

Carlos Bernstein  
Universidad Claude Bernard, Lyon

# Machos de sobra

## Avispas polinizadoras de higos

Cuando comemos un higo, en realidad, comemos un ramo de flores, ya que cada una de las estructuras rosadas de su interior es una flor; más precisamente, una flor femenina. En otras palabras, el higo no es un fruto sino un conjunto de flores femeninas llamado *inflorescencia*, si bien contiene también un número mucho menor de flores masculinas aisladas de las femeninas.

Para que produzcan semillas, las flores femeninas deben ser fecundadas con polen, que no tienen por su total aislamiento de las flores masculinas y del exterior. La fecundación solo sucede porque las polinizan unas minúsculas avispas hembras que, cargadas de polen, entran en ellas por un pequeño orificio situado en el extremo del higo. Llegan cargadas de polen porque provienen de flores con órganos sexuales masculinos y femeninos, es decir, hermafroditas, de otras higueras, en las que lo recogieron, o porque se les pegó antes de salir del higo en el que nacieron en el proceso que se explica a continuación.

Lo anterior se refiere al higo comestible o común (*Ficus carica*), un árbol en el que las flores femeninas y



Christoph Jacob Trew & Georg Dionysius Ehret, 1771, *Plantae selectae quarum imagines ad exemplaria naturalia Londini, in hortis curiosorum nutrit*, vol. 8.

## ¿DE QUÉ SE TRATA?

La simbiosis entre avispas de la familia *Agaonidae* y plantas del género *Ficus* produce resultados que se explican como consecuencia de la evolución por selección natural.



Higos comestibles.

hermafroditas crecen en individuos distintos (técnicamente, es una especie *ginodioica*). Sus flores son polinizadas por la avispa *Blastophaga psenes*, de la familia *Agaonidae*, que mide unos 2mm de largo. El higo comestible es un caso particular de una situación más general con muchas variantes que afecta a numerosas de las centenas de especies que componen el género *Ficus*, y a avispas de otros grupos de la mencionada familia *Agaonidae*.

Las flores femeninas de los higos comestibles son de dos tipos: unas tienen tallo o pedúnculo corto, lo que impide que las avispas, por su constitución anatómica, depositen huevos en los ovarios de esas flores, y otras tienen pedúnculo más largo, que permite que las avispas pongan sus huevos en los ovarios de estas y que, en consecuencia, nazca la siguiente generación de avispas, cuyas larvas se alimentan de tejido vegetal cuando emergen de los huevos. Ambos tipos de flores resultan fecundadas por el polen que traen las avispas, pero solo las que no albergaron huevos de esos insectos producen semillas, porque en las otras las larvas que nacen comen los tejidos del ovario e impiden que ellas se formen.

Las avispas polinizadoras mueren dentro del higo después de poner los huevos, de los que, luego del período de desarrollo, nacen las avispas de la nueva generación. Primero emergen los machos, que buscan a las hembras (hijas de la misma camada), copulan con ellas y a continuación perforan un orificio de salida en la pared del higo. La gran mayoría de esos machos muere dentro de este, pero las hembras recién fecundadas salen por el nuevo orificio y vuelan cargadas de polen hacia otros higos para reiniciar el ciclo. Ese polen proviene de las mencionadas flores masculinas del higo, que se encuentran alrededor del orificio de entrada y llegan a maduración precisamente en el momento en que las hembras abandonan su higo natal.

El proceso descrito es un notable caso de cooperación o simbiosis entre un insecto y una planta: las avis-

pas solo pueden reproducirse dentro de los higos y las higueras solo pueden ser polinizadas por esos insectos, de suerte que ninguna de las especies sobreviviría sin la otra, un estado de cosas que fue evolucionando desde hace más de 60 millones de años.

