



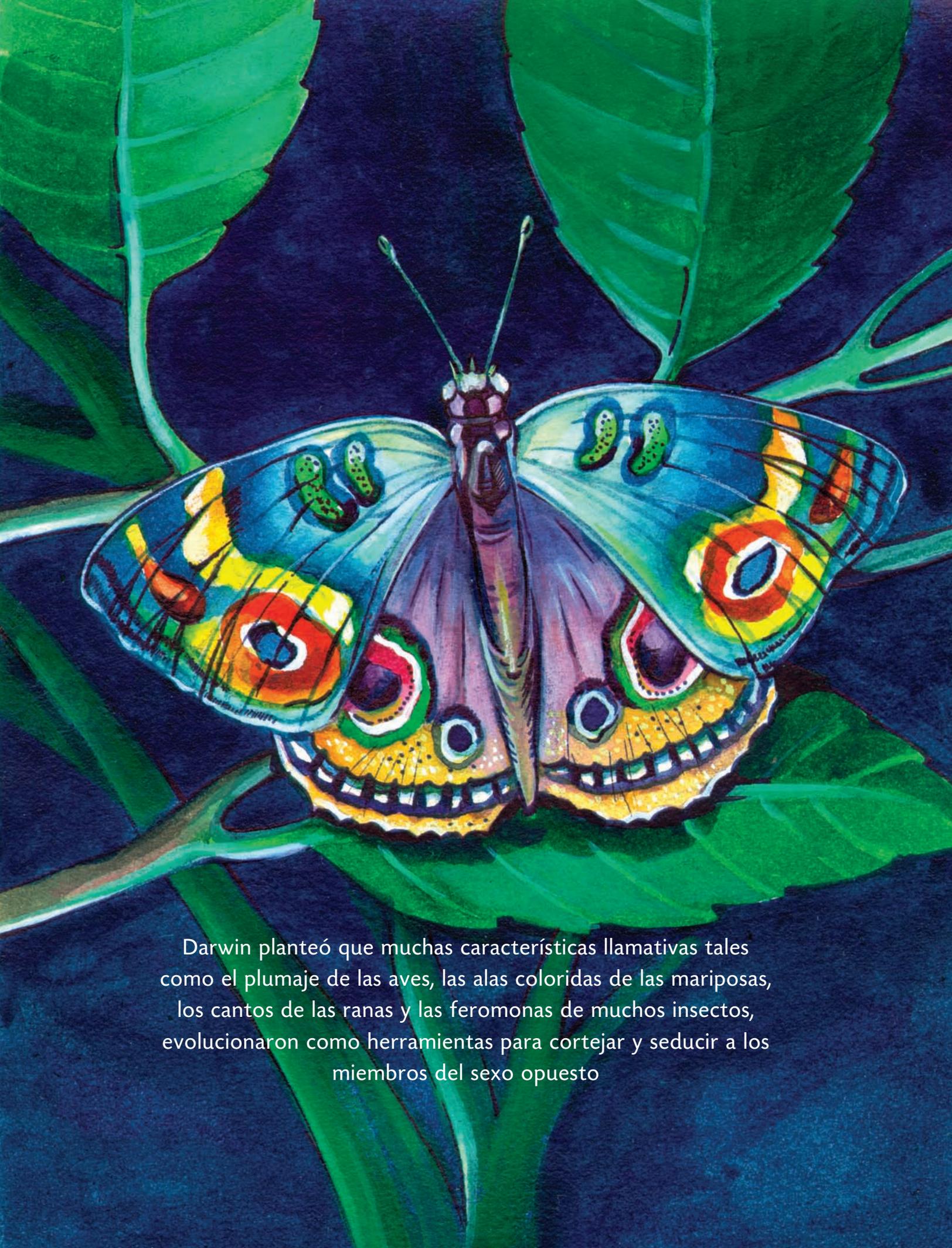
# Darwin y el SEXO VIOLENTO

Carlos Cordero y Constantino Macías García

Los miembros de un sexo pueden beneficiarse de imponer al otro sus decisiones reproductivas. Por ejemplo: si los genitales masculinos dañan a la pareja, ésta no se apareará de nuevo y toda la progenie será del primer macho. Estos procesos generan carreras co-evolutivas entre los sexos.

