

Ensayo

**EVOLUCION Y DIVERSIDAD DE LA MORFOLOGIA DE
LOS GENITALES MASCULINOS EN INSECTOS**

ALEJANDRO CÓRDOBA-AGUILAR

Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Apartado Postal 69-1, Plaza Juárez, 42001 Pachuca, Hidalgo, MÉXICO. acordoba@uaeh.reduaeh.mx

RESUMEN. Uno de los patrones más fascinantes en la evolución de los animales con fertilización interna está reflejado a nivel de la diversidad de la morfología genital masculina. Por razones no del todo claras, este patrón es particularmente evidente en los insectos. En este ensayo, se describen las hipótesis propuestas para explicar la evolución de la morfología genital así como la evidencia (la cual está limitada sólo a los insectos) que se ha encontrado y que apoya a cualquiera de estas hipótesis. Las principales hipótesis que describen la evolución de los genitales son las siguientes: llave-cerradura, pleiotropía y selección sexual. La hipótesis de selección sexual a su vez está compuesta de otras tres: competencia espermática, elección críptica femenina y conflicto sexual. La evidencia que se tiene hasta ahora, en general, es variada pero en su mayoría apoya la hipótesis de selección sexual. Sin embargo, es necesario llevar a cabo más estudios para apoyar o eliminar las otras hipótesis. Una premisa fundamental en estos estudios es la investigación de la función de los genitales masculinos en el momento de la cópula. Estos estudios podrán proveer la evidencia necesaria para entender la naturaleza de la evolución de la interacción entre ambos sexos.

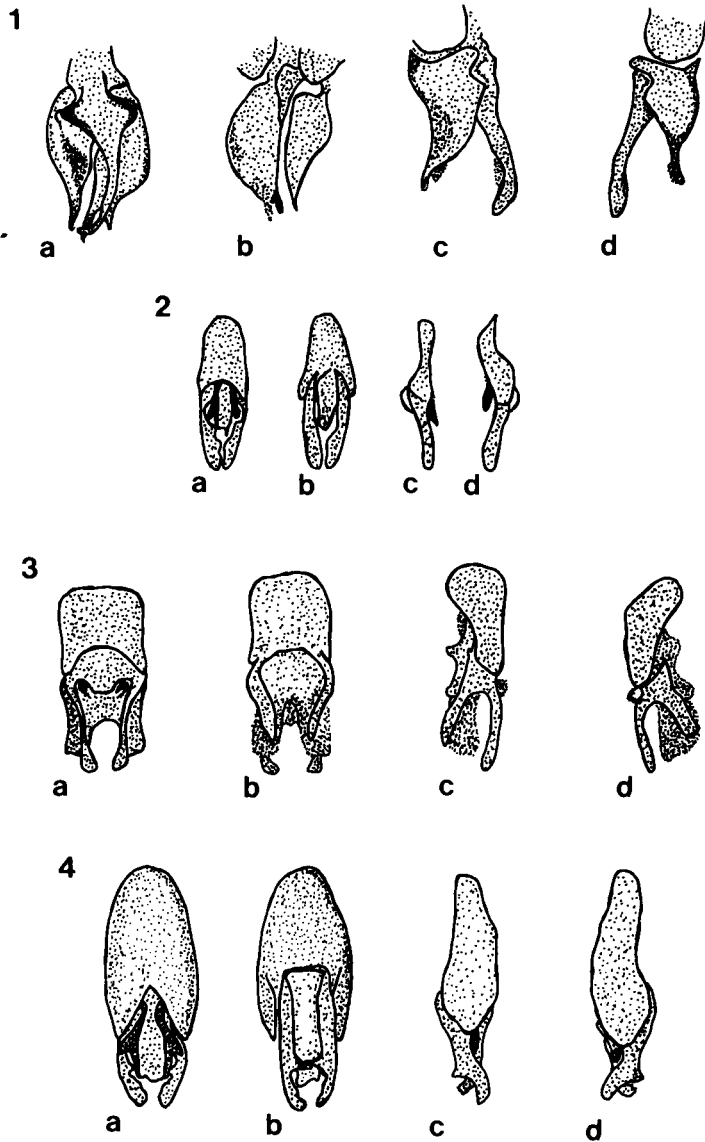
PALABRAS CLAVE: Genitales masculinos, morfología, diversidad, evolución, Insecta.

ABSTRACT. One of the most astonishing patterns in the evolution of animals with internal fertilisation is reflected at the level of morphological diversity of male genitalia. For unknown reasons, this pattern is particularly well represented in insects. In this essay, I describe the hypotheses that explain the evolution of genital morphology and the evidence (which is limited to insects) that has been found supporting any of these hypotheses. The main hypotheses underlying the evolution of genitalic diversity are: the lock and key, the pleiotropy and the sexual selection. The sexual selection hypothesis is composed of three hypotheses: sperm competition, cryptic female choice and sexual conflict. The evidence is varied but most cases support a sexual selection scenario as the motor propelling the evolution of genitalic diversity. However, more studies are needed to discriminate among hypotheses. Specifically, studies clarifying the function of male genitalia during copulation are badly needed. These studies will provide critical keys to understand the nature of the evolution of both sexes' interaction.

KEY WORDS: Male genitalia, morphology, diversity, evolution, Insecta.

