

# SEXUA EBOLUZIOAREN MOTORE

Ugal-estrategiak joko ebolutiboan

*Arturo Elosegi*







# **SEXUA, EBOLUZIOAREN MOTORE**

**Ugal-estrategiak joko ebolutiboan**

**CAF-ELHUYAR ZIENTZI DIBULGAZIORAKO  
1. SARIAREN IRABAZLEA**

*Arturo Elo segi*

## EUSKAL HERRIAN INPRIMATUA

Eusko Jaurlaritzako Hezkuntza, Unibertsitate eta Ikerketa Sailak onetsia: 1995-6-15

© Arturo Elosegi

© ELHUYAR KULTUR ELKARTEA Asteasuain, 14. Txikierdi. 20170 USURBIL (Argitalpen honetarako)

Azaleko argazkia: M. M. Elosegi Irurtia

Lege-gordailua: SS-779/95

ISBN: 84-87114-99-7

---

Inprimatzailea: Litografia Danona, S.Coop. Ugaldetxo poligonoa z.g. OIARTZUN (Gipuzkoa)



## **SARIEI BURUZ BI HITZ**

*Industriaren munduan bizi ditugun garai hauetako eguneroko jardun zoroak nekez uzten du behar bezalako lasaitasunez aintzat hartzen, edozein enpresarentzat, mugitzen den tokiko errealitate desberdin guztiak nabaritzea duen garrantzi ikaragarria.*

*Merkatuak gero eta nazioartekoagoak izanik, enpresen jarduera ere mundu-mailakoa bihurtzen ari da, eta horrek industri aktibitatearen arlo desberdinetan orain arte ohikoak ez ziren klabeetan harremanak izatera behartzen gaitu.*

*Guretzat honek indar handiagoa ematen dio, eta konbentzimendu osoa dugu horretaz, geure gizarte-errealitatea "ukitzeak" duen garrantziari, gure gizon eta emakumeen errealitatea, alegia.*

*Euskadin gaude, eta euskararen normalizazioari emandako sostengua, tematuak gauden politika bat da gure enpresan.*

*Esparru horren barruan, Elhuyarrekin batera euskarazko zientzia eta teknologia zabalkundeko lehenengo lehiaketari laguntzea erabaki genuenean, ez genuen momentuko neurri bat hartu. Aldiz, guk hori uste dugu behintzat, urrats bat gehiago eman genuen euskararen normalizazioaren aldeko politikan,*

*Orduan hala ere, ez ginen erabat jakitun martxan jartzen zenaren garrantziaz.*

*Euskarazko obra hau irakurtzeko aukera dutenak gurekin bat etorriko dira seguru, orduko ekimen hark irabazi duen errespetuaz.*

*Aurkeztu diren obren kategoriak, eta bereziki honenak,adore ematen digu hasierako laguntzarekin jarraitzeko.*

**Andres Arizkorreta**  
**CAFeko zuzendaria**



## **BIDEA EGINEZ**

1994ko irailean 20 urte bete zituen gure elkartearen agerkariak, Elhuyar aldizkariak. Gauza txikia dira 20 urte agian, nanoinstant baino ez historiaren harian. Alabaina, hogeitaz horiek erabakiorrak gertatu dira euskararen bilakaeran, gure mintzairak aurrerakada paregabe eta sinesgaitza egin baitu. Elhuyar aldizkaria gertakari horren lekuko eta protagonista zuzena izan da.

Artean, orain, sendo eta errotuta dagoen euskara batua, erauntsiak astindutako landaretxoa zen. Euskara batua ume jaioberria izanik ere, lauhankatan ikasteko betarik izan gabe, korrika egin behar izan zuen etsaien horzkadei saihesteko. Giro haren lekuko da Elhuyar aldizkariaren lehen alea idatzitakoa:

«Euskal kulturgintzan ia dena egiteko daukagula gauza jakina eta tamalgarria da. Sukaldeko girotik eta lagunartetik irteten garen bezain laster bide ilunetatik abiatzen gara, euskarara lotsagarri geratzen zaigu batzuetan. (...) Euskarari, zientzien plazara jalgi dadin, agerlekuak prestatu behar dizkiogu, bere sortzaileek nolakoa den erakuts diezaguten eta denon artean haiei lagun diezaiegun gero eta helduagoa, egokiagoa, apainagoa sortzen».

Hogeitaz horiek hauetan agerleku horiek prestatzen eta lantzen ihardun dugu, hasikin haien azken fruituak CAF-Elhuyar Zientzi Dibulgaziorako Sariak direlarik.

Egia aitortzeko, beldur ginen zientzi dibulgaziozko sariak antolatzea erabaki genuenean. Nolakoa izango da erantzuna? galdetzen genion gure buruari zalantzaz. Erantzunak ordea gure asmorik baikorrenak gaingitu zituen, kantitatez zein kalitatez. Are gehiago, idazle berri, ibilgabeen bila genbiltzala kontutan hartzen badugu. Beraz, orain 20 urte amets zoro zena, errealtate hunkigarria da egun. Zorionak eman nahi dizkiet beraz lehen sari honetan parte hartu duten guztiei. Ez gure deiari kasu eginez, Elhuyarren sortzaileen amets zoroa gauzatu dutelako, parte hartzaileen lanek, oro har, goi-mailako kalitatea izan dutelako baizik. Eta hori da benetan inportantea.

Bestetik, goi-maila lortu du CAFek teknologiaren munduan eta, era berean, goi-mailako jarrera erakusten ari da euskararen normalizazioan. Eta egia aitortzeko euskarari mesede handiago dagio esku artean duen enpresan euskararen erabilera sustatzeko planari tinko eusteak, sari hauek esponsorizatzeak baino. Eta horregatik eskerrak eman behar dizkiogu euskaldunok CAFi, euskalduntzean ere aitzindari gertatzen ari delako.

**Inaki Irazabalbeitia**  
**Elhuyar Kultur Elkartearen Lehendakaria**





## ESKERRONAK

1993. urtean Jesusmari Txurrukak eboluzioari buruzko ikastaroa antolatu zuen Udako Euskal Unibertsitatean. Hark "gonbidatu" ninduen parte hartzera, eboluzioaren ikuspuntu ekologikoa landuz. Estrategia ekologikoen eboluzioaren barnean, informazio ugarien eta argiena nuelakoan, ugal-estrategiei buruzko hitzaldia eman nuen. Hitzaldi horretako informazioa idazteari ekin nion, hamar bat orrialdeko lana osotu asmotan, baina arian-arian, ehundik gora joan zitzaidan kopurua. 1994an Elhuyar elkarteak eta CAF enpresak euskarazko dibulgazio zientifikorako saria antolatu zuten, eta liburu honi egokitu zitzaion. Eta orain, Elhuyar elkar-tearen eskutik argitaratu da.

Denbora luze honetan jende ugariaren laguntza, aholkuak, kritikak eta ideiak jaso ditut. Lehenik UEUko Natur Zientziak sailaren irteeretako solasaldi lizunek nabarmen eraldatu dute sexuari buruz nituen ideiak, eta bertan bildutako datu asko, bertan burututako hausnarketa ugari azaltzen da orriotan. Horrez gain, Euskal Herriko Unibertsitateko Zientzi Fakultateko lankide askok jasan naute informazio eske, edota zalantzak argitu nahian. Jesusmari Txurruka etengabe aritu zait (eta ari zait) aldizkari zientifikoetan agertutako azken artikulua ekartzen; Joxerra Aihartza eta Kepa Altonaga izan dira nire zalantza terminologiko gehienen irtenbide; Bego Jugok behin baino gehiagotan argitu izan dizkit genetikarekin nituen arazoak.

Jende ugari irakurri du liburuaren eskuizkiribua, eta hauen aholkuak ere biltzen saiatu naiz. Ezin utz ditzaket aipatu gabe hemengo hauek: Arantxa Aranburu, Arantxa Aldezabal eta Inazio Garinek jasan zituzten lanaren lehen bertsioak, gogorrenak, eta ideia asko iradoki zizkidaten; Miren eta Pontxito Irurtiak goitik behera miatu zuten bertsio aurreratuago bat, ehundaka akats ortografiko aurkituz; Patziku Perurenak nire literatura esklerotizatu jasan zuen, zenbait pasartetan aire freskoa ekarriz; Kontxi Zozaiak ere arkatz-pare bat behinik gastatu zituen euskaltegiko ikasleek ere egiten ez dituzten hutsak zuzentzen; Joxerra Aihartzak eta Jon Larrañagak lana ez dakit zenbat aldiz begiztatu zuten, eta egindako iradokizunek hainbat orrialdetan luzarazi zuten idatzia aldioro; Elhuyarko Alfontso Mujikak egin du azken zuzenketak; Joxerra Aihartzak eta Luisma Urkizak beren argazkiak utzi dizkidate.

Aipatutako guztiei eskerrik beroenak; lan hau akatsik gabe geratu ez bada, ez da zuen errua izan.

**Arturo Elosegi Irurtia**



|                                                                    |            |
|--------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>1. Sarrera .....</b>                                            | <b>3</b>   |
| <b>2. Eboluzioaren ardatzak .....</b>                              | <b>9</b>   |
| <b>3. Ekologia ebolutiboa .....</b>                                | <b>15</b>  |
| <b>4. Ikerketa-metodoak .....</b>                                  | <b>19</b>  |
| <b>5. Estrategia sexualen eboluzio-gaitasuna .....</b>             | <b>24</b>  |
| <b>6. Ugalketa sexuala: zergatia eta ondorioak .....</b>           | <b>36</b>  |
| Sexuaren zergatia.....                                             | 36         |
| Sexuen zergatia .....                                              | 43         |
| Sexu-ratioa .....                                                  | 46         |
| Sexuen ondorioak: hautespen sexuala.....                           | 50         |
| Esperma-lehia.....                                                 | 55         |
| <b>7. Estrategien optimizazioa: bizi-historien oinarriak .....</b> | <b>58</b>  |
| Zenbat aldiz ugaltu?.....                                          | 58         |
| Heldutasuna.....                                                   | 62         |
| Epe ugalkorra eta zahartzaroa.....                                 | 64         |
| <b>8. Estrategien optimizazioa: kumaldiaren erregulazioa .....</b> | <b>70</b>  |
| Ugalkidearen aukeraketa.....                                       | 70         |
| Ugalketaren sinkronizazioa .....                                   | 76         |
| Kume-kopurua eta kumeen neurria.....                               | 78         |
| Kume altrizialak eta prekozialak.....                              | 90         |
| Zaintza parentala .....                                            | 93         |
| <b>9. Ugal-sistemak .....</b>                                      | <b>97</b>  |
| Poliginia .....                                                    | 97         |
| Monogamia .....                                                    | 102        |
| Poliandria .....                                                   | 106        |
| Promiskuitatea.....                                                | 109        |
| Ugal-sistema alternatiboak .....                                   | 109        |
| <b>10. Sexua, talde familiarra eta sozietatea .....</b>            | <b>115</b> |
| Altruismoaren berrikuspena.....                                    | 115        |
| Sozietate-motak .....                                              | 120        |
| <b>11. Atalak integratzen .....</b>                                | <b>124</b> |
| Antilope afrikarren egituraketa soziala .....                      | 124        |
| Lehoien kasua .....                                                | 128        |
| Tuntunaren ugal-ekologia.....                                      | 132        |
| Oreinaren ugal-estrategia.....                                     | 136        |
| <b>12. Epilogo .....</b>                                           | <b>142</b> |
| <b>13. Bibliografia .....</b>                                      | <b>143</b> |
| <b>14. Glosarioa .....</b>                                         | <b>150</b> |
| <b>15. Liburuan aipatutako espezieen aurkibidea .....</b>          | <b>153</b> |





**B**ialowiezako (Polonia) lautadan beha daiteke European geratzen den oihanik zaharrenetako bat; ortzia zuhaitz erraldoiek ezkutatuta, oihanpeko landareek bertako fauna aberatsa ia ikustezin bihurtzen dute. Enborrak pilare, eguzki-izpiak hostoetan beirate, bidaiaria katedral gotiko batean bezala sentitzen da, hegaztien kantuek eta intsektuen hotsek osotzen duten polifoniaren aurrean bere urrats baldarren zalapartaz lotsaturik. Orok bake eta bare dirudien eremu honetan, naturazaleak borroka luze eta krudelaren aztarnak ikusten ditu nonahi. Zuhaitzen arteko lehia, predadore eta ehizakien arteko gatazka, eta ingurune bortitzak eragindako zaurien orbainak, nabarmenak dira zentzumenak erne dituenarentzat. Zoko batean, ezki, astigar, eta makalekin lehian, haritz kandudun erraldoi bat hazi da. Duela hiru mende t'erdi, urtxintxaren batek negurako gordetako ezkur-alea nonbait ahanzi, eta udaberrian hozitu zen, beste landarexka askorekin batera. Gisa honetako landarexkek urte batzuk oihanpean iraun badezakete ere, handituko badira, inguruko zuhaitzen baten erorketaz soilgune bat sortzea ezinbestekoa dute, eta horrela-

koa izanen zen, ziurrenik, gure haritzaren gaztaroa. Hainbat urtez, inguruko landarexkekin lehia gogorra izango zuen, beste espezie batzuk (urkiak, haltzak) azkarrago hazten baitira; baina haritzak urte batzuk irauteko zortea izan eta azkenik neurriagatik gainditu egin zituen eta oihan-zati horretako jaun bihurtu zen. 40 urte zituela lore eta ezkurak ematen hasi zen, gutxi batzuk hasieran, baina handitzen zen heinean gero eta gehiago, urteko kopurua milaka askotakoa izan arte. Bere ingurune latzaren aztarnak nabari ditu gaur egun: mende hauetan gertatutako izotz berantiarrek ihartutako adarrak, duela 50 urte tximistak egindako erregunea, gaur ardangaiek estalita, haritz kandudunaz soilik elikatzen diren ehundaka intsektu-espezieren ziztada zein hozken markak, onddoen erasoak azalpean... Udazkeneko hego-haizeak lurreratuko du azkenik haritza, bere laugarren mendearen inguruan. Denbora honetan guztian sorturiko milioika ezkurretatik, gehienez ere, gutxi batzuek lortuko dute zuhaitz heldu izatera iritsi eta ugaltzea.

Izan ere, oihanak ingurunea nahikoa eroso den lekuetan garatzen



direnez, bertako zuhaitzentzako arazo nagusia lurraldearen asetasun-maila da, finkatzeko lekurik eza. Basamortuetan, ordea, gauzak bestelakoak dira: bizitzaren muga nagusia ur-peitutasunak jartzen du, lekua soberan egonik. Saharako hainbat landarek, oihanetako zuhaitzek bezala, bizirau-pen luzea dute, nahiz eta loratzea euria egiten duen aldi bakan horietan soilik burutu, ez urtero. Hainbat urtetan bizirik mantendu ahal izateko, herbiboroen aurkako mekanismo garatuak behar dituzte: arantzak, kaktus askoren kasuan, edota basamortuetako landareetan hain ugariak diren substantzia toxikoak. Beste landare askok, berriz, bizi-ziklo desberdina dute: lehorte desegokiak hazi moduan igarotzen dituzte, eta euria hasi bezain pronto landarexkak hozitzen dira, egun gutxietan euren zikloa burutuz, eta lore zein haziak emanez. Haziok, gordean erne, urte luzetan bideragarri iraun dezakete, sagu, txori edo inurriren batek jaten ez baditu behintzat. Basamortu gehienetan bezala, Saharan erauntsiak oso aldizka gertatzeaz gain, oso lekuka eman daitezkeenez, ur apur horiek aprobe-txatzeko haziak ahalik eta eremu zabalenean barreiatzea komeni da, eta landare gehienek hazi txiki eta arinak dituzte, haizeen kapritxoaren arabera bidaia luzeak egiteko aproposak. Landareontzat ez dago denborarik ez energiariak babes-mekanismoak gartzeko, energia guztia haziak ekoiztera bideratu behar baitute, haziren batek

hurrengo erauntsira arte irauteko aukera eduki dezan. Horren ondorioz, oso landare xume eta ahul dira kasu gehienetan. Hala ere, batezbesteko kume bideragarrien ekoizpena haritz erraldoienaren parekoa dute.

Baina ez dira soilik landareak bizitzako fase batean luzaro irauten dutenak. Intsektu askok ere denbora luzez gazte bezala igaro ondoren, ugalaldi oso laburra dute. Euskal Herriko ibai eta erreketan udako gauen epelean intsektu hegalaria batzuk multzo handitan hegatzten dira, eztei-dantzan: *Baetis* generoko efemeropteroen taldeko helduak dira. Larbak erreka lasterretan bizi dira, harri-tarteetan aurkitzen dituzten partikula txikiz elikatuz; uraren tenperatura zein bazka-kantitatearen arabera, 6-10 hilabetez bizi dira modu honetan, harrapakarietatik ezkutatuz. Intsektu guztiek bezala exoeskeletoa dutenez, euren hazkuntzak kutikula aldatzea eskatzen die: metakinak neurri zehatz batera iristean, hormonon ekoizpena aldatu egiten da, eta honen ondorioz kutikula zaharra lehortu eta askatu, denbora laburrean kutikula berria gogortzen zaiela. Ez dira, beraz, gu bezala, pixkanaka hazten; kutikula bizitzan zehar bost aldiz aldatzen dutenez, beste hainbat neurri desberdineko larbak aurkitzen dira, baina ez bitartekoak. Pisu minimo bat igarotzen dutenean, eta baldintzak egokiak badira, larbak pupatu eta heldu hegodunak sortzen dira. Hauek uretatik atera, eta errekan gora

hegan egiten dute, multzo handitan; eztei-hegaldia laburra izan ohi da, eta kopulak gertatu bezain laster emeak arrautzak uretan errun eta hil eginen dira. Heldu gisara duten bizitzaren laburra (gehienetan gau batez azpiko) da talde honen “efemeroptero” izenaren zergatia.

Thrips-ak landareetan bizi diren milimetro gutxiko intsektu hegalaria dira. Espezie asko daude nonahi, nahiz eta, hain txikiak izaki, jende gehienak ez dien inoiz erreparatu. Txikiak izanagatik, ez dira harrapakari eta bizkarroietatik libratzen. Adibidez, Ekialde Hurbileko pikuondo-espezie batzuk aldizka thripsez gainezka egon ohi dira, eta halakoetan *Adactylium* akaroa, akain ñimiño baten antzeko animalia, asko ugaritzen zaie. Akaro hauek thripsen arrautzez elikatzen dira: emeak arrautza bat aurkitzean, hartan murgildu eta elikatzen hasten da, bere sabeleko arrautzak hazitzen zaizkiolarik. Akaro gehienek arrautzetatik larbak irteten dira, eta hainbat fasetatik igaro ondoren, helduak ematen dituzte. *Adactylumen* zikloa ordea, oso bestelakoa da. Arrautzek amaren gorputzaren barruan eklosionatzen dute, bertatik heldu txikiak ateratzen direlarik: bat arra eta gaine-rako hogeit inguru emeak. Arrak, oraindik amaren sabelean, bere arre-ba guztiarekin kopulatzen du, eta ondoren hil egiten da; kume emeak, ernari jada, amaren barrunbean elikatzen dira berau hil arte; orduan, amaren

sabela zulatuz, kanpora irten eta beste ostalari baten bila abiatzen dira.

*Dicrocoelium dendriticum* trematodoaren helduek ugaztunen gibelen pasarte estuetan zehar ibiltzeko proposa den zentimetro gutxiko gorputz zapal eta malgua dute. Orein, ardi eta bestelako ugaztunen baitan bizi dira gibela elikatuz, eta kopulatu ondoren milaka arrautza erruten dituzte. Oso ongi babesturiko arrautzok gibelak jariatutako behazunarekin batera hesteetara pasatzen dira, eta gorotzekin kanporatu, belar artean geratzeko. Noizbait, gorotzez edo belarrez elikatzen ari den marraskilo batek irentsi-ko ditu, eta honen heste barruan mirazidio izeneko larbak aterako dira. Larba hauek marraskiloaren hestea zulatu, eta liseri-guruinean finkatzen dira, “esporozito-ama” izenez ezagutzen den forma hartuz. Honek milaka esporozito asexual ekoizten ditu, hots, inongo kopularik gabe eratzen diren arrautzen gisakoak; eta hauetatik zerkaria izeneko beste larba batzuk sortzen dira. Zerkariak larba mugikorrak dira, eta olde handitan marraskiloaren birikara migratzen dute. Honek ez ditu, nonbait, oso atsegin, eta doministiku batez kanporatu egiten ditu, leherketa gisa eta mukiz inguratuta. Muki hori garrantzitsua da larbentzat, belarretan itsasteaz gain, idortzean barruan dagoen larba-multzoa babes-ten baitu. Denbora baten buruan, marraskilo-arrautzen bila dabilen inu-  
rri batek zerkari-multzoa janen du,



eta hauek metazerkaria larba bihurtu-ko dira, gehienak inurriaren abdomenan metatuko direnak. Larba gutxi batzuk, berriz, inurriaren portaera erregulatzen duen ganglio subesofagikora joaten dira, eta bertan eraginez, ostalaria euren esanetara jartzen dute. Inurriak bat-batean portaera bitxia hartuko du: egunaren zatirik handiena belar baten puntari gogor eutsita emanen du, gauez berriro inurritegira itzuliz. Normala denez, orein edo behiren batek inurri "ero" hori belarrarekin batera irentsiko du, eta orduan metazerkariak helduak emanen dituzte, hauek gibelera joko dute, eta modu sexualean hasiko dira berriz ugaltzen, zikloa etengabe errepikatuz.

Bizitzan zehar milaka arrautza erruten dituzten intsektu edota milioika hazi ekoizten dituzten zuhaitz horiekin alderatuta, Kaliforniako kondorra ugaltzaile guztiz kontserbadore agertzen zaigu. Hegazti sarraskijale hauek 5-6 urte behar dituzte heldutasunera iristeko, eta orduan bikote finkoak eratzen dituzte. Bikoteek habia eraiki, eta urtero arrautza bat errun eta zain dezakete; lehen urteetan ugal-arrakasta eskasa dute, eta bi gurasoek txittoa bazkatzen duten arren, kasu gehienetan gosez hiltzen zaie. Eskarmentuan sartu ahalean txitoaren bizitzeko aukera gailendu egiten da, baina ez da halere inoiz altua izaten. Bikoteak 50 urte inguruko bizi-iraupena izan dezake, eta denbora horren buruan dozena bat kume

hegaraztea lor dezake. Gazteen hilkor-tasuna ez da txantxetakoa, eta populazioaren gorakada ematekotan, oso astiro gerta daiteke. Une honetan Kaliforniako kondorra galtzeko zorian dago, bere habitataren eraldaketaz gain, aurkitzen duen sarraski asko pozoituta baitago koiote-populazioak kontrolatzearren. Nolanahi ere, eta bere ugalketa urria ikusirik harritzekoa badirudi ere, gizakiaren eragina nabarmendu aurretik franko ongi joan zaio espezie honi.

Australiako ekialdean dagoen arrezife-barrera munduko ekosistema konplexuenetarikoa da. Koralek milioika urtetan eraikitako habitat berezi honetan milaka belaki, molusku, krustazeo, alga eta arrain-espezie bizi dira, euren arteko lehia amaigabearen ondorioz moldaera bitxien jabe. Arrezifeek ur gardenak dituzte, eta mikrohabitat arras desberdinak, bazter geldoenetatik olatu gogorrenetako inguruneetara, kobazulo ilunetatik putzu argitsuetara, eta espezie gehienak mikrohabitat hauen arabera banatuta agertzen zaizkigu. Arrain askorentzat bizkarroiak arazo bihurtzen dira, eta noizean behinka garbileku berezietara hurbiltzen dira, berauetaz aska ditzaten. Garbilekuak tradizioak finkaturiko guneak dira, bertan arrain garbitzaileak, inongo erasorik gabe, inguratzen zaizkien arrainen bizkarroiez elikatzen direlarik. Hauetarikoa dugun *Labroides dimidiatus* arrainak eme jaiotzen dira.

Arrain hauek taldetan bizi dira, ar dominatzaile batek babesten duen lurraldean. Dominatzaileak bere lurraldeko eme guztien arrautzak ernaltzen ditu, baina ez die inongo laguntzarik eskaintzen kumeen zaintzan. Edozein arrazoigatik ar dominatzailea hiltzen bada, taldeko emerik handiena ar bilakatzen da, egun biren buruan. Esperimentazioaren bidez beha daiteke azken hau. Arra ezabatzean, emerik zaharrena ar bilakatzen da, bera ezabatzean hurrengoa, eta abar. Arrain hauek bizi diren ingurune-ko gardentasunak eta koraleen egiturak lurralde finkoak mantentzea, eta bertara gainerako arrik ez hurbiltzea baimentzen du. Horrelako portae-  
rak, noski, ar handi eta sendoa eskatzen du, eta badirudi hau dela estrate-  
gia bitxi honen arrazoia.

Ugalketarekin loturiko bitxikeriak ez dira urrutiko espezie arraroetan soilik gertatzen. Hain ezaguna eta aspergarria dirudien lur-zizareak ere, ongi aztertuz gero, bizi-ziklo interesgarria du oso. Zizareak hermafroditak dira, hots, ugal-aparatu ar eta emeak dituzte. Bi aparatatu hauek, gainera, batera funtziona dezaketenez, zizareak kopulatzen ari direnean biek aldi berean ar eta eme bezala ihardun dezakete. Hala ere, aukeratu egin dezakete modu hermafroditikoan ugaltu edo kopula ar edota eme bezala soilik burutu. Horrez gain, zizareek batzuetan eme gisara ihardun dezakete, arrautzak errunez, baina arrautza

asexualak, hots, ez bere eta ez beste inoren esperma erabili gabe. Honek guztiak, noski, arazo interesgarriak sortzen ditu zizareen ekologiaren ikuspuntutik. Zergatik batzuetan modu hermafroditikoan ihardun, eta bestetan ez? Ugalketa asexuala posible badute, zergatik ez modu honetan aritu eta beste batekin batzantzeak dituen zailtasunak saihestu? Aurkeztan al dute zizareek ugalkide jakin batekiko joerarik?

Naturazaleak, naturaz gozatzeaz gain, munduko komunitateen zergatia, espezie desberdinen bizi-zikloen balioa, inguruneak ezartzen dituen mugak, bizidunek muga hauekiko aurkeztan dituzten moldaerak, eta euren arteko erlazioak ulertu nahi ditu. Behaketa-bildumatik naturaren funtzionamenduaren ildo nagusiak ulertzera bide luzea dago, eta inoiz ahantz ez daitekeena hau da: mundua, gaur egun ikusten dugun bezala, milioika urtetako historia luzearen ondorio dela, bizidunak epe horretan elkar moldatuz joan direla hautespen naturalaren menpe. Horrela, bada, gaur egungo egoera eta moldaerak ulertu nahi baditugu, ezinbestekoa zaigu berauek baldintzatu dituzten ingurune eta prozesu ebolutiboak ulertzea. Goian aipaturiko kasuak ez dira ez bitxienak, ez eta muturrekoenak ere. Natura hagitz konplexua da, eta konplexutasun hori maila guztietan isladatzen da: kolore, gorpuzkera, portaera, bizi-ziklo, elikatze-  
estrategia.



gia eta beste hainbat atal, izugarri aldatzen dira espezieetik espeziera.

Biologiaren helburua bizidunen funtzionamendua ulertzea bada, ezinbesteko zaigu edozein espezieren fisiologia edota konposizio kimikoa ezagutzeaz gain, bakoitzak bere ingurunean duen funtzionamendua azaltzea. Horretarako, portaera, bizi-zikloa eta gainerako atalek duten moldatze-balioa aztertu behar da, eta eboluzioan zehar nola garatu ahal izan diren aztertu. Ugalketa da, ikusiko dugunez, bizidunen unerik kritikoen, eta horixe

da liburu honen helburua: ugalketarako estrategiak berauen eboluzioa eragin duten ingurune-baldintzen arabera aztertzea, eta honen guztiaren ondorio ebolutiboak azaltzea. Tartekatuta daude, beraz, teoria eta adibide praktikoak, espezie ezagun eta arrotzen kasuak, kontzeptu aski zail eta nahikoa errazak. Espezializatu gabeko irakurleak agian aldizka hiztegiren baten beharra edukiko badu ere, idazlearen xedea informazio zientifiko zehatza ahalik eta modu ulergarrienean idaztea izan da. Irakurleak esan beharko du zein puntutaraino lortu dugun.



**D**uela 4.000 milioi urte pasatxo sortu ziren lehen bizidunak, Lurreko itsaso azal eta epeletan: uretan ugariak ziren molekula organikoak ustiatuz bizi ziren izaki unizelularrak, fisiologia eta eitearen arabera nahikoa bakunak. Harrezkero bizitza planeta osoa kolonizatzen joan da, basamortu idorretatik arktikoraino, erreketatik kobazuloetaraino, hondo abisaletatik goimendietaraino, gailur garaienak eta poloetako izotz-eremu zabalak soilik geratu direlarik bizidunen presentzia nabarmenik gabe. Bide luze horretan mundu organikoa etengabe eraldatuz joan da, ingurune desberdinetara moldatuz, eta komunitate integratuak garatuz. Oihan tropikalen oparotasun harrigarrian, basamortuetako biztanleen moldaera berezietan, paduretako emankortasunean, labarretako landarexken biziraupenean, urdailaren funtzionamenduan, edonon beha daitezke hain denbora luzean zehar gertaturiko **eboluzioaren** ondorioak.

Izan dira historia luze honetan Lurraren itxura arras aldatu duten estintzio-une bortitzak, baina oro har, natura ingurune desberdinak kolonizatzen zituen heinean dibertsifikatuz

joan dela esan genezake, lekuan lekuko baldintzek edonon baliagarriak ez diren moldaera bereziak eskatzen baitituzte. Honela, gaur egun naturari gainbegirada bat ematean, bere dibertsitateak harritzen gaitu lehenengoz: loreen forma bereziak, intsektuen ugaritasun eta diseinu harrigarriak, hegaztien kolore bitxiak, plankton-tanta batean ager daitezkeen egitura desberdinak... honek guztiak nahi bezainbeste eskalatan beha daitekeen multzo eranitz eta integratua osotzen du. Dibertsitate hori, ordea, ez datorkio soil-soilik forma, kolore edota usain bitxiengatik. Izaki horiek guztiek, gainera, bizi-ziklo guztiz diferentziatuak dituzte, garapen-sistema desberdinak, eta portaera oso espezifikoak.

Nola gertatzen da eboluzioa? Prozesu honek bi ardatz nagusi dituela esan genezake. Lehenik, bai mutazioen, bai kromosomen errekonbinazioaren ondorioz, guraso baten ondorengoen artean **diferentzia heredagarriak** sortzen dira, hots, hurrengo belaunaldietara pasa daitezkeen diferentzia genetikoak. Eta bigarrenik, diferentzia hauetariko batzuk bederen **arrakastan** eragina dute: aldaketa batzuk kaltegarriak

izanen direnez, baztertzeko joera izanen da, hau da, izaki horiek hiltzekoa, eta beste batzuek, berriz, alearentzat onuragarriak izaki, arrakasta handiagoa eskainiko diote. Sortzen diren izaki berri guztientzako lekurik ezean, hauetariko asko

arrakastarik gabe hiltzera kondanatuta daude, halabeharrez. Inguru-neak uneoro genotipo batzuk faboratzen ditu, eta beste batzuk ezabatzen, eta eboluzioa bultzatzen duen indar honi deritzogu, hain zuzen, **hautespen naturala**.

### GENETIKAREN OINARRIZKO ZENBAIT KONTZEPTU

**Genotipoa** gorputz bat nola eraiki eta nola funtzionarazi azaltzen duen errezeta da. **DNA** izenaz ezagutzen den molekula luze batean, lau hizkiko alfabetoan dago idatzita errezeta hau, eta gorputzeko zelula ia guztietan bina kopia gordetzen dira. Errezeta konplexu honetan **gene** izeneko ordena desberdinak bereiz daitezke; hauetariko bakoitzak gorputzaren eraikuntzaren urrats bat, edo gorputzaren ezaugarri bat (begien kolorea, esate baterako) kontrolatzen du. Gizakiak 75.000 gene inguru ditu **kromosoma** izeneko 23 bikotetan bilduta. Arraren haziak 23 kromosoma ditu, eta emearen obuluak beste 23, eta ernalketaren ondorioz eratzen den zigotoak 23 pare. Gorputzaren eraikuntzarako urrats bakoitzean, beraz, bi ordena ditugu, bata amarengandik datorkiguna, eta bestea aitarengandik, nahiz eta askotan baten efektuak bestearena menperatzen duen gene baten bi ordena hauek **alelo** izena dute.

Enbrioia garatzen doan heinean bere zelulak **mitosi** prozesuaren bidez erdibitzen dira, genotipo osoa kopiatuz bikoiztu ondoren. Horrela, sortzen diren zelula guztiek genotipo berdina daramate. Nolanahi ere, garapenarekin batera zelulen diferentziazioa gertatzen da: zelula batek muskulua eratzeko ordenak aktibatzen dituen bitartean, beste batek gibelera eratuko du (hobeki esanda, giblean dagoen zelula-motetariko bat) edo larruko zelula bat.

Gorputzaren eitea ez dator, ordea, genotipotik soilik; inguruneak ere eragin handia du, bizimodu desberdina izan duten anaia bikien gorpuzkerak argi uzten duenez. Kasu honetan, biak genotipo berdina eduki arren, lanak, dietak eta beste hainbat faktorek modu desberdinean modelatuta egon daitezke. Genotipo eta ingurunearen eraginez eratzen denari **fenotipo** deritzogu, eta hau, genotipoa ez bezala, ez da belaunalditik belaunaldira pasatzen. Kulturisten umeak ez dira muskulu handikoak, ez badute atal hau lantzen, bederen. Istripuz besoa galdu dutenen haurrak, halaber, ez dira besamotz jaiotzen. Honela, genotipoak kontrolatzen du zeintzu ezaugarri pasatzen diren belaunaldiz belaunaldi, baina inguruneak gero ezaugarri hauetako askoren gain eragin dezake, berauek neurri batean aldatuz (fenotipo desberdinak emanez).



Natura 4.000 milioi urteko  
eboluzio-prozesuaren ondorioa da.  
Epe horretan bizidunak ingurune  
desberdinak kolonizatzen,  
elkarrekin moldatzen eta  
dibertsifikatzen joan dira.





Gametoak (esperma eta obuluak) eratzeko **meiosia** burutzen da. Gametoek zelula arruntetan dagoen genotipoaren erdia besterik ez dutenez, gametoak emanen dituzten zelulek aukeratu egin behar dute zein gene pasatu gameto bakoitzari. Sinpleena bati amaren aldeko kromosoma guztiak, eta beste bati aitaren aldekoak pasatzea izanen litzateke, baina meiosia konplexuagoa izan ohi da. Kromosomak bikoteka paratzen dira, zatiak elkartrukatzen dituzte, **errekonbinazio** izenez ezagutzen den prozesuan, eta eratzen diren kromosoma berri hauek bi gametoen artean banatzen dira. Honen ondorioz, ale baten gameto guztiek gene-konbinazio desberdinak daramatzate; kumeek gurasoen genotipoek kodifikatutako hainbat ezaugarri heredatzen dute, baina ez konbinazio berdinetan.

Meiosia, beraz, errezeta zaharrak modu berritan konbinatzeko sistema da; horrez gain, batzuetan errezeta zeharo berriak ere era daitezke. DNA kopiatzean maiz akatsak gertatzen dira, eta zati bat falta daiteke, edo errepikatuta agertu, edota hizki bat aldatu; honen ondorioa gene berriak sortzea izan daiteke. Akats hauek **mutazio** izenez ezagutzen ditugu, eta garrantzi handia dute eboluzioan. Kasu gehienetan errezeta txarragotu egiten dute, baina batzuetan berrikuntza arrakastatsua izaten ahal da.

Zer da, ordea, ebolutiboki arrakasta edukitzea? Izaki baten arrakasta ez da neurtzen biziraupenaren arabera, lortzen duen pisuaren, lasaitasunaren edota “zorion” mailaren arabera. Esaten dugu izaki batek arrakasta izan duela ondorengoak utzi baditu, eta orduan soilik. Honela, bada, ugalketa izanen litzateke arrakasta ebolutiboaren giltzarri. Pentsatzen jartzen bagara, berehala ikusiko dugu gu munduan bizi bagara, azken 4.000 milioi urteotan gure arbaso **guztiak** ugaltu direlako dela. Izan dira epe horretan beste hainbat eta hainbat ale ugaltu ez direnak, eta horrek automatikoki dakar beraien leinuak bertan etetea. Zentzu horretan esaten dugu ale, espezie edo familia horiek une batean ez dutela arrakastarik izan.

Arrakasta ebolutiboa ez da betirako dohaina. Denbora luzez izaki-talde bat

ugari eta arrakastatsua izan daiteke, baina ingurunearen aldaketa baten aurrean erantzun egokirik ez badu, laburki iraungitzen ahal da. Honela, historia ebolutiboan hagitz garrantzitsuak izan diren talde asko (trilobiteak, ammoniteak, dinosaurusak, etab.) suntsitu egin ziren. Era berean, gaur egun munduan nagusi diren taldeetako batzuk ziurrenik suntsitu egingen dira ehundaka milioika urte gutxi batzuetan. Hainbeste aldatzen al da, ordea, ingurunea? Bai, eta etengabe, gainera. Kontutan har dezagun edozein izakiren ingurunea, klima bezalako baldintza abiotikoz gain, beste izakiz osotuta dagoela, eta hauek eboluzionatzen ari direla, etengabeko lehian, hautespen naturalak atsedetik hartu gabe. Iraungipenak azaltzean kontutan hartu behar da beti zortearen eragina <sup>82</sup>, askotan ez baitira gaizkien moldatutako espe-

Éboluzioaz mintzo garenean  
gorputz-diseinuaz (ad. hegaztien  
mokoak dietaren arabera) hitz  
egiteko joera dugu, hori bezain  
garrantzitsuak diren beste atalak  
(bizi-historia, ugal-estrategia,  
portaera...) ahantzirik.





zieak suntsitu, zehar-efektu baten ondorioz, zorigaitza izan dutenak baizik. Egon daitezke ongi moldaturiko espezieak, baina eremu oso mugatu batean, adibidez, irla bakar batean, eta honek halabeharrez irla horren patura lotzen ditu; espezie asko, halaber, bazka-iturri nagusia duten beste espezie bat murriztean suntsitu dira; edo besterik gabe, inondik ere iragar ez zitekeen hondamendi batek jota.

Eboluzioaz mintzo garenean, ikuspuntu desberdinetatik beha genezake fenomeno hau. Paleontologoek eboluzioaren historian sorturiko talde desberdinen bilakaera, hedapena eta iraungipena ikertzen dute, erregistro fosilean oinarrituta; populazio-genetikariek, aldiz, alelo desberdinek populazioan duten hedapena edota hautespena aztertzen dute; biologo molekularrek, DNAREN egitura, erreplikatzeko modua, edota geneen espresioa kontrolatzen duten

mekanismoak; zoologia konparatzaileak gorputz-atal desberdinek ingurune-baldintza desberdinei erantzuteko jasan dituzten eraldaketak behatzen ditu.

Dena den, eboluzioari buruzko testuak aztertuta, maila molekularreko mekanismoen eta gorputz-diseinuen azterketaren aldeko desoreka handia nabari da: adibide klasikoa bilakatu da, esate baterako, hegazti-espezie desberdinen dieta eta hauen mokoan formaren arteko erlazioa. Gorputz-diseinuak garrantzitsuak badira ere, ezin ahanztu genezake edozein izakiren arrakasta beste faktore ugariren menpe dagoela: bizi-zikloa, portaeraren malgutasuna, etab. Ezin dugu, beraz, historia ebolutiboa gorputzen eraldaketa soil gisara ulertu, bizidunei ingurune baliabideak ustiatzen, lehiakideei aurre egiten eta ingurune-baldintzen aldakortasuna jasaten laguntzen dien mekanismo-multzoen aldaketa bezala baizik.



Historia Naturalak hainbat mendetan zehar portaera, bizi-ziklo, banaketa-area eta beste aspektuei buruz datuak bildu eta sistematizatu ditu, modu ez oso planifikatuan izan bada ere. Darwin <sup>27</sup> bera ohartu zen portaera eta bizi-estrategien garrantziaz, eta honela, ur-zozoaren (*Cinclus cinclus*) kasua aipatu zuen: bere morfologia edo fisiologia aztertuz, nekez ohartuko litzateke inor hegazti hau urpean ibiliz elikatzen denaz. Azken hamarkadetan jauzi koalitatibo garrantzitsuak eman dira, eta posible izan da bitxikeri bilduma bat besterik ez zirudiena **ekologia ebolutiboaren** gorputz teoriko sendoaren barnean kokatzea. Ekologia ebolutiboak izakien bizi-estrategiak ingurunearekin dituen erlazioak ikertzen ditu, eta batez ere, estrategia zehatz bat zeintzu baldintzatan fabora daitekeen analizatzen du. Gaur egun bizi-historiako ezaugarrien eboluzioaz mintza gaitzke, talde-neurriaren optimizazioaz, edota portaera berezi baten efizientziaz, saguzarren hegaleen diseinuaz, eta fotosintesiaren efizientzia energetikoaz ari gaitzkeen bezalaxe. Jauzi hori gerta zedin, ezinbestekoa izan zen natura ekologia ebolutiboaren ikus-

puntutik behatzea, izaki bakoitzaren portaera eta ezaugarri ekologikoen zentzu ebolutiboa aztertzea. Ikuspuntu berri honetatik, portaera, bizi-ziklo, ugalketa-sistema, eta beste hainbat ezaugarriren moldaera-balioa eta eboluzio-bidea da interesatzen zaiguna, eta ez horrenbeste ezaugarrien kontrol-mekanismo zehatza.

Ekologia ebolutiboan murgiltzean, hurbilketa batzuk egin behar ditugu derrigorrez. Batetik, pentsatu behar dugu milioka urteren poderioz, bizidunek nolabaiteko optimizazioa izanen zutela bizi-historietan, eta hori guztia doipena areagotuz egin dela. Beraz, ingurune bati aurre egiteko zein estrategia sortu behar izan den ikusten saiatzen gara. Horretarako inguruneak ezartzen dituen muga nagusiak identifikatu, eta muga hauei aurre egiteko leudekeen estrategia posibleak aurrikusi eta baloratu behar ditugu. **Estrategia** hitzak ez du kasu honetan ezer konszientea denik esan nahi, soil-soilik denboran zehar optimizatu behar izan den ezaugarri-multzo integratua dela. Beraz, planteatzen hasiko gara, esate baterako, zein portaera izanen litzatekeen hoberen klima edo habitat batean.

Pentsatu behar dugu, askotan portaeraren edota bizi-historien aldaketa txiki batek ondorio latzak dakartzala. Adibidez, untxia eta erbia oso antzekoak dira fisikoki, baina badute diferentzia nabarmen bat bizi-estrategien aldetik: untxia gregarioa da, lurpean zuloak egiten ditu, eta euren kasa molda ez daitezkeen kume ugariz erditzen da emea; erbia, aldiz, bakartia da, ez du zulorik egiten, eta kumeek jaio eta ordu gutxi barru gaitzen dira amari jarraitzeko. Honek izugarritzko eragina izan du espezie bakoitzaren historian, eta badakigu untxiak mundu erdian izurri izan direna, eta erbiak berriz arraroagoak direna.

