

# EVOLUCIÓN Y ADAPTACIÓN

150 años después del Origen de las Especies

*I think*



Editors

Hernán Dopazo y Arcadi Navarro

[ Sociedad Española de Biología Evolutiva ]

*There is*

*sort of relation. C + B. The*

*first predation, B + D*

# EVOLUCIÓN Y ADAPTACIÓN

150 años después del Origen de las Especies



# **EVOLUCIÓN Y ADAPTACIÓN**

**150 AÑOS DESPUÉS DEL ORIGEN DE LAS ESPECIES**

**Editores**

**Hernán Dopazo y Arcadi Navarro**



© **Texto:** Hernán Dopazo  
Arcadi Navarro

© **Edita:** OBRAPROPIA, S.L.

Calle Conde de Altea, 4

46005 VALENCIA

ISBN: 978-84-92910-05-2

Depósito legal: V-4818-2009

Impreso en España por:

Primera edición: Diciembre 2009

Queda prohibida, salvo excepción prevista en la ley, cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública y transformación de esta obra sin contar con la autorización de los titulares de la propiedad intelectual. La infracción de los derechos mencionados puede ser constitutiva de un delito contra la propiedad intelectual (art. 270 y ss. del Código Penal)

**Tema 5. Ecología Evolutiva y Comportamiento**

239

- 5.1. Comunicación Animal: Un Estudio Evolutivo.  
*Enrique Font y Pau Carazo*
- 5.2. La Evolución de Señalización Honesta de Calidad por Hembras a través de sus Huevos.  
*Juan Moreno*
- 5.3. Evolución de Señales Químicas en los Procesos de Selección Sexual en Reptiles.  
*José Martín y Pilar López*
- 5.4. Evolución de la Coloración en la Aves: Darwin Reivindicado.  
*Alberto Velando y Roxana Torres*
- 5.5. Selección Sexual Post-Cópula y la Evolución de la Poliandria.  
*Francisco García-González*
- 5.6. Darwin y las Lombrices de Tierra: Selección Sexual en Animales Hermafroditas.  
*Jorge Domínguez y Alberto Velando*
- 5.7. Estrategias Reproductivas en Parásitos de la Malaria.  
*Santiago Merino y Josué Martínez de la Puente*
- 5.8. Compromisos Adaptativos en la Selección de Hábitat de Aves Esteparias.  
*Manuel B. Morales y Juan Traba*
- 5.9. ¿Sabes Contar las Lombrices? Una Visión Darwiniana sobre la Evolución de la Inteligencia Matemática.  
*Pau Carazo y Enrique Font*
- 5.10. Evolución de la Cooperación para Beneficio Mutuo entre Individuos que Comparten Rasgos Arbitrarios.  
*Miguel A. Toro y Laureano Castro*

**Tema 6. Interacción entre Especies**

337

- 6.1. Estrategias Adaptativas a Antivirales en Virus de RNA.  
*José M. Cuevas, F. Xavier López-Labrador, Vicente Sentandreu, María A. Bracho, Fernando González-Candelas*
- 6.2. Evolución Molecular del Bacilo de la Tuberculosis.  
*Iñaki Comas y Sebastien Gagneux*
- 6.3. Simbiosis en Clave Darwiniana.  
*Andrés Moya, Juli Peretó y Amparo Latorre*
- 6.4. Domesticación en Animales: Genómica y Evolución.  
*Miguel Pérez-Enciso*

---

## 5.6

### Darwin y las Lombrices de Tierra: Selección Sexual en Animales Hermafroditas

Jorge Domínguez y Alberto Velando

*Departamento de Ecoloxía e Bioloxía Animal. Universidade de Vigo. 36310 Vigo. España*