Desde la perspectiva morfológica, los genitales, principalmente los masculinos, constituyen uno de los grupos de caracteres más diversos en el reino animal (Eberhard, 1985), existiendo un sinnúmero de diseños (ver Figs. 1-22). En los machos, éstos van desde la presencia de espinas, apéndices, "pinzas", "barbas", hasta

Córdoba-Aguilar: Evolución y diversidad de genitales masculinos

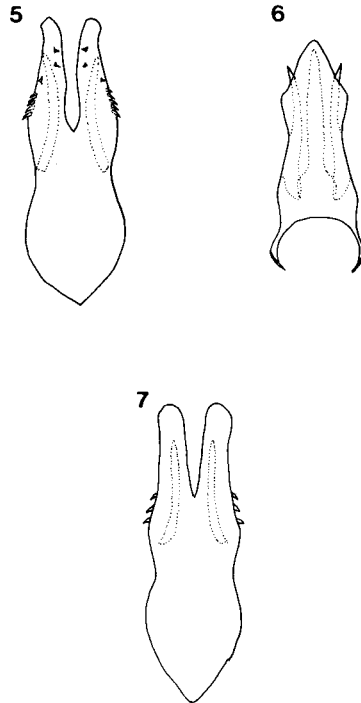


Figs. 1-4 Diversidad de la morfología genital masculina en el género *Photinus* (Coleoptera: Lampyridae). Vista dorsal (a), ventral (b), lateral derecha (c) y lateral izquierda (d) de: 1) *Ph. ater*; 2) *Ph. parvusater*; 3) *Ph. dugesi*; y, 4) *Ph. gorhami* (redibujados de Zaragoza Caballero, 1995a).

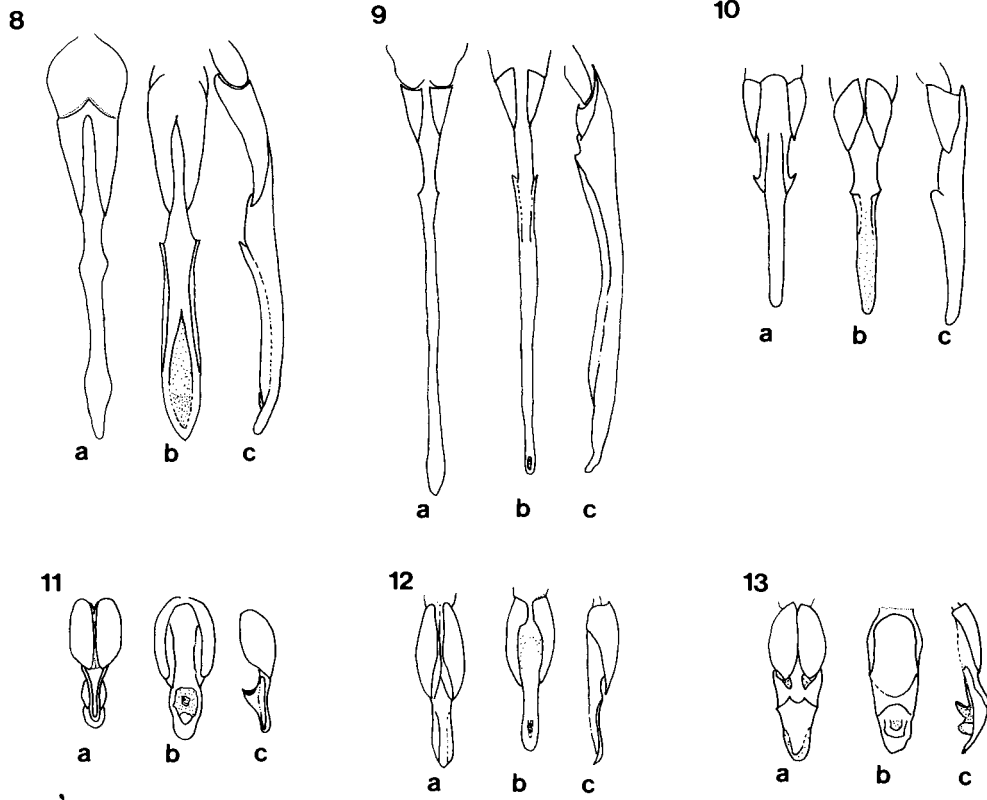
estructuras cilíndricas, retorcidas, en forma de cuchara, de mazo, etc. En las hembras también existe una multitud de estructuras, desde pliegues finos en la pared vaginal hasta la existencia de varios órganos especializados en almacenar esperma (ver, por ejemplo, Figs. 14-22).

Uno de los grupos taxonómicos donde la complejidad de la morfología genital es más pronunciada es el de los insectos. Un ejemplo de esto es que en especies cercanamente emparentadas y con apariencia exterior muy similar, los genitales son completamente distintos (Eberhard, 1985, 1996; ver, por ejemplo, Figs. 1-4 y 8-13). Por esto, no resulta sorprendente que gran parte de la taxonomía de este grupo esté construída a partir de los caracteres que conforman a sus genitales.

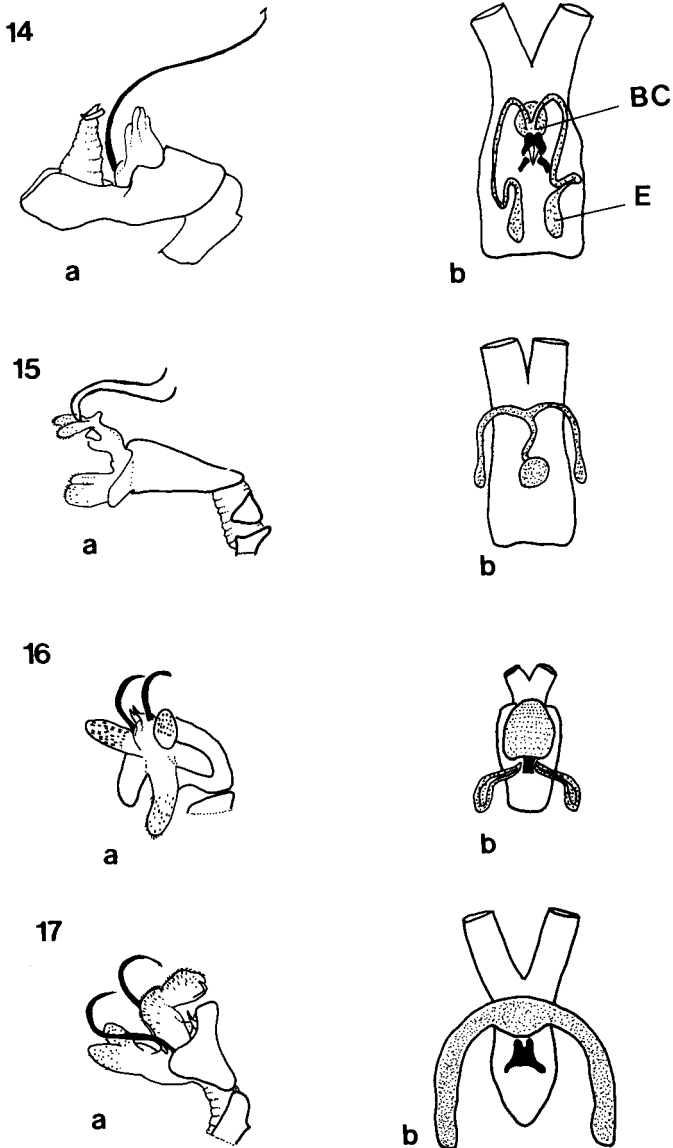
A pesar de que la diversidad de la morfología genital es un tópicó muy interesante, se sabe muy poco acerca de las causas de su evolución. Este desconocimiento es sorprendente si tomamos en cuenta que la complejidad del diseño genital es un patrón muy generalizado en especies animales con fertilización interna (Eberhard, 1985).



