eberhard, W.G. 1996. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press.
- Emlen, D.J. 1997. Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41: 335-341.
- Emlen, D.J. 2008. The evolution of animal weapons. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39: 387-413.
- Emlen, S.T. i Oring, L.W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197(4300): 215-223. doi: [10.1126/science.327542](https://doi.org/10.1126/science.327542)
- Ferrandiz-Rovira, M., Lemaître, J.-F., Lardy, S., López, B.C. i Cohas, A. 2014. Do pre-and post-copulatory sexually selected traits covary in large herbivores? *BMC Evolutionary Biology*, 14(1): 79.
- Fisher, R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford, England.
- Forsyth, A. i Montgomerie, R. 1987. Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly *Calopteryx maculata*: sneaking by older males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21(2): 73-81. doi: [10.1007/BF02395434](https://doi.org/10.1007/BF02395434)
- Gage, M.J.G. i Morrow, E.H. 2003. Experimental evidence for the evolution of numerous, tiny sperm via sperm competition. *Current Biology*, 13(9): 754-757. doi: [10.1016/S0960-9822\(03\)00282-3](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(03)00282-3)
- Garvin, J.C., Dunn, P.O., Whittingham, L.A., Steeber, D.A. i Hasselquist, D. 2007. Do male ornaments signal immunity in the common yellowthroat? *Behavioral Ecology*, 19(1): 54-60.
- Grafen, A. 1990a. Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *Journal of Theoretical Biology*, 144(4): 473-516.
- Grafen, A. 1990b. Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology*, 144(4): 517-546.
- Griffith, S.C., Owens, I.P.F. i Thuman, K.A. 2002. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*, 11(11): 2195-2212.

- doi: [10.1046/j.1365-294X.2002.01613.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01613.x)
- Gross, M.R. 1984. Sunfish, salmon, and evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*.
- Gross, M.R. 1985. Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature*, 313(5997): 47-48.
doi: [10.1038/313047a0](https://doi.org/10.1038/313047a0)
- Gross, M.R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(2): 92-98.
doi: [10.1016/0169-5347\(96\)81050-0](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81050-0)
- Gross, M.R. i Shine, R. 1981. Parental care and mode of fertilization in ectothermic vertebrates. *Evolution*, 35(4): 775-793.
doi: [10.1111/j.1558-5646.1981.tb04937.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1981.tb04937.x)
- Jaworska, J., Rapacz-Leonard, A., Janowski, T.E. i Jezierski, T. 2017. Does the major histocompatibility complex influence choice of mate in humans and other mammals? A review. *Animal Science Papers & Reports*, 35(2): 107-122.
- Johnstone, R.A. 1995. Sexual selection, honest advertisement and the handicap principle: reviewing the evidence. *Biological Reviews*, 70(1): 1-65.
doi: [10.1111/j.1469-185X.1995.tb01439.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1995.tb01439.x)
- Jones, A.G. 2009. On the opportunity for sexual selection, the Bateman gradient and the maximum intensity of sexual selection. *Evolution*, 63(7): 1673-1684.
doi: [10.1111/j.1558-5646.2009.00664.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00664.x)
- Kamiya, T., O'Dwyer, K., Westerdahl, H., Senior, A. i Nakagawa, S. 2014. A quantitative review of MHC-based mating preference: the role of diversity and dissimilarity. *Molecular Ecology*, 23(21): 5151-5163.
doi: [10.1111/mec.12934](https://doi.org/10.1111/mec.12934)
- Kempenaers, B., Verheyen, G.R., den Broeck, M., Burke, T., Van Broeckhoven, C. i Dhondt, A. 1992. Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit. *Nature*, 357(6378): 494-496.
doi: [10.1038/357494a0](https://doi.org/10.1038/357494a0)
- Kirkpatrick, M. 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution*, 36(1): 1-12.
doi: [10.1111/j.1558-5646.1982.tb05003.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1982.tb05003.x)
- Koprowski, J.L. 1993. Alternative reproductive tactics in males eastern gray squirrels: making the best of a bad job. *Behavioral Ecology*, 4(2): 165-171.
doi: [10.1093/beheco/4.2.165](https://doi.org/10.1093/beheco/4.2.165)
- Lack, D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. The Clarendon Press, Oxford.
- Lack, D.L. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.
