



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**PATERNIDAD MÚLTIPLE EN VERTEBRADOS:
EVIDENCIA Y MÉTODOS DE ESTUDIO**

T E S I N A

PARA OBTENER EL TÍTULO DE BIÓLOGA

P R E S E N T A

MARISOL ALICIA ZURITA SOLIS

Director de Tesina:

Dr. Hibraim Adán Pérez Mendoza

Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México, 2017





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

“Define el éxito en tus propios términos, consíguelo por tus propias reglas y construye una vida de la que estés orgullosa.”

Anne Sweeney

Agradecimientos

Mi más profundo agradecimiento a mis padres por todo su apoyo y comprensión incondicional, gracias a ustedes por guiarme y acompañarme siempre, principalmente a mi papá Melesio Zurita, aunque ya no estas, te recuerdo todos los días con todas las cosas buenas que me enseñaste, por tu ejemplo de esfuerzo, trabajo y compromiso; gracias a mi mamá Irma Solís por estar siempre conmigo, por ser mi ejemplo a seguir día con día, porque cada día me animas a ser mejor persona y superarme. Gracias papás por ustedes ahora soy esta persona, gracias por sus enseñanzas.

Al Dr. Hibraim Pérez por darme la oportunidad de vivir una experiencia académica en el extranjero y permitir que se realizara este trabajo, gracias por el apoyo y paciencia que me brindaste.

A la Dra. Tania Garrido y Dra. Sofía Solórzano por sus comentarios, sugerencias y valiosas correcciones que contribuyeron al mejoramiento de esta tesina.

A mis sinodales la Dra. Coro y el Dr. Felipe por sus valiosos comentarios.

A Oscar Flores Villela y Miriam Benabib por abrirme la puerta de su casa durante mi estancia en Arlington.

A mi hermana y mejor amiga Vane, gracias por estar conmigo en todo momento, sé que siempre cuento contigo en las buenas y en las malas.

A mis amigas Caro, Carmen, Mich y Dianis por estar conmigo en todo momento, por todas las cosas y momentos locos que vivimos, con ustedes todos los días eran divertidos, gracias por siempre apoyarme, creer en mí y regañarme cuando era necesario. A mis amigos David, Havrid, Cristián, Toño y Juan por hacerme reír tanto, apoyarme, sé que con ustedes siempre voy a contar.

A mi estupenda familia por todo su apoyo, amor y pláticas nocturnas filosóficas.

A todos lo que contribuyeron de alguna forma a culminar este trabajo.

ÍNDICE

| | |
|--|----|
| Resumen | 5 |
| Introducción | 6 |
| Métodos | 11 |
| Resultados | 12 |
| 1. Revisión de estudios sobre paternidad múltiple en vertebrados..... | 12 |
| Peces..... | 13 |
| Anfibios..... | 15 |
| Reptiles..... | 19 |
| Aves..... | 24 |
| Mamíferos..... | 26 |
| 2. Marcadores moleculares para inferir paternidad múltiple..... | 28 |
| Isoenzimas..... | 29 |
| AFLPs..... | 30 |
| Microsatélites..... | 30 |
| 3. Programas estadísticos utilizados para inferir paternidad múltiple..... | 31 |
| Cervus..... | 32 |
| Gerud..... | 33 |
| Colony..... | 35 |
| Parentage..... | 35 |
| Kinship..... | 36 |
| Pedigree..... | 36 |
| Papa..... | 37 |
| Discusión | 38 |
| Conclusiones | 42 |
| Literatura citada | 43 |

Resumen

La paternidad múltiple es el resultado de la inseminación de una hembra por al menos dos machos para producir una camada, incrementando la diversidad genética y el flujo génico dentro de las poblaciones y reduce la endogamia. La paternidad múltiple ha sido estudiada de manera directa con observaciones o indirectamente con marcadores moleculares (isoenzimas, AFLPs y microsatélites) incluso, se han realizado estudios utilizando ambos criterios, nombrándolos en este trabajo, estudios mixtos. Los objetivos de esta tesina fueron: I) revisar la bibliografía de los estudios de paternidad múltiple en: peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. II) identificar el grupo de vertebrados con más estudios de paternidad múltiple, III) determinar el marcador molecular más adecuado para inferir paternidad múltiple con base en la revisión de estudios y IV) comparar los programas estadísticos utilizados en los análisis de paternidad múltiple en vertebrados. Se revisaron 82 manuscritos científicos del tema de paternidad múltiple en vertebrados con el servidor Dirección General de Bibliotecas de la Universidad Nacional Autónoma de México (DGB-UNAM), consecutivamente con los estudios indirectos y mixtos se determinaron los marcadores moleculares y los programas estadísticos utilizados para inferir paternidad múltiple. Se encontró que los microsatélites son los marcadores moleculares adecuados para inferir paternidad múltiple por su alto polimorfismo, codominancia y por estar en el ADN nuclear de vertebrados. Debido a que los resultados obtenidos a partir de los marcadores moleculares se interpretan de forma manual (con el tamaño de los alelos) y con programas estadísticos (Cervus, Gerud, Colony, Parentage, Kinship, Pedigree y Papa), en este trabajo se encontró que Cervus es el programa estadístico de acceso libre y fácil uso que permite realizar un análisis de parentesco apropiado, debido a que el programa asigna la paternidad con 95% de confiabilidad.

Introducción

La paternidad múltiple es el resultado de la inseminación de una hembra por al menos dos machos para producir una sola camada (Sugg y Chesser, 1994; Chesser y Baker, 1996; Baker *et al.*, 1999). La paternidad múltiple incrementa el tamaño efectivo de la población (Sugg y Chesser, 1994; Chesser y Baker, 1996; Baker *et al.*, 1999; Burton, 2002), también incrementa la diversidad genética entre la descendencia (Anderson, 1994; Birkhead y Moller, 1998; Roberts *et al.*, 1999; Uller y Olsson, 2005; Hain y Neff, 2007; Uller y Olsson, 2008; Muniz *et al.*, 2011), el flujo génico dentro y entre las poblaciones (Kelly *et al.*, 1999; Neff *et al.*, 2008); por lo que se considera que reduce la endogamia entre las poblaciones (Stockley *et al.*, 1993; Paczolt *et al.*, 2014). Por lo tanto, la presencia y frecuencia de paternidad múltiple influye sobre la intensidad de la selección sexual y de la competencia espermática (Reynolds, 1996; Birkhead y Moller, 1998; Burton, 2002) y eventualmente en la evolución de los linajes (Wusterbarth *et al.*, 2010).

La selección sexual tiene dos mecanismos reconocidos: la competencia para obtener pareja y la elección de pareja (Darwin, 1859; Campbell y Reece, 2007; Ruse, 2008; Contreras-Garduño *et al.*, 2009). Estos mecanismos implican que los individuos invierten desde el punto de vista energético, en la competencia para obtener pareja los machos desarrollan ornamentas, cuernos, plumajes llamativos, danzas, incluso hay peleas entre ellos para ganar territorio o alimento con la finalidad de atraer a las hembras (Campbell y Reece, 2007; Contreras-Garduño *et al.*, 2009); en la elección de pareja, generalmente la hembra invierte en el cuidado, protección y desarrollo de las crías (Campbell y Reece, 2007; Ruse, 2008). Estas modificaciones morfológicas y conductuales que han desarrollado los organismos a partir de los mecanismos de selección sexual han generado patrones específicos de reproducción como los sistemas de apareamiento (Myers y Zamudio, 2004).

El sistema de apareamiento se define como, el conjunto de estrategias e interacciones sociales que llevan a cabo los individuos con el fin de aumentar la adecuación (Trivers, 1972; Carranza, 1994; Krebs y Davies, 1997; Paczolt *et al.*,

2014). La adecuación se define como el conjunto de características adaptativas de un organismo a su ambiente (Rosenberg, 1978; Fraume, 2006, Ginnobili, 2013). La adecuación es calculada por el éxito reproductivo de los individuos (Myers y Zamudio, 2004). El éxito reproductivo se define como el paso de genes a la siguiente generación de tal manera que los descendientes también hereden esos genes a la próxima generación (Trivers, 1972; Clutton-Brock, 1990; Roff, 1992; Stearns, 1992; Myers y Zamudio, 2004). Los sistemas de apareamiento son clasificados en promiscuidad, monogamia y poligamia (Triver, 1972; Mora-Benavides, 2000; Paczolt *et al.*, 2014).

La promiscuidad se define como la copula aleatoria de machos y hembras de una población en un evento reproductivo (Clutton-Brock, 1990; Sanz, 2002; Price *et al.*, 2014), la promiscuidad es una mezcla entre poliginia y poliandria porque parte del supuesto de que cada individuo tiene igual probabilidad de aparearse con cualquier otro individuo de la población (Moller, 1986; Altamirano-Trejo *et al.*, 2013). La promiscuidad sucede principalmente con fecundación externa (Sanz, 2002) debido a que los individuos forman grupos para la reproducción y protección de las crías, por ejemplo el pez turquesa de Malawii (*Protomelas spilopterus*; Coleman y Jones, 2011) y la rana verde de ojos rojos (*Agalychnis callidryas*) y la rana arborícola de ojos negros (*A. moreletii*; Briggs, 2008). Sin embargo, la promiscuidad también se registra en organismos con fecundación interna, por ejemplo en primates como el mono capuchino (*Cebus capucinus*), cualquier macho de la población copula con cualquier hembra receptiva (Garber *et al.*, 2009); las ventajas de la promiscuidad son a nivel poblacional, ya que aumenta la probabilidad de supervivencia de la descendencia y el tamaño poblacional (Stacey, 1982; Price *et al.*, 2014). En cambio, en la monogamia y la poligamia los beneficios son evidentes a nivel individuo (Sanz, 2002).

La monogamia social se define como la copula de una macho con una hembra durante una estación reproductiva o para toda la vida (Carranza, 1994; Carranza, 2002; Mathews, 2002; Liebgold *et al.*, 2006), por lo tanto la formación de parejas puede ser temporal o permanente. La monogamia sucede cuando las condiciones

ecológicas no permiten que el macho monopolice los recursos, las proporciones sexuales son similares 1:1 y las oportunidades de supervivencia de las crías aumentan con el cuidado biparental (Moller; 1986; Mora-Benavides, 2000; Baker *et al.*, 2004, Chapple y Keogh, 2005). El cuidado biparental de las crías es ventajoso, mientras el padre cuida el nido, la madre consigue alimento, porque la supervivencia de las crías depende del alimento suministrado (Moller, 1986; Carranza, 1994; Sanz, 2002; Paczolt *et al.*, 2014). En cambio, las desventajas de la monogamia son la inversión de tiempo y energía que realizan los padres en alimentar y asegurar el desarrollo de las crías, evitando que esa energía sea destinada a la producción de nueva progenie (Paczolt *et al.*, 2014). Por tanto, cuando los recursos son abundantes, uno de los padres o incluso ambos disminuyen el esfuerzo para cuidar a las crías, porque aumenta la probabilidad de supervivencia de la descendencia y disminuyen los riesgos de depredación (Sanz, 2002; García-Navas *et al.*, 2014), ocasionando que el sexo que invierta menos en la crianza compita por parejas, mientras que el sexo que más invierta será selectivo en la aceptación de parejas (Trivers, 1972; Gabelli y Muzio, 2014).

En cambio, la poligamia se define como el establecimiento de relaciones simultáneas por parte de un macho o una hembra con más de un individuo del sexo opuesto (Trivers, 1972; Clutton-Brock, 1991; Sanz, 2002). La poligamia sucede cuando la disponibilidad de recursos es heterogénea, generando que los individuos defiendan zonas o parches con mejores recursos, afectando el proceso de elección de pareja. La calidad de recursos como el alimento, la disponibilidad de individuos del sexo opuesto, los lugares apropiados para la reproducción y/o crianza como nidos o madrigueras, determinan el número de apareamientos que el sexo monopolizador puede tener (Moller y Thornhill, 1998; Mora-Benavides, 2000; Carranza, 2002; Gabelli y Muzio, 2014; García-Navas, 2014). La poligamia se divide en dos sistemas de apareamiento: la poliginia y la poliandria (Mora-Benavides, 2000; Paczolt *et al.*, 2014).

La poliginia es cuando el macho copula simultáneamente con varias hembras durante una temporada reproductiva (Clutton-Brock, 1991; Mora-Benavides, 2000;

Gabelli y Muzio, 2014; Price *et al.*, 2014). En la poliginia los machos han desarrollado diferentes estrategias para monopolizar y atraer a las hembras, como la defensa de recursos; los machos aprovechan la visita de las hembras a las áreas ricas en alimento para aparearse con ellas (*Panthera leo*; Funston *et al.*, 2003), otra estrategia es cuando los machos defienden el territorio o el nido, como las codornices (*Coturnix coturnix*; Rodríguez-Teijeiro *et al.*, 2003) o las madrigueras del visón (*Mustela vison*; Yamaguchi *et al.*, 2004). Los beneficios de la poliginia son evidentes para los machos dominantes al tener apareamientos múltiples (Chen *et al.*, 2011), asegurando que los genes pasen a la siguiente generación (Gabelli y Muzio, 2014). Las desventajas en la poliginia son mayores para las hembras, ya que ellas son las encargadas del cuidado parental, disminuyendo la posibilidad de conseguir más cópulas, al tener que invertir en sus crías hasta que estas puedan sobrevivir por cuenta propia (Krebs y Davies, 1997; Kupfer *et al.*, 2008; Chen *et al.*, 2011; Ringler *et al.*, 2015).

En cambio, la poliandria se define como el sistema de apareamiento en el que una hembra copula con varios machos (Clutton-Brock, 1990; Carranza, 2002; Sanz, 2002; Price *et al.*, 2014). Por lo que los machos desarrollaron diferentes conductas para atraer a las hembras como agitar las alas, acicalarse (*Hypsignatus monstrosus*; Balmori, 1999), peleas entre machos (*Gadus morhua*; Bekkevold *et al.*, 2002) o carreras entre ellos (*Otis tarda*; Alonso *et al.*, 2010) En la poliandria es común que los machos cuiden a las crías, por ejemplo en *Protomelas spilopterus*, los machos cargan los huevos en la cavidad bucal (Kellog *et al.*, 1998). Las ventajas en la poliandria son evidentes para la hembra, al no ser ella la que invierte tiempo y energía en el cuidado parental, permitiendo que la hembra tenga apareamientos múltiples (Sanz, 2002; Kupfer *et al.*, 2008). En cambio, las desventajas en la poliandria son evidentes en los machos, ellos invierten en el cuidado parental para asegurar la descendencia (Fukuyama, 1991; Sanz, 2002; Kupfer *et al.*, 2008; Croston y Hauber, 2010; Chen *et al.*, 2011). Dentro de la poliandria está la paternidad múltiple como sistema de apareamiento; los beneficios de la paternidad múltiple son para las hembras y estas ventajas son principalmente a nivel genético; el óvulo tiene más probabilidades de ser

fertilizado, además de un incremento en la calidad de los espermatozoides por la competencia espermática, aumentando la posibilidad de que la descendencia tenga los mejores genes y evita la endogamia (Pearse y Avise, 2001; Coleman y Jones, 2011).