Figs. 5-7 Diversidad de la morfología genital masculina en el género *Smicridea* (Trichoptera: Hydropsychidae). Vista ventral del edeago de: 5) *S. compostela*; 6) *S. sirena*; y, 7) *S. soyatepacana* (redibujados de Bueno Soria, 1986).



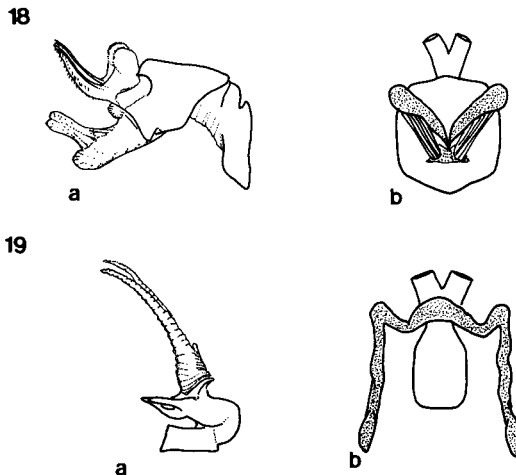
Figs. 8-13 Diversidad de la morfología genital masculina en los géneros *Lycus* y *Calopteron* (Coleoptera: Cantharoidea). Vista dorsal (a), ventral (b) y lateral (c) de: 8) *Lycus schönherri*; 9) *L. godmani*; 10) *L. lineicollis*; 11) *Calopteron bifasciatum*; 12) *C. corrugatum*; y, 13) *C. discrepans* (redibujados de Zaragoza Caballero, 1995b).



Figs. 14-17 Diversidad de la morfología genital masculina (a; vistas laterales) y femenina (b; vistas dorsales) en Libellulidae (Odonata). Se ilustran los órganos almacenadores de esperma (en sombreado) en hembras: BC, bursa copulatrix; y, E, espermateca. 14) *Pantala flavescens*; 15) *Potamarcha congener*; 16) *Sympetrum depressiusculum*; 17) *Libellula cyanea*. (Redibujados de Miller, 1991).

Córdoba-Aguilar: Evolución y diversidad de genitales masculinos

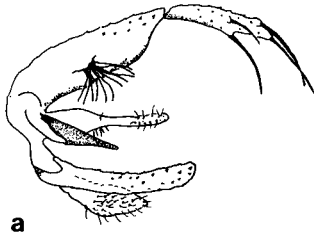
Parcialmente, existe una razón histórica para explicar la escasez de evidencia (Arnqvist, 1997). Darwin (1871) atribuyó a los genitales las únicas funciones de transferir esperma a la hembra (en el caso del macho) o de recibirlo (en el caso de la hembra), refiriéndose a los genitales como caracteres sexuales primarios. Probablemente el hecho de que el conocimiento sobre la diversidad morfológica de los genitales fuera reducido en los tiempos de Darwin fue lo que lo llevó a considerar sólo estas funciones. El peso intelectual de otras ideas evolutivas (por ejemplo la de selección natural) de Darwin posiblemente ha influido de una manera tal, que pocos investigadores se han preguntado acerca de otras funciones. Como consecuencia, el número de estudios sobre la función de los genitales en comparación con otros caracteres es muy reducido.



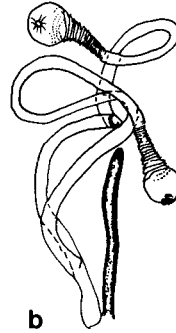
Figs. 18-19 Diversidad de la morfología genital masculina (a; vistas laterales) y femenina (b; vistas dorsales) en Libellulidae (Odonata). Se ilustran los órganos almacenadores de esperma (en sombreado) en hembras: 18) *Zygonyx torrida*; 19) *Hadrothemis defecta pseudodefecta*. (Redibujados de Miller, 1991).

Algunas discusiones recientes, no obstante, han puesto la posición tradicional darwinista en tela de juicio (Eberhard, 1996; Arnqvist, 1998). Se cree que es poco probable que la simplicidad de tan sólo un par de funciones - la transferencia y recepción de esperma - hubiera generado los increíbles patrones de diversidad y complejidad que ahora conocemos (ver, por ejemplo, Fig. 23). Mi intención en este breve análisis, es exponer las hipótesis principales sobre la diversidad de los genitales en animales con fertilización interna así como los estudios que han arrojado la mejor evidencia usando como base la clase Insecta.