- Lande, R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 78(6): 3721-3725.
doi: [10.1073/pnas.78.6.3721](https://doi.org/10.1073/pnas.78.6.3721)
- Løvlie, H., Gillingham, M.A.F., Worley, K., Pizzari, T. i Richardson, D.S. 2013. Cryptic female choice favours sperm from major histocompatibility complex-dissimilar males. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1769): 20131296.
doi: [10.1098/rspb.2013.1296](https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1296)
- Lukas, D. i Clutton-Brock, T.H. 2013. The evolution of social monogamy in mammals. *Science*, 341(6145): 526-530.
doi: [10.1126/science.1238677](https://doi.org/10.1126/science.1238677)
- Márquez, R., Bosch, J. i Eekhout, X. 2008. Intensity of female preference quantified through playback setpoints: call frequency versus call rate in midwife toads. *Animal Behaviour*, 75(1): 159-166.
doi: [10.1016/j.anbehav.2007.05.003](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.05.003)
- Smith, J.M. 1982. Evolution and the theory of games. *European Journal of Operational Research*, 13(4): 11-80.
doi: [10.1017/CBO9780511806292](https://doi.org/10.1017/CBO9780511806292)
- Møller, A.P. 1988. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature*, 332(6165): 640-642.
doi: [10.1038/332640a0](https://doi.org/10.1038/332640a0)
- Møller, A.P. i Tegelström, H. 1997. Extra-pair paternity and tail ornamentation in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(5): 353-360.
doi: [10.1007/s002650050395](https://doi.org/10.1007/s002650050395)
- Nisbet, I.C.T. 1973. Courtship-feeding, egg-size and breeding success in common terns. *Nature*, 241(5385): 141-142.
doi: [10.1038/241141a0](https://doi.org/10.1038/241141a0)
- Nisbet, I.C.T. 1977. Courtship-feeding and clutch size in Common Terns *Sterna hirundo*. In: *Evolutionary ecology*, pp. 101-109. Macmillan Education UK, London.
- Parker, G.A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews*, 45(4): 525-567.
doi: [10.1111/j.1469-185X.1970.tb01176.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1970.tb01176.x)
- Parker, G.A. 1984. Sperm competition and the evolution of animal mating strategies. In: *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*, pp. 1-60. Academic Press, London.
- Parker, G.A. i Pizzari, T. 2010. Sperm competition and ejaculate economics. *Biological Reviews*, 85(4): 897-934.
doi: [10.1111/j.1469-185X.2010.00140.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00140.x)
- Parker, G.A., Baker, R.R. i Smith, V.G. 1972. The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *Journal of Theoretical Biology*, 36(3): 529-53.
doi: [10.1016/0022-5193\(72\)90007-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(72)90007-0)
- Penn, D.J. 2002. The scent of genetic compatibility: sexual selection and the major histocompatibility complex. *Ethology*, 108(1): 1-21.
doi: [10.1046/j.1439-0310.2002.00768.x](https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2002.00768.x)
- Pizzari, T. i Birkhead, T.R. 2000. Female feral fowl eject sperm of subdominant males. *Nature*, 405: 787-789.
- Plavcan, J.M. i Ruff, C.B. 2008. Canine size, shape, and bending strength in primates and carnivores. *American Journal of Physical Anthropology*, 136(1): 65-84.
doi: [10.1002/ajpa.20779](https://doi.org/10.1002/ajpa.20779)
- Pryke, S.R., Andersson, S. i Lawes, M.J. 2001. Sexual selection of multiple handicaps in the red-collared widowbird: female choice of tail length but not carotenoid display. *Evolution*, 55(7): 1452-1463.
doi: [10.1111/j.0014-3820.2001.tb00665.x](https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00665.x)
- Setchell, J.M., Vaglio, S., Abbott, K.M., Moggi-Cecchi, J., Boscaro, F., Pieraccini, G. i Knapp, L.A. 2010. Odour signals major histocompatibility complex genotype in an Old World monkey. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278: 274-280.
- Shuster, S.M. i Wade, M.J. 1991. Equal mating success among male reproductive strategies in a marine isopod. *Nature*, 350(6319): 608-610.
doi: [10.1038/350608a0](https://doi.org/10.1038/350608a0)
- Shuster, S.M. i Wade, M.J. 2003. *Mating systems and strategies*. Princeton University Press.
