

00377

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGIA**



**SELECCIÓN SEXUAL PRE Y POSTCOPULATORIA
EN LA CHINCHE**

***Stenomacra marginella*
(HETEROPTERA: LARGIDAE)**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS,
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS U.N.A.M.**

**P R E S E N T A
CELIA OLIVER MORALES**

DIRECTOR DE TESIS: DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO

MÉXICO, D.F.

MAYO 2004





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de la Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 15 de marzo del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno(a) Oliver Morales Celia, con número de cuenta 90267255, con la tesis titulada: "Selección sexual pre y postcopulatoria en la chinche *Stenomacra marginella* (Heteroptera: Largidae)", bajo la dirección del(a) Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo.

Presidente:	Dr. César Augusto Domínguez- Pérez Tejada
Vocal:	Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza
Secretario:	Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo
Suplente:	Dra. Elizabeth Robyn Hudson
Suplente:	Dr. Alejandro Córdoba Aguilar

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 11 de mayo de 2004.

Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi tutor el Dr. Carlos Cordero la asesoría y su apoyo académico y logístico durante el tiempo en que se llevó a cabo mi proyecto de investigación. Agradezco a los miembros de mi comité tutorial la Dra. Robyn Hudson y el Dr. César Domínguez de los cuales recibí una gran retroalimentación durante el desarrollo de mi proyecto de investigación. Así mismo quiero agradecer a los miembros de mi comité evaluador, Dr. Raúl Cueva y Dr. Alejandro Córdoba, especialmente al Dr. Raúl Cueva por sus atenciones y comentarios.

También le agradezco al CONACYT el haberme apoyado con una beca crédito durante mis estudios de maestría (enero 2001--diciembre 2002) y al Instituto de Ecología por el apoyo otorgado durante los meses de setiembre a noviembre de 2003 para la conclusión de mi tesis.

Durante el tiempo que realice mi proyecto de investigación estuve rodeada de gente que me ha dejado mucho, no solo académicamente, sino también emocionalmente por lo que quiero darles las gracias.

En especial quiero agradecerle a ti papá por que siempre me acompañas en donde estoy y a ti mamá por que confías en mí. A César, por que no te importa la tempestad y siempre estas conmigo. El cuidado que tuviste hacia mi trabajo y tu apoyo hicieron que mi trabajo fuera mejor. A mis sobrinos que por que les encanta ver y cuidar las chinches. A sus papás por tenerlos y a Biko y Saban por cuidarme y darme la mejor compañía durante el trabajo en campo y en el insectario.

Dedico esta tesis a nuestro bebé

que pronto nacerá y que al igual que este trabajo

marca un nuevo comienzo en nuestras vidas

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
OBJETIVO.....	8
ESPECIE DE ESTUDIO.....	8
COLECTA Y MANTENIMIENTO DE LOS ADULTOS DE <i>S. marginella</i>	10
METODOLOGÍA Y RESULTADOS	
DESCRIPCIÓN DE LA CONDUCTA SEXUAL.....	11
CORTEJO PRECOPULATORIO.....	12
CORTEJO COPULATORIO.....	13
EFECTO DE LA MANIPULACIÓN EN LA FRECUENCIA DE LAS PAUTAS CONDUCTUALES QUE CONSTITUYEN EL CORTEJO COPULATORIO SOBRE POSIBLES COMPONENTES DEL ÉXITO REPRODUCTIVO MASCULINO QUE PODRÍAN INDICAR ELECCIÓN CRÍPTICA POR PARTE DE LA HEMBRA.....	17
EXPERIMENTO I.....	18
EXPERIMENTO II.....	20
EXPERIMENTO III.....	21
EXPERIMENTO IV.....	23
EXPERIMENTO V.....	25
DISCUSIÓN.....	31
CUADROS DE RESULTADOS	
CUADRO 3.....	36
CUADRO 4.....	42
CUADRO 5.....	43
LITERATURA CITADA.....	44

RESUMEN

Un avance reciente en la teoría de selección sexual es la idea de que las hembras pueden elegir al padre de sus hijos durante y posteriormente a la cópula, proceso denominado “elección crítica de pareja”. Este fenómeno ha favorecido la evolución de adaptaciones en los machos que les permiten desencadenar respuestas femeninas postcopulatorias que les son favorables al aumentar las probabilidades de fecundación de los óvulos. Uno de los atributos que evalúan las hembras es el cortejo copulatorio (cortejo durante la cópula). En este estudio se disminuyó experimentalmente la frecuencia de las pautas conductuales que conforman el cortejo copulatorio en la chinche *Stenocranus marginella* y se midió su efecto en los siguientes componentes del éxito reproductivo de los machos: la duración de la cópula, la latencia a la puesta de los huevos, el número de puestas, la viabilidad de los huevos y la receptividad sexual de la hembra a machos subsecuentes. Tres experimentos mostraron que la disminución en la frecuencia de las pautas conductuales del cortejo copulatorio producía una disminución en la duración de la cópula. Un cuarto experimento mostró que la duración de la cópula es directamente proporcional a la cantidad de eyaculado transferido. En conjunto los resultados demuestran que los machos con mayor frecuencia de pautas conductuales en el cortejo copulatorio tienen cópulas de mayor duración y esto resulta en una mayor transferencia de eyaculado; lo cual podría darles ventajas en la competencia espermática que se establece durante la elección crítica de la hembra. Las observaciones también sugieren que el tercer par de patas de las hembras son importantes en la finalización de la cópula. Esto se puso a prueba en un último experimento en el que se amputó el último par de patas y se vio que las cópulas aumentaban de duración, manteniéndose una relación negativa entre la frecuencia de las pautas conductuales del cortejo copulatorio y la duración de la cópula.

INTRODUCCIÓN

La teoría de selección sexual (Darwin 1871) surgió del interés por explicar la evolución de las características conspicuas y costosas que portan algunos organismos (típicamente los machos) y que aparentemente podrían ir en contra de su supervivencia. Sin embargo dichos atributos les confieren ventajas reproductivas durante la competencia por el acceso al sexo opuesto (generalmente las hembras). La teoría de selección sexual también explica las presiones de selección que promueven el desarrollo de caracteres sexuales secundarios como las diferencias en el tamaño, la forma y la coloración entre los sexos, además del establecimiento de los mecanismos que favorecen la evolución de estas características conspicuas y costosas. Un ejemplo de ello en los insectos, son las exhibiciones luminiscentes de las luciérnagas (Lampyridae), la producción de sonidos en los grillos (Tetigoniidae), la emisión de hormonas en las mariposas (Saturniidae), las modificaciones en las mandíbulas en algunos escarabajos (Lucanidae), o la presencia de cuernos (Scarabaeidae).

En la teoría de selección sexual (Darwin 1871) se distinguen dos procesos. La selección intrasexual o competencia entre individuos de un mismo sexo, con un enfoque típico de los enfrentamientos entre machos; y la selección intersexual, o elección de la pareja que usualmente hace referencia a la elección de los machos por parte de las hembras. Una forma de medir el éxito reproductivo masculino durante estos dos procesos (selección inter- e intra-sexual) ha sido contar el número de apareamientos (Bateman 1948). Sin embargo, esta propuesta del éxito reproductivo masculino puede modificarse, ya que existen procesos capaces de sesgar los resultados en la paternidad durante y después de la cópula (Parker 1970; Thornhill 1983; Eberhard 1985). Uno de estos procesos es la competencia espermática (Parker 1970).