20



a

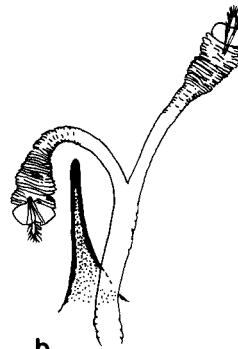


b

21



a

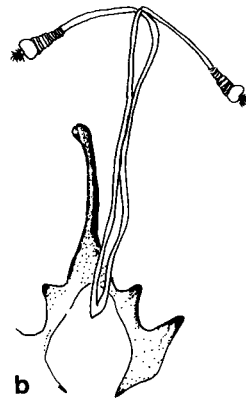


b

22



a



b

Figs. 20-22 Diversidad de la morfología genital masculina en el género *Lutzomyia* (Diptera: Psychodidae). Vista lateral de los genitales masculinos (a; edeagos) y femeninos (b; espermatecas) de: 20) *L. cruciata*; 21) *L. serrana*; y, 22) *L. gomezi* (redibujados de Ibáñez-Bernal, 1999).

La razón de limitar el análisis a este grupo de organismos no es arbitraria, sino que obedece a dos premisas: a) la diversidad en la morfología y, posiblemente, la función de los genitales en este grupo puede ser mayor que en otros taxones (Eberhard, 1985, 1996); y, b) si bien el conocimiento de la función de los genitales es escaso, la mayor parte de éste proviene de estudios con insectos (Eberhard, 1996; Simmons y Siva-Jothy, 1998).

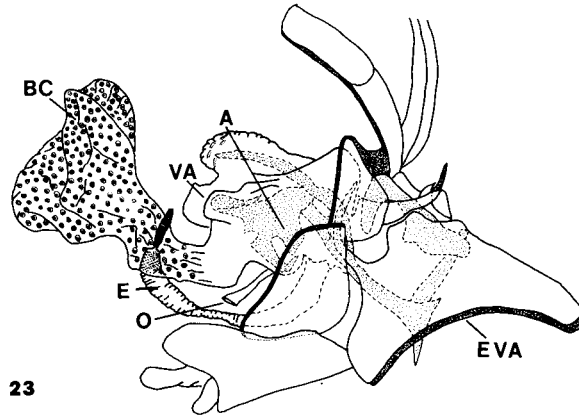


Fig. 23 Complejidad de los genitales masculinos y femeninos que pone en duda las únicas funciones de transferencia de espermatozoides y recepción de éstos en cada sexo respectivamente. Reconstrucción de la cópula en *Hyalesthes obsoletus* (Hemiptera: Cixiidae). A, edeago; BC, bursa copulatrix; E, espermateca; EVA, entrada de la vagina; VA, vagina; O, oviducto (redibujado de Sforza y Bourgoin, 1998).

PROPUESTAS SOBRE LA EVOLUCION DE LOS GENITALES

Hasta ahora se han sugerido tres hipótesis para explicar las causas de la evolución de la morfología genital:

1) **Llave-cerradura** (Dufour, 1844 *en* Mayr, 1963) - Debido a la reducida viabilidad de los híbridos, deben existir mecanismos o barreras para evitar los apareamientos con miembros de otra especie. Según la hipótesis de la llave-cerradura - una hipótesis particularmente defendida por los taxónomos - la morfología genital podría haber evolucionado para este propósito. Los genitales del macho serían como una llave y los de la hembra como una cerradura. La combinación de cada cerradura con su llave sería única para cada especie lo cual serviría de mecanismo de aislamiento reproductivo entre las especies.

2) **Pleiotropía** (Mayr, 1963; Arnold, 1973) - Esta hipótesis indica que la diversidad de los genitales no tiene una base funcional. La idea es que la serie de genes que controla el desarrollo de estructuras que sí son funcionales determina a su vez el desarrollo de los caracteres que componen a los genitales. Debido a que los caracteres funcionales sí estarían sujetos a selección, los cambios de estos repercutirían directamente sobre los genitales (bajo esta hipótesis, los genitales no estarían sujetos a selección). Según esta lógica, la diversidad de los genitales sería el producto acumulado de las mutaciones sufridas por otros caracteres.

3) **Selección sexual** (Parker, 1970; Eberhard, 1985, 1996; Arnqvist, 1997; Simmons y Siva-Jothy, 1998)- Esta hipótesis es más reciente e indica que los caracteres que componen a los genitales están sujetos a selección del mismo modo que ocurre con los caracteres sexuales secundarios (CSS). Los CSS son aquellos, por lo general presentes en machos, que funcionan durante la competencia sexual por miembros del sexo opuesto, en este caso las hembras. Ejemplos de CSS son el complejo y colorido plumaje de muchas aves, el canto prolongado y elaborado de aves, insectos y anfibios, la ornamentación en algunos vertebrados e insectos, la producción de hormonas en mariposas, etc. La teoría de la selección sexual indica que los machos con CSS más elaborados (por ejemplo, cuernos más grandes) tienen mayor número de descendientes debido al éxito en cualquiera de dos procesos: durante los enfrentamientos con otros machos (competencia entre machos) y/o por una mayor preferencia por parte de las hembras (elección femenina). En el caso de los insectos, el hecho de que las hembras copulen con más de un macho, que almacenen esperma y que retarden la oviposición, se cree que ha generado las condiciones para que el proceso de selección sexual no termine una vez que los sexos empiezan la cópula sino que continúe durante y después del apareamiento (Parker, 1970). La hipótesis de selección sexual aplicada a los genitales sugiere, por lo tanto, que la evolución de la diversidad del diseño genital tiene su base en la competencia por dejar más descendencia.