La paternidad múltiple ha sido estudiada directamente con observaciones (Byrne y Roberts, 1999; Keogh *et al.*, 2013) o indirectamente con marcadores moleculares (Bekkevold *et al.*, 2002; Laloï *et al.*, 2004; Liebgold *et al.*, 2006). Sin embargo, hay trabajos de paternidad múltiple realizados de forma directa e indirecta, en esta tesina se le denominó a esos trabajos como estudios mixtos (Clark *et al.*, 2014; Sandberg-Loua *et al.*, 2016). En el campo de la ecología molecular, los análisis de paternidad múltiple tienen un rol central en los estudios de diversidad ecológica y temas evolutivos como la selección sexual (Yezerinac *et al.*, 1995; Jones *et al.*, 2010), los patrones reproductivos (Badii *et al.*, 2013), el cuidado parental, la migración y demografía (Moller, 1998; Coleman y Jones, 2011).

Objetivos

Objetivo general

Revisar la bibliografía sobre los estudios realizados en el tema de paternidad múltiple en vertebrados.

Objetivos particulares

- I. Identificar el grupo de vertebrados más estudiado en el tema de paternidad múltiple.
- II. Determinar el marcador molecular más utilizado para inferir paternidad múltiple con base en la revisión de estudios.
- III. Comparar los programas estadísticos utilizados en los análisis de paternidad múltiple en vertebrados.

Métodos

Se realizó una revisión total de 82 estudios de paternidad múltiple en vertebrados (Figura 1) con el servidor Dirección General de Bibliotecas de la Universidad Nacional Autónoma de México (DGB-UNAM), el criterio utilizado para delimitar la búsqueda de estudios de paternidad múltiple en vertebrados fue: artículos científicos con el tema, *multiple paternity in fishes, amphibian, reptiles, birds, mammals*. Con base en la revisión de estudios indirectos y mixtos se determinaron los marcadores moleculares utilizados para inferir paternidad múltiple, con el servidor DGB, UNAM se realizó una búsqueda de información de los marcadores moleculares utilizados en estudios de paternidad múltiple en vertebrados. La selección de los programas estadísticos se determinó durante la revisión de los estudios indirectos y mixtos de paternidad múltiple en vertebrados.

Resultados

1. Revisión de estudios sobre paternidad múltiple en vertebrados.

El primer estudio directo de paternidad múltiple en vertebrados fue realizado en la década de 1970 la rana verde de ojos rojos y la arborícola gigante mexicana (*Agalychnis callidryas* y *A. dacnicolor* respectivamente; Pyburn, 1970), posteriormente en la década de 1980 fueron publicados los primeros estudios mixtos en la serpiente real común (*Lampropeltis getulus*, Zweifel y Dessauer, 1983), en el pájaro azul del este (*Sialia sialis*, Gowaty y Karlin, 1984), en el pájaro charlatán (*Dolichonyx oryzivorus*, Gavin y Bollinger, 1985) y en ánade real (*Anas platyrhynchos*, Evarts y Williams, 1987), a finales de 1980 se publicó el primer estudio indirecto de paternidad múltiple en la culebra de jarretera (*Thamnophis sirtalis*; Shwartz *et al.*, 1989). En la siguiente sección se presentan 82 estudios de paternidad múltiple revisados en esta tesina para cada grupo de vertebrados (Figura 1). Por grupos taxonómicos en este documento se presentan 13 estudios de paternidad múltiple realizados en peces (7 estudios indirectos y 6 estudios mixtos), 18 estudios realizados en anfibios (8 estudios directos, 3 estudios indirectos y 7 estudios mixtos), 34 estudios realizados en reptiles (1 estudio directo, 21 estudios indirectos y 12 estudios mixtos), 10 estudios en aves (2 estudios directos, 2 estudios indirectos y 6 estudios mixtos) y 7 estudios de mamíferos (7 estudios directos).

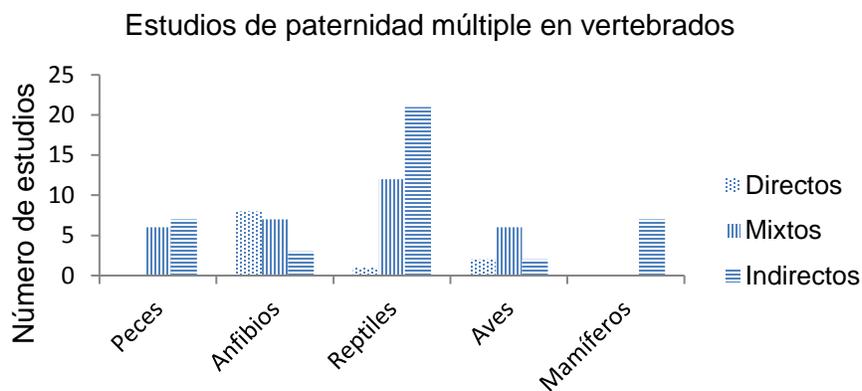


Figura 1. Número de estudios de paternidad múltiple en cinco grupos de vertebrados, 11 estudios directos, 40 estudios indirectos y 31 estudios mixtos.

Peces

Los patrones de apareamiento, el éxito reproductivo y los estudios de paternidad múltiple en peces son poco conocidos y difíciles de realizar debido al ambiente acuático en el que habita este grupo de vertebrados (Bekkevold *et al.*, 2002; Sefc *et al.*, 2008). Los primeros estudios de paternidad múltiple que se realizaron en este grupo de vertebrados fueron en el pez turquesa de Malawi (*Protomelas spilopterus*; Kellog *et al.*, 1998) y el pez mosquito occidental (*Gambusia holbrooki*; Zane *et al.*, 1999) (Tabla 1). Posteriormente, los estudios de paternidad múltiple en peces se realizaron en especies de importancia económica encontradas en criaderos como el bacalao (*Gadus morhua*; Bekkevold *et al.*, 2002) y el salmón (*Brycon orbignyanus*; Lopera-Barrero *et al.*, 2010), los estudios de especies en cautiverio propiciaron el desarrollo de experimentos, los organismos se expusieron a situaciones de estrés (Bekkevold *et al.*, 2002; Lopera-Barrero *et al.*, 2010), determinando que la diferencia en la talla de los machos causa agresividad entre ellos, provocando peleas para conseguir apareamientos (Riesch *et al.*, 2006).

La talla del macho es importante en la competencia intrasexual e intersexual para la elección de pareja (Anderson, 1994; Riesch *et al.*, 2006), es aceptada como factor de predicción de éxito reproductivo, incluso afecta indirectamente la adecuación (Fisher *et al.*, 2006). Es común que existan machos con más eventos reproductivos favorables, causando copulas forzadas por parte de los machos con pocos apareamientos, las copulas forzadas generan competencia espermática y paternidad múltiple (Deaton, 2007; Neff *et al.*, 2008). Ejemplos de copulas forzadas son el pez mosquito (*Gambusia affinis*; Deaton, 2007), el pez guppy (*Poecilia reticulata*; Neff *et al.*, 2008) y el pez arawana plateada (*Osteoglossum bicirrhosum*; Tovar-Verba, 2014).

En ocasiones las especies de un mismo género o pertenecientes a una familia tienen los mismos comportamientos reproductivos, principalmente porque las presiones de selección a las que se exponen los organismos son similares (Sefc *et*

Tabla 1. Resumen de artículos revisados sobre paternidad múltiple en el grupo de peces. El acomodo de la información fue de acuerdo al método utilizado para determinar paternidad múltiple, el número de loci mostrados en la tabla son de microsátélites, número de camadas estudiadas por especie, porcentaje de paternidad múltiple determinado en los estudios, promedio de machos que contribuyeron a la descendencia por camada y los autores del estudio.

| Especie | Número de loci | Número de camadas | Porcentaje de paternidad múltiple (%) | Promedio de machos por camada | Referencias |
|---------------------------------|----------------|-------------------|---------------------------------------|-------------------------------|-------------------------------------|
| Método indirecto | | | | | |
| <i>Gambusia holbrooki</i> | 3 | 25 | 98 | 2-5 | Zane <i>et al.</i> , 1999 |
| <i>Gadus morhua</i> | 3 | 50 | 80 | 2-4 | Bekkevold <i>et al.</i> , 2002 |
| <i>Poecilia reticulata</i> | 8 | 22 | 95 | 2-6 | Hain y Neff, 2007 |
| <i>Variabilichromis moorii</i> | 6 | 10 | 50 | 2-6 | Sefc <i>et al.</i> , 2008 |
| <i>Poecilia latipinna</i> | 8 | 40 | 70 | 3-5 | Girndt <i>et al.</i> , 2012 |
| <i>Xiphophorus birchmanni</i> | 4 | 31 | 84 | 2-5 | Paczolt <i>et al.</i> , 2014 |
| <i>Sebastes maliger</i> | 14 | 25 | 98 | 2-5 | Gray <i>et al.</i> , 2015 |
| Método mixto | | | | | |
| <i>Protomelas spilopterus</i> | 6 | 6 | 50 | 1-6 | Kellog <i>et al.</i> , 1998 |
| <i>Gambusia affinis</i> | 7 | 27 | 70 | 67 | Deaton, 2007 |
| <i>Poecilia reticulata</i> | 3 | 101 | 98 | 2-7 | Neff <i>et al.</i> , 2008 |
| <i>Leuresthes tenuis</i> | 4 | 17 | 88 | 2-9 | Byrne y Avise, 2009 |
| <i>Brycon orbignyanus</i> | 5 | 44 | 38 | 8 | Lopera-Barrero <i>et al.</i> , 2010 |
| <i>Osteoglossum bivirrhosum</i> | 8 | 14 | 21 | 2 | Tovar-Verba <i>et al.</i> , 2014 |

al., 2008), como las familias Poeciliidae y Cichlidae. Las hembras de la familia Poeciliidae, pueden almacenar el esperma, ellas tienen apareamientos múltiples y fecundación interna, lo que es una forma de cuidado parental (Evans y Schlupp, 2011). Dichas características las presentan el pez molly velero (*Poecilia latipinna*; Girndt *et al.*, 2012) y el pez guppy (*Poecilia reticulata*; Hain y Neff, 2007; Neff *et al.*, 2008). Sin embargo, en *P. reticulata* la presencia de paternidad múltiple también es asociada a las cópulas forzadas y a la depredación, debido a que en poblaciones con más depredación la reproducción es primordial para los organismos (Neff *et al.*, 2008). La familia Cichlidae tiene cuidado uniparental y biparental (Goodwin *et al.*, 1998), aun así en el pez turquesa de Malawi (*Protomelas spilopterus*; Kellog *et al.*, 1998) y el pez africano del este (*Variabilichromis moorii*; Sefc *et al.*, 2008) hay paternidad múltiple debido a la depredación y también porque durante la reproducción el macho al expulsar sus gametos al agua, fertiliza los huevos de los nidos adyacentes ocasionando paternidad múltiple (Sefc *et al.*, 2008). Por lo que la fecundación externa causa paternidad múltiple como en el pejerrey californiano (*Leuresthes tenuis*; Byrne y Avise, 2009) y el pez arawana plateada (*Osteoglossum bicirrhosum*; Tovar-Verba, 2014).

Anfibios

En el grupo de anfibios la duración de la temporada reproductiva es un factor importante de la poliandria y la paternidad múltiple, ya que entre más larga es la temporada de reproducción las hembras pueden elegir y monopolizar más machos (Byrne y Roberts, 2004; Liebgold *et al.*, 2006;). Los anfibios se clasifican en: el Orden Gymnophiona (cecilias), el Orden Caudata (salamandras) y el Orden Anura (ranas y sapos), los anfibios tienen fertilización interna y externa, lo que favorece el estudio de los comportamientos reproductivos que dan pie a la existencia de la paternidad múltiple (Hudson y Fu, 2013; Sandberg-Loua *et al.*, 2016)

El Orden Gymnophiona tiene pocos estudios sobre reproducción, cuidado parental y paternidad múltiple principalmente porque son organismos fosoriales y con fertilización interna, lo cual dificulta su estudio (Kupfer *et al.*, 2008). Sin embargo,

en la cecilia africana (*Boulengerula taitanus*; Kupfer *et al.*, 2008) se documentó paternidad múltiple (Tabla 2), debido a que las crías son cuidadas por los individuos jóvenes de la población, la hembra puede tener apareamientos múltiples al no invertir tiempo y energía en el cuidado parental (Mora-Benavides, 2000; Kupfer *et al.*, 2008).

En cambio, en el Orden Caudata se documentó que la paternidad múltiple se explica por el comportamiento social de los organismos, la reproducción en grupos grandes puede causar la contribución de varios machos a una camada (Myers y Zamudio, 2004), como en la salamandra moteada (*Ambystoma maculatum*; Tennessen y Zamudio, 2003), en la salamandra Ocoee (*Desmognathus ocoee*; Adams *et al.*, 2005) y en la salamandra de dorso rojo (*Plethodon cinereus*; Liebgold *et al.*, 2006), en estas salamandras hay paternidad múltiple porque los machos expulsan los espermatozoides al agua al mismo tiempo, lo que causa que se mezclen los espermatozoides en el medio acuático ocasionando que las hembras tomen espermatozoides de diferentes machos (Tennessen y Zamudio, 2003; Myers y Zamudio, 2004). Este comportamiento reproductivo incrementa la probabilidad de que los huevos fertilizados tengan mejor calidad, aunque no todos los machos tienen igual posibilidad de contribuir a los nidos, hay un sesgo reproductivo en el que existe un macho dominante, el cual contribuye en mayor cantidad a la descendencia. La dominancia del macho ha sido relacionada con el tiempo de llegada de los machos al sitio de reproducción (Jennions *et al.*, 1992), el macho dominante fue el primero en llegar al sitio, para defender el territorio y esperar a la hembra (Tennessen y Zamudio, 2003).

En el Orden Anura la paternidad múltiple ha sido estudiada en varias familias (Centrolenidae, Megophryidae, Myobatrachidae, Phyllomedusidae Ranidae, Rhacophoridae), las especies de estas familias tienen fertilización externa (Kasuya *et al.*, 1996; Byrne y Roberts, 2004; Ayres, 2008), permitiendo realizar estudios de paternidad múltiple de forma directa (Pyburn, 1970; Fukuyama, 1991; Ayres, 2008) (Tabla 2), ha sido documentado que durante el abrazo nupcial (el macho estimula

Tabla 2. Resumen de artículos revisados sobre paternidad múltiple en el grupo de anfibios. El acomodo de la información fue de acuerdo al método utilizado para determinar paternidad múltiple, el número de loci mostrados en la tabla son de microsatélites, número de camadas estudiadas por especie, porcentaje de paternidad múltiple determinado en los estudios, promedio de machos que contribuyeron a la descendencia por camada y los autores del estudio.

| Especie | Número de loci | Número de camadas | Porcentaje de paternidad múltiple (%) | Promedio de machos por camada | Referencias |
|--|----------------|-------------------|---------------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|
| Método directo | | | | | |
| <i>Phylomedusa callidryas</i> y <i>P. dacnicolor</i> | 0 | 16 | 50 | 2-3 | Pyburn, 1970 |
| <i>Rhacophorus schlegelii</i> | 0 | 15 | 44.4 | 2-3 | Fukuyama, 1991 |
| <i>Chiromantis xerampelina</i> | 0 | 37 | 66 | 2-3 | Jenions <i>et al.</i> , 1992 |
| <i>Crinia georgiana</i> | 0 | 19 | 90-95 | 2-5 | Byrne y Roberts, 1999 |
| <i>Rhacophorus arboreus</i> | 0 | 70 | 50 | 2-3 | Kasuya <i>et al.</i> , 1996 |
| <i>Crinia georgiana</i> | 0 | 22 | 70 | 2-3 | Byrne y Roberts, 2004 |
| <i>Rana iberica</i> | 0 | 10 | 99 | 2-3 | Ayres, 2008 |
| <i>Chiromantis xerampelina</i> | 0 | 15 | 60 | 2-3 | Byrne y Whiting, 2008 |
| Método indirecto | | | | | |
| <i>Desmognathus ocoee</i> | 3 | 28 | 96 | 2-3 | Adams <i>et al.</i> , 2005 |
| <i>Plethodon cinereus</i> | 4 | 13 | 85 | 2-3 | Liebogold <i>et al.</i> , 2006 |
| <i>Leptobranchium boringii</i> | 7 | 7 | 80 | 3 | Hudson y Fu, 2013 |
| Método mixto | | | | | |
| <i>Crinia georgiana</i> | 2* | 22 | 90 | 3 | Roberts <i>et al.</i> , 1999 |
| <i>Ambystoma maculatum</i> | 4 | 26 | 50 | 2-3 | Tannessen y Zamudio, 2003 |

| | | | | | |
|-------------------------------------|-----|-----|----|-----|------------------------------------|
| <i>Ambystoma maculatum</i> | 10 | 7 | 98 | 2-3 | Myers y Zamudio, 2004 |
| <i>Boulengerula taitanus</i> | 2** | 6 | 17 | 2 | Kupfer <i>et al.</i> , 2008 |
| <i>Kurixalus eiffingeri</i> | 5 | 31 | 96 | 4-9 | Chen <i>et al.</i> , 2011. |
| <i>Hyalinobatrachium valerioi</i> | 3 | 124 | 96 | 30 | Mangold <i>et al.</i> , 2015 |
| <i>Nymbaphrynoides occidentalis</i> | 8 | 12 | 70 | 2 | Sandberg-Loua <i>et al.</i> , 2016 |

*El análisis de paternidad fue realizado con isoenzimas.

