

---

## 8.2

### **Evolución en Acción: Estudios de Evolución Experimental en el Contexto de la Selección Sexual**

**Francisco García-González**

*Centre for Evolutionary Biology. The University of Western Australia. Nedlands 6009, Perth, Australia*

#### **RESUMEN**

Los estudios de evolución experimental constituyen una herramienta de extrema utilidad para comprender los procesos evolutivos a nivel intra-específico. Este artículo expone, a grandes rasgos, en qué consiste la evolución experimental y qué información ofrece. Se resalta el caso particular de estudios que utilizan esta aproximación metodológica para avanzar en el conocimiento de la selección sexual y de sus consecuencias evolutivas. Se muestra con algunos ejemplos cómo los estudios de evolución experimental contribuyen de manera significativa a mejorar la comprensión de la evolución de caracteres que determinan el éxito en el apareamiento y la fecundación, o de las diferencias entre los sexos.

#### **1. EVOLUCIÓN EXPERIMENTAL. UTILIDADES.**

La evolución experimental, en la cual se investigan los cambios en los caracteres de los individuos a través de las generaciones como respuesta a un agente de selección, es de gran utilidad en estudios de microevolución, aquellos que se ocupan de la evolución a nivel intra-específico. Se podría decir que la evolución experimental se ha venido realizando desde hace milenios, puesto que la selección artificial sobre caracteres de animales y plantas data desde los inicios de la domesticación. Es un tema éste, el de la selección artificial, sobre el que Charles Darwin incide en gran medida en *El Origen de las Especies* (1). Darwin expone magistralmente en su gran obra la analogía existente entre la selección llevada a cabo por el hombre en razas y variedades domésticas, y la selección natural, verdadero motor de la evolución. Sin embargo, a pesar de este conocimiento, es en los últimos cien años, y sobre todo en las últimas décadas, tal y como apuntan Hill y Caballero (2), cuando la experimentación con selección artificial se ha realizado de manera rigurosa y cuando se ha utilizado para recabar información de primera mano en cuanto a genética cuantitativa y biología evolutiva.

Los estudios de evolución experimental se pueden dividir, fundamentalmente, en dos clases (3). El primer tipo de estudios lo constituyen estudios análogos a la selección artificial realizada de manera típica en el campo de la producción animal y vegetal, pero con un objetivo claramente distinto: inferir procesos evolutivos. En este

tipo de experimentos, el investigador selecciona, a lo largo de varias generaciones, los individuos que formarán la siguiente generación en base a la existencia o magnitud de un carácter. El agente selectivo es, por lo tanto, el propio investigador. El método más extendido se conoce como selección truncada, en el cual se determina a priori un valor específico de un carácter, y el investigador selecciona los individuos que expresan un valor más alto (o más bajo) para ese carácter. En resumen, se fuerza a que determinados individuos, aquellos que poseen un fenotipo determinado, tengan alta eficacia biológica (darán lugar a la siguiente generación), mientras que los individuos que no satisfacen la expresión del carácter o el grado de expresión son forzados a tener eficacia biológica nula.

En el segundo tipo de estudios el investigador manipula o establece el agente selectivo en lugar de ejercer una selección directa sobre los individuos. En otras palabras, se fuerzan o imponen unas condiciones experimentales que actúan como agente de selección a lo largo de generaciones, y se obtienen y analizan las respuestas evolutivas en los caracteres o genotipos de los individuos. Este tipo de evolución experimental ha sido definido como de “selección natural en el laboratorio” (“laboratory natural selection”) (3). Sin embargo, esta denominación puede dar lugar a confusión por tres razones. Primero, este tipo de estudios no está limitado al estudio de la selección natural, sino también a la selección sexual, como veremos a continuación. Segundo, estos estudios tienen también un componente artificial, puesto que el investigador modifica de manera artificial el agente de selección. Por último, la mayoría de experimentos de selección artificial con fines evolutivos también se realizan en el laboratorio. Por ello, aquí denominaremos a este segundo tipo de estudios como estudios de *selección impuesta*, en contraposición a los estudios de *selección artificial*. Como se ha matizado más arriba, estos dos tipos de estudios difieren en un aspecto crucial: en la selección artificial el agente selectivo es el propio investigador, mientras que en la selección impuesta el agente selectivo está establecido por el investigador y la selección de individuos que dan lugar a la siguiente generación ocurre como respuesta a la presión selectiva.