Parker (1970) propuso que la interacción del esperma de dos ó más machos dentro de las hembras podía continuar después de haber iniciado la cópula o aún después de haber terminado. A esta interacción post-copulatoria se le denominó competencia espermática. Esta idea demostró que no era suficiente contar el número de cópulas para conocer el éxito reproductivo masculino, sino que habría que estimar el número de óvulos que podía fecundar.

Es decir bajo el marco de selección intrasexual (Darwin 1871—enfrentamientos entre machos) y competencia espermática (Parker 1970) se asumía que las hembras no desempeñaban un papel activo en la paternidad. Sin embargo se han encontrado evidencias morfológicas, fisiológicas y conductuales en organismos con reproducción interna que

sugieren la manipulación femenina de la paternidad. Por ejemplo, algunas modificaciones en el tamaño y la forma del tracto reproductivo de las hembras (Thornhill 1983; Eberhard 1985, 1991; Birkhead et al. 1993) pueden funcionar como un “filtro” que favorece a machos con un edeago lo suficientemente largo y flexible para introducir el esperma cerca de los óvulos. También se ha observado que las hembras pueden aumentar la duración de la cópula al evaluar la calidad de los machos por medio de las pautas conductuales que éstos realizan durante la cópula (Eberhard 1996).

Thornhill (1983) fue el primero en plantear la idea de que las hembras pueden reducir o aumentar el número de hijos de un padre putativo después de cada apareamiento. Él observó una tendencia entre la duración de la cópula y el tamaño de puesta del mecóptero *Harpobittacus nigriceps*. Las puestas de mayor tamaño pertenecían a machos que entregaron regalos nupciales mayores (machos superiores o de alta calidad); los cuales lograban cópulas más largas que aquellos que otorgaron regalos nupciales pequeños (machos inferiores o de baja calidad). Esta evidencia sugirió que las hembras pueden responder diferencialmente a los machos con los que se han apareado o incluso con el que se están apareando. A este tipo de elección de pareja (selección intersexual) postcopulatoria, que se realiza una vez iniciada la cópula y es poco conspicua para el observador se le denominó “elección críptica de la hembra” (Thornhill 1983).

La elección críptica de la hembra puede llevarse a cabo si las hembras favorecen una cópula sobre las otras al evaluar la calidad de los machos (Thornhill 1983). Una forma de evaluarlos es por las conductas que realizan durante la cópula. Si las conductas realizadas por los machos durante la cópula pueden promover que las hembras utilicen diferencialmente el esperma enviado; entonces estas conductas estarían bajo selección sexual (Eberhard 1985). Dichas conductas pueden ser consideradas como cortejo durante la cópula o “cortejo copulatorio”. Eberhard (1996, 1998) identificó otros mecanismos por los cuales las hembras podrían ejercer la elección postcopulatoria (**Cuadro 1**) lo que apoyó la idea de elección críptica femenina.

Cuadro 1. Mecanismos potenciales a través de los cuales las hembras podrían manipular durante o posteriormente a la cópula la paternidad de sus hijos a favor de machos con características que les indican buena calidad (machos de buena calidad, MBC) a las hembras y en contra de machos que no las posean (machos de mala calidad, MMC) (Eberhard 1991, 1994, 1996, 1998).

-
1. Interrupción prematura de la cópula con MMC.
 2. Evitar que los MMC logren una intromisión completa.
 3. Evitar el transporte del esperma.
 4. Transportar el esperma a estructuras de almacenamiento donde presenten mayores (MBC) o menores (MMC) probabilidades de ser utilizados para fecundar a los óvulos.
 5. Expulsión o digestión del esperma de MMC.
 6. No expulsar esperma de MBC con los que se apareó previamente.
 7. Inhibir la viabilidad del esperma de MMC.
 8. Remoción del espermátforo antes de que transfiera su contenido completamente de MMC.
 9. Resistir la manipulación de MMC que resulte en la expulsión del espermátforo.
 10. Utilización diferencial del esperma de MBC.
 11. Evitar la implantación de tapones de MMC o permitir su remoción.
 12. Estimular la maduración de óvulos después del apareamiento con MBC.
 13. Promover la ovulación después del apareamiento con MBC.
 14. Estimular la oviposición después del apareamiento con MBC.
 15. Sesgar la inversión diferencial en su descendencia hacia MBC.
 16. No hay preparación del útero para la implantación del embrión (mamíferos) después del apareamiento con MMC.
 17. Abortar el cigoto de MMC.
 18. Aumentar la receptividad en cópulas posteriores después del apareamiento con MMC.
 19. Reducción de la tasa de producción de hijos después de una cópula con MMC.
-

Durante la elección de pareja las hembras evalúan a los machos antes del apareamiento mediante el cortejo precopulatorio. Los machos por medio de este cortejo tratan de convencer a las hembras de aparearse con ellos. De una forma equivalente, las conductas que realizan los machos durante la cópula "cortejo copulatorio" pueden promover la aceptación de la hembra para fecundar los óvulos. Eberhard (1991) propuso los siguientes criterios para identificar conservadoramente los comportamientos que son candidatos a ser cortejo copulatorio: a) las conductas deben repetirse durante la cópula y entre cópulas; b) deben ser realizadas de forma que las hembras las puedan percibir y c) sugerir estimulación (los movimientos de los genitales pueden sugerir estimulación interna, pero su observación es difícil). No se considera cortejo si el macho realiza conductas que indiquen alimentación, acicalamiento, foréxis o amenaza para evitar depredadores, incluyendo la depredación ejercida por la pareja.

Para conocer la frecuencia con que se presenta el cortejo copulatorio Eberhard (1991) realizó una revisión bibliográfica sobre las descripciones típicas de la conducta sexual en insectos y arácnidos. Como resultado de esta revisión encontró que cerca del 30% de las especies (N = 302) presentaron cortejo durante la cópula. Sin embargo Eberhard consideró que el resultado de esta revisión podría estar subestimando la frecuencia del cortejo copulatorio; ya que las observaciones generalmente se enfocaban a la fase precopulatoria debido a que las hembras eran consideradas “pasivas” (Eberhard 1991). Por lo que posteriormente (Eberhard 1994) realizó sus propias observaciones incluyendo algunas especies presentes en la revisión realizada en 1991. Como resultado de este trabajo encontró que en el 86% de las especies estudiadas (N = 131) los machos presentaban de una a cuatro pautas conductuales que podrían clasificarse como cortejo copulatorio (Fig. 1). Con base en estos resultados existe una fuerte evidencia de que el cortejo copulatorio es un proceso extendido en los insectos y los arácnidos (Eberhard 1991, 1994, 1996, 1998). Entre algunos de los trabajos que se han realizado sobre el cortejo copulatorio en los insectos, se encuentran los de Eberhard (1992, 1993a, 1993b, 1998), Rodríguez y Eberhard (1994), Eberhard y Kariko (1996); Eberhard y Marin (1996), Edvardsson y Amqvist (2000), Sadowski, Grace y Moore (2001), Shuker et.al (2002) y Ovruski y Aluja (2002). De los once trabajos arriba citados, seis de ellos se realizaron en el orden coleoptera (55%), dos en hemiptera (18%) uno en himenoptera (9%), uno en diptera (9%) y uno en orthoptera (9%).