#### RESUMEN

Las interpretaciones del hermafroditismo han estado influidas por la vieja idea de que los organismos pueden ordenarse de menor a mayor en una serie teleológica en la que el hombre se sitúa en lo más alto. La consecuente noción de que el hermafroditismo es una condición primitiva todavía sigue entre nosotros. Darwin consideraba que los animales hermafroditas, aquellos con órganos masculinos y femeninos en el mismo individuo, no podían estar sometidos a la selección sexual porque la “unión de sexos” los hacía incapaces de percibir el atractivo o la rivalidad de sus parejas y además por su incapacidad para ejercer ningún tipo de elección. Esto se ha considerado así hasta hace muy poco tiempo y se ha justificado sobre la base de que las habilidades sensoriales de estos animales eran muy limitadas, fundamentalmente como consecuencia de su posición en los niveles más bajos de la escala animal. En contra de esta idea, nosotros hemos encontrado que las lombrices de tierra son capaces de detectar el grado de parentesco, la calidad y el estado de apareamiento de sus parejas. Así encontramos que las lombrices triplican el volumen de esperma donado cuando copulan con lombrices no vírgenes. Además, ese aumento en el volumen de esperma donado es mayor cuando copulan con parejas más fecundas, lo que indica que son capaces de controlar la función masculina de una forma precisa y flexible durante la cópula. También encontramos que la endogamia y la exogamia reducen la producción de huevos, lo que indica la existencia de un ajuste reproductivo de las lombrices en función de la divergencia genética de sus parejas, es decir, que la función femenina también es fenotípicamente flexible. En definitiva, podemos concluir que las lombrices de tierra son muy flexibles fenotípicamente, que la evaluación de pareja está sometida a una selección intensa en los hermafroditas y que las lombrices de tierra constituyen un excelente modelo para estudiar selección sexual en hermafroditas. Estos resultados están más en concordancia con las postreras observaciones que Darwin hizo de las lombrices de tierra que con sus primeras conclusiones sobre los animales hermafroditas. En 1881 escribió un curioso y exitoso libro, donde entre otras cosas afirmaba que *“a pesar de estar abajo en la escala de organización, poseen algún grado de inteligencia...”*.

#### 1. INTRODUCCIÓN

En el capítulo IX de su libro *“El origen del hombre, y la selección en relación al sexo”*, Charles Darwin (1) afirmaba que la selección sexual estaba restringida a los animales superiores y apuntaba, por ejemplo, que “los Anélidos están aparentemente tan abajo en la escala natural y de organización, como para que

los individuos de cualquiera de los sexos puedan tener la posibilidad de elegir a sus parejas, o para que los individuos del mismo sexo puedan competir o rivalizar". Desde entonces y hasta hace muy poco tiempo se ha considerado que el hermafroditismo en los invertebrados era incompatible con la selección sexual, debido precisamente a esa incapacidad para la elección de pareja y/o a la ausencia de competencia directa por los apareamientos.

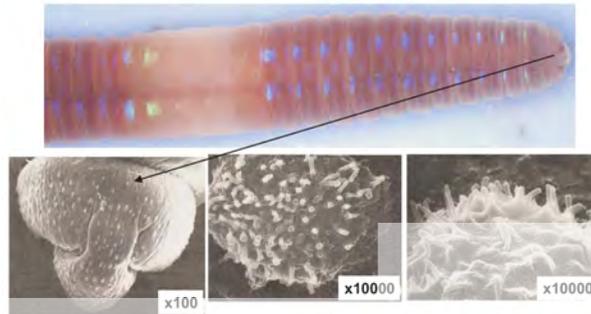
Las lombrices de tierra son anélidos oligoquetos macroscópicos que viven en el suelo. Estos invertebrados representan la mayor biomasa animal en la mayoría de ecosistemas templados terrestres, y allí donde son abundantes pueden procesar a través de sus cuerpos hasta 250 toneladas del suelo por hectárea al año. Este inmenso trabajo de trasiego influye de forma muy significativa en las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, y otorga a las lombrices un papel crucial en la modificación de la estructura del suelo, en la aceleración de la descomposición de la materia orgánica y del reciclado de nutrientes, lo que tiene a su vez efectos muy importantes sobre las comunidades vegetales que viven por encima de la superficie del suelo. Se han descrito hasta la fecha más de 8.000 especies de lombrices de tierra, aunque de la gran mayoría sólo se conoce el nombre y su morfología, y se desconoce por completo su biología, sus ciclos de vida y su ecología.

Las lombrices de tierra son hermafroditas simultáneos que se reproducen repetidas veces a lo largo de su vida y cuyo crecimiento es indeterminado.