Aunque las ventajas y limitaciones de la selección artificial y selección impuesta difieren, los estudios de evolución experimental generalmente constituyen una herramienta para comprender la naturaleza y alcance de la variación fenotípica y genética, y por ende, la base genética de los procesos evolutivos. En primer lugar, revelan si un determinado carácter o caracteres tienen la capacidad de responder a la selección. Por ello, informan sobre la heredabilidad y la variación genética de los caracteres sujetos a selección. Puesto que la variación genética es la materia prima sobre la que actúa la selección natural o sexual, los estudios de evolución experimental permiten sacar conclusiones acerca de la evolvabilidad de los caracteres. La evolución experimental también es útil para estudiar cómo el azar o la adaptación juegan un papel fundamental en la evolución, y puede ser empleada incluso para investigar la existencia de reversibilidad en la evolución por medio del estudio de la adaptación de líneas de selección a condiciones ambientales ancestrales. Asimismo, la evolución experimental tiene un valor excepcional para la investigación de las relaciones o asociaciones entre caracteres. La selección artificial frecuentemente resulta en la evolución de caracteres que no han sido

objeto de selección, pero que cambian de manera correlacional a los cambios en los caracteres seleccionados. Esto permite inferir la magnitud y dirección de asociaciones genéticas entre caracteres, y los efectos de dichas interrelaciones sobre las tasas de cambio evolutivo. En este sentido, los estudios de evolución experimental son de enorme utilidad para comprender la evolución de rasgos complejos o multifacéticos, y para entender los mecanismos responsables del mantenimiento de la variación genética en dichos caracteres.

## 2. EVOLUCIÓN EXPERIMENTAL Y SELECCIÓN SEXUAL

Darwin identificó la selección sexual como agente causante de la evolución de caracteres vistosos o exagerados, tales como plumajes coloridos en las aves, que no pueden ser explicados por la selección natural, pero que juegan un papel en la obtención de pareja y de apareamientos (4). La selección sexual se diferencia, por lo tanto, de la selección natural en que la primera actúa sobre el número y la identidad o calidad de las parejas sexuales, mientras que la segunda actúa sobre la fecundidad, la viabilidad o la longevidad. La selección sexual se ha entendido tradicionalmente como un proceso que finaliza con el apareamiento y que incluye tanto la competencia entre los miembros de un sexo (generalmente machos) por el acceso al otro sexo, como la selección de pareja (generalmente por parte de la hembra en base a rasgos expresados por los machos). Sin embargo, una profusión de estudios en las últimas cuatro décadas ha dejado patente que la selección sexual puede continuar después de la cópula en especies en las cuales las hembras se aparean con varios machos (poliandria). La selección sexual post-cópula incluye tanto competencia espermática (cuando los eyaculados de diferentes machos compiten por la fecundación de los óvulos de una hembra), como la selección femenina post-cópula (también denominada elección críptica femenina; cuando las hembras influyen en el resultado de la competencia espermática, es decir, en la paternidad). La selección sexual, por lo tanto, no sólo es relevante a la hora de explicar la evolución de caracteres implicados en la obtención de parejas y apareamientos, sino que también es responsable de la evolución de caracteres que determinan el éxito en la fecundación y los patrones de paternidad.

Los estudios de evolución experimental son de extraordinario valor para avanzar en la comprensión de la selección sexual y de sus consecuencias evolutivas. La evolución experimental permite examinar las consecuencias de la selección sexual sobre las diferencias entre los sexos, o el papel de la selección sexual en la evolución de caracteres morfológicos, fisiológicos y de comportamiento implicados en la obtención de parejas, el apareamiento y la fecundación. Los estudios de evolución experimental pueden emplearse para verificar la existencia de asociaciones genéticas entre caracteres y así contrastar diferentes modelos de selección sexual que tratan de explicar la existencia de rasgos elaborados en machos y la preferencia por estos rasgos por parte de las hembras. Igualmente, estos estudios son de gran utilidad para investigar asociaciones genéticas entre caracteres implicados en la selección sexual y caracteres sujetos a selección natural, lo cual informa sobre los límites de la evolución. En algunos casos, los estudios de evolución experimental, y en particular los de selección impuesta, se han convertido en una herramienta

crucial para la investigación de las implicaciones evolutivas del conflicto entre sexos. También cabe mencionar que la evolución experimental se utiliza con gran éxito para examinar las consecuencias de la selección sexual sobre la acumulación de mutaciones deletéreas y la viabilidad poblacional.

