

# Kamasutra para animales: el caso de la competencia espermática y la elección críptica en insectos

Sergio López<sup>1</sup>

César Tejeda Cruz<sup>1</sup>

Eduardo Espinoza Medinilla<sup>2</sup>

Miguel Angel Pérez Farrera<sup>3</sup>

## RESUMEN

La *selección sexual* es una fuerza evolutiva que explica el significado adaptativo de ornamentaciones y conductas bizarras en los machos. Investigaciones recientes sobre conducta animal han mostrado que la competencia entre machos y la elección femenina, los dos mecanismos clásicos de selección sexual, no terminan después del apareamiento. Los machos continúan compitiendo por fertilizar las gametas femeninas cuando los eyaculados de dos o más machos se encuentran dentro del tracto reproductivo de la hembra (competencia espermática). Las hembras son capaces de sesgar el éxito reproductivo de sus parejas imponiendo “las reglas del juego” para la fertilización de sus óvulos (elección críptica). En el caso de los insectos, se discuten algunas evidencias de ambos tipos de fuerzas selectivas y sus implicaciones en el contexto de la teoría evolutiva moderna.

**Palabras clave:** selección sexual, teoría evolutiva, clase insecta.

## ABSTRACT

*Sexual selection* is an evolutionary force that explains the adaptive significance of bizarre male ornamentations and behaviors. Recent research on animal behavior has shown that male-male competition and female choice, two classical sexual selection mechanisms, do not end after mating. Males compete for ovum fertilization when the ejaculates of two or more rivals are found inside the female (sperm competition). Females are able to bias the success of their mates by imposing “the rules of the game” for fertilization (cryptic female choice). Some evidence, of both selective forces, are discussed for insects and their consequences for current evolutionary theory.

**Key words:** sexual selection, evolutionary theory, class insecta.

<sup>1</sup>Facultad de Ingenierías  
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas  
Libramiento Norte Poniente #1150, col. Lajas Maciel C.P. 29039  
Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. Tel. 01 (961) 6170440  
E-mail: sergio.lopez@unicach.mx; melanotis@gmail.com

<sup>2</sup>Dirección de Investigación y Posgrado  
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas  
1ª Sur-Poniente # 1150, col. Centro C.P. 29000  
Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. Tel. 01 (961) 6170440  
E-mail: eduardo.espinoza@unicach.mx

<sup>3</sup>Facultad de Ciencias Biológicas  
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas  
Libramiento Norte Poniente s/n, col. Lajas Maciel C.P. 29039  
Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. Tel. 01 (961) 1210894  
E-mail: perezfarreram@yahoo.com.mx.

## EL CONCEPTO DE SELECCIÓN SEXUAL

El éxito reproductivo de un individuo está medido no sólo por el número de descendientes que deja a las siguientes generaciones, sino también por la calidad y probable éxito de esa prole (Drickamer y Vessey, 2001; Jost, 2003). Debido a lo anterior, la selección natural ha promovido una gran diversificación de sistemas reproductivos en la naturaleza (Davies, 1991; Reynolds, 1996). Para los

animales con fecundación interna, la visión clásica considera que la reproducción comienza con el cortejo pre-copulatorio y termina con el acoplamiento de los genitales masculinos dentro del cuerpo de la hembra (Eberhard, 1996). Quizá esta visión se deba a que Darwin (1871) propuso el concepto de *selección sexual* como un proceso particular de la selección natural, que produce características anatómicas y conductuales relacionadas con la capacidad de un individuo para conseguir pareja y reproducirse, y que las variaciones en estas características se pueden traducir en diferencias en el éxito reproductivo individual.