**El análisis de paternidad fue realizado con AFLPs

a la hembra para expulsar los huevos) dos o tres machos fertilizan los huevos expulsados por una hembra, como en la rana verde de ojos rojos y la rana arborícola gigante mexicana (*Agalychnis callidryas* y *A. dacnicolor* respectivamente; Pyburn, 1970), en la rana voladora japonesa (*Rhacophorus schlegelii*; Fukuyama, 1991) y en la rana patilarga (*Rana ibérica*; Ayres, 2008). También los estudios directos determinaron que la paternidad múltiple en anfibios es ocasionada por las copulas forzadas, como en la rana que grazna (*Crinia georgiana*; Byrne y Roberts, 2004), en la rana arborícola china (*Kurixalus eiffingeri*; Chen *et al.*, 2011) y el sapo con bigotes (*Leptobrachium boringii*; Hudson y Fu, 2013), los machos cantan (macho dominante) para atraer a las hembras, en el sitio de canto un macho satélite (aquellos que pasan desapercibidos por los machos dominantes, ya sea por su conducta o por su similitud con las hembras) atrapa a la hembra, cuando ella busca al macho dominante y la obliga a la copula (Kasuya *et al.*, 1996; Byrne y Roberts, 2004). Por otro lado, la presencia de machos oportunistas también causa paternidad múltiple, ya que ha sido documentado que los machos oportunistas expulsan sus gametos en nidos de espuma de otros machos como en la rana arborícola gris (*Chiromantis xerampelina*; Jenions *et al.*, 1992), aunque el macho que construyó el nido de espuma fertiliza aproximadamente el 80% de los huevos (Byrne y Whiting, 2008). Sin embargo, los machos maximizan el éxito reproductivo al ser oportunistas y compartir apareamientos (Roberts *et al.*, 1999; Sandberg-Loua *et al.*, 2016).

Reptiles

Los reptiles se clasifican en: Orden Crocodylia (cocodrilos y caimanes), Orden Testudines (tortugas) y Orden Squamata (lagartos y serpientes), el último Orden es el grupo más diverso de reptiles por sus variadas características morfológicas (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010). Los reptiles tienen como sistema de apareamiento la poligamia porque el cuidado parental es limitado o no existe (Chapple y Keogh, 2005; Uller y Olsson, 2008). Los sistemas de apareamiento de reptiles son caracterizados por la dominancia social y la estructura espacial (Moore *et al.*, 2008). Durante la revisión de estudios en el grupo de reptiles se encontró una generalización sobre la condición en las hembras a almacenar

esperma (Chapple y Keogh, 2005; Moore *et al.*, 2008), ocasionando que en los estudios de comportamiento reproductivo detecten altas frecuencias de paternidad múltiple (Davis *et al.*, 2001; Chapple y Keogh, 2005).

En el Orden Crocodylia únicamente se han realizado estudios indirectos de paternidad múltiple (Tabla 3) porque es difícil una clara observación de los organismos debido a que habitan en pantanos (Lang, 1989; Davis *et al.*, 2001). Los cocodrilos son organismos territoriales y agresivos con el fin de obtener acceso a los apareamientos y recursos (Davis *et al.*, 2001), aún con la presencia de un macho dominante en estos reptiles hay paternidad múltiple como en el aligátor americano (*Alligator mississippiensis*; Magnusson *et al.*, 1989; Lance *et al.*, 2009), el aligátor chino (*Alligator sinensis*; Hu y Wu, 2010), el cocodrilo mexicano (*Crocodylus moreletii*; McVay *et al.*, 2008), en el caimán negro (*Melanosuchus niger*, Muniz *et al.*, 2011) y el cocodrilo del Orinoco (*C. intermedius*; Rossi-Laferriere *et al.*, 2016). La paternidad múltiple en especies de caimanes y cocodrilos es influenciada por factores como la densidad de los individuos sexualmente maduros, las tasas de encuentro entre parejas y el periodo fértil de los individuos (McVay *et al.*, 2008; Hu y Wu, 2010; Rossi-Laferriere *et al.*, 2016).

En el Orden Testudines la paternidad múltiple ha sido estudiada con fines de conservación (Bollmer *et al.*, 1999; Theissingner *et al.*, 2009; Joseph y Shaw, 2011), principalmente en tortugas marinas (Tabla 3). Los estudios de paternidad múltiple directos pueden variar con los resultados de los estudios indirectos (Fitzsimmons, 1998), como en los estudios de la tortuga verde (*Chelonia mydas*; Fitzsimmons, 1998; Alfaro-Núñez *et al.*, 2015), la tortuga boba (*Caretta caretta*; Bollmer *et al.*, 1999) y la tortuga carey (*Eretmochelys imbricata*; Joseph y Shaw, 2011), estas diferencias en los resultados del método directo y método indirecto es debido a la fuerte competencia espermática que hay en las poblaciones (Theissingner *et al.*, 2009). Sin embargo, los machos dominantes en las poblaciones generan baja presencia de paternidad múltiple (Alfaro-Núñez *et al.*, 2015), como en la tortuga plana (*Natator depressus*; Theissingner *et al.*, 2009).

Los estudios de paternidad múltiple en el Orden Squamata, Suborden Lacertilia han sido realizados principalmente con fines de conservación como en el tuátara (*Sphenodon punctatus*; Moore *et al.*, 2008), con el fin de aumentar el tamaño efectivo de la población y evitar la pérdida de diversidad genética (Moore *et al.*, 2008). Al estudiar la paternidad múltiple en *S. punctatus*, se determinó mayor frecuencia de paternidad múltiple en la población en cautiverio comparada con una población natural, debido a que hay más encuentros reproductivos en los organismos de se encuentran en cautiverio (Moore *et al.*, 2009). La paternidad múltiple es consecuencia de la organización espacial de los individuos y la distribución de los recursos como en la lagartija espinosa rayada (*Sceloporus virgatus*; Abell, 1997), el eslizón de montaña (*Pseudemoia entrecasteauxii*; Stapley *et al.*, 2003), el eslizón blanco (*Egernia whitii*; Chapple y Keogh, 2005), la anolis de las Bahamas (*Anolis sagrei*; Calsbeek *et al.*, 2007) y el eslizón acuático del este (*Eulamprus quoyii*; Noble *et al.*, 2013), debido a que las hembras copulan con los machos más cercanos a ellas (Abell, 1997; Keogh *et al.*, 2013). La monopolización de recursos causan copulas forzadas y paternidad múltiple (Laloi *et al.*, 2004), ya que los machos del eslizón de agua templada (*Eulamprus heatwolei*, Morrison *et al.*, 2002) copulan con las hembras para tener acceso a los recursos que ellas monopolizan (Morrison *et al.*, 2002) y en la lagartija de turbera (*Lacerta vivipara*; Fitze *et al.*, 2005) las hembras son obligadas a copular para tener acceso a los recursos que los machos monopolizan (Fitze *et al.*, 2005). La paternidad múltiple también es consecuencia de la temperatura ambiental, ya que a mayor temperatura, la temporada reproductiva es más larga permitiendo a las hembras tener apareamientos múltiples (Sinervo *et al.*, 2010; Olsson *et al.*, 2011), como en el lagarto ágil (*Lacerta agilis*; Olsson *et al.*, 2011).

En el Orden Squamata, Suborden Serpentes los estudios mixtos fueron los primeros trabajos realizados en serpientes, como en la serpiente real común (*Lampropeltis getula*; Zweifel y Dessauer, 1983) y la serpiente de agua del norte (*Nerodia sipedon*; Barry *et al.*, 1992). En serpientes, la paternidad múltiple ha sido poco estudiada, debido a que se infiere esta estrategia reproductiva porque las serpientes son organismos con tendencias a formar grupos reproductivos y tener

Tabla 3. Resumen de artículos revisados sobre paternidad múltiple en el grupo de reptiles. El acomodo de la información fue de acuerdo al método utilizado para determinar paternidad múltiple, el número de loci mostrados en la tabla son de microsatélites, número de camadas estudiadas por especie, porcentaje de paternidad múltiple determinado en los estudios, promedio de machos por camada que contribuyeron a la descendencia por camada y los autores del estudio.

| Especie | Número de loci | Número de camadas | Porcentaje de paternidad múltiple (%) | Promedio de machos por camada | Referencias |
|-----------------------------------|----------------|-------------------|---------------------------------------|-------------------------------|--|
| Método directo | | | | | |
| <i>Eulamprus heatwolei</i> | 0 | 26 | 73 | 3 | Keogh <i>et al.</i> , 2013 |
| Método indirecto | | | | | |
| <i>Melanosuchus niger</i> | 6 | 6 | 100 | 2-6 | Muniz <i>et al.</i> , 2011 |
| <i>Crocodylus intermedius</i> | 17 | 20 | 50 | 3 | Rossi-Lafferriere <i>et al.</i> , 2016 |
| <i>Chelonia mydas</i> | 5 | 13 | 99 | 3 | Fitzsimmons, 1998 |
| <i>Caretta caretta</i> | 2 | 26 | 98 | 2-3 | Bollmer <i>et al.</i> , 1999 |
| <i>Natator depressus</i> | 4 | 14 | 96 | 2.4 | Theissingner <i>et al.</i> , 2009 |
| <i>Eretmochelys imbricata</i> | 4 | 12 | 25 | 2 | Joseph y Shaw, 2011 |
| <i>Chelonia mydas</i> | 4 | 12 | 92 | 2-5 | Alfaro-Núñez <i>et al.</i> , 2015 |
| <i>Sceloporus virgatus</i> | 2 | 17 | 93 | 2-5 | Abell, 1997 |
| <i>Eulamprus heatwolei</i> | 6 | 17 | 82.4 | 2-4 | Morrison <i>et al.</i> , 2002 |
| <i>Pseudemoia entrecasteauxii</i> | 15 | 36 | 57 | 2-4 | Stapley <i>et al.</i> , 2003 |
| <i>Lacerta vivipara</i> | 6 | 30 | 66.2 | 2-3 | Laloi <i>et al.</i> , 2004 |
| <i>Anolis sagrei</i> | 8 | 63 | 80.7 | 2-3 | Calsbeek <i>et al.</i> , 2007 |
| <i>Eulamprus quoyii</i> | 6 | 42 | 65 | 2-4 | Noble <i>et al.</i> , 2013 |
| <i>Thamnophis sirtalis</i> | 4* | 32 | 55 | 3 | Schwartz <i>et al.</i> , 1989 |

| | | | | | |
|--|----|----|------|-----|----------------------------------|
| <i>Thamnophis sirtalis</i> | 4 | 6 | 72 | 3 | McCracken <i>et al.</i> , 1999 |
| <i>Thamnophis sirtalis</i> | 3 | 12 | 50 | 3 | Trenton <i>et al.</i> , 2002 |
| <i>Thamnophis elegans</i> | 3 | 6 | 50 | 3 | Garner y Larsen, 2005 |
| <i>Enhydris enhydris</i> y <i>E. subtaeniata</i> | 13 | 18 | 65 | 2-4 | Voris <i>et al.</i> , 2008 |
| <i>Vipera berus</i> | 13 | 15 | 50 | 2-8 | Ursenbacher <i>et al.</i> , 2009 |
| <i>Storeria occipitomaculata</i> , <i>S. dekayi</i> , <i>Thamnophis radix</i> , <i>T. sauritus</i> <i>Nerodia</i> <i>rhombofifer</i> y <i>Regina septemvittata</i> | 6 | 40 | 90 | 2-6 | Wusterbarth <i>et al.</i> , 2010 |
| <i>Lachesis muta muta</i> | 10 | 5 | 70 | 2-3 | Pozarowski <i>et al.</i> , 2013 |
| Método mixto | | | | | |
| <i>Alligator mississippiensis</i> | 5 | 22 | 31.8 | 3 | Davis <i>et al.</i> , 2001 |
| <i>Crocodylus moreletii</i> | 9 | 13 | 69.2 | 2-3 | McVay <i>et al.</i> , 2008 |
| <i>Alligator mississippiensis</i> | 10 | 10 | 67 | 2 | Lance <i>et al.</i> , 2009 |
| <i>Alligator sinensis</i> | 5 | 18 | 51 | 2 | Hu y Wu, 2010 |
| <i>Lacerta vivipara</i> | 5 | 12 | 57.1 | 2-4 | Fitze <i>et al.</i> , 2005 |
| <i>Egernia whitii</i> | 4 | 60 | 46.4 | 2-4 | Chapple y Keogh, 2005 |
| <i>Sphenodon punctatus</i> | 7 | 16 | 50 | 3 | Moore <i>et al.</i> , 2008 |
| <i>Sphenodon punctatus</i> | 7 | 21 | 8.3 | 5 | Moore <i>et al.</i> , 2009 |
| <i>Lacerta agilis</i> | 21 | 26 | 60 | 3 | Olsson <i>et al.</i> , 2011 |
| <i>Lampropeltis getula</i> | 2* | 6 | 99 | 2 | Zweifel y Dessauer, 1983 |
| <i>Nerodia sipedon</i> | 7* | 14 | 21.4 | 2-4 | Barry <i>et al.</i> , 1992 |
| <i>Crotalus atrox</i> | 27 | 24 | 50 | 2-3 | Clark <i>et al.</i> , 2014 |

*El análisis de paternidad fue realizado con isoenzimas como marcador molecular.

apareamientos múltiples (Barry *et al.*, 1992; Pozarowski *et al.*, 2013; Clark *et al.*, 2014), incluso ha sido generalizado que las especies que pertenecen a un mismo género o a una familia tienen las mismas estrategias reproductivas (Wusterbarth *et al.*, 2010); por ejemplo, la culebra rayada (*Thamnophis sirtalis*; McCracken *et al.*, 1999) ha sido estudiada en varias ocasiones y con diferentes marcadores moleculares (Tabla 3), confirmando siempre paternidad múltiple, al igual que en la culebra listonada elegante (*T. elegans*; Garner y Larsen, 2005). También ha sido generalizado que las hembras pueden almacenar esperma (Schwartz *et al.*, 1989; Barry *et al.*, 1992; Garner y Larsen, 2005; Clark *et al.*, 2014), debido a que las serpientes no son organismos sociales y los encuentros reproductivos son esporádicos, los ciclos reproductivos son anuales, bienales o trianuales (Ursenbacher *et al.*, 2009), al estudiar y comparar las poblaciones naturales con las poblaciones en cautiverio en la serpiente acuática arcoíris (*Enhydris enhydris*; Voris *et al.*, 2008), la serpiente acuática rayada (*E. subtaeniata*; Voris *et al.*, 2008), la víbora europea (*Vipera berus*; Ursenbacher *et al.*, 2009) y la serpiente de cascabel muda (*Lachesis muta muta*; Pozarowski *et al.*, 2013), se confirmó paternidad múltiple aunque los encuentros reproductivos fueron escasos en poblaciones naturales (Voris *et al.*, 2008).

