



SEXE PER A TOTS

Coordinat per Ester Desfilis*

EL SEXE ÉS UN TEMA DE TRANSCENDENTAL IMPORTÀNCIA EN LES NOSTRES VIDES PER MOLTES RAONS DIFERENTS. LA MÉS EVIDENT ÉS QUE TOTS NOSALTRES EXISTIM COM A CONSEQÜÈNCIA DE LES RELACIONS SEXUALS QUE GENERACIÓ RERE GENERACIÓ PRACTICAREN EN LES NOSTRES AVANTPASSATS. SI UN D'ELLS NO S'HAGUERA SENTIT INTERESSAT PEL SEXE I/O HAGUERA OPTAT PER MANTENIR-SE CÈLIBE, NO HAURÍEM ARRIBAT A EXISTIR. A MÉS, LA SEXUALITAT COMENÇA DES DEL MATEIX MOMENT DE LA GESTACIÓ I ENS ACOMPANYA FINS LA MORT, IMPREGNA LA NOSTRA VIDA QUOTIDIANA, DEFINEIX CADASCUNA DE LES NOSTRES CÈL·LULES I MODELA EL NOSTRE CERVELL. EL SEXE ÉS UNA MATÈRIA CANDENT EN LA NOSTRA SOCIETAT. LA PARAULA SEXE, EN ANGLÈS SEX, ÉS LA MÉS BUSCADA EN INTERNET, I DE FET HI HA MÉS DE 13 MILIONS DE PÀGINES WEB EN QUÈ ES TRACTA EL TEMA. HI HA INFINITAT DE REVISTES, LLIBRES, I VÍDEOS AMB CONTINGUTS RELACIONATS AMB EL SEXE. DE MANERA MÉS O MENYS EXPLÍCITA, EL SEXE ES FA SERVIR COM A RECLAM PUBLICITARI EN ANUNCIS DE TOTA MENA DE PRODUCTES, DES D'UN DESODORANT FINS A UN IOGURT I ÉS UN NEGOCI LUCRATIU QUE MOU EN TOT EL MÓN MILERS DE MILIONS DE PESSETES. MALGRAT LA SEUA IMPORTÀNCIA I L'INTERÈS QUE DESPERTA, EL SEXE CONTINUA ESSENT UNA MATÈRIA DE LA QUAL RESULTA DIFÍCIL PARLAR, HI PESA UNA MULTITUD DE TABÚS ATÀVICIS, I POQUES VEGADES EL LLENGUATGE ES MOSTRA TAN RIC EN L'ÚS DE GIRS, EUFEMISMES I METÀFORES COM QUAN PARLEM DE SEXE.

LA CIÈNCIA NO ES QUEDA AL MARGE DE L'INTERÈS PER LA SEXUALITAT. TOT I AIXÒ MOLTS INVESTIGADORS ELUDEIXEN LA PARAULA SEXE QUAN PARLEN DE LA SEUA FEINA, SOBRETOT A L'HORA DE DEMANAR FINANÇAMENT. SEMBLA QUE LA CIÈNCIA NO SE SALVA TOTALMENT DEL TABÚ I EN MOLTS PAÏSOS ÉS DIFÍCIL TROBAR FONS PER A INVESTIGAR SOBRE SEXE. DES DEL PUNT DE VISTA CIENTÍFIC, EL SEXE ÉS UN TEMA COMPLEX, AMB TOT DE MATISOS, QUE ES POT ESTUDIAR EN DISTINTS NIVELLS D'ORGANITZACIÓ, DES DELS GENS FINS AL COMPORTAMENT, PASSANT PER LES CÈL·LULES, ELS TEIXITS I ELS ÒRGANS. PER TANT, SÓN MOLTES LES DISCIPLINES CIENTÍFIQUES, TANT BIOLÒGIQUES COM SOCIALS, EN QUÈ ES FA INVESTIGACIÓ RELACIONADA AMB EL SEXE. AQUEST MONOGRÀFIC PRETÉN SER UNA MOSTRA DE L'AMPLITUD I DE LA COMPLEXITAT DEL TEMA.

* Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva. Universitat de València.



A l'esquerra, mascles de colobra (*Thamnophis sirtalis parietalis*) intentant copular amb una femella. Aquestes serps hibernen en refugis comuns. A la primavera, quan els mascles emergeixen de la hibernació, s'agrupen en la rodalia de l'eixida dels caus i intenten interceptar les femelles, que emergeixen més tard. Foto: Enrique Font.

PER QUÈ EXISTEIX EL SEXE?

Manuel Serra *

WHY DOES SEX EXIST? SEX IS COSTLY AND RISKY: FROM NOT FINDING A MATE –AND FAILING TO REPRODUCE AS A CONSEQUENCE–, TO BEING EATEN IN THE ATTEMPT. WHAT IS MORE, SEXUAL REPRODUCTION INCURS THE COST OF PRODUCING MALES THAT ARE NOT GOING TO PRODUCE EGGS. HOWEVER, SEXUAL REPRODUCTION HAS HAD UNDOUBTED EVOLUTIONARY SUCCESS. MANY EVOLUTIONISTS THINK THAT THE ADVANTAGE OF SEX MUST LIE IN THE RECOMBINATION OF PATERNAL AND MATERNAL GENES IN JUST ONE INDIVIDUAL AND THE GENETIC VARIATION IN THE OFFSPRING THAT THIS MIXTURE OF GENES BRINGS ABOUT. THERE ARE MANY THEORETICAL MODELS ABOUT THE CONDITIONS UNDER WHICH SEX IS ADVANTAGEOUS BUT WE LACK A DEFINITIVE ANSWER TO THE PROBLEM.

Fa uns dies, quan arribàrem al cim del Revolcadores, la muntanya més alta de Múrcia, el meu amic Migue Navarro va observar dues sargantanes –mascle i femella– en còpula entre les clivelles de la calcària, a 2.000 metres sobre el nivell del mar. Les va poder observar detingudament i a curta distància perquè, al contrari del que hauria ocorregut si hagueren estat per separat, no van fugir. Com que estaven unides no van poder fer-ho. Si el meu amic haguera estat un depredador, o simplement una persona cruel, allí hagueren acabat les vides d'aquelles sargantanes. El sexe és costós i té riscos: des de no trobar parella –i consegüentment fracassar en la reproducció–, fins a acabar menjat mentre se'n busca una. Quan un mascle canta, o exhibeix una coloració vistosa, no sols atrau les femelles, també els seus depredadors. Aquests riscos, més o menys importants segons l'espècie i l'hàbitat, serien irrelevants si no existiren alternatives a la reproducció sexual. N'hi ha. Qualsevol agricultor o aficionat a la jardineria sap que moltes plantes poden reproduir-se separant una petita tija de la resta de l'individu, i plantant-la en un lloc adequat: la tija desenvoluparà un individu independent. Molts éssers vius microscòpics formats per una sola cèl·lula poden reproduir-se asexualment per la mera divisió d'aquesta cèl·lula. Els abellots nai-

xen d'un ou no fecundat post per l'abella reina. Alguns animals formen poblacions on la majoria dels individus –o fins i tot tots els individus– són femelles capaces de produir filles a partir d'ous sense fecundar, filles que tenen aquesta mateixa capacitat. Ocorre, per exemple, en alguns insectes, en molts petits invertebrats aquàtics, però també en uns pocs vertebrats. Com es veu, la reproducció asexual no és rara, encara que la més comuna siga la reproducció sexual.

■ EL COST DELS MASCLES

La ubiqüitat de la reproducció sexual és especialment sorprenent ja que als riscos que he assenyalat cal afegir un desavantatge molt important i molt general. La reproducció sexual incorre en el cost de produir mascles, o almenys –en espècies hermafrodites– òrgans masculins. Pensem en una espècie animal típica, les poblacions de la qual són constituïdes per mascles i femelles en nombre semblant. La producció d'ous requereix que el mascle i la femella copulen. Quan una femella ha estat inseminada i ha col·locat els ous en algun lloc adequat, d'aquests ous naixeran mascles i femelles usualment en nombres iguals o molt semblants. Per descomptat, només les filles seran capaces al seu torn de pondre ous. D'aquests fets, tan simples

**«EL SEXE ÉS COSTÓS
I TÉ RISCOS: DES DE NO
TROBAR PARELLA
–I CONSEGÜENTMENT FRACASSAR
EN LA REPRODUCCIÓ–,
FINS A ACABAR MENJAT
MENTRE SE'N BUSCA UNA»**



Còpula de dues sargantanes ibèriques (*Podarcis hispanica*). Durant la còpula el risc de ser depredat és alt perquè la parella ha de quedar-se unida durant uns quants minuts (en algunes espècies, hores) en què no és fàcil la fugida. Foto: Enrique Font.

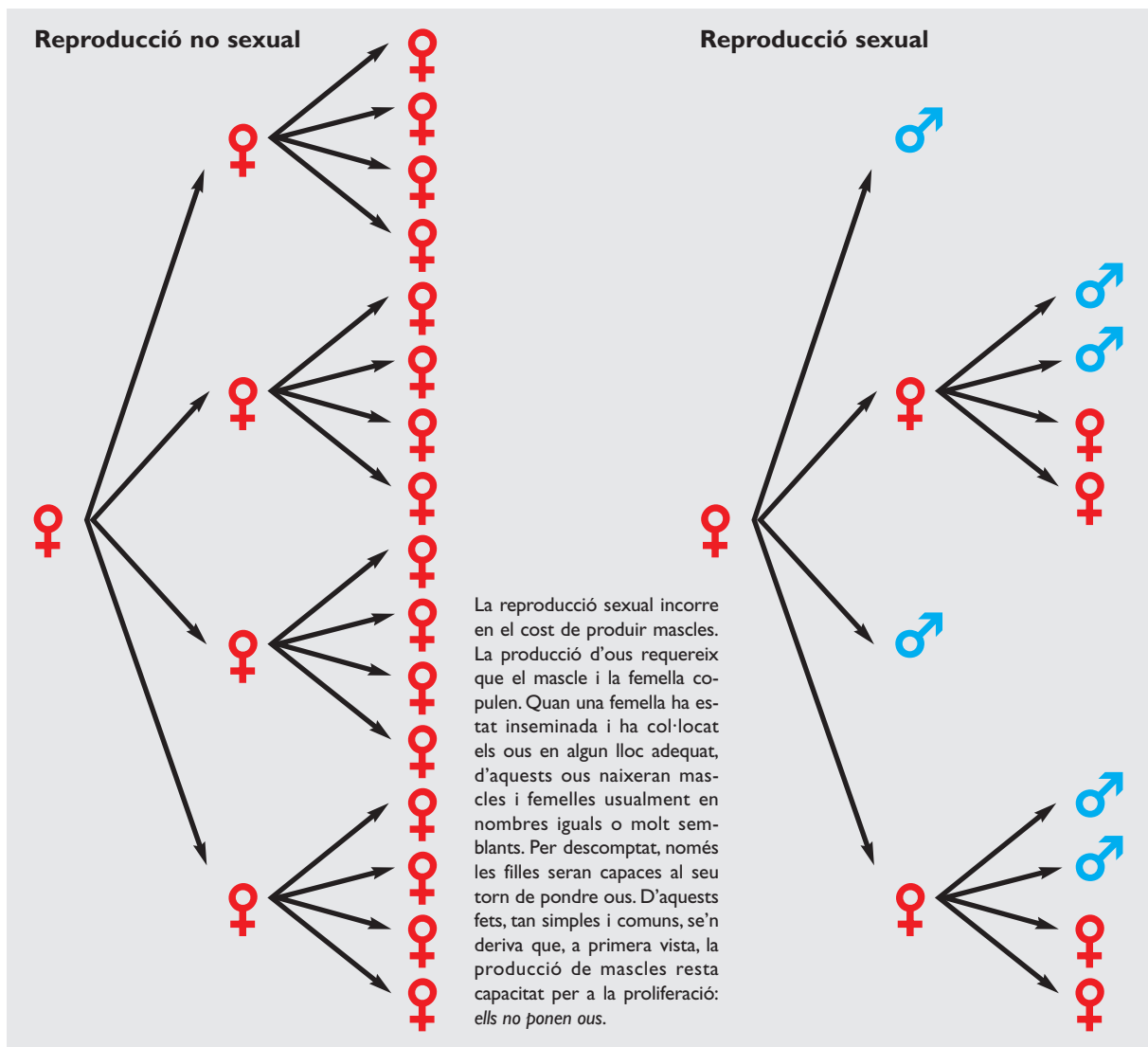
i comuns, se'n deriva que, a primera vista, la producció de mascles resta capacitat per a la proliferació: *ells no ponen ous*.

Què passaria si se'n prescindira? Si la femella fóra capaç de produir ous que sense ser fecundats pels mascles es desenvoluparen per a formar filles i aquestes filles tingueren la mateixa capacitat que les seues mares, l'estirp hauria d'augmentar més ràpidament –aproximadament al doble de velocitat– en comparació amb l'estirp necessitada de mascles. Un exemple permet veure més clarament l'argumentació. Suposem que hi ha dues estirps en una mateixa espècie animal. En una de les estirps hi ha mascles i femelles, i reproducció sexual, i en l'altra estirp hi ha femelles que tan sols tenen filles i que tenen aquestes filles sense el concurs del mascle. A aquest últim tipus de femelles se'ls anomena partenogenètiques. Suposem que cada femella és capaç de pondre molts ous abans de morir, però només quatre donen individus que arriben a adults. D'aquests quatre, dos seran mascles i els altres dos seran femelles en l'estirp sexual. Al contrari, els

quatre seran femelles en l'estirp asexual. Què passarà? Suposem que l'estirp sexual és constituïda per 25 femelles i 25 mascles, mentre que l'asexual té només 25 femelles. Després d'una generació, l'estirp sexual haurà passat de 50 individus (d'ambdós sexes) a 100 individus, dels quals 50 seran femelles. Després de dues generacions, hi haurà 200 individus, després de tres generacions, 400, i així. En l'estirp asexual, després d'una generació hi haurà 100 individus, però tots seran femelles; després de dues generacions n'hi haurà 400; després de tres generacions se n'aconseguiran 1.600. L'estirp asexual augmenta molt més ràpidament i a poc a poc anirà dominant. Ha estat seleccionada per selecció natural. Sobre l'estirp sexual pesa el que John Maynard Smith ha denominat “el cost dels mascles”.

■ FALSES EXPLICACIONS?

Alguna cosa deu fallar en l'exemple anterior, perquè la reproducció sexual *ha tingut èxit evolutiu*. En



tot cas, l'exemple ens mostra que la reproducció sexual és intrínsecament costosa –freqüentment, dues vegades més costosa– perquè necessita gastar en mascles. Però llavors, quin és l'avantatge del sexe?

Es podria pensar que tot el joc evolutiu que he esbossat més amunt és impossible simplement perquè és impossible que en una espècie apareguen alternatives a la reproducció sexual. És obvi que la selecció natural només actua si hi ha variació, si hi ha alguna cosa a partir de la qual seleccionar. Aquesta mancança de variants asexuals pot ocórrer en alguna espècie, però no en totes, com proven els exemples de reproducció asexual que he esmentat adés. Les femelles partenogènètiques existeixen en molts grups animals. A més, la intensitat de la selecció a favor de la reproducció asexual compensaria la suposada raresa amb què apareixerien estirps asexuals. L'absència de varia-

ció en els mètodes reproductius no pot ser una explicació general.

Molts evolucionistes pensen que l'avantatge del sexe deu residir en la combinació de gens paternals i materns en un únic individu. Aquesta combinació de gens (recombinació genètica) ocasiona variació genètica en la descendència: dos germans produïts per reproducció asexual seran més semblants entre si que dos germans produïts mitjançant reproducció sexual. La raó és que, en poques paraules, en el descendent sexual es combinen la meitat dels gens paternals amb la meitat dels materns, per a així donar un joc complet de gens. Com que la selecció d'aquesta meitat de gens que s'incorporen des de cada progenitor ocorre a l'atzar, dos fills dels mateixos pares tindran jocs de gens parcialment diferents, i presentaran característiques distintes.



Distintes espècies de rotífers del grup Bdelloidea. Aquests petits animals de zooplàncton manquen de mascles i han evolucionat asexualment des de molt antic.