Muchas veces una única hembra entra en un higo, la que por ende resulta la madre de todas las avispas –tanto machos como hembras– de la próxima generación. En esos casos, la descendencia de primera generación queda constituida por un único macho y diversas hembras. En cambio, si varias hembras entran en un mismo higo, la proporción de machos y hembras de la generación de sus hijos es diferente, y se aproxima al 50% a medida que aumenta el número de hembras. ¿Qué explicación tiene este curioso comportamiento?

Dado que cada macho es capaz de fecundar a un gran número de hembras y que el número de nacimientos es proporcional al número de hembras, producir una reducida cantidad de machos con relación al número de hembras lleva a obtener más descendientes que si nacieran números más parejos. Por ello, los criadores de ganado y de aves mejoran la productividad de sus explotaciones manteniendo, en un plantel de cierta capacidad, un número mínimo de machos. Sin embargo, en la naturaleza el número de individuos que nacen de cada sexo es notablemente similar para la mayoría de las especies animales y en la mayoría de las situaciones.

Algunos sugerirán, no sin razón, que la proporción de machos y de hembras es simplemente consecuencia del mecanismo de la reproducción sexual del cual resulta la combinación de cromosomas que determina el sexo de cada individuo. En aves, mamíferos y otros organismos ese mecanismo hace que en cada generación, en promedio, aproximadamente la mitad de los individuos sean machos. Tal paridad entre los sexos se verifica también en casos de otras formas de reproducción, lo que hace pensar que mantener la paridad podría conferir una ventaja evolutiva en cuanto a la capacidad de dejar descendientes. Charles Darwin (1809-1882), uno de los primeros que intentaron resolver este enigma, sostuvo en su obra *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (1871) que la selección natural tiende a igualar el número de individuos de cada sexo.

## Proporción de sexos

Las hembras invierten cantidades importantes de tiempo y recursos en gestar, alimentar inicialmente y proteger a cada hijo. Además, el costo biológico de producir un óvulo maduro es del orden de miles de veces mayor que el de producir cada espermatozoide, y también es insignificante para cada macho el costo de fecundar una



hembra. Sucede, por otro lado, que en cualquier población el número de descendientes de las hembras es igual al número de descendientes de los machos, pues cada individuo que nace tiene un padre y una madre. Esto vale también en una población en la que haya más hembras que machos, pero en ella el número de descendientes por hembra será menor que el de descendientes por macho.

Así, si una población de 30 machos y 70 hembras produce una siguiente generación de 100 individuos, cada uno dotado por su madre de la mitad de sus genes y por su padre de la otra mitad, cada hembra habrá producido en promedio 1,42 descendientes, mientras que los de cada macho serán 3,33. En otras palabras, en promedio cada uno de los individuos menos abundantes en una población produce un número mayor de descendientes que cada uno de los más abundantes. Y como la evolución lleva a que se difundan en la población los rasgos de los individuos que producen más descendientes, pues ellos transmiten sus genes a un número mayor de herederos, el sexo minoritario tenderá a hacerse más abundante y, a la larga, esa ventaja numérica de uno de los sexos desaparecerá.

Habitualmente, la capacidad de los machos de fecundar hembras sobrepasa las oportunidades reales que tienen de hacerlo, lo que conduce a que se establezca una competencia entre ellos. En las circunstancias en que se encuentran la mayoría de las poblaciones, en las que los apareamientos acontecen al azar, se puede anticipar que las madres producirán una proporción de machos



**Arriba izquierda.** Avispa hembra del género *Blastophaga*.

**Arriba derecha.** Avispa *Ceratosolen jucundus* poniendo huevos en el estilo de una flor de higos *Ficus septica*.

**Abajo.** Avispa de la especie *Ceratosolen jucundus* poniendo huevos en higos de la especie *Ficus septica*.

Fotos F Kjellberg, CEFE-CNRS, Montpellier. Las escalas indican 2mm.

