

Importancia de la elección femenina críptica para la etología

William G. Eberhard

Smithsonian Tropical Research Institute, y
Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
correo-e: weberhar@cariari.ucr.ac.cr

Recibido: 10 septiembre 1998; aceptación final: 22 octubre 1998.

Resumen. Existen varias clases de evidencia, derivada de estudios de la morfología, la fisiología, y el comportamiento de la reproducción, que indican que las hembras pueden sesgar los resultados de las cópulas con diferentes machos, y que estos sesgos pueden resultar en una selección sexual (por elección críptica de las hembras) sobre los machos. La existencia de la elección críptica tiene consecuencias importantes para los estudios etológicos. Hace ver que los detalles del comportamiento del macho durante la cópula pueden tener un significado mayor de lo que se les ha concedido clásicamente. Abre así un campo nuevo de investigación acerca de los posibles efectos del cortejo copulatorio sobre el éxito reproductivo del macho. También enfatiza la posibilidad de que el simple conteo de cópulas realizadas o de hembras copuladas por un macho probablemente no basta para estimar su éxito reproductivo.

Abstract. *The importance of cryptic female choice for ethology.* Evidence from the behavior, morphology, and physiology of reproduction indicates that females often have the ability to bias the outcomes of copulations with different males, and that these biases result in sexual selection on males (by cryptic female choice). These findings have important consequences for ethological studies. The details of a male's behavior during copulation may have much more impact on his reproductive success than has been previously realized. This opens a new field of research, concerning the possible effects that copulatory courtship has on male reproductive success. It also emphasizes the probability that a male's reproductive success cannot be confidently measured with the usual techniques of counting the number of copulations or the number of females with which he copulates.

Key words: sexual selection, cryptic female choice, review.

Introducción

Este trabajo se centra en la idea de la elección críptica de las hembras, una idea relativamente nueva, a la que se le puso nombre hace apenas 15 años. Los estudios etológicos han sido básicos en los pasos preliminares del desarrollo de esta idea y en las evaluaciones preliminares de su posible importancia como un fenómeno trascendental en la evolución.

Los estudios de la etología, y en particular los estudios experimentales, pueden jugar un papel muy importante en el futuro en demostrar cómo y cuándo funciona la elección femenina críptica. Por esto creo que el estudio de la elección femenina críptica probablemente se convertirá en una frontera o punto de desarrollo de la etología. Para condensar el mensaje de este trabajo en una frase: lo que pretendo comunicar es que el comportamiento del macho durante la cópula probablemente juega un papel muy importante en su éxito

reproductivo. Estamos habituados a pensar que es el comportamiento del macho antes de la cópula lo que determina su éxito, pero lo que voy a argumentar es que se dan, después de que se inicie la cópula, múltiples fenómenos que afectan a su probabilidad de engendrar hijos.

¿Qué es elección femenina críptica?

Darwin (1871) empezó los estudios sobre la selección sexual. Él pensaba al principio que todos los caracteres evolucionaban siendo positivos para el organismo que los porta, pero descubrió que había un grupo de caracteres que no ayudaban en la supervivencia, sino que estorbaban, y que casi siempre eran portados por machos y no por las hembras. Él vio que esos caracteres tenían una función en la competencia entre machos por el acceso a las hembras. Distinguió luchas directas entre machos y elección por la hembra, ha-

ciendo claramente énfasis sobre los procesos anteriores a la cópula. Las luchas entre machos eran evidentes y fueron aceptadas, pero era muy poco popular la idea de elección por la hembra. Hasta hace unos 15 años no se produjo una verdadera avalancha de estudios que muestran que la elección por la hembra también es común. Un buen resumen de todo esto se puede encontrar en Andersson (1994).

Aparentemente Darwin nunca pensaba mucho más allá del inicio de la cópula. Mi teoría particular es que se debe a que era demasiado caballero y que encontró inaceptable pensar en los datos demasiado calientes de lo que pasa después de la cópula. Así Darwin y muchos otros después han argumentado que el éxito de un macho se puede medir como el número de cópulas o número de hembras con las cuales copula. Esta idea se basa en la suposición de que todas las cópulas son iguales, y que contribuyen por igual al éxito reproductivo del macho.

Parker (1970) propuso que la competencia entre machos sigue después de la iniciación de la cópula, fenómeno que denominó competencia espermática. Esta competencia puede ocurrir si más de un macho copula con una hembra antes de que ésta produzca todos los hijos. La figura 1 muestra que la elección femenina críptica es lo que corresponde a las luchas directas entre machos en los procesos que ocurren después de la cópula. Thornhill (1983) propuso el término de elección femenina críptica. Usó el adjetivo críptico porque usando los criterios clásicos darwinianos una elección de esta clase sería críptica para el observador si contásemos el número de cópulas de un macho. El hecho de que la hembra hubiera escogido entre diferentes cópulas, favoreciendo una cópula sobre otras, sería críptico. Eberhard (1985) propuso que las hembras escogen crípticamente entre machos a base de la morfología de su genitalia. Pero en realidad no fue hasta los últimos 5 años en que han empezado las discusiones más intensas, particularmente en el campo del comportamiento, sobre la posibilidad de elección femenina críptica.