La major variabilitat de la descendència sexual pot tenir avantatges per al futur de l'estirp, perquè incrementa la capacitat d'innovació evolutiva i, per tant, d'enfrontar-se a reptes venidors. Però si aquests avantatges s'obtingueren en un futur llunyà, no podrien compensar del cost immediat que suposa la producció de mascles. Bàsicament, la selecció natural opera sobre avantatges individuals i a curt termini. No és que siga necessàriament així, però un altre tipus d'avantatges –a llarg termini o per a la població o l'espècie com un tot– molt difícilment apareixeran per selecció natural. Els avantatges de la reproducció sexual han d'actuar a curt termini, ja que el cost dels mascles opera en cada generació. Si els únics avantatges de la reproducció sexual en les poblacions es veieren a llarg termini, no arribarien mai a realitzar-se, perquè abans l'estirp sexual hauria deixat d'existir per la selecció en contra a curt termini. Cal buscar avantatges immediats. En un nombre de generacions raonablement curt, l'estirp sexual ha de deixar més del doble de descendents que l'asexual per a compensar el cost dels mascles.

■ MUTACIÓ O PARÀSITS?

Revisant la bibliografia, Kondrashov va trobar més de vint models teòrics que tenen com a propòsit mostrar condicions sota les quals hi ha un avantatge a curt termini i prou intens de la reproducció sexual, de manera que es compensaria el cost dels mascles. Les explicacions més acceptades entre els evolucionistes es basen en la característica ja assenyalada que la reproducció sexual genera descendents genèticament diversos. Aquestes explicacions poden agrupar-se en dues classes: 1) avantatges en l'eliminació de mutacions perjudicials; i 2) avantatges en l'adaptació a un ambient ràpidament canviant.

«EL SEXE ACCELERA L'ADAPTACIÓ RESPECTE A UN AMBIENT CANVIANT PERQUÈ CREA NOVES COMBINACIONS DE GENS; ÉS A DIR, UNA MAJOR VARIABILITAT EN LA DESCENDÈNCIA A PARTIR DE LA QUAL ACTUARÀ LA SELECCIÓ NATURAL I CAUSAR ADAPTACIÓ»

La primera d'aquestes dues classes d'explicacions es basa en el fet que les mutacions perjudicials –i gairebé totes ho són– tendeixen a acumular-se en les estirps asexuals. Aquesta acumulació s'espera si les poblacions tenen pocs individus i per tant els efectes aleatoris (la bona o la mala sort) són importants. Així, els individus amb poques mutacions –els més aptes– podrien perdre's per un efecte de l'atzar. La pèrdua és pràcticament irreparable en cas de reproducció asexual. Però la reproducció sexual, com que recombinava els genotips –el patern i el matern– amb mutacions diferents, produiria descendents amb moltes mutacions perjudicials, i altres amb molt poques. Amb aquests últims es recuperarien descendents molt viables, que serien seleccionats a favor.

En poblacions grans, en que els efectes aleatoris són menys preables, el sexe també pot ser avantatjós si les mutacions perjudicials són relativament freqüents i tenen efectes sinèrgics; és a dir, si l'acumulació

de dues mutacions té efectes més negatius del que es podria esperar per la suma dels efectes negatius de cada mutació per separat. En aqueix cas, la recombinació dissociaria en alguns dels descendents combinacions de gens perjudicials.

Aquestes argumentacions pressuposen que es produeixen molts descendents, i que basta com a avantatge que alguns d'ells estiguen lliures de la càrrega de mutacions perjudicials, encara que açò empitjore la resta. Aquest supòsit és raonable, perquè en la naturalesa veiem que es produeixen molts descendents, però molt pocs arriben a la maduresa reproductora. A més, molts descendents es perden abans de nàixer, a penes ser concebuts, per culpa de la seua càrrega de mutacions perjudicials.

La segona classe d'explicacions –crides ecològiques– proposen que el sexe accelera l'adaptació respecte a un ambient canviant perquè crea noves combi-

nacions de gens; és a dir, una major variabilitat en la descendència a partir de la qual actuarà la selecció natural i causarà adaptació. De nou, una gran variabilitat en la descendència vol dir que alguns descendents tindran la desgràcia de posseir una mala combinació de gens, però no importa si amb això hi ha altres descendents afortunats. Perquè l'argument siga acceptable ha de suposar-se que l'ambient canvia ràpidament, de forma que els beneficis que reporta la diversitat de la descendència siguen immediats. La idea que hi ha una pressió evolutiva representada per un ambient sempre canviant es coneix com la "hipòtesi de la Reina Roja", deguda a Leigh Van Valen. Aquest autor va utilitzar una analogia per a il·lustrar la hipòtesi que els éssers vius, per a mantenir la seua eficàcia, han d'estar evolucionant i millorant les seues aptituds contínuament. En *A través de l'espill* de Lewis Carroll, Alicia observa que al país de La Reina Roja tothom usa un vehicle, però els vehicles s'utilitzen únicament per a aconseguir quedar-se en el mateix lloc, ja que és el món del voltant el que es mou. La metàfora destaca el fet que els éssers vius estan immersos en una cursa evolutiva, en què contínuament necessiten noves adaptacions que els permeten conservar la posició relativa respecte a la resta d'éssers vius. L'ambient d'un organisme és canviant perquè està constituït no sols per factors físics, que canvien lentament en els seus valors mitjans, sinó per altres éssers vius que evolucionen contínuament. Si una espècie presa aconsegueix mantenir-se enfront dels seus depredadors és perquè va evolucionant, amb noves adaptacions, de manera que aconsegueix neutralitzar les innovacions evolutives dels depredadors, i el mateix s'aplica a aquests últims.

Qualsevol ésser viu està voltat d'enemics entre els quals els paràsits ocupen una posició destacada. Entre l'espècie paràsita i l'espècie hoste del paràsit –aquella de la qual viu el paràsit– hi ha una cursa armamentística com l'al·ludida en el paràgraf anterior. En la cursa d'adaptacions entre paràsit i hoste, el paràsit compta amb un avantatge important. Es tracta usualment d'un ésser viu petit i amb un temps de generació molt curt. És a dir, en el temps que la població d'hostes es reproduïx una vegada, els paràsits ho faran moltes vegades. Això és un avantatge en la invasió i infestació de l'hoste, però també és avantatjós a l'hora d'aconseguir noves adaptacions, perquè l'evolució està

accelerada. Segons la hipòtesi de La Reina Roja, la reproducció sexual és un mecanisme adaptatiu perquè permet compensar els avantatges del paràsit. La reproducció sexual propicia la diversificació genètica de la descendència, i per tant l'heterogeneïtat en la seua morfologia i la seua fisiologia. A causa d'aquesta heterogeneïtat, en la descendència sexual de l'hoste hi haurà individus amb característiques poc freqüents en la població. En els paràsits els mitjans d'atac evolucionen en funció de les característiques més comunes en els seus hostes. Així, un avantatge de la reproducció sexual enfront de l'asexual consisteix a produir descendents amb trets infreqüents, i per tant amb alta aptitud per a sobreviure enfront de l'atac dels paràsits.

■ PLURALISME EXPLICATIU

Encara no sabem amb seguretat si el sexe es manté en les poblacions perquè evita l'acumulació de mutacions perjudicials, si es manté perquè permet trobar adaptacions contra els paràsits o si hi ha alguna altra explicació encara desconeguda o poc popular. Les comprovacions empíriques són tremendament difícils perquè és difícil dissenyar experiments que abonen de manera no ambigua una o altra hipòtesi. En aquest camp la teoria ha anat molt per davant de l'experimentació. Fins ara, una guia per al treball teòric ha estat la recerca d'una teoria general, que s'ajustara a les característiques ecològiques i genètiques de la major part dels éssers vius, ja que la major part dels

éssers vius presenta reproducció sexual. Però recentment ha sorgit una línia de pensament diferent que proposa que les causes podrien ser múltiples, i que es reforçarien recíprocament, o serien més o menys importants segons l'espècie. Aquesta visió pluralista sobre l'evolució del sexe obliga a fer una treballosa anàlisi en distints grups d'organismes. Per a bé o per a mal, la biologia difícilment escapa de la tremenda diversitat del seu domini d'estudi. En la visió pluralista hi haurà qui trobe el consol de no haver d'elegir entre els paràsits o les mutacions –dos factors diguem que poc elevats– com a causants de l'existència del sexe, un fenomen que tant de prestigi té entre nosaltres.



* Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva. Universitat de València.

LA SEXUALITAT A LES PLANTES

Jaime Güemes*

PLANT SEXUALITY. PLANT SEXUALITY IS MUCH MORE COMPLEX THAN WE COULD HAVE IMAGINED THE ABSENCE OF MOVEMENT PREVENTS INDIVIDUALS OF EITHER SEX FROM COMING TOGETHER SO THEIR GAMETES CAN FUSE. THEREFORE PLANTS HAVE HAD TO RESORT TO DIFFERENT MECHANISMS, WHICH ARE SOMETIMES VERY SOPHISTICATED, TO SUCCEED IN BRINGING THE MALE AND FEMALE GAMETES TOGETHER, AS WELL AS TO AVOID INBREEDING OR SELF-FETILISATION.

Les plantes no van tenir sexe ni sexualitat, almenys per als botànics, fins a finals del segle XVII. Curiosament l'home sabia des d'antic que les collites es milloraven si la manipulació adequada de les estructures reproductives masculines i femenines propiciava la seua trobada. Així, en l'Antic Egipte, es conreaven amb preferència palmeres datileres femelles –les que produïen els dàtils– que eren oportunament masclejades, una operació que consistia a tallar les inflorescències masculines i batre-les sobre les flors femenines. En la mateixa època, però a Grècia i Turquia, es realitzava un altre procés d'aproximació productiva de sexes, en aquest cas a la figuera, el caprificament, consistent a col·locar enfilalls de cabrafigues, figues silvestres amb flors masculines, entre les branques de les figueres domèstiques, portadores solament de flors femenines.

Segurament l'agricultor no va necessitar reflexionar sobre els motius de l'eficàcia de la seua pràctica; sabia que aproximant dos òrgans distints de la mateixa planta augmentava la producció de fruites. Per la seua banda l'assenyat científic, necessitat sempre de lligar tots els caps i, sovint, amb prejuís de tota classe, uns de propis, d'altres del seu temps, es va mostrar poc inclinat a trobar l'explicació més lògica a allò que de manera tan senzilla li mostrava la naturalesa.

És cert que al llarg de la història de la botànica apareixen sovint referències a plantes mascles i femelles, però totes estan relacionades amb les propietats exteriors de la planta esmentada: bellesa, vigor, grandària, resistència, color, aroma, etc. Aquesta distinció no tenia res a veure amb els òrgans reproductors, ni amb el reconeixement de l'existència de sexes en el regne vegetal, sinó més aviat amb el que es consideraven característiques de masculinitat o feminitat. Sovint aquestes referències a sexes contraris s'aplicaven a individus d'espècies i fins i tot de gèneres distints, incapaços per tant de reproduir-se entre si. Aquest és el cas de la fala-



Parnassius apollo, fotografiat al parc natural del Penyagolosa. Les papallones són grans consumidores de nèctar però la seua contribució a la pol·linització és limitada. Amb les llargues espiritrompes aconsegueixen el nèctar en el fons de les flors tubuloses sense a penes impregnar-se de pol·len, els seus esvelts cossos sovint no freguen les anteres i en les potes tan primes tan sols s'hi adhereixen alguns grans de pol·len. (Foto: J. Pellicer).



A l'esquerra *Ophrys apifera* Huds, i a sota, *Orchis papilionacea* L. Les orquídiades de la flora mediterrània no són tan espectaculars com les tropicals, però presenten les mateixes estratègies per a atraure els insectes i guiar-los fins a l'interior de la flor, on rebran els pol·lins, unes vegades a canvi de nèctar i altres a canvi només de l'engany. (Fotos: Jaume Güemes)



La grandària de les flors ha anat reduint-se al llarg del procés evolutiu de les plantes, però les flors petites són poc atractives i corren el risc de passar desapercebudes davant dels pol·linitzadors. Per a evitar-ho les flors menudes s'han agrupat en inflorescències que actuen com un cridaner reclam que atrau els insectes, encara que després cada una és pol·linitzada i desenvolupa el fruit de manera independent. (Foto: J. Güemes).

guera mascle –*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott– i la falaguera femella –*Athyrium filix-femina* (L.) Roth–; i també de l'abròtan o broida –*Artemisia abrotanum* (L.)– i la camamilla de muntanya o espernallac –*Santolina chamaecyparissus* (L.)–, que en espanyol reben els noms d'*abròtano macho* i *hembra* respectivament.

La sexualitat era vista com una acció purament animal, que responia a una apetència, a una crida entre els sexes, per això solament podia aparèixer entre organismes amb sensibilitat, i necessitava genitura i òrgans sexuals per a expressar-se. Durant segles els botànics van mantenir aquesta interpretació que naixia de l'acceptació dels plantejaments de la filosofia natural i el galenisme, solament l'observació, com en tantes altres ocasions, els va traure del seu error. En la segona meitat del segle XVII l'ús generalitzat de microscopis i la seua aplicació a l'estudi de les estructures vegetals va permetre a Marcello Malpighi i a Nehemiah Grew publicar sengles tractats d'anatomia vegetal en què van descriure minuciosament tots els òrgans de les plantes, inclosos els reproductors. Rudolf Jacob Camerarius va realitzar experiències amb plantes del seu jardí, com el ricí (*Ricinus communis* L.), el llúpul (*Humulus lupulus* L.) o el mercurial (*Mercurialis annua* L.): va eliminar les flors estaminades abans de l'alliberament del pol·len, va aïllar flors femenines i realitzà pol·linitzacions manuals. En acabar va concloure que sense la participació del pol·len no es produïen fruits; a ell, per tant, s'atribueix el descobriment de la sexualitat vege-

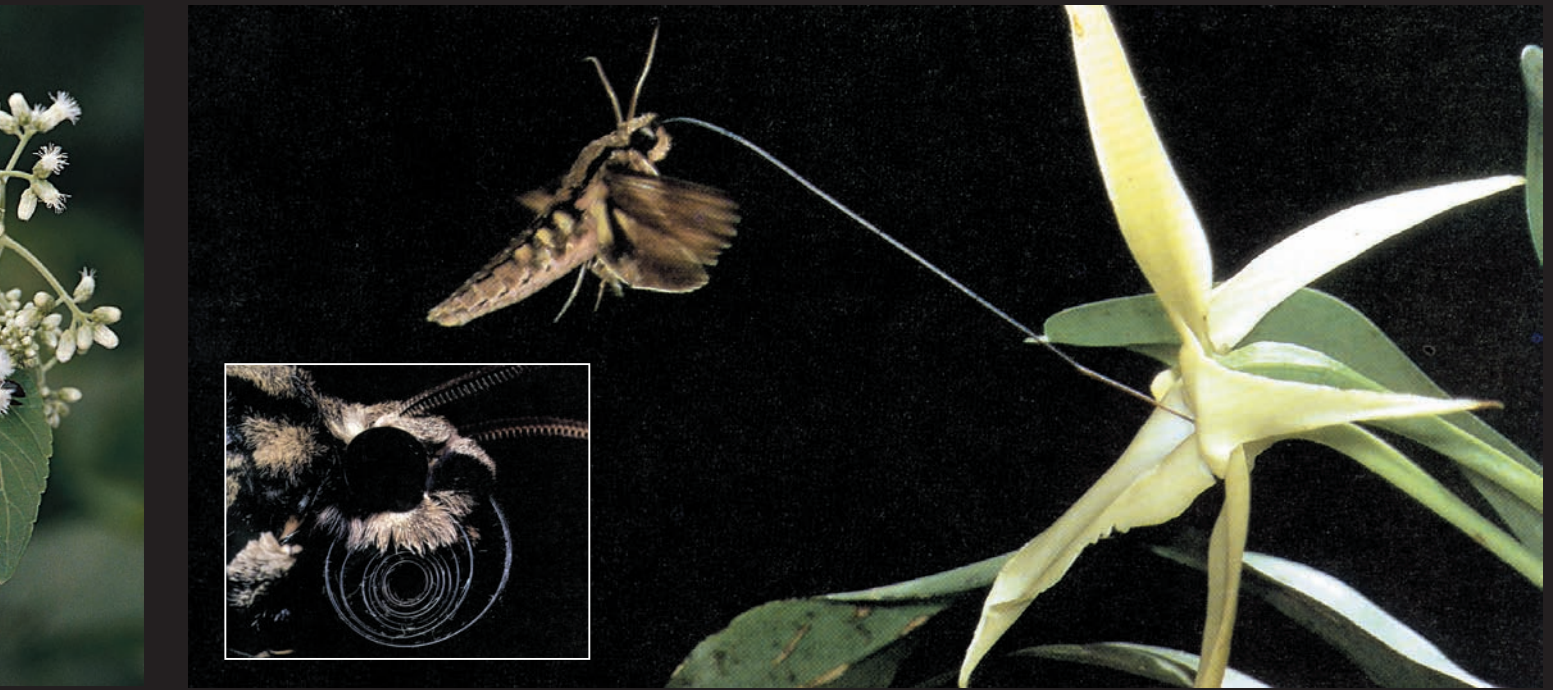
tal. Va publicar els seus resultats en 1694, però durant més de tres dècades les seues conclusions van ser acaloradament criticades pels botànics que no podien acceptar aquesta proximitat entre animals i plantes.

