

(Ilustración: Martínez-Ainsworth, 2014)

Cuando las lagartijas ligan, ¿Una estrategia evolutivamente estable?

Natalia Elena Martínez Ainsworth

Una lagartija coqueta

En algunos animales, como la lagartija de costado manchado *Uta stansburaria*, los machos pueden presentar una de tres estrategias reproductivas diferentes. Este pequeño reptil habita en las zonas áridas de Baja California, Sonora y el desierto chihuahuense, en México, y en las áreas desérticas del suroeste de Estados Unidos, formando varias poblaciones. En ellas coexisten en el espacio y en el tiempo tres formas diferentes de obtener pareja y generar descendencia.

¡Lucha libre AAA! ¿Anaranjada, amarilla o azul?

Las tres estrategias en cuestión están asociadas a machos cuyos cuerpos presentan gargantas coloreadas de anaranjado, azul o amarillo (figura 1). Los machos con garganta anaranjada tienen más testosterona y son los más agresivos, defienden territorios grandes e invaden territorios de machos de garganta azul. A su vez, los azules son menos agresivos y defienden territorios más pequeños, son menos poligámicos que los anaranjados y defienden particularmente a ciertas hembras. Por su parte, los machos con líneas amarillas en la garganta son furtivos pues se confunden con las hembras cuya garganta también presenta líneas amarillas; incluso se comportan como ellas, y logran así pasar desapercibidos por los machos territoriales y copular con las hembras. Cada lagartija utiliza una estrategia reproductiva diferente, y tanto su color como su posición social y comportamiento territorial están sobre todo determinados por su genética. Estos machos no pueden decidir o cambiar de estrategia; no aprenden el comportamiento sino que lo heredan de su padre. Entonces, su éxito dependerá de cuántas veces tengan que enfrentarse a otros machos con la misma o con distintas estrategias.

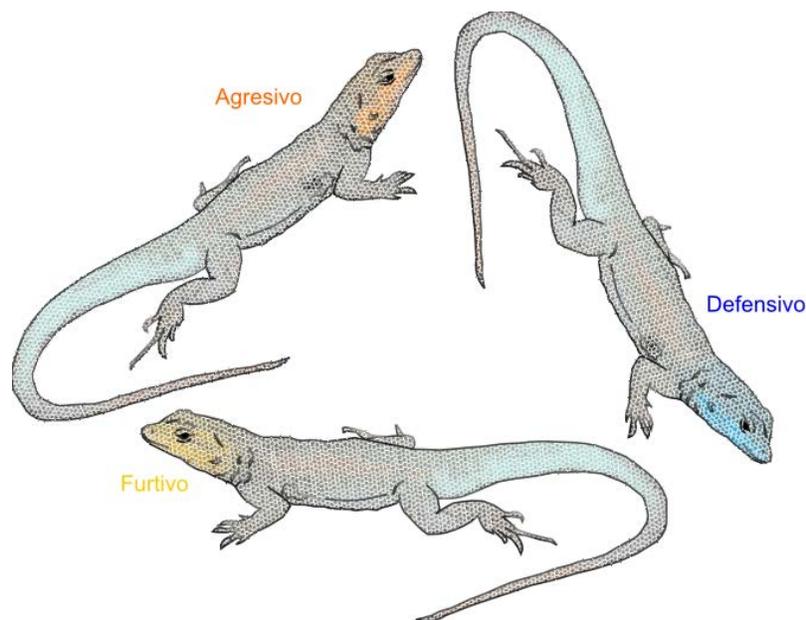


Figura 1. Representación del sentido en que se aventajan las diferentes estrategias (Martínez-Ainsworth, 2014).