## **Introducción: coevolución entre machos y hembras**

Charles Darwin (1871) planteó que muchas características llamativas, exageradamente desarrolladas y, por lo tanto, muy costosas de producir y portar, tales como el plumaje de las aves, las alas coloridas de las mariposas, los cantos de las ranas y las feromonas de muchos insectos, evolucionaron como herramientas para cortejar y seducir a los miembros del sexo opuesto. En éstos, a su vez, evolucionaron mecanismos que les permiten detectar, medir y comparar dichas características para, con base en dichas estimaciones, decidir con quién aparearse y tener hijos. A este proceso de coevolución entre hembras y machos le llamó “selección intersexual” o “elección de pareja”. Darwin basó sus ideas en la observación de que dichas características llamativas y exageradas (a las cuales llamamos ornamentos) comparten dos propiedades: 1) generalmente sólo existen, o se encuentran mucho más desarrolladas, en uno de los sexos; y 2) dichos ornamentos se utilizan o despliegan durante las interacciones sexuales (cortejo, cópula, etcétera). Darwin propuso que los ornamentos se utilizan en la elección de pareja debido a que brindan atractivo sexual a los individuos que los portan y a que los individuos del sexo opuesto tienen la ventaja de que al seleccionar a los individuos con los mejores ornamentos, es decir, los que tienen más atractivo sexual, producirán hijos que van a heredar dicho atractivo. Muchos años después varios autores formalizaron matemáticamente esta idea, que en la



Darwin planteó que muchas características llamativas tales como el plumaje de las aves, las alas coloridas de las mariposas, los cantos de las ranas y las feromonas de muchos insectos, evolucionaron como herramientas para cortejar y seducir a los miembros del sexo opuesto

actualidad se conoce como la “hipótesis del hijo sexy”.

Un aspecto fascinante de muchas de las ideas concebidas por Darwin es la capacidad que tienen para explicar fenómenos que le eran totalmente desconocidos e incluso, tal vez, inconcebibles en su época. Un ejemplo reciente lo brinda la selección intrasexual. En los últimos años se han acumulado estudios nuevos –y reinterpretado otros antiguos– que documentan la existencia de características masculinas y femeninas que, al igual que los ornamentos producidos por la selección intersexual, se emplean durante las interacciones sexuales y son sexualmente dimórficas (diferentes entre los sexos) y costosas, pero que, a diferencia de los ornamentos, no parecen servir para seducir o estimular al sexo opuesto. En cambio tienen el aspecto de estar diseñadas para imponer costos o, incluso, dañar a los miembros del sexo opuesto (una amplia revisión de estos estudios se encuentra en Arnqvist y Rowe, 2005). Congruentemente, en muchos de estos estudios se ha encontrado que en el sexo que recibe el daño o es coercionado han evolucionado características con la función aparente de impedir o, al menos, disminuir la magnitud y/o la probabilidad de ser dañado o coercionado por los miembros del sexo opuesto (Arnqvist y Rowe, 2005). La idea es que el individuo que daña o impone costos a su pareja obtiene un beneficio de dicha acción. Por ejemplo, cuando un león usurpa el harén de otro –tras desbancarlo en un combate– mata a los cachorros de las hembras del mismo, lo que reduce el tiempo que tardan éstas en volver a aparearse y tener hijos (los hijos del león infanticida). En las moscas domésticas, componentes no identificados del semen provocan perforaciones en el tracto genital de las hembras que permiten que otros compuestos viajen directamente hasta los centros nerviosos y provoquen la inhibición de la receptividad sexual de las hembras a los machos que las cortejen posteriormente; esto reduce la competencia con los espermatozoides de otros machos. En muchas

especies algunos machos parecen copular por la fuerza con las hembras renuentes; tal es el caso de *Panorpa latipennis*, un insecto del Orden Mecoptera (Thornhill, 1980) y la mariposa monarca, *Danaus plexippus* (Frey, 1999).

Obviamente, la existencia de características masculinas perjudiciales para las hembras genera una presión de selección sobre éstas que favorece la evolución de contra-adaptaciones femeninas, es decir, características para contrarrestar los efectos negativos de las características antagonistas masculinas. Estas contra-adaptaciones femeninas, a su vez, generan presiones de selección sobre los machos, que pueden dar lugar a un proceso de coevolución entre machos y hembras que se denomina *coevolución sexual antagonista* (Arnqvist y Rowe, 2005).

En la siguiente sección describimos tres tipos de estructuras genitales cuyas características indican que podrían ser adaptaciones y contra-adaptaciones producidas por la coevolución sexual antagonista.