Linné va ser un defensor de la funció sexual d'estams i pistils. Va argumentar amb contundència en la seua defensa i, com és sabut, fonamentà en la sexualitat de les plantes el seu sistema de classificació dels vegetals, no sense un gran esforç interior que va deixar manuscrit cap a 1730: "Vaig deixar de costat les idees preconcebudes, em vaig convertir en escèptic i ho vaig qüestionar tot; solament llavors se'm van obrir els ulls; solament llavors vaig veure la veritat." Encara van passar cinc anys abans que publicara la seua proposta d'ordenació dels vegetals en 24 classes, 23 dedicades a plantes amb "noces públiques", les conegudes fanerògames, cadascuna caracteritzada per una combinació concreta de les peces florals, i una, l'última, per a totes les plantes de "noces clandestines", les criptògames, que en mancar de flors oculten a l'ull de l'observador inexpert les estructures reproductives.

■ FUGINT DE L'ENDOGÀMIA

Més de tres-cents anys han passat des dels treballs de Camerarius i en aquest temps s'ha aprofundit en el coneixement dels sistemes reproductius de les plantes i s'ha pogut comprovar que són ben complexos

És sabut que l'endogàmia produeix en poques ge-



A finals del segle XIX el naturalista Alfred Russel Wallace va realitzar una de les primeres prediccions basades en la teoria de l'evolució. A Madagascar va observar una orquídia (*Angraecum sesquipedale* Thou.) que presentava un llarguíssim esperó nectarífer. Va postular que el seu pol·linitzador, que ningú no coneixia, havia de ser una papallona nocturna amb una espiritrompa de, almenys, 25 cm. Dècades després es va trobar a Madagascar una nova subespècie de *Xanthopus morgani*, esfingid de distribució indoaustraliana, que efectivament tenia l'espiritrompa esperada. Aquest vincle tan estret entre plantes i insectes és relativament freqüent però pot ser mortal per a ambdós, ja que la desaparició d'un condemna l'altre a la inanició o a l'esterilitat. (Fotos: Mitsuhiro Imamori).

neracions un empobriment de la diversitat genètica de la població, una acumulació de tares i l'homozigosi dels gens que limita la capacitat de reacció dels individus davant de canvis de l'ambient. Per això no és desitjable per a cap organisme i tots proven de fugir-ne desenvolupant mecanismes reproductius més o menys complexos. Una de les accions més efectives per a evitar l'endogàmia va ser la separació de sexes en individus distints. Aquesta estratègia resulta eficaç per als animals, que, en general, són capaços de desplaçar-se i basen les seues relacions sexuals en el moviment dels individus. Els mascles i les femelles es busquen i troben abans que les cèl·lules reproductores, els gàmetes, es fusionen.

Les plantes, per la seua banda, són organismes autòtrofs que obtenen l'energia de la llum solar, en conseqüència no necessiten desplaçar-se per a obtenir aliment i, per això, van perdre la mobilitat fa més de 500 milions d'anys. Durant molt de temps van mantenir la reproducció sexual lligada al medi aquàtic, on eren alliberats els gàmetes flagel·lats que nadaven fins trobar-se. Així es conserva encara en algues, molses i líquens, però quan les plantes van conquerir el mitjà terrestre i es van separar definitivament de l'aigua van haver de transformar, entre altres, els òrgans reproductors. Els gàmetes ja no podien alliberar-se lliurement en un ambient cada vegada més sec, sinó que havien de quedar albergats en dues estructures protectores: una de fixa, el primordi seminal, i una altra de

mòbil, el pol·len. Una vegada resolta la protecció dels gàmetes les plantes també van intentar la separació de sexes en individus distints i, en una Terra sense animals, solament van poder confiar al vent la unió dels sexes. El pol·len flotava en l'aire a la recerca d'un primordi que en poques ocasions trobava.

L'estratègia de la dioècia, separació de sexes en individus distints, no degué reeixir perquè a poc a poc les plantes van anar agrupant les estructures reproductives masculines i femenines. Inicialment en el mateix individu, així es presenten en la majoria de les gimnospermes, i després en la mateixa flor, fins al 80% de les angiospermes, mentre que entre aquestes solament el 4% són dioiques.

La flor típica és una estructura reproductiva en què en un reduït espai s'aglutinen nombrosos òrgans, entre altres els formadors de gàmetes masculins i femenins. La conseqüència és que el pol·len queda a pocs mil·límetres del primordi seminal. Per què, llavors, després de tant d'esforç per unir els dos sexes les plantes no confien la pol·linització a la gravetat? Per la mateixa raó per la qual els animals van separar els sexes en individus diferents: per fugir de l'endogàmia. Per evitar l'autofecundació, que hauria compromès la renovació genètica de les espècies, les plantes han desenvolupat distintes estratègies. Unes intenten evitar l'autopol·linització mitjançant el desenvolupament de barreres espacials –hercogàmia– entre els òrgans masculins i femenins de manera que el pol·len propi no pugui arribar

a l'estigma, són coneguts els exemples del lli (*Linum* sp.) o les primaveres (*Primula* sp.) però potser és més fàcil observar aquest fenomen en la disposició dels cons dels pins, a dalt els femenins i a baix els masculins, intentant que el pol·len d'una planta no arribi als seus propis primordis per gravetat. Altres consisteixen en el desenvolupament de barreres temporals –dicogàmia– de manera que la maduració no coincideix d'anteres i estigma evita l'autoencreuament. En uns casos els estams maduren abans, com en la majoria d'umbel·líferes i compostes, en altres l'estigma és receptiu abans que el pol·len maduri, potser l'exemple més senzill siga la flor de la magnòlia (*Magnolia grandiflora* L.). Però sovint les plantes sumen a aquests mecanismes d'altres de bioquímics que eviten l'autofecundació en cas d'autopol·linització, són els sistemes d'incompatibilitat. Funcionen amb èxit gràcies a la capacitat de la flor de reconèixer, en l'estigma, el seu propi pol·len. En cas de reconeixement, si la planta és autoincompatible, el gra de pol·len no arriba a germinar o, si ho fa, el tub pol·línic no arriba al primordi seminal i no es produeix l'autofecundació. Lògicament aquest mecanisme és propi de les plantes amb flors (angiospermes), que posseeixen carpels acabats en estigma, les gimnospermes no presenten mecanismes d'incompatibilitat perquè els primordis es disposen despullats. En 1977 Cruden va publicar els resultats del seu extens estudi sobre la relació entre el pol·len i els òvuls que presenten les angiospermes. Va trobar



Detall de la flor de l'hibisc (*Hibiscus* sp.), de la família de les malvàcies. Les plantes intenten evitar l'autopol·linització mitjançant el desenvolupament de barreres espacials –hercogàmia– entre els òrgans masculins i femenins. (Foto: J. Pellicer).

que la xenogàmia estricta exigeix a les plantes la producció de l'ordre del 500.000 grans de pol·len per cada òvul que desenvolupen. Aquesta xifra significa una quantitat mil vegades superior a la producció de pol·len per òvul que presenten les plantes amb autofecundació estricta. Lògicament l'enorme despesa d'energia que suposa la formació de tal quantitat de pol·len ha de ser compensada amb la diversitat genètica que aporta la fecundació encreuada.

■ SISTEMES DE POL·LINITZACIÓ

Les primeres gimnospermes van aparèixer a la Terra abans que ho feren els insectes, pràcticament no hi havia animals terrestres i només van poder confiar al vent el transport del pol·len.

Totes les gimnospermes són anemòfiles, com ho són també les angiospermes més primitives. El vent és efectivament un agent transportador del pol·len, però el transport és atzarós. La conseqüència és que per a garantir l'èxit de la pol·linització les plantes anemòfiles han de produir grans quantitats de pol·len, s'estima que un sol bedoll produeix uns quants milers de milions de grans de pol·len que donaran lloc a tan sols uns centenars de llavors.

Les plantes anemòfiles organitzen les seues flors masculines perquè la incidència del vent sobre el pol·len siga màxima i fins i tot el pol·len es modifica per a mantenir-se més temps suspès en l'aire. Són grans de pol·len esferoïdals o amb flotadors els que hi predominen. També la part receptora de la flor femenina es transforma per a oferir la màxima superfície de captació, a manera de radar o antena s'estén en l'aire per a capturar els grans de pol·len que transporta.

Les plantes anemòfiles no desenvolupen flors cridaneres, però realitzen una inversió energètica molt gran, segurament major que la de les flors vistoses, perquè el pol·len és format principalment per proteïnes, molècules orgàniques complexes la fabricació de les quals té un gran cost. A més aquesta inversió sovint és ruïnosa, perquè el gra de pol·len no arriba a l'estigma d'una flor apropiada, cosa que s'esdevé la majoria de les vegades.

Buscant l'estalvi i l'eficàcia les plantes van haver de canviar d'estratègia i van trobar en els insectes uns instruments perfectes, es van transformar en entomòfiles. Les plantes amb flors van aparèixer a la Terra quan ja volaven els insectes, fa uns 250 milions d'anys, amb ells han coevolucionat, ja que són els seus principals pol·linitzadors. És cert que certs mamífers (rates penades, musaranyes, ratolins) actuen com a transportadors de pol·len d'algunes famílies





Bombus sp. sobre romani. Les abelles i borinots són els pol·linitzadors més importants de la flora mediterrània. Els seus cossos pesats, rabassuts i coberts de pèl queden impregnats de pol·len cada vegada que visiten una flor. La recol·lecció, molt activa, es produeix amb freqüència entre flors de la mateixa espècie, cosa que facilita l'intercanvi de pol·len. Els borinots tenen potents peces bucals que els permeten perforar les corol·les de les flors petites en què no poden entrar. Això els converteix en lladres de nèctar; ja que amb aquesta acció il·legítima el borinot no queda cobert de pol·len. (Foto: J. Baixeras)

concretes com ara proteàcies o mirtàcies. També és cert que els colibrís han establert relacions de pol·linització amb les plantes tropicals. Però aquests casos no deixen de ser excepcionals, els insectes són els pol·linitzadors més freqüents.

La flor ofereix una recompensa i l'insecte fa un transport "de porta a porta". Ben és cert que això els va suposar una modificació important tant de les peces externes de la flor (calze i corol·la), que havien de servir de reclam i guia per als pol·linitzadors, com de les peces internes (estams i pistils), que havien d'adoptar una posició adequada per a l'intercanvi i la recepció del pol·len. A més la planta va haver d'oferir un esmer a l'insecte que unes vegades és una autèntica recompensa pel treball, mentre que altres és només un engany.

Les espècies productores de pol·len o nèctar retribueixen el treball amb un producte molt ric en energia, amb el qual l'insecte s'alimenta i pel qual va de flor en flor, dia rere dia. En cada visita s'emporta una quantitat de pol·len que transporta fins a una altra flor. Però hi ha espècies autènticament perverses que es mimetitzen amb formes, colors o aromes i realment enganyen l'insecte. Els insectes hi busquen una cosa



Eruga de geomètrid sobre *Santolina chamaecyparissus* L. Les erugues menjadores de flors actuen com a pol·linitzadors no especialitzats. Igual com qualsevol insecte que passeja sobre les flors d'una planta, queda impregnada de pol·len que transfereix a altres flors en moure's per damunt. En aquest cas la planta no ha desenvolupat estructures específiques de recompensa i la pol·linització li suposa una important despesa energètica, ja que l'eruga transporta el pol·len però es menja gran part de les flors pol·linitzades abans que es transformen en fruits. (Foto: J. Baixeras).

que no troben, però igualment queden impregnats de pol·len que transportaran fins a la pròxima flor-engany, la planta a canvi no els dona absolutament res, només la desil·lusió, si poden patir-la els insectes. Certes orquídiies es troben entre les més reputades imitadores, algunes es disfressen de femella d'insecte, el mascle que la sobrevola es llança sobre la flor intentant una còpula que no pot consumir i finalment abandona a la recerca d'una altra oportunitat que, amb freqüència, es presenta en forma d'una altra flor imitadora, on es repetirà l'escena.

En altres ocasions la flor és semblant a un mascle que, quan el veu en el seu territori, és atacat amb violència pel mascle verdader, el resultat de la lluita no és un altre que un insecte enganyat que alça de nou el vol emportant-se amb ell el pol·len que serà transportat fins a un altre fals enemic.

Però no sols amb les formes s'enganya, a vegades és necessari combinar-la amb colors i olors, algunes asclepiadàcies dels deserts sud-africans produeixen flors grans, de superfície carnosa, lleument coberta de pèl, de color sospitosament carni i del centre de les quals ix una fètida ferum de carn podrida, aquesta combinació de caràcters és prou per a atraure les mosques que s'alimenten de carn en descomposició, les quals no troben el que busquen però sí que exerciran de transportadores de pol·len. La sofisticació de les plantes arriba a extrems insospitats en la seua recerca



Cistus laurifolius L. Totes les estepes són plantes alògames, que necessiten la participació de pol·linitzadors per a poder desenvolupar fruits i llavors. Les seues flors no produeixen nèctar però sí grans quantitats de pol·len que atrau nombrosos insectes, principalment escarabats, abelles i borinots, els quals a més d'alimentar-se del pol·len, se n'impregnen en el seu trànsit per la flor i el porten en la següent visita. (Foto: J. Pellicer).

de pol·linitzadores. Les aràcies no sols poden imitar l'aspecte de la carn podrida, amb ferum inclosa, sinó que a més són capaces de generar calor a l'interior de la inflorescència de manera que l'insecte creu estar entrant a l'interior d'un cadàver en descomposició, una vegada dins només trobarà flors masculines i femenines que contribuirà a pol·linitzar, sense més recompensa que l'engany.

Algunes plantes terrestres van tornar al medi aquàtic milions d'anys després d'haver-ho abandonat, va ser com resultat d'un procés de reconquesta que s'ha presentat en diversos grups d'angiospermes. No obstant això, han mantingut els sistemes de reproducció sexual desenvolupats pels seus avantpassats. Són plantes amb anteres que alliberen pol·len i amb estigmes que el reben. Només han hagut d'adaptar-ne els mecanismes de pol·linització a un medi poc favorable, no oblidem que la pol·linització va aparèixer com a resposta de l'adaptació de la vida vegetal en el medi terrestre. El pol·len de les plantes aquàtiques no es transporta dispers, com el de les anemòfiles, sinó que queda agregat formant núvols flotants que arriben als estigmes, tant en inflorescències situades a la superfície com en les submergides. Hi ha un cas singular de pol·linització de plantes aquàtiques que si fa no fa recorda la trobada entre animals de sexes contraris. Es presenta en el gènere *Vallisneria*. Les flors masculines submergides són alliberades abans de l'obertura de les anteres i ascendeixen fins a la superfície. Una vegada dalt, les flors suren i són impulsades pel vent, que incideix sobre els pètals i els estams. Les flors femenines es mantenen unides a la planta i queden just al nivell de la superfície, on formen una petita depressió a



Stapelia hirsuta L. Algunes plantes han desenvolupat flors mimètiques amb característiques que recorden la carn en descomposició, fins i tot poden reproduir-ne la ferum o el color. Amb aquest reclam atrauen les mosques, que encara que no poden donar-se el banquet esperat, sí que se n'emporten una càrrega de pol·len que transporten fins a una altra flor. (Foto: Jaime Güemes).



Corylus avellana L. Les plantes anemòfiles no necessiten desenvolupar flors cridaneres, ni fabricar recompenses per als pol·linitzadores, no obstant això la formació de quantitats extraordinàries de pol·len significa una elevada inversió en energia que no es veu recompensada amb l'eficàcia reproductiva, ja que la major part del pol·len transportat pel vent no arriba fins a les flors femenines. (Foto: Jaime Güemes).

l'aigua. Quan la flor masculina cau en la depressió, les anteres transfereixen el pol·len a l'estigma i es produeix la pol·linització.