Esta hipótesis a su vez está compuesta por otras tres:

a) *Competencia espermática* (Parker, 1970; Waage, 1979) - Esta indica que la morfología genital masculina ha evolucionado sólo mediante la competencia entre machos y no por elección femenina. Es decir, las hembras tendrían un papel reducido en la evolución de la complejidad de los genitales. La función fundamental de la evolución de los genitales masculinos es que, durante o después de la cópula, reduce las posibilidades de éxito de otros machos en la fertilización. Un ejemplo de esto sería la "manipulación" del esperma almacenado de previos apareamientos que ocurre durante la cópula en algunos insectos. Se sabe que los genitales masculinos de algunas especies (revisado por Simmons y Siva-Jothy, 1998), pueden "mover" el esperma

Córdoba-Aguilar: Evolución y diversidad de genitales masculinos

almacenado por las hembras a sitios donde su uso sería menos probable.

b) *Elección críptica femenina* (Eberhard, 1985, 1996) - Esta hipótesis sugiere un proceso contrario al anterior. Aquí, las hembras habrían "conducido" la evolución de los genitales masculinos. Los procesos internos femeninos que ocurren durante y después de la cópula actuarían como agentes de selección sobre la morfología de los genitales masculinos. Esta hipótesis debe su nombre - elección críptica - al hecho de que los procesos utilizados por las hembras durante la elección pueden pasar desapercibidos a los investigadores (Eberhard, 1996, 1998). Esto es, sobre todo, el caso de estudios en los cuales el número de cópulas ha sido usado como un indicador de éxito en la fertilización por los machos. Si las hembras, como es, por lo general, el caso, se aparean con más de un macho y sesgan la paternidad de su progenie favoreciendo a un macho en vez de otros, entonces es claro que el número de cópulas no es un indicador del éxito en la fertilización.

c) *Conflicto entre sexos* (Arnqvist y Rowe, 1995; Alexander *et al.* 1997)- Esta hipótesis parte de una base compartida igualmente por las dos hipótesis anteriores: los "intereses" de cada sexo al momento de la reproducción no son similares. Bajo cualquier escenario, los machos tratarán de inseminar el mayor número posible de hembras, mientras que éstas sólo copularán con algunos de ellos (por supuesto, un número menor que los que tratan de copular con ellas). Ante este antagonismo, cada sexo tratará de imponer sus condiciones al sexo opuesto con tal de ejercer un mayor "control" durante la reproducción. Esta competencia parecería como una carrera desbocada donde la adaptación de un sexo sería seguida por una contradaptación del sexo opuesto. La hipótesis del conflicto sexual, a diferencia de las otras dos, predice que la carrera podría no tener fin (que ningún sexo "gane"), es decir, que ambos sexos se mantengan coevolucionando. Las hipótesis de competencia espermática y elección críptica femenina sugieren una resolución del conflicto mientras que la hipótesis del conflicto sexual no. De acuerdo con esta hipótesis, la complejidad morfológica de los genitales es el reflejo de las adaptaciones por ganar el "control" de las decisiones reproductivas impuestas por cada sexo en contra del sexo opuesto.

¿CUAL ES LA EVIDENCIA ?

La investigación de las causas de la diversidad de los genitales ha sido objeto de mucha discusión pero poco avance en los terrenos observacional y experimental. Esto se debe, en parte, a que la investigación de la función de la morfología genital es difícil. Existen, sin embargo, algunos casos puntuales:

a) *La hipótesis de la llave-cerradura puesta a prueba en mariposas y escarabajos.* Utilizando tres especies de Pieridae, Porter y Shapiro (1990) investigaron si la morfología genital, la cual en una especie era distinta de las otras dos, funcionaba para prevenir los apareamientos interespecíficos. Debido a la diferenciación genital y a que las especies compartían franjas geográficas de simpatria, este conjunto de especies resultaba idóneo para poner a prueba esta hipótesis. Contrario a lo que indica la hipótesis de la llave-cerradura, los resultados pusieron de manifiesto un grado de hibridización alto y constante así como una producción de descendencia en las tres especies. Lamentablemente, no se sabe qué otros procesos selectivos podrían haber favorecido la morfología genital en estas especies.

Una predicción de la hipótesis de la llave-cerradura es que aún cuando la complejidad de los genitales masculinos puede ser alta, debe existir correspondencia en la morfología genital de ambos sexos. Esto es, una morfología compleja de la "llave" debe ser acompañada de una similar de su "cerradura". Esta correspondencia estructural es lo que prevendría los apareamientos interespecíficos. Esta idea fue probada y corroborada mediante un estudio comparado por Mikkola (1992) quien utilizó 50 especies de mariposas del género *Apamea* (Noctuidae). Los genitales de los machos y las hembras de cada especie presentaron una alta correspondencia en complejidad morfológica. El autor descartó la posibilidad de que otras hipótesis - especialmente la de selección sexual - fueran explicaciones de este fenómeno. No obstante, y al igual que ocurrió con el estudio anterior, no hay una puesta a prueba de las predicciones de las otras hipótesis.

En otro estudio con dos especies de escarabajos carábidos, Sota y Kubota (1998) investigaron si la morfología de los genitales funcionaba como un mecanismo de aislamiento reproductivo. Las dos especies se habían encontrado copulando frecuentemente en las zonas de simpatria. Al igual que en las mariposas del primer caso, los genitales en estas especies difieren notablemente. Pero, a diferencia de aquellas, los apareamientos interespecíficos en los escarabajos produjeron heridas graves en el tracto vaginal y, consecuentemente, una mortalidad alta en las hembras de ambas especies. Aún más, los machos en una especie sufrieron fracturas en sus genitales lo cual les impedía volver a copular de forma eficiente. Finalmente, la descendencia híbrida presentó una mayor mortalidad que la descendencia normal. Esta evidencia, por lo tanto, apoya la hipótesis de la llave-cerradura.

b) *Los eventos copulatorios internos en un escarabajo: los genitales masculinos son aparentemente favorecidos por las hembras.* Una investigación fascinante fue llevada a cabo por Rodríguez (1994, 1995) mediante observaciones y experimentos detallados en el escarabajo *Chelymormpha alternans*. El flagelo (una estructura intromitente masculina) en esta especie es muy largo (¡ tres veces más que el largo del cuerpo del

macho !). La vagina también es una estructura compleja: es un tubo muy largo y sinuoso. A pesar de la longitud extrema de los genitales masculinos, el esperma no es depositado en la espermateca (Rodríguez, 1994). Rodríguez (1994) demostró que es la hembra quien controla de forma muscular, el movimiento de esperma hacia la espermateca. De manera interesante, las hembras, en algunas ocasiones expulsaban esperma del último macho al final de la cópula. Esto fue el resultado de apareamientos con machos de flagelos más cortos. Rodríguez (1995) probó esto experimentalmente reduciendo el largo del flagelo en algunos machos y observando si existía expulsión de esperma. Los resultados de estos nuevos experimentos corroboraron las observaciones: hubo un porcentaje mayor de hembras que expulsaron esperma cuando éstas se aparearon con machos con flagelo reducido.