Hay una lección interesante que resulta de organizar las ideas como en la Figura 1. Si uno empieza a pensar sobre qué efecto puede tener una hembra antes de la cópula sobre el éxito del macho, se dará cuenta de que en muchos casos es mínimo. A menudo, por ejemplo, sucederá que se apareará con el macho que ha vencido las luchas. Después de la cópula, la situación es muy diferente, porque la competencia que ocurre entre machos entonces, tiene lugar dentro del cuerpo de la hembra. Ella puede jugar y jugará un papel mucho más importante del que juega antes de la cópula. Pensemos en los machos como si fuesen equipos de fútbol que compiten en un estadio con unas reglas determinadas por la hembra. La hembra puede hacer una cancha curva, inclinada, con lomas y bajadas, con charcos de agua, etc. y lo hará. Los tractos reproductivos, las características morfológicas, fisiológicas y de comportamiento reproductivo de las hembras van a afectar a las posibilidades de que uno u otro de los machos con los cuales copule gane. Un ejemplo para ilustrar una cancha complicada es el tracto reproductivo de la hembra de un coleóptero crisomélido que presenta un largo y sinuoso ducto, que impone sobre los machos ciertas características (Figura 2). En este caso está comprobado que machos con flagelos más largos en la genitalia tienen más éxito en la fertilización de los huevos de la hembra.

	Tipo de selección sexual	
Antes del inicio de la cópula	Luchas directas entre machos	Elección Femenina
Después del inicio de la cópula	Competencia espermática	Elección femenina críptica

Figura 1. Los nombres que se utilizan para distinguir los diferentes tipos de selección sexual que resultan de la competencia reproductiva entre machos antes y después de la iniciación de la cópula. A menudo se ha utilizado la expresión «competencia espermática» para designar todo tipo de competencia que ocurre después de la iniciación de la cópula. Pero como se desprende de las analogías de esta figura, esta terminología centrada en el punto de vista del macho puede resultar en una infraestimación del papel de la hembra. Debido a que la competencia post-intromisión entre los machos se desarrolla dentro del cuerpo de la hembra, es muy probable que ella vaya a afectar cuáles machos prevalecen.

¿Cómo puede evolucionar la elección femenina críptica?

Se podría argumentar que aún aceptando que las reglas son impuestas por la hembra, después de iniciada la cópula, ya es demasiado tarde para que ella pueda escoger entre machos.

El macho deposita espermatozoides que son móviles y se desplazan de tal manera que la hembra se encuentra más o menos condenada a tener hijos con ese macho. Pero si uno se pone a pensar cómo es el proceso de reproducción en animales con reproducción interna, esa idea está muy lejos de la verdad. La hembra tiene múltiples maneras de sesgar la competencia (Tabla 1).

Existen otras posibilidades aún no documentadas. En 16 de los 20 mecanismos de la Tabla 1 está demostrado que a veces las hembras sesgan alguno de estos procesos en favor de uno de los machos con los que se han apareado. En fin, está claro de que hay muchas maneras mediante las cuales la hembra puede afectar al éxito reproductivo del macho, aún cuando haya dejado que ese macho copule con ella.

Hay una segunda idea que se desprende de los procesos de la Tabla 1. Podemos plantearnos qué estímulos están utilizando las hembras para decidir si se van a desencadenar estos procesos, y cómo la selección natural va a afectar a la utilización de diferentes tipos de estímulos. La mayoría de estos mecanismos evolucionarán bajo selección natural que favorece la utilización de los estímulos producidos por el macho con el que la hembra está copulando. Esto trae como consecuencia que la hembra está modelada por selección natural para utilizar los estímulos del macho para desencadenar cada uno de estos mecanismos que afectan al éxito reproductivo del macho. Además, en general las hembras no responden al 100% a todos los machos. Lo excepcional es que la hembra siempre responda a todo macho con el máximo de transporte de espermatozoides, inhibición total de cópulas posteriores con otros machos, etc. Bajo estas dos condiciones es inevitable que machos con mayor capacidad para desencadenar la respuesta de la hembra se verán favorecidos sobre los que no tienen dicha capacidad. Ya que son estímulos del mismo macho que van a ser favorecidos para desencadenar estas respuestas, evolutivamente hablando va

a ser relativamente fácil para el macho aumentar el estímulo cuando sufre competencia con otros machos: sólo tiene que enfatizar el estímulo que la hembra ya está utili-

zando bajo selección natural.