Los protocolos más extendidos en los estudios de evolución experimental en el contexto de la selección sexual son de dos tipos. Por un lado, protocolos de selección artificial, y por otro, protocolos de selección impuesta en los que se manipula o se elimina la selección sexual en líneas experimentales. A continuación se exponen y discuten varios ejemplos que ilustran el tipo de cuestiones que abordan los estudios de evolución experimental en el seno de la selección sexual.

**2.1. Evolución experimental y conflicto sexual: un ejemplo clásico utilizando un modelo clásico.** Un ejemplo clásico de estudio de evolución experimental en el contexto de la selección sexual es el realizado por Holland y Rice (5) en la mosca *Drosophila melanogaster*. Para entender la motivación y las implicaciones de este experimento es preciso, primero, describir sucintamente algunos antecedentes relativos a los conceptos de conflicto sexual y selección sexual antagonista, y a la biología del modelo de estudio.

*D. melanogaster* se ha convertido en el arquetipo de especie con conflicto sexual que ha dado lugar a selección sexual antagonista. El conflicto sexual se define como la diferencia en los intereses evolutivos entre machos y hembras. Este conflicto se materializa por medio de la evolución de caracteres que incrementan el éxito reproductivo de un sexo (por ejemplo machos) a costa del éxito reproductivo de miembros del otro sexo. Uno de los conflictos sexuales más extendido ocurre en relación a las tasas de apareamiento. El origen de este conflicto radica en la asimetría que existe entre machos y hembras en el tamaño y número de los gametos y en su inversión parental (ver el capítulo 5.5 “Selección sexual post-cópula y la evolución de la poliandria”). Por norma general, los machos pueden teóricamente incrementar el número de descendencia producida de manera más o menos proporcional al número de apareamientos que realicen con diferentes hembras. Sin embargo, el número de descendencia de la hembra está limitado en mayor medida (en comparación con los machos) por el número más limitado de gametos y por su mayor inversión en ellos. Por ello, en términos teóricos, las hembras pueden maximizar su éxito reproductivo con menos cópulas que las necesarias para que los machos maximicen el suyo. En definitiva, los intereses evolutivos de machos y hembras en cuanto al número de apareamientos pueden diferir dentro de una especie. Una consecuencia notable de este conflicto es que puede dar lugar a la coevolución de caracteres en machos y hembras que regulen el resultado del conflicto. Con frecuencia la competencia por obtener éxito en el apareamiento y en la fecundación de los óvulos es intensa, y por esta razón la evolución puede favorecer caracteres masculinos que persuadan o fuercen a las hembras de cara al apareamiento. Puesto que estos rasgos son costosos para la eficacia biológica femenina al inducir tasas de apareamiento mayores que las que son óptimas para maximizar el éxito reproductivo, se espera que la selección favorezca caracteres en las hembras que les permita resistirse a los efectos de los caracteres de los machos. Esto, a su vez, favorece la evolución de caracteres más persistentes en los machos, lo que a

su vez favorece la evolución de caracteres más resistentes en las hembras, y así a través de las generaciones, con lo cual se puede iniciar una “carrera de armamentos” coevolutiva entre los sexos.

En *D. melanogaster* es bien sabido que los machos modifican drásticamente el comportamiento y la fisiología femenina durante el apareamiento. En esta especie la inseminación y transferencia de substancias seminales se traduce en varios efectos que incrementan la eficacia biológica masculina a costa de una reducción en la eficacia biológica femenina. Primero, se reduce la receptividad sexual de la hembra recién apareada. De esta manera, el macho impide que la hembra se vuelva a aparear con otro macho y asegura una paternidad alta en la progenie producida. Segundo, la producción de huevos de la hembra se incrementa poco después del apareamiento. Tercero, de manera dramática para la eficacia biológica femenina, la longevidad de las hembras disminuye (6).