Eboluzioaren inguruan ari garenean, kontutan hartu behar dugu bizidunak hautespen naturalaren emaitza direla, eta hautespen naturalak ugaltzaile hoberenak faboratzen dituela, ugalketa, beraz, une guztiz garrantzitsua izanik zentzu ebolutiboan. Ugaltzaile hoberena ez da, noski, bideragarritasun gutxiko kume gehien egiten dituen, baizik eta epe luzera begiratuta ondorengo gehien uzten dituen. Zentzu honetan, eta aurrerago ikusiko dugunez, kasu batzuetan ugal-estrategia optimoa kume gutxi izatea eta berauen biziraupena bermatzea izan daiteke. Ugalketa-mekanismo nagusia sexuala da, eta berau bizi-historien hainbat ezaugarriren eta portaeraren oinarri ere bada. Egituraketa sozialaren zatirik

gehiena, esate baterako, ugal-estrategien arabera interpreta daiteke. Horregatik, bada, zentratuko gara ugal-estrategietan, eta ez ustiapen-estrategietan, edota animalien komunikazioan, nahiz eta hauek ere ekologia ebolutiboaren ikuspuntutik nahikoa landuriko gaiak izan. **Ugal-estrategia** ugal-esfortzua denboran zehar banatzeko programa da. Noiz heldu? Noiz ugaltu? Zenbat aldiz? Zenbat gastatu kumeak zaintzen? Estrategia sexualak aipatzean, zentzurik zabalenean landuko ditugu, eta ez soil-soilik ugalketa sexualaren inguruan dauden ezaugarriak; baita zahartzaroa edota heldutasuna bezalako fenomenoak ere, hauek ere ugalketarekin zerikusi handia baitute.

Zeintzuk dira gure hurbilketaren mugak? Batetik, gaur egungo hainbat espezieren estrategia sexuali dago-kienez ezagumendu falta handia dago, espezie gutxi batzuk egonik ongi ikertuta. Gainera, estrategiak analizatzean, pentsatu behar dugu zein izan den optimizatu beharreko prozesua. Hau ez da batere erraza, eta prozesu kritikoa ustez identifikatu dugun kasuetan ere oker egon gaitezke. Portaeraren ezaugarriak ezin uler daitezke ez badugu kontutan hartzen euren esanahi adaptatiboa, beren fisiologia, beren historia ebolutiboa, eta beren ontogenia batera. Beraz, portaera ulertzeko, hurbilketa desberdinak uztartu behar ditugu. Bestetik, portaera ez da fosilizatzen, eta ondorioz



Eboluzioak diseinu zaharren  
gainean egiten duenez lan, historiak  
neurri handian mugatzen du bizi-  
-estrategien optimizazioa.  
Hegaztiak, adibidez, arrautzak  
errun eta txitoak zaintzen dituzte.  
Honek denbora luzez habira lotzen  
ditu, eta epe horretan migratzea  
eragozten die.



A. Elsoegi



oso zaila zaigu portaeren filogenia bat egitea; askotan, hori ikerketa konparatiboetatik atera behar dugu. Azkenik, optimizazioarekin gaudelarik, ezin dugu ahaztu **kontingentzia**, edo historiaren zama, iraganak neurri handi batean mugatzen baititu espezie batek har ditzakeen bideak. Hautespen naturalak diseinu zaharren gainean lan egiten du, eta ondorioz, espezie baten historia ebolutiboak baldintzatzen du neurri handi batean bere etorkizuna <sup>19</sup>. Esate baterako, ugaztun guztiek zaintza parentala azaltzen dute, euren morfologiak eta bizi-zikloak horrela exigitzen baitu. Ez da aski, beraz, teorikoki ikustea zer zatekeen desiragarri espezie batentzat baldintza batean, askotan irtenbide hori guztiz ezinezkoa baita.

Edozein espezieren bizi-estrategiak aztertzean, eta batez ere portaera konplexuena duten animaliak behatzean, arazo batekin topo egiten dugu: estrategia horiek konplexuak dira, optimizatu beharreko ezaugarri asko daude, maiz berauen arteko elkar-ekintzak bortitzak izanik, eta multzo horren analisia oso zaila da. Nola integratu eskema teoriko bakar batean bizitzataularen ezaugarriak, ugal-esfortzua eta kumeen ezaugarriak, lurraldekotasuna, bazkatzeko modua, talde-zaleatasuna, portaera agresiboa, ugalkidea erakartzeko ezaugarri morfologikoak eta migratzeko joerak? Nola aztertu batera milioika animali espezieren

bizi-estrategiak, eta leinu filogenetiko nagusien arteko antzak eta desberdintasunak? Nola aurkitu hain heterogeneoa den munduan, inguruneko faktore nagusiek ezartzen dituzten mugak, eta hauei aurre egiteko estrategia amankomunak?

Oraingoz behintzat, bizitzaren atal nagusien optimizazioari buruzko analisi nahikoa sakonak egon arren, ezin izan da hori guztia eskema ulergarri eta sendo bakar batean bildu. Hori dela eta, hemen ere ezaugarri indibidual ugariren eboluzioaz eta moldaera-zentzuaz ihardungo dugu, beste ezaugarri asko, garrantzizkoak izan arren, albo batera utzirik. Zehatzago esanda, ugalketa sexualaren ondorioak aztertuko ditugu, eta azkenik, honek portaera sozialean eduki duen eragina.

Hizkerarekin ere arazoak izan ditzakegu, askotan zail baita zuzentasuna ulergarritasunarekin edo irakurgarritasunarekin uztartzea. Esate baterako, sinplegoa da esatea “hamadryas arrek emeak zaintzen dituzte hauen fideltasuna ziurtatzeko”, eta ez “arren zaintza-portaerak haien doipen inklusiboa emendatzen du, euren emeatako bat beste ar batek intseminatzeko probabilitatea murriztuz, eta honen ondorioz, ar zaintzaileek zaintzaile ez direnekiko abantailak dituzte”. Barka biezagu lizentzia irakurleak.

**E**kologia ebolutiboan metodo zientifikoak lau urrats jarraitzen ditu: behaketak, hipotesiak, aurrikuspenak eta testak <sup>57</sup>. Lehenengoz eta behin, derrigorrezkoa da naturan gertatzen diren prozesuez, hainbat espezieren estrategiaz, hainbat portaera eta mekanismo bitxiz datuak biltzea. Behaketa-multzoa nahikoa handia denean, has gaitezke joera orokorrak atzematzen: zein baldintzatan gertatzen den maizen portaera berezi bat, esate baterako. Adibidez, zerbidoetan ingurunea ikusteko gaitasunaren eta eratzten diren taldeen neurriaren artean lotura zuzena dagoela ikus daiteke. Bigarrenik, mekanismo, portaera eta estrategia horiek hautespen-zentzua dutela emanaz, balio nagusia zein izan dezaketen behatzen hasiko gara, zein baldintzatan diren abantailagarri, eta zein ingurunetan izan zitezkeen faboratuak. Honek, noski, hipotesien planora pasarazten gaitu, eta posible da ez asmatzea portaera zehatz bat benetan modelatu duen hautespen-presioarekin. Aurreko adibideari jarraiki, taldekatzea zerbidoek harrapakarien aurrean duten babes-mekanismoa dela plazara genezake hipotesi gisa. Gure hipotesiaren ara-

bera, aurrikuspenak egiten has gaitezke: zer gertatuko litzateke ingurunea modu zehatz batean aldatuz gero? Eta harrapakari-kopurua emendatuz? Beste zein espeziek erantzun beharko luke antzeko eran? Aurrikuspen hauek testatzea da gure azken urratsa. Testak emaitza positiboak baldin baditu, gure hipotesiekin jarraituko dugu, eta gainerakoan, hipotesia birplanteatu egin beharko dugu.

Hipotesi hauek testatzeko, bide desberdinak jarrai daitezke.

Batetik, espezie bereko ale edo populazioen arteko konparazioak egin daitezke <sup>16</sup>. Edozein espezietan polimorfismoak beha daitezke (edo portaeraz ari bagara, polietologiak), eta baldintza zehatz batzuetan zein genotipok eskaintzen duen etekinik hoberena (ugal-arrakastarik handiena) ikusten has gaitezke. Horrela, posible zaigu estrategia desberdinen arrakasta ingurune-baldintzen arabera interpretatzea. Esate baterako, taldekapena harrapakarien aurkako babes-mekanismoa balitz, azter daiteke zein den leku batean taldeka bizi direnen biziraupena, eta izaki bakar-tienarekin konparatu.



Beste bide posible bat, espezie desberdinen arteko konparazioak egitea da. Espezie bakoitzak bere historia ebolutiboa izan du, bere hautespen-presio bereziak jasan ditu, eta horren ondorio izan behar du bere biologiak. Askotan hurbiltasun filogenetiko handiko espezie-taldeak aztertzen dira, ahalik eta erantzun homogenoeneko multzoa edukitzeko. Honela, zerbidoen familiako espezie guztiak aztertuta, animalia hauen taldekapen-maila eta ingurunearen ikuskortasun-mailaren arteko erlazioa zein den ikusten ahal da. Metodo honekin, dena den, maiz azalpen alternatibo desberdinak egon daitezke fenomeno berberarentzat, eta honek zailagotu egiten digu benetako arrazoiak aurkitzea. Esate baterako, hurbileko espezieak izan arren, agian gu aztertzen ari garen ezaugarria modelatu duten faktoreen arabera bi espezieren iragana hagitx desberdina izan da, eta kasu honetan, taldekapenak erantzun diezaioke ez harrapakarien presioari, baizik eta ar batek zaindu eta monopoliza dezakeen emekopuruari. Moldaera-zentzua duten ezaugarriak eta ez dutenak (beste ezaugarri baten azpiproduktu huts direnak) bereiztea ere zaila da, eta era berean, kausa eta efektua. Guk beha ditzakegun ezaugarri guztiek ez dute derrigorrez moldaera-zentzurik izan behar. Honela, ornodunen odola gorria da, baina kolore hori oxigenoa garraiatzeko aproposa den egitura baten (hemoglobinarena) ondorio bes-

terik ez da, eta ezin hasiko gara aztertzen odolaren gorritasun-mailaren eboluzioa. Zaila izaten da, halaber, portaera zehatz baten arrakasta doipenaren arabera neurtzea, doipena belaunaldi batzuen buruan neurtu beharko baikenuke. Horren ordezt, elikadura-tasa, kopula-maiztasuna, biziraupena edo kume-kopurua bezalako parametroak neurtzen ditugu. Hauek doipenarekin lotuta daude, baina ez beti modu zuzenean. Animalien estrategiak hauetan oinarrituak daude, baina modu zabal samarrean: "manten itzazu zure energi metakinak altu, ektoparasitoak urri, lehiakideak urrun, ihesbideak zabalik, ugalkideak hurbil, eta horrek, orokorrean, doipena optimizatzaera eramango zaitu".

Hirugarren metodoa esperimentazio zuzena da. Askotan posible zaigu inguruneke baldintzaren bat eraldatzea, eta animalien erantzuna ikustea. Adibidez, posible litzateke predadore-kopurua emendatuz edo murriztuz taldeen neurria ikustea, edota habitata ikusteko gaitasunaren mailan eraginez (zuhaitzak botata, esaterako) taldekatze-portaeraren erantzuna neurtzea. Gisa honetan, edozein portaeraren kostu eta irabaziak neur daitezke, eta ikusi zein baldintzatan den maximoa etekina. Orduan **optimizazio-ereduak** erabiltzen has gintezke. Hauek izaki baten erantzun optimoa bilatzen duten tresna teorikoak dira, injineru batek



zubi bat diseinatzean egingo lukeenaren antzera, gutxi gora behera. Adibidez, eta oreinen taldekapena predadoreen aurkako mekanismo gisara aztertuz, neur genezake neurri desberdineko taldetan zenbat denbora eman dezaketen lasai jaten, eta zenbat predadoreak atzematen; neur daiteke ere zein den talde-neurriaren arabera aleen arriskua etab. Optimizazio-ereduekin asmatzeko, noski, lehenik eta behin espezie baten bizi-historiaren ezaugarri zehatz batek zeri erantzuten dion identifikatu behar dugu, hots, zer lortzeko dagoen diseinatuta. Hau maiz oso konplexua izan daiteke, askotan ezaugarri desberdinak euren artean lotuta aurkitzen baitira, eta alde batetik ditugun etekinek beste alde batetik galera suposatzen baitute. Taldekapenak inplikazioak ditu predadoreen aurkako babesean, baina baita bazkaren ustiapen zein ugalaldian ere. Ugalaketarekin lotuta, esate baterako, izaki bakoitzak kontutan hartu beharko luke inguruneke zein faktorek (harrapakaritzak, kume jaioberrien hilkortasunak, ugalkide-eskasiak, lurralde-peitutasunak...) mugatzen duen gehien bere ugal-arrakasta, eta honi erantzuteko zein litzatekeen optimizatu beharreko ezaugarria (habiaren kokapena, errutaldiaren garaia...). Ezaugarri desberdinen arteko loturek analisisa zailagotu egiten dute: animalia lurraldekoiek bazka ziurtatuta dute, baina lurraldea babesteak dakarren kostu energetiko bortitzaren

truke, harrapakaritzza (batez ere habi-predazioa) altuagoa izan ohi da, atal hauen guztien optimizazioa zaila izanik oso. Zailtasunak zailtasun, optimizazio-ereduak gero eta gehiago erabiltzen dira, aurrikuspen zehatzak ematen baitizkigute. Gainera, eredia ez bada betetzen, ezaugarri horren funtzio ebolutiboa ez dugulako ongi ulertu izanen da, edota ez ditugulako kontutan hartu kostu guztiak, eta honek informazio argigarria eskain diezaguke espeziearen biologiari buruz.

Optimizazio-ereduek arazo handia dute ingurunearen aldaketa iragar-terik ez dagoenean, portaera zehatz baten etekina ezin baita orduan zehatz-mehatz iragarri. Asko jota, zentzu probabilistikoa esan genezake, epe luzera estrategia bat bestea baino hobea dela. Honen adibidea izan daiteke, esate baterako, eguraldia aldakorra den leku batean araldia noiz hasi erabakitzea. Ezinezkoa da urtero sinkronia optimoa bilatzea, baina saia gaitezke batezbeste estrategia hoberena lortzen. Gisa honetako arazoei aurre egiteko, maiz **jokoaren teoria** erabiltzen da gure aurrikuspenak egiteko. Azken batez, araldirako une egokiena erabakitzea, neurri batean loteria da, eta agian horrela hartu beharko genuke hasieratik. Jokoaren teoria zorizko jokoetan epe luzera estrategia optimoa bilatzeko tresna da, eta horregatik askotan erabili izan da ugalketarekin zerikusia

duten ezaugarrien optimizazio-maila argitzeko <sup>93</sup>. Joko bakoitzaren arauak ezaguturik, posible zaigu estrategia hoberena zein litzatekeen aztertzea. Honek, noski, ez digu irabazirik ziurtatuko, baina bai zentzu probabilistikoa portaera zuhurrena identifikatzen lagunduko. Gure artean ezagunak diren zorizko jokoak aipatzearen, ez da berdina loterian diru guztia zenbaki bakar batean jokatzea, edota zenbaki desberdinen artean banatzea. Eta hau jokatu nahi dugun diru-kopuruarekin aldatzen da, baina batez ere jokoak berak dituen ezaugarriekin: loteriarako, "primitibarako", erruletarako, kinielarako, bingorako edota dado-jokorako estrategia optimoak desberdinak dira, edozein jokoazalek dakienez.

Askotan, ordea, ez gara zoriaren aurka soilik jokatzeko ari, baizik eta zorizko gertakizunen menpe, eta beste jokalariek estrategien aurka. Moldaera baten etekina populazioan daukan hedapenaren menpe egon daiteke: ezaguna da boxeoan ezkerrek duten abantaila, nahikoa urriak izanik, aurkariak ez baitaude ohituta. Ezkerren kopurua emendatzen den heinean, bere abantaila murriztuz doa. Honela, arestiko loteria mus- edo poker-partida bilakatuko litzaiguke. Zoriak agintzen du zein karta iristen zaizkion jokalariek bakoitzari, eta hortik abiatuz, eta beste jokalariek estrategiak aztertuz, bakoitzak estrategia hoberena aukeratu behar izaten du.

Beraz, maiz ez dago estrategia "optimo" finko bat definitzerik; unean uneko baldintzak eta aurkariak erabiltzen dituzten estrategien arabera aldatzen dira hauek, joko ebolutiboko partaide bakoitzaren portaera hoberena, besteen portaeren arabera baita. Adibidez, lurraldeak borroken bidez defendatzen dituzten animalien, ez dago borrokatzeko teknika, edo borrokazaletasun-maila optimo finkorik; izaki bakoitzarenak populazioan ugarien ematen den portaeraren arabera izan behar luke. Estrategiak ikuspuntu honetatik analizatzen baditugu, honako hau ikus daiteke: batzuetan estrategia berri bat zaharra baino hobea izan arren, zaharra jadanik populazioan hedatuta dagoenez, berriak ezin duela zaharra bazterrarazi. Illo honetatik, **ebolutiboki egonkorak diren estrategiak** <sup>64</sup> (EEE) aztertzen dira. Estrategia hauek ez dute zertan posibilitaterik hoberenak izan, baina behin populazio batean hedatuz gero, beste edozein estrategia alternatibok ezin kanporatuko lituzke. Gisa honetako estrategia baten arrakasta, beraz, bere hedapen-mailaren arabera izanen litzateke. Hasiera batean ebolutiboki egonkor diren estrategiak populazio infinituentzat ikertu baziren ere, gaur egun badaude populazio txikientzako ereduak <sup>87</sup>. Hauen arabera, populazio txikietan jokalariek bakoitzaren portaerak "maltzurra" izan behar du. Hau da, ez zaio aski izaki bakoitzari bere etekinik hoberena lortzen saiatzea;

horrez gain besteen etekina murrizten  
saiatu beharko du, lehia ebolutiboan  
aurrera jarraituko badu. Honen azal-  
pen matematikoa nahikoa konplexua

da, baina ikusiko dugunez, ondorio  
garrantzitsuak izan ditzake hainbat  
kasutan.



**E**boluzioak, hautespen naturalaren bidez, ondorengo belaunaldietara gene gehien pasatzeko aukera ematen dien bizi-estrategiak dituzten izakiak faboratuko ditu <sup>57</sup>. Bizi-historia, izaki baten bizi-zikloan zehar ematen diren ezaugarri esanguratsuaren multzoa da, biziraupena eta ugalketarekin zerikusia duten estrategiak batez ere <sup>62</sup>. Zalantzarik gabe, definizio hau zabalegia da; bizi-historiaz hitz egitean, bizi-tauletan eragin zuzena duten ezaugarriez aritzen gara normalean: hazkuntza-tasa, heldutasun-adina, bizi-ziklo mota, arrautza-kopurua etab. Bere zentzu zabalenean hartuta, ugal-sistema, sozietate-motak, sexu desberdinen arteko energi banaketak eta beste hainbat faktorek ere osotuko lukete bizi-historia. Bizi-historia optimoa, noski, ingurunearen arabera aldatuko da, eta portaeraren garrantzia honetan handia da, honek mugatzen baitu neurri handi batean animalien biziraupena<sup>1</sup>. Beraz, bizi-historiako ezaugarri guztietan, portaera barne, optimizatzeko hautespen-presio gogorra egongo da <sup>30,56</sup>.

Bere zentzu hertsienean, bizi-historien teoriak fenotipoaren ezaugarri

demografikoak aztertzen ditu: hazkuntza-patroia, heldutasun-adin eta neurria, kumeen kopuru, neurri eta sexu-ratioa, adin bakoitzeko ugal-inbertsioa eta biziraupena; eta garrantzitsuagoa dena, ezaugarri hauen arteko elkarrekintzak <sup>98</sup>. Adibidez, inbertsio parentalaren (gurasoetariko bakoitzak kume edo arrautzak ekoizteko eta zaintzeko buruturiko energi gastua) emendioak biziraupenean edo kumeen neurrian zein eragin duen ikustea interesgarri zaigu. Elkarrekintza hauek identifikatzea da hemen garrantzitsua, izakiaren aurrekontu energetikoa mugatuta dagoenez, ezin baita energia berbera bi bide desberdinetatik bideratu. Gehiago gastatzen badugu ugalketan, horrek gure biziraupenean eragin negatiboren bat edukiko duela suposatzekoa da. Bi ekintza hauen arteko erlazioa ez badugu ulertzen, ezin izanen dugu estimatu zein izanen litzatekeen espezie baten estrategia optimoa edozein ingurune-baldintzatan.

Hautespen naturalak oinarri genetikoa duten ezaugarrien gain eragin dezake soilik. Edozein ezaugarriaren eboluzioaz mintzo garenean, beraz, kontutan hartu behar dugu ezaugarri

Ugal-estrategien eboluzioa  
aztertzeko, berau osotzen duten  
ezaugarrien heredagarritasuna  
aztertu behar dugu. Hau ez da,  
ordea, erraza, ezaugarri asko  
(ad. jaioberrien neurria) gene  
askoren menpe baitaude.





horren **aldakortasuna** eta **heredagarritasuna**. Aldakortasunari buruz, arazo bat sortzen zaigu: portaera, bizi-zikloa, eta ugal-estrategiekin zerikusia duten ezaugarri gehienak ez dira Mendelen ilarren ezaugarriak bezala modu diskretuan aldatzen, baizik eta modu jarraian, gradazio finen bidez. Pisuak, luzerak, heldutasun-adinak eta beste hainbat ezaugarri bitarteko balio guztiak onartzen dituzte. Honetarako, bi arrazoi posible egon daitezke: lehena, ezaugarriok gene askoren menpe egotea litzateke; bigarrena, erreakzio-normen menpe egotea <sup>98</sup>.

Ezaugarri poligenikoak gene desberdinen menpe daude. Locus bakoitzean bi alelo posible besterik ez baleude ere, ezaugarri bat (adibidez, larruaren kolorea) 4 lociren menpe egongo balitz, 81 genotipo desberdin edukiko genituzke, fenotipoak oso gradazio finen bidez emanen lituzketenak. Honi plastikotasun-piska bat gehitzen badiogu, guztiz banaketa jarraia edukiko genuke, genotipoak eta fenotipoak erlazionatzeko inongo posibilitaterik gabe.

**Erreakzio-norma** genotipo batek ingurune desberdinei erantzuteko dituen “arauen” multzoa izanen litzateke. Adibidez, espezie askotan gorputzaren pisua kanpo-tenperaturaren arabera aldatzen da; kasu honetan, tenperatura eta pisua erlazionatzen dituen funtzioa izanen litzateke

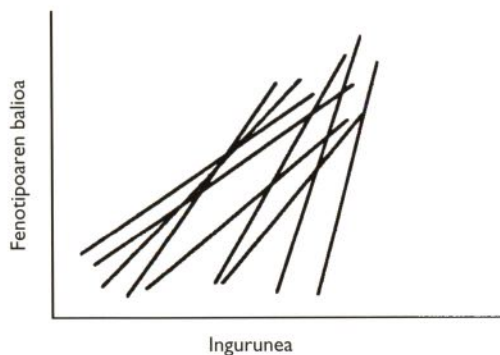
erreakzio-norma. Kontutan hartu genotipo bakoitzak erreakzio-norma desberdina eman dezakeela, populazioaren plastikotasuna izugarri emendatuz. Arau hauen arabera, ingurune-aldakortasunak aldakortasun fenotipikoa sortzen du. Izan ere, genotipo batek fenotipo desberdinak eman baititzake inguru-baldintzen arabera; geneak kodeturikoa, ingurune desberdinetan zein fenotipo eratu izanen litzateke. Adibidez, genotipo bat klona genezake, eta ale bakoitza tenperatura desberdinetan hazi; izaki guztiok ezaugarri desberdinak izanen lituzkete, eta erreakzio-normak emanen liguke tenperatura-aldaketarekiko pisu-aldaketa, edo luzera-aldaketa, esate baterako.

Populazioak duen dibertsitate genetikoa kontutan hartuta, eta genotipo bakoitzak erreakzio-normen arabera ingurune desberdinei erantzun diezaiekeen modu bereziari begiratuz, populazioaren plastizitate fenotipikoa hagitx altua izan daiteke (1. irudia). Gisa honetan, ezaugarri poligenikoetan gene askoren erreakzio-normak gainjarrita egon daitezke, eta honek ezinezkoa egiten du praktikan genotipo eta fenotipo desberdinak lotzea, batez ere populazio basatietan.

Eboluzioan beste gako-hitza heredagarritasuna da. Ez du ezertarako balio aldakortasun handia egoteak, gero aldakortasun hori ez bada heredagarria. Heredagarritasunaren defi-



nizioa, aleen arteko aldakortasun fenotipiko osotik aldakortasun genetikoa azal dezakeen proportzioa izanen litzateke <sup>98</sup>, hots, aleen arteko aldakortasunetik, genotipoak kodifikaturiko proportzioa. Ezaugarri batzuetan aldakortasun handia neur daiteke, baina diferentzia fenotipikoek ez badute oinarri genetikorik hautespen naturalak ezin hautatuko ditu fenotipo zehatz bat ematen duten genotipoak.



**1. irudia.** Erreakzio-norma desberdineko genotipoak ditugunean populazio batean, ingurune-aldakortasunaren ondorioz guztiz aldakortasun jarraia edukiko genuke.

Urteetan zehar, esate baterako, oilo-hazleek oiloen hobakuntza genetikoa aritu diren arren, asko gehitu ahal izan da hegazti hauek errundako arrautzen neurria, baina ez horrela arrautza-kopurua <sup>111</sup>. Beraz, badirudi arrautzaren neurria polimorfismo eta heredagarritasun altuko ezaugarria dena, eta arrautza-kopurua, berriz, polimorfismo altua bai, baina heredagarritasun gutxikoa. Hau izan daiteke, besterik gabe, ezaugarri honek iraganean hautespen gogorra jasan

duelako, jada hori kodetzen duten geneekiko populazioa monotipikoa izanik. Horrela, bada, hautespen gogorra jasan duten ezaugarriek, hautespen naturalak baheturikoek, heredagarritasun txikia eduki beharko lukete. Bizi-historia determinatzen duten ezaugarrien heredagarritasuna, ordea, nahikoa altua da. Zergatik izan daiteke hau? Arazoa ez dago inondik ere argi. Gerta daiteke mutazio-tasa altua izatea, eta horren ondorioz, hautespen naturalak denborarik ez edukitzea heterozigotoak ezabatzeke; ezaugarriok ingurune heterogenotan hautatu direlako ere izaten ahal da. Beste posibilitatea efektu pleiotropikoetan legoke: gene horiek beste eragin garrantzitsuak izan ditzakete, ezin hauta daitezkeenak; edo, azken hipotesia, hautespen naturalaren indar eskasa izanen litzateke (denbora gehienez ez litzateke garrantzitsua izanen bizi-zikloa optimizatzea).

Bizi-historiak osotzen dituzten ezaugarrien eboluzioa aztertzean kontutan hartu beharreko beste faktorea hau da: maiz ezaugarri desberdinen artean loturak daudela, eta **eboluzio-ordainek** bi ezaugarrien aldibereko eboluzioa muga dezaketela. Honela, kumeen zaintzak ugal-arrakasta areagotu egin dezake, baina hilkortasun-arriskua emendatzearen truke. Bestalde, hegazti askotan arrak emea kantuz erakartzen du, baina era berean, harrapakariak ere erakar ditzake. Argi dago, beraz, honelako

kasuetan eboluzioak muga gogorrak dituela, eta ezin ditugula ezaugarriak bakarka aztertu, baizik eta animalien bizi-historiaren multzoaren baitan. Eboluzio-ordain fisiologikoak dira ezagunenak, eta prozesu fisiologiko desberdinen lehiaren ondorio dira, hala nola, amaren hazkuntza eta kumeak edoskitzearen artean dagoena.

**Banaketa-printzipioak** dioenez, edozein izakiren baliabideak mugatuta daude, eta hazkuntza, biziraupena eta ugalkuntzaren artean banatu behar dira, ezinezkoa izanik bere inbertsioak hiru atalotan batera emendatzea. Arlo hauetako batean egiten duen inbertsioa handitzen badu, besteetakoa murriztu beharko du. Hau da eboluzio-ordain fisiologikoaren adibide argienetarikoa. Eboluzio-ordain hauek aztertu nahian, maiz **ugal-esfortzua** estimatzen da. Hau benetan neurtzea zaila da, eta honetarako erabiltzen diren indize asko (adibidez, kumeen pisua/amaren pisua...) ez dira oso zehatzak. Ugal-esfortzua izaki batek duen aurrekontu energetikotik ugalketarako erabiltzen duen proportzioa da <sup>11</sup>, eta kopula-esfortzuan (kopulak lortzeko behar den esfortzu totala) eta esfortzu parentalean bana daiteke. Esfortzu edo inbertsio hori neurtzeko era egokiena, ez energi gastua, ez denbora-gastua, baizik eta gastaturiko **ugal-gaitasun erresiduala** litzateke, hots, izaki bati geratzen zaion ugalketa potentzialeatik, ugaltaldi batean zenbat xahutzen duen.

Adibidez, txirritxo txikiak (*Charadrius dubius*) harrapakaria ikustean, hegala hautsita balu bezala iharduten du. Honek denbora- eta energi gastu txikia dakarkio, baina arrisku handia. Beraz, estrategia honen gastua handia litzateke, baina baita irabazia ere (kumeak salbatzea). Gisa honetako arrazonomenduekin, posible da gorputz teoriko berberean sartzea horrelako distrakzio-taktikak, bazka bilatzeko mekanismoak, borroka sexualak, ugalestrategiak, edota ziklo-motak.

Izaki baten **ugal-balioa** etorkizunean espero dezakeen doipenaren emendioa da. Gazteetan ugal-balioa baxua izan ohi da -hilkortasun handiko unea baita hori- maximoa da heldutasunera iritsi berri direnetan, eta zahartzaroan murriztu egiten da, jada zail baita ugal-arrakasta emendatzea.

Maiz ez da erraza eboluzio-ordainak identifikatzea. Aurretik susma genezake badaudela, baina benetan eta naturan frogatzea zailagoa da. Adibidez, suposa daiteke txorietan zaintza parental handiak biziraupenaren beherapena ekar dezakeela. Hala ere, populazio bat ikertzean, oso posible da txitoak gehien bazkatzen dituztenak izatea hobekien bizi direnak. Horretarako aski da lurraldeen kalitatearen artean diferentzia handiak egotea. Gizakiaren adibide bat jarritz, maiz pertsona berberak dira etxe handienak, kotxe handienak, eta jantzi garestienak dituztenak. Noski, edono-

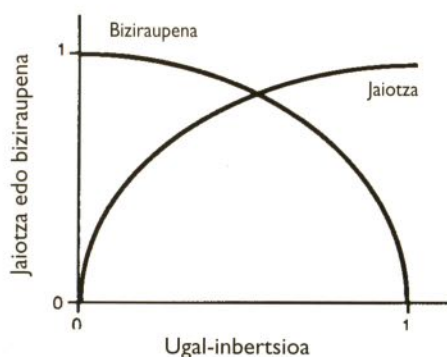


Eboluzio-ordainek bi ezaugarrien  
aldibereko eboluzioa eragozten  
dute. Ugal-esfortzua areagotzeak  
bizkarroien aurkako erresistentzia  
muga dezake.





ren aurrekontua mugatua da, eta batean gastatzen den dirua ezin da bestetarako gorde; baina populazioan ikusita, aberats eta pobreen arteko diferentziak hain dira nabarmenak ezen eboluzio-ordainak estali egiten baitituzte.



**2. irudia.** Ugal-inbertsioa Otik lera alda daiteke. Azken kasu honetan, energia guztia ugalketara bideratzen da, eta alea hil egiten da.

Eboluzio-ordainak ugariak dira, eta edozein espezieren kasuan dozenaka hainba ditzakegu. Nagusienetarikoa momentuko ugalketa versus biziraupena da (2. irudia), baina badaude ere momentuko ugalketa versus ondorengo ugalketen artean, ugalketa eta hazkuntzaren artean, ugalkunza eta egoera fisiologikoaren artean, edo kume-kopuru eta kumeen neurriaren artean. Honelako eboluzio-ordainak *Ovis* generoko ardi basatietan behatu izan dira: erditzen diren urteetan urriek heste-zizare gehiago izan ohi dute (erresistentzia gutxiago bizkarroien aurrean). Edo berdin, branta kanadiarretan (*Branta canadensis*), txito gehiago ateratzen dituzten emeek

beranduago aldatzen dute lumajea, honek dakartzan arriskuekin.

Bizi-historien azterketak duen beste zailtasuna honako hau da: ezau-garri asko (tasa metabolikoa, hazkuntza-tasa...) animaliaren neurrira modu alometrikotan lotuta daudela. Honela, helduen neurriak muga dezake pubertatearen adina, edota kume-kopurua. Ikerketa gutxi dago alometrien efektuak saihestu ditzakeena, eta hauetariko bat Smithek <sup>95</sup> pikekin buruturikoa da. Pikak Iparramerika eta Asian bizi diren *Ochotona* generoko ugaztun lagomorfo (untxi eta erbien taldekoak) txikiak ditugu. Munduan 18 espezie existitzen dira, guztiak antzeko pisu eta morfologia dutenak. Espezie hauek guztiek bi mota nagusitan bana ditzakegu, bizi-historien arabera: alde batetik, eskualde menditarretan, legarreta handietako zulotan bizi direnak ditugu (harripeko pikak), eta bestetik, estepa eta larrezabaletan, zuloak eginez bizi direnak (estepako pikak). Bi talde hauen arteko diferentzia morfologikoak txikiak dira, baina bakarren bat aipatzekotan, harripeko piken bibrisa luzexeagoak, eta estepako azkazal sendoxeagoak aipatu beharko genituzke <sup>38</sup>. Bi pika moten bizi-historiak, berriz, arrunt desberdinak dira. Harripeko pikek oso ugalketa-tasa baxua dute hain animalia txikiak izateko: 2 erdialdi urteko, 2-5 kume aldiko, baina normalean kumaldi bakar batekoak iristen dira amaz independizatzerantz, urtea beteta

Pikak Iparramerika eta Asian bizi  
diren ugaztun txikiak ditugu.  
Morfologia eta pisuari dagokionez  
antzekoak diren espezie hauek bi  
taldeetan bana ditzakegu  
ugal-estrategien arabera:  
mendietakoak eta estepetakoak.  
Ugal-sistema arras desberdin hauek  
ingurunearen presioei erantzuteko  
sortu dira.





soilik iristen dira heldutasunera, eta biziraupena luzea da (6 urte). Estepako piketan, berriz, 3-5 kumaldi gerta daitezke urteko, kume kopurua 10eraino iristen ahal da, urteko gazteak ere ugal daitezke, baina oso gutxi bizi dira 2 urte baino denbora gehiagoz. Hau dela eta, hamar bat aldiz emendio-tasa altuagoa dute estepako piken populazioek. Horrez gain, harripeko pikak, bakartiak eta lurraldekoiak, dentsitate baxutan bizi dira, eta urtetik urtera populazio egonkorrak mantentzen dituzte. Talde familiarretan bizi diren estepako pikek, aldiz, bi magnitude-ordenako gorabeherak izan ditzakete kopuruetan. Bi pika-mota hauen artean dauden bizi-estrategien diferentzia bortitzak ingurunerako moldaerak dira. Pika menditarrak elur-geruza sakon batek babesten ditu negu osoan, eta gainera ekoizpen-maila nahikoa konstanteko lekuan bizi dira. Estepako piketan, berriz, urte batzuetan elur-geruza isolatzailea falta daiteke, eta horrek hilkortasun handia eragiten du (pikek ez dute hibernatzen), eta horrez gain, bai uholdeek, bai lehorteek eragindako ekoizpenaren gorabeherak, aldakortasun handiak sortzen dituzte hauen populazioetan. Ekologian ohizkoa den terminologia erabiliz, esan genezake pika menditarrek **K hautespen** gogorra jasan dutela, eta estepakoak **r estrategiak** direla. Ikusten dugu, beraz, nola molda daitezkeen ugal-estrategiak ingurune desberdinetako ezaugarri nagusietara.

Leinu filogenetikoaren artean konparaketak egitean, azkar ohartzen gara badaudela hainbat ezaugarri, efektu edo erreakzio-norma leinu osoan mantentzen direnak. Leinuan fixaturiko ezaugarri hauek noski, ez dute eboluzio-ordainetan parte hartzen. Honen adibidea, prozelariformeen (albatros, gabai eta ekaitz-txoriak) ordena litzateke. Hegazti-ordena honetan espezie asko badago ere, guztiak itsastarrak dira, arrantzaz elikatzen dira, arrautza bakarra erruten dute urtero, urte nahikoa behar dituzte heltzeko... Hauek eta beste hainbat ezaugarri hautespen naturalak finkatu ditu ordena honetan, eta ez du zentzurik nola optimiza daitezkeen edo alda daitezkeen planteatzeak.

Leinuekiko espezifikoa den beste ezaugarri garrantzitsua hazkuntza-mota da. Izan ere, bi hazkuntza-mota bereiz baitaitezke, nahiz eta sailkapen gehienek gisara, hemen ere zalantzazko kasu ugari dagoen: determinatua dutenek (intsektu, hegazti eta ugaztunek) neurri maximoa aldeztu aurretik mugatuta dute; hazkuntza indeterminatukoek (arrainek, anfibio eta narrasti askok) bizitza osoan zehar modu mugagabeaz hazten jarrai dezakete. Hazkuntza-mota bat edo bestea edukitzearen inplikazio ebolutiboak nahikoa gogorrak dira, hazkuntza eta ugalkuntzarako zenbat energia bideratu mugatzen duelako, hauetarako garai optimoak mugatzen dituelako, eta ezaugarri askoren kanpo-fakto-

Bizitza laburreko espezetan  
eboluzioa azkar gerta daiteke.  
Kaskabeltzetan ikusi ahal izan  
denez, urte gutxitan, eta  
eguraldiaren arabera, aldaketa  
genetiko nabarmenak gerta daitezke  
populazioan.

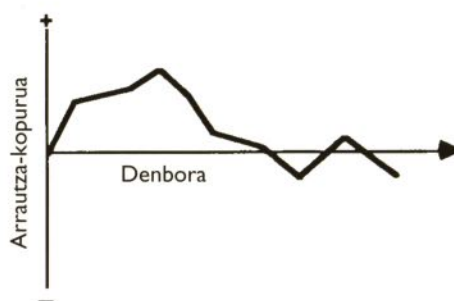




reekiko sentikortasuna ere mugatzen duelako.

Zenbat eta zaharrago izan ezaugarria (lehenago finkatua), orduan eta zailago da aldatzen, eta horren ondorioz, eboluzio-gaitasun edota eboluzio-abiadura arras desberdina eduki dezake. Aldatzeko posibilitate hau oso kontutan hartu behar dugu bizi-historiak osotzen dituzten ezaugarriak aztertzean. Eboluzio-abiadura ez dago, ordea, populazioaren eraketa genetikoaren menpe soilik. Ingurunea jarraian eta zentzu berean aldatzen bada, populazioa hautatzen, eboluzioa azkar gerta daiteke; ingurune aldakorak, berriz, maiz tasa ebolutiboaren geldotzea dakar, hautespen naturalaren zentzua denboran zehar aldatuz baitoa. Hau, esate baterako, kaskabeltz arruntetan (*Parus major*) behatu izan da. Espezie honetan, errutaldi optimoa asko aldatzen da urtetik urtera, ingurune-baldintzen arabera. Arrautza-kopuru optimoa 6 eta 12 bitartekoa da, eta ezaugarri hau oso heredagarria da (arrautza asko errundako emeen alabek ere, asko erruten dituzte). Urte batzuetan, eta eguraldiaren ondorioz, arrautza asko erruten dituzten emeek abantaila handia dute, eta ondorengo urteetan populazioaren gene-multzoa hauen ondorengoek dominatzen dute. Beraz, hautespen naturalaren ondorioz, populazioak azkar eboluzionatu duela esan genezake. Beste urte batzuetan, berriz, arrautza gutxi erruten dituz-

tenek besteek baino askoz arrakasta handiagoa dutenez, belaunaldi gutxitan euren aldera desbideratzen dute gene-multzoa. Honela, optimoa aldatuz doanez, denbora-epe luze samar batean (hamarkada-pare batean) begiratuta (3. irudia), hautespen egonkortzailea dugu, hots, ezaugarri hori ez da aldatzen, nahiz eta eskala txikiagoan (urte gutxi batzuetan) begiratzten badugu, hautespen direkzional azkarra dugun.



3. irudia. Errutaldiaren neurriaren hautespen diferentzial metatua.

Bizi-historiak osotzen dituzten ezaugarriek, beraz, hainbat modutan erantzun diezaiokete hautespen naturalari. Badaude heredagarritasun altuko ezaugarriak, baina baita heredagarritasun baxukoak ere. Iker ditza-kegun ezaugarri gehienak aldakor-tasun jarraikoak dira, bai kontrol poligenikoaren menpe daudelako, edo bestela, erreakzio-normek fenotipo desberdinak ematen dituztelako ingurunearen arabera. Hau guztia batzuean, zaila zaigu ugal-estrategien osagai genetikoa ikertzea. Ezaugarri hauek, gainera, ezin ditugu bakarka

aztertu, izakiak dituen ezaugarri guztien multzoak (eta ezaugarri hauen arteko elkarrekintzek) mugatzen baitute haren doipena eta arrakasta ebolutiboa. Eboluzio-ordain nagusien eza-gumenduak edozein espezieren baitan lor daitekeen optimizazio-maila eza-gutzen laguntzen digu, eta optimizazioak eduki ditzakeen mugak zehazten. Askotan ikerketa konparatiboak egiten dira, bai leinu desberdinen artean, bai leinu barnean, nahiz eta arazo ugari izan. Ezaugarri batzuk eboluzioak aspaldi finkatu zituen, eta ez du zentzurik hauen optimizazio-

-maila ebaluatzeak, eta bestetik, ezaugarri hauetariko asko gorputz-neurriaren islada alometrikoko soilak dira, eta ez dira berez optimizaturikoak. Hala ere, posible da leinu barneko aldaketak behatzea, eta hauen hautespen-zentzua ulertzea. Hau egitean kontutan hartu behar dugu natura aldatuz doala, eta une zehatz batean behatutako ingurune-muga nagusiak zerikusi gutxi eduki dezaketela denbora ebolutiboan espezie baten ugal-estrategia modelatu duten hautespen-presioekin.