### Instrumentos de tortura genital

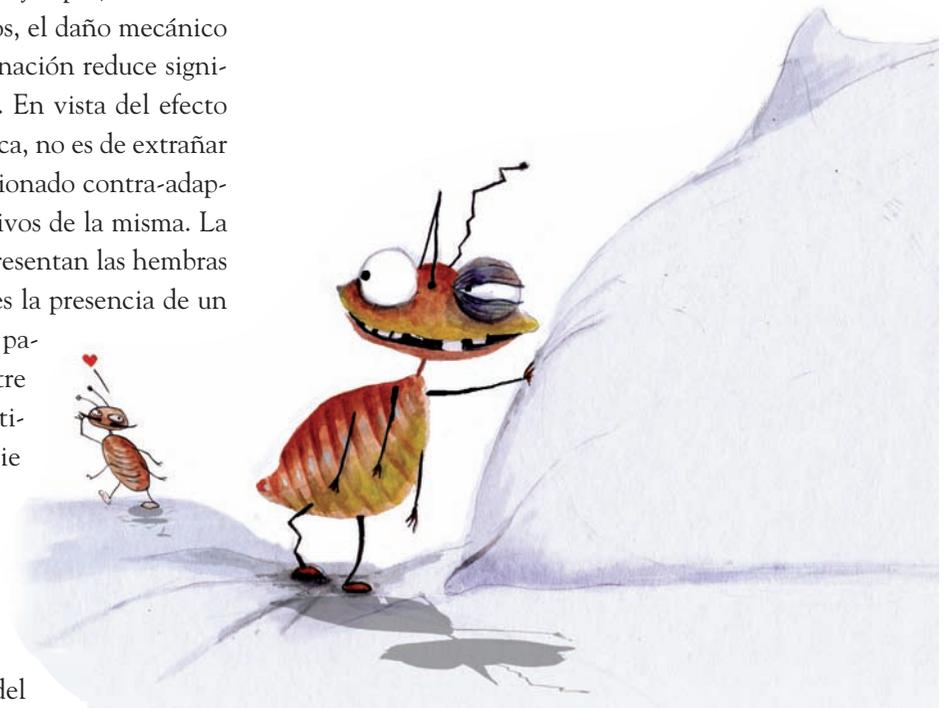
Nuestro primer ejemplo lo encontramos en las chinches de cama (Familia Cimicidae). Los machos de esta familia rompen la pared corporal del abdomen de la hembra con su puntiagudo órgano intromitente (su “pene”) y eyaculan a través de esta perforación fuera del tracto genital femenino, fenómeno que recibe el nombre de inseminación traumática (Reinhardt y Siva-Jothy, 2007). Existe evidencia de que esta conducta tiene



Inseminación traumática en *Cimex lectularius*. © R. Ignell.

un efecto negativo sobre las hembras. Por ejemplo, en *Cimex lectularius*, la especie que ataca a los humanos, el daño mecánico producido por los machos durante la inseminación reduce significativamente la longevidad de las hembras. En vista del efecto negativo que tiene la inseminación traumática, no es de extrañar que las hembras de Cimicidae hayan evolucionado contra-adaptaciones para contrarrestar los efectos negativos de la misma. La contra-adaptación más extraordinaria que presentan las hembras de la mayoría de las especies de este grupo es la presencia de un tracto genital “secundario” llamado sistema paragenital, cuyo grado de desarrollo varía entre las distintas especies. Este sistema está constituido por una modificación de la superficie externa de la pared corporal en forma de surco localizada en la zona donde los machos perforan a las hembras, a la que se denomina *ectoespermalege*, y un órgano en forma de bolsa que se localiza en la superficie interna de la pared corporal, debajo del *ectoespermalege*, llamado *mesoespermalege*. El *mesoespermalege* recibe el semen y contiene hemocitos, células que forman parte del sistema inmune de los insectos. El *mesoespermalege* varía en complejidad entre las diferentes especies, alcanzando, tal vez, su máximo grado de desarrollo en los géneros *Stricticimex* y *Crassicimex*, en los que el *mesoespermalege* está unido por un tubo al tracto genital de la hembra, lo que provoca que el semen nunca entre en contacto con la hemolinfa (el líquido contenido en la cavidad corporal de los artrópodos y que cumple funciones similares a la sangre) de las hembras. En el otro extremo se encuentra el grupo considerado más antiguo dentro de los Cimicidae, *Primicimex cavernis*, que no presenta *ectoespermalege* ni *mesoespermalege* y en el cual, por lo tanto, el semen es depositado directamente en la hemolinfa y el área abdominal donde los machos perforan es muy amplia.