En términos generales, la selección sexual se ha dividido en dos tipos: *i*) selección intrasexual, que es aquella en la que los miembros de un sexo (generalmente los machos) compiten entre ellos por el acceso a los miembros del sexo opuesto. Esta competencia puede presentarse antes del apareamiento, como en el caso de los ungulados de las familias Cervidae y Bovidae donde los machos de estas especies realizan combates ritualizados con los cuernos o astas y los ganadores se convierten en los machos dominantes, que controlan el acceso a las hembras del grupo (Drickamer y Vessey, 2001). Pero la competencia no termina con el acceso a las hembras y el evento de apareamiento. Las hembras de muchas especies tienen la capacidad de almacenar el esperma transferido durante la cópula, y pueden volverse a aparear antes de utilizar el esperma depositado por el primer macho, esto posibilita que los espermias de ambos machos compitan, dentro del tracto reproductivo de la hembra, por el acceso a los óvulos; lo que se denomina como competencia espermática (Parker, 1970; Birkhead y Hunter, 1990; Eberhard, 1996). *ii*) Selección Intersexual, que ocurre cuando los miembros de un sexo (generalmente las hembras) escogen ciertas parejas del otro sexo. En general, los individuos del sexo menos costoso (en términos energéticos por gameto producido) despliegan sus atributos para llamar la atención del otro sexo, esta es una forma particular

de “advertir” a los miembros del sexo que elige, y se ha especulado que dichas características pueden servir como criterios de para escoger pareja. Sin embargo, muchos naturalistas después de Darwin le restaron importancia evolutiva a la elección de pareja, ya que reducían el proceso de selección sexual a una simple competencia masculina por tener acceso hacia las hembras, y no consideraban lo que sucedía después del apareamiento. Recientemente se ha comenzado a analizar lo que ocurre después de la cópula y el papel que tienen las hembras en la elección de pareja (Eberhard, 1996; Cordero y Eberhard, 2003). De tal forma que la elección críptica es todo aquel proceso reproductivo en el que las hembras de manera activan (selección) favorecen el encuentro entre gametos de un tipo sobre otros en la población.

El presente ensayo pretende hacer una revisión de la literatura reciente sobre el tema de la competencia espermática y la elección críptica en el grupo de los insectos, además de analizar y discutir los trabajos realizados dentro del contexto evolutivo, específicamente en relación con los procesos sobre la diferenciación de atributos sexuales primarios (como la genitalia masculina y femenina) y los sistemas de apareamiento; así como el impacto de las nuevas evidencias en la teoría de selección sexual clásica.

#### COMPETENCIA ESPERMÁTICA

A diferencia de la visión clásica, no involucra el combate, entendido como tal, para ganar el acceso a los gametos femeninos (Eberhard, 1996; Drickamer y Vessey, 2001; Cordero y Eberhard, 2003). Más bien se refiere a un proceso que involucra presiones selectivas que han originado dos tipos opuestos de adaptaciones en los machos que compiten: a) las que reducen las oportunidades de que el esperma del segundo macho apareado sea utilizado (ventaja del primer macho), contras las adaptaciones que reducen las oportunidades de que el esperma del primer macho sea utilizado (ventaja del segundo macho; Gromko *et al.* 1984).

*Evidencia registrada.* Las adaptaciones del primer tipo incluyen la conducta de resguardo de pareja, como sucede en algunas especies de libélulas (Odonata, Siva-Jothy y Tsubaki, 1989), chinches (Hemiptera; Carroll, 1992; Rowe, 1992; Jablonski y Kaczanowski, 1994; Jablonski y Vepsäläinen, 1995) y grillos (Orthoptera; Simmons, 1990 y 1991; Sakaluk, 1991), hasta la puesta de tapones en el tracto reproductivo de la hembra, como en algunas especies de mariposas (Lepidoptera) y moscas (Diptera; Cordero, 1995)

Entre los insectos, generalmente, la ventaja la tiene el segundo macho, como en el caso de las moscas estudiadas por Parker (1970). En este caso, el último macho que se aparee es padre de aproximadamente el 80% de la progenie producida (Drickamer y Vessey, 2001); mientras que en la avispa parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata*, Martínez-Martínez *et al.* (1993) encontraron que los primeros huevos producidos se fertilizan con el esperma del segundo macho que se apareó y los últimos huevos se fertilizan con el esperma del primer macho. En la especie de libélula *Calopteryx maculata*, Waage (1979) encontró que los machos presentan una adaptación en el pene (denominada en inglés: *sperm scoop*) que tiene la doble función de remover el esperma depositado anteriormente por otros machos y remplazarlo con su propio esperma. Sin embargo, en otra especie (*Lestes vigilax*) Waage (1982) no encontró tales estructuras en el pene, pero sí encontró que hay remoción y re-emplazamiento de esperma por parte del último macho.