¿Por qué las lombrices de tierra son hermafroditas simultáneos?. El hermafroditismo se ve favorecido cuando el éxito reproductivo total que alcanza un hermafrodita es mayor que el de un macho o el de una hembra. Esto ocurre, por ejemplo cuando las densidades de población son bajas, y la probabilidad de encuentro entre los sexos es muy limitada. Sin embargo, la densidad de lombrices de tierra en muchos casos es muy alta, entre 100 y 500 individuos por metro cuadrado y puede alcanzar incluso los 2.000 individuos por metro cuadrado en prados templados o huertos irrigados. En estas densas poblaciones los apareamientos múltiples son muy frecuentes. Además, un detalle importante es que en estas poblaciones la densidad y la probabilidad de apareamiento son muy fluctuantes, oscilando de forma frecuente e impredecible, lo que hace que la eficacia biológica de las funciones masculina y femenina sea muy variable. En situaciones como ésta, cuando el ambiente es impredecible en escalas de tiempo más cortas que el ciclo de vida, es esperable que la plasticidad fenotípica se vea favorecida y, en este sentido, Brauer et al. (2) han señalado que esta plasticidad fenotípica podría explicar por qué el hermafroditismo se mantiene en poblaciones con densidades altas y fluctuantes.

Pero para ser fenotípicamente flexibles, las lombrices deben ser capaces de reconocer y de evaluar a sus parejas. En las últimas décadas algunos estudios sugieren esta posibilidad, y aunque no están todavía claras cuales son las señales que utilizan las lombrices de tierra en estos procesos de reconocimiento y evaluación, lo más probable es que se trate de mecanismos táctiles y químicos. Las lombrices poseen una gran cantidad de quimiorreceptores y de células sensoriales en la superficie de su cuerpo, la mayoría de ellos concentrados en los segmentos más anteriores y sobre todo en los primeros (Figura 1). Además, en varias especies de lombrices de tierra

se ha observado la existencia de una especie de cortejo precopulatorio, en el que los dos individuos de la pareja se tantean de forma continuada mediante toda una serie de toques cortos y repetidos antes de unirse para la cópula. Por otra parte, las cópulas de las lombrices de tierra son largas e implican movimientos de constricción entre los individuos de la pareja, lo que también les proporciona oportunidades claras para la evaluación de la misma.



**Figura 1. Para poder tomar decisiones, las lombrices deben ser capaces de reconocer y de evaluar a sus parejas.** Las lombrices poseen una gran cantidad de quimiorreceptores y células sensoriales en la superficie del cuerpo, la mayoría de ellos concentrados en los segmentos anteriores.

Como ocurre en muchas otras especies de animales hermafroditas, la producción de huevos en las lombrices aumenta con el tamaño del cuerpo, es decir, las lombrices más grandes son más “hembras” que las pequeñas y en este sentido pueden considerarse como más fecundas. En relación con esto y con la elección de pareja en la cópula, Michiels et al. (3) encontraron que las lombrices de la especie *Lumbricus terrestris* tenían preferencia por parejas de un tamaño mayor que el suyo. Esto parece que también ocurre en el campo, y así nosotros hemos encontrado la existencia de apareamiento concordante en relación al tamaño en una población natural de la especie de lombriz de tierra *Eisenia fetida* (4). Dado que el intercambio de esperma durante la cópula es generalmente recíproco, los individuos más pequeños pueden ser rechazados por aquellos más grandes, y esto daría lugar a estos apareamientos concordantes en función del tamaño del cuerpo. Estos patrones de apareamiento no azaroso revelan la existencia más que probable de mecanismos de selección de pareja en las lombrices de tierra.

## 2. OBJETIVOS

Con el objeto de conocer si las lombrices son “flexibles” en la toma de decisiones durante la cópula, realizamos un experimento de doble apareamiento para determinar si las lombrices rojas (*Eisenia andrei*) responden

al estado de apareamiento de sus parejas mediante el ajuste del volumen de sus eyaculados. En una situación simple como ésta (no competencia y un solo competidor) dentro del continuo posible de competencia espermática sería de esperar un incremento del volumen de eyaculado en condiciones de competencia (5).

También estudiamos si las lombrices rojas (*Eisenia andrei*) ajustan su esfuerzo reproductivo en función del grado de parentesco de sus parejas de cópula. Para ello realizamos cruces experimentales en el laboratorio en el que las lombrices se cruzaron con individuos que eran sus hermanos, con individuos que no eran hermanos y pertenecían a su misma población y con otros individuos de una población geográficamente bien separada.

