



5.5

Selección Sexual Post-Cópula y la Evolución de la Poliandria

Francisco García-González

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

RESUMEN

En un gran número de especies las hembras se aparean de manera poliándrica (con varios machos durante un mismo episodio reproductivo). Este comportamiento tiene consecuencias evolutivas de suma importancia, incluyendo que posibilita la continuación de la selección sexual más allá del apareamiento. Por ello, la comprensión del significado adaptativo de la poliandria ha suscitado gran interés entre los biólogos evolutivos. Aquí se exponen, a grandes rasgos, las principales hipótesis que se han sugerido para explicar el apareamiento múltiple femenino desde una perspectiva evolutiva, y se discuten brevemente algunos retos pendientes en este área. Se destaca el hecho de que existen procesos de selección sexual post-cópula que pueden jugar un papel fundamental en la adquisición de beneficios de naturaleza genética por parte de las hembras poliándricas.

1. LA POLIANDRIA Y SUS IMPLICACIONES EVOLUTIVAS

El desarrollo de la biología molecular ha hecho posible que los análisis de paternidad sean una herramienta común en el estudio de ecología del comportamiento y evolución. Gracias a ello y a cuidadosos estudios observacionales ahora sabemos que la poliandria está mucho más extendida en el mundo animal de lo que antes se creía. La frecuencia con la que se describe la existencia de paternidad múltiple en nuevos estudios es asombrosa. En aves, por ejemplo, un grupo que tradicionalmente se ha tomado como ejemplo representativo de los sistemas de apareamiento monógamos, al menos 7 de cada 10 especies estudiadas presentan diferentes grados de paternidad múltiple. En este dato se incluyen especies que aun siendo socialmente monógamas (es decir, en las cuales se establecen parejas de manera permanente durante el periodo reproductivo) exhiben copulas extra-pareja.

Frecuentemente, el comportamiento poliándrico da lugar a la coexistencia de gametos de diferentes machos en el tracto reproductor femenino. En estos casos la poliandria implica la continuación de la selección sexual más allá del apareamiento, por medio de la competencia espermática (competencia entre los eyaculados de varios machos por la fertilización de los óvulos de una hembra) y la elección críptica femenina (cuando algún carácter femenino influye en el resultado de la competencia espermática, es decir, en la paternidad). Estos mecanismos de selección sexual post-cópula juegan un papel decisivo en la evolución de numerosos caracteres ligados a la

reproducción. Al margen de facilitar mecanismos de selección sexual post-cópula, la poliandria puede materializar interacciones antagonistas entre los sexos si la selección ejercida por la competencia espermática favorece rasgos en los machos que incrementen su eficacia biológica a expensa de la de las hembras (conflicto sexual). De esta manera, la poliandria posibilita la coevolución sexual antagonista basada en procesos que se resuelven después del apareamiento. Resumiendo, la poliandria tiene implicaciones evolutivas de gran alcance. Sin embargo, la pregunta ¿Por qué se aparean las hembras con múltiples machos? sigue, en la mayoría de los casos, sin una respuesta clara.

2. EL MISTERIO DE LA POLIANDRIA

El hecho de que la poliandria esté tan extendida en el mundo animal contrasta con lo que, a priori, se podría esperar, como a continuación se detalla. En un trabajo altamente influyente para el estudio de la ecología evolutiva, Robert Trivers identificó las consecuencias que las diferencias en inversión parental entre los sexos tienen para la selección sexual (1). Los argumentos de Trivers sugieren que el límite máximo en el éxito reproductor de una hembra se establece con un número de apareamientos mucho menor que aquel necesario para que los machos alcancen el suyo. La razón de estas diferencias radica en la asimetría entre machos y hembras en cuanto a la inversión parental en la descendencia. Esta asimetría viene determinada originalmente por las diferencias en el tamaño de los gametos (anisogamia) y en el número de éstos. La anisogamia implica que desde la fusión del óvulo y el espermatozoide, la inversión parental difiere entre los sexos: las hembras contribuyen con el material genético, los nutrientes y la maquinaria para que el cigoto se desarrolle, mientras que generalmente los machos únicamente aportan material genético. Esta asimetría inicial se suele extender a etapas del desarrollo posteriores (generalmente las hembras invierten más en el cuidado parental). En resumidas cuentas, los machos producen números astronómicos de gametos y suelen invertir poco en la descendencia, por lo que, teóricamente, podrían aumentar su eficacia biológica (número de descendientes) de manera proporcional al número de apareamientos que realicen. Por el contrario, las hembras tienen un número de gametos limitado y realizan una mayor inversión en la descendencia, lo que supone que la maximización de su éxito reproductivo se podría conseguir con uno o unos pocos apareamientos.