# 6.

## UGALKETA SEXUALA: ZERGATIA ETA ONDORIOAK

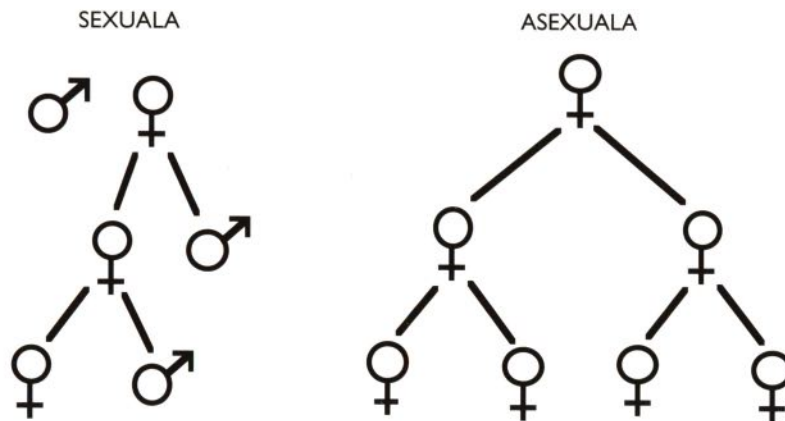
### SEXUAREN ZERGATIA

Bizidunen eraniztasun itzelean ugalketa sexuala nagusitu da, maiz posibilitate bakarra berau dela pentsarazi arte. Hau ez da derrigorrez horrela, eta hainbat talde desberdinetan ugalketa asexuala modu egokian gertatzen da, sinplea da, eta ikusiko dugunez, merkea. Ugalketa asexuala modu desberdinez eman daiteke, baina kasu nahikoa arrunta partenogenesis da. Sistema honen bidez, emeak arrautza mitotikoak eratzen ditu, hots, arrautza arruntak ez bezala, genotipo osoa dutenak, eta ondorioz, ernalduak izan behar ez dutenak. Eta arrautza hauetatik, modu asexualean arrautzak erruteko gai diren eme berriak jaiotzen dira. Gisa honetako populazioetan ez da, beraz, arrik izaten. Zergatik ematen da, orduan, ugalketa sexualaren nagusitasuna? Arrazoi ebolutibo gogorren bat beharko litzateke horretarako <sup>10</sup>. Ez gara sartuko ugalketa sexualaren esanahi eta jatorriarekin, horrek ez baitu honetan garrantzia handirik; inoiz sexua sortu izanak ez du justifikatzen hainbeste espezierentzako hau izatea ugalketa-sistema ba-

karra. Gure galdera bestelakoa da: zergatik mantentzen da sexua hainbeste espezieetan?

Hau aztertzeko, hoberena ugalketa-sistema bakoitzaren abantailen eta kostuen zerrenda egitea litzateke. Sexuaren abantailen zerrenda, ordea, izugarri labur geratzen zaigu <sup>23,40,110</sup>, eta kostuena, aldiz, nahikoa luzatzen da. Zeintzu dira ugalketa sexualaren kostu nagusiak?

Lehenik eta behin, **meiosiaren kostua** dugu. Ugalketa asexuala (mitosiz) duten espezieetan, amak kume bakoitzari bere genotipo osoa pasatzen dion bitartean, ugalketa sexuala (meiosiz) dutenetan, kume bakoitzak amaren genotipoaren erdia soilik edukiko du, beste erdia aitarena izanen baita. Eboluzioan saritu dena genotipoaren kopiak zabaltzeko eta hurrengo belaunaldietara pasatzeko gaitasuna izanik, aise ohartuko gara meiosiaren kostuaz ugal-arrakasta erdira murrizten dela. Edo bestela esanda, espezie asexualen ugalkuntza-tasa espezie sexualena baino bi aldiz altuagoa da, ez baitute arrak alferrik ekoitzi beharrik, eme bakoitza gai izanik bere kasa ugaltzeko (4. irudia).



4. irudia. Meiosiaren kostua: espezie asexualek, ez dutenez alferrikako arrik ekoizten, espezie sexuak baino bi aldiz azkarrago ugaltzen dira.

Lehenengo kostu hori oso handia izan arren, ez da bakarra. Gainera, **errekonbinazioaren kostua** edo **zama** gehitu behar diogu. Meiosian ez dira soil-soilik ar eta emearen genotipoak nahasten. Horrez gain, kromosomen errekonbinazioa ematen da, guztiz gene-konbinazio berriak sortuz. Honen lehen ondorioa hauxe da: kumeen proportzio handi batek gurasoenak baino ezaugarri kaskarragoak edukiko dituela, eta bideragarritasun murrizta. Kontutan hartu behar dugu gurasoek ugaltzea lortu badute, inguruna modu nahikoa egokian moldatuta daudelako izanen dela. Genotipo horretatik aldentzeak, aisago sor ditzake kalteak irabaziak baino, eta estrategiarik zuhurrena lehendik arrakasta frogatu duten eredu (genotipoei) atxikitzea litzateke. Aurrekoa gutxi balitz, homozigosi kaltegarriak ere ugaritu egingo dira, eta honek ugal-arrakastaren beherakada nabarmena suposatu behar du. Adibidez, gizakiaren anemia faltziformea dugu.

Kasu honetan, anemia hau determinatzen duen aleloak, heterozigosian malariaren aurkako erresistentzia handiagoa ematen du, baina homozigosian agertuz gero, anemia faltziforme eritasun letala. Bi guraso heterozigotiko gurutzatzean, haien haurren laurdena anemiaz hilko da, beste laurdenak malaria harrapatzeko aukera handiak edukiko ditu, baina haurren erdiak posibilitate handiak ditu aurrera ateratzeko. Amak ugalketa partenogenetikoa (asexuala) burutzeko gaitasuna balu, bere ugal-arrakasta bikoiztu egingo litzateke. Ikusten dugu, beraz, zeinen altua izaten ahal den errekonbinazioaren zama.

Hirugarren, ugalketa sexualarekin loturiko hainbat prozesu konplexu eta garestiren kostua legoke <sup>24</sup>: ugalkidea aurkitzea, maiz bera erakartzea, lehia-tzaileak uxatzea, gametoen transferentzia burutzea... Espezie batzuetan kostu hauek bortitzak dira, eta ugaltza-

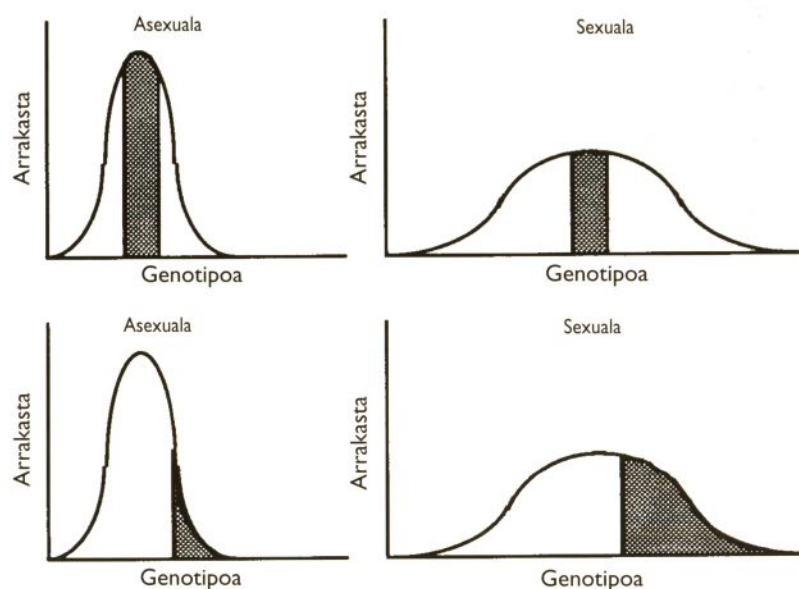


diak eragindako higadura fisiologikoaren ondorioz, asko emendatzen da hilkortasun-tasa. Kontutan hartu, gainera, urrats hauetariko asko ez direla soilik garestiak, baizik eta, batez ere, arriskutsuak. Hau da, esate baterako, ugalkidea erakartzeko kan-tu edo kolore bitxiekin gertatzen dena, ugalkideaz gain harrapakariak ere erakar baititzakete.

Zeintzu dira kostu hauei aurre egiteko ugalketa sexualak dituen abantailak?

Askotan aipatu izan da ugalketa sexualak eskaintzen duen gaitasun ebolutiboa <sup>39</sup>. Genotipoen errekonbinazioak aldakortasunaren emendio handia suposatzen du, eta ondorioz, abiadura ebolutiboarena. Ingurune

aldakorretan, beraz, zailagoa izanen da ugalketa sexualeko populazioak iraungitzea. Horrez gain, ugalketa sexuala mutazio kaltegarriak ezabatzeko modua ere izan daiteke <sup>70</sup>. Kumeen batezbesteko hilkortasuna areagotzen bada ere, kume batzuk, gutxienez, mutazio negatibo horietatik libre gera daitezke. Hau da, antza denez, leinu sexualak eta partenogenetikoak dituzten hainbat espe-zietan gertatzen dena: azken hauek laster suntsitzen dira, mutazio kaltegarrien metaketatik. Beste abantailetariko bat, kumeen arteko alda-kortasunaren emendioa izanen litza-teke <sup>97,108</sup> (5. irudia), eta ondorioz, ingurune ezezagun bati aurre egiteko gaitasuna. Hau da espezie sexual fakultatiboetan gertatzen dena. Esate baterako, bizkarroi asko ostalariaren



**5. irudia.** Baldintza optimo eta konstantetan (goian) izaki asexualen arrakasta handiagoa da, ale gehienak berdinak baitira. Baldintzak aldakorak eta ez-optimoak direnean, aldiz, ugalketa sexualak abantaila du.

Dirudienez, ugalketa sexualaren arrakastaren arrazoiatariko bat kume-mota desberdinak ekoiztearena litzateke. *Artemia salina* krustazeoak normalean ugalketa asexuala burutzen badu ere, ingurunea aldatzen ari denean ugalketa sexualera jotzen du.





gainean modu asexualean ugaltzen da, eta ostalariz aldatzean, modu sexualean. Honek bien abantailak uztartzen ditu. Honez gero ostalari zehatz baten aurrean ongi moldatuta gaudela ziurtatu badugu, estrategiarik hoberena gure gisako kumeak ekoiztea da, eta berriz, ostalari ezezagun baten bila abiatzean, kume-mota desberdinak sortzea, loteria horretan zenbaki gehiagoren artean zatituz gure kapitala. Honela, dispertsio-fasearen aurrean erabiltzen da maizen ugalketa sexuala izaki sexual fakultatiboetan.

Dena den, ikerketa teoriko gehienek agertzen dutenez, aldakortasunaren abantaila hautespen natural oso gogorraren pean izanen litzateke soilik adierazgarri. Arestian aipaturiko loteriak zenbaki asko, eta gutxi batzuentzat soilik sari itzelak eduki beharko lituzke, zenbaki desberdinak erosteak sexuaren gastuei aurre egin ahal ziezaien. Gainera, teoria hori egia balitz, leku gogor eta aldakorrenetan (adibidez, goimendietan, latitude altuetan, emari oso aldakorreko ibaietan) aurkitu beharko genituzke izaki sexual gehienak; aitzitik, justu kontrakoa da gertatzen dena: ingurune hauexetan aurkitzen dira izaki asexualen proportzio altuenak. Halaber, kumeen arteko desberdintasuna aise uler daiteke kume asko baditugu. Nola azaldu, ordea, balea, gizaki, eta antzeko ugaltzaile ultrakontserbadoreen kasuan? Zein da kume desber-

dinak ekoiztearen abantaila bizitza osoko kume-kopurua bospaseira mugatzen bada? Saihestu ezineko sistema ote da? Honetarako ere badaude teoriak.

### **Erregina gorriaren teoria** <sup>104</sup>:

Aliziak, ispiluan zehar mundu miresgarri hartara sartzean, erregina gorriarekin topo egin zuen. Honek, lasterraldi zoro batean eraman zuen, gelditzean abiatu zireneko leku berberean zeudela. Erreginak honela zioen: "ikus dezakezunez, hemen ahalik eta azkarren egin behar da laster leku berean mantendu ahal izateko". Ipuin hau da Van Valenek bere teoriari eman zion izen bitxiaren oinarria. Autore honek azpimarratu duenez, naturan komunitate osoak eboluzionatzen ari dira etengabe, espezie desberdinen arteko lehiak bultzatuta. Egoera honetan, batek irabazten duena bestearentzako galera da, edo zentzu ebolutiboan esanda, baten aurrerapen ebolutiboak besteen ingurunearen txarragotzea dakar. Antilopea azkartzen bada, lehoiaren kalterako izanen da. Espezie guztiak, beraz, lasterketa ebolutibo gogorrean sarturik daude, eta etengabe "laster" egin beharrean aurkitzen dira, ez badute lehia honetan dena galduko. Ingurunearen zati biotikoa etengabe aldatzen ari denez, ezin dugu diseinu "optimo" batean estankatuta geratu, eta ahal bezain tasa ebolutibo altuak mantendu behar ditugu. Erregina

Teorikoki aukera gehiago badagoen  
arren, espezie gehienetan bi sexu  
-eta bi soilik- daude: arra eta emea.





gorriaren eragina nonahi beha daiteke naturan: lehiakideen arteko gatazkan, ehiztari eta ehizakien artekoan... Etengabeko eboluzioak ez du, ordea, ondorioztatzen espezie bat gero eta erosoago biziko denik, bere ingurunea ere abiadura beretsuan gogortzen ari baitzaio. Gizarte modernoak erregina gorriaren bertsio berri bat ezagutzen du: auto gero eta azkarragoak eduki arren, gure hirietako zirkulazioa duela mende batzuk gurdiz burutzen zena bezain geldoa da.

Azkar eboluzionatzea bereziki garrantzitsua izan daiteke patogenoei aurre egiteko. Izaki hauek oso bizi laburrekoak dira, eta kopuru handitan agertzen direnez, tasa ebolutibo altua dute. Milaka belau-naldi egin ditzakete ostalari baten barnean, honen ezaugarri biokimiko berezietara moldatuz. Ez da, beraz, ideia ona ostalariaren kumeak amaren antza edukitzea, patogenoak posizio ezin hobeagotik hasiko bailirateke honi erasotzen. Populazio mailan, gainera, patogenoak hobeki moldatuta egongo dira genotipo arruntetara, eta alelo arraroak dar-matzaten izakiek abantaila izanen dute. Honela, beraz, originaltasuna garrantzitsua denez, oso saritua egongo litzateke kumeen arteko aldakortasuna sortuko lukeen edozein mekanismo, eta hauen artean hoberena ugalketa sexuala litzateke <sup>45</sup>. Ez litzateke, beraz, oreka ebolutibo egonkorrik izanen, eta arma-guda

horretan etengabe ihardun beharko genuke.

Zentzu honetan, ugalketa sexualaren beste abantaila bat, kumeen-tzako alelo "berriak" erreklutatzea izanen litzateke, eta gainera, dagoe-neko bere arrakasta frogatu duen baten gene berriak, ugalkideak bizi-raun badu, bere genotipoaren dohai-nen ondorioz izanen baitzen, bestek beste. Era honetan, erresistentzi geneak meta daitezke <sup>63</sup>.

Eredu matematikoei erregina gorriaren teoria indartzen badute ere <sup>45</sup>, oraindik ezin izan da behatu zer garrantzi duen naturan, baina badago zeharkako ebidentzia <sup>101</sup>. Patogeno gehienentzat tropikoetako leku heze eta beroak dira habitat optimoak, transmisioa erraztu egiten baita horrelako klimetan. Patogeno gutxien, berriz, irletan, klima hotzetan, eta mendietan aurkitzen da. Eta teoriak aurrikusten zuen bezalaxe, leku menditsu eta irletan ematen dira espezie partenogenetiko gehien, eta batez ere, espezie bereko populazioak konparatzean ikusten dugu hori. Koleoptero, matxinsalto eta euli askotan, tropikoetatik poloetarantz goazen neurrian, arrak desagertu egiten dira, eta populazio sexualetatik emez osoturiko populazio partenogenetikoetara pasatzen gara. Hori gutxi balitz, errekonbinazio-tasa handiagoa da tropikoetan, hots, kumeen arteko diferentziak handiagoak.

## SEXUEN ZERGATIA

Zergatia oraindik argi ez badago ere, ugalketa sexualaren aldeko arrazoi batzuk azaldu ditugu. Badago, ordea, beste gauza harrigarri bat ugalketa sexualarekin lotuta: espezie gehienetan, bi izaki-mota (eta bi soilik) aurkitzen ditugula: arrak eta emeak <sup>47</sup>. Egoera honi **gonokoria** deritzogu animalien kasuan, eta **dioezia** landareetan <sup>85</sup>. Badaude, noski, posibilitate gehiago. Izaki asko **hermafrodita** dira: bi sexuak biltzen dituzte. Izaki batek funtzio ar eta emeak batera bete baditzake, **aldibereko** hermafrodita dela esanen dugu, eta bere garapenean lehenik sexu batekoa bada, eta ondoren bestekoa, hermafrodita **protandrikoa** (lehenik arra) edo **protoginikoa** (lehenik emea).

Zergatik ematen ote da sexuen arteko bereizketa hau?

Kontutan hartu behar dugu sexua DNaren konponketarako mekanismoa bada, edo gene berriak erreklutatze bidea, edo kumeen arteko aldakortasuna emendatzeko sistema, horrek soil-soilik hainbat aleren DNA birkombinatzea eskatzen duela, eta ez duela zertan inplikaturik izaki hauek bi mota desberdinetakoak izan beharra. Zergatik ez da ematen bi ale baino gehiagoren arteko singamia edo DNaren nahasketa?

Horrez gain, oso espezie gutxitan ez dira gameto ar eta emeak bereizten. Soilik hainbat bakterio, alga, legami eta protozooetan –hauek guztiek hagitz talde zaharrak– ematen da sexu simetrikoa. Antza denez, kanpo-ernalketa sortu zenean, espezieak isogamikoak ziren, hots, izaki guztiek gameto berdinak askatzen zituzten, eta ondorioz ez zegoen ar eta emeen arteko bereizketarik. Gametoen arteko hautespen naturala, ordea, oso gogorra izanzen litzateke horrelako egoera batean <sup>74</sup>, eta gameto gehienak alferrik galduko ziren. Bi posibilitate daude egoera honetan ugal-arrakasta emendatzeko: bata, gameto gehiago eta mugikorrak ekoiztea litzateke. Banaketa-printzipioak behartuta, gameto hauek txikiagoak izan beharko lukete, eta ondorioz, autonomia eska-sekoak. Beste posibilitatea, autonomia handiko gameto sendoak ekoiztea da. Bi estrategia hauek, noski, osagarriak dira, eta heterogamiak gameto handiek zein txiekiek eskaintzen dituzten abantailak uztartzen ditu. Bi gameto handiek oso zigoto bideragarria eratuko lukete, baina hau oso nekez gertatuko da, gameto hauen urritasunagatik. Maiz gertatuko zen, aldiz, bi gameto txiki eta mugikorrek topo egitea, baina zigoto horren bideragarritasuna nulua izanzen litzateke, erreserba-metakinen eskasiagatik. Beraz, isogamiatik heterogamiara pasatzeko presio ebolutiboa gogorra izanzen zen, eta honekin sexuak



sortuko ziren. **Eme** esaten diogu gameto handi eta geldoak ekoizten dituen izakiari, eta **ar** gameto txiki mugikor ugari ekoizten dituenari. Sexuen arteko diferentzia sortzen den unetik, ugal-esfortzuan asimetria nabarmena dugu. Arrak askoz ere energia gutxiago inbertitzen du zigoto bakoitzean, eta neurri batean esaten ahal da emearen bizkarroi dela <sup>30</sup>. Era berean, inbertsio txikiagoa izanik, errazago zaio ar bati obulu gehiago ernaltzea, eta hori dela eta, populazio gehienetan ar-funtzioaren soberakina dagoela esan daiteke. Arra, beraz, **sexu erabilgarria** izanen litzateke, eta emea sexu mugatzailea.

Zein kasutan ematen dira espezie hermafroditak? Charnov-ek <sup>12</sup> ebolutiboki egonkor diren estrategien bidez posibilitate hau ikertu du, aztertuz zein baldintzatan inbadi dezaketen hermafroditak populazio dioiko bat, eta zein kasutan inbadi dezaketen ar edo emeek populazio hermafrodita bat. Suposatu ar, eme eta aldibereko hermafrodita autobateraezinak (auto-ernalketa egin ez dezaketenak) populazio berean bizi direla,  $m$ ,  $f$  eta  $h$  izanik haien maiztasuna ( $m+f+h=1$ ). Ar bakoitzak  $N$  ernalketa lortzen ditu, eta eme bakoitzak  $n$  hazi ekoizten ditu. Hermafroditak, berriz, funtzio ar eta emeak  $aN$  eta  $bn$  mailan betetzen dituzte. Ar bakoitzak hurrengo belau-naldirako egiten duen emaitzaren proportzioa hauxe da:  $W_m=1/(m+ah)$ ; eta emeena, berriz,  $W_f=1/(f+bh)$ .

Hermafroditak funtzio ar eta emeak betetzen dituzte, eta beraz, euren emaitza ondoko hau izanen da:  $W_h=a/(m+ah)+b/(f+bh)$ .

Hermafroditak dioikoen populazioa inbadi ahal izateko ar edo emeek baino doipen altuagoa izan beharko dute. Dioikoetan ar eta emeen doipena berdina denez, hermafroditak inbadi-tzeko hauxe bete beharko da:  $W_h>W_f$ . Beraz:  $a(f+bh)+b(f+ah)>m+ah$ . Hermafroditak urriak badira,  $h$  zerotik hurbil dago,  $m=f=0.5$ , eta ondorioz, aurreko inekuazioa  $a+b>1$  bezala utz genezake. Beraz, hermafroditismoa ebolutiboki estrategia egonkorra da, ar- eta eme-funtzioen baturak ar eta eme independenteenak baino arrakasta handiagoa eskaintzen badu (6. irudia).

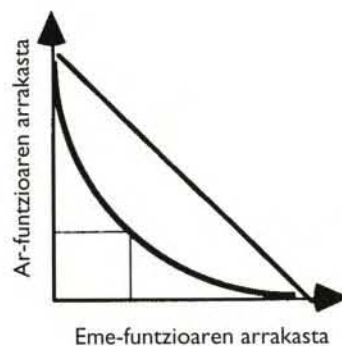
Eme batek ar-funtzioa gara badezake eme-funtzioaren galera txikia izanik, hori bera egin beharko luke. Berdin egin beharko lukete arrek. Beraz, badirudi lorentzat polen pixka bat ekoizteak abantaila handiak dakartzana, eta kostu txikiak, eta beraz, ebolutiboki estrategia egonkorra dena. Pentsa dezagun, esate baterako, polinizazioa intsektuen bidez burutzen duen landare batean. Intsektuak erakartzea da lore ikusgarri eta usaintsuñ lehen helburua, eta horretarako garatu behar izan dituzten mekanismoak (petalo koloredunak, usain-guruinak...) garestia atera zaizkie. Beraz, etekina optimizatzeko biderik errazena hauxe da:

erakarri duen intsektuaren garraio-gaitasuna ahalik eta gehien aprobe-txatzea, lore bakoitzean estaminak eta pistiloa edukirik. Honela, intsektua nektare bila hastean, aurretik ekarri-tako polenaz lorea ernalduko du, eta horrez gain, polena itsatsiko zaio hurrengo lorea ernal dezan. Ar edo emeen funtzioak konplexu eta gares-tiagoak direnean, aldiz, zail suerta-tuko litzateke biak uztartzea, eta hermafroditarik ez da aurkitzen. Su-posa dezagun, esate baterako, emeak borroken bidez eskuratzen dituzten espezieetan, ar arrakastatsua izateko energi gastu handiak behar direla, eta gastu horiek beste nonbaitetik kendu behar direla. Horrelako kasu batean hobe izan daiteke gonokoriarekin jarraitzea, eta espezializazio sexuala mantentzea.

Espezie gehienak ez dira aldibereko hermafroditak, baizik eta lehenik sexu batekoak, eta ondoren bestekoak. Orokorrean, protandria ugariagoa da.

Honen arrazoia hauxe da, goian aipatu dugun legez, emearen inbertsio parentala handiagoa denez, funtzio hori arrakastaz betetzeko (arrautza asko erruteko) metakin gehiago behar dela. Beraz, gazteek ar gisara funtziona dezakete, eta pisu batetik gora haztean, edo hobe esanda, metakin-kantitate minimo batetik gora lor-tzean, eme bilakatzen dira. Hau da, esate baterako, bareen (*Arion ater*) kasua; populazio naturaletan, uda partean gehienak arrak dira, eta udazken aldera gehienak emeak. Bareen erruketa nahikoa epe luzean eman daiteke, eta honen ondorioz, edozein populaziotan adin desberdi-neko aleak ditugu; beraz, negu eta udaberri goiztiarretan izan ezik, urte osoan zehar bai ar eta bai emeak aur-kitzen dira.

Hermafroditen artean ere, autoba-teraezintasuna da ugariena: izaki batek ezin ditu bere arrautzak ernal-du. Autobateraezintasuna ziurtatzeko



**6. irudia.** Ar- eta eme-funtzioen arteko banaketa-kurbaren arabera ebolutiboki egonkorra den estrategia hermafroditismoa izan daiteke (ezkerrean) edota dioezia (eskuinean).



mekanismoak mota askotakoak izan daitezke. Besterik gabe, ugal-aparatu ar eta emeen heldutasunaren asinkroniak autobateraezintasuna bermatzen du hainbat kasutan. Landare-espezie askotan, berriz, lorearen egiturak autoernalketa galarazten du. Dena den, espezie ugaritan autoernalketa eragozteko mekanismoak egon arren, ernalketa gurutzatua ez bada gertatu, lorea zimeldu baino lehen autoernalketa burutzen da, berau galarazten zuten ezkata edo paretak izanik azkarren usteltzen direnak. Honen zentzua argia da: ahal delarik, hoberena ugalketa gurutzatua da, beronek eskaintzen baitu kumeen arteko aldakortasun altuena; baina hau lortu ezin izan den kasuetan, ez ugaltzea baino hobe da autoernalketa.

Eratzen den zigoto bakoitzeko arraren esperma-inbertsioa txikia izan arren, espezie askotan horretara iristeko gastu energetikoa handia izan daiteke. Honela, espezie batzuetan ar lurraldekoiak soilik ugaltzen dira, eta lurraldea lortu eta babesteak gastu handiak dakartza, hau ar handiek soilik egin dezaketen gauza izanik. Egoera horretan, eta hilkortasun-tasaren arabera, hobe izan daiteke eme bezala ugaltzen hastea, eta ez soilik ar-funtzioaz fidatzea, horretarako behar bezain beste bizitzea ez baita ziurra. Horrela azaltzen da, beraz, hainbat arrain lurraldekoi protoginiko izatea.

Beste kontua da zehazki zertan oinarritzen den sexuen arteko desberdintasuna. Dakigunez, gizakian (eta ugaztun gehienetan) diferentzia hau kromosomikoa da. Emeak bi kromosoma sexual berdin ditu (XX), eta arrarenak desberdinak dira (XY). Hegaztietan, alderantziz, arra da homogametikoa (ZZ) eta emea heterogametikoa (ZW). Espezie gehienetan ez dago argi zenbat gene desberdinen kontua den sexu-bereizketarena, baina ez du zertan kopuru altua izan beharrik. Kasu batzuetan ar eta emeen arteko diferentzia ez da genetikoa, baizik eta inguruneak ezarritakoa. Honela, itsas-dortokek arrautzak hondartzetan lurperatzen dituzte, eta kanpo-tenperaturaren arabera arrak edo emeak jaio daitezke. Ez da ezagutzen zein punturaino kontrola dezakeen dortokak fenomeno hau, eta gai ote den kumeen sexua "aukeratzeko".

## SEXU-RATIOA

Espezie gehienetan kumeen **sexu-ratioa** (ar:eme proportzioa) 1:1etik hurbil dago. Arra sexu erabilgarria bada, eta ar bakoitzak eme asko ernal baditzake, posible izanen litzateke ar gutxiagorekin populazioaren emendioa berdintzea, bai eta areagotzea ere. Zergatik xahutzen da hainbeste baliabide arrak alferrik ekoizten <sup>93</sup>?

Hau azaldu nahian sortu zen **Fisherren sexu-ratioaren teoria** <sup>39</sup>. Teoria honen arabera erantzuna honako hau da: optimizatzen dena ez dela **populazioaren** hazkuntza, **alearen** ugalketa baino. Populazioaren ikuspuntutik, hobe izanen litzateke justu-justu, eme guztiak estaltzeko adina ar ekoiztea. Arazoa, ordea, oso bestelakoa da alearen ikuspuntutik behatzen badugu. Kontutan hartu behar dugu ar asko ugaltzen ez diren arren, zigoto bakoitza eme batetik eta ar batetik datorrela. Beraz, arren eta emeen batezbesteko ugal-arrakasta berdina da; arrakasta horren bariantza soilik aldatzen da. Emeetan bariantza txikia da (eme gehienek ugaltzea lortzen dute, eta antzeko kume-kopuruak ekoizten dituzte), eta arre-na, berriz oso handia, ar arrakastatsuek kume asko izan baititzaizkete, eta subordinatuek kumerik ez. Horrela, bada, semeak alabak bezain baliagarriak dira batezbeste gurasoen geneak ondorengo belaunaldietara pasatzeko, eta bietan ugal-esfortzu bera inbertitu behar da. Pentsa dezagun populazio batean arrak emeak baino arraragoak balira zer gertatuko litzatekeen. Zer komeniko litzaioke eme bati, kume arrak, edo kume emeak ekoiztea? Kasu honetan, arren batezbesteko arrakasta handiagoa izanen litzateke, eta hautespen-presio gogorra izanen litzateke arren aldera desbideratutako sexu-ratioko kumaldia izateko. Denborarekin, ordea, ar proportzioa areagotuko litzateke popu-

lazioan, eta emeak ekoiztea errentagarriago litzateke. Ikusten denez, beraz, Fisherren teorien aurrikuspena da edozein delarik ugaltzea lortzen duten arren proportzioa, emeek batezbeste inbertsio berdina egin beharko luketela kume ar zein emeetan.

Itsas-elefanteetan (*Mirounga angustirostris*) egindako ikerketa batean <sup>59</sup>, 115 arretatik 5 nagusiek lortu zuten kopulen %95a (144 kopuletatik 123). Arren %10a soilik iristen da ugaltzeko behar dituzten 6 urteetara, eta 9 urteetara %1a soilik. Arren %90ak, beraz, ez du ugaltzerik lortzen, eta eme gehienek, berriz, bai. Ez al da hobe alaba gehiagoz erditzea? Seme arrakastatsuak urtean 10 edo 15 kume izan ditzake, eta bizitza oso batean horrek 200 kume suposa ditzake. Emeek, berriz, gehienez kume bat lortuko dute urteko. Diferentzia hauek handiak izan arren, kume bakoitza ar eta eme batetik datorrenez, arrek eta emeek batezbesteko ugal-arrakasta berdina dute, eta honen ondorioz, jaioberrien sexu-ratioa 1:1ekoa da. Beraz, nahiz eta batezbeste seme zein alaben etekinak berdinak izan, semez erditzea irabazi potentzial altu, baina arrisku ere oso altuko estrategia litzateke, eta emez erditzea berriz, zuhurragoa, baina inoiz ez arrakasta maximokoa.

Kontuz ibili behar dugu, ordea, Fisherren teoriarekin, ezen inbertsio berdinak ez baitu esan nahi seme- eta



alaba-kopuru berdina. Espezie batzuetan sexu bietako kumeek oso inbertsio-parental desberdinak eskatzen dituzte, eta honen ondorioz, sexu-ratioa ere aldatu egin beharko litzateke, sexu merkeenaren alde. Esate baterako, hegazti harrapari askotan emea arra baino %50 handiagoa izan daiteke. Kume hori aurrera ateratzea, arra ateratzea baino %50 gehiago kostako balitz (ez dago argi hau horrela denentz), emeak ar gehiago ekoitzi beharko lituzke, bere ugal-arrakasta maximizatzeko. Beste hainbat espezetan, arra eta emearen arteko diferentzia oraindik handiagoa da, eta honek 1:1eko sexu-ratiorik aldentzea eskatzen du.

Sexu-ratioaren finkapena eboluzioak determinatzen du, edo amak aukerak ditu kumearen sexua aldeztu aurretik zehazteko? Ikusiko dugun bezala, ongi ikertutako espezie batzuetan, badirudi neurri batean kumeen sexu-aukeraketa amaren menpe egon daitekeena. Edozein modutan, ezin badu zehaztu zein proportziotan erditu ar eta emez, oraindik beste posibilitate bat geratzen zaio amari: sexu batekoak hobeki zaintzea, besteak abandonatuz, edo hauek gutxiago inbertituz, eta baita infantizidio selektiboa ere. Fisherren teoriak populazio osoaren oreka-egoera iragartzen du, baina horrek zerikusi gutxi eduki dezake erabaki indibidual bakoitzarekin. Esate baterako, emeak bere kumeen **kalitatea** azter dezake,

eta erabaki dezake zeintzu kumetan inbertitu gehiago. Edo bere buruaren kalitatea aztertuz, eme gehiago edo gutxiago ekoiztea erabaki dezake. Infantizidioa nahikoa hedatuta dagoen arren, ikerketa gutxi egin da honen arrazoi ebolutiboak aztertzeko, eta batez ere, honen ingurune-baldintzekiko aldakortasuna arakatzeko. Ikerturiko kasu horietakoa da *Neotoma floridana* arratoiarena <sup>66</sup>: bazka nahikoa izanez gero, sexu-ratioa 1:1ekoa da. Elikadura gutxitzean, berriz, amak bere ugal-inbertsioaren %70a alabetara bidera dezake, eta %30a soilik utzi semeentzat. Egoera honetan, semeak uxatu egiten dituzte. Espezie honetan arraren neurria lotuta dago bere ugal-arrakastarekin, eta nonbait, alferrik da neurri minimoa baino txikiagoa izanen duten arrak ekoiztea.

Babuino eta makakoetan, alabak amaren taldean geratzen dira, eta semeak kozkortzean taldetik kanporatuak izaten dira. Ondorioz, estatus altuko emeak alabez erditzen dira gehienbat. Armiarma-tximinoetan, berriz, eme gazteak taldea uztera behartuak izaten dira, eta ondorioz, euren amek eduki zezaketen estatus soziala galdu egiten dute. Ez da, beraz, harritzekoa, estatus altuko emeek seme gehiago badituzte.

Beste kasu ugaritan sexu-ratioa 1:1etik aldentzen ahal da. Adibidez, **ugalkidearekiko lehia lokala** ematen

Arrek emeengatik borrokatzen direnean gertatzen da hautespen intrasexuala. Honek ar oldarkor, handi eta ongi armatutakoak faboratzen ditu.





den espezieetan. Akaro batzuetan, esate baterako, kumeak amaren sabelean heltzen dira, eta kume arrek euren arrebak ernaldutako ondoren hil egiten dira. Alabak amaren bizkarroi dira, eta honen gorputzaz elikatzen dira berau hil arte. Kasu honetan argi dago emearentzat ez dela komeni seme gehiegi edukitzea, eta soilik eme guztiak ernaltzeko adina jaiotzen dira. Nola lortzen dute kumeen sexua kontrolatzea? Himenopteroetan (liztorrak) bezalaxe, ugalketa **haplodiploidearen** bidez. Bizidun gehienak diploideak dira, DNA osoa bikoiztuta aurkeztzen baitute, erdia amatik, eta erdia aitatik datorkiela. Ugalketa sexual arruntan, meiosiz sortzen diren gametoak haploideak dira, hots, DNA bakunekoak, eta ernalketaren ondorioz, bi gametoen DNA kateak batzen dira, eta zigoto diploidea eratzen da. Himenopteroetan, berriz, arra haploidea da, eta emea diploidea. Obulu guztiak mitotikoak (haploideak) dira, eta ernaldutako gabeko arrautzetatik semeak jaiotzen dira, eta ernaldutakoetatik alabak.

Lehia lokala konplexuago bilakatu da **superbizkarroitzan**. Kasu honetan, hainbat liztorrek ostalari berberean erruten dituzte arrautzak. Honela, eme batek errutean, beste eme baten arrautza diploideak jada hor badaude, bere errutaldiaren sexu-ratioa ajustatu egin behar du, eta arrautza haploide (ar) gehiago errun. Hau da, hain zuzen, espezie batzuetan ikusten dena <sup>105</sup>: zenbat eta larba

gehiago egon ostalariaren, orduan eta kume ar gehiago egiten dira. Himenopteroen ordena izugarri zabala da intsektuen munduan, eta badirudi bere arrakastaren osagai nagusia ziklo haplodiploideak direla, eta honek eskaintzen duen sexu-ratioa kontrolatzeko gaitasunak ematen diona.

## SEXUEN ONDORIOAK: HAUTESPEN SEXUALA

Sexuan bi atal garrantzitsu hartu behar ditugu kontutan: singamia, edo bi gurasoen genotipoak nahastea, eta inbertsio parentala. **Inbertsio parentala**, Trivers-ek <sup>102</sup> definitzen duen moduan, hau da: kume zehatz baten biziraupen-probabilitatea eta ugaltze-arrakasta emendatzeko gurasoak burutzen duen edozein motatako inbertsioa. Noski, banaketa-printzipioa kontutan hartzen badugu, argi gertatzen da gastu horrek beste kumeengan inbertitzeko gaitasuna murrizten diola.

Heterogamia sortzen den unetik, asimetria nabarmena dugu ugalketa sexualean: eratzen den zigoto bakoitzeko, emeak arrak baino askoz inbertsio parental handiagoa egin du, obulua zitoplasma elikagarritz hornituta utzi baitu; arrak, berriz, DNA kateara mugatzen den espermatozoide ziztrin bat besterik ez du jarri. Zentzu honetan, arra emearen bizkarroi dela esan

daiteke, neurri batean. Inbertsio parentalaren asimetria hori normalean asko areagotzen da gerora; ugaztunen kasuan, esate baterako, emearen inbertsio parental itzela da. Hain zuzen, barne-ernalketa, gestazio, plazentazio eta laktazioak kume-kopuruaren murrizpena dakarkie hala-beharrez, eta amaren inbertsio parentalaren emendio nabarmena <sup>26</sup>.

Heterogamiaren beste ondorioa honako hau da: gameto ar asko dago, baina horietatik gehienek ez dute arrakastarik izaten. Gameto emeen arrakasta ziurragoa izan ohi da. Gameto (eta ale) ar askoren arrakasta ezak hauen arteko lehia gogorra izanen dela ondorioztatzen du, eta beraz, hautespen gogorra emanen dela. Darwin <sup>28</sup> bera jabetu zen atal honen garrantziaz, eta **hautespen sexuala** izenaz bataiatu zuen. Autore honek bi motako hautespen sexuala bereizten zuen:

**Hautespen intrasexuala:** honetan, arrak emeengatik lehia zuzenean daude, eta normalean lehia hori borroken bidez argitzen da. Honen ondorioz, ar oldarkor eta sendoenak soilik ugaltzeko dira, eta dimorfismo sexual nabarmena emanen da espeziean. Hainbat animalien adar ikusgarriak, portaera lurraldekoiak, eta beste ezauzgarri asko hautespen intrasexualaren ondorio dira.

**Hautespen intersexuala** ematen den espezieetan, arrek ez dute zuzenean

euren artean borrokatzen, edo borroka hauek arraroak dira. Horren ordez, emeak erakartzeko duten gaitasunaren arabera finkatzen da lehia, eta horrela uler ditzakegu hainbat anfibioen kantu bortitzak, hegazti ar askoren kolore bitxiak, edota hainbat arrainen ezteidantza konplexuak. Ikus daitekeenez, hautespen intersexual izena ere ez da egokia, lehia ez baita sexu desberdinen artean gertatzen, baizik eta sexu bereberean, beste sexuko aleak erakartzeko.

Darwinek hautespen sexuala hautespen naturalarekin kontrajarri bazuen ere, gaur hautespen naturalaren zati bat bezala interpretatzen da, izaki baten ingurunea bere ugalkideek ere osotzen baitute <sup>1</sup>.

Sexuen arteko asimetriaren beste ondorioa ar eta emeen ugal-arrakasta optimizatzeko estrategien desberdintasuna da. Honela, emearen ugal-gaitasuna murriztagoa izatean, eta zigoto bakoitzarekiko inbertsioa handiagoa, maiz honek zaintza parentalera bultzatzen du, hots, kumeak zaintzera, esfortzu hori guztia alferrik gal ez dadin. Era berean, emearen ugal-arrakasta emendatzeko bidea, ar optimoak bilatzea litzaiteke, kumeei genotipo ahalik eta hobereana pasatzearren. Arraren modua ugal arrakasta areagotzeko, berriz, arras desberdina da. Zigoto bakoitzarekin gutxi galtzen duenez, erra-



zena ahalik eta zigoto gehien uztea zaio, eta honek, barne-ernalketa duten espezieetan, kopula asko lortzea inplikatzeko du. Gero, noski, ezin izanen ditu kumeak zaindu. Sexuen arteko diferentzia hau portaera bitxi askoren oinarrian dugu. Espezie gehienetan, adibidez, emeak kopulatu ondoren, interes sexuala galtzen du; ar askotan, berriz, **Coolidge efektua** ematen da, interes sexuala eme errezeptiboren bat topatu bezain pronto berpiztuz.

Izen bitxi hau Estatu Batuetan mende honen hasieran ezaguna egin zen pasadizo batetik datorkio <sup>86</sup>. C.C. Coolidge lehendakaria emaztearekin joan zen baserri bat bisitatzerako, eta hango ugazaba ari omen zitzaion bertako martxa azaltzen. Coolidge anderearen galderari erantzunez, ugazabak azaldu behar izan zuen oilarrek egunean zehar hainbat aldiz estaltzen zituzten oiloak.

- A, bai? Esaiozu hori Coolidge jaunari, arren.

Lehendakariari azalpenak iritsi zitzaizkionean, galdera bakarra egin zuen: egunean hainbat aldiz bai, baina oilo berberarekin?

- Ez, jauna, aldiro oilo desberdin batekin.

- Esaiozu hori Coolidge andereari, arren.

Ar eta emeen arteko beste desberdintasun nagusietarikoa, aleen arteko bariantzan dago. Eme heldu gehienek ugaltzea lortzen dute, eta ar askok, berriz, ez. Emearen ugaltzearen potentziala batez ere zigoto handiak eratzeko eta zaintza parentalaren energiaren denbora-eskakizunek mugatzen duten bitartean, arrena, eme errezeptiboen eskuragarritasunak mugatzen du gehien <sup>26</sup>. Honen adibide argia, gure espeziean (*Homo sapiens*) ikusten ahal da. Emakumea nekez erdituko da 20 haur baino gehiagoz bere bizitza osoan (nahiz eta 69 haurreko kasu bat egon!), eta ar gehienek ere kopuru horretaz beherako arrakasta lortzen dute, baina bere goi-muga potentziala askoz altuagoa da. Datuok oso fidagarriak ez badira ere, Marokoko enperadore batek omen du gizonen arteko errekorra, 888 haurrekin.

Animali populazio gehienetan, emeak muga fisiologikoetatik hurbil ari dira ugaltzen (orein, sagu eta untxi askoren kasuan, baldintzak onak badira, emeen %90a ernari egon daiteke), eta arrak mugatuta daude, ez fisiologikoki, baizik eta lehia sexualagatik. Lehia hau hain da gogorra kasu batzuetan, arren hilkortasun-tasa emeena baino nabariro handiagoa izan daitekeela. Hau da, esate baterako, sarrioaren (*Rupicapra pyrenaica*) kasua. Ungulatu menditar honen araldia urritik abendura zabalitzen da, denbora horretan helduak larre alpetarretan biltzen direlarik.

Batzuetan arrak ez dira  
borrokatzen, eta lehia emeak  
erakartzeko gertatzen da.  
Hautespen intersexual honek kantu  
ozen edota kolore bitxiko arren  
eboluzioa bultzatu du.