El juego del amor

Éste y otros comportamientos sociales de los animales se han estudiado a partir de una disciplina matemática moderna conocida como teoría de juegos, cuyas primeras aplicaciones fueron dirigidas a analizar modelos económicos. Consiste en describir un grupo de jugadores en el que un individuo se encuentra con otro y ambos deben elegir un camino a seguir a partir de un conjunto de estrategias posibles. Su elección estará condicionada por una matriz de costo-beneficio asociada a todas las posibles combinaciones de encuentros y a las proporciones en las que las diferentes estrategias se encuentran representadas en el grupo. Un ejemplo muy sonado es el de las estrategias halcón y paloma, donde el encuentro de ambos beneficia mucho al halcón a costa de la paloma. Pero en un encuentro entre halcones los dos participantes pierden pues se atacan y se hacen daño. Cuando dos palomas se encuentran ninguna es afectada pero tampoco ganan nada. Entonces, ¿cuánto cuesta ser pasivo en una población abusiva en relación a serlo en una población pasiva y viceversa? Ya desde 1972 el genetista y teórico de la evolución inglés John Maynard Smith adaptó esta teoría al estudio de la biología del comportamiento. Sin embargo, al modelar con teoría de juegos la evolución biológica por selección natural, la “moneda” con la que se miden las ventajas-desventajas está calada con el concepto de adecuación. Éste implica medir la eficacia con que un individuo sobrevive y deja hijos sanos, que a su vez procreen más hijos sanos, etc. Otra diferencia al adaptar esta teoría a fenómenos biológicos es que no es el individuo sino la especie la que cuenta con un acervo de comportamientos genéticamente determinados, que se heredan e inclusive a veces mutan. En este contexto Maynard presentó el término estrategia evolutivamente estable para describir aquella que no puede ser invadida por ninguna otra en determinada población. Veamos qué parecidos y qué diferencias presentan, desde este punto de vista, nuestras lagartijas deseosas de amor.

Condiciones de coexistencia

Para que existan las tres estrategias, éstas deben tener una relación tal que no puede haber una que siempre gane, pues de lo contrario toda la población estaría compuesta de lagartijas con una sola estrategia y las otras desaparecerían. Por otro lado, la teoría indica que hay dos maneras en que podrían coexistir varias estrategias: una es que todas sean igualmente ventajosas respecto de la cantidad de crías que aseguran, mientras que la otra es que la ventaja aumente cuando las estrategias son raras; es decir, cuando sean poco abundantes.

Barry Sinervo, investigador de la Universidad de California, en Santa Cruz, estudió a fondo las dinámicas poblacionales y genéticas de estas lagartijas en el condado de Merced, California, EUA, y realizó un experimento a lo largo de cinco años en el que observó la frecuencia de los diferentes colores, así como la cantidad de hembras monopolizadas por cada macho y el territorio que ocupaban. Sinervo encontró que en las poblaciones naturales de estas lagartijas la cantidad de individuos con los distintos colores fluctúa en ciclos; así, una alta frecuencia de azules cambió por una de anaranjados que fue seguida por una de amarillos, para finalmente llegar de nuevo a una alta frecuencia de azules. La intimidante y agresiva estrategia de los machos anaranjados invadió las poblaciones donde predominaban los azules, pues a éstos los doblegan con facilidad logrando mayor monopolio de las hembras. Sin embargo, después de alcanzar altas frecuencias, los machos anaranjados tienden a disminuir cuando los machos amarillos incrementan su proporción en la población colándose o mimetizándose con alguna de las muchas hembras que un macho anaranjado defiende ardientemente. Por su parte, los machos azules aventajan a los amarillos furtivos porque tienden a cooperar en la vigilancia. Se ha sugerido que los machos azules presentan un altruismo genético, dado que un macho azul peleará hasta la muerte con un anaranjado aunque tenga todas las probabilidades de perder; pero esta misma característica los beneficia cuando cooperan

entre sí vigilando a los machos amarillos. Su actitud puede eliminar a un individuo pero conviene al conjunto de machos de color azul.

¡Chin-chan-pú, piedra-papel-tijera!

Como vimos, cada estrategia tiene una ventaja y una desventaja, y la dirección en que ocurren éstas en relación a las otras estrategias, permite compararlas con un juego de piedra-papel-tijera. Naranja gana a azul, que a su vez gana a amarillo, que gana a naranja, que... (figura 2)

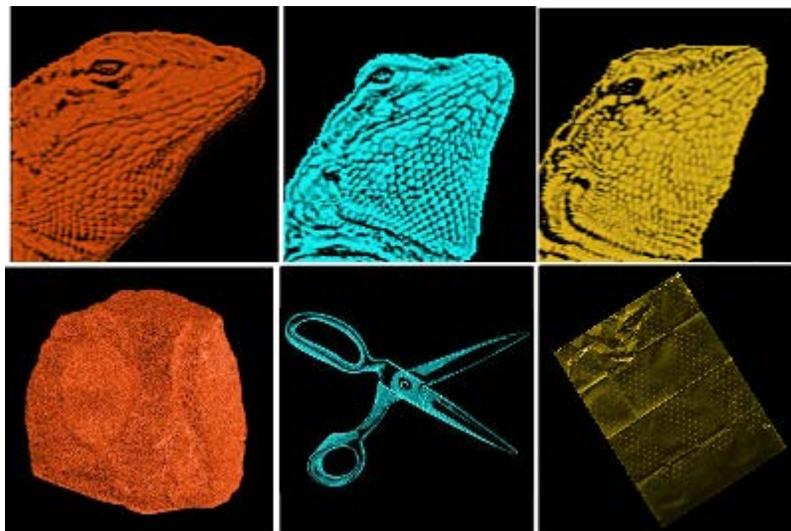


Figura 2. Equivalencias hipotéticas de las tres estrategias reproductivas con el juego de piedra-papel-tijera. (Martínez-Ainsworth, 2014).