Por ejemplo supongamos que la hembra está utilizando la presencia del aparato genital del macho dentro de su

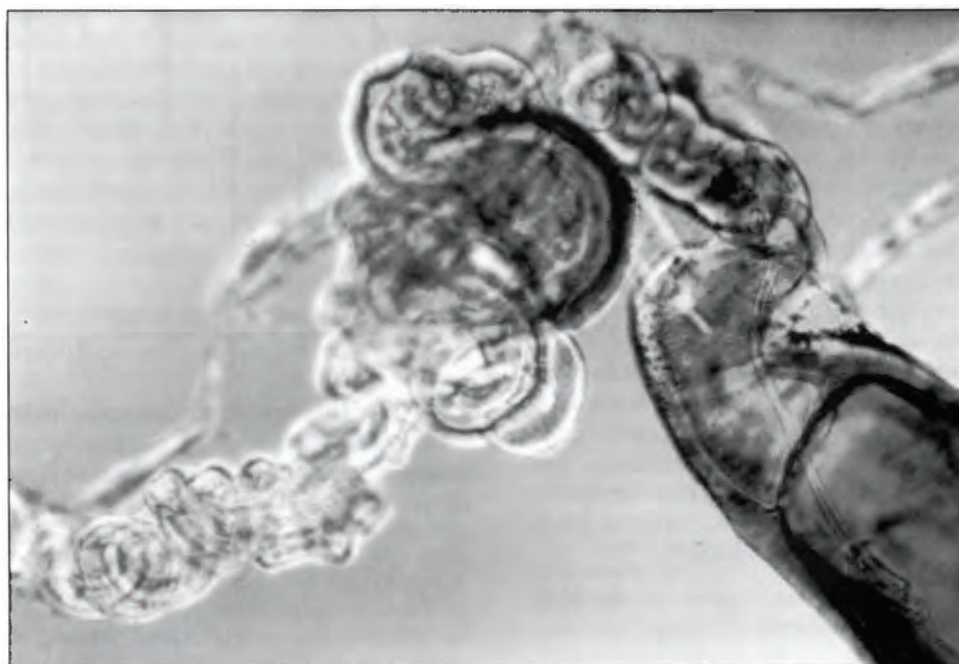


Figura 2. El ducto largo y complejo de la espermateca de la hembra del coleóptero *Chelymorpha alternans*. Constituye una parte importante del «campo» dentro del cual se realiza la competencia post-intromisión entre los machos de esta especie. Una parte de la genitalia del macho (el flagelo) entra en este ducto durante la cópula, y cuando varios machos copulan con la misma hembra, el macho con el flagelo más largo fertiliza más huevos que los otros, independientemente del orden en el cual copularon.

Tabla 1. Diferentes mecanismos utilizados por las hembras de al menos una especie para sesgar la competencia a favor de alguno de los machos con los que han copulado.

- A veces desechar espermatozoides del macho actual
- A veces no desechar espermatozoides de machos anteriores
- A veces evitar que el macho actual logre una intromisión completa.
- A veces no transportar espermatozoides
- A veces copular con otros machos después
- A veces reducir el número o la tasa de producción de hijos después de una cópula pero no de otras
- A veces terminar la cópula prematuramente
- A veces no ovular
- A veces no madurar huevos
- A veces no preparar el útero para la implantación
- A veces no permitir que el macho taponee su tracto reproductivo
- A veces evitar o no realizar la remoción de tal tapón
- A veces abortar
- A veces sesgar la utilización de espermatozoides que ya tiene
- A veces trasladar espermatozoides a un sitio donde otro macho puede después removerlos o desactivarlos
- A veces resistir manipulaciones del macho que resulten en la descarga de espermátóforos
- A veces invertir menos en los hijos
- A veces sesgar la función del núcleo del huevo después de que entren más de un espermátóforo en el mismo
- A veces remover el espermátóforo antes de que se logre la transferencia completa
- A veces impedir morfológicamente intromisiones posteriores

vagina como un estímulo para ovular. Entonces puede darse el caso de que bajo esas condiciones habrá selección de machos para enfatizar ese estímulo. El macho podría obtener más éxito haciendo más estimulación durante la cópula o modificando la morfología de su genitalia mediante espinas u otros adornos que produzcan una mayor estimulación (Eberhard, 1985). Si hay unos machos con mayor adaptación para estimular a la hembra que otros, a ella le conviene ser más selectiva y así aumentar la probabilidad de ser fecundada sólo por los machos con comportamiento o morfología especializada para estimularla más efectivamente. Este cambio de criterio de la hembra determinará otra ronda de evolución en los machos, produciéndose el clásico proceso fisheriano de selección sexual desenfrenada. Así pues pueden surgir caracteres como las extrañas espinas de roedores, báculas de ardillas, etc.

Con esto trato de demostrar que por un lado las hembras tienen muchos mecanismos con los que pueden afectar al éxito reproductivo de un macho aún después de iniciar la cópula, y por otro lado el diseño de los mecanismos que desencadenan esos procesos en la hembra tienen propiedades muy adecuadas para que se produzca selección sexual entre los machos para enfatizar la estimulación.