Por si la limitación impuesta por la anisogamia y la inversión en la descendencia no fuera suficiente, el apareamiento suele conllevar unos costes, como el riesgo de depredación asociado a la búsqueda de pareja, el riesgo de adquirir enfermedades de transmisión sexual, gasto energético, etc. El dilema, entonces, está servido. Si, por norma general, con una cópula las hembras obtienen el número suficiente de espermatozoides con los que fertilizar todos sus óvulos, y si el apareamiento conlleva costes, ¿Por qué la poliandria es tan común? Se han sugerido varias respuestas a esta pregunta, que de manera general se pueden agrupar en dos tipos de explicaciones. Una explicación es de índole no adaptativa, y sugiere que, como consecuencia del conflicto sexual generado por intereses sexuales divergentes, en algunas especies los machos pueden forzar tasas de apareamiento femeninas más altas de las que serían

óptimas para las hembras. La segunda explicación, que se supone más extendida y sobre la cual nos centraremos en este capítulo, es de tipo adaptativo y sostiene que las hembras pueden obtener beneficios del apareamiento múltiple que superen los costes.

3. BENEFICIOS DE LA POLIANDRIA: ¿COMIDA Y TECHO, BUENOS GENES, GENES COMPATIBLES, O UN POCO DE TODO?

Los beneficios que las hembras pueden obtener del apareamiento pueden ser bien de naturaleza material (denominados beneficios directos), o de naturaleza genética (beneficios indirectos). Los primeros son beneficios que las hembras obtienen para ellas mismas y que les permite aumentar el número o la condición física de las crías sin recurrir a ningún proceso de transmisión genética, mientras que los segundos son dividendos genéticos que las hembras obtienen para sus crías.

El beneficio directo más obvio para una hembra es asegurar la fecundación de todos sus óvulos. Este beneficio puede existir en especies en las cuales la razón entre el número de espermatozoides por inseminación y número de óvulos sea baja, o en las que presentan grados agudos de infertilidad masculina. Los problemas de infertilidad masculina en el mundo animal son más comunes que lo que se podría pensar, puesto que no sólo incluyen problemas de esterilidad sino también infertilidad temporal o permanente como resultado de fallos en la intromisión de los órganos copulatorios, fallos en la inseminación, eyaculados de baja calidad o estrategias de ahorro en la inversión en eyaculados por parte de los machos (ver, por ejemplo, (2)). Otros beneficios materiales de la poliandria incluyen el aprovisionamiento de comida por parte de los machos durante la cópula (común en algunas especies de artrópodos), el incremento de parejas que contribuyan en el cuidado parental, o la adquisición de territorios de mayor calidad.

A pesar de que este tipo de beneficios pueden ser la causa del apareamiento múltiple en algunas especies, los aportes materiales no explican el comportamiento poliándrico en un gran número de casos. Por ello, se mantiene que la poliandria puede reportar ganancias de naturaleza genética (3, 4). La existencia de este tipo de beneficios está hoy en día fuera de toda duda, como queda patente por numerosos resultados empíricos. Sin embargo, existe gran controversia entre los biólogos evolutivos en cuanto a cuáles son los procesos o mecanismos implicados en la consecución de estos beneficios.

Una de las hipótesis de mayor peso propone que las hembras se aparean con múltiples machos para obtener genes de buena calidad que confieran alta viabilidad en la descendencia. Esta explicación, conocida como de los "buenos genes" ("*good genes*"), puede incluir tanto mecanismos que tienen lugar antes del apareamiento como después de él. Por ejemplo, en cuanto al escenario pre-cópula las hembras pueden aparearse con machos adicionales si estos son considerados de mayor calidad genética de acuerdo a la expresión de determinados caracteres, lo que ha sido comprobado en numerosas especies hasta la fecha.