El experimento de Holland y Rice precisamente abordó el conflicto sexual y la coevolución sexual antagonista por medio de la eliminación de selección sexual en unas poblaciones de la mosca de la fruta (5). La predicción de estos autores fue simple pero tiene consecuencias de gran alcance: si en una especie existe conflicto sexual y coevolución sexual antagonista debido a la competencia por el apareamiento y la fecundación, entonces la eliminación de selección sexual (y por tanto del conflicto sexual) no deberá favorecer el mantenimiento de caracteres masculinos que disminuyen la eficacia biológica femenina, ni el mantenimiento de caracteres resistentes en las hembras. Dicho de otra forma, se debería favorecer la evolución de machos menos persistentes y hembras menos resistentes (puesto que éstas evolucionarían en ausencia de machos manipuladores que impongan costes en el apareamiento). Holland y Rice establecieron 4 poblaciones experimentales (o líneas de selección), cada una de ellas con cien hembras reproductoras, que mantuvieron durante 47 generaciones. En dos de estas líneas las moscas se criaban en condiciones de monogamia: cada hembra sólo tenía acceso a un macho, y cada macho a un hembra. Bajo una monogamia genética estricta la eficacia biológica de un individuo depende enteramente de la eficacia biológica de su pareja sexual, por lo que no puede haber lugar para un conflicto sexual. En las otras dos líneas, que sirvieron de control, la selección sexual seguía operando al permitirse la poliandria y la competencia entre machos: cada hembra tenía acceso a tres machos, que tenían que competir por el apareamiento y la fecundación de los óvulos de la hembra, y las hembras podían aparearse con varios de estos machos. Los autores comprobaron la persistencia de los machos y la resistencia de las hembras en diferentes generaciones a lo largo del proceso de selección. Los resultados que obtuvieron fueron muy reveladores. Primero, usando hembras que no pertenecían a las poblaciones experimentales, comprobaron que su longevidad era mayor cuando se apareaban con machos de las líneas monógamas que cuando se apareaban con los machos de las líneas poliándricas. Esto corroboró que los machos de líneas monógamas habían evolucionado caracteres menos dañinos para la eficacia biológica femenina. Segundo, mantuvieron hembras de los dos tratamientos con machos de las líneas poliándricas, y observaron que las hembras obtenidas de las líneas monógamas morían antes que las hembras de poblaciones poliándricas. Este resultado confirmó que las hembras de líneas monógamas no



evolucionaron caracteres de resistencia a los caracteres nocivos masculinos que se habían mantenido en las líneas poliándricas. En otras palabras, la resistencia femenina se mantuvo en las líneas poliándricas como respuesta a los caracteres persistentes de los machos con los que coevolucionaron, mientras que en las líneas monógamas la resistencia femenina no se favoreció al ser de poca utilidad cuando los machos no exhiben caracteres perniciosos. Por lo tanto, los resultados apoyaron de manera contundente la existencia de coevolución sexual antagonista.

**2.2. Evolución experimental y la evolución de caracteres que determinan el éxito en el apareamiento y la fecundación.** La evolución experimental puede ser empleada con gran acierto para estudiar el papel de la selección sexual en la evolución de un gran número de caracteres implicados tanto en la obtención de pareja y apareamientos (selección sexual pre-cópula) como en la obtención de paternidad una vez realizada la cópula (selección sexual post-cópula). Así, se han llevado a cabo estudios de evolución experimental para examinar la evolución de, por ejemplo, el comportamiento en el cortejo y el apareamiento, el tamaño de los testículos, la morfología genital, la cantidad y calidad del eyaculado, el tamaño de las glándulas seminales masculinas, o el número y tamaño de los espermatozoides (7, 8).

En algunos casos la evolución experimental puede analizar no sólo la respuesta a la selección por parte de caracteres simples, sino también la respuesta de rasgos complejos que son el resultado de las interacciones y compromisos genéticos entre múltiples caracteres. Como ejemplo de este último caso, Simmons y García-González realizaron un estudio en el que contrastan si la evolución del éxito masculino en la fecundación se ve gobernada por la selección sexual (7). Estos autores emplearon un protocolo en el que se forzó condiciones monógamas en tres poblaciones experimentales del escarabajo *Onthophagus taurus*, mientras que no se restringió la selección sexual pre-cópula o post-cópula en otras tres poblaciones experimentales (líneas control). El proceso de selección se llevó a cabo durante 21 generaciones, y el análisis de cambios en la inversión de los machos en tejido testicular (relativo al peso corporal) se realizó en varias generaciones a lo largo del estudio. Los resultados obtenidos pusieron de manifiesto que el tamaño testicular disminuyó en las líneas monógamas a lo largo del proceso de selección. Por otra parte, un experimento en el cual se apareó doblemente a hembras obtenidas de poblaciones no experimentales con machos provenientes de ambos tratamientos de selección reveló que, en condiciones de competencia espermática, los machos de líneas poliándricas obtenían mayor éxito en la fecundación (es decir, obtenían mayores tasas de paternidad) que los machos de líneas monógamas. Esto demuestra que los machos de líneas monógamas perdieron la capacidad competitiva (de cara a la fecundación) que caracteriza a individuos de poblaciones control o poblaciones naturales, al evolucionar en ausencia de la presión selectiva ejercida por la selección sexual post-cópula.