Los dos ejemplos siguientes son estructuras de los genitales masculinos que pueden dañar el tracto genital de las hembras. De acuerdo con la hipótesis de la coevolución sexual antagonista, los machos obtienen beneficios al dañar a las hembras. Por ejemplo, al recibir un daño las hembras podrían retardar su siguiente cópula más de lo que sería conveniente para ellas, digamos, para dar tiempo a que las heridas cicatricen. Este retardo es ventajoso para el macho, ya que prolonga el tiempo que la hembra estará utilizando sus espermatozoides para fertilizar huevos, antes de copular con otro macho y poner el esperma de ambos a competir dentro de su tracto reproductor (en los protagonistas de nuestros



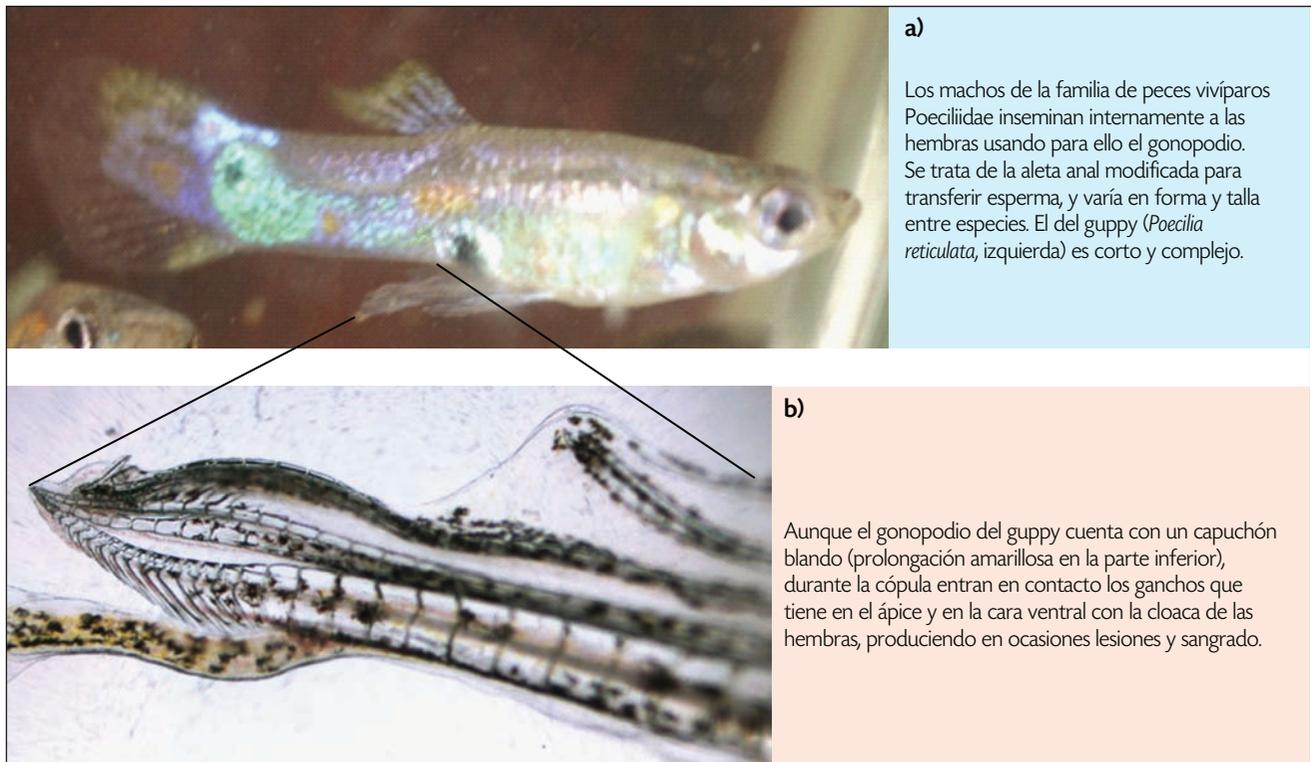
El guppy macho insemina internamente a la hembra con una aleta modificada llamada gonopodio, la cual tiene pequeños ganchos que desgarran el tejido cloacal de las hembras

ejemplos –peces y lepidópteros– y, probablemente, en la mayoría de los animales, las hembras copulan con más de un macho durante su vida). Otra posibilidad, que se aplica sobre todo al caso de los artrópodos, es que el daño infligido por los machos provoque perforaciones en el tracto genital de las hembras que permitan un transporte más rápido y directo de compuestos seminales, vía la hemolinfa, hacia los centros nerviosos donde podrían inducir la inhibición de la receptividad sexual de las hembras y acelerar las tasas de maduración y de puesta de huevos.