De acuerdo a las observaciones realizadas por Eberhard (1994) el heteróptero *Stenomacra marginella*, sujeto de estudio de esta tesis, presenta dos pautas conductuales como cortejo copulatorio. La descripción fue realizada en dos cópulas las cuales ya habían iniciado cuando se comenzaron a observar (Eberhard 1994). Sin embargo, observaciones posteriores realizadas por Cuatianquiz (2002) en el estado de Tlaxcala y Oliver (ver primera sección de Metodología y Resultados) en el Distrito Federal indican que la especie presenta un cortejo mucho más complejo que el descrito por Eberhard (1994). Debido a ello y a su abundancia en la zona de estudio consideramos que es un buen sujeto para evaluar el efecto del cortejo copulatorio en algunas variables relacionadas con el éxito reproductivo masculino.

En el presente trabajo se evaluó el efecto de manipular la frecuencia del cortejo copulatorio en algunas variables que suponemos están correlacionadas con el éxito reproductivo de los machos de *Stenomacra marginella* (Thornhill y Alcock, 1983, Eberhard, 1996; Choe y Crespi, 1997), y que, por lo tanto, podrían indicar elección críptica por parte de la hembra. Durante la realización de la investigación se estableció un método para mantener a

las chinches en cautiverio bajo condiciones controladas en un insectario. Se describió la conducta sexual de la chinche. También se evaluó el efecto de la disminución del cortejo copulatorio sobre algunos componentes de la adecuación de los machos como la duración de la cópula, la latencia a la puesta de los huevos, el tamaño de la puesta y la viabilidad de los huevos. Se evaluó la relación entre la duración de la cópula y la transferencia de esperma. Además durante la realización del estudio se observó que las hembras podrían inducir la finalización de la cópula y por lo tanto influir en su duración por medio del tercer par de patas, por lo que se evaluó el efecto de amputar el tercer par patas con relación a la duración de la cópula.

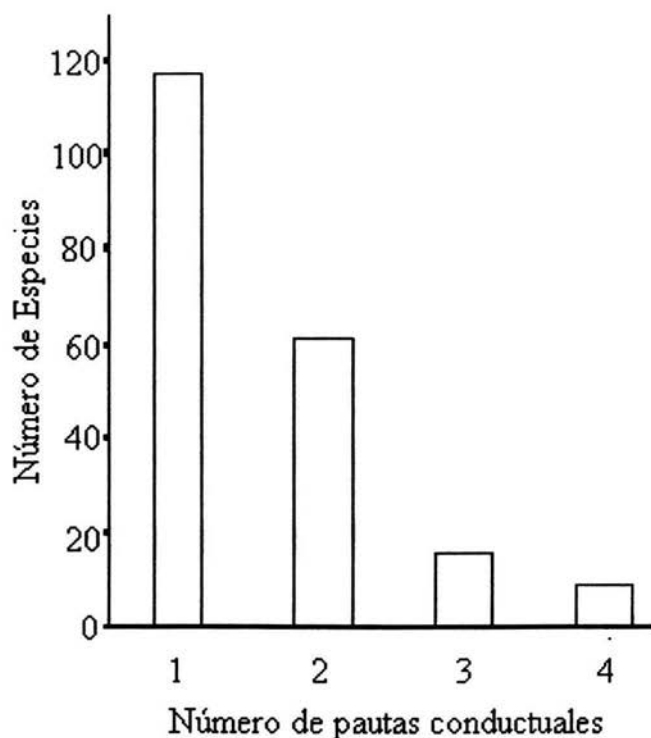


Fig. 1: Número de pautas conductuales registradas en 204 spp durante el apareamiento (Eberhard 1991 y 1994).

De acuerdo a las observaciones realizadas por Eberhard (1994) *Stenomacra marginella* presenta dos conductas como cortejo copulatorio. Sin embargo, en trabajos posteriores (Cuatianquiz 2000; C. Oliver: ver descripción de la conducta) se han registrado cuatro pautas conductuales como cortejo copulatorio

OBJETIVOS

1. Describir cualitativa y cuantitativamente la conducta sexual de *Stenomacra marginella* en el Pedregal de San Ángel.
2. Evaluar experimentalmente el efecto de la frecuencia de las pautas conductuales del cortejo copulatorio sobre algunos parámetros reproductivos (posibles componentes o correlatos del éxito reproductivo del macho) que podrían indicar elección críptica por parte de la hembra.
3. Evaluar el efecto de la duración de la cópula en la cantidad de eyaculado almacenado en la espermateca.
4. Evaluar el efecto del tercer par de patas de las hembras sobre la duración de la cópula.

ESPECIE DE ESTUDIO

Stenomacra marginella pertenece a la familia Largidae, suborden Heteroptera, orden Hemiptera (Brailovsky y Mayorga 1997). Los reportes indican que tiene una distribución amplia, encontrándose en parte de Brasil, Panamá, Colombia, Venezuela, Nicaragua, Guatemala, Costa Rica, Estados Unidos de América y México (Brailovsky y Mayorga 1997). De los reportes más antiguos se encuentran los de Herrich – Schaffer (1850) quien realizó la primera descripción de un ejemplar colectado en Brasil al que nombró *Largus marginellus*. En 1931 Schmidt basándose en unos ejemplares provenientes de México la renombra como *Stenomacra marginella* var. mexicana. En México se ha reportado en los estados de Chiapas, Colima, Distrito Federal, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro y Veracruz (Brailovsky y Mayorga 1997).

Entre los trabajos de la descripción taxonómica se encuentran los de Herrich – Schaffer (1850), Stal (1860, 1862), Hussey y Sherman (1929), Blöte (1931), Schmidt (1931) y Brailovsky y Mayorga (1997). En cuanto al ciclo de vida, hábitos e importancia ecológica se encuentran los de Cibrián-Tovar *et al.* (1995), Silvestre (2001), Cuatianquiz (2002) y Muñoz (2003). De los trabajos sobre los aspectos de la conducta reproductiva se

encuentran los de Eberhard (1994), Silvestre (2002); Cuatianquiz (2002) y Muñoz (2003). En el trabajo de Eberhard (1994) se presenta una breve e incompleta descripción del cortejo copulatorio basado en tres parejas mantenidas en cautiverio. Las observaciones fueron llevadas a cabo en un microscopio estereoscópico. Como resultado de sus observaciones se describió como cortejo copulatorio algunos golpes con las antenas del macho en la cabeza y cuerpo de la hembra, así como vibraciones dorso ventrales y en la cápsula genital.

