

DARWIN Y LA SELECCIÓN SEXUAL DESPUÉS DE LA CÓPULA

Dr. Adolfo Cordero Rivera
Catedrático de Ecología
adolfo.cordero@uvigo.es
<http://ecoevo.uvigo.es>

Dra. Serena Santolamazza Carbone
Investigadora del Centro de Investigación e Información Ambiental de Lourizán
(Pontevedra, España)
scarboni.cifal@siam-cma.org

Darwin y la selección sexual después de la cópula

RESUMEN

El concepto de selección sexual fue propuesto por Darwin para explicar la evolución de caracteres sexuales secundarios (es decir, no relacionados directamente con la función reproductora), que claramente no contribuyen a incrementar la supervivencia de sus portadores. Esta selección ocurre mediante la lucha entre machos por el apareamiento y la elección por parte de las hembras. De forma explícita, excluyó de esta selección a los órganos genitales, ya que estas diferencias sexuales se creían debidas exclusivamente a la acción de la selección natural. Durante la segunda mitad del siglo XX se produjeron varias revoluciones conceptuales en este campo. En primer lugar, el mecanismo de competencia entre machos se prolongó en el tiempo para incluir la competencia entre los espermatozoides. Seguidamente la elección femenina se amplió para incluir conductas y mecanismos de elección que ocurren después de que la cópula se inicia. Nació así la idea de selección sexual "postcópula", que no se vislumbra en los escritos darwinianos, quizás porque hablar de estos comportamientos no era algo socialmente aceptable a finales del siglo XIX. Actualmente las investigaciones han incorporado de forma sobresaliente la idea de que la reproducción es un conflicto permanente entre sexos, y el hecho de que la evolución genital es también objeto de selección sexual, ha abierto un campo de estudio revolucionario, yendo más allá de lo que Darwin había imaginado.

Palabras clave: Selección sexual postcópula, evolución genital, competencia espermática, elección femenina críptica, insectos

Darwin and the postcopulatory sexual selection

ABSTRACT

The concept of sexual selection was proposed by Darwin to explain the evolution of secondary sexual characters, i.e., those characters not directly related to the reproductive function, and that clearly do not help their bearers to increase their survivorship. Sexual selection occurs by means of male-male competition and female choice. Darwin explicitly excluded genital organs from sexual selection, because sexual differences in those characters were believed to be under natural selection only. Over the second half of the XX century several conceptual revolutions occurred. First, the fights between males were prolonged in the time scale to include the competition between spermatozoa. Second, female choice was widened to include also behaviours and mechanisms taking place after copulation. The time was ready for the development of the idea of "postcopulatory" sexual selection, which was not anticipated in Darwinian texts, perhaps because at that time –end of XIX century- discussing about these concepts was not socially acceptable. The idea of a permanent conflict between males and females was also added to the current paradigm studying sexual selection, as well as the effect of this force on genitalic evolution, which has opened a revolutionary field of study, going further away than Darwin never imagined.

Keywords: postcopulatory sexual selection, genital evolution, sperm competition, cryptic female choice, insects

Introducción

Posiblemente la aportación más importante de Darwin a la Biología fue su capacidad para darse cuenta de que pequeños cambios acumulativos podrían dar lugar a transformaciones drásticas a lo largo de períodos de tiempo muy largos. Mucho se ha escrito sobre estas ideas, destacando la genialidad del científico, que con una meticulosidad obsesiva se dedicó a recopilar todo tipo de información que pudiese servir para apoyar o rebatir sus ideas acerca de la Selección Natural y la evolución de las especies. Precisamente cuando recopilaba estas evidencias, Darwin se dio cuenta de que la reproducción sexual, y más concretamente los comportamientos extravagantes y las ornamentaciones que los machos de muchas especies presentan, parecen entrar en contradicción con la idea central de su teoría (figura 1). Cornamentas, colores vistosos, colas largas, apéndices y protuberancias, son la norma en muchas especies. Se presentan de forma abrumadoramente más desarrollada en los machos. Estas estructuras, asociadas a menudo con comportamientos aún más extraños, no parecen precisamente contribuir a la supervivencia de sus portadores, y son a primera vista ejemplos de caracteres contrarios a la evolución por *selección natural*.