Esta evidencia no tan sólo apoya la hipótesis de selección sexual a nivel de la morfología genital sino también que las hembras podrían estar condicionando el proceso selectivo en la elaboración de esta morfología (en este caso, el largo del flagelo). Una de las preguntas que queda por investigar es por qué los genitales más largos son favorecidos.

c) *Una discriminación entre hipótesis: Los Gerridae (Hemiptera)*. Una investigación donde se discriminaba entre las tres hipótesis principales (llave-cerradura, pleiotropía y selección sexual) fue propuesta por Arnqvist (1997). Este autor determinó las predicciones principales que cada hipótesis generaría (Arnqvist, 1997) mismas que, junto con otros colaboradores, examinó en *Gerris incognitus*. Algunas de estas predicciones fueron, por ejemplo, que el grado de variabilidad fenotípica de los genitales diferiría dependiendo de la hipótesis (según las hipótesis de selección sexual y pleiotropía, la variabilidad debería ser alta pero según la hipótesis de la llave-cerradura debería ser baja). Por los resultados que obtuvo, se concluyó que las únicas hipótesis que podían explicar la evolución de la elaboración genital fueron la de pleiotropía y la de selección sexual (Arnqvist *et al.* 1997; Arnqvist y Thornhill, 1998). No obstante que estos son los únicos estudios donde las tres hipótesis han sido examinadas, la función de los genitales no fue determinada. Esto conllevó a que la selección de los caracteres medidos se hiciera de forma arbitraria. Este problema es fundamental ya que es probable que los caracteres medidos no tuvieran ninguna relación con los procesos atribuidos por las hipótesis de selección sexual y de pleiotropía.

En otro estudio, usando otro gérrido - *G. lateralis* -, Arnqvist y Danielsson (1999) midieron una serie de variables morfológicas de los genitales masculinos y las asociaron al éxito reproductivo masculino. De forma experimental, hicieron copular a cada hembra de manera secuencial con dos machos distintos y ya entonces se les permitió poner huevos. Los resultados sugirieron que algunos machos con ciertos

atributos genitales fueron, de manera constante, más exitosos en la fertilización. Aunque el resultado apoyó la hipótesis de selección sexual, tampoco se conoció la función copulatoria de los caracteres medidos de los genitales. Si la función hubiera sido conocida, los resultados no tan sólo apoyarían de manera contundente la hipótesis de selección sexual sino que podría haberse determinado cuál de las tres hipótesis que componen a esta última podría explicar tales resultados.

d) *La evolución de la diversidad de la morfología genital en insectos: existe mayor complejidad en especies polígamas.* Nuevamente, Arnqvist (1998) investigó las mismas tres hipótesis pero usando un enfoque más global. Utilizando 100 especies de dípteros, 51 de lepidópteros, 26 de coleópteros y 4 de efemerópteros, puso a prueba una predicción única de la hipótesis de selección sexual: en especies donde las hembras copulan más de una ocasión y con machos diferentes, los genitales masculinos deben ser más complejos que en especies donde las hembras copulan una sola vez en su vida. El principio se basaba en que, si existe selección sexual actuando sobre la morfología de los genitales, tal selección debe estar manifiesta sólo en especies cuyas hembras copulen más de una vez con machos distintos y no en especies monógamas. Él encontró que, efectivamente, en las especies cuyas hembras practican la poligamia, los genitales masculinos fueron mucho más complejos. Esta es una de las evidencias más contundentes que existen para apoyar que la morfología de los genitales ha evolucionado por selección sexual en insectos.

e) *El desplazamiento de esperma rival en libélulas: selección sexual ¿ y conflicto entre sexos?* Las hembras de las libélulas, al igual que ocurre en la mayoría de los insectos, tienen como características almacenar esperma, aparearse de forma múltiple (con machos diferentes) y posponer la oviposición después de una cópula. Independientemente de cuáles sean los beneficios de tales características para ellas, los costos evolutivos para el último macho que ha copulado con una hembra son obvios: la hembra podría no utilizar su esperma para la fertilización. Se cree que esta presión ha promovido la evolución de una morfología y función especiales de los genitales masculinos en libélulas con tal de incrementar su éxito reproductivo disminuyendo, al mismo tiempo, el éxito de los otros machos (Waage, 1979, 1984). Un ejemplo de lo que esta presión ha generado es que los genitales masculinos, antes de transferir su esperma durante la cópula, tienen la capacidad de desplazar físicamente el esperma de otros machos previamente almacenado por la hembra (ver, por ejemplo, Waage, 1979; Miller, 1987). Esta capacidad masculina es llevada a cabo utilizando estructuras especiales de sus genitales, las cuales desplazan las masas de esperma de los órganos que lo almacenan (para un ejemplo de estos órganos, ver Figs. 14-19). Existen dos procesos de desplazamiento de esperma rival en este orden

Córdoba-Aguilar: Evolución y diversidad de genitales masculinos

(revisados por Simmons y Siva-Jothy, 1998): a) remoción (por ejemplo, en Calopterygidae), en la cual las masas de esperma son desplazadas hacia el exterior; y, b) reposicionamiento (por ejemplo, en Libellulidae), en la cual el esperma rival no es desplazado al exterior pero sí a zonas alejadas del sitio de fertilización. Si analizamos estos procesos a la luz de las hipótesis, es claro que la de selección sexual sería la explicación más adecuada para su evolución.