Tres ejemplos

Voy a describir dos casos en los que se entiende relativamente bien cómo funciona la elección femenina críptica y un caso menos estudiado. El primer caso es el de una mosca estudiada por Otronen (1990) y Otronen & Siva-Jothy (1991). Las hembras de esta especie ponen huevos en carroña. Los machos llegan a la carroña y pelean entre sí para establecer dominancia e interceptar a las hembras. Cuando un macho encuentra una hembra, la monta. La pareja camina fuera de la carroña y copula. Después de la cópula el macho trata de toquetear a la hembra con la parte trasera de su abdomen. Las hembras muchas veces se resisten, y los machos más grandes son más capaces de forzar el toqueteo. Después de que terminen varias sesiones de toqueteo, la hembra vuelve a la carroña, deposita una gota que contiene espermatozoides y comienza a poner huevos. Otronen varió el número de veces que el macho pudo tocar a la hembra antes de que ella pudiese empezar a poner huevos. Mediante el uso de hembras apareadas con dos machos, siendo el primero estéril por aplicación de radiaciones, mostró que cuantas más veces tocara el segundo macho a la hembra, mayor era su paternidad (Figura 3). Así se tiene un caso en donde el comportamiento de tocar a la hembra después de la cópula, no antes ni siquiera durante la misma, afecta al éxito reproductivo del macho. Aparentemente el mecanismo que hace que los toques afecten a la paternidad tiene que ver con esa gota de espermatozoides que la hembra emite cuando vuelve a la carroña a poner. Cuando ella ha sido muy tocada, la gota contiene sobre todo espermatozoides del macho anterior, mientras que si ha sido poco tocada, esa gota contiene mayor proporción de espermatozoides del macho actual. En esta especie por lo tanto la hembra favorece a los machos grandes que son capaces de forzar el toqueteo, mediante elección críptica que tiene que ver con el desecho de espermatozoides.

El segundo ejemplo se refiere al crisomélido *Chelymorpha*. Viterbo Rodríguez (1994) encontró que si

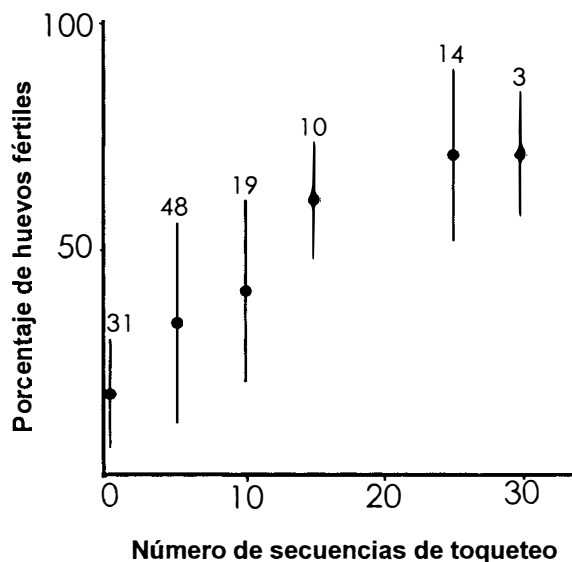


Figura 3. Tasas de fertilización de huevos con espermatozoides fértiles (promedios, con desviaciones estándar y tamaños de muestra) prueban experimentalmente que hay elección femenina críptica en la mosca *Dryomyza anilis*. Un macho fértil copuló con una hembra que había copulado antes con un macho estéril. El éxito del macho fértil se indica por el porcentaje de huevos fértiles puestos por la hembra. Cuando se interrumpió el cortejo copulatorio que el macho suele realizar después de la cópula (períodos de toqueteo del abdomen de la hembra con su genitalia) después de un número predeterminado de períodos, la hembra utilizó más espermatozoides del último macho cuando éste pudo hacer más toqueteo (según Otronen, 1990).

dejaba que una hembra copulase con tres machos, cada uno con un marcador genético diferente, y después criaba los hijos de la hembra, el macho con un aparato genital más largo, que penetra en el ducto muy sinuoso de la hembra, produce la mayor proporción de los hijos, sin importar para nada el orden en que habían copulado con la hembra. El mecanismo probable se ilustra en la Figura 2. Si uno experimentalmente acorta el flagelo del macho y lo pone a copular con una hembra virgen, la probabilidad de que durante la cópula la hembra emita espermatozoides de este mismo macho, aumenta unas cinco veces con respecto a un macho con el flagelo intacto. Este es un caso en donde la hembra crípticamente está sesgando la paternidad, aparentemente usando como criterio la longitud del flagelo del macho, que entre otras cosas no tiene relación con el tamaño del macho.

La Figura 4 presenta un ejemplo no bien estudiado pero que hace pensar en nuevas posibilidades. Se trata del huevo de un ctenóforo (*Beroë*), que a principios de siglo fue muy utilizado por los embriólogos porque es muy grande y es casi perfectamente transparente. La figura muestra una secuencia de eventos dentro del huevo después de la entrada de varios espermatozoides, algo que parece normal en esta especie, al menos en el laboratorio. En este caso entraron tres. Típicamente cuando el espermatozoide entra en el huevo queda atrapado rápidamente cerca a la periferia y queda inmovilizado allí, creándose alrededor de su núcleo una zona relativamente clara. Mediante una filmación del comportamiento del núcleo del huevo después de que entraron los espermatozoides se observa cómo el núcleo migra, visitando las posiciones de dos espermatozoides antes de fusionarse con el tercero. Tiene los indicios de una elección realiza-

da por el núcleo del huevo, aunque hasta ahora no haya pruebas concluyentes.