En este ciclo dinámico la ventaja relativa de cada estrategia depende de la composición de estrategias que posee la población para cada intervalo de tiempo. Es decir, ver en toda una población de lagartijas cuál estrategia va a “pagar más” requiere saber qué probabilidades tiene un individuo con una estrategia determinada de encontrarse con un contrincante con otra distinta. El costo-beneficio de cada estrategia es densidad-dependiente; es decir, varía de acuerdo con la frecuencia de las otras estrategias en la población. La selección natural depende en este caso de la frecuencia y mantiene las

variantes genéticas de las diferentes estrategias reproductivas masculinas pero sin posibilitar un equilibrio estable de las frecuencias de los tres colores. En el trabajo de campo se observó que los ciclos evolutivos de recambio de colores en la población de los machos de la lagartija *Uta stansburaria*, se producen alrededor de un punto llamado atractor (figura 3). Veamos cómo se lee esta figura, los tres ejes muestran las proporciones de machos de cada color. Para cada tiempo T0, T1, T2...T5 hay un punto marcado dentro del triángulo que describe las proporciones de los tres colores, sólo basta trazar una línea perpendicular a cada eje de color y que pase por el punto en cuestión. Por ejemplo, en el tiempo cero (T0) había pocos machos anaranjados, un 10% aproximadamente, un 55% eran azules y un 35% eran amarillos. Para el tiempo siguiente (T1) los azules aventajaron a los amarillos y aumentaron su porcentaje a costa de ellos, quedando 15% de anaranjados, 75% de azules y un 10% de amarillos. Para que se cumpla un ciclo, es decir, que volvieran a quedar en las proporciones de T0, tomó un tiempo de entre cuatro y cinco años, justo la cifra predicha por el modelo teórico elaborado por Sinervo. Se ha calculado que algunos de estos ciclos se han estado produciendo desde hace unos 15 millones de años, lo cual sugiere una estabilidad y una efectividad considerables en las oscilaciones de las estrategias.