Aves

En aves han sido realizados estudios directos de paternidad múltiple, principalmente porque se han documentado copulas extra-pareja en estudios etológicos (Gavin y Bollinger, 1985; Birkhead y Moller, 1995; Heer, 1996; Kempenaers *et al.*, 1997; Rodríguez-Teijeiro *et al.*, 2003). En este grupo de vertebrados es común el cuidado paterno como estrategia reproductiva de los machos para asegurar la adecuación (Birkhead y Moller, 1995; Heer, 1996; Rodríguez-Teijeiro *et al.*, 2003), ya que las hembras aprovechan el cuidado paterno para tener apareamientos múltiples (Gavin y Bollinger, 1985; Birkhead y Moller, 1995; Rodríguez-Teijeiro *et al.*, 2003), como en el azulejo de garganta canela (*Sialia sialis*; Gowaty y Karlin, 1984), el pájaro charlatán (*Dolichonyx oryzivorus*; Gavin y Bollinger, 1985) y la codorniz (*Coturnix coturnix*; Rodríguez-

Tabla 4. Resumen de artículos revisados sobre paternidad múltiple en el grupo de aves. El acomodo de la información fue de acuerdo al método utilizado para determinar paternidad múltiple, el número de loci mostrados en la tabla son de microsatélites, número de camadas estudiadas por especie, porcentaje de paternidad múltiple determinado en los estudios, promedio de machos que contribuyeron a la descendencia por camada y los autores del estudio.

| Especie | Número de loci | Número de camadas | Porcentaje de paternidad múltiple (%) | Promedio de machos por camada | Referencias |
|---|----------------|-------------------|---------------------------------------|-------------------------------|---|
| Método directo | | | | | |
| <i>Parus major</i> , <i>Agelaius phoeniceus</i> y <i>Sturnus vulgaris</i> | 0 | 29 | 80 | 2 | Birkhead y Moller, 1995 |
| <i>Coturnix coturnix</i> | 0 | 14 | 22 | 2-5 | Rodríguez-Teijeiro <i>et al.</i> , 2003 |
| Método indirecto | | | | | |
| <i>Acrocephalus palustris</i> , <i>A. arundinaceus</i> y <i>A. paludicola</i> | 6 | 15 | 76 | 3 | Leisler y Wink, 2000 |
| <i>Trachyneta bicolor</i> | 7 | 88 | 90 | 2-6 | Dunn <i>et al.</i> , 2009 |
| Método mixto | | | | | |
| <i>Sialia sialis</i> | 2* | 27 | 25 | 3 | Gowaty y Karlin, 1984 |
| <i>Anas platyrhynchos</i> | 8* | 11 | 25 | 3 | Evarts y Williams, 1987 |
| <i>Dolichonyx oryzivorus</i> | 3* | 40 | 50 | 3 | Gavin y Bollinger, 1985. |
| <i>Prunella collaris</i> | 2* | 39 | 40 | 4 | Heer, 1996 |
| <i>Parus caeruleus</i> | 4 | 40 | 41.8 | 2-3 | Kempenaers <i>et al.</i> , 1997 |
| <i>Centrocercus urophasianus</i> | 13 | 104 | 54.5 | 2-7 | Bird <i>et al.</i> , 2012 |

*El análisis de paternidad fue realizado con isoenzimas

Teijeiro *et al.*, 2003). En aves también hay paternidad múltiple aún con la presencia de machos dominantes como en el acentor alpino (*Prunella collaris*; Heer, 1996), el carricero polígloa (*Acrocephalus palustris*; Leisler y Wink, 2000), el carricero tordal (*A. arundinaceus*; Leisler y Wink, 2000) y el carricero cejudo (*A. paludicola*; Leisler y Wink, 2000) (Tabla 4), en estas aves hay paternidad múltiple porque los machos satélite copulan con la hembra cuando el macho dominante deja el nido en busca de comida (Heer, 1996; Leisler y Wink, 2000), por lo que la hembra puede tener varias copulas, los machos responden restringiendo los recursos (Leisler y Wink, 2000) o con copulas forzadas como en el ánade real (*Anas platyrhynchos*; Evarts y Williams, 1987).

La paternidad múltiple es más frecuente en algunas especies de aves como en el herrerillo común (*Parus caeruleus*; Kempenaers *et al.*, 1997) y la golondrina bicolor (*Trachyneta bicolor*; Dunn *et al.*, 2009), las hembras jóvenes (con una o dos temporadas reproductivas de experiencia) tienen más copulas porque el principal interés es reproducirse, en cambio las hembras con más experiencia reproductiva buscan machos que cuiden a las crías (Dunn *et al.*, 2009). Sin embargo, en aves la paternidad múltiple en ocasiones es accidental, debido al parasitismo de puestas como en el gallo de salvia (*Centrocercus urophasianus*; Bird *et al.*, 2012), ya que las hembras parásitas (hembras que dejan a sus huevos en otros nidos) tienen mayor oportunidad de conseguir apareamientos múltiples (Bird *et al.*, 2012).

Mamíferos

Los mamíferos pueden tener como sistema de apareamiento la poliandria pero las características fisiológicas de las hembras no permiten almacenar esperma y por lo tanto la posibilidad de paternidad múltiple es baja (Moller, 1989; Breed y Adams, 1992). Sin embargo, al realizar estudios indirectos de paternidad múltiple en mamíferos (Tabla 5) como en el ratón listado (*Apodemus agrarius*; Baker *et al.*, 1999), el ratón de campo (*A. sylvaticus*; Baker *et al.*, 1999; Bartmann y Gerlach, 2001) y el ratón doméstico (*Mus domesticus*; Dean *et al.*, 2006) fue corroborada paternidad múltiple, debido a que los apareamientos múltiples son comunes entre los ratones (Baker *et al.*, 1999; Bartmann *et al.*, 2001; Dean *et al.*, 2006), ya que la

Tabla 5. Resumen de artículos revisados sobre paternidad múltiple en el grupo de mamíferos. El acomodo de la información fue de acuerdo al método utilizado para determinar paternidad múltiple, el número de loci mostrados en la tabla son de microsatélites, número de camadas estudiadas por especie, porcentaje de paternidad múltiple determinado en los estudios, promedio de machos que contribuyeron a la descendencia por camada y los autores del estudio.

| Especie | Número de loci | Número de camadas | Porcentaje de paternidad múltiple (%) | Promedio de machos por camada | Referencias |
|---|----------------|-------------------|---------------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| Método indirecto | | | | | |
| <i>Apodemus agrarius</i> y <i>A. sylvaticus</i> | 11 | 16 | 80 | 2-6 | Baker <i>et al.</i> , 1999 |
| <i>A. sylvaticus</i> | 9 | 27 | 85 | 2-3 | Bartmann <i>et al.</i> , 2001 |
| <i>Spermophilus richardsonii</i> | 7 | 15 | 80 | 2-3 | Hare <i>et al.</i> , 2004 |
| <i>Odocoileus virginianus</i> | 12 | 60 | 22 | 2 | Sorin, 2004 |
| <i>Mus domesticus</i> | 8 | 76 | 43 | 3 | Dean <i>et al.</i> , 2006 |
| <i>Eptesicus fuscus</i> | 9 | 26 | 80 | 2 | Vonhof <i>et al.</i> , 2006 |
| <i>Tamias striatus</i> | 11 | 70 | 60 | 4 | Bergeron <i>et al.</i> , 2011 |

paternidad múltiple en ratones depende del nivel de competencia de los machos (Dean *et al.*, 2006). También en las ardillas como la ardilla de Richardson (*Spermophilus richardsonii*; Hare *et al.*, 2004) y la ardilla listada del este (*Tamias striatus*; Bergeron *et al.*, 2011) hay paternidad múltiple (Tabla 5), porque las hembras copulan con los machos más cercanos geográficamente a ellas (Hare *et al.*, 2004; Bergeron *et al.*, 2011).

En mamíferos los estudios directos de paternidad múltiple son escasos por el comportamiento de los individuos o el hábitat, como en el murciélago moreno (*Eptesicus fuscus*; Vonhof *et al.*, 2006) y el ciervo cola blanca (*Odocoileus virginianus*; Sorin, 2004), ambas especies tienen bajas frecuencias de paternidad múltiple, debido a que los machos son dominantes; no obstante, ha sido documentada la paternidad múltiple porque los machos jóvenes (que van iniciando sus primeros encuentros reproductivos) copularon con la hembra cuando el macho dominante estuvo distraído (Sorin, 2004; Vonhof *et al.*, 2006).

2. Marcadores moleculares para inferir paternidad múltiple.

Las técnicas de biología molecular han contribuido al estudio y análisis de los sistemas de apareamiento, además las técnicas moleculares han permitido explorar la monogamia o poligamia de las especies (Griffit *et al.*, 2002). Los marcadores moleculares se clasifican en dos grupos, los bioquímicos y los de ADN (ácido desoxirribonucleico) (Becerra y Paredes, 2000; González, 2003; Aranguren-Méndez *et al.*, 2005; Rentaria-Álcantara, 2007). Dentro de los bioquímicos están las proteínas (Becerra y Paredes, 2000) como las isoenzimas que fueron los primeros marcadores moleculares utilizados en los estudios de paternidad múltiple (Pyburn, 1970; Gottlieb, 1989; Van Marle-Köster y Nel, 2003), posteriormente se desarrollaron marcadores moleculares con base en el ADN como los Polimorfismos en la Longitud de Fragmentos Amplificados (AFLPs) y microsatélites (Sadberg-Loua *et al.*, 2016). En el presente documento se determinó que los marcadores moleculares utilizados en estudios indirectos y mixtos son las isoenzimas (11.2%), los AFLPs (1.4%) y microsatélites (87.3%)

(Figura 2). En el siguiente apartado se presenta un resumen de los marcadores moleculares utilizados para inferir paternidad múltiple en vertebrados.

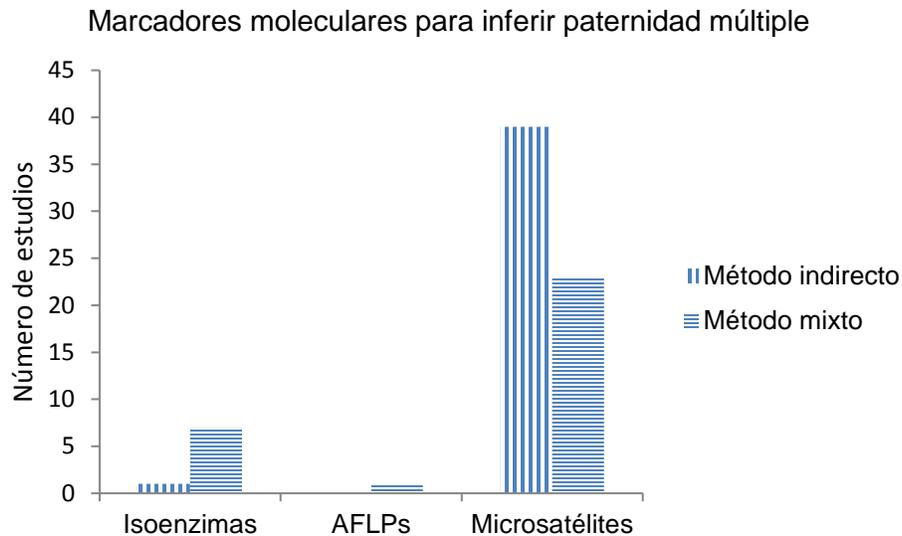


Figura 2. Número de estudios indirectos y mixtos de paternidad múltiple en vertebrados que utilizaron isoenzimas, AFLPs y microsatélites.

Isoenzimas

Las isoenzimas son formas moleculares múltiples que catalizan la misma reacción química bajo diferentes condiciones o en diferentes tejidos (Jarvis *et al.*, 2006; González-Cózatl *et al.*, 2007; Silverthorn, 2009), comparten un sustrato en común que difiere en su movilidad electroforética (Ramírez *et al.*, 1991; Azofeita-Delgado, 2006) y las isoenzimas han sido utilizadas en los estudios de diversidad genética, evolutivos y de paternidad múltiple al representar diferentes loci porque los individuos de una población pueden tener diferentes formas moleculares de la misma proteína (Gottlieb, 1989; Quirós, 1991; Becerra y Paredes, 2000; Azofeita-Delgado, 2006; González-Cózatl *et al.*, 2007). Las desventajas de las isoenzimas son que no reflejan los cambios genéticos que ocurren en el ADN, el bajo nivel de polimorfismo y la expresión de las proteínas es afectada por factores ambientales (Kesseli *et al.*, 1991; Aagaard *et al.*, 1998; Becerra y Paredes, 2000). Las isoenzimas son neutras (no están sujetas a fuerzas selectivas), detectan polimorfismo y son codominantes (permite distinguir los genotipos homocigotos y heterocigotos) (Quirós, 1991; Aagaard *et al.*, 1998; Paredes y Gepts, 1995;

González-Cózatl *et al.*, 2007); aunque las isoenzimas han sido utilizadas en los estudios de biología evolutiva, biología reproductiva y en los patrones de fecundación (Becerra y Paredes, 2000; Azofeita-Delgado, 2006), las desventajas antes mencionadas de estas enzimas causó la propuesta del uso de marcadores moleculares basados en ADN (Kupfer *et al.*, 2008; Sadberg-Loua *et al.*, 2016).

AFLPs

Los AFLPs usan como codones de inicio oligonucleótidos complementarios a las secuencias que han sido ligadas en cada extremo de la cadena de ADN (González-Fortes, 2008), el polimorfismo es detectado por la presencia o ausencia de fragmentos, utilizando la técnica de PCR (por sus siglas en inglés: reacción en cadena de la polimerasa) para la multiplicación del ADN (Vos *et al.*, 1995; Tohme *et al.*, 1996; Becerra y Paredes, 2000; Whitlock *et al.*, 2005). Los AFLPs son precisos y existen dos formas de conocer el tamaño de los alelos: la marcación radioactiva de los productos amplificados, las bandas son separadas en geles de poliacrilamida y por la tinción directa del gel con el nitrato de plata para observar las bandas (Becerra y Paredes, 2000; Azofeita-Delgado, 2006). Los AFLPs han sido utilizados para realizar mapas genéticos, estudios de hibridación interespecífica e intraespecífica, estudios de parentesco y análisis de estructura poblacional (Parker *et al.*, 1998; Becerra y Paredes, 2000; Azofeita-Delgado, 2006). En los estudios de paternidad múltiple los AFLPs son poco útiles al ser dominantes (no se observa una diferencia entre los homocigotos de los heterocigotos), ya que los AFLPs sobrestiman la frecuencia de paternidad múltiple en las camadas (Becerra y Paredes, 2000) y la estimación de las frecuencias alélicas es de forma indirecta con el uso de análisis estadísticos como el índice de similitud S_{xy} (Lynch, 1990; Kupfer *et al.*, 2008).