Finalmente, muchas especies de lepidópteros producen dos tipos de esperma. Un tipo “normal” (eupirénico) que fertiliza los huevos. El segundo tipo (apirénico) no contiene material nuclear pero constituye más de la mitad del complemento espermático. ¿Por qué los machos desperdician energía en dos tipos diferentes de esperma? Silberglied *et al.* (1984) sugieren que el esperma apirénico es el resultado de la competencia espermática, posiblemente con la función de desplazar el esperma eupirénico del primer macho o retrasando el re-apareamiento de la hembra.

## ELECCIÓN CRÍPTICA

Eberhard y Cordero (1995) entienden a la *elección críptica* femenina, como el conjunto de respuestas conductuales, fisiológicas o morfológicas que sesgan de manera selectiva la paternidad en favor de unos machos conespecíficos y en contra de otros después de que la cópula ya ha comenzado. Tal discriminación es “críptica” en el sentido de que es una decisión oculta, o interna, tomada por la hembra después de la decisión obvia de copular (Eberhard, 1996). Esta idea extiende la capacidad de la hembra, para elegir pareja, más allá de la cópula y es evidente que no había sido tomada en cuenta por los problemas metodológicos para observarla y estudiarla con mayor detalle.

*Evidencia registrada.* El control de la paternidad, por parte de las hembras, puede ocurrir en algunos estadios diferentes del ciclo reproductivo: (1) antes de la cópula; (2) durante la cópula; (3) después de la cópula, pero antes de la fertilización; y (4) durante la fertilización (Birkhead y Møller, 1993). Las hembras pueden ser capaces de seleccionar el esperma dentro de sus tractos reproductivos (Birkhead y Møller, 1993; Eberhard y Cordero, 1995; Eberhard, 1996; Olsson *et al.*, 1996; Zeh *et al.*, 1997; Wedell, 1997; Ward, 1998)

Por ejemplo, Wedell (1997) estudió el efecto del tamaño corporal en machos de 20 especies de ortópteros de la familia Tettigonidae, y su relación con el tamaño del eyaculado. Machos grandes son capaces de producir eyaculados grandes, lo que les proporciona cierta ventaja al momento de la competencia espermática. Algo similar sucede en las moscas del estiércol (*Scathophaga stercoraria*), especie en la que las hembras tienen tres espermatecas diferentes para almacenar el eyaculado de diferentes machos. Eberhard (1996) realizó una revisión profunda sobre las evidencias morfológicas, en diversas especies, que sugieren que las hembras han desarrollado estas estructuras en sus tractos reproductivos, que funcionan como filtros y que pueden tener influencia en el resultado final de la competencia espermática. Es decir, que las hembras tienen

mucho más control sobre el esperma que utilizan para fertilizar sus óvulos, de lo que se pensaba antes. Y que de manera activa podrían estar activando o desactivando activamente los filtros para el esperma, según el tipo de macho. En teoría, las hembras deberían de estar eligiendo con mayor frecuencia a los machos de mayor "calidad", en términos de los parámetros de elección de las hembras en una población.

#### IMPORTANCIA E IMPLICACIONES EVOLUTIVAS

De la literatura revisada para el presente ensayo se puede observar que existe un sesgo marcado hacia los estudios realizados sobre competencia espermática, lo que sugiere que hasta hace poco la elección críptica era un tema de poco interés o con mucha dificultad de estudiar para los investigadores. Sin embargo, esta tendencia ha cambiado recientemente, como lo demuestra el hecho de que mayoría de las citas sobre este tema son actuales.