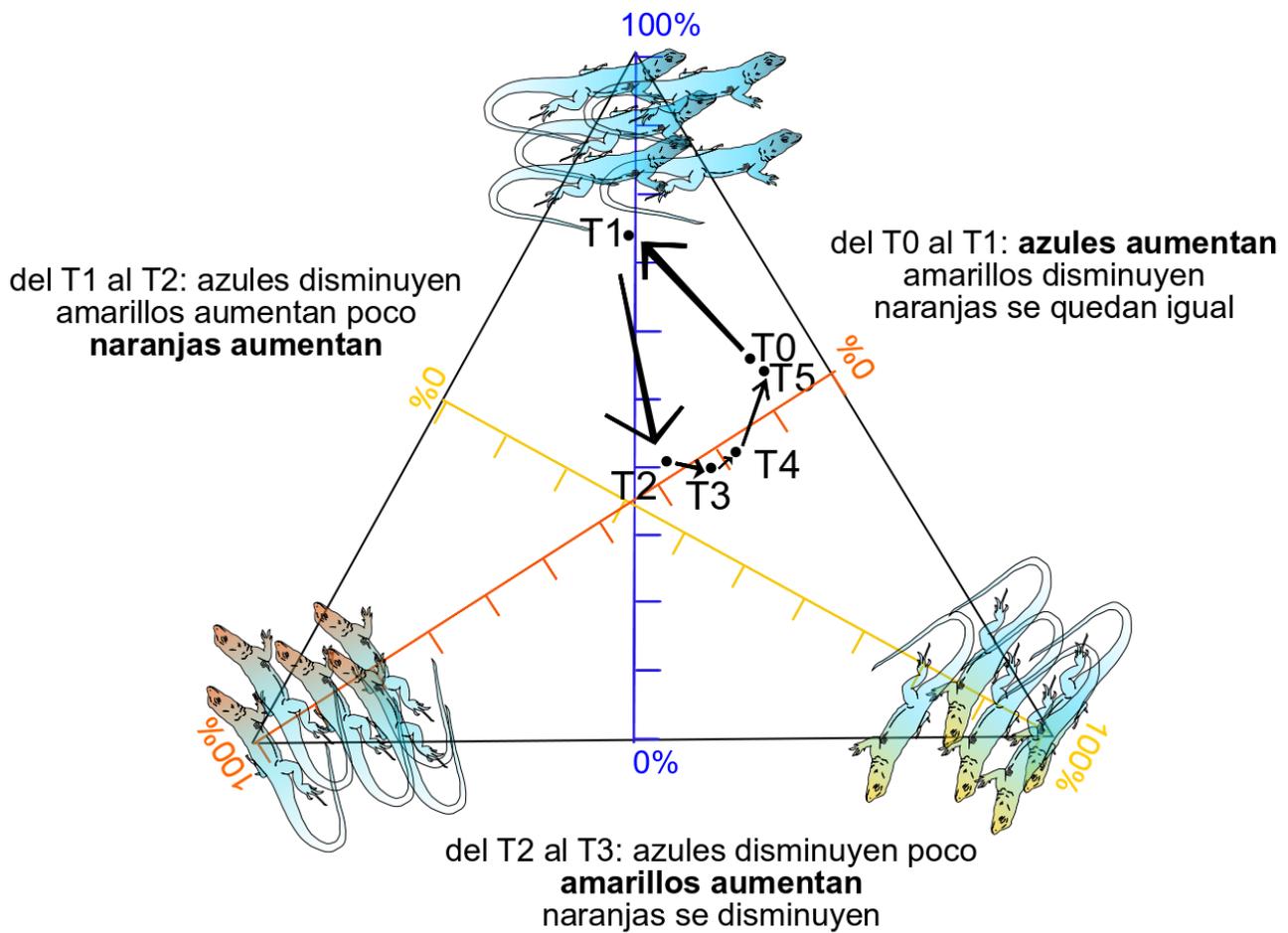


Figura 3. Ciclo de frecuencias relativas de los machos de diferentes colores durante cinco años, publicado por Sinervo y Lively, 1996.

(Adaptación de Martínez-Ainsworth, 2014)

¿Y qué dicen las muchachas? o furtivos en problemas

Para complicar un poco más las cosas, en las dinámicas de selección sexual de los animales pueden haber dos componentes: la competencia activa entre machos o la elección por parte de las hembras. Cuando se incorpora la preferencia de las lagartijas hembra para escoger al macho más “guapo”, sucede que ellas también presentan dos estrategias de elección alternas con ciclos de dos años. Lo curioso es que éstas pueden sesgar la conveniencia de las estrategias masculinas provocando que en una población se

conserve sólo una o dos estrategias, extinguiéndose las otras. Cuando esto ocurre, a lo largo de las generaciones se recompone rápidamente el genoma completo de la población, de modo que los híbridos entre las poblaciones de tres colores y dos colores sean poco sanos, propiciando así el camino a la especiación o formación de otra especie (figura 4). Además, se ha observado que las poblaciones con pocos colores suelen estar compuestas también de pocos individuos. A lo largo de la historia de esta especie, el polimorfismo se ha perdido en ocho poblaciones de manera independiente cuando se elimina en todos los casos la morfología amarilla furtiva, generando ocasionalmente distintas subespecies. De hecho, esta desestabilización del polimorfismo en algunas poblaciones parece ser una situación reciente.