El siguiente ejemplo es una especie de pez muy común en acuarios. El guppy (*Poecilia reticulata*) pertenece a una familia de peces vivíparos. En esta familia los machos inseminan internamente a las hembras con una aleta modificada llamada *gonopodio*. En muchas especies como en *Poecilia reticulata*, estos gonopodios tienen pequeños ganchos a lo largo (Figura 1) que des-

garran el tejido cloacal de las hembras (Greven, 2005), y por ello se sospecha que: 1) reducen su receptividad al evitar otras cópulas dolorosas en un corto plazo. Otra consecuencia de los ganchos sería: 2) limitar la fertilizabilidad de las hembras, ya que la inflamación resultante podría dificultar la cópula exitosa con otros machos. Una ventaja adicional para los machos que logran dañar a las hembras sería que: 3) la inflamación reduce el riesgo de que se pierda el esperma del macho que recientemente ha copulado, al menos en lo que logra movilizarse hacia el interior del tracto reproductivo de la hembra. Esta presencia de ganchos daría ventajas en la competencia espermática entre machos y afectaría el éxito reproductivo de cada individuo.

Estas tres suposiciones se refieren a poecílidos en general. Nosotros las hemos evaluado experimentalmente usando al guppy; no existen estudios previos acerca de la participación de los ganchos de gonopodios en la reproducción de estos peces. Cuando quitamos experimentalmente los ganchos a una serie de machos y los apareamos con hembras vírgenes (usando controles apropiados) encontramos que una mayoría significativa (64.7 por ciento) de los críos fue engendrada por los machos con ganchos (controles) sin importar la secuencia (Centeno Lara y Macías García; datos