Microsatélites

Los microsatélites son tramos cortos de la secuencia de ADN repetidas en tándem (Cheng y Crittenden, 1994; Becerra y Paredes, 2000; Schlötterer, 2000; González, 2003, Lara de la Cruz, 2011), presentan herencia mendeliana simple, son

codominantes, están distribuidos a lo largo del genoma en regiones codificantes y no codificantes del ADN nuclear en vertebrados (Gupta *et al.*, 1994; Dodgson *et al.*, 1997; González, 2003). Las secuencias en los microsatélites están formadas de 1 a 6 pares de bases, conocidas como mononucleótidos (AA), dinucleótidos (CA) y tetranucleótidos (AAGG). Los microsatélites son clasificados en tres tipos de acuerdo a sus unidades de repetición y longitud (número de repeticiones en un locus): 1) microsatélites perfectos son repeticiones en un número mínimo de 9 unidades sin interrupción y sin repeticiones adyacentes; por ejemplo, (CA)_n, 2) microsatélites compuestos son 2 o más repeticiones con mínimo 9 unidades ininterrumpidas que pueden ser combinaciones de pares de bases, por ejemplo (CA)_n-(GA)_m y 3) microsatélites interrumpidos son repeticiones mayores a 9 unidades separadas por 2 a 4 pares de bases, por ejemplo (CA)_n- GCT- (GA)_m (González, 2003). La tasa de mutación de los microsatélites va de 10⁻⁶ a 10⁻² por generación (Schlötterer, 2000), lo que favorece un alto polimorfismo debido a que la tasa de mutación es influenciada por la variación en el número de repeticiones y el tipo de repeticiones, ya que es mayor la probabilidad de mutación en dinucleótidos que en tetranucleótidos, estas variaciones en las secuencias permite diferenciar a los alelos (Ellegren, 2000; Schlötterer, 2000; González, 2003). Por el alto grado de polimorfismo de los microsatélites han sido utilizados para la identificación de individuos y para pruebas de paternidad (Schlötterer, 2000). Los microsatélites también han sido utilizados en genética de la conservación, debido a que el tejido para la obtención de ADN puede ser extraído de varias partes del cuerpo de los individuos estudiados (pelo, hueso, sangre, hígado, riñón, pulmón, piel, escamas), evitando el sacrificio de los ejemplares (Ellegren, 1993; Ernest *et al.*, 2000; González, 2003; Sunny *et al.*, 2015).

3. Programas estadísticos utilizados para inferir paternidad múltiple.

El estudio de la paternidad múltiple a nivel molecular ha permitido desarrollar programas estadísticos que analizan los resultados obtenidos a partir de los marcadores moleculares con la finalidad de proveer información de la estructura familiar de los individuos analizados (Goodnight y Queller, 1999; Jones, 2003). Los

programas estadísticos que infieren paternidad múltiple utilizan genotipos paternos, maternos y de la descendencia para establecer una probabilidad de parentesco con base en la distribución de frecuencias alélicas y genotipos (Goodnight y Queller, 1999; Marshall *et al.*, 1998; Jones, 2003; Gray *et al.*, 2015). En este trabajo se determinó que son siete programas estadísticos utilizados para inferir paternidad múltiple en vertebrados: Cervus (Marshall *et al.*, 1998), Gerud (Jones, 2005), Colony (Jones y Wang, 2010), Parentage (Emery *et al.*, 2001), Kinship (Goodnight y Queller, 1999), Pedigree (Smith *et al.*, 2001) y Papa (Duchesne *et al.*, 2002); aunque se han desarrollado 26 programas estadísticos que permiten inferir paternidad múltiple (Jones *et al.*, 2010). En el siguiente apartado se presenta un resumen de las principales características de los siete programas estadísticos utilizados en los análisis de paternidad múltiple de vertebrados (Figura 3).

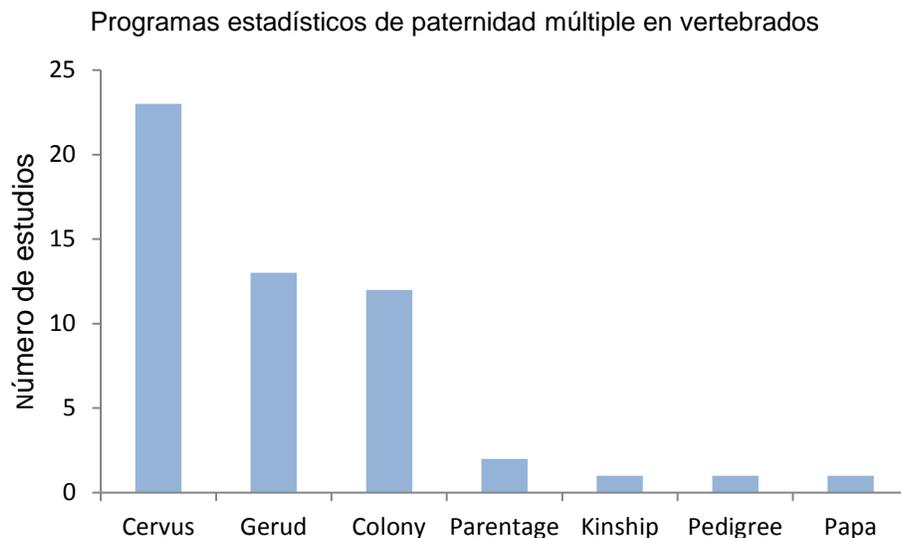


Figura 2. Programas estadísticos utilizados para inferir paternidad múltiple en vertebrados.

Cervus

La finalidad de Cervus es encontrar un posible padre o madre de la descendencia analizada en poblaciones polígamas y exponer la probabilidad de que un macho tenga una relación de parentesco más cercana a la descendencia que otro macho arbitrario, asignando paternidad al macho más cercano genéticamente con base en los genotipos de los individuos analizados. El programa infiere paternidad con

el método de puntuación LOD, es un logaritmo de probabilidad que compara la probabilidad de ligamiento entre dos loci (Page *et al.*, 1998). Para inferir la paternidad Cervus tiene dos hipótesis: el presunto padre es el verdadero padre y el presunto padre no se relaciona con el individuo seleccionado de modo aleatorio dentro de la población (Marshall *et al.*, 1998). Por lo que Cervus debe conocer los genotipos de la descendencia, el genotipo materno y los genotipos de los posibles padres; no obstante Cervus asigna paternidad aunque sean desconocidos los genotipos paternos pero el programa debe conocer los genotipos de la descendencia y el genotipo de la madre; sin embargo, la paternidad no se asigna cuando los genotipos de la madre y un posible padre son idénticos (Tabla 6). Cervus considera que dentro de la población hay mutaciones, alelos nulos, errores de escritura de los genotipos analizados; por lo que el programa tiene 80-95% de confiabilidad al asignar paternidad. Además Cervus realiza análisis utilizados en los estudios de diversidad genética como una prueba de equilibrio Hardy-Weinberg, indica la frecuencia alélica y los coeficientes de endogamia (Tabla 6).

Gerud

Este programa infiere paternidad con los genotipos de los posibles padres, de la madre y de la progenie, para ello Gerud considera los alelos segregados por locus de una camada. Para que sea determinada la madre de la camada analizada, todos los alelos de la progenie son combinados entre ellos para formar parejas; una vez formado el primer conjunto de parejas, se realiza una nueva combinación de parejas de forma aleatoria; el alelo que compartan todos los individuos de la camada proviene de la madre y los demás alelos diferentes pertenecen a los posibles padres. Posteriormente se realiza una nueva combinación de alelos paternos para determinar el número de padres que contribuyen genéticamente a una camada. Para confirmar los resultados, Gerud tiene un programa complementario, Gerudism que infiere los genotipos de la descendencia a partir del genotipo materno y los genotipos paternos determinados anteriormente por Gerud (Jones, 2005). Este programa es 90% confiable en la reconstrucción del genotipo paterno y 95% confiable en la reconstrucción del genotipo materno. Sin

Tabla 6. Resumen de las principales características de los programas estadísticos utilizados en los análisis de paternidad múltiple en vertebrados. La tabla exhibe el método estadístico que utiliza cada programa para inferir paternidad, ventajas y desventajas de los programas, el nivel de confiabilidad de los resultados. Los programas analizan los resultados obtenidos de marcadores moleculares codominantes.

| Nombre del programa | Método de paternidad | Ventajas | Desventajas | Confianza (%) | Referencia |
|---------------------|--|--|---|---------------|-------------------------------|
| Cervus | Puntuación LOD | Calcula presencia de alelos nulos, errores de escritura y mutaciones, indica la frecuencia alélica | La paternidad no es asignada con genotipos idénticos | 80-95 | Marshall <i>et al.</i> , 1998 |
| Gerud** | Número mínimo de locus y de mutilocus. | Indica la frecuencia alélica | Sobrestima el número de padres. | 90-95 | Jones, 2005 |
| Colony* | Método de verosimilitud. | Analiza genotipos de especies haploides y diploides | Parentesco entre los individuos de la población | 85 | Jones y Wang, 2010 |
| Parentage | Análisis Bayesiano. | Considera la presencia de mutaciones y errores de escritura | Sobrestima el número de padres asignados | 95 | Emery <i>et al.</i> , 2001 |
| Kinship** | Método de probabilidad. | Analiza genotipos de especies haploides y diploides | Para realizar el análisis se necesitan mínimo 20 individuos. No es de acceso libre. | 95 | Goodnight y Queller, 1999 |
| Pedigree | Algoritmo Monte-Carlo | Sin límite de individuos a analizar. Considera mutaciones y errores de escritura | Utiliza solo resultados de microsatélites. | 90 | Smith <i>et al.</i> , 2001 |
| Papa** | Algoritmo Monte-Carlo. | Indica las frecuencias alélicas | Es necesario conocer los genotipos materno y paterno. | 90 | Duchesne <i>et al.</i> , 2002 |

*Analiza resultados de marcadores moleculares codominantes y dominantes.

**Utilizan programas complementarios.

embargo, Gerud puede sobrestimar el número de padres que contribuyen genéticamente a la camada debido al método que utiliza para la asignación de paternidad (Tabla 6).

Colony

Colony evalúa la relación de parentesco entre padres e hijos, utilizando los genotipos de la población para asignar paternidad, el programa considera a todos los genotipos iguales, al inicio del análisis no difiere entre los genotipos maternos, paternos y de la descendencia, posteriormente sigue el método de Gerud para inferir paternidad pero Colony no tiene un programa complementario por lo que una vez obtenido los resultados se asigna un valor de probabilidad para determinar el número de padres que contribuyen a la descendencia (Jones y Wang, 2010). Colony analiza los resultados obtenidos a partir de marcadores codominantes y dominantes, también Colony analiza los genotipos de especies haploides y diploides; el programa tiene un nivel de confianza de 85% (Tabla 6).

Parentage

Parentage determina una relación de parentesco e identifica el número de padres por camada, además Parentage trabaja con el supuesto de que todos los individuos de la población analizada tienen un nivel de parentesco y determina que los machos más cercanos geográficamente tienen un nivel de parentesco mayor y por lo tanto Parentage sobreestima el número de padres (Tabla 6). El programa realiza el análisis de paternidad con base en el supuesto de que los alelos diferentes a los alelos maternos son los alelos paternos. Parentage tiene tres hipótesis: 1) cada macho tiene igual probabilidad de ser el padre de cualquier descendiente, 2) la probabilidad de paternidad es dada por la distribución de Dirichlet (Emery *et al.*, 2001) y 3) el número de padres no es determinado por el muestreo, ya que conocer los genotipos paternos desde el inicio favorece encontrar nuevos genotipos. Sin embargo, Parentage tiene un nivel de confianza de 95% (Emery *et al.*, 2001).

Kinship

Kinship es un programa estadístico que calcula la probabilidad de una relación de parentesco entre dos individuos (padre-hijo) a partir de las frecuencias alélicas de la población analizada, también es posible determinar las relaciones de hermanos, medios hermanos, primos o ninguna relación de parentesco, el programa trabaja con datos obtenidos de marcadores moleculares codominantes (Tabla 6) y se puede inferir paternidad múltiple a partir de la relación de medios hermanos, ya que Kinship puede determinar paternidad múltiple únicamente conociendo los alelos de la madre y la descendencia, además Kinship puede realizar la prueba de parentesco en individuos haploides y diploides. Las muestras necesarias para realizar un análisis de parentesco con Kinship son como mínimo 20 individuos. Es necesario el uso de un programa complementario llamo King para confirmar el análisis de parentesco, este análisis tiene un 95% de confiabilidad, Kinship únicamente trabaja con computadoras de la marca Apple y no es de acceso libre (Goodnight y Queller, 1999).

Pedigree

Pedigree es un programa de probabilidad que permite establecer una relación de parentesco a partir de la reconstrucción de genotipos, además el programa infiere hermanos y medios hermanos de una camada, lo cual permite inferir paternidad múltiple. El programa no tiene un límite de individuos a comparar, aunque es recomendable un mínimo de 30 individuos para realizar el análisis de parentesco. El programa deber tener conocimiento previo de las frecuencias alélicas antes de hacer el análisis de parentesco, además para el análisis Pedigree toma en cuenta la presencia de mutaciones y errores de escritura, por lo que tiene un nivel de confianza de 90%. Pedigree trabaja con computadoras de plataforma Unix y Windows y es de acceso libre (Smith *et al.*, 2001).

Papa

Papa realiza una relación de parentesco en sistemas cerrados con base en los métodos de probabilidad de endogamia y evalúa estadísticamente una precisión de asignación. El análisis lo realiza con los genotipos, el programa debe conocer el genotipo materno y paterno para designar el parentesco. Papa fue diseñado para evaluar resultados provenientes de datos de microsatélites, por lo que para que el programa realice el análisis de parentesco es necesario conocer los tamaños alélicos. Papa realiza el análisis de parentesco con el programa complementario Probmax, el cual se basa en el número de loci compatibles con una relación padre-hijo. Este programa trabaja principalmente con Windows y el programa es de acceso libre. Papa y Probmax no toman en cuenta los posibles errores de escritura y de mutación, por lo que su nivel de confianza es de 90% (Duchesne et al., 2002),

Discusión

1. Revisión de estudios sobre paternidad múltiple en vertebrados.

En este trabajo se encontró que los peces, anfibios y aves, comparten comportamientos reproductivos que influyen en la incidencia de paternidad múltiple como las copulas forzadas (Chen *et al.*, 2011; Hudson y Fu, 2013; Tovar-Verba, 2014) y el cuidado parental (Rodríguez-Teijeiro *et al.*, 2003; Girndt *et al.*, 2012), ya que estos comportamientos permiten asegurar la adecuación de los organismos (Birkhead y Moller, 1995; Rodríguez-Teijeiro *et al.*, 2003). Por otro lado, es común encontrar que los organismos con fecundación externa haya paternidad múltiple de manera accidental como en peces (Tennesen y Zamudio, 2003; Byrne y Avise, 2009; Tovar-Verba, 2014) y que sea causada por machos oportunistas como en anfibios (Ayres, 2008), pero también los organismos con fecundación interna tienen paternidad múltiple como peces, reptiles y mamíferos.