Diminutas avispas de color negro del género *Telenomus* fotografiadas sobre huevos de otro insecto, el fitófago *Liorhyssus hyalinus*, adheridos a una planta de la lechuga silvestre *Lactuca serriola*. Algunas especies de *Telenomus*, como *T. fariai*, parasitan huevos de insectos del género *Triatoma*, al que pertenece la vinchuca (*T. infestans*). Foto H Dumas, Wikimedia Commons.



del orden de 50%, porque producir menos machos comprometería sus posibilidades de éxito en la competencia por las nueras. Esto sugiere que la proporción de sexos en la población es consecuencia del comportamiento individual de las hembras, cosa que efectivamente sucede, como lo indicaremos enseguida.

Las consideraciones anteriores sobre la proporción de machos se apoya sobre ciertas suposiciones que no son forzosamente ciertas en todos los casos, entre ellas, (i) que la determinación del sexo de cada individuo depende de un mecanismo heredable que la adapta a la razón de sexos en la población; (ii) que los apareamientos se realizan al azar entre todos los integrantes de la población, y (iii) que se requiere el mismo gasto de energía y otros recursos para producir descendientes de uno o el otro sexo. Téngase presente que el hecho de que en promedio nazcan tantos machos como hembras no implica que cada madre producirá el mismo número de unos y otras. Por otro lado, solo hemos considerado animales y plantas en la que los sexos están separados en individuos distintos, aunque existen muchas especies animales y, sobre todo en plantas, en que cada individuo es hermafrodita, lo cual plantea otras cuestiones en las que no entraremos.

## La competencia por los apareamientos

En muchos casos, las circunstancias hacen que los apareamientos no tengan lugar al azar entre todos los individuos de la población sino con mayor probabilidad entre vecinos. Un caso extremo es el de una única hembra ingresada en un higo, según se describió al inicio. Las posibilidades de apareamiento de sus descendientes

se limitan a los integrantes de la familia y, como hemos observado, en su descendencia predominarán las hembras. Si en el inicio hubiera más de una hembra, se generará competencia entre hijos de distintas madres y, en consecuencia, aumentará el nacimiento de machos. Un número relativamente alto de fundadoras llevará a una situación semejante a la de una pequeña población, en la que los machos competirán por las cópulas y la proporción de machos será más equilibrada. Estas situaciones se denominan de competencia local por los apareamientos.

La flexibilidad en la proporción de descendientes de cada sexo según el número de fundadoras resulta facilitada por el mecanismo de determinación del sexo de las avispas, el cual –igual que el de las abejas y las hormigas– es bastante singular. A diferencia de lo que ocurre con la mayor parte de los animales, en los insectos nombrados, tanto de huevos fecundados como de no fecundados nacen adultos normales, pero de los fecundados nacen solo hembras y de los no fecundados, solo machos. Cada hembra copula una única vez y mantiene vivo el espermatozoide que recibe en una estructura particular, la *espermateca*. En el momento de poner un huevo, puede dejar pasar un espermatozoide que fecundará el óvulo, con lo cual el nuevo individuo será hembra y tendrá en sus células dos juegos de cromosomas (técnicamente, será *diploide*), o puede impedir el paso de un espermatozoide, con lo que el huevo no resultará fecundado, y nacerá un macho que tendrá un solo juego de cromosomas (será *haploide*). Las madres de esos insectos, en consecuencia, tienen la capacidad de controlar el sexo de sus crías, una forma de reproducción que se llama *haplo-diploide*.

Cuando las hembras determinan el sexo de sus crías no realizan un acto racional orientado a un propósito: actúan en respuesta a señales internas o del medio, las que ponen en marcha los mecanismos biológicos que resultan en esa determinación. En otras palabras, su com-



Vinchuca (*Triatoma infestans*). Mide unos 2cm de largo. Zoologische Staatssammlung München, Wikimedia Commons.

portamiento es el resultado de la selección natural. La aparente racionalidad del comportamiento suele inducir a error a quienes lo desconocen o no lo comprenden y llevarlos a interpretar erróneamente la adaptación como un resultado voluntario. En el caso de las avispas en los higos, las señales de la presencia de otras hembras desencadenan el comportamiento comentado.