Aunque a menudo se describa la evolución por selección natural como “la supervivencia del más apto”, en realidad; lo importante no es la supervivencia, sino la reproducción. Ciertos caracteres pueden ser un estorbo para escapar de los depredadores, pero si al mismo tiempo contribuyen a incrementar el éxito a la hora de la reproducción, entonces es posible que la selección contribuya a su mantenimiento en las poblaciones.

El concepto de selección sexual

Para solucionar la paradoja de la aparición de caracteres aparentemente contrarios a la habilidad para escapar de los depredadores, Darwin propuso el concepto de *selección sexual* (Darwin 1888, p. 209), con estas palabras:

“We are, however, here concerned only with sexual selection. This depends on the advantage which certain individuals have over others of the same sex and species solely in respect of reproduction.” [Sin embargo aquí nos concierne sólo la selección sexual. Ésta depende de la ventaja que algunos individuos tienen sobre otros del mismo sexo y especie solamente en relación con la reproducción].

Darwin veía la acción de la selección sexual como un caso particular que ocurría sólo debido a la competencia entre “individuos del mismo sexo” por la reproducción. Es difícil trazar una línea clara de distinción entre selección natural y selección sexual, como demuestra la discusión que actualmente está teniendo lugar entre algunos estudiosos de la ecología del comportamiento (Carranza, 2009; Clutton-Brock, 2007; Dall *et al*, 2006). En realidad existe una variación continua, desde caracteres que nada tienen que ver con el atractivo sexual o la competencia entre individuos del mismo sexo, hasta caracteres que claramente sólo sirven para la reproducción. Juan Carranza, de la universidad de Extremadura, España, ha definido recientemente la Selección Sexual como la selección que tiene lugar cuando los efectos sobre la eficacia biológica de los genes, cambian desde un estado evolutivo previo, como consecuencia de las estrategias de uno u otro sexo dentro de una especie, llevando por tanto a una situación en la cual los genes se enfrentan a escenarios selectivos diferentes dependiendo del sexo (Carranza, 2009). La selección sexual es por lo tanto selección dependiente del sexo.

Durante la segunda mitad del siglo XX, el estudio de la selección sexual se convirtió en un tema clave dentro de los trabajos de ecología evolutiva y del comportamiento. Muchos investigadores demostraron que los dos mecanismos que Darwin había propuesto, es decir las luchas entre los machos por la obtención de los apareamientos, y la actitud selectiva de las hembras, eran los motores que explican la

evolución de los caracteres extravagantes (Figura 1). No obstante, aún quedaban algunas sorpresas que Darwin aparentemente no pudo o no quiso imaginar ni discutir en sus escritos. La primera sorpresa fue el descubrimiento de que en una amplia mayoría del reino animal, la cópula no implica fertilización de los huevos: las hembras a menudo se aparean con varios machos durante el período fértil, y la probabilidad de paternidad no es aleatoria. Se había descubierto que después del apareamiento, la selección sexual continúa, en lo que se denominó "competencia espermática" (Parker, 1970), es decir, la competencia entre los espermatozoides de varios machos por la fertilización de los huevos de una hembra. La selección sexual entre machos seguía teniendo lugar incluso cuando los machos implicados ya no estaban presentes.

El trabajo de Parker (1970) para definir la competencia espermática y sus consecuencias evolutivas, fue "seminal" literal y figuradamente, ya que abrió un nuevo horizonte de investigación que rápidamente permitió descubrir adaptaciones fascinantes. Sin duda la más llamativa es la capacidad de algunos machos de aumentar su probabilidad de paternidad, gracias a su habilidad para eliminar del tracto reproductor de la hembra el esperma de los rivales. Este fenómeno ocurre en varios grupos diferentes de insectos, como los ortópteros, los dermápteros, los coleópteros, o los odonatos (Waage 1979). Es precisamente este último grupo el que ha llevado estas adaptaciones hasta sus últimas consecuencias, ya que hay especies que retiran el esperma de sus rivales utilizando órganos genitales especializados, cuya peculiar morfología se debe a la doble función de extraer el esperma "rival" y después inseminar el propio (Waage, 1979). Otras especies usan una inseminación muy abundante para desplazar el esperma rival, y unas más estimulan a la hembra para provocar la expulsión del esperma (Córdoba-Aguilar, 1999).