Conforme a la revisión de documentos se determinó que los reptiles han sido el grupo con mayor cantidad de estudios sobre paternidad múltiple, debido a que se ha generalizado que este grupo de vertebrados tiene como sistema de apareamiento la poliandria (Uller y Olsson, 2008), además con estudios etológicos de reptiles surgieron preguntas respecto a su reproducción (Graves, 1989; Balderas-Valdivia *et al.*, 2009; Paredes-García *et al.*, 2011), lo que permitió desarrollar estudios de paternidad múltiple. También durante la revisión de estudios se determinaron cuatro factores que influyen en la presencia de paternidad múltiple en reptiles: la densidad poblacional baja, encuentros reproductivos escasos, el ciclo reproductivo corto y el almacén de esperma (Uller y Olsson, 2008; Rafajlovic *et al.*, 2013; Friesen *et al.*, 2014), estos factores permiten que sea común la paternidad múltiple en reptiles, ya que los reptiles no son organismos sociales y los encuentros entre individuos sexualmente maduros son aleatorios (Voris *et al.*, 2008; Ursenbacher *et al.*, 2009; Pozarowski *et al.*, 2013), lo que ha permitido a las hembras desarrollar características morfológicas para el almacén de esperma y también tener crías durante un ciclo reproductivo sin

copula (Barry *et al.*, 1992; Bartmann *et al.*, 2001; Uller y Olsson, 2008; Hu y Wu, 2010; Muniz *et al.*, 2011. Pozarowski *et al.*, 2013; Rossi-Lafferriere *et al.*, 2016).

En cambio, los mamíferos aunque tienen fertilización interna las hembras no pueden almacenar esperma (Sorin, 2004). Sin embargo, la presencia de paternidad múltiple en mamíferos de talla pequeña tiene relación con las células epiteliales del útero y oviducto que fagocitan a los espermatozoides que no atravesaron la membrana plasmática del óvulo y cuando el proceso de fagocitosis no sucede, el esperma queda almacenado y disponible para otro evento de fecundación (Vonhof *et al.*, 2006). No obstante, la frecuencia baja de paternidad múltiple en mamíferos de talla grande es debido a que la fertilización del óvulo es limitada a un solo espermatozoide (Gilbert, 2005) pero es posible que durante el ciclo de ovulación la hembra libere más de un óvulo; el tener apareamientos múltiples aumenta la probabilidad de que los óvulos sean fecundados por espermatozoides de diferentes machos (Sorin, 2004).

Finalmente se determinó que los estudios mixtos son la forma más adecuada para inferir paternidad múltiple, ya que los estudios directos proporcionan únicamente información observacional, permitiendo tener evidencia de la presencia de paternidad múltiple (Rodríguez-Tejeiro *et al.*, 2003) y los estudios indirectos permiten inferir genéticamente paternidad múltiple (Alfaro-Núñez *et al.*, 2015), por lo que los estudios mixtos permiten comparar lo observado en campo con los resultados obtenidos a nivel molecular y concede la información necesaria para confirmar paternidad múltiple.

2. Marcadores moleculares para inferir paternidad múltiple.

En el presente trabajo se determinó que los microsatélites son el marcador molecular adecuado para inferir de manera indirecta paternidad múltiple, principalmente por el alto nivel de polimorfismo, ya que favorece la detección de alelos (Dodgson *et al.*, 1997; González, 2003; Checa-Caratachea, 2007). Los microsatélites al ser diseñados a partir de ADN nuclear permiten localizar la información genética del padre y madre (Ernest *et al.*, 2000; Cal-Teba, 2001;

González, 2003), para realizar una interpretación adecuada de la relación de parentesco entre padres e hijos. En cambio los AFLPs al ser marcadores dominantes es sobreestimado el parentesco (Wang *et al.*, 2012; Sadberg-Loua *et al.*, 2016), también el uso de marcación radioactiva para detectar AFLPs aumenta el costo de los marcadores moleculares comparado con los microsatélites (González, 2003). Las isoenzimas aunque son marcadores codominantes tienen un bajo nivel de polimorfismo (Gottlieb, 1989), ya que exhiben menos alelos por locus que los microsatélites, porque generalmente no exhiben los cambios que suceden en el ADN y es sobrestimada la paternidad, además, la expresión de isoenzimas es afectada por factores ambientales (Paredes y Gepts, 1995; Becerra y Paredes, 2000).

3. Programas estadísticos utilizados para inferir paternidad múltiple.

Los siete programas utilizados para determinar paternidad múltiple en vertebrados fueron Cervus, Gerud, Colony, Parentage, Kinship, Pedigree y Papa, aunque han sido desarrollados en total veintiséis programas que infieren paternidad, incluidos los mencionados en este trabajo (Jones *et al.*, 2010). Esta diferencia es principalmente a que la búsqueda en este trabajo fue limitada a vertebrados, en cambio, otros estudios incluyen a los invertebrados y vertebrados (Jones *et al.*, 2010). Cervus ha sido el programa estadístico más utilizado en los análisis de paternidad debido a que es el programa más conocido aunque hay otros programas estadísticos similares a Cervus como, Famos (Gerber *et al.*, 2003) y Pae (Rocheta *et al.*, 2007), son de menor uso por la dificultad que presentan para analizar los resultados (Famos) o poco conocidos (Pae). Por otro lado, Gerud, Kinship y Papa son menos usados al utilizar programas complementarios para hacer los análisis de paternidad (Duchesne *et al.*, 2002; Jones, 2005; Jones *et al.*, 2010), además como Kinship no es de acceso libre, sólo funciona con dispositivos Apple y para que este programa realice un análisis de parentesco es necesario un mínimo de 20 individuos, por lo que no es adecuado el uso de Kinship en poblaciones pequeñas (Goodnight y Queller, 1999; Jones *et al.*, 2010). Parentage y Gerud al inferir paternidad múltiple sobreestiman el número de padres que

contribuyen genéticamente a la descendencia, debido al procedimiento que llevan a cabo para realizar el análisis de parentesco (Jones *et al.*, 2010). Por último, en este trabajo se expusieron las ventajas y desventajas de los programas estadísticos usados en los análisis de paternidad múltiple en vertebrados con la finalidad de presentar la información necesaria para utilizar el programa más adecuado para inferir paternidad múltiple en futuras investigaciones.

Conclusiones

- I. Se concluye que los estudios de paternidad múltiple son relevantes en el campo de la ecología evolutiva, porque permiten entender la historia evolutiva de los organismos y las presiones de selección que influyen en las poblaciones para que la paternidad múltiple sea una estrategia reproductiva exitosa.
- II. Se observó que los factores que se consideran más influyentes en la presencia de paternidad múltiple son, la baja densidad poblacional, los pocos encuentros reproductivos, el almacén de esperma, el cuidado parental y copulas forzadas.
- III. Se encontró que los reptiles son el grupo de vertebrados con mayor incidencia de paternidad múltiple, ya que representan el 41.46% del total de estudios revisados para vertebrados y los mamíferos representan el 8.53% siendo el grupo de vertebrados con menor presencia de paternidad múltiple.
- IV. Se encontró que los estudios mixtos de paternidad múltiple son la manera más adecuada para inferir y confirmar paternidad múltiple en vertebrados.
- V. Se observó que los microsatélites son los marcadores moleculares adecuados para inferir paternidad múltiple, debido a su alto polimorfismo, codominancia y distribución a lo largo del ADN nuclear de los vertebrados.
- VI. Se observó que Cervus es el programa estadístico adecuado y más usado para inferir paternidad múltiple en organismos diploides, debido a que tiene un 95% de confiabilidad.

Literatura citada

- Aagaard, J. E., Krutovskii, V. K. y Strauss, H. S., 1998. RAPDs and allozymes exhibit similar levels of diversity and differentiation among populations and races of Douglas-fir. *Heredity*, 81, 69-78.
- Abell, A. J. 1997. Estimating paternity with spatial behaviour and DNA fingerprinting in the striped plateau lizard, *Sceloporus virgatus* (Phrynosomatidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41, 217-226.
- Adams, E. M., Jones, A. G. y Arnold, S. J. 2005. Multiple paternity in a natural population of a salamander with long-term sperm storage. *Molecular Ecology*, 14, 1803-1810.
- Alfaro-Núñez, A., Jensen, M. P. y Abreu-Grobois, F. A. 2015. Does polyandry really pay off? The effects of multiple mating and number of fathers on morphological traits and survival in clutches of nesting green turtles at Tortuguero. *Peer J*, 3:e880; DOI 10.7717/peerj.880.
- Alonso, J. C., Magaña M., Palacín, C. y Martín, C. A. 2010. Correlates of male mating success in great bustard leks: the effects of age, weight and display effort. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64, 1589-1600.
- Altamirano-Trejo, D., Osorto-Díaz, G. Y., Mejía-Mejía, G. P. y Lobo, N. A. 2013. *Promiscuidad en los estudiantes Universitarios*. Universidad Pedagógica Nacional, Honduras.
- Anderrson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Aranguren-Méndez, J. A., Román-Bravo, R., Isea W. y Jordana, J. 2005. Los microsatélites (STR's), marcadores moleculares de ADN por excelencia para programas de conservación: una revisión. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*, 13, 1-6.
- Ayres, C. 2008. Multiple amplexus in the iberian brown frog *Rana iberica*. *North-Western Journal of Zoology*, 4, 327-330.
- Azofeita-Delgado, A. 2006. Uso de marcadores moleculares en plantas: aplicaciones en frutales del tópic. *Agronomía Mesoamericana*, 17, 221-242.
- Badii, M. H., Landeros, J., Valenzuela, J., Rodríguez, R., Ochoa, Y. y Cerna, E. 2013. Patrones reproductivos. *International Journal of Good Conscience*, 8, 55-63.

- Baker, P., Funk, S., Bruford, M. y Harris, S. 2004. Polygynandry in a red fox population: implications for the evolution of group living in canids? *Behavioral Ecology*, 15, 766-778.
- Baker, R. J., Makova, K. D. y Chesser, R. K. 1999. Microsatellites indicate a high frequency of multiple paternity in *Apodemus* (Rodentia). *Molecular Ecology*, 8, 107-111.
- Balderas-Valdivia, C. J., Berreto-Oble, D. y Madrid-Sotelo, C. A. 2009. *Contribución a la historia natural de Crotalus molossus*. En Lot, A. y Cano-Santana, Z. Biodiversidad del Pedregal de San Ángel, UNAM, México.
- Balmori, A. 1999. La reproducción en los quirópteros. *Revisiones en Mastozoología*, 2, 17-34.
- Barry, F. E., Weatherhead, P. J. y Philipp, D. P. 1992. Multiple paternity in a wild population of northern water snakes, *Nerodia sipedon*. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 30, 193-199.
- Bartmann, S. y Gerlach, G. 2001. Multiple paternity and similar variance in reproductive success of male and female wood mice (*Apodemus sylvicatus*) housed in an enclosure. *Ethology*, 107, 889-899.
- Becerra, V. V. y Paredes, M. 2000. Uso de marcadores bioquímicos y moleculares en estudios de diversidad genética. *Agricultura técnica*, 60, 30-36.
- Bekkevold, D., Hansen, M. M. y Loeschcke, V. 2002. Male reproductive competition in spawning aggregations of cod (*Gardus morhua*, L.). *Molecular Ecology*, 11, 91-102.
- Bergeron, P., Réale, D., Humphries, M. M. y Garant, D. 2011. Evidence of multiple paternity and mate selection for inbreeding avoidance in wild eastern chipmunks. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 1685-1694.
- Bird, L. K., Aldrige, C. L., Carpenter, J. E., Paszkowski, C. A., Boyce, M. S. y Colman, D. W. 2012. The secret sex lives of sage-grouse: multiple paternity and intraspecific nest parasitism revealed through genetic analysis. *Behavioral Ecology*, 132, 29-38.
- Birkhead, T. R., y Moller, A. P. 1995. Extra-pair copulation and extra-pair paternity in birds. *Animal Behaviour*, 49, 843-848.
- Birkhead, T. R. y Moller, A. P. 1998. *Sperm competition and sexual selection*. San Diego. Academic Press, California.

- Bollmer J. L., Irwin, M. E., Rieder, J. P. y Parker, P. G. 1999. Multiple paternity in loggerhead turtle clutches. *Copeia*, 2, 475-478.
- Breed, W.G. y Adams, M. 1992. Breeding systems of spinifex hopping mice (*Notomys alexis*) and plains rats (*Pseudomys australis*): a test for multiple paternity within the laboratory. *Australian Journal of Zoology*, 40, 13-20.
- Briggs, S. V. 2008. Mating patterns of red-eyed treefrogs, *Agalychnis callidryas* and *A. moreletii*. *Ethology*, 114, 489-498
- Burton, C. 2002. Microsatellite analysis of multiple paternity a male reproductive success in the promiscuous snowshoe hare. *Canadian Journal of Zoology*, 80, 1948-1956.
- Byrne, P. G. y Roberts, J. D. 1999. Simultaneous mating with multiple males reduces fertilization success in the myobatrachid frog *Crinia georgiana*. *The Royal Society*, 266, 717-721.
- Byrne, P. G. y Roberts, J. D. 2004. Intrasexual selection and group spawning in quacking frogs (*Crinia georgiana*). *Behavioral Ecology*, 5, 872-882.
- Byrne, P. G. y Whithing, M. J. 2008. Simultaneous polyandry increases fertilization success in an african foam-nesting treefrog. *Animal behavior*, 76, 1157-1164.
- Byrne, R. J. y Avise, J. C. 2009. Multiple paternity and extra-group fertilizations in a natural population of California grunion (*Leuresthes tenuis*), a beach-spawning marine fish. *Marine Biology*, 156, 1681-1690.
- Cal-Teba, L. M. 2001. *Análisis de polimorfismos de ADN microsatélite de cromosoma Y. Estudio de la población de Galicia y aplicaciones forenses*. Universidad de Santiago de Compostela, España.
- Calsbeek, R., Bonneaud, C., Prabhu, S., Manoukis, N. y Smith, T. B. 2007. Multiple paternity and sperm storage lead to increase genetic diversity in *Anolis* lizard. *Evolutionary Ecology Research*, 9, 495-503.
- Campbell, N. A. y Reece, J. B. 2007. *Biología*. Bogotá, Médica Panamericana, Colombia.
- Canseco-Márquez, L. y Gutiérrez-Mayén, M. G. 2010. *Anfibios y reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- Carranza, J. 1994. *Etología: introducción a la ciencia del comportamiento*. Universidad de Extremadura, Cáceres.
- Carranza, J. 2002. Evolución del sexo y la evolución del cuidado parental. En Soler M. *Evolución: la base de la biología*. Proyecto sur, España.
- Chapple, D. y Keogh, S. 2005. Complex mating system and dispersal patterns in a social lizard, *Egernia whitti*. *Molecular Ecology*, 14, 1215-1227.
- Chapuis, M. P. y Estoup, A. 2007. Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular Biology and Evolution*. 24, 621-631.
- Checa-Caratachea, M. A. 2007. Polimorfismos genéticos: importancia y aplicaciones. *Revista del Instituto Nacional de Enfermedades Respiratorias*, 20, 213-221.
- Chen, Y. H., Cheng, W. C., Yu H. T. y Kam, Y. C. 2011. Genetic relationship between offspring and guardian adults of a rhacophorid frog and its care effort in response to paternal share. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 2329-2339.
- Cheng, H. y Crittenden, L. 1994. Microsatellite markers for genetic mapping in the chicken. *Poultry Science*, 73, 539-546.
- Chesser, R. K. y Baker, R. J. 1996. Effective sizes and dynamics of uniparentally and diparentally inherited genes. *Genetics*, 144, 1225-1235.
- Clark, R. W., Schuett, G. W., Repp, R. A., Amarello, M., Smith, C. F. y Herrmann, H. W. 2014. Mating systems, reproductive success and sexual selection in secretive species: a case study of the western diamond-backed rattlesnake, *Crotalus atrox*. *Plos one*. 3, e90616.
- Clutton-Brock, T. H. 1990. *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems*. Chicago University Press.
- Clutton-Brock, T. H. 1991. *The evolution of parental care*. Princeton University Press, New Jersey.
- Coleman, S. W. y Jones, A. G. 2011. Patterns of multiple paternity and maternity in fishes. *Biological Journal*, 103, 735-760.
- Contreras-Garduño, A. A., Córdoba-Aguilar, P. y Drummond, H. 2009. *Selección sexual en evolución biológica: una visión actualizada desde la revista Ciencias*. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