¿Cuál de las hipótesis de selección sexual (competencia espermática, elección críptica femenina o conflicto entre sexos) fundamentaría la evolución genital en este grupo? Debido al carácter generalizado de la capacidad masculina de manipulación de esperma en este orden de insectos, se pensó inicialmente que la evolución genital había sido llevado sólo por la competencia entre machos, con un reducido control femenino (Waage, 1979, 1984, 1986). No obstante, se ha observado que la remoción de esperma es incompleta en varias especies, debido a que los machos no pueden tener acceso a los órganos de almacenamiento (Siva-Jothy y Tsubaki, 1989; Siva-Jothy y Hooper, 1995; Córdoba-Aguilar, 1999b). En estos casos, además, se ha comprobado que las hembras pueden utilizar de forma discriminatoria el esperma dependiendo del órgano donde esté almacenado evitando incluso utilizar el esperma del último macho (Siva-Jothy y Hooper, 1996). Esta capacidad y "control" femeninos han llevado a re-analizar si la competencia masculina únicamente ha promovido la evolución de los genitales (Córdoba-Aguilar, 1999a). Estudios comparados sugieren que las hembras de diferentes especies han evolucionado morfologías tales que "impiden" o "dificultan" el acceso masculino (por ejemplo, mediante una reducción en el tamaño de sus órganos almacenadores de esperma), mientras que los machos han evolucionado nuevos mecanismos para llevar a cabo el desplazamiento de esperma (Córdoba-Aguilar, 1999a). Al observar los mecanismos y capacidad de desplazamiento de esperma en varias especies cercanamente emparentadas, se puede notar que los machos de algunas especies son capaces de desplazar todo el esperma mientras que en otras el desplazamiento es sólo parcial (Córdoba-Aguilar, 1999a). Una posible explicación sería la del conflicto entre sexos, donde el aspecto central de la "discordia" es el control sobre el esperma almacenado y donde, dependiendo de la especie, un sexo u otro llevaría el control (Córdoba-Aguilar, 1999a). Esto último sería la premisa esencial de la hipótesis del conflicto sexual: no existe un sexo "ganador". Pero, si es que se trata de un conflicto, las hembras deberían obtener un beneficio al evitar el acceso masculino al esperma almacenado y un costo en caso de que este sea removido. Al respecto, resultados recientes sugieren que el esperma no desplazado tiene una gran diversidad genética (ya que es el esperma acumulado de más de un macho; Siva-Jothy y Hooper, 1995). Tal característica podría proporcionar mayores posibilidades de sobrevivencia a la descendencia ante alguna adversidad ecológica.

Esto es porque, debido a una mayor diversidad genética, una descendencia de padres diferentes tendría una posibilidad mayor de que alguno de los hijos pudiera adaptarse favorablemente a un nuevo ambiente. Esto, sin embargo, aún no ha sido determinado y es por ello que todavía no se puede decir que sea el conflicto entre sexos la explicación de la evolución de los mecanismos copulatorios en este grupo.

Cabe también la posibilidad de que las hembras controlaran el proceso de la evolución genital. Independientemente de las ventajas que la diversidad genética del esperma pueda proporcionarles a las hembras, estas podrían obtener otro tipo de beneficio al aparearse con un macho que desplazara más esperma que el resto de los machos en una población. Este beneficio sería que sus hijos machos tendrían la misma capacidad de desplazamiento.

ALGUNAS PROPUESTAS POR INVESTIGAR

De alguna manera, la mayor parte de la evidencia apunta a que la morfología genital ha sido moldeada por un proceso de selección sexual. No obstante, hacen falta más estudios que demuestren que otros procesos no estén involucrados o que, si lo están, no influyeron en la evolución original de esas morfologías particulares. Por ejemplo, podría ser que la morfología genital tuviera una función de tipo selección sexual pero que, al mismo tiempo, presentara un diseño tal que previniera los apareamientos entre especies. En un caso así, ambos procesos reforzarían la evolución de diseños morfológicos específicos. El reto sería determinar cuál de los dos fue responsable originalmente de la evolución genital.

Un punto prioritario por conocer son las funciones adicionales a la transferencia de esperma de los genitales. Los eventos que ocurren al momento de la cópula siguen siendo como una caja negra y es por ello también difícil atribuir los procesos responsables de su elaboración. Una vez que las funciones hayan sido determinadas, podremos analizar el efecto de la variación de los caracteres responsables de esas funciones en el éxito reproductivo. Sobre todo, en el caso de aquellas especies cuyos genitales sabemos que han evolucionado por selección sexual pero de las cuales no se conoce cuál de las hipótesis que se han propuesto está operando. Sin duda, para saber si son los machos, las hembras o ambos sexos los determinantes de la evolución genital, necesitamos conocer los procesos que toman lugar durante la cópula y los caracteres responsables para ello. Es por esto que los estudios en libélulas llevan la delantera ya que se conoce la función precisa de los genitales.

Finalmente, la investigación de la evolución de los genitales apenas comienza y ya está abriendo todo un campo de acción en ecología evolutiva. Esto es una garantía de

Córdoba-Aguilar: Evolución y diversidad de genitales masculinos

que nos toparemos con más morfologías y, sobre todo, funciones sorprendentes.

AGRADECIMIENTOS

A R. Novelo Gutiérrez, C. Martínez Anaya y un revisor anónimo por los valiosos comentarios al manuscrito. A A. P. Fernández Jiménez por su ayuda en la elaboración de algunas figuras. Los permisos para utilizar las figuras que ilustran este ensayo fueron otorgados por Academic Press (Zoological Journal of the Linnean Society), Acta Zoológica Mexicana, Annales de la Société entomologique de France y la Sociedad Mexicana de Entomología (Folia Entomológica Mexicana).