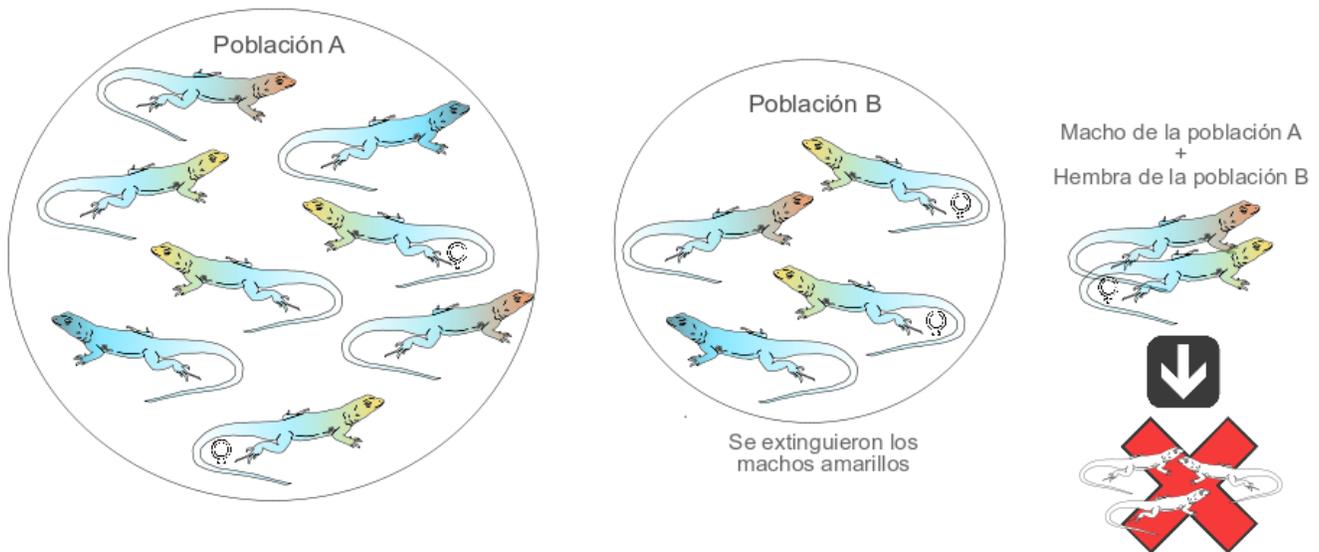
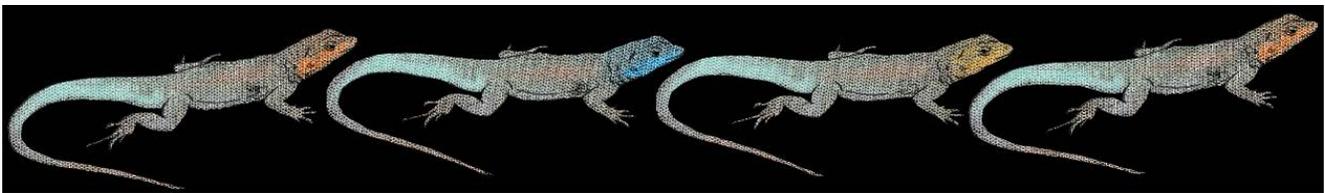


Figura 4. Ejemplificación de los efectos de la pérdida de la morfología amarilla masculina en poblaciones pequeñas sobre la incompatibilidad reproductiva en poblaciones con machos de los tres colores. (Las hembras se denotan con un símbolo femenino junto a la cola y son siempre amarillas) (Martínez-Ainsworth, 2014).

Las reglas son para romperse...

Las estrategias reproductivas de *Uta stansburaria* presentan ciclos evolutivamente estables, sin embargo no pueden ser consideradas propiamente estrategias

evolutivamente estables en el sentido original de este término, porque generalmente cada una es factible de ser invadida por otra. La naturaleza cíclica de la relación entre estrategias permite su preservación a pesar de la inestabilidad de cada una *per se*. El modelo ideal inspirado en teoría de juegos permite preguntarnos acerca de los comportamientos animales desde un cierto enfoque, buscando las “reglas” del juego. Organismos como estas lagartijas abren un excelente panorama para plantear hipótesis que entrelazan el comportamiento con la genética, ¿cuál lleva a cuál? Pero no sólo eso, poco a poco podremos ir incluyendo en estos estudios modelos de los efectos de la heterogeneidad ambiental y geográfica a la que están sujetas las poblaciones silvestres y que hacen el acertijo aún más jugoso.



(Martínez-Ainsworth, 2014)

Para saber más.

1. Vera-Ramírez, N., A. Martínez-Martínez, G. Bojórquez, “*Uta stansburiana*: una ventana a la evolución de las estrategias reproductivas, *Acta Universitaria*, **22** (8): 5-11, 2012.

Referencias especializadas.

1. Corl, A., A. R. Davis, S. R. Kutcha y B. Sinervo, “Selective loss of polymorphic mating types is associated with rapid phenotypic evolution during morphic speciation” *Proceedings of the National Academy of Sciences. Early edition*, pp. 1-6, 2010.
2. Sinervo, B. y C. M. Lively, “The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies”, *Nature* **380**: 240-243, 1996.

3. Smith, J. M., "The games lizards play", *Nature* **380**:198-199, 1996,
4. Zamudio, K. R. y B. Sinervo, "Polygyny, mate-guarding, and posthumous fertilization as alternative male mating strategies", *Proceedings of the National Academy of Sciences* **97** (26): 14427-14432, 2000.