El estudio mencionado es sólo un ejemplo más de la utilidad de los estudios de evolución experimental en el campo de la selección sexual. Al margen de comprobar la respuesta a la selección sexual de caracteres implicados en la reproducción, y de obtener información en cuanto a la

evolubilidad de estos caracteres, la evolución experimental también puede arrojar luz sobre las fuerzas selectivas causantes de la variabilidad biológica a escala inter-específica, es decir, a un nivel macroevolutivo. En el caso concreto del estudio en *O. taurus*, por ejemplo, se observa que la evolución del tamaño relativo de testículos responde a la selección sexual post-cópula, lo que apoya resultados teóricos y comparativos que sugieren que la variación a nivel inter-específico de este carácter tan importante en la reproducción depende de los niveles de competencia espermática experimentados por cada especie en particular.

Otro ejemplo interesante de este tipo de estudios es el llevado a cabo por Miller y Pitnick (9). Estos autores seleccionaron artificialmente y de manera divergente (es decir, seleccionaron en ambos extremos de la distribución del carácter) dos caracteres en la mosca de la fruta *D. melanogaster*: la longitud de los espermatozoides en machos y la longitud del receptáculo seminal en las hembras, éste último siendo el órgano principal donde las hembras almacenan el esperma hasta el momento en el que es usado para la fecundación. Ambos caracteres respondieron a la selección artificial, hecho que demuestra que existe suficiente varianza genética en ambos rasgos como para posibilitar su evolución. Sin embargo, los resultados más influyentes de este estudio demostraron la existencia de coevolución entre los caracteres masculinos y femeninos. Primero, por medio de cruces entre las líneas de selección los autores comprobaron que el éxito en la fecundación de un macho está determinado por la interacción entre la morfología de sus espermatozoides y la morfología de caracteres reproductivos de su pareja. Segundo, la selección artificial sobre la morfología del tracto reproductivo femenino puso de manifiesto una respuesta correlacionada en la morfología de los espermatozoides. Estos resultados tienen repercusiones importantes para la selección sexual al demostrar que la selección femenina se extiende más allá de la elección de pareja: las hembras pueden sesgar la paternidad en favor de determinados machos dependiendo de la morfología de su tracto reproductivo.

### 3. APUNTES FINALES

Los protocolos usados en los estudios de evolución experimental no son, por norma general, complejos. Sin embargo, la naturaleza de los protocolos de selección implica que no todos los organismos son susceptibles de ser buenos modelos de estudio en la evolución experimental. Las limitaciones más obvias vienen dadas por la necesidad de trabajar con especies de generación corta y con tamaños poblacionales grandes. Por esta razón, la mayoría de estudios de evolución experimental en el contexto de la selección sexual se realizan en insectos. No obstante, actualmente se está ampliando la diversidad de sistemas usados en evolución experimental aplicada al estudio de la selección sexual. En concreto, el uso de microorganismos se está revelando prometedor.

En tiempos recientes existe una profusión de estudios de evolución experimental que implementan metodologías más sofisticadas o herramientas experimentales adicionales, por ejemplo de carácter genético. Un caso interesante de estos protocolos son aquellos en los que se manipula la selección en uno de los sexos mientras que ésta se mantiene inalterada en el

otro (para más información el lector puede remitirse a los últimos trabajos del equipo de William Rice, de la Universidad de California, Santa Bárbara). En cualquier caso, parece existir una tendencia general a realizar este tipo de estudios en especies caracterizadas por la existencia de conflicto sexual. La razón de este sesgo radica en el reconocimiento de la importancia del conflicto sexual en evolución, pero también el hecho de que la biología reproductiva de algunas especies tradicionalmente usadas como modelos en biología está dominada por este conflicto (por ejemplo, *Drosophila*). No hay duda de que nuestra comprensión del conflicto entre sexos y de sus consecuencias evolutivas está mejorando con el uso de experimentos de evolución experimental. Sin embargo, no se debe olvidar que el conflicto sexual intenso y la selección sexual antagonista no son inherentes a la totalidad de especies con selección sexual.