La chinche *S. marginella* se encuentra en varias especies de árboles como *Acer negundo*, *Buddleia spp*, *Carya illioensis*, *Erythrina americana*, *E. coralloides*, *Eucalyptus camaldulensis*, *Fraxinus uhdei*, *Ligustrum japonicum*, *Persea americana*, *Populus alba*, *P. deltoides*, *Psidium guajava*, *Salix babylonica*, *S. mexicana*, *Schinus molle* y *Ficus spp*. (Cibrián Tovar *et al.* 1995; Silvestre 2001). Se alimenta tanto de la savia de sus hospederos como de materia en descomposición, animales muertos (incluso de su misma especie), néctar, heces, basura, puestas de otros insectos o hasta de huevos su misma especie (Cibrián Tovar *et al.* 1995, Muñoz 2003; C. Oliver obs. per). Presenta un sistema de apareamiento poligámico (Cuatianquiz 2002, C. Oliver obs. per.) y tienen una generación por año (i.e., es univoltina). La oviposición se inicia en mayo y se prolonga hasta finales de julio y principios de agosto. Las hembras después del apareamiento tardan aproximadamente 15 días en ovipositar (C. Oliver obs. per) y llegan a poner de tres a cinco puestas. Estas chinches pueden ovipositar en cualquier estructura del hospedero o en cualquier otro sustrato como bardas o piedras por mencionar algunas (Muñoz 2003; C. Oliver obs. per). Cada puesta se conforma aproximadamente de 30 a 50 huevos (Cibrián Tovar *et al.* 1995; Silvestre 2001; Cuatianquiz 2002; Muñoz 2003; C. Oliver obs. per). Los huevos tienen forma de barril y pueden presentar una coloración de naranja a rojo.

Las ninfas emergen durante julio y agosto y presentan cinco estadios. El primer estadio se caracteriza por el abdomen rojo, mientras que los siguientes estadios son negros con una mancha romboide de color rojo en la parte dorso - central del cuerpo. Las ninfas forman agregaciones numerosas que pueden llegar a estar constituidas por varios cientos de individuos (Cibrián Tovar *et al.* 1995).

A finales del mes de mayo la mayoría de las ninfas han cambiado al estadio de imago (adulto), aunque son sexualmente activas hasta principios de junio. Los adultos miden de 12 a 15 mm de longitud. El cuerpo es oscuro y en el borde presenta un margen de

color naranja a rojo al igual que en el borde de los hemielitros. En el pronoto se puede apreciar un collar de color naranja que puede variar hasta el rojo. En la parte ventral central del abdomen presenta una coloración naranja. Las patas son negras con excepción de la coxa y la parte anterior del fémur presenta una coloración de naranja a rojo (Cibrián-Tovar *et al.* 1995; Brailosky y Mayorga 1997).

En la etapa de huevos pueden ser atacadas por avispas parasitoides (Cuatianquiz 2002; Muñoz 2003; C. Oliver obs. per). En el quinto estadio ninfal y los primeros meses como adultos pueden ser atacados por una mosca de la familia Tachiinidae (Muñoz 2003; C. Oliver obs. per). En la etapa adulta llegan a ser depredados por una chinche de la familia Reduviidae (Silvestre 2001; C. Oliver obs. per). No contamos con información detallada del efecto del parasitismo y la depredación por parte del taquinido y el reduvido en la población de *S. marginella*.

COLECTA Y MANTENIMIENTO DE LOS ADULTOS DE *S. marginella*

En el Pedregal de San Ángel al principio de la temporada reproductiva se capturaron machos y hembras adultos sexualmente inmaduros (Año 2000: N = 130; Año 2001: N = 200; Año 2002: N = 400) de *S. marginella*. Estas chinches después de mudar a adultos pasan aproximadamente un mes sin ser sexualmente activas. Para determinar el momento en que son receptivos nos basamos en observaciones de campo.

Después de colectar a los individuos se separaron por sexos en cajas de tul con soportes de madera de 30 X 30 X 50 cm y se mantuvieron bajo condiciones controladas de laboratorio (22 °C y un fotoperiodo de 9hrs Luz: 15hrs de Oscuridad). Los adultos fueron alimentados con hojas de *Buddleia chordata* (Tepozán) y una solución de sacarosa al 20%. Los individuos alimentados con esta dieta no pusieron huevos, por lo que decidimos enriquecer la dieta ya que nuestras observaciones en el campo indican que son omnívoras. La nueva dieta se complementó con 20 ml de proteína vegetal hidrolizada (Jugo Maggi) y proteína animal (una clara de huevo), aforados a 100ml con una solución de sacarosa (20%), además de seguir proporcionándoles hojas de *B. chordata* libremente.

En todos los experimentos se establecieron parejas de machos y hembras vírgenes en cajas petri de vidrio de 10 cm de diámetro X 2 cm de altura. Las observaciones fueron

realizadas en un insectario del Instituto de Ecología de la UNAM desde las 8hrs hasta las 17hrs.

METODOLOGÍA Y RESULTADOS

DESCRIPCIÓN DE LA CONDUCTA SEXUAL.

Método

Para la descripción de la conducta sexual se utilizaron 48 parejas experimentales a las que no se les manipuló el cortejo copulatorio (las del tratamiento C1—de los experimentos I, II, III y V,). Estas parejas nos permitieron definir con precisión las pautas de comportamiento precopulatorio y copulatorio. La conducta sexual de *Stenomacra marginella* puede describirse en dos fases: precopulatoria y copulatoria. La fase precopulatoria esta constituida por las conductas que realizan los machos antes de que la cópula de inicio. Se considera como la fase copulatoria cuando la cópula ya ha iniciado; esto es, cuando el edeago (aparato copulador) del macho ya se ha introducido en la hembra. Inmediatamente después de que inicia la cópula la pareja se encuentra pegada por los genitales colocados en una posición “cola-cola” (aparatos genitales acoplados y los individuos mirando en direcciones opuestas). Una vez iniciada la cópula se identificaron las pautas conductuales que cumplían con los criterios propuestos por Eberhard (1991) para ser considerados como cortejo copulatorio y que podrían indicarle a las hembras la calidad del macho con el que se aparean (ver Introducción). El final de la cópula se consideró cuando los genitales dejan de tener contacto.

En el registro de la conducta sexual se midió el tiempo desde que se colocaron las parejas en la caja petri hasta que comenzó el cortejo precopulatorio (LatCort) y el tiempo desde que el macho realizó el primer cortejo precopulatorio hasta que dio inicio la cópula (LatCop—sólo se registro en el exp. V). Se describió y se cuantificó la frecuencia de las distintas pautas de conducta que constituyen el cortejo copulatorio. También se midió la duración de cada una de las pautas de conducta del cortejo copulatorio (exp. V) y la duración total de la cópula. La suma de todas las pautas de cortejo copulatorio dentro de cada cópula se considero como la frecuencia de cortejo total (CorTot). Todas las observaciones de la conducta las realizamos utilizando el método de muestreo focal (Martin

y Bateson 1993) y la duración se midió con un cronómetro digital.

Resultados

Cortejo precopulatorio

El cortejo precopulatorio realizado por los machos de *S. marginella* generalmente inicia con persecuciones cortas que duran unos cuantos segundos. Otras veces los machos pueden mantenerse casi quietos moviendo las antenas para posteriormente correr hacia las hembras, o pueden estar tan cerca que brincan sobre ellas. Los machos también se pueden acercarse tocando las antenas de las hembras y lentamente subirse sobre ellas. Una vez que los machos alcanzaron a las hembras y logran atraparlas, las agarran con los tres pares de patas, quedando la parte ventral de los machos en contacto con la parte lateral de las hembras. En esta fase las patas de los machos se mueven de arriba hacia abajo tocando el tórax y el abdomen de las hembras. Después de unos segundos de haberlas sujetado con las patas, golpean la zona caudal de las hembras con los gonostilios (ganchos quitinosos que se encuentran en la parte caudal de los machos). Las antenas de los machos se mantienen en continuo movimiento tocando el escapo (base de las antenas) de las hembras, los ojos y las genas (tergito de la cabeza). El estilete (aparato bucal) de los machos toca el aparato bucal de las hembras y algunas veces llega a tocar los ojos de éstas. Durante este periodo las hembras pueden mantenerse quietas, doblar las patas hasta encontrarse al ras del suelo o estirarlas para adoptar una posición más alta que la que generalmente presentan. También colocan el tercer par de patas en la parte dorsal del abdomen. Cuando las hembras logran evadir al macho la cópula no se lleva a cabo. Las hembras frecuentemente rechazan a los machos que las intentan cortejar colocando el tercer par de patas en el dorso, o más comúnmente, por medio de forcejeos. La evasión de los machos por parte de las hembras puede ser relativamente fácil debido a que en esta especie las hembras son en promedio, de mayor tamaño que los machos.