Finalment hi ha casos d'autèntica autopol·linització i autofecundació estricta i obligada, es presenta en les flors cleistògames, les que no arriben a obrir-se una vegada formades però sí que són capaces de formar fruits fèrtils. Aquesta estratègia es presenta en algunes plantes colonitzadores o pròpies de deserts, on les possibilitats de trobar pol·len d'un altre individu són remotes, per l'absència de pol·linitzadores o per la falta d'altres individus de la mateixa espècie. ©

* Jardí Botànic, Universitat de València

SELECCIÓ SEXUAL EN ELS MASCLES

Miguel Molina Borja*

AGGRESSION BETWEEN MALES AND SELECTION BY THE FEMALE. THROUGHOUT EVOLUTION, IN MANY SPECIES, MALES HAVE DEVELOPED MORPHOLOGICAL AND BEHAVIOURAL CHARACTERISTICS THAT ARE IMPORTANT TRAITS IN COMPETING WITH EACH OTHER. MOREOVER, THE FEMALES REPRESENT AN IMPORTANT SELECTIVE FACTOR IN THE EVOLUTION OF MALE TRAITS. AS IT IS THE FEMALES THAT FINALLY ACCEPT A MALE WITH CERTAIN CHARACTERISTICS, OR NOT, THEN THE MALES WITH ATTRACTIVE CHARACTERISTICS WILL HAVE MORE DESCENDENTS.

L'alta producció d'espermatozoides entre els mascles, en comparació amb el nombre relativament baix d'òvuls que produeixen les femelles, fa que aquells puguen tenir un major èxit reproductiu (nombre de descendents) que aquestes.
Foto: José Manuel García-Verdugo.





Fases en una seqüència de lluita entre mascles del llangardaix *Gallotia caesaris* (Gran Canària). Fotos: Miguel Molina.



Mascle (dalt) i femella (davall) del llangardaix tizón de El Hierro (*Gallotia caesaris*). En aquests llangardaixos, com en moltes espècies animals, els mascles són més grans que les femelles i posseeixen coloracions més cridaneres. Fotos: Miguel Molina.

■ CONCEPTE TRADICIONAL DEL FESTEIG

La visió tradicional de les activitats de festeig en els animals considerava que aquesta activitat permetia sincronitzar els individus de cada sexe de manera que es poguera dur a terme la reproducció. Segons aquesta idea, els nivells hormonals apropiats en cadascun dels sexes en l'època reproductiva, juntament amb l'acció d'estímul de diversos tipus (visuals, acústics, olfactivs, etc.) activen els comportaments de festeig. Les activitats de festeig dels mascles indueixen a una activació de les gònades de les femelles a través de l'acció dels estímuls visuals (i altres) del festeig sobre el sistema nerviós-endocrí de les femelles. I l'actitud de la femella enfront del festeig del mascle podria induir en aquell a un increment en l'activació dels seus processos fisiològics reproductius (en cas que hi haguera conducta d'acceptació per la femella). És a dir, es considerava en la visió tradicional que hi havia una coordinació de les activitats d'ambdós sexes de manera que, cooperativament, s'aconseguira la reproducció, que era d'interès per a ambdós individus i per a l'espècie.

Més modernament, el festeig és considerat com un procés comunicatiu durant el qual cadascun dels sexes pot avaluar les característiques de l'altre individu i segons els resultats "decidir" si l'accepta o no com a parella. Naturalment, "decidir" en aquest context s'interpreta com que l'individu realitza una acció que, en aquest cas, implica acceptar un o un altre individu per a l'aparellament, siguen quins siguen els processos in-

terns implicats interactuant amb els factors externs. Es considera, a més, que, atès que el balanç de costos/beneficis implicats en la reproducció pot ser molt diferent per als individus de cada sexe, se'n pot derivar, i de fet se'n deriva, un conflicte evolutiu entre els sexes.

■ ELS BENEFICIS A LLARG TERMINI DE LA REPRODUCCIÓ SÓN DIFERENTS PER A MASCLES I FEMELLES

L'alta producció d'espermatozoides per part dels mascles, en comparació amb el nombre relativament baix d'òvuls que produeixen les femelles, els permet assolir major èxit reproductiu (nombre de descendents) que aquestes. Això s'ha comprovat, per exemple, en les mosques de la fruita (*Drosophila*), on el nombre de cries descendents d'un mascle s'incrementa progressivament amb el nombre de parelles que obté aquest mascle, mentre que, per al cas de les femelles, aquest nombre està limitat per la quantitat d'òvuls que puga produir, independentment del nombre de mascles amb què s'aparellen. Això és vàlid fins i tot en el cas de femelles que poden produir molts òvuls, com és el cas dels peixos (si un mascle pot fecundar un cert nombre de freses de femelles, el seu èxit reproductiu serà molt major que el de cadascuna de les femelles).

Com que en un moment determinat del cicle reproductiu pot haver-hi un nombre limitat de femelles receptives i com que molts mascles intenten apa-

rellar-se, els mascles competiran per l'accés a les femelles. I aquest fenomen es veu accentuat a causa de la selectivitat de les femelles.

■ ELS TRETS DELS MASCLES COM A RESULTAT DE LA SELECCIÓ INTRASEXUAL

Els mascles de moltes espècies han desenvolupat al llarg de l'evolució característiques morfològiques i de comportament que són trets importants en la competició entre ells. Per exemple, apèndixs molt desenvolupats com ara banyes, aletes, cues, o coloracions cridaneres de la pell, plomatge, etc. són característics en diversos taxons animals. Però, a més, els mascles adopten postures o mantenen comportaments que realcen aquests trets i que es coneixen amb el nom d'exhibicions. Un cas molt típic és el desplegament d'aletes en els peixos, compressió del cos en llangardaixos, o l'exhibició del plomatge acolorit o l'emissió de cant en distintes espècies d'ocells.

S'ha comprovat que aquests trets tenen influència en el desenvolupament i resultat de les baralles entre mascles. Així, la grandària corporal relativa entre els contendents condiciona molt el resultat de la baralla, però també la grandària relativa de les banyes, el cap, etc., i és l'animal que té un major grau de desenvolupament d'algun d'aquests trets el que té major probabilitat de guanyar en l'enfrontament. En el cas de llangardaixos, per exemple, una major grandària corporal proporciona un avantatge en un enfrontament agressiu; d'altra banda, aquest tret està correlacionat amb la grandària del cap i una testa major implica una major força de la mossegada, la qual cosa pot condicionar el resultat de la baralla atès que en una lluita intensa els mascles intercanvien mossegades en diverses parts del cos.

Es diu llavors que les asimetries (diferències en els trets) entre els contendents condicionen el resultat de la lluita. No obstant això, no solament hi ha asimetries morfològiques, també hi ha asimetries en altres factors com el grau de motivació de cada animal. Així, per exemple, animals que porten més temps sense parella poden estar més motivats per a lluitar per accedir a un exemplar de l'altre sexe. Un altre tipus d'asimetria està relacionada amb l'experiència de l'animal: aquells que hagen passat per un nombre més gran d'encontres agressius poden tenir avantatge en una següent baralla, sobretot si prèviament han estat també vencedors (és el que es coneix amb el nom d'"efecte de guanyar"), un fenomen que, per exemple, s'ha descrit en alguns peixos. La residència prèvia d'un dels animals a la zona de l'enfrontament s'ha mostrat també que és un factor determinant en el re-



Els mascles d'algunes espècies han desenvolupat al llarg de l'evolució característiques morfològiques que són importants en la competició entre ells, com les cornamentes dels cérvols.

sultat d'una baralla. És l'animal resident el que sol guanyar (fenomen descrit en peixos, amfibis, rèptils, ocells i mamífers), encara que aquest efecte pot interactuar amb el de les altres possibles asimetries amb resultats variables. En el cas de llangardaixos, per exemple, la asimetria en la temperatura corporal dels contendents pot determinar el resultat de la baralla: és l'animal amb major temperatura el que pot resultar vencedor, fins i tot si és de menor talla corporal.

Les dades provinents d'observacions en el medi natural, junt amb les obtingudes d'experiments de laboratori que mostren l'efecte de tots aquests factors, han permès que s'arriben a establir models que reflecteixen les característiques generals que semblen regular els enfrontaments entre mascles. Una de les teories més acceptades en l'actualitat, coneguda com l'avaluació seqüencial del contendent, exposa que és la transferència d'informació entre els competidors abans i durant l'enfrontament, la que determina el desenvolupament i resultat de la baralla. Així, un animal que obté informació visual, auditiva, química, etc. d'una major capacitat de l'altre contendent, renuncia a continuar l'enfrontament. Açò permet optimitzar el balanç entre costos i beneficis de l'enfrontament per a cadascun dels contendents i, per tant, ajuda a comprendre el com i per què es desenvolupen les bregues entre animals des del punt de vista dels seus propis "interessos" i no des del punt de vista del benefici per a l'espècie, com s'entenia prèviament.

Com que guanyar en un enfrontament amb un altre competidor implica beneficis quant a l'accés a recursos alimentaris, de refugi enfront de predadors, o d'obtenció de parella, els mascles que desenvolupen característiques que els beneficien en els dits enfrontaments podran tenir una major probabilitat de super-

vivència i reproducció. Si els trets que milloren l'habilitat competitiva tenen un component heretable, poden seleccionar-se al llarg del procés evolutiu.

■ ELS TRETS DELS MASCLES PODEN SER RESULTAT DE LA SELECCIÓ PER PART DE LES FEMELLES

Els trets morfològics i de comportament dels mascles influeixen també en la seua acceptació o no com a parella per part de les femelles. Així, per exemple, en la majoria de vertebrats que s'ha investigat, els mascles de major grandària i colorit són més atractius per a les femelles. En el cas de l'ocell vídua, les femelles prefereixen emparellar-se amb mascles que tenen les cues més llargues. En el gall de les Artemises, els mascles que ocupen posicions centrals en àrees comunals d'exhibició, i que tenen altes taxes d'emissió de sons i, en general, de festeig, són els que acaparen el nombre més gran d'aparellaments.

Per tant, s'ha pensat que les femelles podrien ser un factor selectiu important en l'evolució dels trets dels mascles. Si són les femelles les que finalment accepten o no un mascle de determinades característiques, aquells que desenvoluparen característiques atractives tindrien un nombre més gran de descendents i, per consegüent, podrien condicionar l'evolució dels dits trets.

Com a ampliació d'aquesta idea, recentment s'ha analitzat l'efecte de la simetria en distintes característiques morfològiques, com en el cas de les banyes en alguns ungulats, els extrems parells de les cues d'oronetes, etc. Segons alguns experts, la simetria podria reflectir el grau d'estabilitat durant el desenvolupament dels processos de transcripció genètica. Distints experiments han demostrat que, en efecte, les femelles de moltes espècies animals elegeixen amb major probabilitat aquells mascles que mostren trets simètrics. Si el grau de simetria reflecteix la qualitat genètica dels individus, en elegir mascles simètrics les femelles estarien seleccionant, indirectament, els components genètics relacionats amb la dita qualitat, que podrien així ser heretats per les cries. D'aquesta forma, a més, les femelles –sobretot les més selectives– podrien estar: *a)* condicionant l'evolució dels caràcters, en aquest cas simètrics, dels mascles; i *b)* incrementant la seua pròpia eficàcia biològica perquè així podran tenir fills amb trets més atractius i, per tant, amb major èxit reproductor.

■ LA COMPETICIÓ INTRASEXUAL NO ACABA AMB L'OBTENCIÓ DE PARELLA

Encara que podria pensar-se que, una vegada realitzat l'aparellament, cessa la competició entre mascles,


no és així. Com que les femelles de diverses espècies accepten aparellaments amb diversos mascles, l'esperma de cadascun pot fecundar només part dels òvuls d'aquelles i, per tant, l'èxit reproductiu d'un mascle en particular es pot veure minvat.

En alguns grups animals, com en diverses espècies d'insectes, s'han comprovat adaptacions morfològiques i de comportament en els mascles que semblen contribuir a eliminar o reduir la possibilitat de fecundació de l'esperma d'altres individus. Així, per exemple, en els odonats (libèl·lules), l'últim mascle a copular amb la femella és el que té més probabilitat de fecundar-ne els òvuls, perquè l'esperma precedent d'altres mascles és eliminat del tracte de la femella o bé és desplaçat cap a llocs del seu òrgan reproductor allunyats de la zona on es troben els òvuls. En el cas dels primats s'ha associat la grandària relativa dels testicles (i, per tant, la seua capacitat de produir esperma) amb el sistema d'aparellament, i s'ha comprovat que els mascles de les espècies que tenen comportament sexual promiscu (tant mascles com femelles s'aparien amb diversos individus de l'altre sexe) tenen testicles més grans. El raonament subjacent és que si l'esperma procedent de diversos mascles pot estar al mateix temps en el tracte reproductiu de la femella, el fet de produir un major volum d'ejaculació pot significar un avantatge per a accedir amb major probabilitat a la fecundació de l'òvul.

Aquest conjunt de dades és la base per a una nova branca dins dels estudis etològics que coneixem amb el nom general de competició espermàtica, una parcel·la molt activa de la investigació actual en aquest camp.

■ COM A CONCLUSIÓ

Tots dos fenòmens, el d'elecció de parella i la competició intrasexual, poden haver actuat de manera conjunta en l'evolució, de tal forma que les característiques desenvolupades com a resultat de la pressió selectiva sobre la competició intrasexual també poden ser afavorides gràcies a l'elecció de parella.

Les característiques de cadascun dels sexes s'interpreten ara des del punt de vista tant de les seues funcions a curt i a llarg termini com de les pressions evolutives que han estat els seus causants. Per tant, les activitats de competició entre mascles i el festeig s'entenen ara d'una manera que complementa la visió tradicional amb una perspectiva a més llarg termini, tant en l'àmbit de les causes com de les funcions evolutives. 

* Dept. Biologia Animal. Universidad de La Laguna (Tenerife)

SELECCIÓ SEXUAL POSTCÒPULA: COMPETÈNCIA ESPERMÀTICA I ELECCIÓ FEMENINA CRÍPTICA

Adolfo Cordero Rivera*

POST-COPULATORY SEX SELECTION: SPERM COMPETITIVENESS AND SELECTION. IN THE LAST 20 YEARS RESEARCH INTO THE REPRODUCTIVE BEHAVIOUR OF ANIMALS AND SEX SELECTION HAS SHOWN THAT THE LATENT CONFLICT IN EVERY REPRODUCTIVE RELATIONSHIP IS EXTREMELY INTENSE. THE MALES ADAPT THEIR BEHAVIOUR TO THE RULES IMPOSED BY THE FEMALES. THE FEMALES, FOR THEIR PART, EVOLVE, MAKING IT MORE DIFFICULT FOR THE MALES TO CONTROL FERTILISATION. IT IS EVIDENT THAT ALTHOUGH THE INTENSITY OF SEX SELECTION IS GENERALLY GREATER IN MALES, THE FEMALES ARE NOT A PASSIVE OBJECT OF MALE COMPETITION AND CRYPTIC FEMALE SELECTION IS PROBABLY MUCH MORE COMMON THAN WE THINK.

La selecció sexual es produeix quan la contribució dels individus de cada sexe a la següent generació no és aleatòria. És comú pensar que el comportament és un tret massa làbil perquè s'hi puga observar cap evolució, això no obstant és justament en el comportament reproductor on es troben els millors exemples d'adaptació a causa de la selecció natural.

Ja al segle XIX Darwin havia proposat que algunes característiques servien exclusivament per obtenir avantatge en la selecció sexual. Aquestes característiques evolucionarien a través de les lluites entre mascles per aconseguir l'aparellament, o bé per mitjà de l'elecció de parella per part de les femelles. El primer mecanisme, la competència entre mascles, era tan obvi que va ser ràpidament acceptat per la comunitat científica i fins i tot per la societat en general. Tanmateix per a la societat victoriana era molt difícil d'acceptar que pogueren ser les femelles les que, mitjançant la seua elecció, condicionaren el comportament reproductor dels mascles (i fins i tot la seua coloració i fortalesa). Darwin mai no es va atrevir a anar més enllà de l'inici de la còpula, probablement perquè endinsar-se en aquest terreny era massa agosarat per a l'època.