Lo explicado se ha puesto a prueba en forma experimental en numerosos estudios de avispas polinizadoras de higos haciendo que diversos números de hembras ingresen en higos y luego registrando el sexo de sus descendientes. Los resultados encontrados coinciden notablemente con lo explicado.

Particularmente interesante es el caso de las diminutas avispas del género *Telenomus*, que ponen sus huevos sobre los de otros insectos. Así, *T. fariai* lo hace sobre huevos de vinchucas (*Triatoma infestans*), la chinche que transmite la enfermedad de Chagas. Pone alrededor de cinco a ocho huevos sobre cada huevo de vinchuca y de ellos emerge un número limitado de avispas macho, normalmente uno, y el resto hembras, que luego son fertilizadas por su hermano. Se constató experimentalmente que si una avispa pone sola, en promedio el 12% de los integrantes de la generación de sus hijos son machos, valor

que sube al 30% para grupos de seis avispas hembras poniendo juntas. Las avispas que ponen solas producen un único huevo no fecundado con notable precisión, lo que muestra que no es un resultado al azar, y dejan señales químicas sobre el huevo de vinchuca que sirven de indicación para las avispas que lo visiten después, señales que afectan la proporción de huevos no fecundados que pondrán esas últimas avispas.

## Variaciones y circunstancias

Los organismos haplo-diploides, como las avispas a las que nos hemos referido, tienen un capacidad muy alta de controlar el sexo de su descendencia. En las especies diploides con cromosomas sexuales, entre ellas los mamíferos y las aves, esa capacidad es limitada pero no nula. Y hay especies en las que dicha capacidad es aún más limitada, porque el sexo viene determinado por factores ambientales por lo general independientes de los progenitores. Así, en ciertos peces, las tortugas y los cocodrilos, la temperatura a la que están los huevos en un período crítico de la incubación determina el sexo de las crías, aunque las hembras tienen cierta capacidad de elegir el lugar en el que ponen los huevos.

Otro aspecto importante que debemos considerar es el costo comparativo de producir descendientes de uno u otro sexo. Hasta aquí lo hemos supuesto igual, pero ello frecuentemente no es así. Si imaginamos una población en la que criar a un macho requiere, por parte de la madre, la inversión del doble de recursos (alimentos, cuidados, etcétera) que criar a una hembra, advertiremos que el esfuerzo necesario para producir un macho permite la producción de dos hembras. Lo contrario acontece, obviamente, si los descendientes más onerosos son las hembras. En esos casos, la evolución tenderá, no a que se produzca un número similar de individuos de cada sexo, sino a que sean iguales las inversiones totales de recursos en cada sexo. Los datos experimentales y las observaciones de campo corroboran esta deducción.



Marmota alpina (*Marmota marmota*).

Un ejemplo de lo anterior está dado por la marmota alpina (*Marmota marmota*), un roedor que pesa unos 4kg y vive entre los 800 y los 3200m de altura en las montañas de Europa central y meridional, cuyos machos jóvenes permanecen por uno o más años en el nido y así ayudan a mantener la temperatura de este durante el invierno. Se puede decir que con ello devuelven a sus padres una parte de la inversión que estos hicieron para criarlos. Las hembras, en cambio, abandonan el nido paterno al llegar a adultas, por lo que el costo neto de criarlas es mayor que el de criar machos y la razón de sexos en la población es de 1,16 machos por hembra, una diferencia significativa.

Otro caso interesante es el de las plantas. La mayoría son hermafroditas, pero en alrededor del 6% de las especies los individuos son masculinos o femeninos (técnicamente, son especies dioicas). En un estudio de estas últimas realizado por un grupo de investigadores de la Universidad de Toronto, en aproximadamente la mitad de las analizadas la proporción de los sexos no difirió significativamente del 50%. En las *Ficus carica*, las higueras hermafroditas y femeninas también están en una proporción del 50%.