Arrek araldian zehar higadura bortitza jasaten dute, emeak gainerako arretatik babesten, eta elkar uxatzen. Hau dela eta, negura emeak baino egoera txarragoan iristen dira arrak, eta emeak ernari egon arren, arrek baino biziraupen-probabilitate altuagoa dute. Negua luzatzen den urteetan, eta batez ere elur-geruza sakona bada, ar ugari goseak hiltzen da. Hurrengo urterako, honek egoera txarragoan uzten ditu geratzen diren arrak, sexu-ratioa emeen aldera desplazatuz gero arren higadura oraindik handiagoa baita, eta neguko hilkortasuna nabariro emendatu baitaiteke. Horrela, urte gutxitan sexu-ratioa asko desbidera daiteke, eta honek populazioa egoera txarrean utz dezake, jaioakuntza-tasa arras beheraturik.

Orokorrean, animalia arren hilkortasun-tasa altuagoa ez datorkio soil-soilik ugalketaren higaduraren ondorioz, eta badirudi androgenoek ere honetan eragina dutena. Honela, zikiratutako arren biziraupena ar normalena baino handiagoa izan ohi da <sup>46</sup>. Espezie askotan barrabilek hazkuntza eta degenerazio-ziklo markatua dute urtean zehar. Hauetan, hilkortasuna iharduera gonadal maximoarekin batera emendatu egiten da <sup>61</sup>. Testosterona-gorabehera hauek, beraz, modu adaptatiboan uler daitezke, ez baitu merezi urtean zehar gonadak martxan edukitzea, honek dakartzan kostu eta arriskuekin, araldiaz kanpo ez badago ugaltzeko itxaropenik.

Arrak, beraz, emeengatikoko lehian daude euren artean. Zentzu honetan, esan daiteke arren arrakastaren baliabide mugatzailea emeak direla, eta emeena, berriz, kanpoko baliabideak (bazka, ezkutalekuak...). Honen adibide argia, Saharako jerboetan (*Psammomys obesus*) dugu. Basamortuko karraskari hauetan, emeak lurraldekoiak dira, eta euren eremuak landaretza gehien duten eskualdeetan kokatzen dituzte <sup>25</sup>. Arren baliabide mugatzailea, berriz, emeak dira, eta ar dominatzaileak eme ugariko lekuetan kokatzen dira, nahiz eta emeen inguruan janari gutxi izan. Emea beti bere lurralde ezagunean egon ohi da, zulotik hurbil, eta arra, aldiz, lekutik lekura emetan. Honen ondorioz, arren hilkortasun-tasa handia da, eta jaioberrietan sexu-ratioa 1:1 ingurukoa bada, gerora 1:3raino desbidera daiteke. Arrak, beraz, irabazi handiak eskain ditzakeen, baina arrisku handiak dituen jokoan ari diren bitartean, emeek zuhurkiago jokutzen dute.

Lotura handia egon ohi da espezie baten poliginia-maila eta dimorfismo sexualaren artean; espezie dimorfikoenak haren handiak dituztenak izan ohi dira <sup>88</sup>. Honela, orkatza (*Capreolus capreolus*) monogamoa edota bigamoa izan ohi da, eta oreinak (*Cervus elaphus*), berriz, haren handiagoak biltzen ditu; dimorfismo-maila ere zentzu berean doa bi espezie hauetan. Arau honek badu hainbat salbuespen, eta hegazti harraparietan,

esate baterako, emea arra baino handiagoa izan ohi da, nahiz eta ugaltza-sistema monogamoari jarraitu. Kasu honetan emearen neurri handiaren jatorria arrautza-kopurua emendatzeko joeran egongo litzateke, baina gero beste abantaila sekundario bat sortuko litzateke, hots, ar eta emeek neurri desberdina izatean, elikadura-nitxoak ere desberdindu egingen lirateke, eta honela, bikoteak harrapakin-espektro zabalago bat ustiatuko luke.

Horrela, bada, espezie gehienetan emeen banaketa (lurraldekoa, barkartia, gregarioa...) baliabideak (janaria, babesak...) optimizatzeko dago pentsatuta, eta ez arren hurbiltasuna optimizatzeko. Arrek, berriz, emeen arabera hautatzen dituzte euren koka-lekuak, eta ikusiko dugunez, baita portaeraren ardatz nagusiak ere, ahalik eta eme gehien eskuratzeko asmoz. Esate baterako, ar oldarkorrenak eme gregarioak dituzten espezieetan ematen dira, agresibitate handia behar baita hain sari handia (eme-multzoa) gainerako arretatik babesteko. Hautespren-presio desberdin hauek zeharo estrategia desberdinak ekarri dituzte espezie askotan, eta bi sexuek ebolutzio dibergentea azaltzen dute maiz.

### ESPERMA-LEHIA

Arrek emeekiko duten lehia ez da beti kopularekin amaitzen, beste ar

batek ere erdal baitezake oraindik eme berbera. Hori dela eta, espezie askotan ematen da **kopula osteko lehia**. Lehia hau modu desberdinetan gerta daiteke, baina arruntena **esperma-lehia** da: ar desberdinek eme berberarekin kopulatzea lortzen badute, hauen espermen artean gertatuko den lehiak erabakiko du aitatasuna –eta ugaltza– norena izanen den. Esperma-lehia eragozteko, espezie askotan arrak emea zaintzen du, gutxienez arrautzak errun edo estrua amaitu arte. Kumeak bi sexuen artean zaintzen dituzten espezieetan ohizkoa da arrak emea babesten jarraitzea kopulatu ondoren; baina arra eta emearen artean kooperaziorik gertatzen ez den kasu ugartan ere, portaera hau gauza daiteke. Hau da, esate baterako, bisonteen kasua: arrek euren artean borrokatuta lortzen dute eme batzuk monopolizatzea, eta susaldia amaitu arte ez dute beste arrik inguratzen uzten, beste ar baten espermak berea gaindi ez dezan.

Kopula osteko lehiaren posibilitatea lotuta dago emearen fisiologiarekin. Erle-espezie batzuetan adibidez, larbak lurpean bizi dira, heltzean kanpora ateratzen dira, eta emeek behin bakarrik kopulatzen dute. Arren arteko lehia, noski, kopula aurretik gertatzen da, eta honen arabera, mekanismo konplexuak garatu dira gainerako arrei aurre egiteko. Kasuren batean arrak oraindik lurpean dagoen emea, aireratu baino lehen, kanporatu



egiten du, honela bere aitatasuna ziurtatuz. Hainbat arrekin kopulatzen duten erle-espezieetan, berriz, ernalketa-probabilitate handiena kopulatzen duen azken arrak duela behatu izan da. Honek, noski, goian aipaturiko arraren joerari muga ezartzen dio: arrak ezin du kopulatu eta beste emebaten bila abiatu; aitzitik, derrigorrez emea zaintzen jarraitu behar du, erruketa gertatu arte.

Beste kasu batzuetan, estruaren amaierak ez dakar derrigorrez lehia-  
ren etena, eta ar batek beste arrek ernalduriko enbrioien abortzioa eragin dezake, edota kumeak jaio badira, hauek hil ditzake, eta ondoren emea intseminatu.

Goian aipatu dugunez, arraren inbertsio parentala oso txikia da zigoto bakoitzeko. Baina ar ugarik eme berberarekin kopula badezakete gatazka konplikatu egiten da. Horrelako kasuetan, ar desberdinen esperma egonen da emearen ugal-aparatuan lehian. Lehia hori irabazteko biderik errazena, esperma-kantitate ugari ekoiztea da, beste arrena diluituz. Horrek, noski, gastu energetikoaren emendioa dakar, baina hala ere, hainbat espeziek bide hau aukeratu dute. Honela, Hegoamerikako euri-oihanetako armiarma-tximino emeei estrua iristen zaienean, etengabe mugitzen aritzen dira zuhaitz tartean. Ar ugari bil daitezke emearen ingurura, eta honek guzti edo gehie-

nekin maiz kopulatzen du, bere magina spermaz gainezka egon arte. Emeak atzealdetik darion esperma bildu eta zurgatu egiten du, honek elikadura gisara kalitate altua baitu. Antza denez, ugal-estrategia bitxi hau kalitate altueneko arrak aukeratzeko sortu da. Armiarma-tximino arrek ez diete emeei inongo laguntzarik eskaintzen, eta hauei genotipo hoberena duen arra bilatzea besterik ez zaie geratzen. Oihan tropikalean fruituak ugariak dira, baina tximinoek maiz proteina-eskasia izan ohi dute. Honela, bada, eduki proteiko altuko esperma ugari ekoizteko gai den arrak non-bait kalitate altua behar du izan, eta emeak hainbat arrekin kopulatuz, hauen espermen artean kalitate eta kantitate gehienekoak irabaz dezan bultzatzen du.

Beste espezie anitzetan, arrak emearekin kopulatu aurretik bere ugal-hodian dagoen esperma ateratzen du. Honelako adibideak ugariak dira intsektuen artean, baita arren ugal-aparatuetan xede honetara doitutako ezaugarriak ere.

Esperma-lehiaren ondorio harri-garriena, kopulatu ondoren emearen ugal-aparatua tapoi batez ixten duten hainbat espezierena da. Hau intsektu, suge zein hainbat ugaztunetan behatu izan da. Honela, sator emeak lurraldekoiak direnez, arrek ezin izaten dute eme bat baino gehiago eskuratu. Lurralderik gabe, ibilian dabilen ar

batek emearekin kopulatzea arrisku-tsua litzateke ar lurraldekoiarentzat, baina zaila da hori eragozte, arrak ezin baitu etengabe emearen zaintzan ibili. Arrak, hala ere, bi guruin berezik ekoizten dituzten substantziez baliatzen dira; bi jariakin hauek nahastean

gogortu egiten dira, goma-itxurako tapoi batez emearen alua itxirik. Lur-urtxintxen (*Citellus*) kasuan ere, antzera gertatzen ahal da. Baina azken talde honetan, arrek duten zakilhezurrari esker, tapoi gehienak zulatu edo ezabatzeko gai izaten dira.



# 7.

## ESTRATEGIEN OPTIMIZAZIOA: BIZI-HISTORIEN OINARRIAK

**J**kusi dugunez, ugalketa sexualak hainbat abantaila eta eragozpen ditu, eta garrantzitsuagoa dena, neurri handi batean mugatu egiten ditu izakien estrategiak. Ar eta emeen arteko diferentziak, batez ere inbertsio parentalari dagokionez, askotan estrategia kontrajarriak inplikatzeko ditu bi sexuentzat. Azter dezagun, beraz, nola moldatzen diren ugal-estrategiak espezie desberdinen baldintza konkretuetara. Atal honetan bizi-historiarekin modu zuzenagoan loturiko ezaugarrien optimizazioaz ihardungo dugu (ziklo-mota, heldutasuna eta zahartzaroa), eta hurrengo atalean kumaldiaren erregulazioaz.

### ZENBAT ALDIZ UGALDU?

Ugal-estrategiak konparatzean, bi izaki-mota aurkitzen ditugu: **iteroparoak** bizitzan zehar hainbat alditan kuma daitezkeen izakiak dira, eta **semelparoak** behin bakarrik ugaltzen direnak, gero heriotza heltzen zaiela. Batzuetan ez dago argi bi kategoria hauen arteko muga <sup>98</sup>, baina esan daiteke iteroparoak ugaltu ondoren

egoera prerreproduktibora itzultzen direla, eta semelparoak, berriz, hil. Txori txiki askok, nahiz eta biziraupen maximoa urtebete baino gehiagokoa izan, ez dute lehen ugalaldia gainditzen. Hala ere, iteroparotzat hartzen ditugu.

Semelparoek kume-kopuru altuagoak izan ohi dituzte, ez baitute energi erreserbarik mantendu behar biziraupena bermatzeko. Agian kasurik txundigarriena semelparoetan *Geotrupes* generoko kakalardoena da, 5 arrautza bakarrik erruten baitituzte. Noski, hain jaiotze-tasa baxuak biziraupen-tasa altua eskatzen du, izugarri altua intsektuen batezbesteko biziraupenarekin alderatzen badugu. Gradientearen beste muturrean milioika bilioi hazi sortzen dituzten hainbat orkideo edukiko genituzke, edo animalien erreinuan, ehundaka milioi arrautza errun ditzaketen makailoa (*Gadus morhua*) eta gaizkata (*Acipenser sturio*). Nolanahi ere den, aipaturiko espezie hauen guztien populazioak orekatuta badaude (eta kasu gehienetan horrela gertatzen da), batezbeste eme bakoitzaren bi kumek lortuko dute ugaltzea, jaiotze-tasa bakailaoarena bezain altua izan, edo kakalardoarena bezain baxua.

Semelparitatea ohizkoa da ornoga-beetan, maiz gertatzen da arrainetan, eta arraroa da hegazti zein ugaztunetan. Azken talde honetan, hain zuzen, semelparo hertsia bezala *Antechinus* martsupial intsektiborua soilik deskribatu izan da <sup>60</sup>. Australiako espezie honetan, emea ernaldu eta gero hil egiten da arra. Ugalaldiaren gastu energetikoa oso handia da, eta honen ondoren gorputza prozesu degeneratiboan sartzen da. Prozesu hau, hala ere, ez da soilik ugalaldiaren ondorio, kautibitatean edukitako animaliek ere jasaten baitute. Emea, berriz, iteroparoa da, eta bi edo hiru ugalaldi izan ditzake.

Zein da semelparitate eta iteroparitatearen arteko diferentzia ebolutiboa? L.C. Colek <sup>18</sup> eredu sinple baten bidez ikertu du hau. Izaki anual eta perenneen populazioen emendio-tasak konparatu ditu. Argi dago kume-kopuru berdina eginik, perennearen populazioa azkarrago haziko litza-tekeela, helduak ez bailirateke desgertuko. Galdera hau da: zenbat kume gehiago egin behar ditu anualak perennearen abantaila konpentsatzeko?

Anualaren populazioaren emendio-tasa ondoko ekuazio honek ematen digu:

$$N_{t+1} = B_a N_t$$

Non:  $N_{t+1}$   $t+1$  urtean populazioaren kopurua den,  $N_t$   $t$  urteko kopurua, eta  $B_a$  anualaren jaiotze-tasa.

Eta iteroparoarena berriz,

$$N_{t+1} = B_p N_t + N_t = (B_p + 1) N_t$$

Hemen,  $B_p$  perennearen jaiotze-tasa da.

Beraz, bi espezieen populazioak emendio-tasa berdina edukitzeko,

$$B_a = B_p + 1$$

Hau da: anualak kume bakar bat gehiago egiten badu, iteroparoaren emendio-tasa berbera edukiko du. Emaiz harrigarri honi **Coleren paradoxa** deritzo, semelparo eta iteroparoen arteko etekin-diferentziak oso txikiak direla iragartzen baitu. Eredua sinplista da, ez baitu ez gazte ez eta helduen hilkortasuna kontutan hartzen (semelparoak eternoak direla suposatzen du).

Arazo hauek konpontzeko, Charnov eta Shafferrek 1973ean eredu osoa osatu egin zuten <sup>13</sup>.

Hauen arabera, anualaren emendio-tasa hau izanen litzateke:

$$N_{t+1} = P_a B_a N_t \quad (P_a = \text{gazteen hilkortasun-tasa})$$

eta iteroparoentzat, berriz,

$$N_{t+1} = P_a B_p N_t + P_p N_t = (P_a B_p + P_p) N_t$$

( $P_p$  = helduen hilkortasun-tasa)



Bi espezieen emendio-tasa berdina izateko:

$$B_a = B_p + P_p/P_a$$

Eredu honen arabera, gaztetan hilkortasun-tasa ez bada oso altua, eta helduen hilkortasun-tasa altua bada (esate baterako, udan zeharrekoa baxua da, baina negua igarotzeko posibilitateak eskasak dira), semelparitatea bultzatuko litzateke. Helduen hilkortasun-tasa baxua den kasuetan, berriz, hobe litzateke iteroparitatea. Eredu hau asko konplika daiteke, populazioaren saturazioa, heldutasun-adina, eta ugalketa-tasa aldakorrek sartuz, baina oinarritzko ideiak ez dira gehiegi aldatzen. Beraz, gazteen ugal-balioa murrizten den kasuetan, eta helduena areagotu, semelparitatetik iteroparitatara igarotzeko bidea sarituta dago. Heldutasun goiztiarrak, berriz, semelparitatearen abantaila dakar. Kumeen hilkortasun-tasa urtetik urtera asko aldatzen bada, epe ugalkorraren luzapena faboratuko da, horrela inoiz baldintza optimoak aurkitzeko probabilitatea emendatu egiten baita.

Honen adibide gisara, munduko izokinak beha ditzakegu. Espezie batzuk iteroparoak dira, beste batzuk semelparoak, eta badaude espezie bereko (ad.: chinook izokina, *Oncorhynchus tshawytscha*) populazio iteroparo eta semelparoak <sup>2</sup>. Ozeano Bareko izokinetan normalean semelparitatea

ematen da, migrazioaren kostu itzela eta hilkortasun-tasa altua ez baitaude beste errutaldi baten arrakastak ematen lukeen doipenak konpentsatuta. Hain zuzen, migrazio luzeeneko populazioak izan ohi dira semelparoak izokinetan, eta migrazio laburrekoek (adibidez, lakuetan isolatuta geratu direnak) iteropariarako joera dute. Izokin atlantiarrean populazioaren %90a semelparoak dira, eta %10a, batez ere emeak, iteroparoak. Tarteak diren horrelako kasuak ugariak dira naturan.

Antzeko arazoa da basamortuetan hazien diapausarekin gertatzen dena, bertan, euriaren hasiera izan ohi baita haziak hozitzeko seinalea <sup>96</sup>. Halere, zaila da euritearen garrantzia eta metaturiko urak zenbat igaroko duen iragartzea. Bestalde, euritea hasi bezain pronto hozitzea komeni da, eroritako ura maximora aprobetxatu ahal izateko, nahiz eta hasiera horretan informazio gutxi eduki eroritako urari buruz. Nola optimiza daiteke buruhauste hau? Landare anual gehienek diapausa-denboraren aldakortasuna edo bariantza emendatzen dute, hots, haziak eurite desberdinetan hozituko dira, era honetan loteria zenbaki desberdinetan jokatzuz, eta hauxe da teorikoki estrategia optimoa <sup>17</sup>.

Honela, bada, iteroparitatea edo semelparitatea aukeratzerakoan, izaki batek kontutan hartu beharko luke, alde batetik, zein den adin-

Espezie gehienetan behin edota  
gehiagotan ugaltzea finkatuta  
dagoen arren, zenbait izokinetan  
populazio semelparoak eta  
iteroparoak daude.





-klase bakoitzaren hilkortasun diferentziala, eta bestetik, zein den ingurunearen iragargarritasuna, edo zehazkiago, inguruneak eragindako hilkortasun-tasatik zein ezin daitekeen iragar.

### HELDUTASUNA

Bizi-historien osagai nagusieta-rikoak dira **heldutasun-adina** eta **heldutasun-neurria**. Bi ezaugarri hauek garrantzitsuak dira, ugal-arrakasta neurri handi batean hauen menpe egonik <sup>98</sup>. Heldutasun goiztiarrak baditu bere abantaila eta galerak. Abantaila nagusiak demografikoak dira: aleak aukera gehiago dauka heldutasunera iristeko, eta kumeak ere lehenago hasiko dira ugaltzen, honela populazioko genotipo alternatiboekiko abantaila lorturik. Kostuen artean, heldutasun-pisua txikiagoa izanen dela esan genezake, eta honen ondorioz, kume gutxiago edo/eta txikiagoak izanen dituela. Horrela, heldutasun-adina atzeratu egiten da kumeekin irabazitakoa hilkortasunagatik galdutakoa berdindu arte. Edo bestela esanda, izaki txikiak txiki dira ez ugalketa areagotzeko, edo hilkortasuna murrizteko, baizik eta, hilkortasun handia dela eta, hazteko beharko luketen denbora ez zaielako errentagarri <sup>55</sup>. Heldutasun-adina, beraz, ingurunearen eraginpean legoke.

Dena den, egitura sozialak ere badu honetan garrantzia. Espezie batzuetan **bimaturismoa** ematen da <sup>106</sup>; bi sexuek heldutasun-adin desberdinak dituzte. Arrainetan, emeek arrek baino beranduago heltzeko joera dute eta hegazti edo ugaztunetan, berriz, alderantziz gertatzen da <sup>98</sup>. Arrain gehienen kasuan, arrautza-ekoizpena emearen neurriarekin lotuta dago, eta ez horrenbeste esperma-ekoizpena arraren neurriarekin. Ondorioz, emeak gehiago hazi behar du arrakastatsua izateko. Arrain lurraldekoietan, berriz, arraren heldutasuna ere atzeratu egin daiteke, lurraldearen jabegoak neurri handia exigitzen baitu <sup>9</sup>.

Ar eta emeen arteko diferentzia handitu egiten da poligamia mailarekin. Esate baterako, sarrioetan (*Rupicapra pyrenaica*) arra 3. urtean heltzen da, eta emea 2.ean; mufloian (*Ovis musimon*) 4. eta 2.ean, hurrenez hurren, eta *Ovis canadensisean*, 6. eta 2.5.ean. Azken bi espezie hauek talde poliginiko handiak eratu ohi dituzte, eta soilik ar handi eta osasuntsuek eskura dezakete honelako talde bat. Beraz, hobe da heldutasuna atzeratzea, prozesu horren gastuak saihestearren, eta garrantzitsuagoa izan daitekeena, ar dominatzaileen agresibitatea saihestearren.

Espezie promiskuoetan eta kanpo-ernalketa dutenetan, berriz, arra txikiagoa izan ohi da. Hau da arrain

Harrapari handietan gaztea  
urtebetearen buruan helduaren  
neurrira iristen den arren,  
heldutasuna atzeratu egiten da,  
antza, ugalketarako beharrezkoa  
den esperientzia lortzearren.





gehienetan eta anfibio askotan gertatzen den kasua.

Ugaztunak hegaztiak baino lehenago heltzen dira pisu berdinerako <sup>26</sup>. Ugatza (*Gypaetus barbatus*) bezalako hegaztietan, hain zuzen, fenomeno arraroa gertatzen da, normalean pisu maximoa lehen urtean lortu arren, heldutasuna hainbat urtetan atzeratu baitaiteke. Badirudi honen gakoa ugal-arrakasta ziurtatzeko metatu behar den esperientzian dagoela, eta ugatzetan behatu ahal izan denez, heldu gazteen ugal-arrakasta zaharra-goena baino askoz txikiagoa da. Autore batzuen ustez <sup>26</sup>, populazio saturatuetan gazteek ezin badute zaharren aurka lehiatu, egin dezaketen gauzarik hoberena heldutasuna atzeratzea da, alde batetik prozesu horrekin loturiko gastu metabolikoak saihestearren, eta bestetik, gainerako heldu dominatzaileen erasorik ez jasatearren. Txori askotan behatu ahal izan denez, gazteek dituzte ugal-lurraldetik txarrenak.

Gizakiaren kasuan ere, ugaltzeko gaitasuna egoera fisiologikoarekin lotuta dago <sup>68</sup>. Honela, neskatoen pubertatea neurriarekin zuzenean lotuta dago, eta batez ere gantz-metakinekin. Metakin horiek ernalaldiaz gain haurraren edoskitzarorako beharko liratekeen minimoak direla dirudi. Bizimoduak eta elikadurak badu, noski, eragina metakin haue-tan; esate baterako, duela mende-pare

bateko testu zaharrek adierazten dute Europako hirietako emakumeak herrietakoak baino urte pare bat lehenago iristen zirela pubertatera. Mutikoetan ez zegoen, antza, horrelako alderik, aldaketa anatomiko eta fisiologiko txikiagoak eskatzen baititu hauen pubertatek. Gaur egungo gizarte "modernoan" gazteak gehiegi bazkatzen ditugu, eta honen ondorioz pubertatearen adina hiruzpalau urtez aurreratu bide da ehiztari-biltzaleekiko. Gaitz modernoa den anorexiak jotako neskengan, normalean obulazioa atzeratu edo eten egiten da, eta antzera gerta daiteke eliteko kirolari edota dantzariengan. Halaber, epe ugalkorrean dauden emakumeen hilerokoa eten egin daiteke egoera fisiologikoa asko txartzen bada, eta batez ere, pisu asko galtzen bada.

#### **EPE UGALKORRA ETA ZAHARTZAROA**

Modu asexualean, bikoizketaz ugaltzen diren izaki monozelularrak alde batera uzten baditugu, ez dago naturan bizitza mugagabeko espezierik <sup>98</sup>. Heriotzari dagokionez, hala ere, diferentzia handiak daude talde filogenetiko desberdinen artean: kasu batzuetan guztiz zehaztuta egoten da biziraupen maximoa, eta beste kasu batzuetan ez horren argi. Izaki guztiak denboraren poderioz hil egiten dira, eta egiaztapen hain orokor honek zahartzaroaren arrazoi ebo-

Animalia-talde gehienetan  
biziraupen maximoa pisuarekin  
lotuta dagoen arren, ugalketa-tasa  
oso baxuko espezieetan (ad. ekidnan)  
biziraupen luzea eman behar da,  
halaberharrez.





lutiboak aztertzeraz bultzatu beharko gintuzke. Argi dago bizitza luzatzeak ez duela zentzu ebolutibo handiegirik, saritzen dena genotipoen kopiak ugaritzea baita, eta ez izakien biziraupena. Ez dago hain argi, ordea, nola eta zergatik finkatzen den espezie bakoitzak duen zahartzaro-patroi zehatza.

Printzipioz, helduen hilkortasuna baxua bada, zahartzaroa atzeratzea komeniko litzateke, hots, epe ugalkorra zabaltzea <sup>98</sup>. Helduen hilkortasuna altua bada, berriz, ez du zentzurik bizitza luzatzeko mekanismoak garatzeak, eta ondorioz, bizitza laburtu egingo litzateke. Bizia iren iraupena, azken batez, eboluzio-ordain fisiologikoek finkatzen dute: ugalketa goiztiarrak gehiago laguntzen dio izakiaren arrakasta ebolutiboari ugalketa berantiarrek baino, eta ezin daitezke biak batera emenda.

Zergatik gertatzen da zehazki seneszentzia?

Posibilitate bat, geneen **efektu pleiotropiko antagonistiko**etan datza <sup>108</sup>: badaude doipen goiztiarrean eragin positiboa duten aleloak, eta bizitzaren fase berantiaragoetan eragin negatiboa izan dezaketenak. Hautespen naturalaren indarra izakiaren bizitzak aurrera egin ahala murrizten doanez, alelo hauek ez ziren populaziotik ezabatuko.

Beste posibilitate bat **mutazio-metaketa** <sup>67</sup> dugu: bizitzan berandu soilik eragiten duten mutazio negatiboen gainean hautespen naturalak eragin eskasa izanzen du, eta ez dira garbituak izanzen, zaharrek garrantzi ebolutibo txikia baitute.

Eragin horiek heldutasunetik aurrera beha daitezke, inoiz ez lehenago, hautespen naturala gogor arituko baitzen posibilitate honen aurka. Zahartze-prozesua, beraz, heldutasunarekin batera abiatzen da, eta efektu txikiko gene ugari eragindako higadura fisiologiko eta biokimikoa litzateke <sup>98</sup>. Zahartzaroa azpiproduktu bat da, eta ez moldaera bat. Ez genduke, ondorioz, gene nagusiek modu zuzen eta sinplean kontrolatuta egotea espero beharko.

Seneszentziaren kausak alde batera utzita, argi dago bizi-historiaren optimizazioan aldagai garrantzitsua dela. Talde askotan biziraupena asko aldatzen da, eta honek ingurunearen presioarekin zerikusia du. Moluskuetan, adibidez, biziraupen maximoa 2 hilabetetik 220 urterarte aldatzen ahal da <sup>20</sup>. Oskola dutenek bizitza maximoa luzeagoa izan ohi dute, eta are gehiago leku txiroetan bizi badira, eta urtero ugaltzen ez badira. Badirudi, beraz, ugalketa eta biziraupenaren artean eboluzio-ordain garrantzitsua dagoena, eta honek bizitza maximoan islada duena.

Lobelia generoko landare  
goimenditar tropikalek 50-60  
urteren buruan lore-sorta erraldoia  
eman eta hil egiten dira.



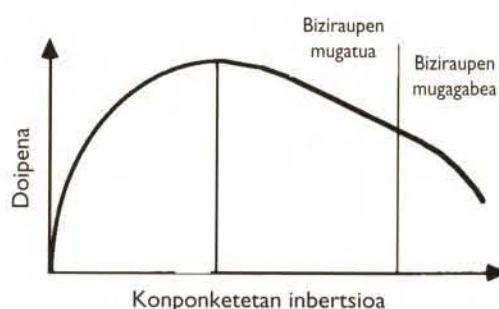


Hegazti eta ugaztunetan biziraupen maximoa gorputzaren neurriarekin lotuta dago <sup>80</sup>. Badaude, halere, salbuespen harrigarriak. Esate baterako, triku baten neurria duen ekidnaren (*Tachyglossus aculeatus*) biziraupena 50 urtekoa da! Neurri berdineko izakientzat, biziraupena altuagoa izan ohi da hegaztietan ugaztunetan baino, eta azken talde honetan altuena saguzarrek dute <sup>72</sup>.

Gehienetan, bizitza maximo luzea epe ugalkor luzearekin lotuta egon ohi da, baina ez da hau beti horrela gertatzen. Adibidez, 17 urteko txitxarrak (*Magicicada septendecim*) semelparoak dira. Landareetan, berdin, badaude bizitza luzeko semelparoak. Adibidez, *Lobelia* generoko landare goimenditar tropikalen biziraupena 50-60 urte ingurukoa izan daiteke; epe horren buruan lore-sorta erraldoia eman, eta hil egiten dira <sup>114</sup>. Gure inguruko jardinetan hain maiz agertzen den pita (*Agave americana*) ere biziraupen luzeko semelparoa da.

Seneszentziaren arrazoiak arakatzean, ezin dugu ahaztu Kirkwood-en **soma arbuigarriaren teoria** <sup>53</sup>. Autore honek defendatzen duenez, une batetik aurrera, gero eta gutxiago gastatu behar da konponketetan, gastatutako energiak ez baitu konpentsatzen lortzen den ugalkor-arrakastaren emendio eskasa. Zahartzea konpondu gabeko kalte somatikoen metaketaren ondorioa litzateke, eta bizitzan zehar

egin behar diren konponketak espeziezik espeziera aldatzen dira. Teoria honen arabera, beraz, konponketa-gastu optimoa biziraupen mugagabeko beharko litzatekeena baino askoz baxuagoa da (7. irudia).



**7. irudia.** Kirkwooden soma arbuigarriaren teoriak iragartzen duenez, konponketa somatikoan egin behar den inbertsio-maila optimoa biziraupen mugagabea edukitzeko beharko litzatekeena baino baxuagoa da.

Teoria honen egokitasuna frogatzeko, laborategiko saioak egin izan dira *Drosophila* euliekin. Ez bazaie berandurarte ugaltzen uzten, belau-naldi gutxitan zahartzaro berantiarra-goetara eboluzionatu egiten dute. Hauek benetako aldaketa genetikoak dira, eta ez du zerikusirik eboluzio-ordain fisiologikoekin, populazio mutatu hauetako birjinak ere astiro zahartzen baitira <sup>50</sup>.

Zuhaitz askotan heldutasun-adina 100. urtearen bueltan iristen ahal da, biziraupen maximoa 500 urte ingurukoa izanik. Honen ondorioz, epe ugalkorra 400 urtekoa izanen litzateke, eta epe horretan, aleak arrakasta ebolutiboa izanen badu, ondorengo

bat behintzat utzi beharko du. Hazi-kopuru itzelak ekoitzi arren, hau ez da gauza erraza, ingurunea guztiz saturatuta egonen baita, eta ondorioz, beste zuhaitz bat hildakoan soilik izanen baitu aukera landare gazteak aurrera ateratzeko. Une hori aprobetxatu ahal izateko, hazi asko bota behar ditu urtero, edo gainerakotan, beste zuhaitzen landarexken pean gera daitezke bere ondorengo guztiak. Zuhaitz honek zahartzaro-sintoma argirik agertu ez arren, bere epe ugalt-

korreko lehen 200 urteetan ugaltze-esfortzu maximoa egin beharko du, bere biziraupen-itzaropena nahikoa altuagoa baita lehen 200 urte horietarako azken 200etarako baino. Kontutan hartu, tximista eta haizeteen eragina besterik ez bada ere, hain epe luzean, hiltzeko arriskua nahikoa altua dela, eta beraz, ez duela merezi zahartzaroa atzeratzen asko gastatzea, hobe izanik ahalik eta energia gehien ugalketara bideratzea.



# 8.

## ESTRATEGIEN OPTIMIZAZIOA: KUMALDIAREN ERREGULAZIOA

**B**ehin aztertuta noiz eta nola ugaltu beharko litzatekeen izaki bat, edo zeren araberak erabaki beharko lukeen bere heldutasun-une optimoa, eta bere biziraupen maximoa, sar gaitezen ikustera zehazki nola erregulatzen den kumaldia, eta honen inguruan sortzen diren arazoak.

### UGALKIDEAREN AUKERAKETA

Ugalkide egokia aukeratzea da ugalketa arrakastatsurako lehen urratsa <sup>7</sup>. Normalean, eta ugal-arrakasta maximizatzearen, arrak kezkatuagoak egon ohi dira kopula-kopuruaz emearen kalitateaz baino. Honi **inperatibo kopulatorioa** <sup>41</sup> deritzo. Emeak, berriz, ezin duenez gauza handirik irabazi kopula-kopurua emendatuz, kezka handiagoa izan ohi du arraren kalitatearekiko: bai kalitate genetikoarekiko, edo bai arrak zaintza parentalean parte hartzeko agertzen duen borondatearekiko. Kontutan hartu behar dugu emearentzat ugalkide txarra aukeratzea kaltegarria dela, eta gainera, ernari gertatuz gero, denbora luzez ordaindu

beharko duela bere akatsa, ezin izan baititu ingura dakizkiokkeen ar hobeak eskuratu. Arrentzat, berriz, kopularen kostua ez da hain handia, eta kopula ondorengo lotura kasurik gehienetan txikia edo nulua da; beraz, normalean diskriminazio-gaitasun askoz txikiagoa agertzen dute ugalkidearekiko. Esate baterako, *Drosophila* eulietan behatu denez, arrei berdin zaie espezie desberdineko emeein kopulatzea, baina ez horrela emeei <sup>6</sup>.

Apoek kanpo-ernalketa burutzen dute; arra emearen bizkarrera igoz, **anplexua** eratzen dute, eta biek batera kanporatzen dituzte gametoak. Apo arruntaren (*Bufo bufo*) arrek anplexua ia edozein gauzarekin egin dezakete, animalia edo ez, bizirik egon edo ez. Beste apo ar batekin eratzen badu anplexua, honek soinu berezi bat egiten du, aska dezan. Emea, beraz, soinurik egiten ez duelako bereizten dute, eta horrela, ez da harritzekoa objekturik arraroenekin anplexuan ikustea apo arrak. Apo arruntak idortzen ez diren putzu edo erreketan biltzen dira arrautzak erruteko. Leku hauetan apaburuen harrapakari ugari dago (odonatu larbak, batez ere) baina apoen arrautza zein apaburuek pozoia

dute, nahikoa babes-mekanismo ona. Igel gorriarekin (*Rana temporaria*) ez da horrelakorik gertatzen, eta horregatik harrapakari gutxiko lekutan biltzen dira arrautzak erruteko. Askotan hauek oso putzu efemeralak izan ohi dira, eta erruleku erabilgarrien kokapena urtetik urtera aldatzen da; ur-masa hauen iraupen eskasa dela eta, apoek ez bezala, igel arrek kantuz erakartzen dituzte emeak.

Zertan oinarri daiteke emea ar optimoa aukeratzeko? Lehenik eta behin, espezie egokiko arra aukeratu behar da. Hori zailegia denik ez dirudien arren, batzuetan arazoak sor daitezke, oso antzekoak diren espezieak bai baitaude. Horrelako kasuetan, arrek diferentzia espezifikoak araldian areagotu egiten dituzte. Hau da, esate baterako, ahateetan gertatzen dena. Emeen arteko diferentzia morfologikoak nahikoa txikiak dira, baina arren artekoak askoz ere nabarmenagoak dira, batez ere araldian, emea baita ugalkidea aukeratzeko duena. Kolore berezi hauek, antza denez, arren harrapatuak izateko arriskua emendatu egiten dute, eta hori dela eta, lumajea mudatzeko garaian (ahateetan luma asko galtzen da batera, eta honekin hegarako gaitasuna) ar zein emeek **eklipse** izenaz ezagutzen den lumaje berezi eta kriptikoa hartzen dute. Beste espezie batzuetan espezie arteko diferentzia morfologikoak txikiak izan arren, emeak diferentzia etologiko nabarmenetan

oinarritzen dira arra aukeratzeko. Hainbat txoritan (adibidez *Phylloscopus* generoko txioetan) ez da posible bistaz espezieak bereiztea, baina araldiko kantuz aisa ezagut daitezke.

Espezie-mailatik aurrerako diskriminazioa asko konplika daiteke. Hegazti askotan emeak arra bere lumajearen ikusgarritasunagatik aukeratzeko du<sup>43</sup>. Zergatik aukeratu ar koloredunena? Zergatik hori pauma erregearen muturreraino eramana? Galdera hauek aspaldi kezkatu zituzten zientzilariak, eta joan den mendean eztabaida gogorrak piztu zituzten. Autore batzuek (Darwin tartean) uste zuten, arren kolore, diseinu eta portaera estrabaganteak ez ziren inongo abantaila, eta emeek soil-soilik erakargarritasunagatik aukeratzeko zituzten. Behin emeek kolore edota beste edozein ezaugarrirekiko diskriminazio-apur bat azalduta, hautespen sexualak ezaugarri honen exagerazioa bultzatuko zuen, hautespen naturalaren (zentzu hertsian) mugekin topo egin arte. Darwinen kide izan zen Wallacen aburuz, berriz, ezaugarri horiek arraren "kalitatea" (osasun-egoera, hegarako abilezia...) isladatu behar zuten, eta gisa honetan, emearen aukera ez litzateke estetika hutsagatik izanen.

Fisherren<sup>39</sup> ustetan, hautatzen den faktoreak hasiera batean garrantzitsua izan behar zukeen. Honela, lumaje ikusgarria egoera fisiologiko



onaren adierazle izan zitekeen, denboraren poderioz gero eta lumaje ikusgarriagoak hautatuz, nahiz eta orain mesede baino traba gehiago egin araldiaz kanpo. Horrela, emeak arraren egoera fisiologiko edo kalitate genetikoaren adierazle ona den ezaugarriren batean oinarrituko luke bere aukera, eta hautespen sexualak ezaugarri horren "seinalea" anplifikatuko luke. Adibidez, buztanaren luzera hegaztiaren hegarako abileziarekin lotuta balego, emeek diskriminazio-gaitasun handia garatuko lukete ezaugarri honekiko; denboraren poderioz buztan-luzera gero eta garrantzitsuagoa izanen litzateke arraren arrakastan, eta posible litzateke gurrpil zoro honek hautespen sexualaz buztan traketsegiak eratzea ere.

Zahavi-ren <sup>116</sup> ustetan, berriz, gerta daiteke lumaje ikusgarria edota buztan luzea duten arrek eme gehiago erakartzea ez ezaugarri hauek mesedegarri direlako, kaltegarriak direlako baizik. Arraren propagandak, beraz, honelako zeozer adieraziko luke: "begira zein buztan luze eta baldarra dudan; hau gainean eramanda bizirik jarraitzen badut, oso abila izan behar dut". Zahavik bere teoria harrigarria formulatu zuenean autore gehienak aurka jarri zitzaizkion; denborarekin, ordea, gauzak aldatzen joan dira. Egindako azterketa gehienek azaldu dutenez, teorikoki bederen, posible litzateke hautespen sexualaren oinarrian gisa horretako mekanismoa

egotea. Beste kontu bat da zein puntutaraino den bide hau dimorfismo sexualaren eragilea. Gaur egun bi teoria hauen aldeko eta aurkako ebidentziak badauden arren, oraindik ez dago argi berauen balio orokorra.

Dena den, askotan ezin bazter daiteke aukeraketa estetika hutsez gertatzen denik, Australiako zebra-txontak (*Poephilia bichenovii*) ikertzen ari zen zientzilaria batek behatu ahal izan zuenez. Zebra-txontak kolore biziko txori txikiak dira. Nancy Burley hauen populazio bat ikertzen ari zen, ugalkidearen aukeraketa nola gertatzen zen argitzearren. Txori guztiak urrutitik ezagutu ahal izateko, kolorezko eraztunekin markatu zituen, eta bere harridurarako, emeek askoz nahiago zituzten eraztun gorritz hornituriko arrak, eta ez zituzten batere atsegin eraztun berde edo urdindunak. Gauza bera gertatzen zen paperezko txapelatxoak ezartzen bazizkien: zenbat eta kolore gorri gehiago eduki arrek, orduan eta arrakasta handiagoa lor zezaketen.

Emeak arra aukeratzeko erabil dezakeen irizpide bakarra ez da, ordea, kalitate genetikoa edota osasun-egoera. Hori bezain garrantzitsua izan daiteke arrak kumeak zaintzen edota beste modu batean lagunduko diola bermatzea. Batzuetan, emeak arraren inbertsio parentala zuzenean neur dezake. Hainbat inbektu eta armiarmatan, esate bate-

Zahavi-ren ustetan, arren  
gorputz-diseinu trakets eta  
harrigarriak faboratu ditu hautespen  
naturalak, ezaugarri hauekin  
hoberenek soilik iraun baitezakete.





rako, arrak emeari ehizaki bat eskaini behar dio, berarekin kopulatuko badu 99,100. Emeak, gainera, kopula luza edo labur dezake, ehizakiaren neurriaren arabera. Marisorginen (*Mantis religiosa*) kasuan arra bera da emearen eztei-bazka. Kontutan hartu behar dugu intsektuetan ehizaki horrek arrautza askoren kostu energetikoa ordain dezakeela. Hegazti batzuetan (adibidez, lanperna-musuetan, *Fratercula arctica*) ere, arrak emeari bazka eskaini diezaioke. Kasu honetan, badirudi emearen irabazi energetikoa baino garrantzitsuagoa dela emeak arraren arrantzarako edo ehizarako abilezia beha dezakeela, eta horren arabera bere laguntza zaintza parentalarekin estimatu <sup>71</sup>.

Beste kasu batzuetan, emeak arraren lurraldearen kalitate-adierazgarriak diren irizpideak erabil ditzake. Honela, hegazti poliginiko batzuetan arrak eraikitako habiaren kalitatearen arabera edo habi-kopuruaren arabera aukeratzen du. Batetik, ongi kokaturiko eta eraikiriko habia txitaldiaren arrakastaren garantia da, eta bestetik, soberako habiak egiten denbora "gal" dezakeen arrak, derrigorrez lurralde ona behar du, bazka ugarikoa. Hau da, esate baterako, txepetxaren kasua.

Nola ziurta dezake, ordea, emeak arrak ez duela abandonatuko eta zaintza parentalaren zati bat bere gain hartuko duela? Horretarako, espezie

askotan, eztaidantzaz edo kantuan tematienak diren arrak aukeratzen dituzte. Gorteiu luze eta konplexua onuragarri gerta daiteke bai arrarentzat (emearen birjintasuna ziurtatzeko), bai emearentzat (arraren adore eta gaitasuna egiaztatzeko), batez ere zaintza biparentala duten espezieetan. Honen adibide argia *Streptopelia risoria* usapala da. Espezie honetan, arrak 5 egun ematen ditu emearen inguruan, mugimendu bereziak eginenez, eta emeak gorteiu horren buruan soilik obulatzen du. Gorteiu hain luzea izatearen arrazoia, hain zuzen, lehendik ernaldutako emerentzaren batekin parekatzeko arriskua murriztea dirudi. Ondoren, emeak bi arrautza errungo ditu, eta bi gurasoek elikatuko dituzte, kolunbidoek ekoizten duten "esneaz": bi sexuen estegorrian zelula batzuk askatzen dira, likido txurizta eta elikagarria emanik. Kasu honetan, beraz, arraren inbertsio parentala handia da, eta horregatik ibili behar du kontu handiz eme-aukeraketan.