Actualment és evident que el comportament reproductor ha estat modelat per una mescla de mecanismes que actuen abans i després de la còpula. S'interpreta el comportament reproductor com el resultat del balanç entre cooperació i conflicte perquè els interessos d'ambdós sexes no necessàriament coincideixen. En aquest article em centraré precisament en els mecanismes que actuen després que s'ha iniciat la còpula, i en la manera com això ha con-

tribuït a l'evolució del comportament reproductor dels animals. Es pot comprovar que existeix un paral·lelisme entre els mecanismes proposats per Darwin per a la selecció sexual abans de la còpula, i allò que passa així que s'inicia (figura 1). Els exemples seran extrets del comportament dels insectes, perquè aquest grup d'animals es presta a l'experimentació més fàcilment, però altres animals, i fins i tot plantes, no difereixen substancialment del que s'ha descrit per als insectes.

■ EL PRIMER CONFLICTE: APARELLAR-SE O NO APARELLAR-SE

És evident que la contribució d'un mascle a la següent generació depèn del nombre de femelles amb què s'aconsegueix tenir descendència. Al contrari, en la majoria de les espècies, les femelles no poden incrementar el seu èxit incrementant la freqüència de còpula: en realitat el seu èxit depèn dels recursos que es puguin dedicar a la reproducció. Pensem, per exemple, en el cas humà, en què s'ha demostrat que un home ha tingut almenys 888 fills (evidentment amb moltes dones), mentre que el màxim per a una dona està en 69 fills (un valor extraordinàriament alt a causa de molts parts múltiples). És evident, però, que l'èxit reproductor d'un home solament està limitat pel nombre de dones amb què aconsegueix tenir fills, però el nombre de fills d'una dona depèn de limitacions fisiològiques. La selecció sexual, per tant, afavoreix un comportament indiscriminat de còpula en els mascles, però un de selectiu en les femelles. Aquesta diferència entre els dos sexes és tan intensa que en moltes



Fotos article: Adolfo Cordero

Figura 1. Els mecanismes de selecció sexual es poden dividir en funció de quan tinguen lloc i del sexe implicat. Abans de l'aparellament, els mascles lluiten entre si i les femelles elegeixen. La figura mostra la femella de l'ocell jardiner setinat (*Ptilonorhynchus violaceus*), una espècie australiana els mascles de la qual construeixen "aparadors" d'exhibició per al festeig, acumulant herbes i objectes acolorits. En altres casos el festeig és una exhibició de fortalesa, com en els odonats de la figura (*Calopteryx haemorrhoidalis*), els mascles del qual volen deixant un parell d'ales immòbil durant el festeig. Això no obstant, en aquesta espècie els mascles intenten a vegades saltar-se la regla i atrapen de manera forçada la femella mentre està realitzant la posta. En la figura, un mascle intenta evitar que un rival capture la seua femella. Una vegada iniciada la còpula, la competència entre les ejaculacions (competència espermàtica) i l'elecció femenina críptica són els mecanismes de selecció sexual.



Moment en què s'esdevé la selecció

Tipus de selecció	Abans de la còpula	Després de l'inici de la còpula
Intrasexual	Lluita entre mascles	Competència espermàtica
Intersexual	Elecció femenina	Elecció femenina críptica

espècies els mascles recorren a forçar l'aparellament, i, per consegüent, les femelles responen amb mecanismes per evitar aquestes còpules forçades. Tot i això, el fet que una femella accepte aparellar-se amb un determinat mascle no significa necessàriament que l'accepte com a pare per als seus fills. William Eberhard ha descrit tot de mecanismes que la femella pot utilitzar per a esbiaixar la probabilitat de fertilització dels mascles amb què s'ha aparellat. Per exemple, la femella podria sol·licitar l'aparellament a un altre mascle immediatament després de la còpula amb un mascle de baixa qualitat. També podria utilitzar mecanismes fisiològics molt més complexos, com ara evitar la implantació dels embrions en el cas dels mamífers, expulsar la majoria de l'esperma que ha rebut, no ovular, no pondre ous o pondre menys de l'habitual, avortar, acabar la còpula prematurament, etcètera. Tots aquests mecanismes han estat comprovats almenys en una espècie.

En general, els mascles necessiten ser capaços de superar tres proves per a maximitzar la seua descendència: 1) han de ser capaços d'aconseguir que el seu esperma arribe als llocs d'emmagatzemament i/o fertilització; 2) han d'estimular la femella per a maximitzar el

nombre d'ous produïts mentre el seu esperma es troba en avantatge sobre les ejaculacions d'altres mascles; i 3) han d'evitar que la femella s'aparelli amb altres mascles, perquè això disminuiria la seua probabilitat de fertilitzar els ous.

■ **SELECCIÓ SEXUAL POSTCÒPULA I CONFLICTE ENTRE SEXES**

De tot això se'n desprèn que el conflicte entre els interessos reproductius dels mascles i les femelles és ubic. Es diu que hi ha conflicte sexual quan un augment de l'èxit reproductor d'un sexe determina un descens en l'èxit de l'altre sexe. Recentment s'ha demostrat que la selecció entre mascles per aconseguir la fertilització està darrere de l'evolució de moltes de les substàncies de l'ejaculació. Per exemple en les mosques del vinagre (*Drosophila*) l'ejaculat conté substàncies que acceleren la taxa d'oviposició per part de les femelles, un fet que és evidentment avantatjós per als mascles. Però a més a més algunes d'aquestes substàncies són tòxiques per a les femelles i disminueixen la seua longevitat, la qual cosa s'ha interpretat com un mecanisme per a "obligar"



C. haemorrhoidalis haemorrhoidalis.



C. haemorrhoidalis asturica.

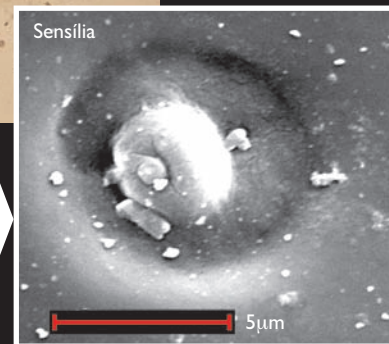
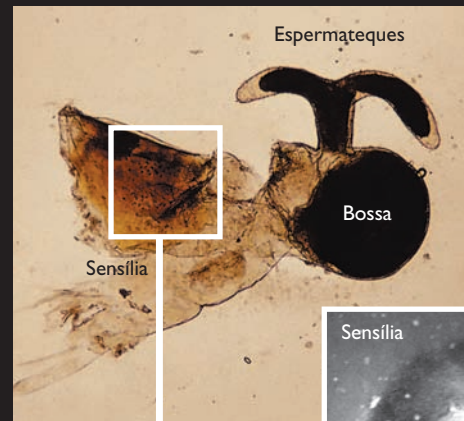
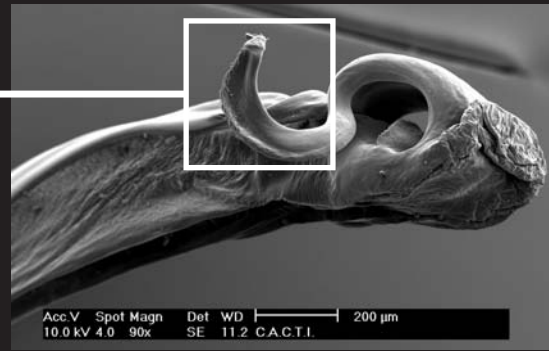
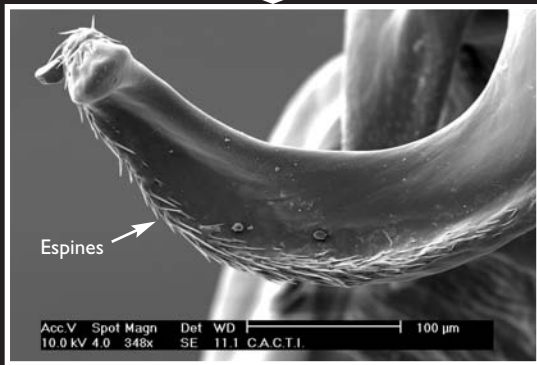


Figura 2. El conflicte pel control de la fertilització en un espiadimonis. Els odonats del gènere *Calopteryx* són comuns als rius europeus. En el *Calopteryx haemorrhoidalis*, espècie de la conca mediterrània, existeixen almenys dos mecanismes de control de la fertilització. Els mascles de la subespècie cantàbrica, amb cos de color violeta metàl·lic (*asturica*) es distingeixen clarament dels negrencs de la subespècie mediterrània (*haemorrhoidalis*). Les femelles de totes dues espècies emmagatzemen l'esperma en una bossa copuladora i dos òrgans denominats espermateques. Quan s'aparellen, els mascles buiden l'esperma de la bossa, atrapant-lo amb una sèrie d'espines que posseeixen en l'òrgan copulador (edeagus). Això no obstant, les femelles no han posat tan fàcil buidar les espermateques. A poblacions de Galícia, les espermateques s'han fet tan estretes que els mascles són incapaçs d'introduir-hi el seu edeagus. La selecció sexual ha determinat l'evolució d'edeagus més amples en la base que, estimulants la femella de la mateixa manera com ho faria un ou en el moment de la posta, la indueixen a expulsar esperma de les espermateques. És a dir, quan un ou va a ser fertilitzat, estimula una sèrie d'òrgans sensorials (sensília) en les plaques vaginales de la femella, i això provoca l'expulsió d'esperma. Els mascles han "descobert" aquest mecanisme i l'exploten al seu favor per tal d'aconseguir accedir de manera indirecta a l'esperma de les espermateques. En poblacions italianes de la mateixa espècie, les espermateques encara són més amples que l'edeagus, i els mascles poden buidar-les directament. Tanmateix el conflicte és evident, ja que algunes femelles tenen espermateques tan llargues que el seu extrem queda fora de l'abast dels mascles. Aparentment, els mascles encara no han "descobert" la via de l'estimulació sensorial, però no seria sorprenent trobar alguna altra població en què sí que ho hagen fet. Aquest exemple il·lustra la complexitat de les relacions mascle-femella en totes les espècies, i posa de manifest que el conflicte pel control de la fertilització està darrere de l'evolució del comportament reproductor i la genitalia de moltes espècies.

les femelles a maximitzar la taxa de posta. És a dir, la selecció sexual postcòpula ha estat tan intensa que ha determinat l'evolució de substàncies tòxiques per a les femelles en l'ejaculat dels mascles. S'ha pogut demostrar experimentalment que si les femelles no poden coevolucionar amb els mascles, llavors la toxicitat de l'ejaculat és encara major, la qual cosa demostra que existeix un conflicte entre els dos sexes per la fertilització. Això porta a la predicció que en moltes espècies, per no dir en la majoria, un increment en la taxa de còpula, a partir d'un cert valor, és negatiu per a les femelles a causa de la competència entre els mascles.

Això no obstant la fertilització es produeix dins del cos de la femella en la majoria de les espècies, i això els permet controlar la major part d'aquest procés. Fins i tot les espècies amb fertilització externa permeten el control femení. Per exemple, en una espècie de granota s'ha comprovat un descens en la taxa d'oviposició quan el mascle era de baixa qualitat. Un grup especialment interessant en aquest context són les libèl·lules i espiadimonis. En aquests insectes els mascles dediquen la primera part de la còpula a extraure l'ejaculat dels mascles que s'havien aparellat anteriorment amb aquesta femella (Figura 2). Això ho aconsegueixen gràcies als seus genitals, que posseeixen una sèrie d'espines que atrapen l'esperma i l'expulsen a l'exterior. Es podria per tant pensar que el control de la fertilització està en el costat masculí: res més lluny de la realitat. L'evidència ens demostra que els mascles solament aconsegueixen extraure part de l'ejaculat dels mascles anteriors, perquè les femelles posseeixen més d'un òrgan en què emmagatzemar aquest esperma ejaculat. En conseqüència, part de l'esperma que una femella rep es queda emmagatzemat lluny de l'abast dels genitals del mascle, que no podrà, per tant, extraure'l durant l'aparellament. En aquestes espècies les femelles posseeixen una bossa copuladora i dues espermateques, i estudis realitzats mitjançant anàlisis d'ADN han demostrat que les femelles poden “decidir” de quin òrgan és l'esperma que s'usa per a fertilitzar els ous. Els mascles, per tant, solament poden buidar la bossa copuladora, però les femelles mantenen el control sobre l'esperma que està en les espermateques. Depenent de l'espècie, el control està més del costat masculí o més del costat femení, però és evident que en tots existeix conflicte per controlar la fertilització.

■ ELECCIÓ FEMENINA DESPRÉS DE LA CÒPULA; ELECCIÓ CRÍPTICA

Els estudis clàssics sobre elecció sexual s'han realitzat habitualment determinant quines són les característiques masculines preferides per les femelles. Així, en

moltes espècies d'ocells se sap que les femelles prefereixen aparellar-se amb mascles de coloració més cridanera, de cua més llarga, o bé amb característiques fenotípiques especials. Aquesta mena d'elecció femenina és evident per a un observador i ha estat per tant estudiada de manera intensa. Existeix, però, una altra mena d'elecció femenina, que ocorre després de l'inici de la còpula, i que no és evident per a un observador. Aquesta mena d'elecció femenina es denomina críptica, precisament perquè no hi ha cap evidència conductual externa que ens permeti saber què fa de debò la femella. Si la femella utilitza mecanismes per a esbiaixar la probabilitat de fertilització de cadascun dels mascles amb què s'ha aparellat, esperem que el comportament masculí evolucione per a maximitzar aquesta probabilitat. És a dir, els mascles s'han de comportar com si les femelles tingueren el control de la fertilització. Un exemple clar que l'elecció femenina críptica és important és l'existència de festeig durant i després de la còpula. Si l'aparellament servira exclusivament per a inseminar la femella, llavors esperaríem que el festeig es fera exclusivament abans de la còpula, és a dir, que el festeig fóra un comportament utilitzat per “convèncer la femella” d'aparellar-se amb aquest mascle. Per contra, un estudi realitzat sobre més de 100 espècies d'insectes i aranyes demostra que més del 80% presenten festeig durant la còpula. L'evidència experimental també demostra que el festeig durant la còpula serveix per augmentar la probabilitat de fertilització dels ous per part del mascle que el realitza. Per exemple, el mascle de l'escarabat de la farina (*Tribolium*) frega les ales de la femella de manera rítmica amb les potes durant la còpula. Si experimentalment s'eliminen els tarsos de les potes del mascle, aquest continua el comportament, però la femella no el detecta, ja que no la toca. En aquesta mena de situació la probabilitat que el mascle fertilitze els ous que pondrà la femella a continuació disminueix significativament amb respecte a aquells mascles que sí que pogueren fregar les ales de la femella. Això demostra que el comportament de fregar les ales és de festeig. Altres exemples similars s'han trobat estudiant el comportament d'una papallona nord-americana (*Utheteisa ornatrix*), les femelles de la qual esbiaixen la paternitat cap al major dels mascles amb què s'han aparellat.

■ VIGILÀNCIA DE LA PARELLA I SELECCIÓ SEXUAL

El fet que les femelles es puguin apariar amb més d'un mascle determina que els espermatozoides de cadascun dels mascles continuen la competència dins de la femella quan els mascles ja no hi són presents. Això es





Figura 3. L'existència d'elecció femenina críptica condiciona el comportament postcòpula dels mascles, com aquest escarabat que està en contacte amb la femella una vegada acabada la còpula. Els mascles de *Calopteryx* "vigilen" la femella a distància, cosa que els permet aparellar-se amb unes quantes femelles, com l'individu de la fotografia, que té cinc femelles en el seu territori. Una d'aquestes està marcada per a reconèixer-la en estudis de comportament.

coneix com a competència espermàtica, una força de selecció ubíqua en el regne animal. L'existència de competència espermàtica és precisament el fenomen que explica per què els mascles continuen amb la femella així que ha acabat l'aparellament, en un intent d'evitar que pugui aparellar-se amb un altre mascle abans d'iniciar la posta dels ous. Altres comportaments que han evolucionat com a conseqüència de la competència espermàtica són l'augment del nombre d'espermatozoides inseminats quan el risc de competència espermàtica és alt, i la còpula prolongada. Per exemple, en molts insectes els aparellaments són extremadament llargs, fins i tot més d'un dia, i aparentment permeten al mascle evitar nous aparellaments de la femella. La còpula prolongada serveix de mecanisme de vigilància de la parella i ocorre en moltes libèl·lules. Quan la probabilitat que la femella torne a aparellar-se és reduïda, com quan la densitat de població és baixa, els aparellaments duren menys que a alta densitat, una clara prova a favor que la durada de la còpula està relacionada amb la competència espermàtica.