### **Materiales y métodos**

**(a) Lombrices de tierra *Eisenia andrei*** (Bouché 1972) es una especie de lombriz detritívora de origen paleártico y con una distribución cosmopolita debido a su amplia tolerancia a un rango amplio de condiciones de temperatura y humedad. Vive en densidades de población muy altas donde los apareamientos múltiples son muy frecuentes. Durante la cópula de esta especie, los dos individuos se acoplan por su cara ventral en posición inversa y el esperma se transfiere de forma simultánea y recíproca desde el poro masculino de cada uno hasta las espermatecas de su pareja, y allí queda almacenado hasta la puesta de los capullos (Figura 2). Se aislaron individualmente lombrices recién nacidas para asegurar que fueran vírgenes en los cruces experimentales. Las placas se inspeccionaron semanalmente hasta que las lombrices alcanzaron la madurez sexual, detectada por la aparición de los tubérculos pubertarios y el clitelo.

**(b) Experimento de doble apareamiento** Realizamos un experimento de doble apareamiento para manipular la historia de apareamientos de las lombrices. Una semana antes del comienzo del experimento, las lombrices se marcaron mediante un pequeño tatuaje en los segmentos posteriores del cuerpo, que permitiese reconocer a los individuos después de los cruces. Se asignaron al azar individuos maduros y vírgenes a tres grupos experimentales (primera pareja, segunda pareja y receptor focal); las lombrices tenían pesos corporales similares en los tres grupos experimentales. En primer lugar establecimos 14 parejas de lombrices vírgenes y maduras (primera pareja x receptor focal) en placas Petri. Las lombrices fueron revisadas dos veces al día hasta la aparición de espermátóforos en la pared del cuerpo, indicativos de una cópula reciente. Una vez que las parejas habían completado una cópula, se retiraba una de las lombrices (receptor focal) y se colocaba en una nueva placa petri con otra lombriz virgen y madura (segunda pareja) para un segundo apareamiento ( $n=14$ ). Después de los apareamientos, las lombrices se fijaron y se conservaron en formol hasta su posterior disección.

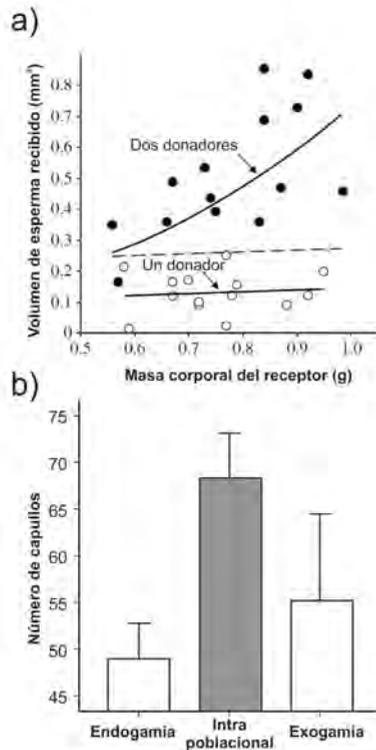
**(c) Estimación del volumen de esperma.** Las espermatecas (dos pares) se diseccionaron bajo un estereomicroscopio y posteriormente se aplastaron hasta un espesor uniforme con la ayuda de un cubreobjetos sobre un portaobjetos



### 3. RESULTADOS

El volumen de esperma almacenado en las espermatecas fue similar en las primeras y en las segundas parejas de las lombrices focales, lo que indica que no hubo agotamiento de esperma tras dos cópulas consecutivas. Además, el esperma estaba distribuido de forma similar en las cuatro espermatecas.

Las lombrices respondieron al estado de apareamiento de sus parejas y triplicaron el esperma donado cuando copularon con individuos que habían copulado recientemente (Figura 3a) y además, esos aumentos en el volumen de esperma donado fueron mayores cuando las lombrices copularon con parejas de mayor tamaño (6). Estos resultados indican que las lombrices han desarrollado mecanismos que les permiten detectar el estado reproductivo de sus parejas y ajustar la inversión de esperma con el objeto de maximizar sus oportunidades de fecundación.



**Figura 3. Flexibilidad fenotípica de la función masculina y de la función femenina en las lombrices de tierra.** (a) Volumen total de esperma (mm<sup>3</sup>) almacenado después de la cópula con uno y dos donadores en relación a la masa corporal del receptor. La línea de puntos indica el volumen de esperma esperable si el volumen de esperma donado por el 2º donador fuese similar al donado por el 1º. (b) Número de capullos producidos por las lombrices en cruces endogámicos, intrapoblacionales y exogámicos.