Otra de las hipótesis propuestas para la evolución de la poliandria se conoce como de los "hijos sexy" ("*sexy sons*"), la cual sugiere que la poliandria

se puede mantener como resultado de una asociación genética entre un carácter en los machos y la preferencia en las hembras por aparearse con machos que exhiben ese carácter. De esta manera las hembras que se aparean con machos que poseen el carácter producirán hijas que heredaran la preferencia por el carácter, e hijos que serán atractivos para hembras que posean la preferencia. Consecuentemente, la evolución de la preferencia y del carácter se refuerza mutuamente. Este tipo de coevolución, formalizado por Robert Fisher, puede aplicarse al comportamiento poliándrico si la preferencia consiste en una tendencia al apareamiento múltiple por parte de las hembras o bien en un carácter que favorezca el éxito en el apareamiento o en la fecundación por parte de determinados machos.

Las hipótesis de los buenos genes y de los hijos *sexy* se basan en la heredabilidad de calidad genética en el primer caso o del atractivo en el segundo. Dicho de otra forma, se basan en diferencias entre los machos de tipo intrínseco, las cuales son debidas a la existencia de varianza genética (5, 6). En este sentido, estas hipótesis se diferencian de otra hipótesis que ha cobrado gran fuerza recientemente y que propone que la viabilidad de la descendencia puede ser debida no a la existencia de buenos genes sino a una interacción entre los genotipos parentales. Según esta hipótesis los beneficios de la poliandria serían el resultado de la prevención de incompatibilidades genéticas. La existencia de mecanismos para evitar los apareamientos incestuosos y la consanguinidad ilustran el potencial de esta hipótesis como explicación del comportamiento poliándrico.

Por último, otro gran grupo de hipótesis propone que las hembras se pueden beneficiar del apareamiento múltiple sin recurrir a la necesidad de éstas de identificar la calidad, compatibilidad, o variabilidad genética de la pareja. Se ha propuesto que el comportamiento poliándrico puede ser adaptativo si éste resulta en un incremento de la diversidad genética de la prole. De esta manera, si las condiciones ambientales futuras cambian, se incrementan las probabilidades de que al menos parte de la descendencia sea capaz de afrontar los cambios. Esta hipótesis puede ser entendida como una “apuesta por la diversidad genética” (“*diversified bet-hedging*”) (3). También se ha propuesto que en ausencia de indicadores de calidad genética masculina o de la habilidad de las hembras para discriminarla, las hembras poliándricas podrían asegurarse que no todas sus crías sean de baja calidad genética. Esta hipótesis puede ser denominada como “apuesta por la calidad genética” o “aseguramiento de la calidad genética” (“*genetic bet-hedging*”). Sin embargo, algunos resultados teóricos señalan que la evolución de la poliandria basada en este tipo de apuestas es probable únicamente bajo situaciones muy concretas (3).

4. SELECCIÓN SEXUAL POST-CÓPULA Y EL MANTENIMIENTO DEL COMPORTAMIENTO POLIÁNDRICO

La selección sexual post-cópula puede jugar un papel crucial a la hora de explicar el significado adaptativo de la poliandria. Paradójicamente, la competencia espermática y la elección femenina post-cópula, que son procesos que ocurren como consecuencia del comportamiento poliándrico, pueden a su vez ser causa fundamental de su mantenimiento. Esto es posible si las hembras

que favorecen la inseminación múltiple obtienen beneficios genéticos como resultado de la coexistencia de gametos pertenecientes a varios machos en sus tractos reproductores. Una de las aproximaciones experimentales más informativas a este respecto consiste en la separación de los efectos producidos por el número de cópulas de los producidos por el número de parejas. Imaginemos que comparamos la viabilidad de la descendencia de dos grupos de hembras: en un grupo (grupo monógamo) cada hembra se aparea con un sólo macho un número determinado de veces, mientras que en el otro grupo (grupo poliándrico) cada hembra se aparea con un número de machos igual al número de cópulas que realizan las hembras en el primer grupo, y sólo una vez con cada macho. De este modo todas las hembras reciben el mismo número de apareamientos pero difieren en el número de parejas. Este tipo de diseño experimental permite identificar los beneficios genéticos sin la influencia de posibles beneficios materiales. Los resultados de estos experimentos llevados a cabo en varias especies (mayoritariamente insectos) han revelado que en determinados casos la poliandria aumenta la eficacia biológica femenina por medio de procesos que ocurren después de la cópula.