Això no obstant, aquesta no és tota la història. En alguns animals els mascles no responen incrementant la còpula en funció de la densitat dels rivals com fa, per exemple, el corc de l'eucaliptus (*Gonipterus scutellatus*). En aquesta espècie a més, una còpula més llarga no significa un major volum d'esperma inseminat, i les femelles aparellades amb dos mascles poden fertilitzar els ous amb esperma de cadascun aparent-

ment d'una manera arbitrària. La prolongació de la còpula també es podria interpretar com un mecanisme de festeig que haguera evolucionat en el context de l'elecció femenina críptica. En la libèl·lula *Ceriagrion tenellum* els aparellaments poden ser molt llargs, i els mascles tenen major èxit en la fertilització si realitzen aparellaments llargs que si s'aparellen durant un temps breu, aparentment a causa de la selecció d'esperma exercida per la femella.

CONCLUSIÓ

En els darrers vint anys la investigació sobre comportament reproductor dels animals i selecció sexual ha demostrat que el conflicte latent en tota relació reproductora és extremadament intens. Els mascles adapten el seu comportament a les regles imposades per les femelles. Les femelles, per la seua banda, evolucionen fent més difícil el control de la fertilització per part dels mascles. És evident que tot i que la intensitat de la selecció sexual és habitualment major en els mascles, les femelles no són un objecte passiu de la competència masculina, i l'elecció femenina críptica és probablement molt més comuna que no ens pensem.



* Dep. Ecologia i Biologia Animal, Universidade de Vigo

BIBLIOGRAFIA

EBERHARD, W. G. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton: Princeton University Press, 1996. 501 pp.

EL COMPORTAMENT HOMOSEXUAL HUMÀ: QUÈ ENS MOSTREN ELS ESTUDIS AMB PRIMATS?

Federico Guillén-Salazar*

HOMOSEXUAL BEHAVIOUR IN HUMANS: WHAT DO STUDIES WITH PRIMATES SHOW? DESPITE ITS WIDE DIFFUSION, HOMOSEXUAL BEHAVIOUR CONTINUES TO BE ONE OF THE MOST INTRIGUING SEXUAL MANIFESTATIONS IN HUMAN KIND. WITHIN A REPRODUCTIVE CONTEXT, IT IS EASY TO EXPLAIN THE ATTRACTION THAT THE MAJORITY OF HUMAN BEINGS FEEL TOWARDS THE OPPOSITE SEX. HOW, THEN, DO WE EXPLAIN THE HETEROGENEITY PRESENT IN HUMAN SEXUAL PREFERENCE? AT PRESENT, SCIENTISTS HAVE BEGUN TO POSE THE QUESTION OF WHETHER HOMOSEXUAL BEHAVIOUR IS A PRODUCT OF THE EVOLUTIVE PROCESS THAT CAN BE EXPLAINED IN TERMS OF "ADAPTIVE VALUE". THIS IDEA IS SUPPORTED PRINCIPALLY BY THE ACTUAL EXTENSION OF HOMOSEXUAL BEHAVIOUR IN PRIMATES RATHER THAN HUMANS.

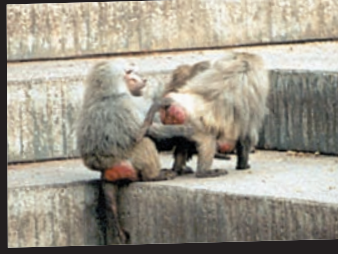
En gairebé totes les societats humanes, alguns individus en algun moment de les seues vides han experimentat un orgasme veient o rebent estimulació per part d'algun membre del seu propi sexe. No obstant això, la incidència del comportament homosexual varia considerablement d'unes societats a altres. En un informe publicat en 1952 s'indicava que l'homosexualitat era comuna i estava socialment acceptada en 47 de les 76 societats estudiades. En alguns casos, com en el dels melanesis de certes illes del Pacífic, virtualment tots els homes es veien embolicats al llarg de la seua vida en algun tipus de relació homosexual. En les 29 societats restants, entre les quals s'inclouen la major part de les societats industrialitzades occidentals, l'activitat homosexual era

poc freqüent i pesava sobre ella algun tipus de tabú social.

A pesar de la seua àmplia difusió, el comportament homosexual continua sent una de les manifestacions més intrigants de la sexualitat humana. Dins d'un context reproductiu, és fàcil explicar l'atracció que la majoria dels éssers humans senten pels homes i les dones de l'altre sexe. En aparença, aquest seria l'ordre "natural" de les coses. Com explicar llavors l'heterogeneïtat present en l'orientació sexual humana? És deguda a una influència genètica, a un fenomen d'aprenentatge durant el desenvolupament de l'individu, a una modificació fisiològica o a una acció conjunta de tot això?

En l'actualitat, seguim sense conèixer amb exacti-

Fotos article: Félix Zaragoza.



Entre els mascles de babuí és bastant freqüent la conducta de "salutació" en moments de tensió o incertesa social, aquestes interaccions comprenen presentacions de la gropa, tocaments dels genitals i fins i tot que els mascles es munten entre si (fotos de l'una a la six per l'esquerra).

tud els factors que determinen el fet que les persones dirigeixen els seus comportaments sexuals cap als individus del sexe oposat (orientació heterosexual), cap als del mateix sexe (orientació homosexual) o cap als d'ambdós sexes (orientació bisexual), ja siga de forma simultània o alternativa. No obstant això, tenim clars indicis que en l'orientació sexual influeixen certs fenòmens ocorreguts durant el desenvolupament prenatal dels individus, quan el cervell

s'està diferenciant sexualment sota la influència dels esteroides gonadals. D'igual manera, sabem que els gens exerceixen un important paper en l'orientació sexual humana, si bé encara ens queda per descobrir si aquests gens actuen influint sobre el nivell d'esteroides sexuals abans del naixement, sobre la resposta del cervell a dits esteroides o per altres mecanismes. També els factors mediambientals (interaccions amb pares i germans durant la infància, interaccions socials i sexuals en l'adolescència i en la vida adulta, etc.) exerceixen la seua influència sobre l'orientació sexual de l'individu.

■ POT SER L'HOMOSEXUALITAT UNA ADAPTACIÓ?

Amb independència de quin siga el mecanisme responsable de l'orientació sexual d'un individu en particular, els científics han començat a plantejar-se la possibilitat que el comportament homosexual siga un producte del procés evolutiu explicable en termes de "va-

«AMB INDEPENDÈNCIA DE QUIN SIGA EL MECANISME RESPONSABLE DE L'ORIENTACIÓ SEXUAL D'UN INDIVIDU EN PARTICULAR, ELS CIENTÍFICS HAN COMENÇAT A PLANTEJAR-SE LA POSSIBILITAT QUE EL COMPORTAMENT HOMOSEXUAL SIGA UN PRODUCTE DEL PROCÉS EVOLUTIU EXPLICABLE EN TERMES DE "VALOR ADAPTATIU"»

lor adaptatiu". Al cap i a la fi, el fenotip humà, com el de qualsevol altra espècie animal, està integrat per diverses pautes de comportament que tendeixen a maximitzar l'èxit reproductiu individual. Ara bé, si acceptem que la selecció natural actua sobre les poblacions humanes, com podem explicar l'aparició i el manteniment de comportaments homosexuals que, almenys en aparença, no contribueixen a la reproducció dels individus que els exhibeixen? Són di-

verses les hipòtesis que s'han proposat per a tractar de resoldre aquest interessant dilema. Alguns autors han cregut trobar el valor adaptatiu del comportament homosexual dins d'un context de selecció per parentiu. Altres parlen de gens "gai" que només s'expressen en condicions d'heterocigosi i que confereixen certs avantatges que milloren els resultats reproductius dels individus portadors. S'ha arribat fins i tot a plantejar la possibilitat que el comportament homosexual siga una forma de preparació per a les còpules heterosexuals i la competició espermàtica.

A pesar de la diversitat d'hipòtesis proposada, de moment encara ens falta un marc teòric adequat que permeta interpretar de manera satisfactòria l'existència del comportament homosexual. No ha d'estranyar, per tant, que la qüestió del seu valor adaptatiu continue essent objecte de debat. Una de les idees més interessants sorgides en els últims anys en relació amb aquest debat pren com a punt de referència la funció que exerceix el comportament homosexual en les societats humanes. La hipòtesi bàsica sobre la qual descansa aquesta idea és



Muntada ritualitzada entre femelles de babuí. Aquesta interacció és molt freqüent entre les femelles d'aquesta espècie com a manifestació del rang de dominància, en què normalment la femella que munta és de major rang que la femella muntada (segona per la dreta). En el babuí, igual com en altres espècies de primats, el badall és una conducta d'amenaça ambivalent, perquè, encara que és un gest d'amenaça adreçat a un oponent, també indica la presència de por en l'individu que el manifesta. En alguns casos va acompanyat de l'erecció del penis, en els mascles, signe indicatiu de tensió interna (primera per la dreta).

que la sexualitat humana pot tenir altres propòsits a banda dels purament reproductius. De fet, la història escrita de la humanitat abunda en exemples que permeten apreciar amb claredat l'important paper social reservat a la sexualitat, fins i tot en aquelles societats en què es practicava una prevenció activa de l'embaràs per mitjà dels mètodes anticonceptius més diversos.

Amb tot, el major suport a aquesta hipòtesi prové de la mateixa extensió que abasta el comportament homosexual entre els primats no humans. Almenys així sembla indicar-ho la informació continguda en un article publicat en 1995 per l'antropòleg Paul L. Vasey, de la Universitat de Montreal (Canadà). En aquest treball, en què es revisen les dades procedents d'infor-

Espècies de primats no humans que exhibeixen comportaments homosexuals.

Infraordre	Superfamília	Espècie	Condicions de vida	Sexe	Estructura social
Platyrrhini	Ceboidea	<i>Callithrix jacchus</i>	C	H	?
		<i>Cebus capucinus</i>	L	M	10
		<i>Cebus olivaceus</i>	L	M,H	4
		<i>Leontopithecus rosalia</i>	C	M	7?
		<i>Saimiri sciureus</i>	C, L	M,H	5
		<i>Saguinus fuscicollis</i>	C	M,H	7(9)
		<i>Saguinus midas</i>	C	H	?
		<i>Saguinus nigricollis</i>	C	M,H	?
		<i>Saguinus oedipus</i>	C	M,H	7?
Catarrhini	Cercopithecoidea	<i>Cercocebus atys</i>	C	M,H	?
		<i>Cercopithecus aethiops</i>	C, L	M,H	5(4)
		<i>Erythrocebus patas</i>	C, L	M,H	3
		<i>Macaca arctoides</i>	C	M,H	5
		<i>Macaca fascicularis</i>	C	M	5
		<i>Macaca fuscata</i>	C, L	M,H	5
		<i>Macaca mulatta</i>	C, L	M,H	5
		<i>Macaca nemestrina</i>	C, L	M,H	4
		<i>Macaca nigra</i>	C	M,H	?
		<i>Macaca radiata</i>	L	M,H	5
		<i>Macaca silenus</i>	C	M,H	5
		<i>Macaca tonkeana</i>	L	M,H	?
		<i>Miopithecus talapoin</i>	C, L	M,H	5
		<i>Nasalis larvatus</i>	L	M,H	8(5)?
		<i>Papio cynocephalus</i>	C, L	M,H	5
		<i>Papio hamadryas</i>	C, L	M,H	8(2)
		<i>Presbytis entellus</i>	L	M,H	4
		<i>Theropithecus gelada</i>	C, L	M,H	8(2)
	Hominoidea	<i>Gorilla gorilla</i>	C, L	M,H	9
		<i>Hylobates lar</i>	L	M	6
		<i>Pan paniscus</i>	C, L	M,H	1
		<i>Pan troglodytes</i>	C	M,H	1
		<i>Pongo pygmaeus</i>	C, L	M,H	11
		<i>Symphalangus syndactylus</i>	C	M	6

Condicions de vida: C = Captivitat; L = Llibertat.

Sexe: M = Mascle; H = Femella.

Estructura social:

1 = Comunitat formada per individus que s'alimenten de manera parcialment independent. 2 = Comunitat formada per unitats reproductives que s'alimenten de manera parcialment independent. 3 = Grans grups amb un mascle adult resident. 4 = Grans grups amb un nombre variable de mascles adults residents. 5 = Grans grups amb més d'un mascle adult resident. 6 = Parelles monògames. 7 = Parelles monògames i grups poliàndrics. 8 = Petits grups amb un mascle adult resident. 9 = Petits grups amb un nombre variable de mascles adults residents. 10 = Petits grups amb més d'un mascle adult resident. 11 = Individus solitaris. (Taula modificada a partir de Vasey, 1995.)

mes científics i comunicacions personals de diversos primatòlegs, es demostra que almenys 33 espècies de primats, sense comptar l'espècie humana, exhibeixen comportaments homosexuals.

Tal com es reflecteix a la taula 1, totes les espècies de primats en què s'ha descrit aquest tipus de comportaments pertanyen al subordre Anthrozoidea. Fins avui, no s'han descrit comportaments homosexuals en cap espècie de prosimis. En conjunt, el repertori de comportaments exhibits pels primats en les seues interaccions homosexuals és molt variat i flexible i s'hi inclouen muntades ventrodorsals i ventroventrals, manipulacions mútues dels genitals, contactes bucogenitals i anogenitals amb intromissió del penis, etc. La freqüència amb què es realitzen els comportaments homosexuals varia molt d'unes espècies d'antropoides a altres. En algunes espècies, com en els bonobos (*Papaniscus*), la freqüència arriba a sobrepassar fins i tot la dels comportaments heterossexuals. En altres, al contrari, estan absents per complet (*Alouatta spp.*, *Macaca sylvanus*).

L'evidència reunida per Vasey suggereix que el comportament homosexual dels primats reflecteix més una faceta normal del seu repertori sexual que una resposta anormal enfront de les condicions de captivitat. De fet, sabem que almenys 20 espècies de primats exhibeixen aquests comportaments sexuals en estat salvatge. És més, en set d'elles no s'han pogut trobar comportaments homosexuals en les observacions realitzades en condicions de captivitat. Això ens indueix a pensar que, en contra de la idea comunament acceptada, la captivitat pot portar els primats a comportar-se "anormalment" perquè no exhibeixen els comportaments homosexuals que realitzen habitualment quan es troben en llibertat. A excepció del ximpanzé (*Pan-troglodytes*), cap de les 13 espècies que van mostrar comportaments homosexuals únicament en captivitat ha estat prou estudiada en condicions de llibertat. Per això, el nombre d'espècies que exhibeixen aquesta classe de comportaments en estat salvatge pot ser encara major.

Quines conclusions aporten les dades reunides per Vasey sobre si el comportament homosexual és adaptatiu, neutre o maladaptatiu? Hi ha algunes investigacions molt convincents que demostren els importants avantatges adaptatius derivats de la realització de comportaments homosexuals per membres d'algunes



A l'esquerra, ximpanzé emetent vocalitzacions pacífiques. A la dreta, ximpanzé mascle xisclant a causa d'un conflicte amb el mascle alfa del grup. Observeu l'erecció del penis, signe indicatiu de por i de tensió interna.

espècies de primats. Un exemple paradigmàtic d'això el trobem entre els bonobos, que utilitzen els contactes genitals homosexuals com un eficaç mecanisme per a mantenir l'estabilitat social. Prova d'això seria el dràstic increment que es produeix en la freqüència d'aquest tipus de contactes en finalitzar certes situacions de gran tensió com ara les interaccions agonístiques o les exhibicions d'amenaça dels mascles. Els contactes genitals homosexuals representen un paper igualment important en l'estabilització de les relacions socials que s'estableixen entre els diversos grups de bonobos. Considerant la importància que la cohesió dels grups socials té per a la supervivència individual dels bonobos, no resulta difícil imaginar l'efecte beneficiós que pot tenir la pràctica de comportaments homosexuals sobre l'èxit reproductiu dels subjectes que els realitzen. A pesar de l'interès d'aquest exemple, fins avui són molt poques les espècies de primats en què s'han pogut trobar avantatges adaptatius derivats de la realització de comportaments homosexuals.