De hecho, en muchos animales en los que las hembras almacenan esperma, los machos detectan el estado de apareamiento de las hembras y, para competir con el esperma rival lo que hacen es aumentar el aporte de esperma cuando copulan con hembras no vírgenes (5, 8).

La mayoría de estudios de competencia espermática se han realizado en organismos con los sexos separados, aunque los modelos teóricos también sugieren que la competencia espermática debe ser un importante agente selectivo con importantes consecuencias en las estrategias de vida de los hermafroditas simultáneos. De hecho, la capacidad de ajustar el volumen de eyaculado durante la cópula no había sido demostrado de forma convincente hasta este momento en ningún hermafrodita.

Cuando quisimos comprobar la hipótesis de si las lombrices eran capaces de detectar el grado de parentesco de sus parejas y de reaccionar en consecuencia, encontramos que la endogamia y la exogamia reducen de forma significativa el éxito reproductivo de las lombrices de tierra (Figura 3b), lo que indica la existencia de un ajuste reproductivo de las lombrices en función de la divergencia genética de sus parejas, es decir, que la función femenina también es fenotípicamente flexible (7).

#### 4. CONCLUSIONES

Estos resultados demuestran de forma clara que las lombrices de tierra son muy flexibles fenotípicamente y que esta flexibilidad está modulada tanto por la función masculina como por la función femenina. También ponen de evidencia que la evaluación de pareja, ya no es que simplemente exista, sino que está sometida a una intensa selección en los animales hermafroditas. Estos trabajos junto a otros que nuestro equipo de investigación ha venido desarrollando en la última década ilustran de forma clara que las lombrices de tierra constituyen un excelente modelo para estudiar la selección sexual en animales hermafroditas.

En su último trabajo, Charles Darwin dedicó todo un libro al estudio de la biología de las lombrices de tierra (9). Contrariamente a lo que pensaba y había expuesto en 1871 (1) pero de acuerdo con sus numerosas observaciones, Darwin concluyó que las lombrices de tierra poseen un potencial cognitivo bastante mayor que el que se creía. Los resultados de nuestros trabajos en el ámbito de la biología evolutiva de las lombrices de tierra concuerdan claramente con esta visión y muestran que el sistema de reconocimiento de las lombrices es en realidad altamente eficiente en términos de evaluación de pareja y es muy importante para el éxito reproductivo de estos animales.

**5. AGRADECIMIENTOS** Los trabajos que aquí se exponen han sido parcialmente financiados con fondos FEDER y el proyecto CGL2006-11928/BOS del Ministerio de Educación y Ciencia.

#### 6. REFERENCIAS

1. Darwin, C. 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. J. Murray, Ed. London.

2. Brauer, V. S., et al. **2007**. Phenotypically flexible sex allocation in a simultaneous hermaphrodite. *Evolution*, 61, 216–222.
3. Michiels, N. K. et al. **2001**. Precopulatory mate assessment in relation to body size in the earthworm *Lumbricus terrestris*: avoidance of dangerous liaisons? *Behavioral Ecology*, 12, 612-618.
4. Monroy, F., et al. **2005**. Size-assortative mating in the earthworm *Eisenia fetida* (Oligochaeta, Lumbricidae). *Journal of Ethology*, 23, 69–70.
5. Wedell, N. et al. **2002**. Sperm competition, male prudence and sperm-limited females. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 313–319.
6. Velando, A. et al. **2008**. Brainless but not clueless: earthworms boost their ejaculates when they detect fecund non-virgin partners. *Proceedings of the Royal Society B*, 257, 1067-1072.
7. Velando, A. et al. **2006**. Inbreeding and outbreeding reduces cocoon production in the earthworm *Eisenia andrei*. *European Journal of Soil Biology* 42, S354-S357.
8. Frieberg, U. 2006. Male perception of female mating status: its effect on copulation duration, sperm defence and female fitness. *Animal Behavior* 72, 1259-1268.
9. Darwin, C. **1881**. The formation of vegetable mould, through the action of worms, with observations on their habits. J. Murray, Ed. London.

## 7. LECTURAS RECOMENDADAS

- Darwin, C. 1881. The formation of vegetable mould, through the action of worms, with observations on their habits. J. Murray, Ed. London.
- Ghiselin, M. T. 2006. Sexual selection in hermaphrodites: where did our ideas come from? *Integrative and Comparative Biology*, 46, 368–372.