La competencia espermática es el equivalente postcópula de las luchas encarnizadas entre machos por conseguir el apareamiento. A mediados de los años ochenta, el terreno estaba preparado para el siguiente paso conceptual: hallar el equivalente postcópula de la elección femenina, el segundo mecanismo darwiniano de selección sexual. Este mecanismo, denominado elección femenina críptica, fue también descubierto a partir del estudio del comportamiento reproductor de los insectos, concretamente de moscas escorpión (Figura 2). Randy Thornhill (1983) mostró que las hembras de una especie australiana de mosca escorpión, variaban la tasa de puesta en función de características del macho, una elección que ocurría después de la cópula, y era por consiguiente un ejemplo de selección sexual postcópula. Ahora sabemos que existen multitud de mecanismos mediante los cuales las hembras de numerosas especies ejercen un control muy fino sobre la fertilización de los huevos (Eberhard, 1996). Existen incluso casos de hembras que expulsan el esperma después del apareamiento, un mecanismo que ocurre también entre los odonatos, el arquetipo de orden de insectos en los que la competencia espermática se creía la fuerza evolutiva postcópula por excelencia. La expulsión de esperma es un comportamiento deliberado (Eberhard 1998), no un fallo conductual. Véase por ejemplo la expulsión de esperma por parte de una hembra del microhimenóptero parasitoide *Anaphes nitens* (Video 1), del cual se creía que sólo se apareaba una vez, algo que se ha demostrado erróneo (S. Santolamazza Carbone, datos sin publicar).

La selección sexual como motor de la evolución genital

Volviendo a Darwin y su definición de la selección sexual, descubrimos que en el capítulo VIII del libro "The descent of Man", se hace eco en la distinción entre caracteres sexuales primarios, relacionados directamente con la función reproductora, como los órganos genitales, y caracteres sexuales secundarios, no conectados directamente con la reproducción, tales como "the greater size, strength, and pugnacity of the male, his weapons of offence or means of defence against rivals, his gaudy colouring and various ornaments, his power of song, and other such characters." [el mayor tamaño, fortaleza, y beligerancia de los machos, sus armas de ataque o medios de defensa frente a los rivales, su coloración chillona y varios ornamentos, su capacidad de canto, y otros caracteres similares] (Darwin, 1888, p. 208).

De forma explícita, Darwin indica que la acción de la selección sexual se circunscribe a los caracteres sexuales secundarios, dejando por tanto de lado la posibilidad de selección sexual sobre la forma y función de la genitalia, es decir de los órganos implicados en el apareamiento y transmisión de los gametos al interior del cuerpo de la hembra. Hay que reconocer que también indica que la distinción entre caracteres sexuales primarios y secundarios es a veces difícil de establecer, ya que hay una gradación continua, pero esta distinción darwiniana hizo que durante un siglo nadie se plantease siquiera que la selección sexual también puede actuar sobre la genitalia.

En 1985 se publicó precisamente un libro que rompió con esa tradición, y que supuso una nueva revolución en los estudios de selección sexual. Hasta ese momento la enorme diversidad genital que los taxónomos descubrían, y que sirve para la identificación de muchas especies, se pensaba que se debía a sistemas mecánicos de aislamiento reproductor, que impiden el apareamiento entre especies cercanas, mediante barreras físicas. El símil de la llave (el pene) y la cerradura (la vagina) se utilizaba para explicar por qué sólo los individuos de la misma especie se podían aparear entre sí. Las cópulas entre individuos de distintas especies (Figura 3) deberían ser algo muy raro, claramente desfavorecido por la selección natural, y por ello la forma de la genitalia debería variar tanto entre especies. Sin embargo William Eberhard (1985) recopiló información de un gran número de estudios y demostró que esta visión no encajaba con los datos: sólo la genitalia masculina era variable entre especies, mientras que la femenina era muy parecida. De nuevo los insectos se han mostrado como el grupo que ha inspirado ideas novedosas en los estudios de selección sexual. Eberhard propuso que la selección sexual era el factor que explicaba la diversidad genital, y numerosos estudios posteriores han demostrado que estaba en lo cierto (Arnqvist, 1998).