Emea ez da kasu guztietan ugalkidea kontu handiz aukeratzen duen bakarra. Pagausoak (*Columba palumbus*) eta harkaitz-usoak (*C. livia*) ere, oso gorteiu luzea dute; arrek eme izu eta errezeptibitate-maila baxukoak nahiago dituzte. Antza denez, honela ziurta dezakete eme horrek ez duela azken boladan beste errekin kopulatu, kopularen ondoren errezeptibitate-maila altua mantentzen baita denbora batez. Arraren inbertsio paren-

Euli-txori arrak bi lurralde eduki  
ditzake, eta horietako bakoitzean  
eme bat. Lehen emeari zaintza  
parentalean laguntzen dio, ez,  
ordea, bigarrenari. Antza denez,  
bigarren hau propaganda faltsuaren  
bidez engainatzen du berarekin  
pareka dadin.



A. Elozegi



tala handia denez, ugalkide-aukeraketan bi sexuek hartzen dute parte, eta ez emeek soilik.

Zein puntutaraino fida daiteke emea bere diskriminazio-gaitasunaz? Ez al da posible igel kaskar batek kantu ozena egitea? Badirudi hau emearentzat kaltegarria izanen litza-tekeena, eta ondorioz, emeak faltsifikatzeko zailak diren ezaugarriak aukeratzen dituen. Esate baterako, oreinen orruaren sakontasuna eta luzera animaliaaren neurriarekin modu zuzenean erlazionatuta dago, eta adarren neurria bere egoera fisiologikoarekin: egoera txarrean dagoen oreinak ezin ditu adar handiak garatu, negua bizirik igaroko badu. Eta hori gutxi balitz, espezie askotan arrak etengabe elkar-zaintzen daude, gezurtia detektatu eta kanporatzeko. Orein bati adar faltsu handiak erantsiko bagenizkio ere, gainerakoek agudo atzemango lukete iruzurra, eta aise uxatuko lukete. Zail dirudi, beraz, nork bere buruaren propaganda faltsua luzaro egitea.

Badaude, dena den, propaganda faltsuaren adibide gisara interpretatu izan diren kasuak. Hauetariko bat euli-txoriarena (*Ficedula hypoleuca*) da. Espezie honetan, arrak bi lurralde desberdin eduki ditzake, leku desberdinetan. Araldia iristean, lurralde batean arituko da emea erakarri arte. Honekin kopulatu, eta lurraldean geratuko dela ziurtatzean, bigarren

lurraldera joaten da, beste eme bat erakartzeko asmoz. Hau bere "intenzio zuzenez" konbentzituta geratzen bada, berarekin kopulatu ondoren, abandonatu eta lehen emearengana itzuliko da, laguntzeko. Badirudi kasu honetan arrak bigarren emea benetan engainatu egiten duena, ezen anartean gera baitaitezke parekatu gabeko arrak, eta itxura guztien arabera, bigarren emeak etekin hobea lortuko luke horietako batekin batuz gero, eta ez ar poliginiko baten lurralde ez bereziki ona hartuz <sup>3</sup>.

## UGALKETAREN SINKRONIZAZIOA

Espezie gehienetan, eta batez ere oso urtesasoi desberdineko klimetan bizi direnetan, garrantzi handikoa da ugal-garaiarekin asmatzea. Herbiboroek landareen ekoizpen maximoko unearekin sinkronizatu behar dute kumaldia, edo eguraldi hobereneko unearekin, eta harrapakariek ehiza-sasoi optimoarekin (maiz herbiboroen kumeak independizatzean gertatzen dena). Sinkronia hau lortzeko mekanismo bereziak garatu dira, eta espezie asko, batez ere ingurune lehortarrekoak, egunaren luzeran oinarritzen dira, temperatura egun batetik bestera asko alda daitekeenez, berau ez baita oso egutegi ona. Uretan, airean bezain modu kaotikoan aldatzen ez denez, eta elikagaien dinamikaren adierazle ona izan daite-

keenez, espezie askok erabiltzen dute tenperatura sinkronizazioa lortzeko. Ingurune batzuetan, berriz, ez da posible ugalketa-erritmo zehatz bati jarraitzea, eta araldia modu oportunistikoan finkatu behar da. Basamortuetan, esate baterako, txorien araldia euriteekin hasten da.

Espezie askotan bi ugalkideen arteko sinkronizazioa burutzeko **pertsuasioa** eman behar izaten da. Inbertsio parental txikieneko sexua da, normalean, bestearen motibazio sexuala bultzatzen duena <sup>26</sup>. Hegaztietan arra izan ohi da, kantu eta mugimendu bereziz; uhandreetan, gainera, maiz estimulazio kimikoa ematen da. Honela, uhandre palmatuaren (*Triturus helveticus*) kasuan, arrak isats-muturrean dituen guruin batzuk asintzen ditu, emea feromonen bidez kitzikatzeko.

Kasu batzuetan, harrapakarien eragina gutxitzeko, espero zitekeena baino ugalketa sinkronikoagoa eman ohi da. Zuhaitz askotan, esate baterako, hainbat urtetik behin ematen dira hazi-ekoizpen altuak. Pagoetan (*Fagus sylvatica*) hiruzpalau urtetik behin ematen da ezkur-urtea, eta hazien predatzaileen aurkako mekanismo bezala ikusten da. Urte gehienetan pago-ekzur kopurua baxua denez, hauetaz elikatzen diren animalien populazioak (urtxintxak, muxarrak...) ezin daitezke asko ugaritu, eta urte onetan, berriz, hazi-kopurua

hain da handia ezen graniboroek ezin baitituzte denak jan. Predadorea "asetzeko" mekanismoa dela esan ohi da <sup>8</sup>. Beste kasu batzuetan, sinkronia eragin sozialen bidez lortzen da. Honi **Fraser Darling efektua** deritzo. Hau hainbat animalia taldezaletan gertatzen da, gnuan (*Gonnochaetes taurinus*) esate baterako, eta badirudi hienen (*Crocutta hyaena*) harrapakaritzaren murriztea dela mekanismo honen helburua. Izan ere, oso egun gutxitan aurkitzen baitira populazioan kume jaioberriak, hienen harrapakinik preziatuenak.

Gauza bera behatu izan da antxeta mokogorriarekin (*Larus ridibundus*). Espezie honetan ugalketa kolonia trinkotan gertatzen da, eta txito zein arrautzek azerien predazio gogorra jasaten dute. Sinkronia handia ematen da araldian, arrautza gehienak astebeteko epean erruten direla, eta goizegi edo beranduegi jaiotakoen arrakasta ia nulua da <sup>76</sup>. Espezie honetan talde-estimulazioak bultzatzen du obulazioa, eta honen ondorioz, hagitik sinkronia altua ematen da kolonia barnean, baina ez espezie bereko kolonia desberdinen artean. Honek argi uzten du sinkronia ez dela kanpo-faktore baten arabera lortzen, baizik eta eragin sozialen bidez.

Ugaztunen artean bi espezie-mota bereiz ditzakegu, obulazio-moduaren arabera <sup>21</sup>. Batetik, **obulatzaile bat-batekoak** ditugu: primateak, ahun-



tzak, kanidoak... Hauetan obulazioa laburra da, eta emea ez bada ernari geratu, berriro bat-batean obulatzen du, epe bat igaro ondoren. Bestetik, **obulatzaile induzituak** ditugu: gameluak, felidoak, untxiak, mustelido gehienak... Hauetan estruak luzaz iraun dezake (astebete edo gehiago, agian) ez bada kopularik ematen, kopula bera izanik obulazioa bultzatzen duena. Azken hau dentsitate baxutan bizitzeko mekanismo bezala interpretatu izan da, kasu honetan zaila baita estru-egunean kopula lortzea.

Jaiotze-unea kontrolatzeko beste mekanismo bat **inplantazio atzeratua** da, honek kopula eta erdiketaren arteko denbora doitzeko aukera ematen baitu. Espezie askotan, erditu eta segituan ematen da obulazioa, emeak kopularako ingurune optimoetan daudela aprobetxatuz. Eratzen den zigotoaren plazentazioa, berriz, atzeratu egiten da, berau modu latentean geratuz. Horrela posible da ugal-esfartzua modu optimoan banatzea; emea azken kumaldian kume askoz erditu bada, inplantazioa gehiago atzeratuko da, baldintza fisiologiko optimoak berreskuratu arte. Kumeak galtzen badira, inplantazioa aurrerratu egiten ahal da. Itsas-txakurretan (*Phoca*), esate baterako, ernalaldia 6 hilabetez luza daiteke, eta inplantazioa beste 6 hilabetez atzeratzen da, hondartzara urtean behin bakarrik joan behar izateko. Emea erditu bezain pronto estruan sartzen

da, eta denbora gutxi barru gertatzen dira kopulak.

Kanguruetan (*Macropus*), antzeko helburuak modu desberdinez lortu dira. Kopularen ondorioz, bi feto eratzen dira; soilik baten garapen enbriionarioak egiten du aurrera, eta bestea diapausan mantentzen da <sup>89</sup>. Lehen kumea oso txikia denean jaioko da eta denbora luzea egiten du amaren errapera lotuta, edoskitzen. Kume hau nahikoa koskortuta dagoenean, bigarrena jaioko da, eta emeak biak batera edoskituko ditu. Honek, nolanahi ere, biak batera hazi izan balira baino askoz gastu energetiko txikiagoa dakarkio une hauetan, eta gainera, esne-mota desberdinez elikatzen du kume bakoitza. Beste kanguru batzuek, wallabiek (*Wallabia bicolor*), bi obario, bi utero, eta bi enbriogenia guztiz independente dituzte.

## **KUME-KOPURUA ETA KUMEEN NEURRIA**

Bi ezaugarri hauek erabat loturik doaz, eta naturan diferentzia handiak beha ditzakegu beraiekiko. Jaioberri-rik handiena, balea urdinaren (*Sibbaldus musculus*) kumea da: jaiotzean elefante heldu bat bezain handia da, bere lehen sei hilabetetan helduen neurriaren erdia lor dezakeelarik, esne hutsez elikatuz, nahiz eta balea ama bitartean ez den ia elikatzen, itsaso

Sanga bezalako hegazti  
kolonialetan eme gehienak batera  
sartzen dira estruan, antza denez  
bikotearen fidelotasuna ziurtatu eta  
kumeen harrapakaritza murrizteko.





tropikal txiroetan erditzen baita. Dena den, saguzarrak dira proportzioan kume handienaz erditzen diren ornodunak; hauen elikadura intsektiborroak eta izaera ugaztunak kume gutxiz erditzera bultzatzen ditu, eta hauek ahal bezain laster euren kasa baliatu ahal izateko, jaiotzean handiak izan behar dute. Adibidez, saguzar arrunta (*Pipistrellus pipistrellus*) bi kumez erditzen da, bien artean amaren pisuaren %50 dutela. Hegaztietan, berriz, proportzioan arrautza handiena erruten duena kiwia (*Apteryx*) da: bi kiloko pisuaz (oilo baten neurria), oiloarena baino bost aldiz arrautza handiagoa erruten baitu.

Zalantzarik ez dago hain aldakorra den ezaugarria, eta hain ondorio demografiko gogorrak dituen, espezie desberdinen eboluzioan zehar optimizatu behar izan dela. Zeren arabera gertatzen da erregulazio hau?

Espezie gehienetan errutaldia ez da litekeena bezain handia. Adibidez, Ipar Amerikako *Colaptes auratus* txoriak 6-8 arrautza erruten ditu; errundakoak kentzen badizkiogu, arrautza berriez ordezkatzeko ditu, eta 71 segidan errutera iritsi izan da! Honelako kasuak (kopuru apalxeagoekin bada ere) ia hegazti gehienetan ematen dira. Zergatik ez dituzte, bada, arrautza gehiago erruten?

Wynne-Edwardsen <sup>113</sup> ustetan, espezie askok ugalketa-tasa automu-

gatu egiten dute, baliabideak gehiegi ez ustiatzearren, edo beste modu batean esanda, superpopulazioa galaraztearren. Argudio honek arazo ebolutibo handiak planteatzen ditu, talde-hautespena inplikatzeko baitu. Izan ere, izaki bakoitzak bere ugalketa mugatzen badu, taldearen biziraupena bermatzeko, nolabait taldearentzat abantaila dena hautatuko litzateke; belaunaldi batetik hurrengora heredatu ezaugarriak, ordea, ez dira taldearenak, baizik eta ugaltu diren izakienak: izaki batek ez balu automugapen-sistematik erabiliko, azkar hedatuko luke bere genotipoa populazioan. Gaur egun nahikoa baztertuta daude Wynne-Edwardsen teoriak, talde-hautespenaren posibilitatea oso kasu berezietan izan ezik guztiz gezurtatu eta gero.

David Lackentzat <sup>58</sup>, arazoa nahikoa desberdin planteatzen zitekeen: arrautza gehiago erruteak ez du zertan txito gehiago ondorioztatu behar, eta posible da errutaldi handiago batek hegatzeko txito-kopuruaren murrizpena ekartzea ere. Bere ustetan hegazti altrizialetan (kumeek habian denbora bat igaro behar izaten duten espezieetan) txito hegalaria gehien ematen dituen arrautza-kopurua finkatu beharko lukete gurasoek. Kopuru optimotik behera, txito-kopurua murriztu egingo litzateke, eta kopuru optimotik gora ere gauza berbera gertatuko litzateke, kasu honetan gurasoek ezin izanen lituzketelako kume

guztiak modu egokian zaindu edo bazkatu. Arrautza-kopuru optimo honi **Lack-en errutaldia** deritzo. Lackek hauen biziraupena kume-kopurua emendatzean murriztu egiten dela behatu zuen.

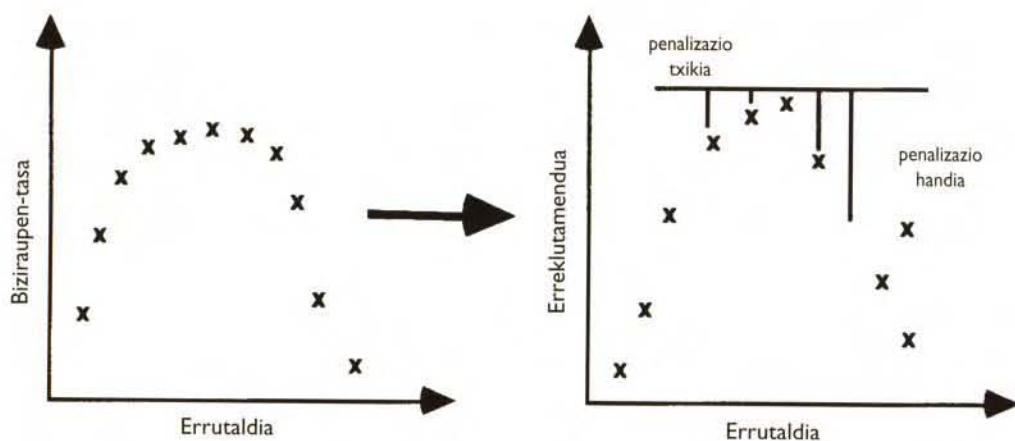
Lack-en errutaldia espezie ugaritan behatu ahal izan da, eta urte batzuetan bazirudien eredu nahikoa ona zena hegaztien errutaldia iragartzeko. Hala ere, lehen "beroaldia" pasata, pixkanaka-pixkanaka, Lack-en errutaldiaz aldentzen ziren kasuen ebidentzia nabarmentzen joan da. Interes berezia dute honelako kasuek, informazio argigarria eskaintzen baitigute errutaldiaren optimizazioan eragin dezaketen faktore nagusiez. Honela, kasu askotan, guraso zein kumeek bestelako eboluzio-ordainak dituzte, errutaldiaren neurrian eragin dezaketenak; edota guraso eta kumeen interesak ez datoz bat, eta sortzen den gatazka ebolutiboak errutaldia Lack-en ereduetatik alden dezake. Aldakortasun denboralak, habi-bizkarroitzak eta beste hainbat faktorek ere, errutaldiaren neurrian eragina izan dezakete. Adibidez, baliabide-eskasiaren aurrean errutaldia murriztu ahal bada, edo kume-kopurua kontrolatzea, errutaldi optimo orokorra Lack-en errutaldia baino handiagoa izanen litzateke. Honela, hegazti batek urte onetan optimoa den arrautza-kopurua errun dezake, eta gero, baldintzak txarrak suertatzen bazaizkio, arrautza batzuk

txitatu gabe utzi, edo kume batzuk bazkatu gabe. Gisa horretan, urte onetako abantailak aprobetxa daitezke, gauzak okertuz gero bere inbertsio-galera murriztuz.

Espezie baten errutaldia optimoa ote den frogatzeko, aski zaigu habietako arrautza-kopurua manipulatzeari. Hau kasu askotan egin izan da, eta maiz ikusi da arrautza-kopurua emendatzean, hegatzaren den txito-kopurua ere emendatzen zela<sup>54</sup>. Beraz, errutaldi emankorrena errutaldi arruntena baino handiagoa da. Honek Lack-en errutaldiaren optimizazioaren aurkako froga dirudien arren, badu bere azalpena. Batetik, kume gehiago hegatzaren da, baina maiz kume hauen "kalitatea" (pisua..) txikiagoa da, ondorioz gazteen hilkortasuna areagotu egiten dela. Bestetik, kume gehiago hazteak gurasoen biziraupena murrizten duela ere espezie ugaritan (adibidez, belatz txikietan, *Falco tinnunculus*) behatu ahal izan da<sup>33</sup>. Beraz, errutaldiaren optimizazioan faktore hauek guztiak kontutan hartu beharko lirateke.

Gainera, txito-ekoizpena eta arrautza-kopurua modu simetrikoan lotuta ez badaude, hobe izan daiteke errutaldi txikixeagoa. Adibidez, txori trogloditetan (habiak zuhaitzen zuloetan egiten dituztenak) kume-kopurua txikia balitz hilkortasuna handitu egingo litzateke termoerregulazio arazoengatik, neurri batetik aurrera ku-





**8. irudia.** Kumeen biziraupen-tasa errutaldiaren neurriarekin lotuta dago. Txito-kopurua oso baxua bada, hauen termoerregulazio-gaitasuna urria izango da, eta handiegia bada, goseak hilko ditu. Dena den, kurba hau ez da simetrikoa, eta horren ondorioz, errutaldi optimoa subestimatzearen arriskua sobreestimatzearena baino txikiagoa da.

meen biziraupena ia konstante izanen litzateke, eta berriz, kopuru kritikoa gainditzean, gosez hiltzen hasiko lirateke. Ondorioz, errutaldi emankorrena baino txikixeagoaren zigorra errutaldi handiegiarena baino gutxiago izanen litzateke (8. irudia). Ingurunea aldatkorra denez, sekula ezin da zehazki jakin zein den kopuru optimoa, eta agian hobe da modu kontserbadorean jokatzea. Kasu honetan, gainera, errutaldia kume gehien hegarazten dituen kopurutik aldentzen duen edozein faktorek erresistentzia gutxiago aurkituko du puntu optimoaren ezkererantz eskuinerantz baino.

Antzera gerta daiteke kume txikiek ugaltzeko denbora gehiago behar badute. Honek lehen sasoia galtzea ondoriozta dezake, eta urrats garrantzitsuan atzeratzea. Gisa honetan, kostuak belaunaldiz belaunaldi ere pasako lirateke.

Txori-espezie ugaritan diferentzia geografiko handiak daude errundako arrautza-kopuruan. Normalean errutaldia handiagoa izaten da iparraldera goazen heinean. Diferentzia hauek alde batetik egunaren luzerak mugatzen ditu, bestetik bazka-erabilgarritasunak, baina badaude diferentzia genetikoak ere.

Ornitologiatik kanpo, Lack-en errutaldiaren kontzeptua zabaldu egin daiteke, ez soilik kume independente gehien ekoizten dituen, baizik eta ugaldiairen arrakasta maximoa ziurtatzen duena azaltzeko, beste ugaldietan izan dezakeen eragina edo gurasoen ugal-balio erresiduala kontutan hartu gabe.

Gizakiaren kasuan, normalena haur bakarraz erditzea izaten da. Bikiak biziraupen txarragoa dute, eta baita haien amek ere. Hau, gaur egun

garrantzitsua ez badirudi ere, duela gutxirarte hautespen-mekanismo gogorra zen. Adibidez, orain 140 urte, Finlandian bikiak zituzten amak 6.4 haurrez erditzen ziren batzbestea eta besteak 5.9z soilik. Hala ere, bikien biziraupena askoz txikiagoa zen (%34 versus %71 iristen ziren 15 urtera), eta bikien amena ere txikiagoa zen. Honek, zalantzarik gabe, badu eragina gaurko gure ugal-estrategian <sup>48</sup>.

Beste emaitza teorikoetariko bat honako hau da: adin zehatz batean hilkortasun-tasa emendatzen bada, adin hori baino lehenagoko ugal-esfortzua areagotzea komeni da. Kasu arruntena hauxe izanzen litzateke: zahartzen goazen heinean ugal-esfortzua emendatzen joatea, eta bai erreserbak, bai kalte somatikoaren konponketa-gastuak murriztea.

Eredu teoriko hauek kasu batzuetan naturara aplikatu ahal izan dira. Adibidez, Trinitateko guppiak (*Poecilia reticulata*) erreketan bizi diren 4 cm inguruko arrain txiki, dimorfiko eta bibiparoak dira. Leku batzuetan euren harrapakari nagusia *Crenicichla alta* arrain ziklidoa da, zeina batez ere guppi heldu eta handiez elikatzen den. Beste leku batzuetan, aldiz, harrapakari nagusia guppi txikiz elikatzen den *Rivulus hartii* da. *Crenicichla* bizi den lekuetan guppiak lehenago heltzen dira, ugal-esfortzu handiagoa burutzen dute, eta kume txiki gehiagoz erditzen dira. Populazioen arteko

diferentzia hauek, gainera, heredagarriak dira, eta oinarri genetikoak dute. Harrapakarien lekualdaketen bidez, ikerlariak harrapakaritzaren arriskua aldatuz joan ziren populazio desberdinetan, eta honako hau baieztatu ahal izan zuten: helduekiko predazioa murrizten badugu, eta gazteekikoa areagotzen, 11 urtetan (30-60 belar-naldi inguru) aldaketak daudela bizi-zikloetan <sup>83</sup>. Hain zuzen, heldutasun-adina atzeratu egiten da, kumaldiaren kopurua murriztu, kumeen neurria emendatu, eta ugal-esfortzua gutxitu. Beraz, espezie honetan, hautespen naturalak bizi-historien ebolutzio azkarra bultzatzen dezake, eredu teorikoek iragartzen duten norabidean.

Apoen zapaburuek, odonatuak daudeneko lekuetan lehenago burutzen dute metamorfosia, anartean txikiagoak direlarik, apo hankadun bilakatuz. Honek ere, joera berbera isladatzen du: hilkortasun-tasa altuetan ugal-esfortzuaren emendioa. Kasu honetan, ordea, manipulazioz frogatu ahal izan denez, diferentziak ez dira genetikoak, etologikoak baizik. Ez dago argi zein faktore zehatzek eragin dezakeen.

Orain arteko adibide gehienek Lack-en errutaldia baino arrautza-kopuru txikiagoak aurrikusten dituzte. Badaude, Lack-en errutaldiaz goitiko arrautza-kopuruak eman ditzaketen egoerak ere. Pentsa dezagun, adibidez,



zer gerta dakiokeen ernari dagoen intsektu eme bati, arrautzak erruteko leku aproposaren bila dabilenean. Bere denbora edo "autonomia" mugatuta dago, eta hainbat arrautza ditu erruteko, ahalik eta dentsitate baxuenetan. Bere arazoa hauxe da: leku egokiak aurkitzeak denbora asko kentzen badio, ezin duela leku bakoitzean arrautza-kopuru txikia errun, gainerakoan ez lukeelako betarik izanen errutaldiak amaitzeko. Errutaldi bakoitza, beraz, Lack-en errutaldia baino handiagoa izanen da, are handiagoa zenbat eta bizitza laburragoa eduki helduak edo zenbat eta zailago gertatu errulekuak aurkitzea <sup>14</sup>.

Kasu batzuetan, berriz, arrautza-kopuru handia ingurunearen aldakortasunaren aurkako mekanismoa izan daiteke. Hau da hontzen kasua: arrautza ugari erruten dituzte, eta gero aztertzen dute zenbat kume bazka ditzaketen, gainerakoak hil egiten direlarik. Kontutan hartu hontzen ehizaki nagusia saguak direla, eta ugaztun hauen populazioek gora-behera izugarriak izan ditzaketela epe laburrean, errutaldiaren aldez aurretiko planifikazioa galaraziz. Kasu honetan dagoen beste bereizgarritasuna kumeen jaiotza asinkronikoa da. Hegazti gehienek egun batzuk behar izaten dituzte errutaldia amaitzeko: txori txikietan egunero arrautza bat errutea da arruntena, eta handiagotan bi egunetik behin, edo astiroago.

Beti ere, hegazti gehienetan (eta batez ere txori intsektiboroetan) gurasoak errutaldi osoa amaitu arte ez dira hasiko arrautzak txitatzen. Honekin lortzen dena, jaiotzak beraien artean eta bazka-eskaintza maximoko uneaz sinkronizatzea da, txitoak bazkatzeko fasea (helduentzat arriskutsuenetakoa) ahalik eta gehien laburtuz. Hontzek, normalean, estrategia alternatiboa darabilte. Bai hontza txuria (*Tyto alba*), urubia (*Strix aluco*) edo beste espezie asko, arrautzak erruten hasi bezain pronto txitatzen ere hasten dira; honela kumeak bi egunetako aldeaz jaiotzen dira. Kumeak bazkatzeko garaia iristean, euren arteko diferentziak beti zaharrena laboratuko duelarik, honek bazka gehien eskuratuko du. Sagu-dentsitatea altua bada, hiru, lau edo bost kume hegatzera iritsiko dira. Sagu gutxi badago, bat edo bi besterik ez. Metodo hau, noski, ez da jaiokuntzaren kontrola bezain efikaza, baina hala ere, kontutan hartu jaki-eskasia badago kume txikienak nahikoa azkar hilko direla, eta ondorioz, haiengan gastaturiko inbertsio parentala ere ez dela oso altua izanen. Are gehiago kontutan hartzen badugu hildako kumea bere senideak bazkatzeko erabil daitekeela.

Elur-hontza (*Nyctea scandiaca*) tundra borealean bizi den hontza-espezia dugu. Bere ehizaki nagusia lemingak (*Dicrostonyx*) dira, eta guztiok dakigunez, karraskari txiki hauen

Tundrako elur-hontzak 0 eta 10  
arrautza bitartean erruñ ditzake  
urteko leming-dentsitatearen  
arabera.



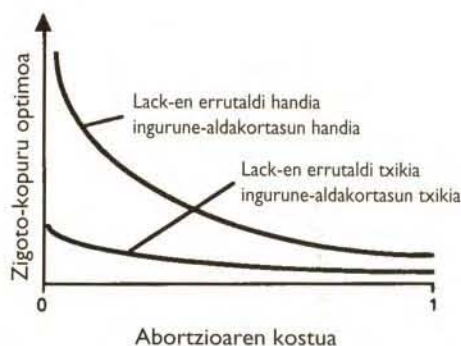


populazioak dira ugaztunen artean aldakorrenetarikoak kopuruari dago-kionez. Egoera honi aurre egiteko, elur-hontza ugal-sasoia hastean urte horretako harrapakin-kopurua estimatzeko gai da, eta urte onetan 10 arrautzetarainoko errutaldiak egin ditzake (oso kopuru altua da hau neurri horretako ehiztari batentzat), eta urte txarretan, berriz, 2, 1 edo agian ez du batere errungo.

Hontzen kasuaz gain, Lack-en errutaldiaz goitikoak ekoizten dituzten espezieen beste adibide ugari dago. Abortzioaren edo infantizidio goiztiarraren kostua ez bada oso handia, eta ingurune aldakorra bada, hau izan daiteke estrategia optimoa (9. irudia). Beste posibilitate bat kume-kopuru "altuegiak" sortzeko, kumeen kalitatea aztertzeke gaitasuna egotea izanen litzateke. Gurasoek, orduan, kume txarrenak hil edo abandonatu egin beharko lituzkete, ugal-esfortzua ondorengoak emanen dizkioten kumeengan soilik gastatuz.

Abortzioa eta infantizidioa aspalditik ezagunak dira naturan, baina kasu gehienetan aberrazio moduan interpretatu izan dira, akats bezala. Itxura batean, ekologia ebolutiboaren ikuspuntutik ere, interpretazio hauxe egin beharko genuke, zeren, nola da posible milioika urtez ugaltzaile optimoak izateko hautatu diren izakiek euren enbrioi edo kumeak hiltzea? Ez al luke hautespen naturalak honen

aurka gogor ihardun behar? Nolanahi ere, fenomeno hauek ugariak dira naturan; zuhaitzetatik ugaztunetara, talde gehienetan ematen dira. Beraz, akats moduan behatu beharrean, ikusi beharko genuke zein neurritan izan daitezkeen moldaera positiboak, hots, ugal-arrakasta emendatzeko baliagarriak.



**9. irudia.** Zenbat eta handiago izan Lack-en errutaldia, handiagoa ingurune-aldakortasuna, eta baxuagoa abortzioaren kostua, orduan eta kume-superproduktzio handiagoa da estrategia optimoa.

Goian aipaturiko Wynne-Edwards-ek abortzioa eta infantizidioa populazio-kontrolaren ikuspegitik onuraragiri izan zitezkeela proposatu zuen, baina horrek talde-hautespena ondorioztatuko zukeen eta, ikusi dugunez, hautespena ale-mailan gertatzen da, ez talde-mailan. Beraz, alearentzako abantailak izan behar ditu abortzioak, hautespen naturalaren ondorioz hedatu bada. Ikertu den espezieetan, hain zuzen, nabarmen geratu dira abantaila hauek: kume-kopurua gehiegi emendatzen bada, gurasoen arrakasta murriztu egiten da, kumeen hilkor-

Kopetazuriaren kumeak prekozialak dira: jaio eta ordu gutxira gai dira habia abandonatzeko.





tasuna asko emendatzen baita; horrez gain, gurasoen higadura handia da, eta honek hurrengo ugalaldiak kalte-tzen ditu. Gizakian ere, horrelako emaitzak lortu dira eskualde txi-roetan. Honela, 20 urtez behetiko amen haurrek 25 eta 30 urte bitarte-koen aldean, bi bider hilkortasun al-tuagoa dute, eta are gehiago haurrak oso jarraian jaiotzen badira. Honela, seme-alaba gehiagok erditzen diren emakumeek (eta gogoan hartu eskual-de txiroez ari garela) biloba gutxiago izan ohi dute.

Abortzioa eta infantizidioa, beraz, ugal-arrakasta areagotzeko estrategia arruntak dira; ingurune aldakorren aurrean erantzun malgua eskaintzeaz gain, kumeen kalitatearen azterketa baimentzen dute maiz, eta ondorioz, etorkizunerako aukera gehien dituz-ten izakietara bideratzen ugal-esfortzu guztia. Estrategia hauek ez daude, dena den, emetara mugatuta. Arra-ren inbertsio parentala handia de-nean, honi ere komeni dakioke kasu batzuetan kume-kopurua murriztea, honela hauen bideragarritasuna are-a-gotuz. Hau da, hain zuzen, Euskal Herriko ibaietan bizi den arrain hirua-rantzaren (*Gasterosteus aculeatus*) kasua. Espezie honetan arrak habia eraiki eta eme desberdinen arrautzak ernaldu eta bertan zaintzen ditu. Zaintzak irauten duen denboran, ordea, arrak jan beharra dauka, eta horrek habia uztera behartzen du, honek dakarren arriskuarekin. As-

kotan egiten duena hauxe da, gorde-tzen ari den arrautzetariko batzuk jan; honek, noski, arrautza-kopu-ruaren beherapena dakar, baina epe luzeago batean begiratuta, habia horretatik jaioko den larba-kopu-ruaren gorakada. Horrela, bada, abor-tzioaren barnean sar daiteke adibide hau, eta kasu honetan ere, ugal-arra-kasta areagotzea du ondorio.

Orain artean, errutaldiaren erregu-lazioa gurasoen kontua balitz bezala tratatu dugu. Badaude, ordea, posibi-litate gehiago. Esan bezala, kasurik sinpleenean, Lack-en errutaldia gura-soen ugal-arrakasta maximizatuko lukeena izanen litzateke; honek ez du, ordea, zertan izan behar kumeen ikuspuntutik egokiena, eta belaunal-dien arteko eboluzio-ordaina sor dai-teke. Hain zuzen, askotan ikusten da abortzioa ez dela infantizidioaren ondorioa, fratrizidioarena baizik. Hau harrapakari askotan gertatzen da <sup>35</sup>, bai eta beste talde desberdinetan ere. Fratrizidioa primatuta dago, noski, aita desberdinak dituzten sasi-seni-deetan. Lehian dauden bi parteetatik (gurasoak eta kumeak) zeinek irabaz-ten du gehien? Azken kopurua noren estategiara hurbiltzen da gehiago? Azterketa teoriko gehienek adierazten dutenez <sup>75</sup>, logikoena kumeek irabaz-tea izanen litzateke. Nolabait esa-tearren, gurasoei ez zaie komeni elkar hilko duten kumeak ekoiztea, eta ho-be lukete hauen esanetara makur-tzea.

Zozoaren kumeak altrizialak dira:  
itsu eta biluts jaio, eta aste-pare  
batez gurasoek bazkatu eta babestu  
behar dituzte.





Hau naturan testatu nahi izan da, baina oraindik bere alde duen ebidentzia ez da oso sendoa. Kontutan hartu beharra dago ingurune heterogenotan hautespen-presioak difusioak direla, eta ez dugula espero behar lekuan lekuko estrategien optimizazio totala. Hau da, esate baterako, amilotx urdinaren kasua (*Parus caeruleus*). Parido hau leku txiroetan baikorregi azaltzen da, eta leku arruntagoko errutaldi berberak egiten ditu, optimoa baxuagoa izan arren <sup>32</sup>. Honen azalpena, noski, fluxu genetikoa lekuan lekuko espezializazioa lor dadin handiegia izatea da, hots, populazio desberdinen arteko nahasketek populazio horien artean sor daitezkeen diferentziak ezabatzea.

Errutaldiaz gain, posible da kumeen neurria erregulatzea ere. Posibilitate honen ondorioak ez daude hain ikertuta, arazo metodologikoak tarteko, baina honezkero teknika berriak martxan daude. Esate baterako, posible da arrautza-zuringoaren zati bat kentzea, honela jaioberri txikigoak ateraz <sup>94</sup>. Gisa honetan, genotipo berberaren fenokopia desberdinak lor ditzakegu, eta ikusi zein den jaiotza-neurriaren eragina biziraupenean eta ugal-arrakastan. Teknika berri hauen emaitzak agertzen hasiak dira, eta oraindik ondorio argirik ateratzeko adina informaziorik ez badago ere, urte gutxiren buruan lortuko direla espero izatekoa da.

## **KUME ALTRIZIALAK ETA PREKOZIALAK**

Kume-kopurua erregulatzeaz gain kume hauen garapen-maila ere erregulatzen ahal da. Ornodun lehortarretan behinik behin, bi kume-mota bereiz ditzakegu, jaiotzeko unean duten garapen-mailaren arabera. **Kume prekozialak** jaio bezain pronto (edo handik ordu gutxitara) ibiltzeko gaitzen dira, begiak irekita dituzte, eta amari jarraitu diezaiokete. **Kume altrizialak**, aldiz, normalean itsu jaiotzen dira, eta habian denbora luzez egon behar izaten dute, amaren menpekotasun handiz, euren kasa mugitzeko gaitasuna lortu arte. Hegaztietan, txito **nidifugo** eta **nidikolaz** hitz egiten da prekozial eta altrizialak izendatzeko, hurrenez hurren.

Zein da kume-mota bakoitzaren abantaila eta gabezia, eta nola erregulatzen da kume-mota? Lehenik eta behin, argi dago kume garatuagoak jaiotzeak, arrautza handiagoa eskatuko duela, eta horren ondorioz, arrautza-kopuru txikiagoa. Ugaztunetan ere, ernalaldi luzeagoa, eta enbrioari baliabide gehiago bidaltzea eskatuko du. Kume altrizialek, ordea, jaio ondoren zaintza parental handiagoa eskatzen dute, eta batez ere, ama (edo bi gurasoak) leku zehatz batera lotzen dute epe luzez, horrek dakarren harrapatua izateko arriskuarekin. Honela, ernalaldian emeak duen baliabide-eskuragarritasunaren arabera,

Txantxikuaren kasuan arrari  
dagokio arrautzen zaintza  
parentala.





arraren zaintza parentalaren arabera, kumeak bere kasa elikatzeko edukiko duen gaitasunaren arabera, eta habia harrapakarietatik babesteko aukeren arabera, kume altrizialek edota prekozialak abantaila gehiago izango dituzte.

Kume prekozialak edo altrizialak egitea talde nagusien ezaugarri finkoa da, eta badirudi, beraz, antzina eboluzionatu duela. Diferentzia nagusiak gurasoen bizimoduaren arabera ematen dira, eta batez ere, janaria bilatzeko eraren arabera. Honela, lurlean edo uretan elikatzen diren hegaztiekin, batez ere hegana egiteko gaitasuna elikadurarako gutxitan erabiltzen badute, kume prekozialak izan ohi dituzte. Hau da, esate baterako, ahate, murgil eta gallinazeoen kasua. Txitoak jaio eta ordu gutxira amari jarraitzeko gai dira, amaren lana arriskuak detektatzera eta janaria aurkitzera mugatuz; kumeak bere kasa elikatzen dira, eta ez dute bazkatuak izan beharrik. Talde hauetan eguneroko desplazamendu-modu arrunta ibiltzea edo igeritea da, eta hegana egin gabe ere molda daitezke kumeak. Ugalketarako guneak nahikoa eremu zabal eta aberatsa izan beharra da kume prekozialak edukitzeak ezartzen duen beste muga bat. Pentsa dezagun, esate baterako, zenbat arazo edukiko lukeen ahate-familia batek ugalketarako aukeratutako aintzira txikiegia suertatuko balitzaie (edo idortuko balitz), eta oinez beste aintzira baten bila abiatu beharko balute.

Hegaztietan, eguneroko bazka bilatzeko (bazkalekua errulekutik urrun dagoelako, bazkak berak hegana egiten duelako, edota sakabanatuta dagoelako) hegana egin behar izaten duten taldeek kume altrizialak dituzte. Hau da intsektiboro gehien kasua, basoko frugiboro askorena, lertxun eta okilena, etab.ena. Itsas-txori askok, esate baterako, eremu handiak miatu behar dituzte egunero, arrain-sardoen koka-pena itsas-korronteen kapritxoaren arabera alda baitaiteke. Honela, albatrosak milaka kilometroko hegaldiak egin ditzakete habia uzten duten aldioro, txitoa halabeharrez lehorrean geratzen dela. Kaio eta beste itsas-txoretan, hala ere, nahiz eta kumeek gurasoen menpekotasun handia izan, jaio eta denbora gutxira mugitzeko eta harrapakariengandik ezkutatzeke gai dira. Nidikoletan lotura handia edukitzen du emeak (eta kasu anitzetan bi gurasoek) habiarekin, eta horrek harrapakarietikiko detekzio-arrisku handiagoa dakar.

Ugaztunetan, ungulatuak prekozialak izan ohi dira, eta kume bakarrez edo gehienez biz erditzen dira, eta karniboroak altrizialak; normalean kume-kopuru altuagoak dituzte. Diferentzia honen arrazoiak, berriro ere, gurasoen elikatzeko moduan dago. Batetik, karniboroek bizi-eremu handiak izan ohi dituzte, eta horrek zail egingo luke kume txikiek amari jarraitzea. Bestetik, amari traba besterik ez liokete egingo ehizatzeke orduan, eta azkenik, haragia kalitate altuko bazka

da, eta gurasoek zati txikiak habiara eramanez kumeak ase ditzakete. Ungulatuen kasuan, berriz, ama belarrez edo ahalagaiez elikatu ohi da, eta hauek aurkitzeko ez da hain desplazamendu luzerik egin behar izaten; horrez gain, ezin da belarra habiara eraman kumeak elikatzeko. Esan bezala, diferentzia honen ondorioa unguulatuen jaiotze-tasa pisu berdineko karniboroena baino askoz txikiagoa izatea da, eta ondorioz, populazioaren hazkuntza-tasa potentziala baxuagoa. Adibidez, 40 kg-ko otsoa (*Canis lupus*) 4-6 kumez erdi daiteke, eta antzeko pisua duen sarrioa (*Rupicapra pyrenaica*) bakarraz. Egia da otsokume gehienak goseak hiltzen dituela, baina hau ere strategiaren zati bat da, kume hauek txikiak izatean inbertsio parentala ere ez baita hain handia. Urte ona suertatuz gero, ordea, ugalarrakasta hagitz handia izan daiteke.

Batzuetan talde berberean kume altrizial eta prekozialeko espezieak aurki daitezke. Honela, leporidoetan untziak (*Oryctolagus*) kume altrizialez erditzen dira habietan, eta erbiek (*Lepus*) kume prekozialak dituzte.

## ZAINTZA PARENTALA

Zaintza parentalarik dagokionez ere, diferentzia handiak daude talde filogenetikoaren artean. Hegaztietan ugaltze-sistema arruntena monogamia da, eta

kumeen arrakasta zuzenean lotuta dago habiara iristen den bazka-kopuruarekin. Honek, itxuraz, zaintza biparentala bultzatuko luke. Ugaztuetan, berriz, amak soilik elikatzen ditu kumeak (esnez), eta honek arrari desertziorako bidea irekitzen dio. Honela, ugaztun-talde gutxitan gertatzen dira bikote monogamoak eta zaintza biparentala. Arrain-talde gehienetan ez da zaintza parentalik ematen, eta arrautzak zaintzen dituzten espezieetan zaintza monoparentala izan ohi da. Barne-ernalketa duten espezieetan emea izan ohi da zaintza parentala burutzen duena, eta kanpo-ernalketa dutenetan berriz, arra. Azken honen arrazoia badirudi honako hau dela: hauen araldian emeak erruten ditu lehenik arrautzak, eta ondoren arrak ernaltu behar ditu. Une honetan emeak desertatu egin dezake, arra dilema batean utzita: arrautzak abandonatuz gero, beste emerik bat aurki dezake, baina ernaldi hau galduz. Zer egin?

Zaintza parentala burutu ala ez erabakitzeko, bakoitzak kontutan hartu beharko lituzke bere baldintza ekologikoak, eta batez ere zaintza parentalaren arrisku eta irabazi potentzialak. Horrez gain, eta garrantzitsuagoa dena, zaintza parentalaren beharra beste ugalkideak hartzen duen erabakiaren arabera da. Emea geratzen bada, agian arrari desertatzea komeniko zaio; baina emeak desertatzen badu, arrak agian geratu egin behar du.