La cópula da inicio cuando los machos, después de golpear con los gonostilios las placas que cubren los genitales de las hembras, logran abrirlas para introducir el edeago. Inmediatamente después de que los machos logran introducir los genitales, generalmente las parejas se sacuden y los machos dejan de sujetar con las patas a las hembras girando 180° respecto a ellas para quedar en la posición cola-cola (Fig. 2a) dando inicio a la cópula.

Las cópulas observadas en el laboratorio (N = 48) mostraron que la duración promedio es de 6019 segundos (EE = 116).

Cortejo copulatorio

Después de que la cópula da inicio y que la pareja se encuentra en posición cola-cola identificamos las siguientes pautas conductuales que en conjunto constituyen el cortejo copulatorio. Las conductas inician cuando el macho levanta una pata del tercer par y gira hacia la hembra en la misma dirección y concluyen cuando vuelve a la posición cola-cola (**Fig. 2a**).

Intento de cortejo copulatorio: El macho gira hacia la hembra sin llegar a tocarla. La hembra puede detener el cortejo copulatorio en el momento que el macho gira hacia ella, levantando una pata del tercer par del lado contrario al que el macho la levantó, obligándolo a regresar a la posición original “cola-cola”. De un total de 48 observaciones esta conducta se presentó en el 79% con una frecuencia promedio en cada cópula de 8 veces. En 14 observaciones más detalladas de las 48, se encontró que las hembras pueden detener a los machos en promedio 17 veces y los machos se regresan sin llegar a tocarla 4 veces (**Cuadro 2**). Esta conducta presenta una duración máxima de unos segundos, por lo que fue difícil registrarla.

Toqueteo: El macho toca la parte lateral de la hembra (tórax y cabeza) con las patas, mientras las antenas se mantienen en continuo movimiento manteniendo contacto con la cabeza de la hembra (**Fig. 2b**). De un total de 48 observaciones esta conducta se presentó en el 100% con una frecuencia en promedio en cada cópula de 20 veces. En 14 observaciones más detalladas de las 48, se encontró que se presenta en promedio 15 veces y la duración de esta conducta en promedio es de 7 segundos (**Cuadro 2**).

Abrazo: El macho toca la parte lateral de la hembra y posteriormente la jala hacia él atrapándola con las patas, quedado abrazado por la parte lateral de la hembra. Las patas del macho la sujetan fuertemente y se pueden mover de arriba hacia abajo tocando el tórax y el abdomen, mientras que las antenas se mantienen en movimiento manteniendo contacto con la cabeza de la hembra (**Fig. 2c**). De un total de 48 observaciones esta conducta se presentó en el 77% con una frecuencia en promedio en cada cópula de 5 veces. En 14 observaciones más detalladas de las 48, se encontró que se presenta en promedio 4 veces y la duración de

esta conducta en promedio es de 16 segundos (**Cuadro 2**).

Monta: El macho realiza un toqueteo, posteriormente se sube a la parte dorsal abrazándola y frotándola con las patas de arriba hacia abajo, mientras las antenas de ambos están en contacto. Algunas veces se puede apreciar cómo la pareja se sacude presentando movimientos pendulares bruscos (**Fig. 2d**). De un total de 48 observaciones esta conducta se presentó en el 69% con una frecuencia en promedio en cada cópula de 5 veces. En 14 observaciones más detalladas de las 48 se encontró que se presenta en promedio 5 veces y la duración de esta conducta en promedio es de 14 segundos (**Cuadro 2**).

En las 48 observaciones realizadas para describir la conducta sexual de *S. marginella* en promedio se encontró que la conducta más frecuente del cortejo copulatorio entre las cópulas fue el toqueteo (20 Veces), le siguieron la monta (5 veces) y el abrazo (4 veces, **Cuadro 2**). Otra conducta considerada como parte del cortejo copulatorio son los movimientos de la cápsula genital (movimientos también registrados en el trabajo de Eberhard de 1994). Aun que no se realizó un registro preciso de la frecuencia de estos movimientos si se observaron en todas las cópulas.

De acuerdo con nuestras observaciones hemos identificado tres formas por las cuales puede concluir la cópula.

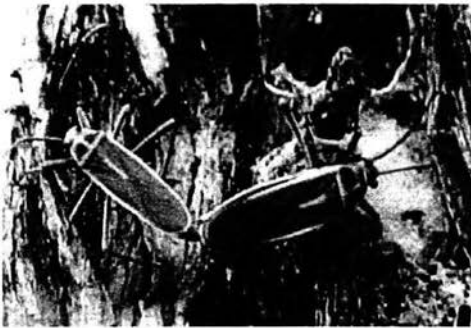
“Separación espontánea”. Las parejas se separan después de que la hembra y el macho caminan en direcciones opuestas.

“Patadas”. Las hembras golpean y empujan con el último par de patas el punto de acoplamiento de la pareja. Algunas veces, al empujar hacia atrás, los abdómenes de ambos se levantan hasta 45°. Cuando esto ocurre se mantiene tanto la cabeza de la hembra como la del macho casi al ras del suelo adoptando una posición que vista lateralmente tiene forma de triángulo.

“Tirones”. Las hembras giran hacia los machos levantando una pata del tercer par para jalarlos hacia ellas, agarrándolos por el tórax y ocasionalmente con el primer par de patas logran atrapan las antenas de los machos provocando que éstos se mantengan inmóviles por unos segundos mientras los colocan debajo de ellas, aplastándolos. Cuando las hembras giran hacia los machos, éstos caminan en dirección contraria y algunas veces pueden encontrarse muy cerca de ellas e iniciar de nuevo el cortejo copulatorio. La conducta de jalar a los machos, inmovilizarlos y colocarlos debajo de ellas puede apreciarse varias veces

y durar varios minutos durante la cópula, aunque algunas veces los machos intentan seguir cortejándolas. Esta conducta nos puede indicar que las hembras pueden inducir a finalizar la cópula, ya que comúnmente después de ser realizada o durante su realización las cópulas pueden terminar.

Inicio de cópula y pautas conductuales que conforman el Cortejo Copulatorio de *Stenomacra marginella*



a) Inicio de cópula
Posición cola—cola



b) Toqueteo



c) Abrazo



d) Monta

Cuadro 2. Frecuencia de las pautas conductuales que conforman el cortejo copulatorio (el toqueteo, el abrazo, la monta y el intento de cortejo copulatorio) del hemíptero *Stenomacra marginella*; además de la frecuencia de cortejo total (media \pm error estándar) y la duración de la cópula (segundos).