He logrado encontrar unas 100 especies en las que hay indicios de elección femenina críptica. Si lo comparamos con el número de especies existentes es claramente un número muy pequeño, pero si lo comparamos con el número de especies que han sido estudiadas en algún detalle no es tan pequeño. Pero todavía es bastante dudosa la posibilidad de que la elección críptica que se ilustra en estas especies, muchas veces de forma poco convincente, sea un fenómeno general. Se pregunta uno si estas son rarezas de la naturaleza, o si por el contrario son apenas la punta de un iceberg de muchos casos aún no estudiados.

Resumen de evidencias generales de comportamiento

Hay tres tipos de evidencia importantes: morfológicas, fisiológicas y de comportamiento.

En Eberhard (1985) argumenté que la elección críptica podría tener que ver con la evolución de la genitalia de los machos. Trataba básicamente de explicar porqué es tan común que en la mayoría de los grupos de animales la genitalia del macho sea la característica más indicativa de la identidad de la especie. La genitalia de los machos evoluciona velozmente y diverge rápidamente en especies muy semejantes. Apunté que se pueden rechazar varias hipótesis para explicar este hecho, incluyendo el que la genitalia del macho sirva para aislar unas especies de otras, y terminé convencido de que la explicación más probable es que la genitalia del macho funciona como aparato de cortejo dentro de la hembra.

En cuanto a la fisiología el argumento es que los machos podrían evolucionar para incluir en el semen productos químicos que afectan a la probabilidad de que la hembra realice uno de los mecanismos de elección críptica mencionados más arriba. Resulta que hay mucha evidencia de que sustancias de exactamente este tipo son producidas por las glándulas accesorias de los machos de una serie de más de 50 especies de insectos y garrapatas. Si experimentalmente se coloca el producto de las glándulas accesorias del macho dentro de la hembra, se consiguen respuestas como la inhibición de que la hembra copule con otro macho, y la inducción de que la hembra empiece a poner huevos y de que empiece a madurar huevos (la vitelogenénesis). Aún cuando este aspecto de la fisiología reproductiva está menos estudiado en vertebrados, hay datos que sugieren que este tipo de efecto es también común entre ellos. Un ejemplo particularmente claro es el semen humano, que posee hormonas y otras sustancias con efectos estimulatorios. Hay epinefrina, histamina y al menos 17 tipos de prostaglandinas, que se sabe inducen contracciones del tracto femenino. Se supone que esto aumenta la posibilidad de que la hembra transporte los espermatozoides hacia arriba en el tracto reproductivo por las contracciones inducidas, donde hay más posibilidades de fertilización.

En cuanto al comportamiento, las evidencias son menos generales que las evidencias morfológicas, muchas de las cuales vienen de la literatura taxonómica. Hay muchas menos especies estudiadas desde el punto de vista comportamental, pero existen algunos datos útiles, ya que se puede usar el comportamiento del macho como un indicador de la

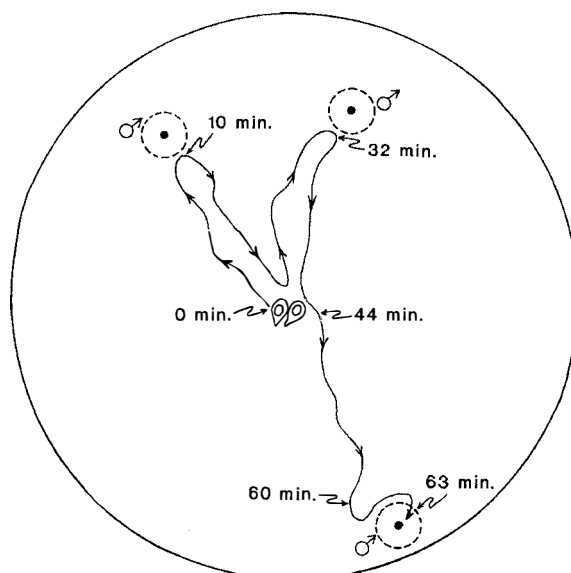


Figura 4. El camino seguido por el núcleo del huevo del ctenóforo *Beroë ovata* sugiere que «investigó» y rechazó dos pronúcleos de espermatozoides (puntos negros) antes de fusionarse con un tercero. Los datos se obtuvieron de una grabación de vídeo; las líneas a trazos muestran las áreas claras en el citoplasma alrededor de cada pronúcleo (según Carré & Sardet, 1984).