Tal com Vasey afirma en el seu treball, l'expressió de comportaments homosexuals no ha de ser qualificada com un caràcter maladaptatiu, perquè els subjectes que els realitzen no solen veure disminuït el seu èxit reproductiu. I és que, el comportament homosexual ex-

clusiu sembla absent entre els primats no humans. En realitat, els individus que l'exhibeixen mantenen contactes tant homosexuals com heterossexuals. En aquest sentit, els éssers humans seguim les mateixes pautes de comportament que les altres espècies de primats. Fins i tot en les societats en què gairebé tot el món és bisexual, és molt rara l'existència de persones que mantinguen comportaments homosexuals exclusius al llarg de tota la seua vida. Es calcula que la proporció

**«LA SEXUALITAT HUMANA
POT TENIR ALTRES PROPÒSITS
A BANDA DELS PURAMENT
REPRODUCTIUS»**

no supera l'1% dels individus adults que exhibeixen comportaments homosexuals. En qualsevol cas, sembla que per aquest motiu les persones que mostren una orientació bisexual no tenen, en conjunt, menor èxit reproductiu que les heterosexuales.


A jutjar pel que s'ha dit en els paràgrafs anteriors, hauríem d'esperar que el comportament homosexual fóra una característica fenotípica adaptativament neutra en la majoria de les espècies de primats. L'evidència acumulada fins avui sembla abonar aquesta predicció. Hi ha nombrosos exemples en què s'ha pogut observar que l'exhibició de comportaments homosexuals no sembla influir, ni de forma positiva ni negativa, sobre l'èxit reproductiu dels individus que els realitzen. A la vista d'aquestes dades, Vasey ha suggerit la possibilitat que el comportament homosexual dels primats no siga el producte d'un procés de selecció natural sinó, més prompte, un subproducte neutre derivat de la selecció d'una altra o altres característiques encara no definides. Segons aquesta noció, les interaccions homosexuals formarien part del rang normal de variabilitat fenotípica pròpia d'animals amb un comportament tan flexible com el dels primats. En algunes espècies concretes, com en el cas ja descrit dels bonobos, el comportament homosexual ha adoptat noves funcions socials capaces d'incrementar l'èxit reproductiu dels individus que l'exhibeixen. L'homosexualitat en aquests casos excepcionals hauria de ser considerada com una "exaptació", és a dir, com una característica no dissenyada per la selecció natural per a exercir la funció que realitza en l'actualitat.

■ ORIGEN EVOLUTIU DE L'HOMOSEXUALITAT

L'àmplia difusió del comportament homosexual entre les espècies actuals de primats antropoides i la seua total absència entre les de prosimis, ens indueix a pensar que es tracta d'un comportament molt antic l'origen del qual podria remuntar-se a la diversificació evolutiva del subordre Anthrooidea durant l'oligocè, fa uns 30 milions d'anys. Segons Vasey, un increment de la flexibilitat comportamental en els simis de l'oligocè va permetre una escissió entre el comportament sexual i la mera reproducció. En altres paraules, el comportament reproductiu es va convertir en

l'apropiat per a exercir nous propòsits socials no relacionats directament amb la fertilització.

Platyrrhini i Catarrhini, els dos grups de primats que van predominar durant l'oligocè, han estat aïllats geogràficament al llarg de tota la seua història evolutiva. En concordança amb aquesta separació, les espècies actuals d'ambdós grups exhibeixen pautes de comportament homosexuals ben diferenciades. Entre els Platyrrhini, també coneguts com mones del Nou Món, els comportaments homosexuals són poc freqüents i se solen expressar en moments de joc o durant les interaccions de dominació. El comportament homosexual entre els Catarrhini, o mones del Vell Món (entre els quals s'inclou la nostra pròpia espècie), sembla una elaboració de les pautes més bàsiques dels Platyrrhini. Prova d'això seria l'increment en la freqüència i complexitat de les interaccions homosexuals establertes, les quals inclouen els emparellaments de llarga durada i la competició per individus del mateix sexe. A més, els comportaments homosexuals entre els Catarrhini s'expressen en condicions socials molt més diverses (reconciliació, formació d'aliances, etc.).

Encara que les primeres dades sobre la presència de comportaments homosexuals entre els primats es van publicar fa ja prop de vuitanta anys, la seua existència ha estat sistemàticament oblidada fins i tot en la major part dels manuals de primatologia. Això ha generat la falsa impressió que aquests comportaments són una "anormalitat" recent exclusiva dels éssers humans. La realitat, però, és molt distinta. L'evidència acumulada fins avui ens indica clarament que el comportament homosexual humà i, per extensió, altres comportaments sexuals no reproductius, són el producte d'una llarga història evolutiva l'origen del qual es remunta a diverses desenes de milions d'anys. Almenys això és el que es dedueix de l'àmplia difusió que el comportament homosexual té entre els nostres parents primats. El que sí que pareix una invenció exclusiva de la nostra espècie és l'agressivitat que alguns éssers humans expressen contra els  practiquen l'homosexualitat.

**«EL QUE SÍ QUE PAREIX UNA
INVENCió EXCLUSIVA DE LA
NOSTRA ESPÈCIE ÉS
L'AGRESSIVITAT QUE ALGUNS
ÉSSERS HUMANS EXPRESSEN
CONTRA ELS QUI PRACTIQUEN
L'HOMOSEXUALITAT»**

* Unitat d'Etologia i Benestar Animal, Universitat Cardenal Herrera CEU

BIBLIOGRAFIA

VASEY, P. L. "Homosexual behavior in primats: a review of evidence and theory". *International Journal of Primatology*, 16, pp. 173-204 (1995).

UN VIATGE SENSE RETORN: PRESENT I FUTUR DE LA SEXUALITAT HUMANA

Gemma Pons-Salvador*

THE POINT OF NO RETURN: PRESENT AND FUTURE OF HUMAN SEXUALITY. CURRENTLY, NATURAL SELECTION CONTINUES TO INFLUENCE HUMAN POPULATIONS, CONDITIONING OUR WAY OF BEING AND OUR BEHAVIOUR. ALTHOUGH WE KNOW NOTHING ABOUT THE SELECTION PRESSURES WE WILL FACE IN THE FUTURE, WE CAN BE CERTAIN THAT THE SONS AND DAUGHTERS OF THE COMING GENERATIONS WILL BE, AS ALWAYS, OF THE PROGENITORS THAT REPRODUCE SUCCESSFULLY. FOR THIS REASON, THOSE PHENOTYPICALLY HEREDITARY TRAITS THAT CAN INCREASE AN INDIVIDUAL'S ABILITY TO SURVIVE AND REPRODUCE, WILL BE BETTER REPRESENTED IN TOMORROW'S POPULATIONS.

Quan observem el comportament d'un ximpanzé, d'una papallona o d'un salmó en el seu hàbitat natural podem tenir la seguretat que estan tractant de maximitzar el seu èxit reproductiu individual. Es podria afirmar el mateix en el cas dels éssers humans moderns? Continuen essent funcionals les velles adaptacions de la nostra sexualitat a l'hora d'afrontar les noves pressions de selecció imposades pels moderns hàbits de vida dins de les aglomeracions urbanes? En l'actualitat la gent es continua esforçant per aconseguir coses al llarg de la seua vida. Però aquestes se solen correspondre amb valors tan aparentment allunyats de la noció d'èxit reproductiu com els diners, la felicitat, el poder o la seguretat. Paradoxalment, les estadístiques realitzades en les societats occidentals modernes indiquen que les famílies adinerades no són les que més fills tenen. Al contrari, són les famílies amb menors recursos econòmics les que major nombre de descendents solen generar. En aparença, aquest fet representaria un desafiament a la predicció que un major estatus social i econòmic hauria de contribuir no sols a incrementar el nombre de descendents engendrats sinó

també les probabilitats que els dits descendents arriben a l'edat adulta. Això és el que encara avui pot trobar-se en algunes de les societats tribals actuals, en les quals els millors caçadors i els ramaders més poderosos són també els que major èxit reproductiu aconsegueixen.

■ ANTICONCEPTIUS, ESTATUS ECONÒMIC I ÈXIT REPRODUCTIU

Alguns autors han cregut trobar en l'aplicació de les tècniques anticonceptives l'explicació a aquesta aparent absència de correlació positiva entre la riquesa dels individus i el seu èxit reproductiu en les societats occidentals modernes. En la seua opinió, és l'efecte dels anticonceptius el que produeix la reducció en el nombre de fills que certs individus haurien engendrat si hagueren viscut en una societat en què aquestes tècniques estigueren absents. A fi de comprovar la veracitat d'aquesta explicació, l'antropòleg Daniel Pérusse va publicar en 1993 els resultats d'una interessant enquesta realitzada entre un ampli nombre d'homes canadencs a qui se'ls va sol·licitar informació sobre els seus ingressos econò-





Fins fa molt pocs anys, al nostre país les famílies amb quatre fills o més eren molt comunes.

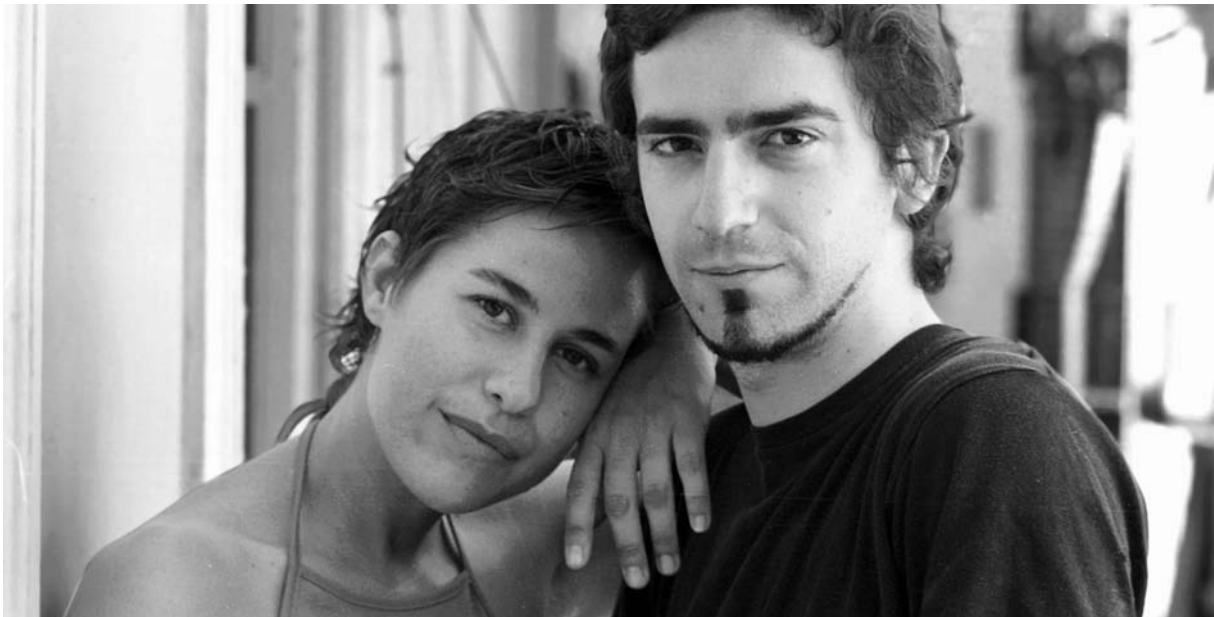
mics, pautes d'activitat sexual, nombre de fills, etc. A partir de les dades de l'activitat sexual dels enquestats, l'autor va realitzar una estimació del *nombre de concepcions potencials* (NCP) de què cada home hauria estat responsable l'any anterior si tant ell com la seua companya (o companyes) s'hagueren abstingut d'utilitzar mètodes anticonceptius. A diferència del resultat que s'obté quan només es considera el nombre real de fills dels enquestats, en aquest cas es va poder trobar una correlació altament significativa entre l'èxit reproductiu dels individus (mesurat a través del NCP) i els seus ingressos econòmics. Aquesta correlació va ser especialment pronunciada en el cas dels homes solters. A partir d'aquests resultats, Pérusse va concloure que els homes solters solen tractar de realitzar tantes còpules com els resulta possible. No obstant, a causa d'una preferència selectiva de les dones, la seua habilitat per a fer-ho es veu fortament influïda tant per la seua riquesa com per la seua posició social. Per tant, els esforços per aconseguir un major estatus econòmic i social entre els homes de les societats modernes podrien ser considerats, en opinió de Pérusse, com el producte d'una passada selecció ocorreguda en ambients en què les concepcions "potencials" tenien una probabilitat molt més elevada de generar descendents que en l'actualitat.

■ ANTICONCEPTIUS I MONOGÀMIA

No seria aquesta l'única conseqüència que els mètodes anticonceptius tenen sobre la moderna sexuali-

tat humana. També s'han apuntat altres efectes capaços d'influir negativament sobre l'estabilitat dels aparellaments monògams establerts entre els homes i les dones en les societats actuals. Tal com Robert Wright va assenyalar en 1994, durant l'evolució humana no hi va haver preservatius ni pastilles anticonceptives. Si una parella mantenia relacions sexuals durant un o dos anys i no engendraven descendents, el més probable és que un d'ells no fóra fèrtil. Des del punt de vista adaptatiu, no tenien res a perdre i si molt a guanyar separant-se i buscant una nova parella. Alguns autors han especulat que, en el passat, la selecció natural potser va afavorir l'aparició d'estratègies de comportament capaç d'induir la recerca d'una nova parella quan l'anterior es mostrava "poc" fèrtil. Aquesta idea ha començat a rebre suport empíric a partir dels estudis realitzats recentment amb diverses espècies de gibons, els quals han estat considerats tradicionalment com a exemples paradigmàtics de primats monògams. Si això fóra cert també per a l'espècie humana, l'ús continuat de mètodes anticonceptius podria estar representant una seriosa amenaça per a l'estabilitat de les parelles monògames. Curiosament, les estadístiques ens diuen que els matrimonis sense fills són els que tenen una major probabilitat de ruptura.

Per descomptat, el lector pot argumentar que la gent abandona les seues parelles per motius sentimentals i no com a conseqüència de càlculs conscients sobre el seu èxit reproductiu. I és cert, però no podem



© Ana Ponce

En els últims trenta anys la disponibilitat de mètodes anticonceptius barats i segurs ha dut a una dràstica disminució en el nombre de fills per parella. Això pot tenir conseqüències imprevisibles en la relació de parella.

oblidar que les emocions no són més que els braços executors de l'evolució. Per davall dels pensaments i els sentiments es troben fredes i complexes equacions en què es combinen variables com ara l'estatus social, l'edat de la parella, el nombre de fills, els ingressos econòmics, etc. El problema és que els nostres sentiments van ser modelats en ambients molt diferents dels que ens ofereixen les aglomeracions urbanes actuals. En aquest sentit, encara ens queden per avaluar moltes de les conseqüències que els moderns hàbits de vida estan tenint sobre l'expressió del nostre comportament sexual. Una d'aquestes seria, per exemple, l'augment en l'índex d'infidelitat conjugal que ve associat amb la major complexitat de les xarxes socials urbanes. Segons sembla, la infidelitat és més fàcil en una ciutat anònima que en un petit poblat de caçadors i recol·lectors. De fet, els estudis de paternitat demostren que només el 2% dels nens nascuts en un poblat kung són fruit d'una infidelitat. En canvi, en alguns barris urbans moderns aquesta xifra arriba al 20% dels naixements.

No sabem res sobre les pressions de selecció amb què s'enfrontaran les poblacions humanes en el futur. Qualsevol especulació en aquest sentit, encara que atractiva i estimulant, no seria més que ciència-ficció. No obstant això, podem tenir la seguretat que els fills i les filles de les futures generacions procediran, com ho han fet sempre, de progenitors que tinguen èxit en la seua reproducció. Atenent al que s'ha dit en els capítols precedents, aquells trets fenotípics heretables

capaços d'incrementar l'habilitat dels individus per a sobreviure i reproduir-se seran els que major representació aconseguiran en les poblacions humanes del demà. Cal preguntar-se, però, si en el futur no desitjarem exercir algun tipus de control sobre la nostra pròpia evolució, de la mateixa manera com ho fem en l'actualitat amb els nostres animals domèstics i plantes conreades. Sens dubte, el nostre desig d'intervenció s'anirà incrementant a mesura que anem acumulant nous coneixements biològics i avenços tècnics. De moment, encara estem perfeccionant algunes de les eines que ens permetran realitzar aquestes manipulacions. Així, per exemple, cada vegada és major el nombre de parelles que veuen solucionats els seus problemes d'infertilitat gràcies a les modernes tècniques de reproducció assistida. Igualment, els avenços en la cirurgia plàstica estan ajudant a transformar l'aparença física de moltes persones fent que trets externs com la asimetria fluctuant deixen de ser indicadors fidels de la "qualitat genètica" dels individus. Desconexem l'efecte que aquestes i altres manipulacions semblants tindran sobre l'evolució futura de l'ésser humà. En tot cas, hauríem de prendre'n consciència i elegir amb llibertat. ☺

* Facultat de Psicologia, Universitat de València.