El hecho de que la selección sexual continúe después del apareamiento, ya sea por medio de mecanismos de competencia espermática o de elección femenina críptica, explica la diversidad genital que se encuentra en muchos grupos, y es particularmente claro en el caso de los odonatos (Cordero Rivera & Córdoba-Aguilar 2009), donde se han producido casos de diversificación aparentemente debida a este tipo de selección sexual sobre la genitalia (Cordero Rivera et al., 2004).

Un paso final: el conflicto entre sexos

Si tuviéramos la oportunidad de observar una pareja de gorgojos del eucalipto (*Goniapterus scutellatus*), uno de esos insectos que se han hecho cosmopolitas gracias a la proliferación desmesurada de las plantaciones de eucaliptos en todos los continentes, deberíamos armarnos de mucha paciencia, ya que los machos prolongan desmesuradamente la duración de su apareamiento, intentando copular muchas más veces (hasta 6) de lo que las hembras aparentemente "desean" (Figura 4). De hecho, los machos pueden permanecer en apareamiento desde un mínimo de 7 hasta un máximo de 55 horas. Durante el apareamiento, el macho de vez en cuando frota repetidamente su abdomen sobre los élitros de la hembra. ¿Tal vez intenta convencerla para que use su esperma para fecundar los huevos? Es una explicación plausible. Lo que sí está claro es que machos y hembras no coinciden en sus intereses, y los machos se muestran muy insistentes, debido a este conflicto. De todas formas, las cópulas no pueden ser forzadas, ya que si las hembras no abren los esternitos (esqueleto externo) del final del abdomen, los machos no pueden introducir el edeago (pene) y aparearse.

A través del uso de técnicas moleculares (RAPDs) se ha estimado el grado de paternidad de la progenie alcanzada por el segundo macho (last male sperm-precedence = P2); y además, variando oportunamente las condiciones de apareamiento, se ha evaluado la influencia que la poliandria tiene sobre la fecundidad, fertilidad y el volumen de esperma almacenado por la hembra en cópulas sucesivas. Se comprobó que las masas de esperma de distinta procedencia se mezclan en la espermateca produciendo una paternidad mixta, un fenómeno frecuente en insectos (Eberhard, 1996). El tiempo disponible para que las masas de esperma se mezclen depende del tiempo que transcurre entre la cópula y la fertilización de los huevos

(Simmons, 2001). Las hembras de *G. scutellatus* pueden tardar en empezar a poner los huevos hasta 24 horas después de la copula. Por consiguiente, los machos son inducidos a transferir una cantidad importante de esperma, en previsión de que su semen tendrá que mezclarse con el de los rivales. De nuevo un caso claro de conflicto entre los intereses de machos y hembras. La poliandria sin embargo aporta un claro beneficio a las hembras, ya que en comparación con las hembras apareadas una sola vez o apareadas muchas veces con el mismo macho, las hembras poliándricas incrementan significativamente su fertilidad. Pero por otra parte, permanecer un largo tiempo en cópula puede ser negativo, ya que aumenta el riesgo de ser capturado por los depredadores y, en general, disminuye el tiempo disponible para alimentarse y poner huevos. Está claro que los intereses de los dos sexos no proceden siempre en la misma dirección.

Obsérvese ahora el comportamiento de una libélula de la familia *Calopterygidae* (Figura 5), común en los ríos de todos los continentes, salvo Australia. Lo habitual es que los machos se muestren territoriales en el borde del arroyo, defendiendo frente a otros machos su parcela, que será visitada por algunas hembras, y, después de un cortejo más o menos elaborado, se producirá la cópula (Córdoba-Aguilar & Cordero Rivera 2005). Cuando las poblaciones alcanzan densidades muy elevadas, como en algunos ríos del sur de Italia, se produce un curioso cambio en el comportamiento: los machos dejan de cortejar, y de forma insistente se abalanzan sobre las hembras cuando éstas intentan realizar la puesta, consiguiendo a menudo forzarlas a aparearse. Hay un conflicto intenso entre los intereses de ambos sexos, que se manifiesta de forma muy evidente (véanse los videos en Cordero Rivera & Andrés, 2002).