- Croston R. y Hauber, M. E. 2010. The ecology of avian brood parasitism. *Nature Education Knowledge*, 3, 10-56.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species. By Means of Natural Selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Appleton and Company, New York.
- Davis, L. M., Glenn, T. C., Elsey, R. M., Dessauers, H. C. y Sawyer, R. H. 2001. Multiple paternity and mating patterns in the american alligator, *Alligator mississippiensis*. *Molecular Ecology*, 10, 1011-1024.
- Dean, M. D., Ardlie, K. G. y Nachman, M. W. 2006. The frequency of multiple paternity suggest that sperm competition is common in house mice (*Mus domesticus*). *Molecular Ecology*, 15, 4141-4151.
- Deaton, R. 2007. Use of microsatellite paternity analysis to determine male mating success in the western mosquito fish, *Gambusia affinis*. *Behavior*, 145, 795-814.
- DeWoody, J. A. y Avise, J. C. 2001. Genetic perspectives on the natural history of fish mating system. *The American Genetic Association*, 92, 167-172.
- Dodgson, J. B., Cheng, H. H. y Okimoto, R. 1997. DNA marker technology: a revolution in animal genetics. *Poultry Science*, 76, 1108-1114.
- Dunn, P. O., Lifjeld, J. T. y Whittingham, L. A. 2009. Multiple paternity and offspring quality in tree swallows. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 63, 911-922.
- Ellegren, H. 1993. Polymerase chain reaction (PCR) analysis of microsatellites a new approach to studies of genetic relationships in birds. *The Auk*, 109, 886-895.
- Ellegren, H. 2000. Microsatellite mutations in the germline: implications for evolutionary inference. *Trends in Genetics*, 16, 551-558.
- Emery, A. M., Wilson, I. J., Craig, S., Boyle, P. R. y Noble, L. R. 2001. Assignment of paternity groups without access to parental genotypes: multiple mating and development in squid. *Molecular Ecology*, 10, 1265-1278.
- Emlen, S. T. y Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197, 215-223.
- Ernest, H. B., Pinedo, M. C., May, B. P., Syvanen, M. y Boyce, W. M. 2000. Molecular tracking of mountain lions in the Yosemite Valley region in

- California: genetic analysis using microsatellites and faecal DNA. *Molecular Ecology*, 9, 433-441.
- Evans, A. P. y Schlupp, I. 2011. Ecology and evolution of poeciliid fishes. University of Chicago Press, Chicago.
- Evarts, S. y Williams, C. J. 1987. Multiple paternity in a wild population of mallards. *Journal of Ornithology*, 104, 597-602.
- Fisher, D. O., Double, M. C. y Morre, B. D. 2006. Number of mates and timing of mating affect offspring growth in the small marsupial *Antechinus agilis*. *Animal Behavioral*, 71, 289-297.
- Fitze, P. S., Le Galliard, J. F., Federici, P., Richard, M. y Clobert, J. 2005. Conflict over multiple-partner mating between males and females of the polygynandrous common lizards. *Evolution*, 59, 2451-2429.
- Fitzsimmons, N. N. 1998. Single paternity of clutches and sperm storage in the promiscuous green turtle (*Chelonia mydas*). *Molecular Ecology*, 7, 575-584.
- Fraume, N. J. 2006. *Abecedario ecológico: la completa guía de términos ambientales*. Bogotá, San Pablo, Colombia.
- Friesen, C. R., Kerns, A. R. y Mason, R. T. 2014. Factors influencing paternity in multiply mated female red-sided garter snakes and the persistent use of sperm stored over winter. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 68, 1419-1430.
- Fukuyama, K. 1991. Spawning behaviour and male mating tactics of a foam-nesting treefrog, *Rhacophorus schlegelii*. *Animal Behavior*, 42,193-199.
- Funston, P. J., Mils, M. G. L., Richardson, P. R. K. y Van Jaarsveld. 2003. Reduced dispersal and opportunistic territory acquisition in male lions (*Panthera leo*). *Journal of Zoology*, 259, 131-142.
- Gabelli, F. M. y Muzio, R. N. 2014. *Teoría de selección sexual y origen de los sexos*. Biología del comportamiento. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Garber, P. A., Estrada, A., Bicca-Marques, J. C., Heymann, E. W. y Strier, K. B. 2009. *South american primates: comparative perspectives in the study of behavior, ecology and conservation*. Springer.

- García-Navas, V., Ferrer, E. S., Bueno-Enciso, J., Barrientos, J., Sanz, J. J. y Ortego, J. 2014. Extra-pair paternity in Mediterranean blue tits: socio-ecological factors and the opportunity for sexual selection. *Behavioral Ecology*, 25, 228-238.
- Garner, T. W. J. y Larsen, K. W. 2005. Multiple paternity in the western terrestrial garter snake, *Thamnophis elegans*. *Canadian Journal of Zoology*, 83, 656-663.
- Gavin, T. A. y Bollinger, E. K. 1985. Multiple paternity in a territorial passerine: the bobolink. *American Ornithological Society*, 103, 550-555.
- Gerber, S., Chabrier, P. y Kremer A. 2003. FaMoz: a software of parentage analysis using, dominant, codominant and uniparentally inherited markers. *Molecular Ecology Notes*. 3, 479-481.
- Gilbert, S. F. 2005. *Biología del desarrollo*. Medica Panamericana.
- Ginnobili, S. 2013. Fitness ecológico. *Revista Internacional de Filosofía*, 18, 83-97.
- Girndt, A., Riesch, R., Schröder, C., Schlupp, I., Plath, M. y Tiedemann, R. 2012. Multiple paternity in different populations of the sailfin molly *Poecilia latipinna*. *Animal Biology*, 62, 245-262.
- González, E. G. 2003. Microsatélites: sus aplicaciones en la conservación de la biodiversidad. *Graelisia*, 59, 377-388.
- González-Cózatl, F. X., Vallejo, R. M. y Cervantes F. A. 2007. Avances en el estudio de la sistemática de los lagomorfos, utilizando marcadores moleculares: filogenia del género *Sylvilagus* basada en secuencias del gen 16S. En: Sánchez-Rojas, G. y Rojas-Martínez, A. *Tópicos de sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México.
- González-Fortes, G. M. 2008. *Desarrollo de un mapa genético con marcadores AFLP y microsatélite en Rodaballo (Scophthalmus maximus L.)*. Universidad de Santiago de Compostela, España.
- Goodnight, K. y Queller, D. C. 1999. Computer software for performing likelihood tests of pedigree relationship using genetic markers. *Molecular Ecology*, 8, 1231-1234.

- Goodwin, N. B., Balshine-Earn, S. y Reynolds, J. D. 1998. Evolutionary transitions in parental care in cichlid fish. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 265, 2265–2272.
- Gottlieb, L. D. 1989. *Evidencia y aplicaciones de isoenzimas en poblaciones vegetales*. Universidad del Valle, Guatemala.
- Gowaty, P. A. y Karlin, A. A. 1984. Multiple maternity and paternity in single broods of apparently monogamous eastern bluebirds (*Sialia sialis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 15, 91-95.
- Graves, M. B. 1989. Defensive behavior of female prairie rattlesnakes (*Crotalus viridis*) changes after parturition. *Copeia*, 3, 791-794.
- Gray, A. K., Rodgveller, C. J. y Lunsford, C. R. 2015. Evidence of multiple paternity in quillback rockfish (*Sebastes maliger*). U. S. Department of commerce. Alaska.
- Griffit, S. C., Owens, I. P. y Thuman, K. A. 2002. Extra-pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function. *Molecular Ecology*, 11, 2194-2212.
- Gupta M., Chyi, Y. S., Romero-Severson, J. y Own, J. L. 1994. Amplification of DNA markers from evolutionary diverse genomes using single primers of simple sequence repeats. *Theoretical and Applied Genetics*, 89, 998-1006.
- Hain, T. J. A. y Neff, B. D. 2007. Multiple paternity and kin recognition mechanisms in a guppy population. *Molecular Ecology*, 16, 3938-3946.
- Hare, J. F., Todd, G. y Utereiner, W. A. 2004. Multiple mating results in multiple paternity in Richardson's ground squirrels, *Spermophilus richardsonii*. *Canadian Field-Naturalist*, 118, 90-94.
- Heer, L. 1996. Cooperative breeding by alpine accentors *Prunella collaris*: polygynandry. Territoriality and multiple paternity. *Journal of Ornithology*. 137, 35-51.
- Heyer, R., Donnelly, M., McDiarmid, R., Hayek, L. y Mercedes, F. 2001. *Medición y monitorio de la diversidad biológica, métodos estandarizados para anfibios*. Editorial Universitaria de la Patagonia, Argentina.
- Hu, Y. y Wu, X. B. 2010. Multiple paternity in chinese alligator (*Alligator sinensis*) clutches during a reproductive season at Xuanzhou Nature Reserve. *Amphibia-Reptilia*, 31, 419-424.

- Hudson, C. M. y Fu, J. 2013. Male-biased sexual size dimorphism, resource defense polygyny and multiple paternity in the emei moustache toad (*Leptobranchium boringii*). *Plos one*, 8, 1-8. e67502.
- Jarvis, D. I., Myer, L., Klemick, H., Guarino, L., Smale, M., Brown, A. H. D., Sadiki, M., Sthapit, B. y Hodgkin, T. 2006. *Guía de capacitación para la conservación in situ en fincas*. Instituto Internacional de Recursos Filogenéticos (IPGRI), Roma, Italia.
- Jennions, M. D., Backwell, P. R. Y. y Passmore, N. I. 1992. Breeding behavior of the african frog, *Chiromantis xerampelina*: multiple spawning and polyandry. *Animal Behavioral*, 44, 1091-1100.
- Jones, A. G. 2005. GERUD 2.0: a computer program for the reconstruction of parental genotypes from half-sib progeny arrays with known or unknown parents. *Molecular Ecology Notes*, 5, 708-711.
- Jones, A. G., Ardren, W. R. 2003. Methods of parentage analysis in natural populations. *Molecular Ecology*, 12, 2511–2523.
- Jones, A. G., Small, C. M., Paczolt, K. A. y Ratterman, R. L. 2010. A practical guide to methods of parentage analysis. *Molecular Ecology Resources*, 10, 6-30.
- Jones, O. R., y Wang, J. 2010. COLONY: a program for parentage and sibship inference from multilocus genotype data. *Molecular Ecology Resources*, 10, 551-555.
- Joseph, J. y Shaw, P. W. 2011. Multiple paternity in egg clutches of hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*). *Conservation Genetics*, 12, 601-605.
- Kasuya, E., Hirota, M. y Shigehara, H. 1996. Reproductive behavior of the japanese treefrog, *Rhacophorus arboreus* (Anura: Rhacophoridae). *Researches on Population Ecology*, 38, 1-10.
- Kelly, C. D., Godin, J. y Wright, J. M. 1999. Geographical variation in multiple paternity within natural populations of the guppy (*Poecilia reticulata*). *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 266, 2403-2408.
- Kellogg, K. A., Market, J. A., Stauffer, J. R. y Kocher, T. D. 1998. Intraespecific brood mixing and reduced polyandry in a maternal mouth-brooding cichlid. *Behavioral Ecology*, 3, 309-312.

- Kempnaers, B., Verheyen, G. R. y Dohndt, A. A. 1997. Extrapair paternity in the blue tit (*Parus caeruleus*): female choice, male characteristics and offspring quality. *Behavioral Ecology*, 8, 481-492.
- Keogh, J. S., Umbers, K. D. L., Wilson, E., Stapley, J. y Whiting, M. J. 2013. Influence of alternative reproductive tactics and pre and postcopulatory sexual selection on paternity and offspring performance in a lizard. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 67, 629-638.
- Kesseli, R., Ochoa, O. y Michelmore, R. 1991. Variation at RFLP in *Lactuca* spp. and origin of cultivated lettuce (*L. sativa*). *Genome*, 34, 430-436.
- Krebs, J. R. y Davies, N. B. 1997. *Behavioral ecology: an evolution approach*. Welley-Blackwell, New Jersey.
- Kupfer, A., Wilkinson, M., Gower, D. J., Müller, H. y Jehle, R. 2008. Care and parentage in a Ski-Feeding Caecilian Amphibian. *Journal of Experimental Zoology*. 309, 460-467.
- Laloi, D., Richard, M., Lecomte, J., Massot, M. y Clobert, J. 2004. Multiple paternity in clutches of common lizard *Lacerta vivipara*: data from microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 13, 719-723.
- Lance, S. L., Tuberville, T. D., Dueck, L., Holz-Schietinger, C., Trosclair III, P. L., Elsey, R. M. y Glenn, T. C. 2009. Multiyear multiple paternity and mate fidelity in the american alligator, *Alligator mississippiensis*. *Molecular Ecology*, 18, 4508-4520.
- Lang, J. W. 1989. *Social behavior in crocodiles and alligators*. Facts on file, New York.
- Lara de la Cruz, I. I. 2011. *Efecto Paterno sobre la adecuación de la progenie de Chelonia mydas de la Costa Michoacana*. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Leisler, B. y Wink, M. 2000. Frequencies of multiple paternity in three *Acrocephalus* species (Aves Sylviidae) with different mating systems (*A. palustris*, *A. aurindinaceus*, *A. paludicola*). *Ethology Ecology and Evolution*, 12, 237-249.
- Liebgold, E. B., Cabe, P. R., Jaeger, R. G. y Leberg, P. L. 2006. Multiple paternity in a salamander with socially monogamous behaviour. *Molecular Ecology*, 15, 4153-4160.

- Lopera-Barrero, N. M., Rodríguez-Rodríguez, M. P., Pereira, R. R., Povh, J. A., Vargas, L., Streit, D. P. y Fornari, D. C. 2010. Contribución reproductiva de una pregenie de *Brycon orbignyanus* (Cuvier y Valenciennes, 1850) en el sistema reproductivo seminatural usando marcadores microsatélites. *Zootecnia Tropical*, 28, 403-411.
- Lynch, M. 1990. The similarity index and DNA fingerprinting. *Molecular and Biological Evolution*, 5, 478-484.
- Magnusson, W. E., Vliet, K. A., Pooley, A. C. y Whitaker, R. 1989. *Reproduction in crocodiles and alligators*. Facts on file, New York.
- Mangold, A., Trenkwalder, K., Ringler, M., Hödl, W. y Ringler, E. 2015. Low reproductive skew despite high male-biased operational sex ratio in a glass frog with paternal care. *Evolutionary Biology*. 15, 181-194.
- Marshall, T. C., Slate, J., Kruuk, L. E. B. y Pemberton, J. M. 1998. Statical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Molecular Ecology*, 7, 639-655.
- Mathews, L. M. 2002. Test of mate-guarding hypothesis for social monogamy: does population density, sex ratio of female synchrony affect behavior of male snapping shrimp (*Alpheus angulatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51, 426-432.
- Maynard-Smith, J. y Price, G. R. 1973. The logic of animal conflict. *Nature*, 246, 15-18.
- McCracken G. F., Burghard, G. M. y Houst, S. E. 1999. Microsatellites marker and multiple paternity in the garter snake *Thamnophis sirtalis*. *Molecular Ecology*, 8, 1475-1479.
- McVay, J. D., Rodríguez, D., Rainwater, T. R., Dever, J. A., Platt, S. G., McMurry, S. T., Forstner, M. R. J. y Densmore III, L. D. 2008. Evidence of multiple paternity in Morelet's crocodile (*Crocodylus moreletii*) in Belize, CA, inferred from microsatellite markers. *Journal of experimental Biology*, 309, 643-648.
- Moller, A. P. 1986. Mating systems among european passerines: a review. *International Journal of Avian Science*, 128, 234-250.
- Moller, A. P. 1989. Ejaculate quality, testes size and sperm competition in mammals. *Functional Ecology*, 3, 91-96.