Las plantas dependen del viento o de animales—insectos, de aves o de mamíferos— para el transporte de polen y de semillas. En el primer caso necesitan producir mucho polen puesto que la mayoría de los granos de polen termina lejos de otras plantas. Esto significa un costo alto para los machos, mayor que el soportado por los congéneres de las plantas polinizadas por animales. En cambio, para que polen y semillas sean transportados por estos es necesaria una mayor inversión de la planta en tener flores o frutos carnosos que atraigan a los polinizadores. La paridad en la inversión reproductiva en los dos sexos lle-

va a la producción de más individuos del sexo menos oneroso. Se puede deducir, entonces, que en las plantas polinizadas por el viento nacerán más hembras que machos, y que sucederá lo inverso en las polinizadas por animales. Estas suposiciones coinciden con los resultados de las observaciones de campo y los experimentos.

Resumiendo, hemos visto que, por lo general, la razón de sexos tiende a ser equilibrada, pero eso requiere que las cópulas se hagan al azar en la población. Cuando las cópulas están restringidas a la familia esperamos que las madres produzcan descendencias con un limitado número de machos, lo que hace menos rigurosa la competencia entre hermanos. Otra suposición importante es que la inversión de los padres en la producción de descendientes es independiente del sexo de estos. Ejemplos tomados de organismos tan diversos como mamíferos y vegetales nos muestran qué ocurre cuando esa condición no se cumple.

Las razones de sexos pueden variar de una especie a la otra, pero el enfoque evolutivo nos permite poner todos los casos en un marco de referencia común y ganar en la comprensión de los fenómenos. Las reflexiones que hemos apuntado pueden expresarse de manera rigurosa en lenguaje matemático, que permite hacer predicciones, pues los estudios sobre la distribución de los sexos en las poblaciones están basados en conclusiones y predicciones de modelos matemáticos, los que incluso inspiraron muchos experimentos. A pesar de que esos modelos se basan en hipótesis que simplifican la realidad biológica, han captado con razonable aproximación los rasgos esenciales de dicha realidad y permiten hacer predicciones que suelen arrojar valores llamativamente cercanos a los que se miden en el campo o se obtienen como resultados de experimentos. **CH**

## LECTURAS SUGERIDAS

**ALLAINÉ D et al.**, 2000, 'Male-biased sex ratio in litters of Alpine marmots supports the helper repayment hypothesis', *Behavioral Ecology*, 11, 5: 507-514.

**CHARNOV EL & BULL J.**, 1977, 'When is sex environmentally determined?', *Nature*, 266: 828-830.

**CHARNOV E et al.**, 1981, 'Sex ratio evolution in a variable environment', *Nature*, 289: 27-33.

**FIELD DL, PICKUP M & BARRETT SC.**, 2013, 'Comparative analyses of sex-ratio variation in dioecious flowering plants', *Evolution*, 67, 3: 661-672.

**HERRE EA et al.**, 1997, 'Fig-associated wasps: Pollinators and parasites, sex ratio adjustment and male polymorphism, population structure and its consequences', en Choe JC & Crespi BJ (eds.), *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*, Cambridge University Press.

**RABINOVICH JE, JORDÁ MT & BERNSTEIN C.**, 2000, 'Local mate competition and precise sex ratios in *Telenomus fariai*, a parasitoid of triatomine eggs', *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48, 4: 308-315.

**WEST ST.**, 2009, *Sex allocation*, Monographs in population biology, Princeton University Press.



**Carlos Bernstein**

D Phil, Universidad de Oxford.  
Director de investigación honorario (CNRS), Laboratorio de Biometría y Biología Evolutiva, Universidad Claude Bernard, Lyon.  
[carlos.bernstein@gmail.com](mailto:carlos.bernstein@gmail.com)