probabilidad de elección femenina críptica. La lógica del argumento es la siguiente: si la hembra está afectando al éxito del macho después de que empiece la cópula, desencadenando o no alguno de los procesos mencionados arriba, entonces habrá selección sobre el macho para inducir mediante su propio comportamiento la realización del comportamiento apropiado en la hembra. Podemos suponer que si el macho realiza cortejo durante o después de la cópula, éste tenga la función de inducir repuestas positivas en la hembra. En otras palabras, la idea clásica de cortejo es una actividad del macho que aumenta la probabilidad de que la hembra lo acepte. Si hay elección críptica de la hembra, uno esperaría que fuera común que los machos realizaran comportamiento reconocible como cortejo, aún después de iniciada la cópula. En Eberhard (1985) mencioné esta posibilidad y encontré, de acuerdo con una revisión superficial de la literatura, que no era tan común como esperaba. Me preguntaba si faltaban más estudios, y después decidí realizar un estudio más cuidadoso. Revisé publicaciones sobre 312 especies de insectos y arañas, porque eran los grupos que más conocía (Eberhard, 1991). Me propuse utilizar criterios conservadores para decidir si un comportamiento descrito por el autor era o no cortejo. A.) Que el comportamiento fuera repetido durante la cópula y entre diferentes cópulas; B.) Que el comportamiento fuera apropiado para estimular a la hembra. Es decir, si el macho mueve una estructura frente a los ojos de la hembra podría ser cortejo, pero si mueve esa estructura en una parte donde la hembra no puede verla no se contaría como cortejo; C.) Que el comportamiento del macho no fuera apropiado para otras funciones. Por ejemplo si el macho hace algo que parece limpieza no se contaría como cortejo; D.) Que el contexto no sugiriese otra función. Por ejemplo no se contaba cuando el macho empezó a realizar un tipo de comportamiento cuando se aproximaba otro macho, ya que existe la posibilidad de que este comportamiento sirva como amenaza; E.) Que los movimientos no

servan para evitar la depredación por parte de la hembra, ya que esta función afectaría a la probabilidad de morir y no de paternidad; y finalmente, F.) Que el comportamiento no involucrara movimientos de la genitalia. Utilizando estos criterios, encontré descripciones de cortejo durante o después de la cópula en el 36% de las 312 especies, que el autor dijera en forma clara que el macho no se movía en el 21%, y que en el 37% restante el autor no describía nada.

Después se realizó otra revisión semejante en arañas, en 151 especies no incluidas en mi revisión, a partir de estudios realizados en los años 1920-30 por el autor alemán U. Gerhardt, quien publicó descripciones de gran detalle. Bernhard Huber (en prensa) revisó estas publicaciones para ver en cuántas especies mencionaba la presencia de comportamientos que parecen ser de cortejo durante la cópula. Encontró que en el 32% de las especies hubo algo parecido a cortejo, mientras en el 68% restante no se mencionaba nada. En escorpiones, Alfredo Peretti (1997) en Argentina acaba de revisar la literatura sobre 37 especies, y encontró 11% con cortejo copulatorio, 32% sin cortejo, y 57% sin ninguna mención.

En resumen, el cortejo durante la cópula aparentemente no es tan raro como se pensaba, y probablemente ocurre en por lo menos un 25-30% de las especies. Esto fue sorprendente, pero yo sospechaba que el cortejo en cópula podía pasar desapercibido en muchas observaciones. Sabía que yo mismo, antes de pensar en estas cosas, había observado varias especies en las cuales se realizaba clarísimamente cortejo durante la cópula, pero no lo había notado.

Entonces pensé que quizás otras personas habrán tenido

el mismo problema y quizás en muchos de esos casos en los que no se describe nada hubiera realmente cortejo. Decidí estudiar directamente el comportamiento durante la cópula en muchas especies. Estudié 131 especies de insectos y arañas, utilizando los mismos criterios de la lista anterior. Encontré que en la mayoría de las especies (81%) el macho realizaba cortejo durante la cópula (Eberhard, 1994). Uno podría pensar que hay quizás sesgos filogenéticos en estos datos y por ello la muestra estaría sesgada. Básicamente se escogieron especies para estudiarlas según la facilidad con que se podían observar. En general eran especies en las que la cópula se podía observar bajo un estéreo-microscopio y así determinar con mucha seguridad todos los movimientos del macho y de la hembra. Me propuse el criterio, para evitar que yo sesgara la elección de especies, que si comenzaba a observar una especie, tenía que terminar. Creo que fue una elección de especies bastante aleatoria en el sentido de no escoger especies en las que era más probable que hubiese cortejo en cópula. Sin embargo había sesgos filogenéticos y por ejemplo pude conseguir más especies de Coleoptera que de Lepidoptera. Si uno trata de reducir este sesgo, y realiza el análisis no a nivel de especies sino de géneros o familias, consigue los mismos resultados: 79% de los géneros y 76% de 49 familias tuvieron cortejo durante la cópula. En todos estos casos los porcentajes son más del doble que las cifras obtenidas de la literatura. Incluso si se excluye el criterio de no contar los movimientos de la genitalia, que creo es muy conservador, el 63% de las especies realizaban movimientos rítmicos de vibrar, sobar, introducir y retirar parcialmente la genitalia, en lugar de simplemente penetrar y después



Figura 5. Una hembra de la cebrá Grevy (*Equus grevy*) expulsa un volumen grande de líquido, presumiblemente semen, mientras el macho está en el proceso de desmontar después de una cópula. A veces las hembras de esta especie copulan con más de un macho durante un solo período de estro, de tal forma que el volumen desechado después de una cópula dada (que llega a ser hasta por lo menos 0.3 litros) puede influir sobre la posibilidad de que aquel macho sea el padre del hijo de la hembra. Estos desechos probablemente no son ni morfológicamente ni fisiológicamente necesarios, ya que en la especie que probablemente es la hermana, *E. burchelli*, las hembras son monógamas y no expulsan nada después de la cópula (de Ginsberg & Huck, 1989).

retirar.