I. taula. Zaintza parentalaren etekinak joko-teoriaren arabera.

| Arrak     |                 | Emeak        |              |
|-----------|-----------------|--------------|--------------|
|           |                 | Zaindu       | Desertatu    |
| Zaindu    | Emearen etekina | $aB_2$       | $AB_1$       |
|           | Arraren etekina | $aB_2 (1+k)$ | $AB_1 (1+k)$ |
| Desertatu | Emearen etekina | $aB_1$       | $AB_0$       |
|           | Arraren etekina | $aB_1 (1+k)$ | $AB_0 (1+k)$ |

Maynard Smithek <sup>65</sup>, joko-teoria erabiliz, honako eredu hau proposatu du. Bi ugalkideak gera daitezke kumeak zaintzen, edo desertatu egin dezakete. Arrak, gainera, kopula gehiago lor ditzake, eta suposatzen da desertatuz gero kopulak lortzeko probabilitatea (K) geratzen bada edukiko lukeena (k) baino handiagoa dela. Emeak errun dezakeen arrautza-kopurua geratzen bada txikia izanen da (a), eta alde eginez gero, suposatzen da arrautza gehiago erruteko probabilitatea edukiko duela (A). Kumeen biziraupena, berriz,  $B_0$  izanen da bi gurasoek desertatzen badute,  $B_1$  zaintza monoparentala ematen bada, eta  $B_2$  zaintza biparentala emanez gero. I taulan beha daitezke konbinazio guztien etekinak.

Baldintza hauetan, lau EEE (ebolutiboki egonkorak diren estrategiak) ditugu:

EEE<sub>1</sub>: zaintza parentalik ez. Hau gerta dadin,  $AB_0 > aB_1$ , edo gainera-

kotan emeak ez luke alde egingo, eta gainera,  $B_0(1+K) > B_1(1+k)$ .

EEE<sub>2</sub>: arrak soilik zaintzen du. Hau gertatzeko  $AB_1 > aB_2$ , eta  $B_1(1+p) > B_0(1+P)$ , edo bestela arrak desertatuko luke.

EEE<sub>3</sub>: emeak soilik zaintzen du.  $aB_1 > AB_2$ , eta  $B_1(1+P) > B_2(1+p)$ , edo bestela arrari zaintzea komeniko zitzaion.

EEE<sub>4</sub>: zaintza biparentala.  $aB_2 > AB_1$  eta  $B_2(1+p) > B_1(1+P)$ .

Lau posibilitate hauek, beraz, azaltzen digute zein baldintzatan komeni zaion ugalkide bakoitzari zaintza parentalean ihardutea edo ez. Eredu honek gertakizun posibleentzako baldintza optimoak azaltzen dizkigu; hori da bere abantaila nagusia.

Guraso eta kumeak ez dira, ordea, genetikoki berdinak. Posible da, beraz, eta maiz gertatzen da, interes-ga-

tazkak sortzea beraien artean <sup>103</sup>, eta batez ere zaintza parentalaren kasuan. Gurasoak zaintza parentala kumeen artean modu optimoan (gurasoentzat modu optimoan) banatzen saiatzen dira, eta kumeak zaintza norberarentzat monopolizatzen. Hau argi ikusten da txorien habietan, gurasoek bazka ekartzean, kumeen arteko borrokak ugariak izanik. Ugaztun eme batek, halaber, kumea edoskitzen jarraituko du errentagarria zaion bitartean. Une horretan, hobe luke kumea uztea bere kasa, eta kume berri batean inbertitzea energia. Kumearentzat, ordea, une horretan oraindik errentagarriago izanen zaio amaren esnea bestelako janariarekin tartekatzen jarraitzea, eta ahaleginak eginen ditu amarekin jarraitzeko. Espezie askotan, hain zuzen, amari asko kostatzen zaio hazitako kumea uxtzea. Interes-gatazka hauek ezin dira, noski, muturrera eramanez, kumeari ama ere neurri batean (dituzten gene amankomunen kopia gehiago ekoitz ditzakeen neurrian) inporta behar baitzaio. Izanen da, beraz, kumearentzat unerik bat non amarengandik irabazten duena hain da gutxi ezen ez baitu merezi amaren egoeraren higidurarekin jarraitzeak. Interes-gatazka, beraz, amaren inbertsioa, berak irabazten duen doipena baino handiago bilakatzean hasiko litzateke, eta gazteak galtzen duen doipena, irabazten duen etekina baino handiagoa denean amaituko litzateke. Hasieran amak kumea abandonatu nahiko du, baina

kumeak ez du etsiko bigarren une kritikorarte.

Nork irabazten du gatazka asimetriko honetan? Errutaldian ez bezala, hemen gurasoen boterea kumeena baino handiagoa da, eta euren nahietara gehiago hurbiltzen da azken emaitza.

Ikusi dugun bezala, izaki baten ugal-balioa, etorkizunean espero dezakeen ugalketa-maila edo kume-kopurua da. Ugal-balioa emendatuz doa kumeak koskortzen diren heinean, pubertatean lortzen du bere maximoa, eta hortik aurrera gutxituz doa, ugaltu edo ez. Gazteen hilkertasuna handia denez, kume jaioberriak kume handiagoak baino gutxiago balio du, eta gurasoek zaintza parentala duten espezieetan hau isladatu egin beharko litzateke. Kume guztien dependentzia-maila antzekoa bada, gurasoek kume zaharrak nahia go behar izango lituzkete. Hau da, esate baterako, pitxartxarrean (*Saxicola torquata*) ikusi dena: habian dau den kumeak zenbat eta koskortuagoak egon, orduan eta arrisku gehiago har ditzakete gurasoek hauek babes-teko, ordurarte eginiko inbertsioa gal ez dadin.

Era berean, izaki baten ugal-balioa murriztuz doa heldutasun-unetik aurrera, besterik ez bada, ugaltzeko denbora etengabe murrizten ari zaio-lako. Gure espeziara aplikatzeko, 15



urteko neska baten ugal-balioa 35 urteko emakume batena baino altuagoa da. Nahiz eta ugalketa-tasa potentziala altuagoa eduki momentu horretan 35 urtekoak, epe ugalkorra amaitzen ari zaio honi, eta besteari hasten. Txori txikietan, hilkortasun-tasa altua izan ohi da neguan, eta ondorioz, ugal-balioa asko murrizten da udaberritik uda-bukaerara. Honen arabera, ugal-esfortzua emendatu egin behar dute, eta biziraupenerako uzten dituzten baliabideak murriztu, arrisku gehiago hartuz. Gauza bera behatu izan da kaio zaharretan: adinak aurrera egin ahala, kumeak gehiago zaintzen dituzte, hobeki bazkatu, eta arrisku gehiago hartzen dituzte haiekiko, ugalaldi bakoitza azkena izateko probabilitatea emendatuz baitoa.

Espezie bakoitzaren muga ebolutiboek, eta bizi direneko baldintza biotiko eta abiotikoen multzoak, beraz, mugatzen dituzte espeziaren bizikikloa, heldutasun eta zahartzaropatroiak, kumaldiaren kopurua eta kume-mota, eta kumeetan inberti dezakeen energia eta denbora. Ezin dugu ugal-estrategia optimo orokorrik definitu, kanpo-baldintzak hain dira desberdinak. Aitzitik, leinu bakoitzak bere historia ebolutiboan zehar jasan-dako hautespen-presioek, eta etengabe aldatzen ari diren gainerako bizidunek, ugal-estrategia berezia moldatzen dute espezie bakoitzarentzat.

O rain arte ugalketarekin zerikusia duen hainbat fenomeno aztertu dugu, baina ez gara sartu ugal-antolaketa nagusiekin. Honi buruz, munduan ia espezie adina ugalaldimota dago, baina hauek lau talde nagusitan bil ditzakegu <sup>37</sup>, sexu bakoitzeko izakiak ugal-sasoi batean monopoliza ditzakeen ugalkide-kopuruaren arabera. Lau sistema hauen egokitasuna, espeziaren eta ingurunearen ezaugarrien arabera alda daiteke, ikusiko dugunez.

### POLIGINIA

Arrak hainbat eme ernaltzeko gaitasuna badu, aise ikusten da posible dela ar batek eme bat baino gehiago monopolizatzea ugal-sasoi batean, eta hau da, hain zuzen, **poliginia**. Zein baldintzatan gertatzen da errazen fenomeno hau? Batetik, ingurune egokietan, edo arrak zaintza parental txikia edo nulua duten espezieetan (adibidez, poliginia hegazti prekozialetan altrizialetan baino arruntagoa da). Are errazago gerta daiteke emeen-tzat derrigorrezkoa den baliabideren

bat (janaria, ura, habia egiteko lekua) orbain lokalizatueta soilik agertzen bada, edota emeek taldeka egoteko joera duten kasuetan. Halaber, errazago eman daiteke eme guztien estrua sinkronikoa ez bada, zeren bestela, arrak ezin izanen bailituzke beste lehiakideak emeen ingurutik uxatu. Baldintza hauen arabera, hiru poligini mota nagusi ditugu: baliabideen babesean oinarritutakoa, emeen babesean oinarritutakoa, eta arren dominantzian oinarritutakoa. Espezie poligini-koetan arrek egundoko lanak egin behar izaten dituzte emeak eskuratzeko, eta parada ez da soilik espezie egokikoak direla ziurtatzeko: emeek unbral altua dute arren portaerarekiko; ar tematienak soilik onartzen dituzte, eta honela haien kalitatea berma dezakete.

**Baliabide-babesaren poliginia:** espezie bateko emeek nahitaez baliabide mugatu eta espazioan lokalizatu bat behar badute, ar oldarkor batek posible du gune apropos horietan bere lurraldea finkatzea, gainerako arrak uxatzea, eta emeen sarrera baimentzea. Horrela, bere lurraldean estruan leudekeen emeak estaliko lituzke, eta arrakasta handia edukiko luke. Hau



da, esate baterako, itsas lehoietan (*Otariidae*) gertatzen dena. Emeek erditzeko irispide errazeko hondartzak behar dituzte, eta arrek hondartza hauetan lurraldeak ezarri, **haren** nahikoa handiaren monopolio sexuala lortzeko gai dira. Gisa honetako espezieetan, hautespen sexuala hagitz gogorra da (gogorragoa zenbat eta handiagoa izan harenaren batezbesteko neurria) eta arren arteko borroketan oinarritzen da. Hori dela eta, ar oldarkor eta indartsuenek abantaila dute, hautespen naturalak **dimorfismo sexual** handia bultzatuz. Antzeko kasua gertatzen da kolibri (*Trochilidae*) amerikar eta hauen baliokide afrikarrak diren eguzki-txoriekin (*Nectarinia*). Hegazti hauek loreen nektareaz elikatzen dira, lore gutxi eta multzoka (zuhaitz bakan batzuetan lore asko) agertzen direneko leku edo sasoietan, eta ar dominatzaileek lurraldeak hor finkatzen dituzte, hainbat emeren kopulak monopolizatuz. Loreak ugariak direnean, edo ongi barreiatuta aurkitzen direnean, energetikoki ez du etekinik ematen lurralde zabalak hartzeak, eta bikote monogamikoa da kasu arruntena.

Emearen ikuspuntutik, baliabide sobera baldin badago, arra esperma-bankua besterik ez da <sup>19</sup>, eta egoera honetan harena emearentzat ona izan daiteke. Baliabideak murriztean, ordea, harena osotzen duten emeen arteko lehia emendatu egingo da, eta harena desegin. Honek erregula deza-

ke hainbat kasutan harenaren neurria eta ondorioz, poligini maila. Nolanahi ere, kasu askotan ematen dira bi sexuen arteko interes-gatazkak, eta honek ere badu eraginik harenaren neurrian. Hau da, esate baterako, Iparramerikako marmota sabel-horiaren (*Marmota flaviventris*) kasua. Honen egituraketa soziala neurri desberdineko harenetan oinarritzen da. Emearentzat monogamia izanen litzateke hoberena, kasu honetan zulotik larrerako distantzia txikiagoa izan ohi baita, eta ondorioz, ugaltarrakasta handiagoa (4 kume emeko). Haren handietan emeen kumekopurua 1 edo 2ra murrizten da. Arrak, berriz, arrakasta maximoa hiruzpalau emerekin lortzen du. Bi kontrako joera hauen artean nola-baiteko oreka eratzen da, eta ohizkoen suertatzen den harena ar bat eta bi emez osotzen da.

**Eme-babesaren poliginia:** espezie hauetan, eta beste arrazoren baten-gatik (harrapakariegandik babesteko...), emeek taldekatzeko joera dute, eta arrak zaintzen duena ez da baliabide-mugatzaile bat, bere harena den eme-taldea baizik. Hau da, adibidez, gnuaren kasua. Antilope hau talde handitan biltzen da Afrikako ekialdean, eta etengabe migratzen da euriteen ondorioz sorturiko belar berdearen bila. Baliabide-mugatzaileen kokapena erabat aldatzen ari denez, ar batek ezin izaten du lurraldea finkatu, bertara hurbilduko diren emeak

Eguzki-txorietan talde poliginikoak  
eratzen dira lore gutxiko sasoietan,  
eta bikote monogamikoak  
lore-ugaritasuna emendatzean.





monopolizatzearren. Honen ordeztu, gnu-talde itzelaren baitan, ar dominatzaileak hiruzpalau emeri hurbiletik jarraituko die, gainerako arren hurbiltasuna saihesteko. "Lurraldea", beraz, ez da eremu geografiko finko bat, mugitzen ari den eme-talde bat baizik.

Eme-babesaren poliginia ematen den espezieetan erlazio zuzena izan ohi da dimorfismo sexualaren maila eta emeen taldezaletasunaren artean. Emeak gregarioagoak diren kasutan ar dominatzaileen irabazia bereziki altua da; honen ondorioz, hautespen sexuala bortitzagoa, eta ar oldarkor handiak oso sarituta suertatzen dira. Emeen taldezaletasuna ez bada horren handia, ar dominatzaile eta menpekoen arteko etekin-diferentzia ere ez da hain handia izanen, eta ez da hain presio ebolutibo gogorra egongo dimorfismo sexuala bultzatzeko.

**Ar-dominantziaren poliginia:** Espezie batzuetan, arrak ez du emeen-tzat mugatzailea den baliabiderik monopolizatzen, ezta eme-talderik ere; kopulak arren arteko dominantzia-erlazioen ondorioz gertatzen dira. Nolabait esateko, arra bera litzateke baliabide mugatua, leku eta baldintza zehatzetan soilik aurki daitekeena, eta emea gene-erosketara joango litzateke.

Horrelako sistemak, esate baterako, kume prekozialak dituzten eta zaintza parental minimoa duten hainbat gallinazeotan ematen dira (ad. lira

oilarra *Tetrurus lirus*, Amerikako larre zabaletako oilarrak, *Centrocercus*). Hegazti hauetako arrak, denboraren poderioz tradizional bilakatu diren eremuetan ehundaka biltzen dira, bertan bakoitzak metro karratu gutxiko lurraldea defendatzen duela, eta kantu zein dantzaz, emeak erakartzen dituzte. Emea erakartzeko soilik balio duten lurralde hauei **lek** deritze (suedierako hitza), bertan babesten den baliabidea arra bera izanik. Lek sistema ematen den espezieetan emeen estrua ez da sinkronizatua egoten. Honen ondorioz, arrek araldi osoa euren ugal-lurraldeetan igaro behar izaten dute; emeak pixkanaka agertzen joaten direlarik, arra aukeratu, kopulatu, eta alde egiten dute. Arren artean lehia gogorra izan ohi da, baina ez euren arteko borroken bidez, baizik eta emea erakartzeko. Honek, behin berriro, dimorfismo sexual nabaria bultzatzen du, baina maiz ez du oldarkortasunarekin zerikusirik.

Lekak ez dira hegaztien artean soilik gertatzen. Adarabalak (*Dama dama*), adibidez, ugal-sistema hau du. Ar helduak urtero leku bertsuetan biltzen dira, bakoitza 50 m<sup>2</sup> inguruko lurralde baten jabe egiten da, borroka eta mehatxuen bidez gainerakoak kanporatuz, eta lurraldea gorotzez eta usainez markatzen du. Hain lurralde txikitan ezin dute, noski, luze iraun, eta maiz alde egin behar izaten dute, uretara edo bazka bila, inguruko arrek une hori aprobetxatzen dutela-

Lira oilarrak lek izenaz ezagutzen diren eremuetan biltzen dira urtero; arrak lurralde oso txikien jabe egiten dira, eta bertan, dantza eta zalapartaka, emeak erakartzen dituzte. Emeentzat esperma-bankua besterik ez da arrai; kopulatu bezain pronto abiatuko da erruleku egoki baten bila.





rik lurralde horretaz jabetzeko. Aurreko kasuetan bezala, emeek lehentasun markatuak dituzte, eta ar gutxi batzuk dira kopula gehienak lortzen dituztenak.

Leketan emea da modu aktiboan arra aukeratzen duena. Honek berehala planteatzen du emeak erabiltzen dituen irizpideen galdera. Izan ere, ikusi izan baita leketako ar gutxi batzuk direla kopula gehien eskuratzen dituztenak. Ar guztien lurraldea antzekoa izanik, eta hegazti gehienetan bezala, gorputzaren neurria ere finkoa izanik, zeren arabera burutzen da aukeraketa? Espezie batzuetan badirudi gakoa ar bakoitzak lekean hartzen duen kokapenean dagoena, eta dantzalekuaren erdian kokaturikoak izaten direna arrakastatsuenak. Normalean ar hauek esperientzia handiko helduak dira, eta gazteenak periferian kokatzen dira. Dena dela, badirudi diskriminatzeko gaitasuna, neurri handi batean behinik, elkarri kopiatuz lortzen dutena emeek. Eme gazteek zaharragoei so egiten diete, eta hauek aukeraturiko arrak ere aukeratuko dituzte haiek <sup>42</sup>.

Eme, lurralde edo baliabideen babesean oinarritutako ugal-sistemetan, araldia nahikoa luzea izan ohi da (hainbat aste), arrek denbora dexente behar izaten baitute, borrokaz edo elkar uxatuz, dominantzia finkatzeko. Beste espezie batzuetan, berriz, ugal-keta oso egun gutxitan burutzen da,

eta hauetariko batzuetan ere, *de facto*, poliginia ematen da. Hau da **ugaltzaille esplosiboen** kasua. Adibidez, basatigela gorrian (*Rana temporaria*) ugal-tzaileak egun gutxi batzuetan biltzen dira idortu egingo diren putzuetan. Arrak iristen dira bertara lehenik, eta kantuz emeak erakartzen dituzte, ar batzuek hainbat eme eskura ditzaketelarik, baina ez hainbeste dominantzi erlazioengatik <sup>43</sup>.

## MONOGAMIA

Arrak ezin badu hainbat eme monopolizatu, ugal-sistema monogamoa eratzen da. Badirudi poligini sistema zaharragoa dena, eta monogamia zaintza parentalaren emendioarekin batera sortu dena <sup>26</sup>. Hain zuzen, zaintza parentalaren beharra handia denean, arrak ez du bere ugal-arrakasta kopulen bidez soilik lortzen, emeei lagundu ezean, hauek kume gehienak edo denak galduko bailituzkete. Horrek zaintza biparentala bultzatzen du, eta honen ondorioz, maiz monogamia gertatzen da. Monogamia oso arrunta da hegaztietan (espezieen %90), baina arraroa gainerako ornodunetan <sup>57</sup>.

Kasu batzuetan, bikotea ugal saioan soilik eratzen da, eta hortik kanpo ugalkideak banatu egiten dira (adibidez, garrapoa, *Sitta europaea*); beste kasu batzuetan, berriz, bikoteak lotu-

Hegazti-espezieen %90ek bikote  
monogamikoak eratzen dituzte, eta  
gehienetan bi gurasoek laguntzen  
dute kumeak bazkatzen.





ra sendoagoa du, bizi osorako ere iraun dezakeena. Hau, noski, hilkortasun-tasa baxuko espezieetan ematen da. Neguan hilkortasun-tasa altua jasaten duten txori txikietan ez du zentzurik lotura iraunkorrak bilatzeak, bi ugalkideek bizirik irauteko probabilitatea txikia baita. Beste espezie batzuetan, aldiz, badirudi esperimentiarekin ugal-arrakasta emendatu egiten dena, eta ondorioz, bikoteak iraunkorrak dira. Kaio hauskararen kasuan (*Larus argentatus*) hau da gertatzen dena; bikotea eratu ondoren, zaintza biparentala ematen da, eta bikotea ez da desagiten, txitaldiak porrota jasan ez badu. Kasu horretan, ugalkide hobeago baten bila abiatzen dira bi helduak.

Sai zurietan (*Neophron percnopterus*) ere, ikusi izan da bikoteak zenbat eta urte gehiagoz iraun elkarrekin, orduan eta ugal-arrakasta altuagoa lortzen dutela. Espezie honek arazo bat gehiago du: migratzailea izateak bikotea mantentzea zailtzen du. Ez da, beraz, harritzekoa, gainerako espezie gehienek ez bezala, sai zuriek urte osoan zehar kopulatzen badute. Hau bikotearen loturak sendotzeko mekanismo bezala interpretatu izan da.

Monogamian ar eta emeen ugal-probabilitateak antzekoak dira, eta ondorioz, hautespen sexuala ez da handiagoa sexu batean bestean baino. Honen ondorioz, dimorfismo sexuala ez da hain handia izaten normalean,

nahiz eta dimorfismo handiko espezieak ere badauden. Azken hauek maiz espezie-bereizketarako mekanismo bezala interpretatu izan dira. Hegazti harraparietan ere, dimorfismoa ematen da, emea arra baino %50 handiagoa izanik, itxuraz ar eta emeen arteko lehia murriztearren bi bikoitekideek ehizaki desberdinak ustiatuz.

Nahiz eta espezie monogamikoetan bikoteak lotura sendoa eduki, beti geratzen zaio arrari beste bikote bateko emea estaliz bere ugal-arrakasta kostu gutxiz areagotzeko probabilitatea. Beraz, tipikoa da arra bikotez kanpoko kopulen bila aritzea <sup>49</sup>. Hau bereziki erraza izanen litzateke hegazti kolonialetan, eta bertan, hori galaraztea izan beharko luke emeen estrategiak, arrak bere kumeengan soilik izan zezan interesa. Hau lortzeko, kolonia handitan biltzen diren hegaztiak (ad. sanga, *Sula basana*) maiz oso ugalketa sinkronikoak aurkezten dituzte. Honen ondorioz, ar guztiek nahikoa lan badute euren emeak estaltzen, eta gainerako arrak uxatzen, bikotez kanpoko kopulak lortzeko aukerak murrizten direlarik.

Bikotez kanpoko kopulak bilatzeko joera hainbat espezieetako arretan nahikoa arrunta da, baina salbuespenak salbu, kopulak emearen kolaborazioa eskatzen du. Zein da emearen jarrera? Kasu gehienetan, badirudi emeak ez lukeena kopula ametituta beharko, gainerakotan bere ugalkideak

Sai zuriek, migratzaile izan arren,  
bikote iraunkorra eratzen dute.  
Kopulak urte osoan zehar ematen  
dira, nahiz eta araldiz kanpo inongo  
ugal-funtziorik ez bete. Bikotearen  
lotura sendotzeko mekanismoa da  
hau, antza denez.





abandonatua izateko arriskua area-gotuko bailitzaioke. Eta hau da, hain zuzen, maiz gertatzen dena <sup>49</sup>. Salbuespenak, dena den, ugariak dira, eta batzuetan badirudi bikote bateko emeak nahikoa modu aktiboan bilatzen dituen beste arrekiko kopulak. Honen interpretazioa hauxe da: ar kaskar batekin parekaturiko emearen estrategia, ar hobeago batekin kopulatzeari litzatekeela, gene onak "erosteko", eta gero bere ar kaskarrak lagun diezaion. Badirudi interpretazio honen aldeko ebidentzia dagoena, baina gauzak ez daude oraindik guztiz argi.

Orain arte monogamiari buruz komentatu dugunaren arabera, bikoteak (edo emeak soilik) bere kumeak zaintzen ditu. Eme baten ugal-arrakasta emendatzeko bide posiblea, ordea, beste bikoteen habietan arrautzak errutea litzateke, hauek zaindu gabe. Lehenago esan dugunez, hegazti-espezie gehienetan emeek erruten duten arrautza-kopurua baino gehiago erruteko gaitasuna dute, eta alde horretatik, posible izanen litzateke kostu nahikoa txikiz (arrautza baten kostu energetikoa) beste kume batean emendatzea bere kumaldia, eta gainera beste bikote baten eskuetan uztea honen zaintza parentala. Hau ere, espezie ugartan behatu izan da, bai enarretan (*Hirundo rustica*), bai txolarretan (*Passer domesticus*) eta beste hainbat espezieetan ere bai. Batzuetan, gainera, eme bizkarroiak lehendik errunda aurkitu dituen arrautzetariko

bat kenduko du, kopurua alda ez dadin. Habi bizkarroitzak kukuaren (*Cuculus canorus*) ugal-sistema bakarra da, eta bere ostalariaren arrautzen antzekoak erruten ditu, detektatuak izan ez daitezkeen. Bizkarroia eta ostalariaren arteko lehia ebolutiboa gogorra da, baina Dawkinsek <sup>31</sup> dioenez, bizkarroiak gehiago duenez jokoan, bera da normalean irabazle.

Arabazozo pikartetan (*Sturnus vulgaris*) ongi behatu da emearen fidelotasuna mantentzeak beste emeen bizkarroitzak saihestearekin dituen ebolutio-ordainak. Hegazti honek enbor-zuloetan egin ohi du habia, eta erruketa hasten denean, arrak emea gertutik jarraitzen du etengabe, beste arren kopulak ekiditearren. Hau dela eta, ordea, habia maiz geratzen da zaintzarik gabe, eta beste eme batzuek aukera aprobeitza dezakete bertan arrautza bat erruteko <sup>79</sup>. Hemen ere, posible izanen litzateke optimizazio-eredu bat egitea, bikotez kanpoko kopulen ondorioz galdutako paternitate-maila eta habi bizkarroitzaz galdurikoa orekatzeko. Arazoa konplexua da, bizkarroitzak bi gurasoak kaltetzen baititu, eta emearen fidelotasun-ezak arra soilik.

## POLIANDRIA

Ikusi dugun bezala, poliginia ugaztunetan arrunta da, eta monogamia

Jakanen habitat bereziak  
(aintziretako landaretza  
flotatzailak) ugal-sistema  
poliandrikoa bultzatu du. Emea  
neurritz arra halako bi da. Hainbat  
ar lurraldekoi eme baten menpe  
egon ohi dira: arrak habia eraiki,  
emeak errun, eta arrak txitaketa eta  
kumeen zaintza burutuko du.





hegaztietan. Honek baditu bere arrazoiak. Ugaztunetan zaintza parentala oso lotuta dago kumeak edoskitzeko gaitasunarekin, eta hori, zergatia argi ez badago ere, emeak soilik burutzen duen funtzioa da. Arrak ez du askotan zertan lagundu. Pentsa dezagun, adibidez, unglatu baten kasuan, arraren kontribuzioa kumearen doipenera oso eskasa izan daitekeela. Hegaztien kasuan, berriz, posibilitate handiak daude zaintza biparentalerako, eta honek monogamia bultzatzen du.

Poliandria ugal-sistema askoz ere arraroagoa da. Honetan, eme batek hainbat arrekin kopulatzen du ugal-sasoian. Nola, edo zergatik iristen da sistema honetara?

Zenbaitetan, badirudi ugal-sistema honen eragilea arrautzen harrapaketa-tasa altua izan dena. Arrautza asko galtzen bada, erantzunak arrautza gehiago errutea izan beharko luke, eta hori errazagoa da emea handiagoa bada. Emearen neurria emendatzean, ordea, dominantziarako bidea zabalitzen zaio, eta honek ugal-sistemaren aldaketa ekar dezake. Hau da jakanen (Jacanidae) kasua <sup>52</sup>. Hegazti hauek aintziretako landaretza flotatzailean bizi dira, eta beren oin zabalei esker landare hauen gainean ibil daitezke. Emea arra halako bi da, eta lurralde zabal bat beste emeengandik defendatzen du, lurralde horretan hainbat ar lurraldekoi egonik. Arrek habia egiten dute, eta emeak, ar batekin

kopulatu eta gero, arrautzak bere habian erruten ditu, eta arra uzten du zaintza parentalaren ardura osoaz, beste ar batengana joaz. Esan bezala, badirudi ugal-sistema hau habien harrapaketa-tasa altuari erantzuteko eratu dena.

Faralopoetan (*Phalaropus*) ere, poliandria ematen da <sup>84</sup>. Hegazti limikolo hauek Arktiarreko lurraldeetan ugaltzen dira; han uda laburra izan ohi da, baina oso aberatsa. Beraz, emearentzat abantaila litzateke arrak arrautzak txitatuko balitu, horrela berak errutaldi gehiago burutu ahal izanen bailuke. Espezie honetan emeak arrak baino lumaje ikusgarriagoa du, arrak eraikitzen du habia, emeak errun, eta beste ar baten bila abiatzen da, arra zaintza parentalaren ardura osoaz utzirik. Honek emeen artean arrekiko lehia ere pizten du, noski. Zergatik gertatzen da **paper sexualen aldaketa** hau? Antza denez, nahiz eta leku aberatsetan bizi, eta emeak arrautza ugari erruteko gaitasun fisiologikoa eduki, Lack-en errutaldia nahikoa baxua da, habia berean lau arrautzetatik aurrera errunez gero kumeen bideragarritasuna asko murrizten baita. Egoera honetan, emeen desertzioa sarituta egon daiteke, hau baita ugal-arrakasta emendatzeko bide bakarra. Hegazti hauek udan arktikoan bizi direnez, ugal-saso labur baina aberatsa dute. Itxura denez, emearentzat egokiagoa da arrautzen zaintza arraren bizkar uz-

tea, desertatzea, eta honela beste ar baten bila abiatzea. Lekuaren aberas-tasunaren ondorioz arra gai da bere kasa txitoak aurrera ateratzeko.

### PROMISKUITATEA

Ugal-sistema promiskuoetan ez dago ugalkideen arteko lotura iraun-korrik, ezta hautespenik ere. Batez ere zaintza parentalik ematen ez den espezieetan, edo ematekotan, emeak soilik burutzen duen kasuetan behatzen da hau. Adibide gisara, uhandre piriniarra (*Euproctus asper*) aipa genezake. Espezie hau Piri-nioetako goi-mendiko laku eta erreka lasterretan ugaltzen da. Bertan, ar eta emearen artean anplexua ematen da (kopularen baliokidea, uhandre hauetan kanpo-ernalketa burutzen baita), eta arrak askaturiko esper-matoforoaz ernaltzen ditu emearen arrautzak. Arrautza hauek harri-peatan geratzen dira itsatsita, arra zein emea ugalkide berri baten bila abiatzen direla.

Garai batean askoz gehiago era-biltzen zen promiskuitate hitza, baina gaur egun, ikerketa sakonek frogatu ahal izan dute diskriminazioa ematen dela kontrakoa pentsatzen zen espezie ugaritan; hauek, beraz, ez lirateke be-netan espezie promiskuoak izanen <sup>43</sup>.

### UGAL-SISTEMA ALTERNATIBOAK

Orain arte ugal-sistema nagusiak aztertu baditugu ere, ezin ahanzt genezake ugalketa askoz ere fenomeno aldakorragoa dela, eta mota guz-tietako sistemak aurki ditzakegula. Horrez gain, espezie askotan sistema alternatiboak eman daitezke, inguru-nearen arabera, edota izaki zehatz bakoitzaren egoeraren arabera. Beti bezala, interesgarriena ez da sistema hauen deskribapen hutsa, baizik eta ulertzea zein izan den bere eboluzioa bultzatu duen hautespen-presioa, eta zein den bere moldaera-maila. Ikus ditzagun, bada, hauetariko batzuk.

Eper gorriaren (*Alectoris rufa*) ka-suan **errutaldi jarraien poligamia** ematen da habien arrakasta eskasari erantzuteko. Espezie honetan, arra lurraldekoia da, eta bi habia eraiki on-doren, emea kantuz erakartzen du. Kopulatu ondoren, emeak bi habietan erruten ditu arrautzak; ugalkide ba-koitza habia baten arduradun geratu-ko da, bertatik jaioko diren txito pre-kozialak zainduko ditu, eta bikotea ez da berriz bilduko. Kumeak independi-zatzean, bakoitza ugalkide bila hasiko da. Maiz gertatzen da, ordea, harrapa-kariren batek errutaldia hondatzea, eta orduan ere, horren ardura zera-mana beste ugalkide baten bila hasiko da. Beraz, txitaldiaren porrotaren on-dorioz, mota guztietako konbinaketak gerta daitezke: monogamia, poliandria, poliginia, bai eta konplexuagoak ere.



Beste kasu batzuetan, ugal-sistemak populazio berekoen artean alda daitezke, eta zentzu honetan, ugal-estrategia alternatiboko izakiak existitzen direla esan genezake <sup>57</sup>. Hau da maiz espezie poliginikoetan gertatzen dena. Hauetan harenak, lekak edo antzeko sistemak ohizkoak izan arren, guztiak ez dira joko horretan sartzen, eta batzuek ugal-arrakasta bermatzeko bide berriak jorra ditzakete. Suposa dezagun espezie batean harenak eratzten direla, eta haren hauetan ar dominatzaile eta handienek soilik lortzen dutela etekina. Menpeko arrek bi aukera dituzte: edo handitu arte itxaron, honek dakarren hilkortasun-arriskuarekin, edota saiatu beste bideren batetik kopulak lortzen. Gisa honetakoa da zuhaitz igelaren (*Hyla arborea*) kasua. Anfibio honetan arrak putzu jakin batzuetan biltzen dira, eta kantuz emeak erakartzen dituzte. Antza denez, emeek kanturik ozenez egiten dituzten arrekiko joera agertzen dute, eta honen ondorioz, ar txikiek ez dute anplexurako aukera handirik. Ar batzuk, ordea, ez dira lehia honetan sartzen, eta egiten dutena hau da: idoi ertzean ezkutatuta itxaron, eta uretara doan emereri bat handik igarotzean gainera salto egin, anplexua uretara iritsi aurretik eratuz. Ar hauek ez dute kantariak bezainbesteko arrakastarik, baina gutxienez ez dira batere ugaltu gabe geratzen. Honelako estrategia alternatiboak dituzten arrei **satelite** deritze, ar nagusien inguruan ibiltzeko joera baitute.

Antzeko kasua da Iparramerikako *Gryllus intiger* kilkerrarena. Intsektu honetan arrak "abesbatza" izeneko taldeetan biltzen dira, emea kantuz erakartzeko. Ar batzuek, ordea, ez dute kantatzen, eta emeak abesbatzara iritsi baino lehen harrapatzen saiatzen dira. Kantarien kopula-kopurua handiagoa da, baina altua da euli bizkarroi bat erakartzeko arriskua ere. Polimorfismo etologikoa ematen da, beraz, bi ar-mota desberdinen abantailak eta eragozpenak bi mota horien maiztasunekin orekatuta mantenduz.

Hezegunetako hegaztia den borrokalariak (*Philomachus pugnax*) lekak eratzen ditu araldian, eta bertan bi ar-mota desberdin biltzen dira: erresidenteak eta satelliteak. Erresidenteek lepoko kalparra arrea dute, eta beste erresidenteen aurka lurraldeak defendatzen dituzte. Satelliteen kalparra, berriz, zuria da, eta lurralderik gabe ibiltzen dira emea erakartzen. Erresidenteek ez dute satelliteen aurka iharduten, nahiz eta azken hauek kopula batzuk ebatsi, lurraldean satelliteak onartuz emeentzat lurralde horren erakargarritasuna areagotzen baitute, antza denez. Satellite eta erresidenteen arteko diferentziak oinarri genetikoak du, baina genotipo bien arteko diferentziak ez dira bata suntsiarazteko bezain handiak.

Kasu batzuetan, estrategia alternatiboak dituztenek, eme-itxura ere lor-

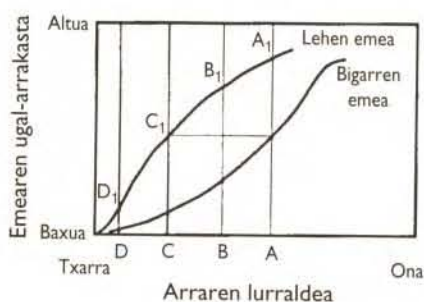
tzen dute: **ernaltzaile furtiboak** dira hauek. Hau da arrain askotan gertatzen dena. Kolore biziko ar dominatzaileek lurraldeak defendatzen dituzte, eta emeak bertara erakarrita, eztei-dantza batez hauen erruketa eragiten dute eta gero arrautzak ernaltu. *Lepomis* generoko arrainetan (eta beste askotan ere gertatzen da), ordea, batzuetan eme-itxura eta koloreazioa duen beste ar txiki bat araldian dagoen bikotearen erdian tartekatuta egiten da, eta bera da emearen arrautzak ernaltzen dituen<sup>34</sup>. Ar dominatzailea engainatu egiten du, emearen kolore eta mugimenduak imitatuz. Espezie batzuetan gazte askok furtibogisan iharduten dute gaztetan, eta neurri kritikoa lortzen den unetik aurrera ar dominatzaile bilaka daitezke. Beste batzuetan, berriz, gerora dominantziarako lehian sartuko direnak satellite bezala aritzen dira gaztetan, eta furtiboak hil arte furtibo bezala geratzen dira.

Espezie askotan, azkenik, aldaketa morfologiko edo etologiko nabarmenik gabe, batzuek bikote monogamoak eratzen dituzte, beste batzuek hirukote poliandrikoak, hirukote poliginiakoak, edo sistema konplexuagoak. Antza denez, kasurik arruntena, normalean monogamo den espezie batean batzuek poliginia aukeratzea da. Hau orain arte txori askotan behatu izan da, eta Orians, Verner eta Wilson-ek<sup>72</sup> **poliginiaren unbralaren** teoria proposatu zuten hau azaltzeko.

Latitude ertainetako txori gehienetan ugal-sasoia hasi aurretik arrak iristen dira neguko migrazioetik, eta kantuz eta borrokaz, lurraldeak aukeratzen dituzte. Handik denbora batera, emeak iristen dira, eta lehenago iristen direnek hainbat ar eskuragarri dituzte, bakoitza hobea edo txarragoa izan daitekeen lurralde baten jabe. Antza denez, emeak arraren lurraldearen balioa aztertzeke gai dira nolabait, eta lehenik lurralde hobere-neko arrek lortzen dute ugalkidea. Horren ondorioz, gero eta ar libre gutxiago dago, eta gero eta lurralde txarragoaren jabe, gainera. Autore hauen arabera (10. irudia), iritsiko da momentu bat non hobe izanen zaion ugalkide bila dabilen emeari, jadanik bikotean lotuta dagoen ar hoberenarekin sartzea bigarren eme bezala, eta ez libre geratzen den ar hoberenaren lehen eme bezala. Teoria honek aurrikusten duenez, beraz, leku bateko ugalkideen arteko lotura-daten kronologia eginda, honako hau ikusiko genuke: hasiera batean, ar desberdinak hasiko lirateke emeak esku-ratzen, bikote monogamoak eratuz, baina une batetik aurrera, hirukoteak eratuko lirateke, ugalkiderik gabeko arrak egon arren. Poligini maila handiagoko espezieetan, hirukoteak eratzen lehenak izan diren arrak izanen lirateke, gainera, laukoteak eratzen lehenak, eta abar. Horrez gain, lehen hirukoteko bigarren emeak, eta hori eratu ondoren eratutako lehen bikoteko emeak antzeko ugal-arrakasta



eduki beharko lukete (arrena, ordea, askoz ere altuagoa izanzen litzateke poliginikoaren kasuan). Aurrikuspen honen antzekoak behatu dira, hain zuzen, Amerikako *Calamospiza melanocorys*-ean <sup>77</sup>.



**10. irudia.** Leku batean dauden arren lurraldeen kalitatea eta loturen arabera eme batek burutu beharko lukeen aukeraketa. Lehen emeak A arrarekin bikotea eratzen du, bigarrenak B-rekin, eta hirugarrenak aukeratu egin behar du edo C-ren lehen ugalkide izan, edo A-ren bigarren ugalkide, hirukote poliginiko batean. Hau da poliginia-aren unbrala.

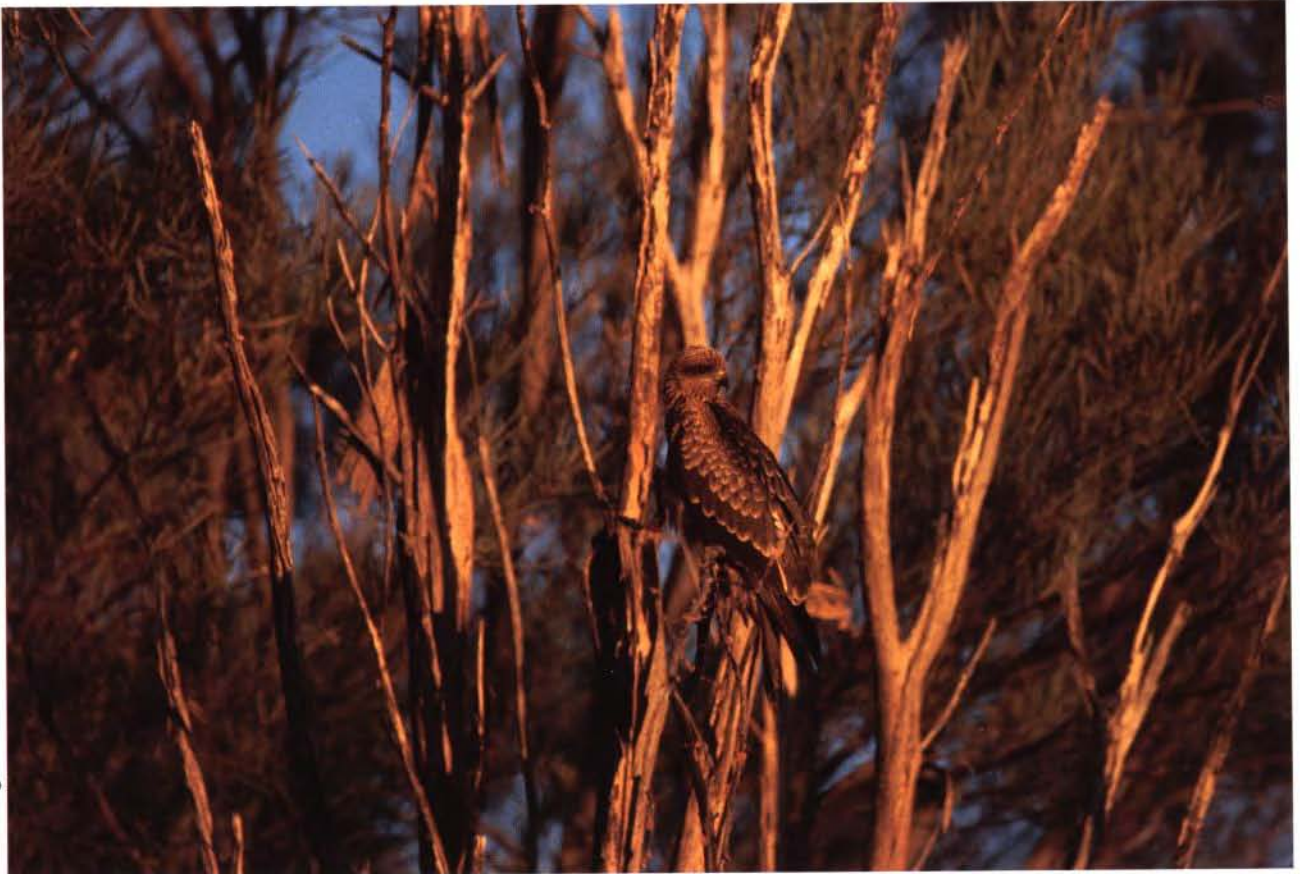
Zein baldintzatan emanen da errazen horrelako kasu bat? Antza denez, arren lurraldeen artean diferentzia handiak ematen diren lekuetan, eta batez ere, baliabide mugatzaileak multzoka agertzen direnetan. Horrek baimentzen dio ar bati bere lurraldean hainbat eme "asetzeko" adina baliabide edukitzea.