*Diferenciación de la genitalia masculina.* Por otra parte, se ha generado una discusión sobre la relevancia que el proceso de elección críptica tiene sobre la diferenciación de la genitalia masculina. Eberhard (1985, 1996) ha sugerido que este proceso tiene como resultado una evolución divergente y rápida en estos caracteres sexuales primarios, que explica las diferentes sustancias que contiene el eyaculado de muchas especies de insectos (Eberhard y Cordero, 1995), así como las estructuras morfológicas para tapar el tracto reproductivo de las hembras o para remover el esperma precedente.

*Efecto sobre los sistemas de apareamiento.* Bajo este nuevo enfoque, se esperaría que la selección natural favoreciera a las hembras que se establecen en sitios donde la proporción sexual está sesgada hacia los machos, lo que aumenta las opciones de donde escoger progenitores masculinos. Por lo que uno esperaría encontrar sistemas poliándricos en poblaciones donde las hembras tengan una alta capacidad de elección críptica. Inclusive en sistemas monogámicos, las cópulas extra-pareja serían un indicador más de que las

hembras promueven la competencia espermática para poder elegir después al macho que será el progenitor de su descendencia. Por el contrario, los machos tenderían a establecer sistemas poligínicos y mecanismos de resguardo de parejas en sistemas monogámicos para aumentar la probabilidad de que su esperma fertilice algún óvulo, en el primer caso, o para evitar la competencia espermática, en el segundo caso.

*Impacto sobre los conceptos generados en la teoría de selección sexual clásica.* El concepto de *selección natural*, bajo el contexto de la selección sexual queda dependiente de la densidad (de machos o de hembras) en la población. Más aún, la cuestión de evaluar el desempeño de genotipos se complica al tratar de explicar la relación costo-beneficio entre diferentes atributos de la historia de vida de una población, con diferentes ambientes. Sin embargo, resulta muy interesante tratar de evaluar parámetros de historia de vida, y realizar comparaciones entre poblaciones. Al menos teóricamente, es posible evaluar esos parámetros y realizar simulaciones con los valores obtenidos. A fin de cuentas, lo importante sigue siendo, desde que Darwin y Wallace (1858) lo dijeron, el entender cómo la evolución, de un grupo de seres vivos (llámese población o ecosistema), ha sido delineada por diferentes fuerzas evolutivas (selección, deriva, flujo génico y mutaciones o recombinaciones entre las más comunes).