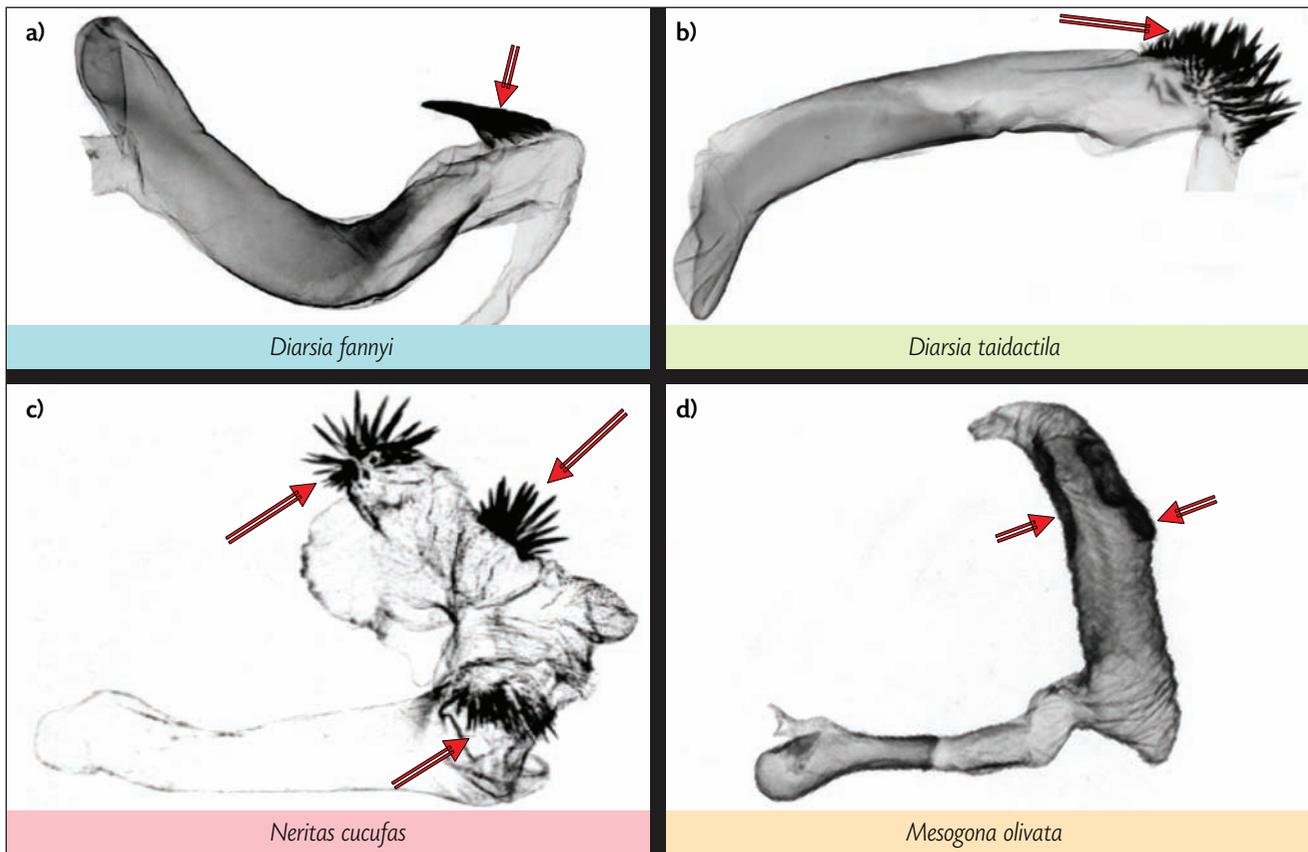


**Figura 1.** El macho guppy (de unos 20 milímetros) posee un gonopodio que utiliza para fecundar a las hembras, pero que genera daños en sus cloacas y parece jugar un papel en la competencia entre machos por fecundar los óvulos de las hembras.

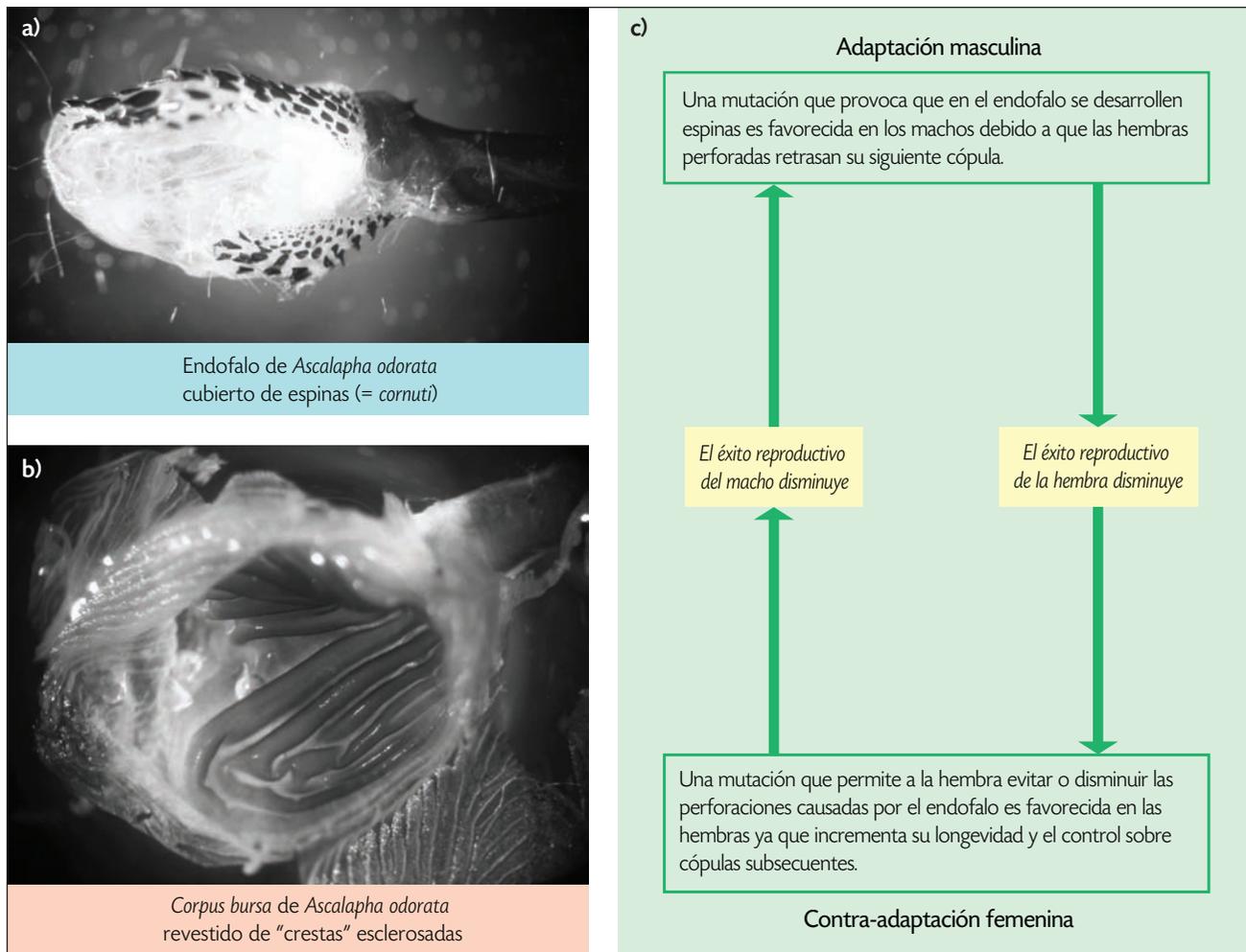
no publicados), y el resto por machos sin ganchos. No encontramos diferencias significativas de la inflamación en las cloacas de las hembras después de haber copulado con machos con ganchos ni con machos sin ganchos. Estos resultados sugieren que los ganchos no son necesarios para la inseminación de las hembras y que probablemente no intervengan en la competencia espermática con futuros machos, sino que determinan la ventaja del último macho (que es bien sabido se presenta en esta especie), ya que los machos sin ganchos no procrearon críos cuando se aparearon en segundo lugar. Al parecer los ganchos no provocan inflamación en las cloacas femeninas, pero se ha reportado que generan lesiones, por lo que se trata de una estructura masculina que afecta a las hembras negativamente mientras que beneficia a los machos.