El cuadro **a)** muestra la frecuencia y la duración en las 48 observaciones, y el cuadro **b)** muestra 14 de las 48 observaciones de la conducta en las que se midió adicionalmente la latencia al cortejo (Latcort), latencia a la cópula (Latcop) y por separado los intentos de cortejo copulatorio de las hembras y los machos, además de anotar la duración de cada una de éstas conductas (media \pm error estándar).

a)

<i>Cortejo</i>	<i>N</i>	<i>Frecuencia</i>	<i>% de cópulas donde se observó</i>
Toqueteo	48	19.42 \pm 2.08	100
Abrazo	48	4.85 \pm 0.99	77
Monta	48	4.73 \pm 0.92	69
Intento de Cortejo copulatorio	48	8.10 \pm 1.52	79
Cortejo Total	48	37.10 \pm 4.34	
Duración de Cópula (segundos)	48	6019 \pm 116	

b)

<i>Cortejo</i>	<i>N</i>	<i>Frecuencia</i>	<i>Duración (seg.)</i>
LatCort	14		242.93 \pm 55.29
LatCop	14		599.93 \pm 109.43
Toqueteo	14	14.93 \pm 2.68	7.57 \pm 0.62
Abrazo	14	4.36 \pm 2.18	16.09 \pm 4.91
Monta	14	4.79 \pm 1.93	14.25 \pm 3.08
Intento de la Hembra	14	17.43 \pm 3.82	
Intento del Macho	14	4.14 \pm 0.62	
Total de Intentos	14	10.8 \pm 2.2	

EFFECTO DE LA MANIPULACIÓN EN LA FRECUENCIA DE LAS PAUTAS CONDUCTUALES QUE CONSTITUYEN EL CORTEJO COPULATORIO SOBRE POSIBLES COMPONENTES DEL ÉXITO REPRODUCTIVO MASCULINO QUE PODRÍAN INDICAR ELECCIÓN CRÍPTICA POR PARTE DE LA HEMBRA

Durante la cópula los machos de *Stenomacra marginella* realizan cuatro tipos de pautas conductuales (toqueteo, abrazo, monta e intento de cortejo copulatorio), que pueden presentarse en diferente frecuencia (**Cuadro 2**). Los machos antes de realizar estas conductas levantan una pata del tercer par, lo que nos facilitó identificar el inicio de cada conducta para comenzar a hacer la manipulación. La manipulación consistió en impedir que el macho realice las conductas que conforman el cortejo copulatorio y para ello se utilizó un acetato transparente (3 X 1 cm) empotrado en una aguja de disección. El acetato se colocó cerca de la pata del macho cuando éste la levantaba para iniciar algún cortejo, teniendo cuidado de no tocar el cuerpo de la hembra. El macho al girar hacia la hembra para realizar el cortejo se encontraba con el acetato y lo podía rascar o regresar inmediatamente a la posición “cola-cola”.

Al impedir que se llevaran a cabo las pautas conductuales del cortejo copulatorio, esperamos un efecto sobre algunas variables que suponemos están correlacionadas con el éxito reproductivo de los machos (Thornhill y Alcock 1983, Eberhard 1996; Choe y Crespi 1997), y que podríamos interpretar como elección críptica por parte de la hembra. Si el número de conductas que conforman el cortejo copulatorio está correlacionado con la calidad del macho, esperaríamos que la variación de estas conductas pudieran influir en el éxito reproductivo masculino. Las variables seleccionadas y las predicciones acerca de las mismas fueron: (1) La duración de la cópula, ya que una cópula larga puede estar relacionada positivamente con la cantidad de eyaculado transferido. (2) La latencia a la puesta de los huevos y (3) la viabilidad de estos. Se esperaría que la variable 2 estuviera relacionada negativamente y la variable 3 positivamente con el número de pautas conductuales que conforman el cortejo copulatorio. Si el número de pautas conductuales está correlacionado a su vez con la calidad del macho, entonces un macho de buena calidad podría estimular a la hembra a ovipositar en un menor tiempo y asegurar la fecundación de un mayor número de óvulos. (4) El tiempo que tarda la hembra en aceptar a un nuevo

apareó con un macho que realizó un mayor número de pautas conductuales como cortejo copulatorio (macho de alta calidad).

Para evaluar si las pautas conductuales que hemos determinado como cortejo copulatorio tienen un algún efecto en la adecuación de los machos, se realizaron cinco experimentos durante las temporadas de apareamiento de *S. marginella* (mayo—agosto) del 2000 al 2002.

Predicciones generales: se consideró que el éxito reproductivo de los machos está correlacionado positivamente con la duración de la cópula, el número de huevos por puestos y la viabilidad de éstos, y negativamente con la latencia a la puesta de huevos y la probabilidad de una segunda cópula (la receptividad sexual) de las hembras (Thornhill y Alcock 1983; Eberhard 1996; Choe y Crespi 1997).

Sin embargo, las variables de la latencia a la puesta de huevos, el tamaño de la puesta, y la viabilidad de los huevos puestos no pudieron ser mediadas en los experimentos I, II y III; debido a que no se obtuvieron suficientes datos para ser analizados. Una causa posible por la que las hembras no pusieron huevos, es la calidad de la dieta suministrada en estos experimentos. La dieta contenía bajas cantidades de proteínas y se observó que al aumentar la cantidad de éstas en el experimento V se obtenían resultados para estas variables.

EXPERIMENTO I

En la temporada de mayo a agosto del 2000 se planteó el primer experimento para evaluar el efecto del cortejo copulatorio en dos grupos. A uno que se le permitió realizar cortejo copulatorio libremente (alta calidad del cortejo copulatorio) y a otro que se le impidió cualquier intento de realizarlo (baja calidad del cortejo copulatorio).

Método

Se establecieron dos tratamientos, un control y un experimental. En el tratamiento control no se realizó ninguna manipulación del cortejo copulatorio, por lo que se denominó **C1** (N = 10). Al tratamiento experimental en el que se le impidió al macho realizar el cortejo copulatorio, se le nombró **E100** (N = 8). En cada una de las cópulas del tratamiento **C1** se midió la frecuencia de las cuatro pautas conductuales que constituyen el

cortejo copulatorio (ver descripción de la conducta) y la suma de estas pautas se determinó como cortejo total.

Para el tratamiento **E100** lo que se evaluó fue la suma de impedimentos realizados que fueron considerados como equivalentes del cortejo total del tratamiento **C1**.

Debido a que en el experimento sólo había dos tratamientos, los datos se analizaron con la prueba de U de Mann Whitney.

Resultados

Efecto de la Manipulación Sobre la Frecuencia de las Pautas del Cortejo Copulatorio

Se encontraron diferencias significativas en el cortejo total ($U = 2$, $p = 0.0007$).

Efecto de la Manipulación Sobre los Componentes de la Adecuación Masculina

La variable duración de la cópula presentó una tendencia no significativa ($U = 21$, $p = 0.09$), que se puede observar en los valores de la mediana y del cuartil inferior y cuartil superior del grupo **C1** [65 (57-92)] y del grupo **E100** [46.5 (32.5-72.5)], lo que sugieren que la duración de la cópula aumenta cuando las hembras perciben el cortejo copulatorio (**Cuadro 3, Fig. 3a**). Debido a que no se obtuvieron suficientes datos, no se pudieron analizar las variables relacionadas con el éxito reproductivo masculino (la latencia a la puesta de huevos, el tamaño de la puesta, y la viabilidad de los huevos puestos).

EXPERIMENTOS II Y III.