- Simmons, L.W. i Emlen, D.J. 2006. Evolutionary trade-off between weapons and testes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 103(44): 16346-16351.
doi: [10.1073/pnas.0603474103](https://doi.org/10.1073/pnas.0603474103)
- Sinervo, B. i Lively, C.M. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature*, 380(6571): 240-243.
doi: [10.1038/380240a0](https://doi.org/10.1038/380240a0)
- Slagsvold, T. i Sætre, G.-P. 1991. Evolution of plumage color in male pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*): evidence for female mimicry. *Evolution*, 45(4): 910-917.
- Smith, R.L. 1984. *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Academic, New York.
- Smuts, B.B. i Smuts, R.W. 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.
doi: [10.1016/S0065-3454\(08\)60404-0](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60404-0)
- Sullivan, B.K. i Kwiatkowski, M.A. 2007. Courtship displays in anurans and lizards: theoretical and empirical contributions to our understanding of costs and selection on males due to female choice. *Functional Ecology*, 21(4): 666-675.
doi: [10.1111/j.1365-2435.2007.01244.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01244.x)
- Szulkin, M., Bierne, N. i David, P. 2010. Heterozygosity-fitness correlations: a time for reappraisal. *Evolution*, 64(5): 1202-1217.
doi: [10.1111/j.1558-5646.2010.00966.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.00966.x)
- Thornhill, R. 1983. Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *The American Naturalist*, 122(6): 765-788.
doi: [10.1086/284170](https://doi.org/10.1086/284170)
- Thornhill, R. 1984. Alternative female choice tactics in the scorpionfly *Hylobittacus apicalis* (Mecoptera) and their implications. *American Zoologist*, 24(2): 367-383.
doi: [10.1093/icb/24.2.367](https://doi.org/10.1093/icb/24.2.367)
- Tomkins, J.L. i Simmons, L.W. 1998. Female choice and manipulations of forceps size and symmetry in the earwig *Forficula auricularia* L. *Animal Behaviour*, 56(2): 347-356.
doi: [10.1006/anbe.1998.0838](https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0838)
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man*, pp. 136-179. Aldine Publishing Company, Chicago.
- Vieites, D.R., Nieto-Román, S., Barluenga, M., Palanca, A., Vences, M. i Meyer, A. 2004. Post-mating clutch piracy in an amphibian. *Nature*, 431(7006): 305-308.
doi: [10.1038/nature02879](https://doi.org/10.1038/nature02879)
- Voigt, C.C., Michener, R. i Kunz, T.H. 2005. The energetics of trading nuptial gifts for copulations in katydids. *Physiological and Biochemical Zoology*, 78(3): 417-423.
doi: [10.1086/430224](https://doi.org/10.1086/430224)
- Wade, M.J. i Shuster, S.M. 2010. Bateman (1948): pioneer in the measurement of sexual selection. *Heredity*, 105(6): 507.
doi: [10.1038/hdy.2010.8](https://doi.org/10.1038/hdy.2010.8)
- Winternitz, J., Abbate, J.L., Huchard, E., Havlíček, J. i Garamszegi, L.Z. 2017. Patterns of MHC-dependent mate selection in humans and nonhuman primates: a meta-analysis. *Molecular Ecology*, 26(2): 668-688.
doi: [10.1111/mec.13920](https://doi.org/10.1111/mec.13920)
- Worthington Wilmer, J., Allen, P.J., Pomeroy, P.P., Twiss, S.D. i Amos, W. 1999. Where have all the fathers gone? An extensive microsatellite analysis of paternity in the grey seal (*Halichoerus grypus*). *Molecular Ecology*, 8(9): 1417-1429.
doi: [10.1046/j.1365-294x.1999.00705.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1999.00705.x)
- Yamazaki, K. i Beauchamp, G.K. 2007. Genetic basis for MHC-dependent mate choice. *Advances in Genetics*, 59: 129-145.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection—a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53(1): 205-214.
doi: [10.1016/0022-5193\(75\)90111-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(75)90111-3)
- Zahavi, A. 1977. The cost of honesty: further remarks on the handicap principle. *Journal of Theoretical Biology*, 67(3): 603-605.
doi: [10.1016/0022-5193\(77\)90061-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(77)90061-3)
- Zuk, M. i Kolluru, G.R. 1998. Exploitation of sexual signals by predators and parasitoids. *The Quarterly Review of Biology*, 73(4): 415-438.
doi: [10.1086/420412](https://doi.org/10.1086/420412)