Nuestro último ejemplo lo encontramos en el Orden Lepidoptera. El órgano intromitente de los machos de Lepidoptera está compuesto de una estructura tubular esclerosada llamada falo o *edeago*, el cual contiene un tubo membranoso –que puede tener uno o más divertículos– al que se denomina *endofalo* o *vesica*. Durante la cópula, el endofalo es evertido dentro de la hem-

bra hasta llegar a la estructura en forma de bolsa denominada *corpus bursa*, que es donde se deposita el eyaculado. En muchas especies, el endofalo evertido tiene sobre su superficie una o más estructuras esclerosadas llamadas *cornuti* (Figuras 2 y 3); en algunas especies, los *cornuti* se rompen durante la cópula y permanecen dentro del *corpus bursa*, en cuyo caso se les denomina *cornuti* deciduos. Aunque los *cornuti* muestran mucha variación entre especies en número, posición, tamaño y forma, es muy común que tengan forma de espina (Figuras 2a-b y 3). Un análisis preliminar de la forma, tamaño y posición de los *cornuti* de muchas especies sugiere que podrían dañar el tracto genital de las hembras (Cordero, en prensa). Sin embargo, la única evidencia directa de este daño que conocemos es la encontrada por la doctora Aletta Bakker (comunicación personal) en dos



**Figura 2.** Algunos ejemplos de la diversidad de *cornuti* (señalados con flechas) presentes en el endofalo de muchas especies de Lepidoptera. Las especies ilustradas pertenecen a la familia Noctuidae (Crabo y Hammond, 1995-1997; Varga y Ronkay, 2007).



**Figura 3.** Estructuras genitales potencialmente antagonistas de la mariposa nocturna *Ascalapha odorata* (Noctuidae): a) Endofalo con *cornuti* en forma de espinas; b) *Corpus bursa* abierto con el fin de mostrar las "crestas" fuertemente esclerosadas que la revisten; c) Diagrama que describe el proceso de coevolución sexual antagonista mediante el cual pudieron haber evolucionado las estructuras mostradas en a y b. Las disecciones y fotos fueron realizadas por Lizeth Abundis (Universidad Nacional Autónoma de México).

especies del género *Yponomeuta* en las que los *cornuti* perforan el *corpus bursa* de la hembra.