BIBLIOGRAFIA

PÉRUSSE, D. "Cultural and reproductive success in industrial societies: testing the relationship drec the proximate and ultimate levels". *Behavioral and Brain Sciences*, 16, p. 267-322 (1993).
WRIGHT, R. "Our cheating hearts". *Time*, 144, pp. 36-44 (1994).

LA BIOLOGIA DEL 'SEX-APPEAL': ELECCIÓ DE PARELLA EN HUMANS

Ester Desfilis*

THE BIOLOGY OF "SEX-APPEAL": MATE SELECTION IN HUMANS. UNTIL RECENTLY, IT WAS THOUGHT THAT STANDARDS FOR PHYSICAL BEAUTY WERE LARGELY ARBITRARY AND CULTURE-BOUND. AS THE WORK OF EVOLUTIONARY PSYCHOLOGISTS IS UNCOVERING, WOMEN AND MEN HAVE EVOLVED SEX-SPECIFIC MATING STRATEGIES AND PREFERENCES FOR TRAITS AFFECTING MATE CHOICE. MANY OF THESE UNIVERSAL QUALITIES WHICH PEOPLE OF DIFFERENT CULTURES LINK TO SEX-APPEAL ARE VISUAL MARKERS OF THE REPRODUCTIVE POTENTIAL.

Quan considerem l'enorme quantitat de diners que mou la indústria de la bellesa, des de la cosmètica a la cirurgia plàstica o la moda, es fa evident que l'atractiu físic és un tema que ens preocupa molt. És erroni pensar que aquesta preocupació és exclusiva de les societats occidentals actuals. La bellesa és i ha estat una inquietud constant des dels orígens de la nostra espècie, i fins i tot abans (s'han trobat ornaments corporals com ara collars o polseres al costat de les restes d'homínids anteriors a l'*Homo sapiens*). Homes i dones de cultures molt diferents, adornen el seu cos amb alguna classe de maquillatge, tatuatges, *piercing* o quincalla de tota mena.

Charles Darwin, en el seu llibre *The descent of man, and selection in relation to sex*, va ser el primer que va tractar el tema de la bellesa humana des d'un punt de vista biològic. Basant-se en els comentaris de diversos missioners britànics, va intentar trobar patrons de bellesa comuns a tots els humans. Probablement a causa dels prejudis i falta d'objectivitat científica dels informadors, Darwin va acabar conclouent que no hi havia un estàndard general de bellesa: distintes cultures tenien distintes patrons de bellesa. Això no obstant, alguns estudis transculturals realitzats recentment han demostrat que sí que

existeixen uns patrons de bellesa universals. Persones de diferents classes socials, edats, cultures i races comparteixen un mateix sentit estètic de la bellesa humana i coincideixen a l'hora de discriminar què és atractiu i què no.

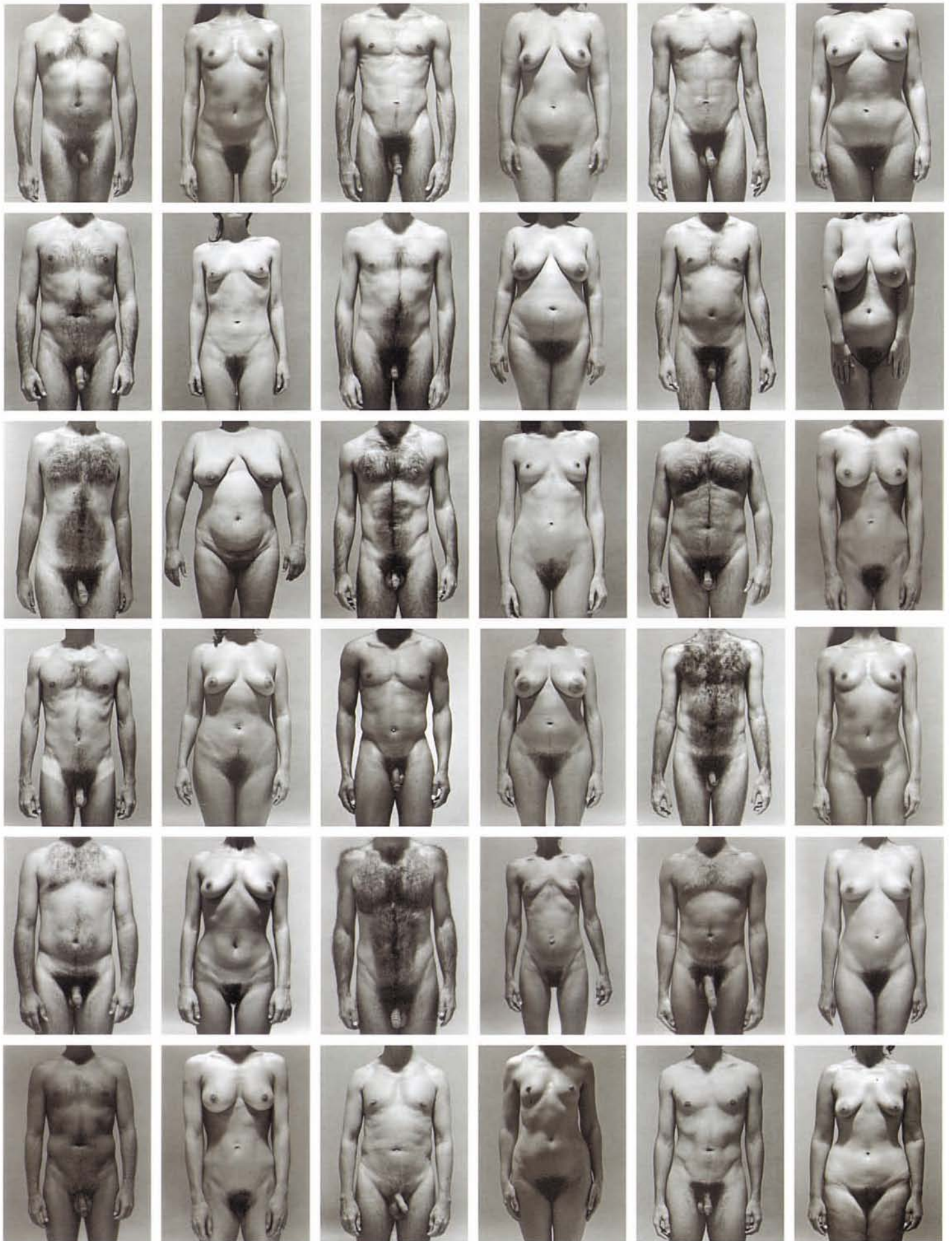
Per què ens resulten *sexys* determinats trets facials o corporals? Per què els homes se senten atrets per les joves, en canvi, les dones s'interessen per homes

«PER QUÈ ENS RESULTEN SEXYS DETERMINATS TRETS FACIALS O CORPORALS? PER QUÈ ELS HOMES SE SENTEN ATRETS PER LES JOVENETES I, EN CANVI, LES DONES S'INTERESSEN PER HOMES MÉS GRANS I BEN SITUATS?»

més grans i ben situats? Recentment alguns científics s'han plantejat que per a comprendre aquests i altres aspectes del comportament humà és necessari començar per reconèixer que es tracta d'un problema de biologia evolutiva. Arran d'aquestes idees ha sorgit una nova disciplina, denominada psicologia evolucionista, que té com a objectiu descobrir i comprendre el disseny de la ment humana des d'una perspectiva evolutiva. Els principis en

què es basa aquesta nova ciència són molt simples i alhora molt suggeridors, i es poden resumir en la següent afirmació: els nostres circuits neurals són el resultat d'un procés evolutiu, han estat dissenyats per la selecció natural per resoldre els problemes a què els nostres ancestres s'han enfrontat al llarg de la nostra història. Una generació darrere l'altra, durant més de 10 milions d'anys, la selecció natural ha anat lenta-

En aquesta fotografia (pàgina següent) es poden apreciar les diferències individuals en el grau de simetria corporal. El nostre cervell és capaç de detectar les més mínimes asimetries en el cos humà. Com passa en altres espècies animals, tendim a considerar més *sexys* els cossos més simètrics.





ment escolpint el cervell humà i ha afavorit aquells circuits que permetien resoldre de manera apropiada els problemes a què s'enfrontaven els nostres avantpassats: trobar parella, aconseguir aliment (caçant i recol·lectant), buscar aliats, defensar-se dels enemics, criar els fills... Això significa que, per a entendre el nostre comportament en el present, hem de tenir en compte que és generat per mecanismes de processament d'informació que existeixen perquè resolgueren problemes adaptatius en el passat, és a dir, en els ambients ancestrals en què els humans van evolucionar. Això no vol dir que la selecció natural no continue la seua acció en el present, però les condicions que avui dia ens resulten tan familiars, les ciutats, les nacions, les màquines, les fàbriques i els col·legis, per esmentar-ne algunes, són molt recents. Representen menys d'una mil·lèsima de la història de la nostra espècie i l'evolució necessita molt de temps. El nostre cervell conté diferents circuits neurals especialitzats a resoldre diversos problemes adaptatius, i un dels problemes més importants amb què s'enfronta tot animal al llarg de la seua vida és el de trobar parella i reproduir-se. Encara que puga resultar massa pragmàtic i poc romàntic, els nostres cervells han estat dissenyats per detectar i considerar sexualment atractius aquells estímuls que són indicadors de major potencial reproductor. Aquells humans primitius que van elegir parella amb major capacitat reproductora deixaren més fills i tots nosaltres som els seus descendents.

La nostra experiència quotidiana ens mostra que homes i dones afronten la sexualitat de manera molt diferent. Això té sentit des d'una perspectiva evolutiva, ja

que, com succeeix en altres espècies animals, les dones realitzen una major inversió parental i tenen un potencial reproductor molt menor que els homes. Un home pot engendrar molts més fills del que la monogàmia li permet. Per tant, hi ha hagut un conflicte d'interessos que ha dut que homes i dones hagen desenvolupat estratègies sexuals diferents. La psicologia evolucionista ha formulat algunes hipòtesis sobre les diferències d'estratègia entre els dos sexes a l'hora d'elegir parella, i moltes de les prediccions que sorgeixen a partir d'aquestes hipòtesis han estat comprovades experimentalment. En general, els homes tendeixen a ser més promiscus i més disposats a mantenir relacions sexuals

amb parelles ocasionals que les dones, i aquestes són molt més exigents (selectives) respecte a les seues parelles sexuals.

Estudis sobre les preferències a l'hora d'elegir parella d'homes i dones de cultures molt diverses han demostrat que les dones valoren en primer lloc els recursos que pot aportar l'home, mentre que els homes valoren la bellesa. Però quins trets resulten bells als ulls dels homes? De manera universal, les dones més atractives, més *sexys*, són aquelles que exhibeixen caràcters que indiquen un alt valor reproductiu.

Els homes aprecien aquelles característiques físiques que es correlacionen amb la joventut, com el nas i el mentó menuts, els llavis grossos i la pell fina, i amb la fertilitat com una cintura estreta i uns malucs amplis (una relació cintura-maluc de 0,7 es considera *sexy*). D'altra banda aquests trets estan controlats pels nivells d'estrògens (més concretament per la proporció entre estrògens i testosterona). Curiosament les dones troben atractius distints trets masculins depe-

**«ELS HOMES APRECIEN
AQUELLES CARACTERÍSTIQUES
FÍSQUES QUE ES
CORRELACIONEN AMB LA
JOVENTUT, COM EL NAS I EL
MENTÓ MENUTS, ELS LLAVIS
GROSSOS I LA PELL FINA, I AMB
LA FERTILITAT, COM UNA
CINTURA ESTRETA I UNS
MALUCS AMPLIS»**



ment del moment del cycle menstrual. Encara que en general prefereixen homes amb trets facials suaus, una mica feminitzats, en el moment de màxima fertilitat del cycle menstrual elegeixen homes amb trets facials i corporals més masculinitzats (indicadors de nivells elevats de testosterona).

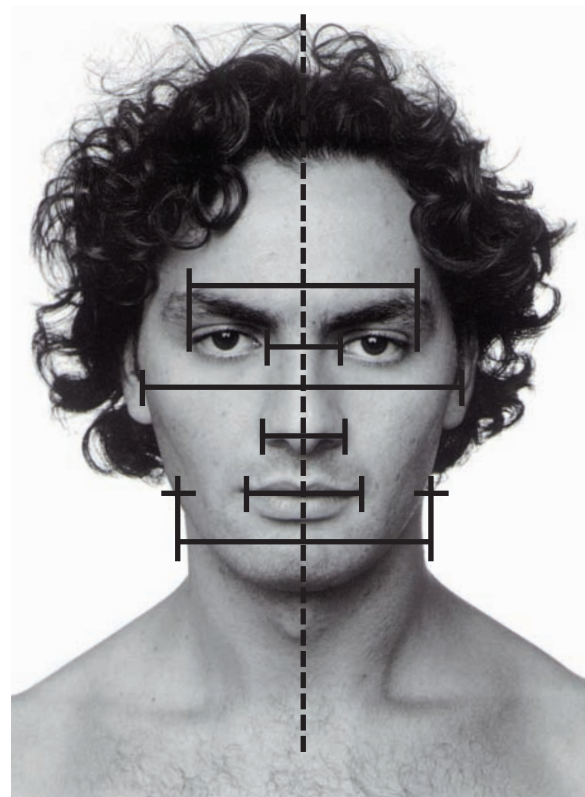
Una característica que tots els humans independentment del sexe o l'edat valoren a l'hora de jutjar l'atractiu d'una persona és la simetria. Aquesta atracció per la simetria és un fet que tenim en comú amb moltes espècies animals. Però què indica la simetria? Es considera que el grau de simetria és un indicador de "qualitat genètica". Quan triem una parella simètrica elegim "bons gens" per als nostres fills. En totes les cultures, els homes i les dones més simètrics són considerats els més atractius. S'han realitzat nombrosos estudis sobre les relacions entre simetria facial o corporal i l'èxit en l'aparellament o l'atractiu sexual en humans. Els resultats d'aquests estudis demostren que les dones més simètriques s'aparellen amb homes amb més recursos. Els homes més simètrics perden la virginitat abans, tenen més parelles sexuals, inverteixen menys recursos en la relació i són més infidels. A més a més, la seua olor resulta més *sexy*. D'altra banda, la freqüència dels orgasmes femenins durant la còpula es correlaciona amb el grau de simetria de la seua parella, de manera que els homes més simètrics estimulen més orgasmes en les seues parelles. L'aportació més curiosa d'aquests treballs és que demostren que el nostre cervell està capacitat per detectar i respondre davant la més mínima asimetria de manera totalment inconscient!

Comprendre el paper de l'evolució en el fascinant procés de l'atracció sexual no ens evitarà enamorar-nos bojanent quan es presente l'ocasió, però potser ens ajudarà a enfocar de manera més pragmàtica algunes de les decepcions que poden sorgir en les relacions amb "l'altre sexe".



* Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva. Univ. de València

Persones de diferents classes socials, edats, cultures, races i orientació sexual comparteixen un mateix sentit estètic de la bellesa humana i coincideixen a considerar que els homes i les dones més simètrics són els més atractius.



Per a calcular el grau d'asimetria facial o corporal es prenen fotografies frontals, es marca l'eix de simetria bilateral i es prenen mesures de determinats punts. En aquesta fotografia apareixen senyalades algunes d'aquestes mesures a la cara (distàncies entre les comissures dels ulls, amplària del nas, amplària de la boca, distància entre els pòmuls...).

Les fotografies que l'il·lustren aquest article han estat cedides pel fotògraf Jesús Micó i formaren part de l'exposició "Natura hominis. Taxonomias".