En el contexto de la selección sexual post-cópula, las principales hipótesis que se manejan para explicar el comportamiento poliándrico están basadas en principios similares a los descritos anteriormente. Así, tenemos la analogía post-cópula de la hipótesis de los buenos genes, denominada del “esperma bueno” (“*good sperm*”), que sostiene que las hembras poliándricas pueden obtener una mayor calidad genética para su descendencia como consecuencia de promover la competencia espermática. Esto es factible si existe una asociación de tipo genético entre el éxito masculino en la fecundación y la calidad genética de la descendencia, puesto que esta daría lugar a que los machos más exitosos en la competencia espermática (es decir, aquellos que obtienen mayor paternidad) produjeran descendencia de mayor viabilidad. Las hembras poliándricas, por lo tanto, incrementarían la probabilidad de que sus óvulos fueran fecundados por machos de alta calidad genética (siendo esta, por supuesto, heredable). Esto ocurriría incluso si las hembras no fueran capaces de discernir antes de la cópula que machos son los más competitivos; la competencia espermática en el tracto reproductor femenino se ocuparía de actuar a modo de filtro de la calidad genética de los machos. Por otra parte, también se ha propuesto la hipótesis del “esperma sexy” (“*sexy sperm*”). Bajo esta hipótesis las hembras poliándricas podrían obtener beneficios para su descendencia si el éxito masculino en la fertilización o un carácter masculino determinante de ese éxito (por ejemplo, la longitud de los espermatozoides) estuviera genéticamente correlacionado bien con un carácter femenino que sesga la paternidad, o bien con la frecuencia en el apareamiento femenina. Gracias a esta asociación genética, la evolución del carácter masculino y la preferencia femenina se reforzarían mutuamente y se extenderían rápidamente en la población ya que los hijos de las hembras poliándricas heredarían mayor aptitud para fecundar los huevos mientras que las hijas heredarían la preferencia que permite a los machos materializar su alta competitividad.

Estas dos hipótesis no han recibido la atención empírica que se merecen debido a que su contraste exige altas dosis de control experimental. No obstante, Fisher et al (7) han publicado recientemente el test más robusto hasta

la fecha de la hipótesis del “buen espermatozoide”. Estos autores estudiaron los beneficios de la poliandria en un pequeño marsupial australiano y obtuvieron una relación positiva entre la capacidad competitiva de los machos para fecundar los óvulos y la supervivencia de la descendencia.

La hipótesis de la incompatibilidad genética también tiene cabida en el terreno post-cópula, sugiriendo que las hembras poliándricas aumentan la probabilidad de que sus óvulos sean fecundados por machos genéticamente compatibles. Esto puede ocurrir por medio de interacciones entre las células sexuales debidas a incompatibilidades genéticas de los individuos parentales, lo que se ha comprobado en algunos casos. Sin embargo, en la mayoría de las especies se torna complicado diferenciar esta explicación de otras hipótesis, o diferenciarla incluso de procesos que ocurren después de la fecundación tales como la inversión diferencial por parte de las hembras en las crías (ver más abajo) (6).

Por último, las hipótesis basadas en apuestas diversificadas o minimización de riesgos (“*bet-hedging*”) también tienen cabida cuando los eyaculados de varios machos coexisten de manera espacial y temporal en el tracto reproductor femenino. La hipótesis de la apuesta de la calidad genética sugiere que las hembras que se aparean con múltiples machos reducen la probabilidad de que todos sus huevos sean fertilizados por un macho de baja calidad genética. En cuanto a la hipótesis de la apuesta de la diversidad genética basada en procesos post-cópula, ésta sugiere que las hembras poliándricas promueven la inseminación múltiple para asegurar la variabilidad genética en su descendencia. Como ocurre con sus análogos en escenarios pre-cópula, los beneficios de la poliandria a través del “*bet-hedging*” ocurrirían incluso en la ausencia de indicadores de la calidad genética de los machos (o de la de sus gametos), o en la ausencia de la habilidad femenina para discriminar estos indicadores.

5. ALGUNOS RETOS PENDIENTES

Los últimos años han sido testigos de un avance importante en cuanto al significado adaptativo de la poliandria. A pesar de ello, se podría decir que aun estamos en etapas tempranas en lo relativo a la comprensión de los procesos de selección sexual post-cópula, y de su importancia a la hora de determinar las tasas de apareamiento femeninas.