LITERATURA CITADA

- ALEXANDER, R.D., D.C. MARSHALL Y J.R. COOLEY, 1997. Evolutionary perspectives on insect mating, pp. 4-31. En: J. Choe y B. Crespi (eds.). *Social Competition and Cooperation in Insects and Arachnids. I. Evolution of Mating Systems*. Cambridge University Press.
- ARNOLD, E.N. 1973. Relationships of the palaeartic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammomdromus* (Reptilia: Lacertidae). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)* 25: 291-366.
- ARNQVIST, G. 1997. The evolution of animal genitalia: distinguishing between hypotheses by single species studies. *Biological Journal of the Linnean Society* 60: 365-379.
- ARNQVIST, G. 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature* 393: 784-786.
- ARNQVIST, G. E. I. DANIELSSON, 1999. Copulatory behavior, genital morphology, and male fertilization success in water striders. *Evolution* 53: 147-156.
- ARNQVIST, G. Y L. ROWE, 1995. Sexual conflict and arms races between the sexes: a morphological adaptation for control of mating in a female insect. *Proceedings of the Royal Society of London, series Biological Sciences* 261: 123-127.
- ARNQVIST, G. Y R. THORNHILL, 1998. Evolution of animal genitalia: patterns of phenotypic and genotypic variation and condition dependence of genital and non-genital morphology in water strider (Heteroptera: Gerridae: Insecta). *Genetical Research, Cambridge* 71: 193-212.
- ARNQVIST, G., R. THORNHILL Y L. ROWE, 1997. Evolution of animal genitalia: morphological correlates of fitness components in a water strider. *Journal of Evolutionary Biology* 10: 613-640.
- BUENO SORIA, J. 1986. Estudios en insectos acuáticos VII; cinco nuevas especies de tricópteros de México y Costa Rica (Trichoptera: Hydropsychidae). *Folia Entomológica Mexicana* 68: 53-65.
- CÓRDOBA-AGUILAR, A. 1999a. *Copulation and the evolution of genital morphology in the damselfly Calopteryx haemorrhoidalis asturica*. Tesis de doctorado. Universidad de Sheffield, Inglaterra.
- CÓRDOBA-AGUILAR, A. 1999b. Male copulatory sensory stimulation induces female ejection of rival sperm in a damselfly. *Proceedings of the Royal Society of London, series Biological Sciences* 266: 779-784.
- DARWIN, C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. John Murray.
- EBERHARD, W. G. 1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Harvard University Press.
- EBERHARD, W. G. 1996. *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton University Press.
- EBERHARD, W. G. 1998. Importancia de la elección femenina críptica para la etología. *Etología* 6: 1-8.

- IBÁÑEZ-BERNAL, S. 1999. Phlebotominae (Diptera: Psychodidae) de México. I.- *Brumptomyia* França y Parrot; *Lutzomyia* França, las especies de *L. (Lutzomyia)* França y del grupo *verrucarum*. *Folia Entomológica Mexicana* 107: 61-116.
- MAYR, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press.
- MILLER, P.L. 1987. An examination of the prolonged copulations of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 16: 37-56.
- MILLER, P.L. 1991. The structure and function of the genitalia in the Libellulidae (Odonata). *Zoological Journal of the Linnean Society* 102: 43-73.
- MIKKOLA, K. 1992. Evidence for lock-and-key mechanisms in the internal genitalia of the *Apamea* moths (Lepidoptera, Noctuidae). *Systematic Entomology* 17: 145-153.
- PARKER, G. A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences. *Biological Reviews* 45: 525-567.
- PORTER, A.H. y A.M. SHAPIRO, 1990. Lock-and-key hypothesis: Lack of mechanical isolation in a butterfly (Lepidoptera: Pieridae) hybrid zone. *Annals of the Entomological Society of America* 83: 107-114.
- RODRÍGUEZ, V. 1994. Function of the spermathecal muscle in *Chelymorpha alternans* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). *Physiological Entomology* 19: 198-202.
- RODRÍGUEZ, V. 1995. Relation of flagellum length to reproductive success in male *Chelymorpha alternans* Boheman (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). *The Coleopterists Bulletin* 49: 201-205.
- SFORZA, R. y T. BOURGOIN, 1998. Female genitalia and copulation of the planthopper *Hyalesthes obsoletus* Signoret (Hemiptera: Fulgoromorpha: Cixiidae). *Annales de la Société Entomologique de France (N. S.)* 34: 63-70.
- SIMMONS, L. W. y M.T. SIVA-JOTHY, 1998. Sperm competition in insects: mechanisms and the potential for selection, pp. 341-434. En: T. R. Birkhead y A. P. Møller (eds.). *Sperm Competition and Sexual Selection*. Academic Press.
- SIVA-JOTHY, M.T. y R.E. HOOPER, 1995. The disposition and genetic diversity of stored sperm in females of the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proceedings of the Royal Society of London, series Biological Sciences* 259: 313-318.
- SIVA-JOTHY, M.T. y R.E. HOOPER, 1996. Differential use of stored sperm during oviposition in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 389-393.
- SIVA-JOTHY, M.T. y Y. TSUBAKI, 1989. Variation in copulation duration in *Mnais pruinosa* Selys (Odonata: Calopterygidae) 1. Alternative mate-securing tactics and sperm precedence. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24: 39-45.
- SOTA, T. y K. KUBOTA, 1998. Genital lock-and-key as a selective agent against hybridization. *Evolution* 52: 1507-1513.
- WAAGE, J.K. 1979. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science, Washington* 203: 916-918.
- WAAGE, J.K. 1984. Sperm competition and the evolution of odonate mating systems, pp. 251-290. En: R.L. Smith (ed.). *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. Academic Press.
- WAAGE, J.K. 1986. Evidence for widespread sperm displacement ability among Zygoptera and the means for predicting its presence. *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 285-300.
- ZARAGOZA CABALLERO, S. 1995a. Descripción de ocho especies nuevas de *Photinus* (Coleoptera: Lampyridae, Photinini) de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 66: 1-21.
- ZARAGOZA CABALLERO, S. 1995b. Cantharoidae (Coleoptera) de México. II. Lycinae de Veracruz. *Folia Entomológica Mexicana* 95: 23-84.

Recibido: 31 marzo 2000.

Aceptado: 31 julio 2000.