Por otra parte, los estudios en curso de Lizeth Abundis y C. Cordero muestran que en al menos algunas especies con *cornuti* potencialmente dañinos han evolucionado estructuras femeninas que podrían servir para disminuir o evitar por completo que el tracto genital de las hembras sea rasgado o perforado. Por ejemplo, gran parte del endofalo de la mariposa nocturna *Ascalapha odorata* (Noctuidae) está cubierto de *cornuti* en forma de espinas (Figura 3a), mientras que el *corpus bursa* de las hem-

bras está revestido de una serie de "crestas" esclerosadas que podrían servir como un escudo de protección contra los *cornuti* (Figura 3b). Es fácil imaginar cómo podrían haber evolucionado estas estructuras mediante el proceso de coevolución sexual antagonista mencionado anteriormente (véase Figura 3c).

Finalmente, no quisiéramos dejar la impresión de que los machos siempre son los villanos de la historia. Al igual que sucede con la selección intersexual o elección de pareja, en la que tanto machos como hembras pueden ser el sexo que selecciona o el sexo seleccionado (de hecho, al menos en algunas especies, ambos sexos pueden jugar los dos papeles), en la coevolución sexual antagonista tanto machos como hembras pueden desempeñar los roles de "agresor" y "agredido". De hecho, en algunas

especies de Lepidoptera los *cornuti* podrían jugar un papel opuesto al planteado anteriormente, al proteger el endofalo del daño que le podrían causar las estructuras duras en forma de espinas o sierras que se encuentran presentes en el interior del *corpus bursa* de las hembras de muchas especies (Cordero, en prensa). Estas estructuras femeninas reciben el nombre de *signa* y su función más aceptada es la de romper la envoltura del espermátforo, que es una especie de “paquete” que transfieren los machos durante la cópula, el cual contiene los espermatozoides y otras secreciones masculinas con funciones diversas (Galicia y colaboradores, 2008). La forma de placa que presentan los *cornuti* de algunas especies (Figura 2c) es congruente con esta función, aunque las espinas también podrían servir para proteger el endofalo.

**Carlos Rafael Cordero Macedo** es licenciado en biología por la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México y doctor en ecología también por la UNAM. Es investigador titular en el Instituto de Ecología de dicha universidad y miembro del Sistema Nacional de Investigadores. Es profesor de licenciatura y posgrado de la UNAM con más de 20 años de antigüedad, y está interesado en la evolución de todo lo que tiene que ver con el sexo en todo tipo de organismos.  
signa\_cornuti@yahoo.com.mx

**Constantino Macías García** es biólogo y maestro en ciencias por la Facultad de Ciencias de la UNAM. Se doctoró en la *University of East Anglia* (Inglaterra) y ha trabajado en temas relacionados con la evolución de ornamentos, la especiación y las muchas ligas entre el estudio del comportamiento animal y la conservación biológica.  
maciasg@servidor.unam.mx



## Bibliografía

- Arnqvist, G. y Rowe, L. (2005), *Sexual Conflict*, Princeton University Press.
- Cordero, C. (en prensa), “On the function of cornuti, sclerotized structures of the endophallus of Lepidoptera”, *Genetica*.
- Crabo, L. y Hammond, P. C. (1995/1997), “A revision of *Mesogona* Boisduval (Lepidoptera: Noctuidae) for North America with descriptions of two new species”, *Journal of Research on the Lepidoptera* 34, 83-98.
- Darwin, C. (1871), *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, John Murray.
- Frey, D. (1999), “Resistance to mating by female monarch butterflies”, en Hoth, J., Merino, L., Oberhauser, K., Pisanty, I., Price, S. y Wilkinson, T. (comps.), *1997 North American Conference on the Monarch Butterfly*, CCE/CCA/CEC.
- Galicia, I., V. Sánchez y C. Cordero (2008), “On the function of signa, a genital trait of female Lepidoptera”, *Annals of the Entomological Society of America* 101, 786-793.
- Greven, H. (2005), “Structural and behavioral traits associated with sperm transfer in poeciliinae”, en *Viviparous Fishes* (ed. M. C. Uribe y H. J. Grier), pp. 145-163. Homestead, Florida: New Life Publications.
- Reinhardt, K. y Siva-Jothy, M. T. (2007), “Biology of the Bed Bugs (Cimicidae)”, *Annual Review of Entomology* 52, 351-374.
- Thornhill, R. (1980), “Rape in *Panorpa* scorpionflies and a general rape hypothesis”, *Animal Behaviour* 28, 52-59.
- Varga, Z. y Ronkay, L. (2007), “On the taxonomy of the genus *Diarsia* [Hübner], [1821] 1816 (Lepidoptera: Noctuidae): the Holarctic species group of the genus”, *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 53 (suplemento 1), 141-209.