Si los dos sexos tienen interés en reproducirse, ¿por qué este conflicto? ¿Cómo es que en muchas especies los machos son tan agresivos que acaban forzando ("violando", dicen algunos autores) a sus hembras? ¿Por qué a veces los machos matan a las hembras cuando pretenden aparearse con ellas? El conflicto sexual ocurre cuando los intereses de los dos sexos no coinciden al 100%, y se manifiestan en formas violentas (Thornhill & Alcock, 1983), pero también en forma sutil. Existen casos en los que los órganos genitales masculinos tienen púas y garfios que dañan internamente a la hembra al aparearse (Crudginton & Siva-Jothy, 2000). Es el conflicto llevado al extremo: el macho consigue así disminuir la frecuencia de cópula de su pareja y la "obliga" a acelerar la tasa de puesta, lo cual es una gran ventaja para él, pero probablemente no para la hembra. En la mosca de la fruta *Drosophila*, se sabe que parte de los compuestos transferidos por el macho en el eyaculado, son tóxicos para la hembra. Esta paradoja se puede entender si aporta más beneficios a los machos que costes a las hembras, y, de hecho, las hembras aceleran su tasa de puesta, ya que ven mermada su longevidad con cada apareamiento.

El conflicto sexual es el último paradigma que se ha incorporado al estudio de la selección sexual (Arnqvist & Rowe, 2005) y muestra hasta qué punto esta fuerza evolutiva puede dar lugar a comportamientos y adaptaciones que no encajan en una visión idealizada de la naturaleza.

Conclusiones

Darwin no escribió de forma explícita sobre la posibilidad de que la selección sexual pudiese continuar después de la cópula. Quizás esto se deba a que en su época había barreras morales que no podían sobrepasarse, incluso cuando se hablaba del comportamiento de los animales. No obstante, las ideas que propuso sobre la selección sexual fueron tan acertadas, que realmente no se han descartado, sólo complementado por las investigaciones recientes. El hecho de que las hembras elijan qué macho fertilizará sus óvulos mediante elección críptica de esperma o mediante elección del macho para aparearse, es en esencia el mismo proceso, aunque se base en mecanismos fisiológicos y conductuales diferentes.

La historia de los estudios sobre selección sexual muestra hasta qué punto todos los ingredientes de las

ideas novedosas estaban disponibles para los investigadores, pero sólo en determinados momentos estos ingredientes se mezclan de forma adecuada para producir un resultado que aporta nuevas perspectivas. El estudio de la selección sexual es probablemente uno de los campos más activos en la Ecología del comportamiento, y continuará siéndolo por mucho tiempo, ya que los comportamientos más sorprendentes tienen que ver con la reproducción. Y Darwin ciertamente puso las bases de este campo. ¡Quién sabe qué nuevas perspectivas nos aportará el futuro!

Bibliografía

Arnqvist, G. & Rowe, L. 2005. *Sexual Conflict*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Arnqvist, G. 1998. "Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection". *Nature*, 393, 784-785.

Carranza, J. 2009. "Defining sexual selection as sex-dependent selection". *Animal Behaviour*, 77, 749-751.

Clutton-Brock, T. 2007. "Sexual selection in males and females". *Science*, 318, 1882-1885.

Cordero Rivera, A. & Andrés, J. A. 2002. "Male coercion and convenience polyandry in a Calopterygid damselfly (Odonata)". *Journal of Insect Science*, 2, 14-Available online: insectscience.org/2.14.

Cordero Rivera, A., Andrés, J. A., Córdoba-Aguilar, A. & Utzeri, C. 2004. "Postmating sexual selection: allopatric evolution of sperm competition mechanisms and genital morphology in calopterygid damselflies (Insecta: Odonata)". *Evolution*, 58, 349-359.

Cordero Rivera, A. & Córdoba-Aguilar, A. 2009. "Selective forces propelling genitalic evolution in Odonata". In: *The Evolution of Primary Sexual Characters in Animals* (Ed. by J. Leonard & A. Córdoba-Aguilar) Oxford: Oxford University Press, In press.