Por último, merece la pena mencionar que un uso de la evolución experimental que reviste gran interés es la investigación de los efectos de la selección sexual sobre la eficacia biológica individual y la viabilidad poblacional. Se ha sugerido que la selección sexual puede acelerar las tasas de adaptación a nuevos ambientes e incrementar la eficacia biológica a nivel poblacional, por ejemplo a través de la eliminación de mutaciones deletéreas. Por citar sólo un caso, un trabajo reciente en *D. melanogaster* ha mostrado que en poblaciones en las que se permite actuar a la selección sexual la pérdida de un alelo deletéreo ocurre con más rapidez que en poblaciones sin selección sexual (10). Sin embargo el efecto de la selección sexual sobre la viabilidad de las poblaciones es un tema controvertido. Puesto que la eliminación de la oportunidad de selección sexual también elimina el conflicto sexual, es difícil separar los efectos presumiblemente beneficiosos de la selección sexual de los efectos negativos del conflicto entre los sexos en aquellos casos en los que este último es intenso.

En resumen, tras una introducción somera y un revisión no exhaustiva de las utilidades de la evolución experimental en el campo de la selección sexual, queda patente que esta aproximación metodológica ofrece información excepcional. Indudablemente, los estudios de evolución experimental seguirán iluminando nuestra comprensión de los procesos evolutivos en aniversarios venideros de la publicación de El Origen de las Especies.

**4. AGRADECIMIENTOS.** Gracias al Australian Research Council por el apoyo financiero (Australian Research Fellowship y Discovery Project), y a Juan José García Adeva por sus correcciones y sugerencias. Gracias también a un gran número de investigadores que han contribuido de manera significativa al avance de los temas aquí expuestos, pero que no han podido ser citados en el texto por las limitaciones impuestas por el formato.

## 5. REFERENCIAS

1. Darwin, C. R. **1859**. *On the origin of species*. John Murray. London.
2. Hill, W. G. & Caballero, A. **1992**. Artificial selection experiments. **Ann Rev Ecol Syst**, 23. Pp: 287-310.



3. Fuller, R. C., Baer, C. F. et al. **2005**. How and when selection experiments might actually be useful. **Integr Comp Biol**, 45. Pp: 391-404.
4. Darwin, C. R. **1871**. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray. London.
5. Holland, B. & Rice, W. R. **1999**. Experimental removal of sexual selection reverses intersexual antagonistic coevolution and removes a reproductive load. **Proc Nat Acad Sci USA**, 96. Pp: 5083-5088.
6. Pitnick, S. & García-González, F. **2002**. Harm to females increases with male body size in *Drosophila melanogaster*. **Proc R Soc Lond B**, 269. Pp: 1821-1828.
7. Simmons, L. W. & García-González, F. **2008**. Evolutionary reduction in testes size and competitive fertilization success in response to the experimental removal of sexual selection in dung beetles. **Evolution**, 62. Pp: 2580-2591.
8. Simmons, L. W., House, C. M., Hunt, J. & García-González, F. **2009**. Evolutionary response to sexual selection in male genital morphology. **Current Biology**, 19: 1442-1446.
9. Miller, G. T. & Pitnick, S. **2002**. Sperm-female coevolution in *Drosophila*. **Science**, 298. Pp: 1230-1233.
10. Hollis, B., Fierst, J. L. et al. **2009**. Sexual selection accelerates the elimination of a deleterious mutant in *Drosophila melanogaster*. **Evolution**, 63. Pp: 324-333.

## 6. LECTURAS RECOMENDADAS

- Andersson, M. **1994**. *Sexual Selection*. Princeton University Press. Princeton.
- Arnqvist, G. and Rowe, L. **2005**. *Sexual conflict*. Princeton University Press. Princeton.
- Shuster, S.M. and Wade, M.J. **2003**. *Mating Systems and Strategies*. Princeton University Press. Princeton.