Supongo que la reacción de muchos lectores ante estos datos será la de pensar que estoy reconociendo como cortejo cosas que no lo son. Una lista de los movimientos, que equivale a una especie de kamasutra de los insectos y arañas, incluye machos que lamían a la hembra, que mordían a la hembra, que la toqueteaban, que la sobaban, que la jalaban, que la rasguñaban, que la sacudían, que la mecían, que la alzaban, que la comprimían, que la torcían, que la pujaban, que la apretaban, que mostraban un apéndice y machos que cantaban. Esto me parece evidencia muy llamativa, porque yo no veo ninguna otra razón para este tipo de conducta. Si no fuera porque hay elección críptica de la hembra, ¿cuál sería la posible función de hacer todas estas cosas? ¿Cómo se podrían explicar sin recurrir a la posibilidad de que básicamente el macho está tratando de desencadenar una respuesta en la hembra?

La única otra posibilidad que se me ocurre es que estos movimientos son vestigios del cortejo anterior, como si el macho no se diese cuenta de que ya está acoplado y sigue haciendo algo del cortejo anterior a la cópula, como un tic. Hay evidencias que no están de acuerdo con esta posibilidad. Por un lado los comportamientos de cortejo copulatorio varían de forma dramática. De los 21 géneros donde hay más de una especie estudiada, en el 100% de los casos hay diferencias entre las especies del mismo género. Incluso, hay 4 casos que se han estudiado comparando poblaciones entre Colombia y Costa Rica o Panamá y Costa Rica, en donde se encuentra que aún dentro de la misma especie hay divergencia en lo que hace el macho. Este tipo de divergencias muy rápidas no concuerdan bien con la idea del tic o del comportamiento inadvertido del macho durante la cópula, pero sí están en concordancia con que estos comportamientos están bajo selección sexual, porque típicamente los caracteres bajo selección sexual evolucionan rápidamente.

Un segundo argumento en contra del tic es que muchos de los movimientos del cortejo copulatorio de los machos no fueron repeticiones del cortejo precopulatorio, sino patrones de comportamiento únicamente expresados después de la iniciación de la cópula. De un total de 125 tipos de comportamiento observados en las 131 especies, el 65% no se manifestaron sino después de la iniciación de la cópula.

Una indicación indirecta de que se están desencadenando respuestas importantes de las hembras con estos cortejos copulatorios viene de una comparación de los estudios de la literatura. En Coleoptera, se encuentra que el 62% de 42 especies de no Meloidae mostraban cortejo en cópula, pero sólo 1 de 14 especies de Meloidae lo hacía. Resulta que la genitalia de Meloidae es diferente de lo típico del resto de Coleoptera. En este orden, típicamente hay un aparato duro y más o menos tubular que se introduce en la hembra, y una bolsa membranosa que tiene que inflarse dentro de ella. El macho típico de Coleoptera debe hacer dos cosas dentro de la hembra: primero penetrar, y después inflar la bolsa. En los meloidos el macho no tiene una bolsa inflable, y así no tiene que realizar este segundo paso. Estudios de dos especies de crisomélidos han demostrado que el macho a veces logra el primer paso pero no el segundo. Es decir el macho logra introducir el tubo, pero la hembra contrae los músculos del tracto reproductivo, de tal forma que no permite que el macho infle la bolsa. Lo que esto sugiere es que una de las funciones comunes del cortejo copulatorio de los insectos

tos puede ser de la estimular a la hembra para relajarse y así permitir inflar la bolsa del macho. En Hymenoptera hay una situación similar. Los Sphecidae tienen genitalia masculina que no se infla, mientras que los machos de Apoidea tienen genitalia que sí se infla (Roig-Alsina 1993). De nuevo se encuentra una pauta similar a la anterior (0 de 5 especies con cortejo copulatorio versus 12 de 24). Hay que reconocer que estas muestras son pequeñas y faltan más datos.

Conclusión: fronteras en la etología

Creo que el primer paso en la utilización del comportamiento del macho durante la cópula, como indicador de que hay elección femenina críptica, ya se ha realizado en insectos y arañas. Hasta ahora no está hecho en otros grupos, aunque hay comportamientos sugestivos como el despliegue postcópula del kob de Uganda (*Adenota kob thomasi*), que introduce la pata entre las de la hembra después de la cópula (Buechner & Schloeth, 1965), y los movimientos oscilatorios rítmicos del cuerpo del macho del nemátodo *Cruznama lambdiensis* mientras copula (Ahmad & Jairajpuri, 1981). O sea, existe cortejo durante la cópula en otros grupos pero no se ha hecho una revisión de la literatura para mostrar hasta qué punto es generalizado.