Txori txikietan, esan bezala, ugal-sistema arruntena monogamia bada ere, poliginia-arako joera nabarmena dute hainbat espeziek. Hegazti handi askotan justu kontrakoa gertatzen da. Harraparietan, esaterako, bai bikote monogamoak, eta bai hirukote polian-drikoak aurki ditzakegu. Harrapari

gehien ugal-arrakasta nahikoa baxua izan daiteke, eta kumeen hilkortasuna habian handia, batez ere jaki-eskasiak eraginda. Kasu honetan, ar gehiago edukitzea mesedegarri gerta daiteke emearentzat, kumeek bazka gehiago lortuko baitute. Adibidez, bai miru gorriak (*Milvus milvus*), ugatzak (*Gypaetus barbatus*), bai beste espezie ugariak ere, hirukoteak nahikoa maiz eratzen dituzte. Zein da bi arren abantaila? Espezie askotan ar bat (alfa arra) dominatzailea da, kopula guztiak eskuratzen ditu, eta beta arrak soilik dominatzailearen deskuido batean lor dezake kopularen bat. Dena dela, alfa arrarentzat abantailak nahikoa argi daude, kumeak hobeki bazkatzea bermatzen baitu, bere paternitate-maila ia murriztu gabe (beta arraren kopulak esporadikoak dira). Beta arraren abantaila, epe luzerako inbertsio bezala behatu beharko genuke, alfa arra hilez gero emea eskuratuko bailuke. Beste espezie batzuetan kopula-maiztasuna antzekoa izan ohi da bi arretan, eta dominatzailearen abantaila ez dirudi hain handia denik. Hauetariko kasu batzuetan, ordea, badirudi bi arrak senideak direna, eta honen ondorioz, genotipo antzekoak. Horrela, bada, ulertzen da biek eduki dezaketela bestearen kumeak ere aurrera ateratzeko interesa.

Ikusi dugunez, espezie bakoitzak ugalketa berezia izan dezakeen arren, ugal-sistema desberdinetan bil daitez-

Miru beltza bezalako harrapari askotan hirukote poliandrikoak eratzen dira. Eme batek bi arren laguntza izaten du txitoak bazkatzeko.





ke joera orokorrak. Honela, muga fisiologiko eta anatomikoek, ingurune-baldintzek eta populazioko kideen iharduerak estrategia optimo batzuk markatzen dituzte. Ugal-sistema gehienak espezie bakoitzarentzat nahikoa finkoak diren arren, aldakortasun handia beha daiteke espezie-kideen artean, baita izaki batek denboran zehar aurkezten duen portae-rari dagokionean ere. Eginiko ikerketa

gehienek argi utzi dute ugal-arrakasta emendatzearen malgutasun handia aurkezten dela. Hala ere, askotan posible da interes-gatazka desberdinen menpe, okerreko estrategia aukeratu duten izakiak ikustea. Ugalketaren eragina gainerako bizi-ataletan ere isladatzen da, eta naturan beha daitezkeen hainbat bitxikeria prozesu honen optimizazioaren ondorio bezala interpretatzen ahal ditugu.

U galketa, harrapakaritza bezalako beste batzuekin batera, animalien egituraketa sozialean eragin handienetarikoa duen faktorea da <sup>36</sup>. Honela, espezie batzuetan aleak bakarka bizi dira, beste batzuetan ugaltasasoiaren multzo handitan biltzen dira, edo urte osoan zehar talde txikitan mantentzen daitezke. Atal honetan zenbait espezieren soziologia, eta honek ugaltzarekin duen erlazioa aztertuko dugu.

### ALTRUISMOAREN BERRIKUSPENA

Aipatu dugun bezala, espezie askotan aleak taldetan biltzen dira, eta maiz talde hauetan partaideen arteko ekintza positiboak beha daitezke. **Altruismoaz** hitz egiten dugu batek beste bati laguntza ematen dionean, berak kaltea jasanez, eta **kooperazioaz** biek irabazten badute elkarrekintza horren ondorioz <sup>85</sup>. Altruismoaren fenomenoak eztabaida gogorak piztu ditu zientzilarien artean <sup>22</sup>, batzuek <sup>93,113</sup> taldearen abantaila aipatzen zuten bitartean, beste batzuek <sup>109</sup> genotipo indibidualen hau-

tespena azpimarratzen baitzuten. Talde-hautespenak arazo teoriko latzak planteatzen ditu, hautatzen direnak eta ugaltzen direnak aleak baitira, eta ez taldeak. Zentzu honetan, zail dirudi taldearentzat abantailatsua den ezau-garria hedatzea. Pentsa dezagun talde altruista batean mutante egoista bat sortuko balitz, honek altruisten laguntza jasoko lukeela, eta bere arrakasta areagotu, altruismoaren kosturik gabe.

Dena den, jarrera itxuraz altruistak maiz behatzen dira naturan. Nola da hau posible? Kasu gehienetan ez da benetako altruismoa, elkar laguntzen dutenen artean ahaidetasuna baitago, eta ondorioz, antza genetiko handia. Batek bere senideari edo kumeari laguntzean, bere genotipoaren barreaka ari da bultzatzen, neurri batean; beraz, altruismoaren benetako xedea gene egoista batzuen hedapena izanen litzateke.

**Doipen inklusiboa** Hamiltonek <sup>44</sup> sorturiko kontzeptua da. Honen arabera, doipen inklusiboa izaki baten ugaltzarak (hots, doipen darwin-dar klasikoa) gehi izaki horrek ahaiden doipenean duen eragin positiboa



bider ahaidetasun-maila izanen litzateke. Era honetan, izaki batek hurrengo belaunaldietara bere genotipoaren kopiak pasa daitezen egindako esfortzuaren neurria litzateke. Ikuspuntu klasikoan altruismoa beti kaltegarri litzateke, alearentzat arriskua dakarrelako, baina gene mailan begiraturuz gero, argi ikusten da altruismoa abantaila ere izan daitekeela, doipen inklusiboaren emendioa bultzatzen badu. Teoria honi maiz **ahaide-hautespeneren teoria** deritzo. Doipen inklusiboarekin uler daiteke, esate baterako, nola sor dezakeen hautespen naturalak ugaltzen ez den erlamandoa, saria ez baita norbera ugaltzea, geneen kopiak zabaltzea baizik.

Altruismo hitza baino hobe izan daiteke, beraz, **nepotismoa** erabiltzea, izakiek ahaideei laguntzeko joera baitute. Haldanek zioen bezala: "nire bizitza emanen nuke hiru senide edota bederatzi lehengusurengatik".

Adibidez, *Macaca fuscata* tximinok, ahaide hurbilei oso maiz kentzen dizkiete zorriak, baina gutxiago urrunekoei. Espezie honetan aita ezezaguna denez, ahaidetasuna amaren aldetik soilik estima dezakete. Ez da sistema perfektua, baina bai nahikoa ona.

Iparramerikako *Spermophilus beldingi* lur-urtxintxaren kasuan, alabek amaren lurraldearen inguruetan finkatzen dituzte lurraldeak, eta

semeak, berriz, amaren ingurutik uxatuak izan ohi dira. Predadoreren bat agertzean, berau behatzen duen lehenak txistu eginez besteak abisatzen ditu. Hau benetako portaera nepotistikoa da, txistulariarentzat arriskua baitakar <sup>90</sup>. Zenbat eta handiagoa izan leku batekoen arteko ahaidetasuna, orduan eta maizago entzuten dira txistuak. Era berean, ahaideak ez diren emeak lurraldetik gogorrago uxatuak izaten dira. Orain artekoa gutxi balitz, emeek hainbat arrekin kopula dezakete, eta ondorioz, kumaldi bereko kumeak ez dira guztiz senide. Gai dira, ordea, diferentzia fenotipikoetan oinarrituz (usainean, agian?), senide osoak diskriminatzeko, eta haiei gehiago laguntzeko <sup>91</sup>.

Ahaideen arteko altruismoaren adibide klasikoenetarikoa *Aphelocoma caerulescens*, Iparramerikako hegaztiarena da <sup>112</sup>. Espezie honek leku txarretan (habia eraikitzeko gune apropos gutxi daudenetan) bikote heldua gehi hainbat urteetako gazteez osoturiko taldeak eratu ohi ditu. Koskortutako kumeek habian dauden euren senideak bazkatzen laguntzen dute. Normalean, 2-6 laguntzaile egon ohi da habiako, eta hauen eragina gurasoen ugal-arrakastan handia da. Zein da laguntzaile hauen irabazia? Alde batetik, kide guztiak ahaideak direnez, euren genotipoa hedatzea bultzatzen dute. Horrez gain, ugaltzaileak izan aurretik guztiek laguntzaile-aldia egin behar izaten dute. Eme

Lur-urtxintzek eta beste hainbat karraskarik koloniako kideei abisatzen diete harrapariren bat agertzean. Hau kaltegarria izan daiteke arrisku-oihua igortzen duenarentzat. Portaera hau altruismoaren adibidetzat eduki den arren, ikerketa zehatzagoek frogatu dutenez, laguntza ahaideei soilik eskaintzen zaie.



A. Ellosegi



gehienak hiru urterekin ugaltzen hasten badira ere, ar gehienek 5 urte bete behar izaten dituzte horretarako, arren arteko hierarkia hertsian txanda egoki dakien itxaroten. Beraz, ar gazte batek gero berari lagunduko dioten kumeei laguntzen die. Arra zenbat eta zaharragoa izan, orduan eta gehiago laguntzen die kumeei, gero eta hurbilago ikusten baitu berari lagunduko dioten unea. Emeek oso gazterik taldea uzten dute, eta beste talde berri batean integratzen dira; ondorioz, euren kumeez soilik arduratzen dira, eta ez zaharragonez. Beraz, hasiera batean portaera altruista zirudiena, sakonkiago aztertuz gero portaera berekoi bilakatzen zaigu.

Espezie batzuetan ere, ahaideak ez diren aleen elkarlaguntza ematen da. Lagunza hori bi norantzakoa bada, **kooperazioaz** hitz egiten dugu. Kooperazioaren posibilitate ebolutiboak Axelrod eta Hamiltonek <sup>5</sup> ikertu dituzte. **presoaren dilemma** izenez ezagutu den azterketan. Demagun poliziak bi pertsona armatu banketxe bateko atarian atxilotu dituela, lapurtzera zihoazelakoan, baina ez dagoela frog

zehatzik hauen aurka. Presoak ziega desberdinetan daudenez ezin dute elkarrekin hitz egin, baina fiskalak argi utzi dizkie baldintzak: batak aitortu eta bestea salduko balu, bertan askatuko lukete, baina bestearentzako zigorra bost urtekoa litzateke; biek kooperatuko balute, hots, ixilik egonen balira, bina urte igaro beharko lituzkete armak legez kanpo edukitzeagatik; biek aitortuko balute, berriz bientzat launa urteko kondena edukiko lukete. Zein izanen litzateke honelako egoera baten ondorioa? 2. taulak azaltzen ditu posibilitate guztiak.

Bi presoek ezin dutenez elkarrekin hitz egin, bakoitzak bere aldetik pentsatu beharko du zer egin. Analisia gutxi gorabehera honelakoa litzateke: “lagunak aitortuko balu, neuri ere aitortzea komeniko litzaidake, eta honela lau urte pasa, bost beharrean; laguna isilik egonen balitz ere, neuri aitortzea komeniko litzaidake, horrela libre geraturik; bi kasuetan aitortzea komeni denez, aitor dezadan”. Bi presoek berdin pentsatuko dutenez, biek aitortuko dute, eta ondorioz, bien-

2. taula. Presoaren dileman bakoitzak bete beharko lituzkeen zigorrak. Elkarri lagunduz bi presoak nahikoa ongi atera daitezkeen arren, hain da handia aitormenaren tentazioa emaitza probableena biek aitortzea dela, nahiz eta honek bientzako kaltea ekarri.

|                | Isiltzen banaiz | Aitortzen badut |
|----------------|-----------------|-----------------|
| Isiltzen bada  | 2               | 5               |
| Aitortzen badu | 0               | 4               |

tzako kaltea maximoa izanen da: giltzapean bosna urte igaroko dituzte, bina urte igaro beharrean. Horixe da dilema edo paradoxa: bakoitzaren interesa interes amankomunaren gainetik ezartzean, bi kideak galtzaile atera daitezke, baina ezin dute bestela jokatu.

Analisi berbera kooperazioa tartean den edozein erlaziotara zabal daiteke. Zein puntutaraino da errentagarria (eta ondorioz, hautespen naturalaz sorgarria) besteari laguntzeko joera? Ak ziur baldin badaki Bk beti laguntzen duela, berari laguntza ukatzea komeni zaio. Bestalde, Bk beti laguntza ukatzen duela baldin badaki, ukatzea ere komeni zaio. Beraz, portaera finkoa baldin bada, kooperazioa ezin izanen litzateke hautatu, nahiz eta kooperatuz gero bien etekina handiagoa izanen litzatekeen. Hau da, hain zuzen dilema.

Kooperazioa ez da, beraz, ebolutiboki estrategia egonkorra, kooperatzaileen populazio batean berekoiak abantaila edukiko bailuke. Ukatzea bai dela ebolutiboki egonkorra, nahiz eta taulan ikusten den moduan, ukatzeagatik arrakasta kooperatuta baino txikiagoa izan. Nola ematen da, bada, kooperazioa naturan? Ba ote dago dilema honetatik ihes egiteko biderik?

Izakiek behin baino gehiagotan egingen badute topo, gauzak aldatu egin daitezke, bakoitzak bestearen "boron-

date ona" zenbatekoa den ikasiko bailuke. Saio teoriko asko egin dira horrelako egoera batean portaera-arauak zein izan beharko lukeen ikusteko. Hain zuzen, Axelrodek galdaketa zehatza zabaldu zuen mundu guztian zehar, eta herrialde guztietatik zientzilari desberdinen ustez portaera-arau optimoak izan beharko luketena testatzen joan zen. Portaera-arau hauek, esate baterako, honako hau bezalakoak izan zitezkeen: "lehen topaketan, lagun iezaiozu, baina inoiz ukatzen badizu, uka iezaiozu betirako". Honelako eta beste antzeko portaera-eredu asko ikusita gero, ebolutiboki egonkorra suertatu zen bakarra "tit for tat" edo "begia begi truk" izenez ezagutu zena izan zen. Honen funtzionamendua honela da: "lehenengoan lagundu, eta hortik aurrera, egizu beti berak azken aldian egin duena". Arau honekin gerta daiteke saio batzuetan bi aldeetatiko ukazioa ematea, baina behin bat laguntzen hasiz gero, egoera hau indartu egingo litzateke. Estrategia hau, esan bezala, ebolutiboki egonkorra izan daiteke, baldin eta biek elkarrekin topo egiteko probabilitatea altua bada. Bestela, ukazioa da ebolutiboki estrategia egonkor bakarra. Ez dago, dena dela, batere argi nola zabal daitekeen ukatzaileen populazio batean (hau ere egonkorra da) kooperatzeko joera.

Kooperazioa hainbat espezetan behatu da, baina adibide interesgarrienetariko bat banpiroena (*Desmo-*



*dus rotundus*) da <sup>107</sup>. Saguzar amerikar hauek gauez ugaztunen odolaz elikatzen dira, eta eguna zuloetan talde handitan babestuta ematen dute. Batek harrapakinik aurkitzeko zorterik ez badu, egun gutxitan goseak hil dezake, erreserbak metatzeko gaitasun urria baitute. Askotan behatzen da batek talde bereko besteei laguntzen diela, odola oka eginez, besteek jan dezaten. Teoriak dioten bezala, hau soil-soilik taldekideen artean gertatzen da, eta hauek ez dute zertan ahaideak izan beharrik, baina bai urte dexente eman ditzaketela elkartuta. Kasu honetan, gainera, elikatu berria denak galtzen duen autonomi denbora, jan gabe egunak daramatzanak irabazten duena baino gutxiago da, eta honek ere kooperazio horri zentzu handiagoa ematen dio. Horrez gain, kideek elkar ezagutzen dute, eta mesedeak itzultzeko joera handia da; beraz, "begia begi truk" estrategia betetzen dute.

Ekologia ebolutiboaren argipean, beraz, natura gene berekoien tiranipean agertzen zaigu. Testu klasikoe-tan hain ugariak ziren elkarlaguntza, espeziekideekiko maitasuna eta antzeko ideien adibideak ongi aztertuz gero, ia beti geneen hedapena maximizatze-ko estrategia gordinak dira. Altruismoa gertatzen bada, ia beti ahaideekikoa da, eta arras neurtuta egoten da; eta ahaidetasun eskaseko kideen artean kooperaziorik ematen bada, arrazoi bortitzek egon behar dute bien ugal-arrakasta emendatzeko.

## SOZIETATE-MOTAK

Animalien egituraketa soziala ugal-estrategia bezain eranitza izan daiteke, eta gainera, arrazoi desberdinak egon daitezke antzeko sozietateen artean. Dena dela, ugal-estrategiak honetan ere maiz eragin dezake, eta horregatik sozietate-moten sailkapen sinplea agertuko dugu hemen <sup>69</sup>. Kontutan hartu behar da espezie askoren egitura soziala urtean zehar asko alda daitekeela, janariaren ugaritasunaren arabera, eta batez ere, ugal-esfortzuaren arabera. Hauek dira bereiz ditzakegun sozietate-mota nagusiak:

**Asoziala.** Espezie batzuetan kideak ugalketarako soilik biltzen dira, eta hortik kanpo elkar saihesteko joera dute. Hau da, esate baterako suge gehienekin gertatzen dena. Ugaztunetan, noski, maiz beha daiteke eme eta kumeen arteko asoziazioa, bestela asozialak diren espezieetan. Animalia asozialak batzuetan (ad. pikak) lurraldekoia dira, hau da, lur-eremu zehatz bat besteengandik defendatzen dute, edo bestela, lurralderik ezean, bizi-eremutan ibil daitezke, besteen sarrera galarazi gabe. Hartz arreak (*Ursus arctos*) bizi-eremu zabala izan ohi du; kasu gehienetan ez dute elkar uxatzen, eta ingurune oso aberatsetan hartz-multzoak ikusi ahal izan dira, nahiz eta inongo taldeazletasunik eduki ez. Ar handiek ez dute

inguruetan ar gazterik onartzen, eta hauen aurka gogor ihardun dezakete.

**Bikotea.** Hegazti gehienetan ugal-sasoian, eta askotan (adibidez, arrano beltza, *Aquila chrysaëtes*) urteetan zehar, oinarritzko talde soziala bikotea da. Bikote hauek normalean lurraldekoia dira, eta bi baino gehiago batera ikusten baditugu, kumeak izan ohi dira. Ugaztunetan nahikoa arraroa da bikotetan antolatzea, baina azeri (*Vulpes vulpes*) eta koioeteetan (*Canis latrans*) ematen da. Azerien kasuan, dena den, egitura soziala arras alda daiteke inguru-nearen arabera. Eskualde errural edo basatietan, esan bezala, bikoteka agertzen dira, baina gaur egun gero eta ugariagoak diren azeri urbanoak otsoen gisako talde hierarkiko handitan bil daitezke. Antza denez, bazka gune konkretuetan hain kontzentratuta egotea da aldaketa honen eragilea. Izan ere, azeri urbanoak zabortegeien inguruan biltzen dira ehizarako, eta baldintza hauetan zaila izanen litzateke lurraldeak defendatzea, gainerakoentzat bazka ugari eta errazaren tentazioa handiegia baita.

**Talde familiarra.** Hau bikotearen hurrengo urratsa izanen genuke, aurreko urteetako kumeak edo gurasoen senideak ere parte hartuz. Hegaztietan, uroiloa (*Gallinula chloropus*) eta beltxargak (*Cygnus*) dira kasu tipikoak, eta ugaztunetan, otsoak

udan ere, talde familiarretan ageri ohi dira. Azken espezie honetan, maiz "osaba" izenez ezagutzen den heldu subordinatu batek gurasoei zaintza parentalean laguntzen die. Ez dago argi zein puntutaraino izaten den beti gurasoen senideren bat. Talde familiarreko kideen artean lotura sendoak izan ohi dira eta hierarkia nahikoa markatua.

**Harena.** Ikusi dugun bezala, asoziazio-mota hau ohizkoa da ugaztunetan, eta tipikoki ar dominatzaile bat, eta hainbat eme aurki ditzakegu. Oreinetan harena ugalaldian soilik ematen bada ere, beste espezie batzuetan (adibidez, *Hamadryas* tximino) urte osoan zehar mantentzen daiteke. Harenetako kideen arteko lotura arras aldakorra da espezieetik espeziera. Kasu batzuetan ar dominatzaileak gogor ekin behar du emeek ihes egin ez diezaioten, baina beste askotan kohesio handiko taldeak eratzen dira.

**Talde matriarkala.** Egituraketa hau askoz ere arraroagoa da, eta batez ere elefanteetan behatu izan da. Elefante afrikarrean (*Loxodonta africana*) maiz ikusten dira hamar-hamabost emez osaturiko taldeak. Taldearen gidaritza beste guztien arbasoa den eme zahar bati dagokio, eta soilik kideren bat estruan dagoe-nean baimenduko zaio arren bati taldean sartzea. Talde matriarkal bezala definituak izan ez diren arren, ungu-latu asko ere eme eta gaztez osaturiko



taldetan biltzen da, urtesasoi batzuetan bederen. Honela, sarrioetan aralditik kanpo emeak, kume jaioberriak eta aurreko urteko ahunzkoak soilik biltzen dira, eta ar gazteak taldetik bortxaz uxatuak izaten dira. Espezie honetan taldeen neurria populazioaren dentsitatearekin eta habitatarekin aldatzen da. Talde handietan (100 kidetik gorakoak) ez dago, noski, hierarkia argirik, nahiz eta gehienetan eme zaharrak izaten diren taldearen gidaritza (edo zaintza) daramatenak. Talde txikietan, berriz, hierarkia markatuagoa da, eta gehiago hurbiltzen dira talde matriarkaletara.

**Talde hierarkiko hertsia.** Hau bai ugaztun eta bai hegaztietan ematen da. Taldeko kide guztiek hierarkizatuta daude, eta bakoitzak badaki uneoro zeintzuk dauden bere gainetik, eta zeintzuk bere azpitik. Honelako taldeetan **bazka-txanda** eman ohi da, hots, bazkatzeko orduan ordena hierarkikoan asetzen dute kideek gosea. Normalean hierarkia borroka laburrez finkatzen da, eta behin finkatu eta gero nahikoa egonkorra izan ohi da. Otsoak neguan honelako taldetan biltzen dira, eta taldearen lurraldean sartzan den edozein otso arrotz uxatu edo hil egiten dute. Talde hierarkiko hertsia, noski, ezin manten daiteke kopurua asko emendatzen denean, kideen arteko gatazkak asko areagotuko bailirateke. Honela, otsoetan ikusi izan denez, kopuru batetik gora (25-30 kide otsoen kasuan)

taldea bitan banatzen da. Gisa honetako espezetan, beraz, kontuz optimizatu beharko litzateke taldearen neurria: talde txikiegiak arazoak ditu ehizakiak atzemateko, eta talde handietan bazka ez da guztientzat iristen, eta tentsio soziala gogorregi izaten ahal da.

**Oligarkia.** Oligarkietan ez dago kide guztien arteko hierarkizazio argirik, baizik eta estatus sozial desberdineko taldeak: hainbat dominatzaile ditugu, euren artean berdintasuna emanik, hainbat kide bigarren mailakoak dira, eta horrela. Hau hainbat tximinotan ematen da, esate baterako babuinoetan (*Papio cinocephalus*). Estatua talde-mailan erabakitzen denez, posible da maila baxuko talde batek maila garaiagoko talde txikiagoa edo kide bakartia harrapatzea, eta bere esanetara jartzea. Babuinoetan maiz ikus daitezke hainbat kide subordinatu dominatzaile bati edo batzuei aurre egiten eta matxinatzen. Horrelako iraultzek ez dute gehiegi irauten, eta hierarkia berriro egonkortzen da, aldaketa gutxirekin.

**Anarkia.** Hainbat animaliatan agregazio handiak ematen direnean, kideek ezin dute elkar ezagutu, eta ez dira euren artean dominantzi fenomeno argiak ematen. Izatekotan, heldu eta gazteen artean gertatzen da dominantzia. Hau da, esate baterako, hegazti askoren saldoetan gertatzen dena. Saldo hauek normalean mono-

espezifikoa izan ohi dira, baina badaude saldo pluriespezifikoa, hala nola kaskabeltxaren familiako pardoek neguan eratzen dituztenak. Kaskabeltx eta amilotxen artean eratzen diren saldoak oso bereziak dira, espezie bakoitzak nitxo desberdin bat ustiatu arren (oihaneko zuhaitzen zati desberdinetan eta bazka desberdinaz elikatzen dira), guztiak batera mugitzeko moldatzen baitira, taldea desegin gabe. Ez dago batere argi zein den taldezaletasun honen arrazoia, baina autore gehienek harraparien aurkako babesa aipatzen dute posibilitate nagusi gisara.

**Kasta-sozietatea.** Bere kasurik argienean, populazioko kideek espezializazio funtzional handia dute, eta batzuk soilik ugaltzen dira. Hau da, esate baterako, erle, inurri eta beste intsektu sozialetan gertatzen dena. Espezieetik espeziera diferentziak badiren arren, gehienetan eme ugaltzaile bat egon ohi da (erregina), ugaltzen ez diren eme ugari, honi laguntzen (langileak), eta hainbat ar, koloniako lanetan parte hartzen ez dutenak. Kasta hauek portaera espezifikoa agertzen dituzte, eta batzuetan baita arras morfologia desberdinak

ere. Intsektu sozialek egundoko arrakasta ebolutiboa lortu dute, eta mundu osoan ugariak dira. Sozietate hauen lan-banaketak baimentzen duen ingurunearen kontrola eta predadoreen aurkako babesa izanen lirateke, antza, talde hauen abantaila nagusiak.

Berriki jakin denez, badago ugaztun-espezie bat kasta-sozietatetan antolatzen dena: Afrika ekialdeko sator-arratoi biluzia (*Heterocephalus glaber*). Kolonia hauek lurpean bizi dira, tunel luzeak talde-lanean eginez: aurrean dagoen arratoiak hortzekin zuloa handitzen du, eta lurra atzekoei pasa; hauek lurra kanporatu, eta txirrindularien gisara, aurreko muturrean txandakatzen dira. Kolonian, langile sutsu horiez gain, aldizkako langileak daude (hauek lan gutxi egiten dute, eta beste motakoa), alferrez osoturiko ar-kasta, eta erregina bakarra. Erreginak alferrekin kopulatzen du, eta bere gernuaren bidez gainerrako emeen heldutasuna eragozten du; koloniako talde guztiek parte hartzen dute kumeen zaintzan. Beraz, intsektuen antzeko egitura mantentzen da, nahiz eta ez eman hauen ziklo haplodiploidea.



O rain arte estrategia sexualen inguruan ematen diren hainbat fenomeno aztertutitugu. Kasuistika hagitz zabala da, eta zail egiten da maiz hainbat espezie desberdinen artean arau orokor batzuk ateratzea. Atal honetan, hain zuzen, ongi ezaguturiko animalia batzuetan zentratuko gara, haien bizi-estrategiak aztertuz nahikoa ongi ikusten baita nola integratzen den ugalketa beste eskakizun ekologikoekin. Lehenik Afrikako antilopeak hartuta ikerketa konparatibo bat egingo dugu, eta gero hiru espezetan zentratuko gara, bata talde mistotan bizi dena, bestea oso ugalsistema aldakorrak aurkezten dituen, eta hirugarrena, espezie poliginiko tipiko bat.

#### **ANTILOPE AFRIKARREN EGITURAKETA SOZIALA**

Afrikan 74 antilope-espezie daude, 28 generotan bilduta <sup>51</sup>. Guztiek dieta herbiborora dute, eta urtero kume prekozial bakarraz erditzen dira; hortik kanpo, diferentzia itzelak daude egituraketa sozial, neurri, migratzeko joera,

eta beste hainbat ezaugarri dago-kionean. Ezaugarri hauen arteko loturak konplexuak dira, baina dena den, posible da antilopeak talde nagusitan sailkatzea <sup>26</sup>. Antilopearen neurria da bere dietaren mugatzaile nagusia. Antilope handiek urdail handia dute, eta heste luzeagoak; ondorioz, bazkak denbora gehiago ematen du liseri-hodian, eta liseriketa osoagoa burutzen da; horrela, belar zaharraz, eduki proteiko eskasa duenaz, eta zelulosa-eduki handiko zatiz ere elika daitezke hauek. Antilope txikiek, aldiz, heste laburrak eduki, erretentzio-denbora laburra dute, eta bitarte horretan landareen zatirik liserigarrienak soilik prozesa ditzakete. Honela, ungulatu txikiak denbora nahikoa laburrean goseak hil ditzake, eta handiek, berriz, autonomia gehiago dute, eta bazka hausnartzeko trebezia gehiago. Animalia txikiek, aldiz, hobeki bereiz ditzakete landareen kimu, fruitu eta zatirik hoberenak; handiak, mutur zabalagoa dutenez, ezin dira hain selektiboak izan.

Gisa honetan, antilope txikiak larre onenetako gunetara lotuta daude. Dik-dikek (*Madoqua*), duikerrek (*Cephalopus*), eta antzeko espezieek (3-30

Unpala bezalako antilope ertainak  
talde txikitan bizi dira, eta dieta  
nahikoa selektiboa dute.





kg) oso elikadura selektiboa dute (fruitu eta kimuak); banaka edo bikoteka bizi dira, gorotz eta guruinen bidez markatutako lurraldea defendatzen dute, eta lurralde horren ezagutza sakonari esker bertako baliabideak optimoki ustiatzen dituzte. Txikiak izanik mugikortasun eskasa dutenez, landaretza hertsiko sastrakadian finkatu behar dituzte lurraldeak, harrapakarien atzaparretan eroriko ez badira. Predadoreren bat ikustean, ezkutuan geratzen dira, honek antzemango ez dituelakoan.

Gerenuka (*Litocranius walleri*), oribia (*Ourebia ourebi*) eta beste hainbat antilope txiki (20-80 kg) talde handiagotan biltzen dira (2-12 kide), ur ertzeko sastraka eta larretan bizi dira, eta kimu eta belar berdez elikatzen dira. Baliabide mugatzailea (ura edo babeserako sastraka) multzoka agertzen denez, arrek poliginiarako bidea erraztuta dute, eta harenak eratzen dituzte. Ar hauek talde osoarentzat lurraldea mantentzen dute, gainerako arrei sarrera eragotziz. Lurraldea handitxo denez, predadoreren bat agertzen bada, ezkutatu edo ihes egin dezakete.

Inpala (*Aepyceros melampus*), koba (*Kobus kob*) eta gazelak (*Gazella*) 20 eta 250 kg bitartekoak dira. 2 eta 200 kide bitarteko taldeak eratzen dituzte, eta ur ertzeko oihan eta larre lehorretan belarrez elikatzen dira, ez oso modu selektiboan. Bizi-eremu handiak izan

ohi ditu taldeak; araldian arrak lurraldekoiak dira, eta kasu batzuetan lekak eratzen dira. Predadoreetatik libratzeko, berriz, ihes egiten dute. Inpaletan ar lurraldekoiak daude, ar gazteen taldeak eta eme-talde lurraldekoiak. Eme-taldeek gainerako taldeen aurka babesten dute lurraldea, eta honen barruan, bospasei ar lurraldekoi bizi daitezke. Azken hauek euren artean gatazkak izan ohi dituzte, baina ar gazteen taldeei ez diete inongo eragozpenik jartzen lurraldea zeharka dezaten. Inpala arrek nahikoa lurralde handiak babesten dituzte, eta ondorioz, behar dituzten baliabide gehienak –ura izan ezik– bertan dituzte. Kobetan, berriz, lekak eratzen dira, eta lurralde txiki horietan bazka nahikoa ez izaki, arrek maiz alde egin behar izaten dute, goseak bultzatuta. Zergatik ematen da kasu batean lek sistema, eta bestean ez? Arrazoia, antza, araldiaren luzeran dago: kobaren araldia laburra da, eta ondorioz posible da lek sistema mantentzea; inpalen araldi luzeak, berriz, lurralde hain txikien babesa eragotzen die arrei.

Gnua (*Gonnochaetes taurinus*) eta kongonia (*Alcelaphus buselaphus*) 90-250 kg bitarteko larratzaileak dira. Ehundaka edo milakako taldetan bil daitezke, leku askotan migratzaileak izanik. Gnuek ez dute urtean zehar lurralderik mantentzen, baina araldian talde barruan ar dominatzaileak eme-haren bat babes dezake. Kongoniek, berriz, lurralde nahikoa han-

Bufaloen pisu handiak dieta zabala  
izateko aukera ematen die.





diak manten ditzakete araldian; eremu hauek gorotzen bidez markatzen dituzte, eta termitegietara igoz zaindu. Harraparien aurrean ihes egin dezakete, edo baita aurre egin ere, baldintzen arabera.

Elanda (*Tragelaphus eland*) eta bufaloa (*Syncerus caffer*) 300-900 kg bitarteko erraldoiak dira. Hauen heste luzeek edozein motatako landareak jateko aukera ematen diete, selektibotasun gutxikoak izanik. Talde misto handitan bil daitezke, arren arteko hierarkia hertsia mantenduz. Predadoreen aurrean, babes-mekanismo arruntena talde-eraso bortitza dute: etsairen bat ikusi bezain laster, kumeak taldearen erdian geratzen dira, eta arrek sekulako adar-hesia eratzen dute hauen inguruan.

Afrikako antilopeetan, beraz, gorputz-neurria, dieta, habitataren ustiaketa eta harrapakaritza-presioa korrelazionatuta daude, eta espeziearen taldezaletasuna eta migratzeko joera ere mugatzen dituzte. Ugal-sistema desberdinak doipena optimizatzeko mekanismoak dira, kontutan hartuta emeen taldekatzeko joera eta mugikortasuna.

## LEHOIEN KASUA

Lehoia (*Panthera leo*), gaur egun Afrika eta Indiara mugatuta badago

ere, antzina askoz ere banaketa zabalagoa zuen felidoa da. Tantzaniako Serengeti parke nazionallean lehoiak taldetan bizi dira: 3-5 eme heldu (batzuetan 12raino irits daiteke kopurua), hauen kumeak, eta 2-3 ar (batzuetan 6raino). Taldeak lurralde bat defendatzen du, eta emeek antilope eta zebrak ehizatzen dituzte. Taldeko eme guztiak ahaideak dira (ahizpak, lehengusinak, ama-alabak), jaiotako kume emeak bertan geratzen baitira. Kume arrak, berriz, 2-3 urtera iristean taldetik kanporatuak izaten dira.

Hori gertatzen denean, bizpahiru ar nomadaz osoturiko taldeak eratzen dituzte, eta ahal duten moduan ehizatzen, janaria lapurtzen eta sarraskiz elikatzen bizitzen dira (gogora dezagun lehoi arrak ehiztari kaskarrak direla). 5. urtera iristen direnean, beste talde bateko ar dominatzaileak uxatzen saiatuko dira, eta hau lortuz gero, kume guztiak hilko dituzte. Arren bizitza sexuala laburra da (hiruzpalau urte), eta ondorioz, ezin dute itxaron emeek jada dituzten kumeen hazkuntza buka dezaten. Emeak orduan estruan sartzen dira, eta ar berriek estaliko dituzte.

Lehoi-taldeko eme guztiak normalean batera sartzen dira estruan, nahiz eta estru hori urtesasoiz zehatz batekin erlazionatuta ez egon. Aldibereko estruaren ondorioz, kume asko batera jaiotzen dira eta biziraupena hobe da horrela, edozein eme prest

Lehoi-taldeetan bi ar dominatzaile  
izan ohi da, kasu gehienetan hauek  
senideak izanik.





Lehoiek kumeen zaintza komunala egiten dute.



A. Elozegi

Lehoiek araldian maiz kopulatzen duten arren, emeak nahikoa probabilitate baxua du ernari geratzeko. Hau taldearen kohesioa mantentzeko mekanismo gisara interpretatu izan da.





baitago besteen kumeak edoskitzeko. Horrez gain, gisa honetan posibilitate handiagoak daude ar-bikoteak batera uxatuak izateko, eta ondorioz, euren kasa hobeki moldatzeko.

Lehoien estrua lagitz berezia da. Hiruzpalau egunez irauten du, eta bitarte horretan emeak ordu-laurdenero kopulatzen du taldeko edozein arrekin. Nahiz eta kopula-kopurua altua izan, emea ernari geratzeko probabilitatea %25koa besterik ez da (oso baxua, beste espezie askorekin konparatzen badugu). Honen arrazoia haxe da: arrek emea ernari geratuko den ziurtasun gutxi dutenez estrualdi bakoitzean, ez dute euren artean emeengatik borrokatzen, eta honek taldea egonkortu egiten du. Lehoiak borrokalari beldurgarriak dira, eta zaurien probabilitatea altua izanen litzateke; behin helduetariko bat zaurituta suertatuz gero, berriz, errazago izanen litzateke kanpoko beste ar-bikote batek taldeko arrak uxatzea, eta orduan hauek berriro ere kume guztiak hilko lituzkete, emeen ugal-arrakasta murriztuz. Horrexegatik kopulatzen du emeak ar guztiekin, hauek kumerik hil ez diezaioten <sup>73</sup>, gisa honetan arrak ezin baititu bere kumeak besteetatik bereizi, eta taldeko kume guztiak zaintzera behartuta baitago.

Behin ar dominatzaileak talde batetik uxatuak izan direnean, bizitza laburra izan ohi dute. Ehizarako

abileziaz labur, gosez eta hienen eraso-  
soz agudo hiltzen dira.

Lehoietan, beraz, talde poliandroginikoak gertatzen dira, eta ar zein emeek zaintza parental garatua dute bere kumeekiko, edota euren senideen kumeekiko, baina ez ahaidetasunik gabeko kumeekiko. Portaera hori estrategia sexualen optimizazioaren ikuspuntutik interpreta daiteke. Horrez gain, sexu eta belaunaldien arteko tirabirak modu sinplean azal daitezke doipen inklusiboaren emendiorako sistema bezala. Horrela, emeak ahaideak izaki, modu nahikoa altruistikoan zaintzen dituzte talde osoaren kumeak. Arrek ere, elkarren arteko tolerantzia handia agertzen dute, batetik paternitatearen-ziurtasun eskasagatik (hau emearen estrategia bat litzateke) eta bestetik, taldearen jabegoa mantentzeak horrela eskatzen duelako. Taldeko arren aldaketa ar zein emeentzat kaltegarria da, eta horrela ulertzen da arrek dituzten hainbat erraztasun, adibidez, ehizaren neke eta arriskuak emeen esku egonik, arrek lehentasuna izatea bazkatzeko orduan.

## TUNTUNAREN UGAL-EKOLOGIA

Tuntuna (*Prunella modularis*) sastraka, oihan-ertz eta parkeetan bizi den txori intsektiboro arrea dugu. Europako hegoaldean ez da migra-

tzailea, eta lurrean, sastraka artean elikatzen da ornogabe txikiz (kolenboloak eta akaroak) eta haziz. N.B. Davis-ek <sup>29</sup> hamar urtez espezie honen populazio bat ikertu zuen, txori guztiak identifikatuz, ugal-arrakastak behatuz, paternitateak ikertuz, eta ugal-estrategiekin esperimentatuz. Hemen azalduko ditugun ideiak autore horren liburutik daude aterata.

Beste txoriekin alderatuta, tuntu-naren ugal-estrategia oso berezia da. Emeak beste emeen aurka defendatzen dituzte lurraldeak, alde batetik, eta beste aldetik, arrak ere lurraldekoiak dira, arren aurka babestuz lurraldea. Batzuetan bi arren lurraldeak gain-jarrita daude, eta orduan ar bat (alfa arra) dominatzailea izan ohi da bestearekiko (beta arra). Ar eta emeen lurraldeen kokapenaren arabera, gertatzen ahal da monogamia, poliandria, poliginia eta poliandroginia (bi ar edo gehiago, eta bi eme edo gehiago) ematea populazio berberean. Neguan emeen hilkortasun-tasa altuagoa da, euren hierarki maila baxuak bazkalekuetan abantaila gutxi ematen baitie, eta honen ondorioz, sexu-ratioa arren alde alderatuta dago, eta ugal-sistema arruntena hirukote poliandrikoa da. Gazteak hegatzean lurraldetik uxatuak dira, eta horren ondorioz, ahaideen arteko ugalketa ez da gertatzen.

Esan bezala, ar eta emeen lurraldeen jazarpenak erabakitzen du ugal-sistema, lurralde handiena duten

arrak poligamikoak izanik. Lehenik emeek aukeratzen dituzte lurraldeak, baliabideen arabera, bereziki habigintzarako aproposak diren sastraken arabera. Arrek, ondoren, beren lurraldeak mugitzen dituzte, ahalik eta eme gehien monopolizatzearen. Ar bat ez bada emea bakarka defendatzeko gai, poliandria ematen da. Normalean beta arrak ez badu zenbait egunetan etsitzen lurraldeko kide izan nahian, onartua izaten da. Emeren bat bere lurraldetik kenduz gero, arrek posizioak aldatu egiten dituzte horren arabera; ez da, ordea, kontrakoa gertatzen arren bat kentzean. Emea da beti lurraldea finkatzen duena, eta ez arren arabera, baizik eta baliabideen arabera. Honela, leku hertsienetan emeen lurraldeak txikiak dira, eta bazka gehitzen bazaie, oraindik txikiagoak.

Beta arrak normalean lehen urteko arrak dira, eta alfa arrak zaharragoak. Dominantzia hori, dirudienez, lotuta dago arrak duen lurraldearen ezagumenduarekin. Hirugarren urtetik aurrera, arren seneszentzia behatzen da, eta dominantzia galtzen dute. Emeentzat, aldiz, ez dago erlazorik ugal-sistema eta adinaren artean.

Arrek emeari gertutik jarraitzen diote estruak dirauen bitartean. Alfa arrek beta arrak uxatzen dituzte, baina emea maiz saiitzen da ar dominatzailearengandik ezkutatzeko, eta subordinatuarekin kopulatzen. Inguruko lurraldeetako arrak ere saiitzen dira



emearekin kopulatzen, baina honek ez die erraztasunik ematen horretarako. Espezie honetan esperma-lehia ere behatu izan da. Alfa arrek maizago kopulatzen dute emearekin beta arrak kopularen bat lortu baldin badu, eta gainera, emearen kloakan mokoka eginez honek lehendik zuen esperma-ren zati bat botaraztea lortzen dute. Kopula-maiztasunaren emendioa beste arraren esperma norberarena-rekin "diluitzeko" izanen litzateke.