- Moller A. P. y Thornhill R. 1998. Male parental care, differential parental investment by females and sexual selection. *Animal Behavioral*, 55, 1507–1515.
- Moore, J. A., Daugherty, C. H., Godfrey, S. S. y Nelson, N. J. 2009. Seasonal monogamy and multiple paternity in a wild population of a territorial reptile (tuatara). *Biological Journal of the Linnean Society*, 98, 161-170.
- Moore, J. A., Nelson, N. J., Keall, S. N. y Daugherty, C. H. 2008. Implications of social dominance and multiple paternity for the genetic diversity of a captive-bred reptile population (tuatara). *Conservation Genetics*, 9, 1243-1251.
- Mora-Benavides, J. M. 2000. *Mamíferos terrestres de Costa Rica*. Universidad Estatal a Distancia, Costa Rica.
- Morrison, S. F., Keogh, J. S. y Scott, A. W. 2002. Molecular determination of paternity in a natural population of the multiply mating polygynous lizard *Eulamprus heatwolei*. *Molecular Ecology*, 11, 535-545.
- Muniz, F. L., Da Silveira, R., Campos, Z., Magnusson, W. E., Horbek, T. y Farias, I. P. 2011. Multiple paternity in the black caiman (*Melanosuchus niger*) population in the Anavilhanas National Park, Brazilian Amazonia. *Amphibia-Reptilia*, 32, 428-434.
- Myers, E. M. y Zamudio, K. R. 2004. Multiple paternity in an aggregate breeding amphibian: the effect of reproductive skew on estimates of male reproductive success. *Molecular Ecology*, 13, 1951-1963.
- Neff, B. D., Pitcher, T. E. y Ranmarine, I. W. 2008. Inter-population variation in multiple paternity and reproductive skew in the guppy. *Molecular Ecology*, 17, 2975-2984.
- Noble, D. W. A., Keogh, J. S. y Whiting, M. J. 2013. Multiple mating in a lizard increases fecundity but provides no evidence for genetic benefits. *Behavioral Ecology*, 24, 1128-1137.
- Olsson, M., Shwartz, T., Wapstra, E., Uller, T., Ujvari, B., Madsen, T. y Shine, R. 2011. Climate change, multiple paternity and offspring survival in lizards. *Evolution*, 11, 3323-3326.
- Paczolt, K. A., Passow, C. N., Delclos, P. J., Kindsvater, H. K., Jones, A. G. y Rosenthal, G. G. 2014. Multiple mating and reproductive skew in

Parental and introgressed females of the live-bearing fish *Xiphophorus birchmanni*. *Journal of Heredity*, 66, 1-10.

Page, P. G., Amos, C. I. y Boerwinkle, E. 1998. The quantitative LOD score: test statistic and sample size for exclusion and linkage of quantitative traits in human sibships. *The American Journal of Human Genetics*, 62, 962-968.

Paredes, M. y Gepts, P. 1995. Extensive introgression of middle american germplasm into chilean common bean. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 42, 29-41.

Paredes-García, D. M., Ramírez-Bautista, A. y Martínez-Morales, M. A. 2011. Distribución y representatividad del género *Crotalus* en las áreas naturales protegidas de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 689-700.

Parker P. G., Snow, A. A., Schug, M. D., Booton, G. C. y Fuerst, P. A. 1998. What molecules can tell us about population: choosing and using a molecular marker. *Ecological Society of America*, 79,361-382.

Pearse, D. E. y Avise, J. C. 2001. Turtle mating systems: behavior, sperm storage and genetics paternity. *Journal of Heredity*, 92, 206-211.

Pozarowski, K., Ivy, J. y Hans-Werner, H. 2013. Using rattlesnakes microsatellites to determine paternity in captive bushmasters (*Lachesis muta*). *Journal of Zoo Biology*, 32, 454-456.

Price, M. E., Pound, N. y Scott. I. 2014. Female economic dependence and the morality of promiscuity. *Archives of Sexual Behavior*, 43, 1289-1301.

Pyburn, F. W. 1970. Breeding behaviour of the leaf-frogs *Phyllomedusa callidryas* y *Phyllomedusa dacnicolor* in Mexico. *Copeia*, 2, 209-218.

Quirós, C. F. 1991. *Isoenzimas como marcadores genéticos para identificar híbridos en el cultivo de tejidos*. En: Roca, W. y Mrowinski, L. Cultivo de tejidos en la agricultura: fundamentos y aplicaciones. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT).

Rafajlovic, M., Eriksson, A., Rimark, A., Hintz-Saltin, S. y Charrier, G. 2013. The effect of multiple paternity on genetic diversity of small populations during and after colonization. *Plos one*, 10: e75587, doi: 10.1371/journal.pone.0075587

- Ramírez, H., Calderón, A. y Roca, W. 1991. *Técnicas moleculares para evaluar y mejorar el germoplasma vegetal*. En: Roca, W. y Mrowinski, L. Cultivo de tejidos en la agricultura: fundamentos y aplicaciones. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT).
- Rentaria-Álcantara, M. 2007. *Breve revisión de los marcadores moleculares*. En: Eguiarte, L. E. y Souza, V. Introducción a la ecología molecular. Instituto de Ecología. UNAM, México.
- Reynolds, J. D. 1996. Animal breeding systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 68-72.
- Riesch, R., Schlupp, I. y Plath, M. 2006. Influence of male competition on male mating behavior in the cave molly, *Poecilia mexicana*. *Journal of Ethology*, 24, 27-31.
- Ringler, E., Pasukonis, A., Fitch, W. T., Huber, L., Hödl, W. y Ringler, M. 2015. Flexible compensation of uniparental care: female poison frogs take over when males disappear. *Behavioral Ecology*, 26, 1219-1225.
- Roberts, J. D., Standish, R. J., Byrne, P. G. y Doughty, P. 1999. Synchronous polyandry and multiple paternity in the frog *Crinia georgiana* (Anura: Myobatrachidae). *Animal Behaviour*, 57, 721-726.
- Rocheta, M., Dionísio, F. M., Fonseca, L. y Pires, A. M. 2007. Paternity analysis in excel. *Computer Methods and Programs in Biomedicine*, 88, 234-238.
- Rodríguez-Tejeiro, J. D., Puigcerver, M., Gallego, S., Cordero, P. J. y Parkin, D.T. 2003. Pair bonding and multiple paternity in the polygamous common quail (*Coturnix coturnix*). *Ethology*, 109, 291-302.
- Roff, D. A. 1992. *The evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman & Hall, New York.
- Rosenberg, A. 1978. The supervenience of biological concepts. *Philosophy of Science*, 45, 368-386.
- Rossi-Lafferriere, N. A., Antelo, R., Alda, F., Martensson, D., Hailer, F., Castroviejo-Fisher, S., Ayarzagüena, J., Ginsberg, J. R., Castroviejo, J., Doadrio, I., Vilá, C. y Amato, G. 2016. Multiple paternity in a reintroduced population of the Orinoco crocodile (*Crocodylus intermedius*) at the El Frío Biological Station, Venezuela. *Plos one*, 11, 150-165.
- Ruse, M. 2008. *Charles Darwin*. Oxford, Katz Publishing.

- Sandberger-Loua, L., Feldhaar, H., Jehle, R. y Rödel, M. K. 2016. Multiple paternity in a viviparous toad with internal fertilization. *Science Nature*, 103-111.
- Sanz, J. J. 2002. *Evolución de los sistemas de apareamiento*. En Soler, M. *Evolución: la base de la biología*. Proyecto sur, España.
- Schlötterer, C. 2000. Evolutionary dynamics of microsatellite DNA. *Chromosoma*, 109, 365-371.
- Schwartz, J. M., McCracken, G. F. y Burghardt, G. M. 1989. Multiple paternity in wild populations of garter snake *Thamnophis sirtalis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25, 269-273.
- Sefc, K. M., Mattersdorfer, K., Sturmbauer, C. y Komblmüller, S. 2008. High frequency of multiple paternity in broods of a socially monogamous cichlid fish with biparental nest defence. *Molecular Ecology*, 17, 2531-2543.
- Silverthorn, D. U. 2009. *Fisiología humana: un enfoque integrado*. Medica Panamericana, México.
- Sinervo, B., Méndez-de-la-Cruz, F., Miles, D. B., Heulin, B., Bastiaans, E., Villagrán-Santa-Cruz, M., Lara-Resendiz, R., Martínez-Méndez, N., Calderón-Espinosa, M. L. y Meza-Lázaro, R. N. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Sciences*, 328, 894–899.
- Sorin, A. B. 2004. Paternity assignment for white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*): mating across age classes and multiple paternity. *Journal of Mammalian*, 85, 356-362.
- Stacey, P. B. 1982. Female promiscuity and male reproductive success in social birds and mammals. *The American Naturalist*, 120, 51-64.
- Stapley, J., Hayes, C. M. y Keogh, J. S. 2003. Population genetic differentiation and multiple paternity determined by novel microsatellite markers from de Mountain Log Skink (*Pseudomina entrecasteauxii*). *Molecular Ecology Notes*. 3, 291-293.
- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford, University Press. Oxford.
- Stockley, P., Searle, J. B., McDonald, D. W. y Jones, C. S. 1993. Female multiple mating behavior in the common shrew as a strategy to reduce in

- breeding. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 254, 173-179.
- Sugg, D. W. y Chesser, R. K. 1994. Effective population sizes with multiple paternity. *Genetics*, 137, 1147-1155.
- Sunny, A., Monroy-Vilchis, O., Zarco-González, M. M., Mendoza-Martínez, G. D. y Martínez-Gómez, D. 2015. Genetic diversity and genetic structure of and endemic mexican dusky rattlesnake (*Crotalus triseriatus*) in a highly modified agricultural landscape: implications for conservation. *Genetica*, 143, 705-716.
- Taborsky, M. 1998. Sperm competition in fish: “bourgeois” males and parasitic spawning. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 222-227.
- Tennessen, J. A. y Zamudio, K. R. 2003. Early male reproductive, multiple paternity and sperm storage in an amphibian aggregate breeder. *Molecular Ecology*, 12, 1567-1576.
- Theissinger, K., Fitzsimmons, N. N., Limpus, C. J., Parmenter, C. J. y Phillott, A. D. 2009. Mating system, multiple paternity and effective population size in the endemic flatback turtle (*Natator depressus*) in Australia. *Conservation Genetics*, 10, 329-346.
- Tohme, J., González, O., Beebe, S. y Duque, M. 1996. AFLP analysis of gene pools of a wild bean core collection. *Crop Science*, 36, 1375-1384.
- Tovar-Verba, J., Rabello-Neto, J. G., Zuanon, J. y Farias, I. 2014. Evidence of multiple paternity and cooperative parental care in the son called monogamous silver arowana *Osteoglossum bicirrhosum* (Osteoglossiformes: Osteoglossidae). *Neotropical Ichthyology*, 12, 145-151.
- Trenton, W. J., Garner, P., Gregory, T., McCracken, G. F., Burghardt, G. M., Koop, B. F., McLain, S. E. y Nelson, R. J. 2002. Geographic variation of multiple paternity in the Common garter snake (*Thamnophis sirtalis*). *Copeia*, 1, 15-23.
- Trivers, R. L. 1972. *Parental investment and sexual selection*. En Campbell, B. Sexual selection and the descent of man. 136-179. Chicago, Illinois.
- Uller, T. y Olsson, M. 2005. Multiple copulations in natural populations of lizards: evidence for the fertility assurance hypothesis. *Behaviour*, 142, 45-56.

- Uller, T. y Olsson, M. 2008. Multiple paternity in reptiles: patterns and processes. *Molecular Ecology*, 17, 2566-2580.
- Ursenbacher, S., Erny, C. y Fumagalli, L. 2009. Mate reproductive success and multiple paternity in Wild, Low-Density populations of the Adder (*Vipera berus*). *Journal of Heredity*, 3, 365-370.
- Van Marle-Köster, E. y Nel, L. H. 2003. Genetic markers and their application in livestock breeding in South Africa: A review. *South African Journal of Animal Sciences*, 33, 1-10.
- Van Oosterhout, C., Hutchinson, W. F., Wills, D. P. M. y Shipley, P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. *Molecular Ecology Notes*. 4, 535-538.
- Vonhof, M. J., Barber, D., Fenton, M. B. y Strobecks, C. 2006. A tale of two siblings: multiple paternity in big brown bats (*Eptesicus fuscus*) demonstrated using microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 15, 241-247.
- Voris, H. K., Karns, D. R., Feldheim, K. A., Kechavarazi, B. y Rinehearth, M. 2008. Multiple paternity in the Oriental-Australian Rear-Fanged watersnakes (Homalopsidae). *Herpetological Conservation and Biology*, 3, 88-102.
- Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., Van De Lee, T., Hornes, M., Frijters, A., Pot, J., Peleman, J., Kuiper, M. y Zabeau, M. 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research*, 23, 4407-4414.
- Wang, T., Chen, G., Zan, Q., Wang, C. y Su, Y. J. 2012. AFLP genome scan to detect genetic structure and candidate loci under selection for local adaptation of the Invasive Weed *Mikania micrantha*. *Plos One* 7, e41310. doi.org/10.1371/journal.pone.0041310.
- Whitlock A., Sztatecsny, M. y Jehle, R. 2005. AFLPs: genetic markers for paternity studies in newts (*Triturus vulgaris*). *Brill Publishers*, 8, 142-146.
- Wusterbarth, T., King, R., Duvall, M., Grayburn, S. y Burghadt, G. 2010. Phylogenetically widespread multiple paternity in new world natricine snakes. *Herpetological Conservation and Biology*, 5, 86-93.
- Yamaguchi, N., Sarno, R. J., Johnson, W. E., O'Brien, S. J. y McDonald, D. W. 2004. Multiple paternity and reproductive tactics of free-ranging american minks, *Mustela vison*. *Journal of Mammalogy*, 85, 432-439.

- Yezerinac, S. M., Weatherhead, P. J. y Boag, P. T. 1995. Extrapair paternity and the opportunity for sexual selection in a socially monogamous bird (*Dendroica petechial*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37, 179-188.
- Zane, L., Nelson, W. S., Jones, A.G. y Avise, J. C. 1999. Microsatellite assessment of multiple paternity in natural population of a live-bearing fish, *Gambusia holbrooki*. *Journal Evolutionary Biology*, 12, 61-69.
- Zweifel, R. G. y Dessauer, H. C. 1983. Multiple insemination demonstrated experimentally in the kingsnake (*Lampropeltis getulus*). *Birkhäuser-Verlag*. 39, 317-319.