Debido a que en el experimento I no se obtuvieron resultados en la mayoría de las variables de respuesta se decidió repetirlo (durante la temporada de mayo—agosto del 2001) añadiendo dos tratamientos y mejorando la dieta. Uno de los tratamientos se utilizó para evaluar el efecto de la utilización del acetato y en el otro se evaluó la disminución gradual del número de conductas del cortejo copulatorio.

Con el nuevo diseño experimental se realizaron dos experimentos similares (Experimento II y III). En uno de los experimentos se evaluó el efecto de la frecuencia de las conductas del cortejo copulatorio en las variables de respuesta masculina propuestas en el Experimento I y en el otro, además de evaluar el efecto de la frecuencia de las pautas del cortejo copulatorio en los componentes de la adecuación masculina, también se evaluó la probabilidad de que las hembras aceptaran un nuevo apareamiento (probabilidad de

reapareamiento) de acuerdo a la frecuencia de las pautas del cortejo copulatorio.

EXPERIMENTO II.

Método

En este experimento se evaluó el efecto de la frecuencia de las pautas del cortejo copulatorio sobre las mismas variables de respuesta postcopulatorias del Experimento I. Se formaron cuatro tratamientos, dos controles C1(N = 19) y C2 (N = 19) y dos experimentales E50 (N =19) y E100 (N = 19). Los tratamientos C1 y E100 son iguales a los establecidos en el Experimento I. El tratamiento C2 se diseñó para evaluar el efecto del acetato. En este tratamiento el macho fue tocado con el acetato después de que regresaba a la posición “cola-cola” (al finalizar una pauta de cortejo). El tratamiento E50 se diseñó para evaluar el efecto de impedir la mitad de los intentos de las pautas de cortejo copulatorio, al permitir que se consumara una conducta e impedir la siguiente, y así sucesivamente.

Se comparó la frecuencia del toqueteo, abrazo, monta e intento de cortejo copulatorio entre los cuatro tratamientos (C1, C2, E50 y E100). Para ello, se sumó la frecuencia de cada una de las cuatro pautas del cortejo copulatorio de los tratamientos C1, C2 y E50. Debido a que en el tratamiento E100 se impidió que se realizara cualquier pauta del cortejo copulatorio no se pudo medir la frecuencia de cada una de éstas pautas. Por lo que para ser comparables los cuatro tratamientos, se utilizó el cortejo total como una medida global. Para los tratamientos C1 y C2 el cortejo total se midió como la suma de las pautas del cortejo copulatorio (toqueteo + abrazo + monta + intento de cortejo copulatorio), para el tratamiento E50 además se sumaron los impedimentos realizados y para el tratamiento E100 se sumó la frecuencia de los impedimentos.

Para comparar la frecuencia de las pautas de cortejo copulatorio y el cortejo total efectuado por los individuos de los diferentes tratamientos se normalizaron los datos obtenidos de las variables medidas. Los componentes de la adecuación masculina medidos fueron los mismos que los propuestos en el Experimento I. Los datos de cada una de las variables se procesaron con un análisis de covarianza, utilizando como la covariable la duración de la cópula. Finalmente a los resultados con diferencias significativas se les aplicó una prueba de contrastes para conocer entre que tratamientos se encontraban las diferencias.

Resultados

Efecto de la Manipulación Sobre la Frecuencia de las Pautas de Cortejo Copulatorio

Los resultados obtenidos entre los tratamientos C1, C2 y E50 no mostraron diferencias significativas en el toqueteo, el abrazo, la monta y los intentos de cortejo copulatorio (**Cuadro 5**). La frecuencia de cortejo total entre los cuatro tratamientos presentó diferencias significativas ($F_{(3,1)} = 3.48, p = 0.02$). La prueba de contrastes no mostró diferencias significativas entre los grupos control C1 y C2 ni entre los grupos experimentales E50 y E100, pero sí entre ellos (controles vs. experimentales, **Cuadro 3**). La covariable (duración de la cópula) tuvo un efecto positivo en la frecuencia del toqueteo ($F_{(2,1)} = 9.47, p = 0.003$), el abrazo ($F_{(2,1)} = 6.51, p = 0.01$) y la frecuencia del cortejo total ($F_{(3,1)} = 7.01, p = 0.009$).

Efecto de la Manipulación Sobre los Componentes de la Adecuación Masculina

La duración de la cópula mostró diferencias significativas entre los tratamientos C1, C2, E50 y E100 ($F_{(3)} = 8.46, p < 0.0001$). La prueba de contrastes mostró que existen diferencias significativas entre los grupos control (C1 y C2) y los grupos experimentales (E50 y E100); siendo los grupos E50 y E100 los que presentaron las cópulas de menor duración (**Fig. 3b**). Debido a que no se obtuvieron suficientes datos, no se pudieron analizar las variables relacionadas con el éxito reproductivo masculino (la latencia a la puesta de huevos, el tamaño de la puesta, y la viabilidad de los huevos puestos).

EXPERIMENTO III:

Método

Este experimento es similar al experimento II, pero además de evaluar el efecto de impedir gradual o totalmente la frecuencia de las pautas conductuales que conforman el cortejo copulatorio, también se midió el efecto de estas pautas en la probabilidad de que las hembras aceptaran un nuevo apareamiento. En este experimento se aplicaron los tratamientos C1 (N = 5), C2 (N = 5), E50 (N = 5) y E100 (N = 5), descritos previamente. Una vez concluida la primera cópula, se retiró al macho e inmediatamente se colocó uno nuevo (virgen) para conocer si el número de pautas de cortejo del primer apareamiento influye en la receptividad sexual inmediata de las hembras a un nuevo apareamiento con un

segundo macho, dejando dos horas como tiempo límite de reapareamiento. En este experimento además de medir el número de pautas conductuales del cortejo copulatorio y las variables relacionadas con el éxito reproductivo masculino como en los experimentos anteriores, también se midió la receptividad sexual inmediata de las hembras a la segunda cópula.

Al igual que en el experimento II se normalizaron los datos obtenidos de las variables medidas y a cada una se les aplicó un análisis de covarianza (la covariable fue la duración de la cópula). Se comparó el número de pautas conductuales que conforman el cortejo copulatorio y su efecto en la probabilidad de aceptar una segunda cópula (receptividad sexual) de las hembras. Finalmente a los resultados con diferencias significativas se les aplicó una prueba de contrastes para conocer entre que tratamientos se encontraban las diferencias.

Resultados

Efecto de la Manipulación Sobre la Frecuencia de las Pautas de Cortejo Copulatorio

Los resultados obtenidos entre los tratamientos C1, C2 y E50 no mostraron diferencias significativas en el toqueteo, el abrazo, la monta y los intentos de cortejo copulatorio (**Cuadro 5**). La frecuencia de cortejo total entre los cuatro tratamientos presentó diferencias significativas ($F_{(3,1)} = 3.3, p = 0.04$). La prueba de contrastes no mostró diferencias significativas entre los grupos control C1 y C2 ni entre los grupos experimentales E50 y E100, pero sí entre ellos (controles vs. experimentales, **Cuadro 3**). La covariable (duración de la cópula) no tuvo un efecto sobre la frecuencia del cortejo total ($F_{(3,1)} = 2.67, p = 0.12$).