Zergatik saiatzen da emea bi arrekin kopulatzen? Hauen zaintza parentala irabazteko. Arrak soilik zainduko ditu bere emearen arrautzak eme horrekin kopularik eduki badu. Alfa arrak ikusten badu emeak beta arrarekin kopulatzen duela, bere zaintza parentala murriztuko du, baina bi arren zaintza hala ere ar batena baino handiagoa izan daiteke, emeak bi arren artean kopulak ongi banatzen baditu. Eta horrexegatik ez du emeak inguruko lurraldeetako arrekin kopulatu nahi izaten, hauek ez baitute sekula kumeak bazkatzen laguntzen.

Zein da ugal-sistema desberdinen etekina? Emearentzat (eta kumeentzat) hoberena poliandria litzateke, eta bi arrekin kopulatzea, gisa honetan lortzen baitute txitoek bazka-kopuru maximoa. Ar bakar baten zaintza parentala lortuz gero poliandria ez da hain ona, baina oraindik gutxiago poliginandria, eta are gutxiago poliginia. Arrarentzat, berriz, etekinak

justu kontrakoak dira, eta horrek sortzen du sexuen arteko gatazka. Bartzuetan, hirukote poliandrikoetan beta arrak ez badu kopularik lortu, infanzidua eragin dezake, emearen estrua berriz piztearren. Emeak, gainera, errutaldia ugal-sistemaren arabera aldatzen du, eta zaintza parentala handiena izaten den kasuetan (poliandria, bi arrak kopulatuz) erruten ditu arrautza-kopururik handiena.

Emearentzat poliandroginia poliandria baino txarragoa denez, ez da harritzekoa emeen artean erasoak egotea, lurraldeak urrundu nahian. Poliginia ematen denean, arrak zaintza parental guztia eme baten habiara bideratzen du. Honek beste habiako ugal-arrakasta murriztea dakar, baina arrarentzat txarragoa izanen litzateke zaintza parentala bietara bideratzea, orduan emeen zaintza gehiago murriztuko bailitzateke arrak eskaini deza-keena baino. Poliginandrian, berriz, ar bakoitzak habia batean laguntzen du (kopula gehien eskainitako emearen habian). Arrek, gainera, kumeak zaindu baino nahiago dute kopulatu, eta ar poliginikoen kasuan, eme bat estruan badago eta bestea kumeak hazten, lehenengoari soilik jarraitzen dio. Beraz, kopula-esfortzua eta esfortzu parentaltaren arteko eboluzio-ordainean, arrek ugal-arrakasta optimizatuko duen estrategia erabiltzen dute.

Zergatik ematen dira sexuen arteko interes-gatazka hauek? Batetik, sas-

Tuntuna kantuz lurraldea  
markatzen.





traka hertsietan zaila delako ar batek emea monopolizatzea, eta bestetik, hain harrapakin txikiak ehizatzen dituztenez, zaintza parentala balio handiko inbertsioa delako.

### OREINAREN UGAL-ESTRATEGIA

Oreina (*Cervus elaphus*) Eurasia eta Iparramerikako oihan ireki eta larre zabaletan bizi den zerbidoa da. Ar eta eme helduak urtean zehar gune desberdinetan biltzen dira, eta emeek gune aberatsenak aukeratzen dituzte<sup>82</sup>. Sexuen arteko habitat-hautespena handiagoa da dentsitate altuko populazioetan. Larretzaile-alatzaile hauek preferentzia handia agertzen dute eduki proteiko altuko landare-espezieekiko, eta hauen eskuragarritasuna urtean zehar aldatzen denez, oreinak ere hainbat habitaten artean ibiltzen dira. Udaberri-uda partean gehiago ustiatzen dituzte basoko goimugak, eta udazken-neguan, berriz, behealdean babesten dira. Iparramerikan negu eta udako larreak nahikoa urrun egon daitezke, eta animaliok migrazio luzeak egiten dituzte.

Emeak normalean zahar batek gidaturiko talde matriarkaletan bizi dira, gehienak ahaideak izanik. Talde hauen neurria habitatarekin eta populazioaren dentsitatearekin aldatzen da; eremu hertsietan txikiagoa izaten da, kideak beti bistan mantentzea

zailago baita. Eme zaharraren alabek bizi-eremu hurbilak hartzen dituzte, ingurune faboragarrienetan bilduz. Arrak bakartiagoak izan ohi dira, nahiz eta batzuetan taldetan agertu, batez ere gazteak. Ar-taldeetan dominantzi ordena nahikoa argia da, ez horrela eme-taldeetan.

Araldia iraila-urrian gertatu ohi da, sinkronizazio-mekanismo nagusia egunaren laburra izanik. Estruak 18 egunez irauten du eta ernalaldiak 225-245 egunez. Arrak lehen urterako ugalkorrak dira, eta hala mantentzen dira urte osoan zehar, ekainean izan ezik. Hilabete horretan ematen da, hain zuzen, testosterona-maila minimoa. Ar helduek iraila-hasierarako uzten dituzte gazte-taldeak eta eme bila hasten dira. Horretarako, urtetik urtera mantentzen dituzten marru-lekuak hartzen dituzte, eta bertan adarrak zuhaitz-adasken aurka trebatzen dituzte. Ar handi eta zaharrenak dira lehen hasten direnak marruka, eta pixkanaka-pixkanaka, harenak eskuratzen dituzte. Harenaren neurria habitatarekin aldatzen da batez ere, 5-6koak izanik ugarien baso hertsietan, eta 70rainokoak eremu zabaletan. Haren hauetan eme helduak eta urteko kumeak biltzen dira. Arrek ez dute harenik lortzen bere lehen lau urtetan, eta anartean, harenen inguruetan ibili ohi dira, kopularen bat eskuratzearren.

Borrokak gutxitan gertatzen dira, eta soilik antzeko neurria duten arren

Oreinak araldian marruka finkatzen  
du eremuaren jabegoa, eta emeak  
bertara erakartzen ditu.





artean, bestela adarjea eta gorputz-  
-itxura nahikoa baita ar subordinatua  
uxatzeko. Dena den, ar domi-  
natzaileak ezin izaten du atsedean  
askorik hartu bere emeak babesten.  
Hori dela eta, gutxi elikatzen dira  
marrualdi osoan zehar, eta pisuaren  
%14a gal dezakete. Borrokak gerta-  
tzen diren kasuetan, eta adarrak ba-  
beserako erasorako baino arma ho-  
beak diruditen arren, zauri larriak eta  
heriotzak gerta daitezke.

Emeen ugalkortasuna eta kumeen  
neurri eta bideragarritasuna emeen  
pisuarekin zuzenean lotuta dago, eta  
55 kiloz azpiko emeak oso gutxitan  
erditzen dira. Emeen pubertatea  
pisuarekin erlazionatuta dago, bi-hiru  
urte t'erdirekin iritsi ohi da, nahiz eta  
baldintza onetan, urte t'erdirekin irits  
daitekeen.

Oreinak 15 urteraino bizi daitezke  
(kasu bakanetan 20 urteraino), baina  
nahikoa zaila da 12 urtetik gorakoak  
aurkitzea. Ugal-sistema poliginikoa  
izanik, arren ugal-arrakastaren ba-  
riantza emeena baino handiagoa da:  
emeen kume-kopurua laukoa da ba-  
tazbeste (heina = 0-13); talde txikitan  
bizi direnak kume gehiagorik erditzen  
dira, eta arrarena sei (heina = 0-24).  
Erdiketa maiatza-ekainean gertatu ohi  
da, horretarako emeak lehenik aurre-  
ko urteko kumea uxatzen duelarik,  
maiz modu oldarkorrean, kumeak ez  
baitu independizatu nahi izaten.  
Kumeak jaiotzean ibiltzeko gai badira

ere, normalean astebete inguru leku  
batean ezkutatuta egiten dute, emea  
hura edoskitzera soilik itzultzen dela.  
Kumeak edoskitzen dauden emeek  
gantza gutxiago metatzen dute udan  
zehar, eta honek negua igarotzeko du-  
ten probabilitatean eragin negatiboa  
du, baita hurrengo urtean kumatzeko  
probabilitatean ere. Eboluzio-ordain  
hau eme zaharretan oso nabaria da,  
ez horrenbeste eme gazteetan <sup>15</sup>.

Arren hilkortasun-tasa altuagoa  
dela eta, helduen sexu-ratioa 1:1.3 eta  
1:1.6 bitartekoa izan ohi da. Hil-  
kortasun-tasa maximoa urteko ku-  
meetan eta zaharretan da, batez ere  
negu-amaieran. Urtetik urterako  
diferentziak handiak dira, (%5 eta  
%65 bitartekoak), elur-geruzaren irau-  
penarekin lotuta. Egoera fisiologiko  
optimoa irailaren hasieran gertatzen  
da, eta neguan zehar pisua galtzen  
dute guztiek, udaberrira nahikoa  
egoera kaskarrean iritsirik. Hau dela  
eta, udazkenara egoera txarrean  
iristen denak nahikoa probabilitate  
baxua du negua bizirik pasatzeko.

Egoera optimoan dauden emeak  
seme gehiagorik erditzen dira, eta  
egoera txarrean daudenak alaba  
gehiagorik. Lotuta dago ama eta  
kumeen egoera (bai genetikoki, edo  
baita amaren egoera fisiologiko kas-  
karrak kumearen elikadura murriztea  
dakarrelako ere, eta ondorioz, honen  
hazkuntza gutxitzea eta hilkortasun-  
-arriskua aregotzea), eta eme domina-

Oreinaren harena handiagoa izan  
ohi da ingurune irekietan. Bertan  
eme heldu eta gazteak biltzen ditu.





Flaren bat eskuratzeko gazteegi edo  
ahulegi direnak ugaltokien inguruan  
biltzen dira, kopularen bat  
lortzearren. Flauel satellite deritze.



A. Ellosegi

tzaileen kume arrek dominatzaile izateko, eta ondorioz, kume asko edukitzeko probabilitate handiagoak dituzte. Eme subordinatuentzat, berriz, estrategia optimoa emez erditzea da, semeek ez luketelako ugalteko itxaropenik edukiko. Ez dago argi nola burutzen den sexu-ratioaren kontrola, baina araldiaren hasieran kopulatzen duten emeek eme gehiago izan ohi dute, eta kopula berantiarraagoa dutenek ar gehiago.

Adarren neurria asko aldatzen da animalia batetik bestera, eta hau gainera oso garrantzitsua da orein ar hauen ugal-arrakastarako. Hala ere, egin diren hautespen-lan guztiek argitu dutenez, adarren neurria heredagarritasun txikiko ezaugarria da. Adar handiko oreinen kumeek ez dute batezbestekoa baino adar handiagorik.

Azken batez, adarren neurria elikadura, osasuna eta beste hainbat faktorek mugatzen baitute. Kontutan hartu behar da, hala ere, gaur egun ezaugarri batek duen heredagarritasunak ez duela zerikusirik iraganean izan duenarekin. Gertatzen ahal da, esate baterako, eboluzioan zehar garrantzitsua izatea oreinen adar-neurria, honen ondorioz hautespen naturalak indar handia edukitzea, eta ezaugarri hori kodetzen duten lociekiko gaur egungo orein guztiak (edo gehienak) homozigotikoak izatea. Horrek azal zezakeen heredagarritasun falta. Azkenik, badaude sekula adarrik garatzen ez duten arrak. Hauek ez dute gainerako ar dominatzaileen oldarkortasuna pizten, eta maiz kopularen bat edo beste lor dezakete.



Hasieran esan dugunez, azken hamarkadetan buruturiko ikerketa teoriko zein praktikoez ekologia ebolutiboaren ikuspuntua indartu egin dute, eta hori, garai bateko naturalisten datu-bilduma itzel haiek eskema koherente eta ulergarri batean batzeko lehen urratsa izan da. Ugalketak eboluzioan duen garrantzia ikusirik, ez da harritzekoa lanik gehiena ugalestrategiei buruz egin bada, eta hau bada bizitzaren atalik ezagunenetarikoa. Espezie askoren ugalestrategiak, eboluzio-ordain nagusiak, estrategia alternatiboak, ingurune-mugak eta plastikotasun etologikoa ezagutzen ditugun arren, oraindik bide luzea geratzen zaigu benetan ekologia eta eboluzioa eskema bakar batean uztartzeko; batez ere, ekosistema bateko biztanle guztien ugalestrategien arteko erlazioak integartzeko. Hemen ikerketa-alor interesgarria dago zientzilari gazteentzat, zeren baitirudi ez zaizkiola jada gai honi interes praktikoaren falta bezalako bekatuak egoz-

ten, garai bateko gisan. Oinarritzko ikerketa hauek, hain zuzen, hainbat kasutan (arriskupeko espezieetan, ehizarako espezieetan) frogatu dute ondorio praktikoa eta ekonomikoak ere izan ditzaketela.

Orain arteko azterketen ondorioz, argi geratu da honez gero izaki baten bizi-historia osotzen duten bitxikeria gehienek badutela hautespen-zentzua, eta hauen funtzioa ez dela soilik ikuspuntu mekanizista klasikotik ulertzen ahal, baizik eta eboluzioaren ondorio den izaki integratu baten hurbilketatik. Datozen urteetan, zalantzarik gabe, aurrerapen berriak ezagutuko ditugu alor honetan, eta gaur egun martxan dauden ikerketak ikusita, epe laburrean hainbat espezieren bizi-historiak batera optimizatzeko eta ulertzeko ereduak edukiko ditugun itxaropenean egon gaitezke. Horrela soilik ulertu ahal izanen da hautespen naturalak eboluzioan jotzen duen benetako papera.

1. Aboitiz F. 1990. Behavior, body types and the irreversibility of evolution. *Acta Biotheor.*, 38: 91-102.
2. Ade R. 1989. *The trout and salmon handbook. A guide to the wild fish.* Christopher Helm. London.
3. Alatalo R.V., Ludberg A. & Rätti O. 1990. Male polyterritoriality and imperfect female choice in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Am. Nat.*, 117: 738-753.
4. Alcock J. 1993. *Animal behaviour. An evolutionary approach.* Sinauer, Massachussets.
5. Axelrod R. & Hamilton W.D. 1981. The evolution of cooperation. *Science*, 211: 1390-1396.
6. Bateman A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2: 349-368.
7. Bateson P. (ed.) 1983. *Mate choice.* Cambridge University Press. Cambridge.
8. Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R. 1988. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades.* Omega. Bartzelona.
9. Bell G. 1980. The costs of reproduction and their consequences. *Am. Nat.*, 116: 45-76.
10. Bell G. 1982. *The masterpiece of nature: the evolution and genetics of sexuality.* Croom Helm. Londres.
11. Boyce M.S. 1988. Evolution of life histories: theory and patterns for mammals. 3-30 In: *Evolution of life histories of mammals.* (ed. M.S. Boyce). Yale University Press. New Haven.
12. Charnov E.L. 1982. *The theory of sex allocation.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
13. Charnov E.L. & Shaffer W.M. 1973. Life history consequences of natural selection: Cole's result revisited. *Am. Nat.*, 107: 791-793.
14. Charnov E.L. & Skinner S.W. 1984. Evolution of host selection and clutch size in parasitoid wasps. *Florida Entom.*, 67: 5-21.



15. Clutton-Brock T.H., Guinness F.E. & Albon S.D. 1982. *Red deer: the behaviour and ecology of two sexes*. Chicago University Press.
16. Clutton-Brock T.H. & Harvey P.H. 1984. Comparative approaches to investigating adaptation. 7-29 In: *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. (ed. J.R. Krebs & N.B. Davies) Sinauer. Sunderland, Massachusetts.
17. Cohen D. 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *J. Theor. Biol.*, 12: 119-129.
18. Cole L.C. 1954. The population consequences of life history phenomena. *Quart. Rev. Biol.*, 29: 103-137.
19. Colinviaux P. 1993. *Ecology 2*. Wiley. New York.
20. Comfort A. 1979. *The biology of senescence*. Churchill Livingstone. Edinburgh.
21. Conaway C.H. 1971. Ecological adaptation and mammalian reproduction. *Biol. Reprod.*, 4: 239-247.
22. Cronin H. 1991. *The ant and the peacock*. Cambridge University Press. Cambridge.
23. Crow J.F. 1994. Advantages of sexual reproduction. *Develop. Genet.*, 15: 205-213.
24. Daly M. 1978. The cost of mating. *Am. Natur.* 112: 771-774.
25. Daly M. & Daly S. 1974. Spatial distribution of a leaf-eating Saharan gerbil (*Psammomys obesus*) in relation to its food. *Mammalia*, 38: 591-603.
26. Daly M. & Wilson M. 1983. *Sex, evolution and behaviour*. Wadsworth. Belmont, Kalifornia.
27. Darwin C. 1859. *On the origin of species*. Murray. Londres.
28. Darwin C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Murray. Londres.
29. Davies N.B. 1992. *Dunnock behaviour and social evolution*. Oxford University Press. Oxford.
30. Dawkins R. 1976. *The selfish gene*. Oxford University Press. Oxford.
31. Dawkins R. 1982. *The extended phenotype: the gene as the unit of selection*. Freeman. Oxford.
32. Dhont A.A., Adriaensen F., Matthysen E. & Kempenaers B. 1990. Nonadaptive clutch size in tits. *Nature*, 348: 723-725.
33. Dijkstra C., Bult A., Bijlsma S., Daan S., Meijer T. & Zijlstra M. 1990. Brood size manipulations in the kestrel (*Falco tinnunculus*): effects on offspring and parent survival. *J. Anim. Ecol.*, 59: 269-286.

34. Dominey W.J. 1980. Female mimicry in male bluegill sunfish- a genetic polymorphism? *Nature*, 284: 546-548.
35. Edwards T.C. Jr. & Collopy M.W. 1983. Obligate and facultative brood reduction in eagles: an examination of factors that influence fratricide. *Auk*, 100: 630-635.
36. Ehrlich P.R. & Roughgarden J. 1987. *The science of ecology*. Mac Millan. New York.
37. Emlen S.T. & Oring L.W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223.
38. Formozov N.A. 1981. Behavioural adaptations of pikas living in rocky biotopes. 245-263 In: *Ecology, population structure and communication processes in mammals* (ed: G.M. Orlova).
39. Fisher R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press. Oxford.
40. Forsyth A. 1986. *A natural history of sex. The ecology and evolution of mating behaviour*. Chapters. Vermont.
41. Ghiselin M.T. 1974. *The economy of nature and the evolution of sex*. University of California Press. Berkeley.
42. Gibson R.M. & Höglund J. 1992. Copying and sexual selection. *Trend. Ecol. Evolut.*, 7: 229-232.
43. Halliday T. 1980. *Sexual strategy*. University of Chicago Press. Chicago.
44. Hamilton W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. *J. Theor. Biol.*, 7: 1-52.
45. Hamilton W.D. 1980. Sex versus non-sex parasite. *Oikos*, 35: 282-290.
46. Hamilton J.B., Hamilton R.S. & Mestler G.E. 1969. Duration of life and causes of death in domestic cats: influences of sex gonadectomy and inbreeding. *J. Geront.*, 24: 427-437.
47. Hapgood F. 1979. *Why males exist*. New American Library. New York.
48. Haukioka E., Lemmetyinen R. & Pikkola M. 1989. Why are twins so rare in *Homo sapiens*? *Am. Nat.*, 133: 572-577.
49. Hunter F.M., Petrie M., Otronen M., Birkhead T. & Møller A.P. 1993. Why do females copulate repeatedly with one male?. *Trend. Ecol. Evolut.*, 8: 21-26.
50. Hutchinson E.W. & Rose M.R. 1990. Quantitative genetic analysis of postponed aging in *Drosophila melanogaster*. In: *Genetic effects of aging II*. (ed. D.E. Harrison). Telford Press. Caldwell, New Jersey.



51. Jarman P.J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour*, 48: 215-267.
52. Jenni D.A & Collier G. 1972. Poliandry in the American jacana, *Jacana spinosa*. *Auk*, 89: 743-765.
53. Kirkwood T.B.L. 1985. Comparative and evolutionary aspects of longevity. In: *Handbook of the biology of aging*. (ed. C.E. Finch & E.L. Shneider). Van Nostrand Reinhold. New York.
54. Klomp H. 1970. Clutch size in birds. *Ardea*, 58: 1-121.
55. Kozlowski J. 1980. Density dependance, the logistic equation, and r selection and K selection- a critique and an alternative approach. *Evol. Theor.*, 5: 89-102.
56. Krebs J.R. & Davies N.B. 1984. *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. Sinauer. Sunderland, Massachussets.
57. Krebs J.R. & Davies N.B. 1993. *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell. Londres.
58. Lack D. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford University Press. Oxford.
59. Le Boeuf B.J. 1974. Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *Am. Zool.*, 14: 163-176.
60. Lee A.K., Woolley P. & Braithwaite R.W. 1982. Life history strategies of dasyurid marsupials. In: *Carnivorous marsupials*. (ed. M. Archer). Surrey Beatty & sons. Chipping Norton, New South Wales.
61. Lincoln G.A. 1981. The seasonal reproductive changes in the red deer stag (*Cervus elaphus*). *J. Zool.*, 163:105-123.
62. Lincoln R.J., Boxshall G.A. & Clark P.F. 1982. *A dictionary of ecology, evolution and systematics*. Cambridge University Press. Cambridge.
63. Lloyd D.G. 1980. Benefits and handicaps of sexual reproduction. *Evol. Biol.*, 13: 69-111.
64. Maynard Smith J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *J. Theor. Biol.*, 47: 209-221.
65. Maynard Smith J. 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press. Cambridge.
66. McClure P.A. 1981. Sex-biased litter reduction in food-restricted wood rats (*Neotoma floridana*). *Science*, 211: 1058-1060.
67. Medawar P.B. 1952. *An unsolved problem of biology*. H.K. Lewis. Londres.

68. Morris D. 1967. *The naked ape: a zoologist's study of the human animal*. Mc Graw-Hill. New York.
69. Morris D. 1990. *Animalwatching*. Crown Publishers. New York.
70. Muller H.J. 1964. The relation of recombination to mutational advance. *Mutat. Res.*, 1:2-9.
71. Nisbet I.C.T. 1977. Courtship feeding and clutch size in common terns *Sterna hirundo*. In: *Evolutionary Ecology*. (Ed. C.M. Perrins). Macmillan. Londres.
72. Orians G.H. 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *Am. Nat.*, 103: 589-603.
73. Packer C. & Pusey A.E. 1983. Adaptations of female lions to infanticide by incoming males. *Am. Nat.*, 121:716-728.
74. Parker G.A., Baker R.R. & Smith V.G.F. 1972. The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *J. Theor. Biol.*, 36: 529-553.
75. Parker G. & Mock D.W. 1987. Parent-offspring conflict over clutch size. *Evol. Ecol.*, 1:317-320.
76. Patterson I.J. 1965. Timing and spacing of broods in the black-headed gull *Larus ridibundus*. *Ibis*, 107:433-459.
77. Pleszczyńska W.K. 1978. Microgeographic prediction of polygyny in the lark bunting. *Science*, 201: 935-937.
78. Potts G.W. & Wootton R.J. (ed.) 1984. *Fish reproduction: strategies and tactics*. Academic Press. Londres.
79. Power H.W., Litovich E. & Lombardo M.P. 1981. Male starlings delay incubation to avoid being cuckolded. *Auk*, 98: 386-389.
80. Prothero J. & Jürgens K.D. 1987. Scaling of maximum life span in mammals: a review. *Basic Life Sci.*, 42: 49-74.
81. Ratcliffe P.R. 1991. Red deer *Cervus elaphus*. 492-508 In: *The handbook of British mammals*. (ed.: G.B. Corbet & S. Harris). Blackwell. Londres.
82. Raup D.M. 1991. *Extinction: bad genes or bad luck?* Norton.
83. Reznick D.N. 1990. Plasticity in age and size at maturity in male guppies (*Poecilia reticulata*): an experimental evaluation of alternative models of development. *J. Evol. Biol.*, 3: 185-204.
84. Reynolds J.D. 1987. Mating system and nesting biology of the red-necked phalarope *Phalaropus lobatus* : what constrains polyandry? *Ibis*, 129: 225-242.
85. Ricklefs R.E. 1990. *Ecology*. Freeman. New York.



86. Ridley M. 1993. *The Red Queen. Sex and the evolution of human nature*. Penguin, Londres.
87. Schaffer M.E. 1988. Evolutionary stable strategies for a finite population and a variable contest size. *J. Theor. Biol.*, 132: 469-478.
88. Selander R.K. 1972. Sexual selection and dimorphism in birds. In: *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. (ed. B. Campbell). Aldline. Chicago.
89. Sharman G.B. 1970. Reproductive physiology of marsupials. *Science*, 167: 1221-1228.
90. Sherman P.W. 1977. Nepotism and the evolution of alarm calls. *Science*, 197: 1246-1253.
91. Sherman P.W. 1981. Reproductive competition and infanticide in Belding's ground squirrels and other animals. In: *Natural selection and social behaviour: recent research and new theory*. (Ed. R.D. Alexander & D.W. Tinkle). Chiron Press. New York.
92. Sigmund K. 1993. *Games of life. Explorations in ecology, evolution and behaviour*. Oxford University Press. Oxford.
93. Simpson G.G. 1953. *The major features of evolution*. Columbia University Press. New York.
94. Sinervo B. 1990. The evolution of maternal investment in lizards: an experimental and comparative analysis of egg size and its effects on offspring performance. *Evolution*, 44: 279-294.
95. Smith A.T. 1988. Patterns of pika (genus *Ochotona*) life history variation. 233-254 In: *Evolution of life histories of mammals. Theory and pattern*. (ed. M.S. Boyce). Yale University Press. New Haven.
96. Smith R.L. 1980. *Ecology and field biology*. Harper & Row. New York
97. Stearns S.C. 1987. The selection arena hypothesis In: *The evolution of sex and its consequences*. (ed. S.C. Stearns). Birkhäuser. Basel.
98. Stearns S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press. Oxford.
99. Thornhill R. 1976. Sexual selection and nuptial feeding behaviour in *Bittacus apicalis* (Insecta:Mecoptera). *Am. Nat.*, 110: 529-548.
100. Thornhill R. & Alcock J. 1983. *Evolution of insect mating systems*. Harvard University Press. Massachusetts.
101. Tooby J. 1982. Pathogens, polymorphism, and the evolution of sex. *J. Theor. Biol.* 97: 557-576.

102. Trivers R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In. *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*. (ed. B. Campbell). Aldine. Chicago.
103. Trivers R.L. 1974. Parent-offspring conflict. *Am. Zool.*, 14: 249-264.
104. Van Valen L. 1973. A new evolutionary law. *Evol. Theor.*, 1:1-30.
105. Werren J.H. 1980. Sex ratio adaptation to local mate competition in a parasitic wasp. *Science*, 208: 1157-1159.
106. Wiley R.H. 1974. Effects of delayed maturation on survival, fecundity, and the rate of population increase. *Am. Nat.*, 108: 705-709.
107. Wilkinson G.S. 1984. Reciprocal food sharing in the vampire bat. *Nature*, 308: 181-184.
108. Williams G.C. 1957. Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution*, 11: 398-411.
109. Williams G.C. 1966. *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press. Princeton.
110. Williams G.C. 1975. *Sex and evolution*. Princeton University Press. Princeton.
111. Wilson E.O. 1975. *Sociobiology: the new synthesis*. Harvard University Press. Cambridge, Massachussets.
112. Woolfenden G.E. & Fitzpatrick J.W. 1984. *The Florida scrub jay*. Princeton University Press. Princeton.
113. Wynne-Edwards V.C. 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Oliver & Boyd. Edinburgh.
114. Young T.P. 1990. Evolution of semelparity in Mount Kenya lobelias. *Evol. Ecol.*, 4: 157-172.
115. Zach R. 1979. Shell dropping: decision making and optimal foraging in Northwestern crows. *Behaviour*, 68: 106-17.
116. Zahavi A. 1975. Mate selection- a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.*, 67: 603-605.



**Oharra:** hitz hauetako batzuek adiera bat baino gehiago eduki ditzakete. Liburu honetan erabilitako adierak soilik azaltzen dira hemen.

**Alelo:** gene baten forma alternatiboetako bakoitza, beste barianteetatik DNAREN sekuentzian desberdina.

**Altrizial:** ik. nidikola.

**Altruismo:** izaki batek besteei laguntzea, horrek berarentzat arrisku edo kalteren bat dakarrenean.

**Anisogamia:** ik. heterogamia.

**Araldi:** animalia ugaritan, ernalketa lortzeko portaera bereziak gertatzen diren sasoia.

**Bizi-eremu:** animalia batek usu erabiltzen duen eremua. Lurraldea ez bezala, bizi-eremua ez da babesten.

**Bizitza-aula:** populazio bateko aleak zein adinetan eta zenbat kumatzen diren, eta zein adinetan hiltzen diren azaltzen duen aula.

**Bizkarroi:** izaki bat edo gutxi batzuen gainean edo barnean, eta hartaz elikatuz bizi den predadore txiki eta espezializatua.

**Dioezia:** landareetan, aleak sexu banatuetan (arrak eta emeak) agertzea.

**Diploide:** bi kromosoma-multzo, eta beraz bi gene-multzo, dituen.

**DNA:** azido desoxirribonukleikoa. Izaki gehienetan informazio genetikoa daraman molekula.

**Doipen:** izaki batek ingurunearekiko duen moldaera-maila. Ugal-arrakastaren arabera neurtu ohi da.

**Efektu pleiotropiko:** gene batek organo edo une desberdinetan eragin desberdinak edukitzea.

**Erreakzio-norma:** ingurune-baldintza desberdinetan genotipo batek ekoiz ditzakeen fenotipoen patroia.

**Estintzio:** ik. iraungipen.

**Fenotipo:** ale batean, ezaugarri-multzo batek erakusten duen forma. Genotipo jakin batek gehi ingurunearen eraginak emandako agerpen detektagarria.

**Gameto:** kromosoma-kopuru haploidea duen ugal-zelula espezializatua.

**Gene:** heredentziaren oinarritzko unitate funtzionala, ezaugarri bat (proteina bat) kodetzen duena.

**Genetiko:** gene edo genotipoei dagokiena.

**Genotipo:** izaki baten gene-multzoa.

**Gonokoria:** animalietan, aleek sexu banatuak agertzea.

**Gregario:** taldetan biltzeko joera duen animalia.

**Habitat:** izaki bat bizi deneko leku edo ingurunea.

**Haplodiploide:** Sexuaren arabera indibiduo haploide eta diploideak dituzten izaki-taldeei esaten zaie, erleak kasu.

**Haploide:** kromosomen (geneen) multzo bakarra duena. Gizakia gisako izaki diploideetan, gametoak soilik dira haploide.

**Hautespen natural:** populazioko izaki guztiek ez dute ugal-arrakasta berdina; batzuek ondorengo ugari uzten dituzte, eta beste batzuen leinuak eten egiten dira. Inguruneak eragindako aukeraketa honi deritzogu hautespen naturala.

**Hermafrodita:** ar- eta eme-funtzioak bete ditzakeen alea.

**Heterogamia:** espezie batek gameto ar eta emeak (hots, handi geldoak, eta txiki mugikorrak) izatea.

**Heterozigoto:** locus batean bi alelo desberdin dituen izakia.

**Inbertsio parental:** gurasoek kume bakoitzean inbertitutako energia.

**Ingurune:** izaki baten gainean eragina duen guztia: habitataren ezaugarri fisikoak, eta espezie bereko zein desberdineko izakiak.

**Iraungipen:** ik. suntsipen.

**Isogamia:** ar eta eme gametorik ez bereiztea.

**Iteroparo:** bizitzan zehar hainbat alditan ugal daitekeen izakia.

**Kooperazio:** izaki batek beste bati laguntza laguntzaren truke ematea.

**Kopula:** ernalketarako ugalkide batek (ia beti arrak) gametoak bestearen baitan sartzea.

**Kromosoma:** informazio genetikoa duen DNAREN molekulak proteinekin elkartuta tolestutakoan osotzen duen egitura.

**Lek:** berez baliorik ez duen, eta ugalketarako bakarrik defendatzen den lurralde txikia.

**Locus:** gene batek kromosoman okupatzen duen lekua.



**Lurralde:** izaki batek espeziekideetatik zein beste espezetako izakietatik babesten duen eremua.

**Meiosi:** jatorrizko zelularekiko material genetikoaren erdia duten ugal-zelulak sortzen dituen prozesua.

**Mitosi:** zelula amaren material genetiko berberarekin bi zelula ematen dituen prozesua.

**Mutazio:** DNAREN egituran edo kromosomen egituran aldaketak sortarazten dituen prozesua.

**Nidifugo:** jaio bezain pronto amari jarraitzeko gai den kumea.

**Nidikola:** bere kasa molda ez daitezkeen eta garapen eskaseko kumeak egiten dituen. Kumeok denbora batean gurasoekiko menpekotasun handia dute.

**Ostalari:** bizkarroiarentzat, bere biktima.

**Partenogenesi:** emeak ondorengoak ekoiztea, arraren ekarpen genetikorik gabe.

**Patogeno:** eritasunak sortzen dituen bizkarroi txikia. Bakterioak, birusak, onddoak eta protozooak izan ohi dira.

**Prekozial:** ik. nidifugo.

**Semelparo:** bizitzan zehar behin ugaltzen den izakia.

**Suntsipen:** populazio edo espezie bateko azken alea hiltzea.

**Zigoto:** gameto ar baten eta eme baten fusioz eraturiko zelula, izaki diploide diferentziatu bilaka daitekeena.

## LIBURUAN AIPATUTAKO ESPEZIEEN AURKIBIDEA

# 15.

- Acipenser sturio*; 58  
*Adactylum*; 5  
Adarzabal; 100  
*Aepyceros melampus*; 126  
*Agave americana*; 68  
Ahate; 71, 92  
Albatros; 32  
*Alcelaphus buselaphus*; 126  
*Alectoris rufa*; 109  
Amilotx; 123  
Amilotx urdin; 90  
*Antechinus*; 59  
Antilope; 40, 124, 125, 126, 128  
Antxeta mokogorri; 77  
*Apelocoma caerulescens*; 116  
Apo; 70, 71, 83  
*Apteryx*; 80  
*Aquila chrysaëtes*; 121  
Arabazozo pikart; 106  
Ardi basati; 30  
*Arion ater*; 45  
Armiarma-tximino; 48, 56  
Arrain hiruarantza; 88  
Arrano beltz; 121  
*Artemia salina*; 39  
Azeri; 121  
Babuino; 48, 122  
*Baetis*; 4  
Bale; 40  
Balea urdin; 78  
Banpiro; 119  
Bare; 45  
Basa-igel gorri; 102  
Belatz txiki; 81  
Beltxarga; 121  
Bisonte; 55  
Borrokalari; 110  
*Branta canadensis*; 30  
*Branta kanadar*; 30  
Bufalo; 127, 128  
*Bufo bufo*; 70  
*Calamospiza melanocorys*; 112  
*Canis latrans*; 121  
*Canis lupus*; 93  
*Capreolus capreolus*; 54  
*Centrocerous*; 100  
*Cephalopus*; 124  
*Cervus elaphus*; 54, 136  
*Charadrius dubius*; 28  
Chinook izokin; 60  
*Cinclus cinclus*; 15  
*Citellus*; 57  
*Colaptes auratus*; 80  
*Columba livia*; 74  
*Columba palumbus*; 74  
*Crenicichla alta*; 83  
*Crocotta hyaena*; 77  
*Cuculus canorus*; 106  
*Cygnus*; 121  
*Dama dama*; 100  
*Desmodus rotundus*; 119  
*Dicrocoelium dendriticum*; 5  
*Dicrostonyx*; 84  
Dik-dik; 124



*Drosophila*; 68, 70  
 Duiker; 124  
 Efemeropteroak; 4, 5  
 Eguzki-txori; 98, 99  
 Ekaitz-txori; 32  
 Ekidna; 65, 68  
 Eland; 128  
 Elefante afrikar; 121  
 Elur-hontza; 84, 85, 86  
 Enara; 106  
 Eper gorri; 109  
 Erbi; 16, 30, 93  
 Erlamando; 116  
 Erle; 55, 56, 123  
 Euli; 42, 68, 70  
 Euli-txori; 75, 76  
*Euproctus asper*; 109  
*Fagus sylvatica*; 77  
*Falco tinnunculus*; 81  
 Faralopo; 108  
*Ficedula hypoleuca*; 76  
*Fratercula arctica*; 74  
 Gabai; 32  
*Gadus morhua*; 58  
 Gaizkata; 58  
 Gallinazeoak; 92  
*Gallinula chloropus*; 121  
 Garrapo; 102  
*Gasterosteus aculeatus*; 88  
 Gazela; 126  
*Gazella*; 126  
*Geotrupes*; 58  
 Gerenuk; 126  
 Gizaki; 28, 37, 40, 46, 64, 82, 88  
 Gnu; 77, 98, 100, 126  
*Gonnochaetes taurinus*; 77, 126  
*Gryllus intiger*; 110  
 Guppi; 83  
*Gypaetus barbatus*; 64, 112  
 Haltza; 3  
*Hamadryas*; 121  
 Haritz; 3  
 Harkaitz-uso; 74  
 Harrapariak; 48, 54, 104  
 Hartz arre; 120  
*Heterocephalus glaber*; 123  
 Hiena; 77  
 Himenoptero; 50  
*Hirundo rustica*; 106  
*Homo sapiens*; 52  
 Hontza; 84, 86  
 Hontza txuri; 84  
*Hyla arborea*; 110  
 Igel gorri; 71  
 Inpala; 124, 125, 126  
 Inurri; 4, 6, 123  
 Itsas-dortoka; 46  
 Itsas-elefante; 47  
 Itsas-lehoi; 98  
 Itsas-txakur; 78  
 Itsas-txori; 92  
 Jakana; 107, 108  
 Jerbo; 54  
 Kaio; 92  
 Kaio hausgara; 104  
 Kakalardo; 58  
 Kaktus; 4  
 Kanguru; 78  
 Kaskabeltx; 123  
 Kaskabeltz arrunta; 33, 34, 123  
 Kilker; 110  
 Kiwi; 80  
 Kob; 126  
*Kobus kob*; 126  
 Koiole; 121  
 Koleoptero; 42  
 Kolibri; 98  
 Kondor; 6

- Kopetazuri; 87  
 Kongoni; 126  
 Kuku; 106  
*Labroides dimidiatus*; 6  
 Lanperna-musu; 74  
*Larus argentatus*; 104  
*Larus ridibundus*; 77  
 Lehoi; 40, 128, 129, 130, 131, 132  
 Leming; 84  
*Lepomis*; 111  
*Lepus*; 93  
 Lertxun; 92  
 Lira oilar; 100, 101  
*Litocranius walleri*; 126  
 Liztor; 50  
*Lobelia*; 67, 68  
*Loxodonta africana*; 121  
 Lur-urtxintxa; 57, 116, 117  
*Macaca fuscata*; 116  
*Macropus*; 78  
*Madoqua*; 124  
*Magicicada septendecim*; 68  
 Makailo; 58  
 Makako; 48  
*Mantis religiosa*; 74  
 Marisorgin; 74  
*Marmota flaviventris*; 98  
*Marmota sabel-hori*; 98  
 Matxinsalto; 42  
*Milvus milvus*; 112  
*Mirounga angustirostris*; 47  
 Miru beltz; 113  
 Miru gorri; 112  
 Molusku; 66  
 Mufloi; 62  
 Murgil; 92  
*Nectarinia*; 98  
*Neophron percnopterus*; 104  
*Neotoma floridana*; 48  
*Nyctea scandiaca*; 84  
*Ochotona*; 30  
 Oilo; 27, 52  
 Okil; 92  
*Oncorhynchus tsawytscha*; 60  
 Orein; 52, 54, 76, 121, 136, 137, 138, 139, 141  
 Oribi; 126  
*Orictolagus*; 93  
 Orkatz; 54  
 Orkideo; 58  
 Otso; 93, 121, 122  
*Ourebia ourebi*; 126  
 Ovis; 30  
*Ovis canadensis*; 62  
*Ovis musimon*; 62  
 Pagauso; 74  
 Pago; 77  
*Panthera leo*; 128  
*Papio cinocephalus*; 122  
*Parus caeruleus*; 90  
*Parus major*; 34  
*Passer domesticus*; 106  
 Pauma errege; 71  
*Pharalopus*; 108  
*Philomachus pygnaux*; 110  
*Phoca*; 78  
*Phylloscopus*; 71  
 Pika; 30, 31, 32, 120  
*Pipistrellus pipistrellus*; 80  
 Pita; 68  
 Pitxartxar; 95  
*Poecilia reticulata*; 83  
*Poephilia bichenovii*; 72  
 Prozelariformeak; 32  
*Prunella modularis*; 132  
*Psammomys obesus*; 54  
*Rana temporaria*; 71, 102  
*Rivulus hartii*; 83



*Rupicapra pyrenaica*; 52, 62, 93  
Sagu; 4, 52, 84  
Saguzar; 15, 68  
Saguzar arrunt; 80  
Sai zuri; 104, 105  
Sanga; 79, 104  
Sarrio; 52, 62, 93, 122  
Sator-arratoi biluzi; 123  
*Saxicola torquata*; 95  
*Sibbaldus musculus*; 78  
*Sitta europaea*; 102  
*Spermophilus beldingi*; 116  
*Streptopelia risoria*; 74  
*Strix aluco*; 84  
*Sturnus vulgaris*; 106  
Suge; 120  
*Sula basana*; 104  
*Syncerus caffer*; 128  
*Tachyglossus aculeatus*; 68  
*Tetrurus lirus*; 100  
*Tragelaphus eland*; 128  
*Triturus helveticus*; 77  
*Trochilidae*; 98  
Tuntun; 132, 133, 135  
Txantxiku; 91

Txepetx; 74  
Txio; 71  
Txirritxo txiki; 28  
Txitxar; 68  
Txolarre; 106  
*Tyto alba*; 84  
Ugatz; 64, 112  
Uhandre palmatu; 77  
Uhandre piriniar; 109  
Untxi; 16, 30, 52, 78, 93  
Ur-zozo; 15  
Urki; 3  
Uroilo; 121  
*Ursus arctos*; 120  
Urubi; 84  
Usapal; 74  
*Vulpes vulpes*; 121  
Wallabi; 78  
*Wallabia bicolor*; 78  
Zebra-txonta; 72  
Zerbidoak; 19, 20  
Zizare; 7  
Zozo; 89  
Zuhaitz-igel; 110



Arturo Elosegui Irurtia Tolosan (Gipuzkoa) jaio zen (1962-XII-4), baina bere burua leitzartzat dauka. Euskal Herriko Unibertsitatean Biologia ikasketak burutu zituen, eta Leioako Campusean Ekologiako irakaslea da 1986az geroztik. 1988tik hona ibaien ekologia ikertzen ari da, talde zabal baten barnean, eta gai honetan doktore gradua lortu zuen 1992. urtean. Nazioarteko hainbat kongresu eta aldizkaritan argitaratu ditu bere ikerketaren emaitzak. Udako Euskal Unibertsitateko partaide, ikastaro ugari antolatu ditu bertan, eta hainbat dibulgazio-artikulu euskaraz argitara emanak ditu. Bere argazkiak ere hainbat liburu eta aldizkaritan agertu dira. "Leitzan bizi ezin eta Leitzatik kanpo ezin bizi" badio ere, Gorlizen (Bizkaia) bizi da gaur egun.