Antes de discutir algunos retos particulares en este terreno, merece la pena mencionar que un aspecto clave para avanzar en el estudio de la selección sexual y la evolución de la poliandria es el conocimiento de la base genética de caracteres que determinan la eficacia biológica. La existencia de diferencias intrínsecas en la habilidad de los machos de conferir viabilidad o calidad genética a sus crías se ha verificado en algunos casos. Por ejemplo, en una especie de insecto en la cual la poliandria resulta en un mayor éxito en la eclosión de los huevos, se ha mostrado con un diseño experimental de genética cuantitativa que los machos difieren en su habilidad para generar embriones viables, y que estas diferencias son heredables (5). Sin embargo, también se ha sugerido que, en general, los beneficios aportados por procesos basados en “buenos genes” reportan incrementos de eficacia biológica

moderados, que en algunos casos pueden ser insuficientes para compensar los costes directos del comportamiento poliándrico.

En relación con el punto anterior, uno de los desafíos actuales más acuciantes es la determinación de la existencia de diferencias heredables entre los machos en cuanto a su éxito competitivo en la fecundación de los óvulos. Esto es de suma importancia para discernir qué procesos post-cópula (basados en buenos genes *versus* genes compatibles) pueden ser responsables de la evolución o mantenimiento del comportamiento poliándrico (8). Un problema al que nos enfrentamos es que la determinación de la repetibilidad o heredabilidad de la capacidad de un macho de fertilizar óvulos en condiciones de competencia espermática es difícil de estimar desde el punto de vista experimental (8). Otro problema que afecta el estudio del papel de procesos post-cópula en la evolución de la poliandria es la frecuente imposibilidad de determinar el éxito en la fecundación de los machos en el momento preciso en que la fecundación ocurre (9). Primero, porque la fecundación es un proceso normalmente críptico que ocurre internamente, y segundo porque es complicado determinar la paternidad en cigotos o embriones en etapas de desarrollo tempranas. Por ello, el éxito en la fecundación se suele estimar en el momento del nacimiento o la eclosión de los huevos. Esto conlleva el peligro de que las estimaciones del éxito en la fecundación estén contaminadas en mayor o menor medida por variación en la viabilidad de la descendencia durante el periodo que va desde la fusión de los gametos al momento en el cual la paternidad es estimada (9). Todos estos obstáculos en el estudio de la selección sexual post-cópula merecen ser tenidos en cuenta, pero no son insalvables. El uso de nuevas técnicas de biología molecular y técnicas de fecundación *in vitro*, el uso de marcadores que permiten determinar paternidad antes de la eclosión o el nacimiento, y el uso de nuevos modelos en ecología del comportamiento, son sólo algunos ejemplos de vías que pueden ser útiles para seguir avanzando.

Otro problema a tener presente es el que ocurre cuando las hembras invierten de manera diferencial en los huevos o crías dependiendo de la identidad o calidad de los machos, o dependiendo de si el apareamiento es múltiple o no. Este tipo de inversión diferencial se ha observado en algunas especies animales. La inversión diferencial puede confundir seriamente las interpretaciones de beneficios de la poliandria puesto que los resultados observables de esta inversión femenina son, a menudo, indistinguibles de los resultados esperados por otros procesos.

Una cuestión prometedora en el estudio de la poliandria es el análisis de efectos maternos o paternos ("*maternal or paternal effects*") sobre la viabilidad de la descendencia. Estos efectos son influencias ambientales en el fenotipo de la descendencia que son debidas a la expresión de genes en las madres o en los padres. Los efectos maternos están extendidos en la naturaleza (como ejemplo típico se puede pensar en la calidad y cantidad de leche materna en animales lactantes). Sin embargo, los efectos paternos han sido generalmente menospreciados en aquellos casos en los que los machos no realizan cuidado parental. A pesar de ello, recientemente se ha mostrado su existencia en una especie en la cual la contribución de los machos se limita a la transferencia del eyaculado durante el apareamiento. García-González y Simmons realizaron un estudio que permitió distinguir los efectos paternos de

efectos puramente genéticos (10). En este trabajo, llevado a cabo en un insecto, se utilizó un marcador morfológico (una mutación en el color de los ojos) para determinar la paternidad de los embriones de machos apareados en condiciones de monogamia (un macho-una hembra) y condiciones de poliandria (dos machos-una hembra). Una vez determinada la paternidad de la descendencia en estado embrionario, se observó la viabilidad de los embriones hasta el momento de la eclosión. Los resultados mostraron que cuando una misma hembra se aparee de manera múltiple con un macho de baja calidad genética y con un macho de alta calidad genética, la viabilidad de las crías generadas por el macho de baja calidad genética aumenta (en comparación con la viabilidad de las crías de este macho cuando se aparee en monogamia). Estos resultados revelan que, al menos en la especie estudiada, existen efectos paternos que determinan la viabilidad de los cigotos en condiciones de apareamiento múltiple. Los resultados sugieren que en algunas especies en las que no existe cuidado paternal, las hembras se podrían beneficiar del comportamiento poliándrico a través de efectos paternos. La existencia de estos efectos transgeneracionales y el papel que pueden jugar en la promoción del comportamiento poliándrico necesitan, sin embargo, ser examinados con mayor detalle antes de sacar conclusiones de carácter más general.