---

#### LITERATURA CITADA

**BIRKHEAD, T.R. Y F.M. HUNTER, 1990.** Mechanisms of sperm competition, en *Trends in Ecology and Evolution* 5: 48-52.

**BIRKHEAD, T.R. Y A.P. MØLLER, 1993.** Female control of paternity, en *Trends in Ecology and Evolution* 8: 100-104.

- CARROLL, S.P., 1992.** Divergence in male mating tactics between two populations of the soapberry bug: I. Guarding versus nonguarding, en *Behavioral Ecology* 4: 156-164.
- CORDERO, C., 1995.** Ejaculate substances that affect female insect reproductive physiology and behavior: Honest or arbitrary traits?, en *Journal of Theoretical Biology* 174: 453-461.
- CORDERO, C. Y W.G. EBERHARD, 2003.** Female choice of sexually antagonistic male adaptations: a critical review of some current research, en *Journal of Evolutionary Biology* 16: 1-6.
- DARWIN, C., 1858.** On the tendency of species to form varieties; and the perpetuation of varieties and species by mean of natural selection, *Proceedings of the Linnean Society of London* 3: 45-53.
- , **1871.** *The descent of man, and selection in relation to sex*, D. Appleton, New York.
- DAVIES, N.B., 1991.** Mating systems, en Krebs, J.R. y N.B. Davies (Eds.), *Behavioural ecology*, Blackwell, Oxford, pp. 263-294.
- DRICKAMER, L.E. Y S.H. VESSEY, 2001.** *Animal behavior: mechanisms, ecology and evolution*, McGraw-Hill, New York, 422 pp.
- EBERHARD, W.G., 1996.** *Female control: sexual selection by criptic female choice*, Princeton University Press, New Jersey, 501 pp.
- EBERHARD, W.G. Y C. CORDERO, 1995.** Sexual selection by criptic female choice on male seminal products - a new bridge between sexual selection and reproductive physiology, en *Trends in Ecology and Evolution* 10: 493-495.
- JABLONSKI, P. Y S. KACZANOWSKI, 1994.** Influence of mate-guarding duration on male reproductive success: An experimen with irradiated Water Strider (*Gerris lacustris*) males, en *Ethology* 98: 312-320.
- JABLONSKI, P. Y K. VEPSÄLÄINEN, 1995.** Conflict between sexes in the water strider, *gerris lacustris*: a test of two hypotheses for male guarding behavior, en *Behavioral Ecology* 6: 388-392.
- JOST, J., 2003.** On the notion of fitness, or: the selfish ancestor, en *Theory Biosciences* 121: 331-350.
- MARTÍNEZ-MARTÍNEZ, L., J.L. LEYVA Y H. BRAVO-MOJICA, 1993.** Utilización del esperma en hembras de *Diachasmimorpha longicaudata*, en *Southwestern Entomologist* 18: 293-299.
- OLSSON, M., R. SHINE Y T. MADSEN, 1996.** Sperm selection by females, en *Nature* 383: 585.
- PARKER, G.A., 1970.** Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects, en *Biological Review* 45: 525-568.
- REYNOLDS, J., 1996.** Animal Breeding Systems, en *Trends in Ecology and Evolution* 11: 68-72.
- ROWE, L., 1992.** Convenience of polyandry in a Water Strider: Foraging conflicts and females control of copulation frequency and guarding duration, en *Animal Behaviour* 44: 189-202.
- SAKALUK, S.K., 1991.** Post-copulatory mate guarding in decorated crickets, en *Animal Behaviour* 41: 207-216.
- SILBERGLIED, R.E., J.G. SHEPHERD Y J.L. DICKSON, 1984.** Eunuchs: The role of apyrene sperm in Lepidoptera?, en *American Naturalist* 123: 255-265.

**SIMMONS, L. W., 1990.** Post-copulatory guarding, female choice and the levels of gregarine infections in the field cricket, *Gryllus bimaculatus*, en *Behavioral Ecology and Sociobiology* 26: 403-407.

\_\_\_\_\_, 1991. On the post-copulatory guarding behavior of male field crickets. *Animal Behaviour* 42: 504-505.

**SIVA-JOTHY, M.T. Y Y. TSUBAKI, 1989.** Variation in copulation duration in *Mnais pruinosa* Selys (Odonata: Calopterygidae) I. Alternative mate-securing tactics and sperm precedence, en *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24: 39-45.

**WAAGE, J.K., 1979.** Dual function of the damselfly penis: Sperm removal and transfer, en *Science* 203: 916-918.

**WAAGE, J.K., 1982.** Sperm displacement by male *Lestes vigilax* Hagen (Zygoptera: Lestidae), en *Odonatologica* 11: 201-209.

**WALLACE, A.R., 1858.** On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type, en *Proceedings of the Linnean Society of London* 3: 53-62.

**WARD, P.I., 1998.** A possible explanation for cryptic female choice in the yellow dung fly, *Scatophaga stercoraria* (L.), en *Ethology* 104: 97-100.

**WEDELL, N., 1997.** Ejaculate size in bushcrickets: the importance of being large, en *Journal of Evolutionary Biology* 10: 315-325.

**ZEH, D.W., J. A. ZEH Y E. BERMINGHAM, 1997.** Polyandrous, sperm-storing females: carriers of male genotypes through episodes of adverse selection, en *Proceedings of The Royal Society of London (B)* 264: 119-125.