Córdoba-Aguilar, A. 1999. "Male copulatory sensory stimulation induces female ejection of rival sperm in a damselfly". *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, 266, 779-784.

Córdoba-Aguilar, A. & Cordero Rivera, A. 2005. "Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): Status of knowledge and future research perspectives". *Neotropical Entomology*, 34, 861-879.

Crudgington, H. S. & Siva-Jothy, M. T. 2000. "Genital damage, kicking and early death". *Nature*, 407, 855-856.

Dall, S.R.X., McNamara, J.M., Wedell, N., David, J., Lessells, C., Bennett, A.T.D., Birkhead, T.R., Colegrave, N., Harvey, P.H., Hatchwell, B., Hunt, J., Moore, A.J., Parker, G.A., Pitnick, S., Pizzari, T., Radwan, J., Ritchie, M., Sheldon, B.C., Shuker, D.M., Simmons, L.W., Stockley, P., Tregenza, T., Zuk, M., Blows, M.W., Brooks, R., Buchanan, K.L., Clutton-Brock, T.H., Jennions, M.D., Kokko, H., Kotiaho, J.S., Macias-Garcia, C., Partridge, L., Rhonda, R., David, M., Day, T., Houle, D., Rowe, L., Michael, T., Peter, L., Miller, G., Stewart, J., Roughgarden, J., Akçaya, E. & Oishi, M. 2006. "Debating sexual selection and mating strategies". *Science*, 312, 689b-697.

Darwin, C. 1888. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. 2nd edn. London: John Murray.
8 - xx

- Eberhard, W. G. 1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Eberhard, W. G. 1996. *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton: Princeton University Press.
- Eberhard, W. G. 1998. "Importancia de la elección femenina críptica para la Etología". *Etología*, 6, 1-10.
- Parker, G. A. 1970. "Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects". *Biological Reviews*, 45, 525-567.
- Simmons, L. W. 2001. *Sperm Competition and Its Evolutionary Consequences in the Insects*. Princeton: Princeton University Press.
- Thornhill, R. 1983. "Cryptic female choice in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps* and its implications". *American Naturalist*, 122, 765-788.
- Thornhill, R. & Alcock, J. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Waage, J.K. 1979. "Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer". *Science*, 203, 916-918.

IMÁGENES



(A)



(B)

Figura 1. La Selección Sexual es la responsable de ornamentaciones "extravagantes" que aparecen en los machos de muchas especies, como las cornamentas de algunos mamíferos (A, macho de cobo de agua, *Kobus ellipsiprymnus*) o los ojos pedunculados de las moscas de la familia Diopsidae (B). Ambas fotografías tomadas en el Parque Nacional del Monte Elgon (Kenia).



Figura 2. Las moscas escorpión, como esta *Panorpa* europea, han sido un modelo de estudio para el análisis de la selección sexual postcópula. Estudiando una especie australiana, Randy Thornhill (1983) propuso el concepto de elección femenina críptica, que posteriormente fue desarrollado por William Eberhard (1996).



Figura 3. Apareamiento entre un macho de *Ischnura elegans* y una hembra de *Pyrrhosoma nymphula*, dos especies de odonatos de la misma familia (Coenagrionidae), pero géneros bien diferenciados. Este tipo de apareamientos ocurren a pesar de claras diferencias en la genitalia masculina de ambas especies.



Figura 4. El conflicto entre machos y hembras por los apareamientos puede ser muy sutil, o por el contrario manifestarse de manera violenta. En el gorgojo *Gonipterus scutellatus*, es común que los machos se agarren fuertemente a la hembra e intenten aparearse repetidamente con ella, a veces durante varios días, o incluso que varios machos se muestren muy insistentes, como en la imagen.



Figura 5. Intento de apareamiento forzado en *Calopteryx haemorrhoidalis*. Dos machos, marcados individualmente para su estudio, se han abalanzado sobre una hembra que estaba realizando la puesta. Intentan agarrarla en tándem sin cortejarla, para obligarla a aparearse, pero la hembra se defiende abriendo las alas y dificultando así para dificultar que la puedan asir.