Sin embargo, el segundo paso lógico todavía no se ha hecho. No se sabe en casi ninguna especie qué es que lo gana el macho al realizar el cortejo durante la cópula. Quizás logra inflar la genitalia en algunos grupos, pero esto no se ha demostrado experimentalmente, y hay otras posibilidades sin comprobar. Creo que estudios en los que se congelen parejas en diferentes momentos de la cópula, mientras el macho está realizando el cortejo copulatorio y después, y se examine la genitalia podrían ser muy útiles. También sería muy interesante manipular el macho para hacer que pueda o no ser capaz de realizar el cortejo en cópula (por ejemplo amputando el extremo de una pata si se utiliza durante el cortejo) y ver qué efecto tiene esto sobre la hembra en cuanto a la puesta, desecho de espermatozoides, etc. Otro tipo de estudio muy interesante sería buscar especies en las que haya una divergencia intraespecífica, y cruzar machos con un tipo de cortejo copulatorio con hembras de poblaciones en las cuales los machos realizan otro tipo de cortejo en cópula y así determinar los posibles efectos de presencia/ausencia de diferentes estímulos de cópula.

Otro campo muy abierto e interesante es el estudio de la emisión de espermatozoides (Fig. 5), aún en grupos en los que se pensaba que se entendía muy bien el manejo de espermatozoides. Por ejemplo en las libélulas se sabe que los machos extraen el esperma de los rivales antes de inseminar a la hembra utilizando su aparato genital para dos funciones diferentes (Waage, 1979). Sin embargo resulta que en algunas especies las hembras por sí solas son capaces de emitir o no esperma y se ha demostrado en al menos una especie que las hembras sesgan la emisión de espermatozoides a favor de un tipo de macho dentro de su población (E. González en Eberhard, 1996).

Una consecuencia final de la elección femenina críptica para los estudios etológicos es que vamos a tener que abandonar la idea de que se puede estimar con buena confianza el éxito reproductivo de un macho simplemente contando el número de cópulas que consigue o el número de hembras con las que se aparea. Por lo que he dicho la suposición de

que todas las cópulas son equivalentes es probablemente equivocada en muchas especies.

Agradecimientos. Doy mis gracias al Dr. Adolfo Cordero por la invitación a participar en el Congreso de Etología, por muchas atenciones durante el congreso, y por la ayuda importante que dio en la preparación de este manuscrito.

Bibliografía

- Ahmad, I. & M. S. Jairajpuri. 1981. The copulatory behavior of *Cruzinema lambdiensis* (Nematoda: Rhabditidae). *Rev. Nematol.*, 4:151-156.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Buechner, H. K. & R. Schloeth. 1965. Ceremonial mating behavior in Uganda kob (*Adenota kob thomasi* Neumann). *Z. Tierpsychol.*, 22:209-225.
- Carre, D. & C. Sardet 1984. Fertilization and early development in *Beroë ovata*. *Dev. Biol.* 105:188-195.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. Reprinted. Modern Library, New York.
- Eberhard, W.G. 1985. *Sexual selection and animal genitalia*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Eberhard, W.G. 1991. Copulatory courtship in insects. *Biol. Rev.*, 66:1-31.
- Eberhard, W.G. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution*, 48:711-733.
- Eberhard, W. G. 1996. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Ginsberg, J.R. & U.W. Huck. 1989. Sperm competition in mammals. *TREE* 4:74-79.
- Huber, B. A. En prensa. Spider reproductive behaviour: a review of Gerhardt's work from 1911-1933, with implications for sexual selection. *Bull. Br. Arachnol. Soc.*
- Otronen, M. 1990. Mating behavior and sperm competition in the fly, *Dryomyza anilis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 26:349-356.
- Otronen, M. & M.T. Siva-Jothy. 1991. The effect of postcopulatory male behaviour on ejaculate distribution within the female storage organs of the fly, *Dryomyza anilis* (Diptera, Dryomyzidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29:33-37.
- Parker, G.A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.*, 45:525-567.
- Peretti, A.V. 1997. Evidencia de cortejo copulatorio en el orden Scorpiones (Arachnida), con un análisis de *Zabius fuscus* (Buthidae). *Rev. Soc. Entomol. Argent.*, 56:21-30.
- Rodríguez, V. 1994. Fuentes de variación en la prece-dencia de espermatozoides de *Chelymorpha alternans* Boheman 1854 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). Tesis de Maestrado, Universidad de Costa Rica.
- Roig-Alsina, A. 1993. The evolution of the apoid endophallus, its phylogenetic implications, and functional significance of the genital capsule (Hymenoptera, Apoidea). *Boll. Zool.*, 60:169-183.
- Thornhill, R. 1983. Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *Am. Nat.*, 122:765-788.
- Waage, J.K. 1979. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science*, 203:916-918.