6. CONCLUSIONES

El comportamiento poliándrico y su prevalencia en el mundo animal son hechos intrigantes desde el punto de vista evolutivo. Aquí se han mostrado algunas de las consecuencias evolutivas de la poliandria y se han expuesto brevemente las principales hipótesis hasta ahora sugeridas para explicar su mantenimiento. Algunas de las hipótesis más robustas desde un punto de vista teórico involucran la acción de procesos de selección sexual que ocurren después de la cópula. La comprensión del significado adaptativo de la poliandria mejorará si se logra profundizar en varios aspectos relacionados con la selección sexual. Un mayor énfasis en la comprensión de procesos y mecanismos que actúan en el periodo que va desde el apareamiento a la fecundación se presenta prometedor, al igual que una mayor comprensión del papel femenino en la determinación de la paternidad de sus óvulos en condiciones de competencia espermática, y un mayor entendimiento de la arquitectura genética de caracteres que determinan el éxito en el apareamiento, el éxito en la fecundación, y la eficacia biológica en general. El estudio de las causas y consecuencias del apareamiento poliándrico representa un capítulo emocionante en el estudio de la evolución.

7. AGRADECIMIENTOS Las limitaciones de formato no hacen posible citar en este artículo todas las fuentes relevantes de muchas de las ideas o investigaciones que forman la base del conocimiento discutido. Se quiere agradecer desde aquí a todos los autores de estas contribuciones. Agradezco a Juan José García Adeva sus acertados comentarios y correcciones. El apoyo financiero se debe a una "Australian Research Fellowship" y un "Discovery Project" por parte del Australian Research Council.

8. REFERENCIAS

1. Trivers, R. L. **1972**. Parental investment and sexual selection. En: *Sexual Selection and the Descent of Man* (ed. Campbell, R.). Pp: 136-179. Heinemann. London.
2. García-González, F. **2004**. Infertile matings and sperm competition: The effect of "Nonsperm Representation" on intraspecific variation in sperm precedence patterns. **Am Nat**, 164. Pp: 457-472.
3. Yasui, Y. **1998**. The "genetic benefits" of female multiple mating reconsidered. **TREE**, 13. Pp: 246-250.
4. Jennions, M. D. & Petrie, M. **2000**. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. **Biol Rev**, 75. Pp: 21-64.
5. García-González, F. & Simmons, L. W. **2005**. The evolution of polyandry: intrinsic sire effects contribute to embryo viability. **J Evol Biol**, 18. Pp: 1097-1103.
6. Neff, B. D. & Pitcher, T. E. **2005**. Genetic quality and sexual selection: an integrated framework for good genes and compatible genes. **Mol Ecol**, 14. Pp: 19-38.
7. Fisher, D. O., Double, M. C. et al. **2006**. Post-mating sexual selection increases lifetime fitness of polyandrous females in the wild. **Nature**, 444. Pp: 89-92.
8. García-González, F. **2008**. The relative nature of fertilization success: Implications for the study of post-copulatory sexual selection. **BMC Evol Biol**, 8. Pp: 140.
9. García-González, F. **2008**. Male genetic quality and the inequality between paternity success and fertilization success: Consequences for studies of sperm competition and the evolution of polyandry. **Evolution**, 62. Pp: 1653-1665.
10. García-González, F. & Simmons, L. W. **2007**. Paternal indirect genetic effects on offspring viability and the benefits of polyandry. **Curr Biol**, 17. Pp: 32-36.

9. LECTURAS RECOMENDADAS

- Birkhead, T.R. **2000**. *Promiscuity: An Evolutionary History of Sperm Competition and Sexual Conflict*. Faber & Faber. London.
- Jennions, M.D. & Petrie, M. **2000**. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. **Biol Rev**, 75. Pp: 21-64.
- Barash, D.P. & Lipton, J.E. **2001**. *The myth of monogamy*. Henry Holt, New York.