Efecto de la Manipulación Sobre los Componentes de la Adecuación Masculina

La duración de la cópula mostró diferencias significativas entre los tratamientos C1, C2, E50 y E100 ($F_{(3)} = 10.1, p = 0.0006$). La prueba de contrastes mostró que existen diferencias significativas entre los grupos control (C1 y C2) y los grupos experimentales (E50 y E100), siendo las cópulas las de menor duración las del grupo E50 y E100 (**Fig. 3b**)

El análisis de los datos obtenidos sobre la receptividad sexual inmediata de la hembra a la segunda cópula no mostró diferencias significativas entre los tratamientos (C1, C2, E50 y E100). Debido a que no se obtuvieron suficientes datos, no se pudieron analizar

las variables relacionadas con el éxito reproductivo masculino (la latencia a la puesta de huevos, el tamaño de la puesta, y la viabilidad de los huevos puestos).

EXPERIMENTOS IV Y V

Durante la temporada de mayo a agosto del 2002 se realizaron dos experimentos más. Uno para evaluar si la transferencia de eyaculado está relacionada con la duración de la cópula y otro para evaluar si las hembras pueden inducir el final de la cópula por medio del tercer par de patas (ver descripción de la conducta).

EXPERIMENTO IV: EVALUACIÓN DEL EFECTO DE LA DURACIÓN DE LA CÓPULA EN LA CANTIDAD DE EYACULADO ALMACENADO EN LA ESPERMATECA.

La relación positiva encontrada entre las pautas conductuales que conforman el cortejo copulatorio y la duración de la cópula en los experimentos anteriores (I, II y III) nos hicieron preguntarnos si la cantidad de eyaculado transferido en *S. marginella* esta relacionada con la duración de la cópula como en otros insectos (Simmons 2001).

Predicción: Si el número de conductas de cortejo copulatorio que realiza un macho esta relacionado con la duración de la cópula y ésta con la cantidad de eyaculado transferido, entonces los machos que realizan más cortejo copulatorio podrían enviar más eyaculado al lograr cópulas más largas.

Método

Para demostrar que la cantidad de eyaculado transferido a la espermateca durante la cópula esta relacionado con la duración de ésta, se planteó el siguiente experimento bifactorial. El primer factor fue la duración de la cópula; para manipular la duración de la cópula se formaron tres grupos: el grupo A) al que se le interrumpió la cópula a los 15 min, el grupo B) al que se le interrumpió la cópula a los 30 min y el grupo C) al que se le interrumpió la cópula a los 60 min. El segundo factor es la frecuencia de las pautas conductuales que conforman el cortejo copulatorio, por lo que se formaron dos grupos; uno al que al macho se le permitió realizar el cortejo copulatorio libremente (equivalente al grupo C1 de los experimentos anteriores) y otro al que al macho se le impidió realizar el cortejo copulatorio (equivalente al grupo E100 de los experimentos anteriores). En total se

tuvieron seis grupos, tres con cortejo copulatorio (C1—15min, N = 6; C1—30 min, N = 6, C1—60 min, N = 7) y tres sin cortejo copulatorio (E100—15 min, N = 7; E100—30 min, N = 7, E100—60 min, N = 7).

Una vez que se cumplió el tiempo de cópula establecido para cada tratamiento, las parejas fueron separadas y sacrificadas inmediatamente en alcohol al 70%. Posteriormente, se realizó una disección a las hembras. Para extraer la espermateca y medir el contenido de eyaculado, primero se puso en agua durante 20 min y posteriormente con ayuda de unas pinzas y un alfiler entomológico (núm. 00) se rasgo y con cuidado de no perder su contenido se sacó con el alfiler entomológico. Por último se paso directamente a una gota de agua que previamente se colocó en el portaobjetos. Se midió el área (mm^2) del eyaculado transferido a la espermateca. Para obtener el área se aplicó la técnica de squash. Primero se tomó el cubreobjetos con una pinza y se colocó perpendicularmente al portaobjetos donde se encontraba el eyaculado extraído. Posteriormente, se colocó el cubreobjetos suavemente sobre la preparación cuidando de no hacer presión sobre ellos. Una vez puesto el cubreobjetos sobre el portaobjetos se dejó rodar sobre ellos un cilindro de metal (10 grs) para obtener la misma presión en todas las preparaciones. Las preparaciones fueron observadas en un microscopio estereoscópico Olympus SZH10 y fotografiadas con una cámara digital DSC-P50 Cyber-shot 2.1 mega pixeles de Sony montada en el microscopio con un aumento de 1.5X7. Las imágenes se procesaron con el programa ImageTool versión 3.00 para Windows para obtener el área ocupada por el eyaculado en mm^2 .

Los datos se analizaron mediante un análisis de varianza de dos vías. Finalmente a los resultados con diferencias significativas se les aplicó una prueba de contrastes para conocer entre que tratamientos se encontraban las diferencias.

Resultados

El análisis de varianza mostró que existen diferencias significativas en la cantidad de eyaculado almacenado ($F_{(3)} = 7.55, p = 0.0005$). Se encontró un efecto positivo de la duración de la cópula sobre la cantidad de eyaculado almacenado en la espermateca ($F = 3.76, p = 0.03$; **Fig. 4**), y diferencias significativas entre los tres tratamientos (15 min—30 min: $p = 0.02$; 15 min—60 min: $p = 0.000045$; 30 min—60 min: $p = 0.03$, **Cuadro 4**). Sin

embargo, la manipulación del cortejo copulatorio no tuvo un efecto sobre la cantidad de eyaculado almacenado en la espermateca ($F = 0.42$, $p = 0.51$; Fig. 4).

EXPERIMENTO V: EFECTO DEL TERCER PAR DE PATAS DE LAS HEMBRAS EN LA DURACIÓN DE LA CÓPULA.

Durante las observaciones de la conducta sexual de *S. marginella* se apreció como las hembras utilizan el tercer par de patas, aparentemente para inducir la finalización de la cópula al empujar, golpear en el punto de acoplamiento o jalar al macho hacia ella (ver descripción de la conducta). Estas observaciones nos hicieron preguntarnos si las hembras manipulan la duración de la cópula con el tercer par de patas al evaluar la calidad del cortejo copulatorio (frecuencia de las conductas del cortejo copulatorio) de los machos.

Predicción: Si las hembras evalúan la frecuencia de las pautas del cortejo copulatorio y pueden inducir la finalización de la cópula utilizando el tercer par de patas, entonces esperamos que las hembras sin el tercer par de patas no puedan controlar la duración de la cópula y con ello aumentar su duración significativamente con relación a una hembra con patas intactas.

Método

Para evaluar si las hembras pueden inducir el final de la cópula por la frecuencia de las pautas conductuales que conforman el cortejo copulatorio se planteó el siguiente experimento bifactorial. El primer factor fue la manipulación en la frecuencia de las pautas conductuales que conforman el cortejo copulatorio en tres de los tratamientos planteados en los experimentos II y III (C1, E50 y E100). El segundo factor fue la presencia / ausencia del tercer par de patas de las hembras en tres tratamientos similares a los planteados al anterior y en los experimentos II y III (C1, E50 y E100). A las hembras del tratamiento “patas amputadas” se les extirparon las tibiae del tercer par de patas. En total se tuvieron seis grupos en este experimento, tres con las “patas intactas” (C1, $N = 14$; E50, $N = 15$; E100, $N = 15$) y tres con “patas amputadas” (C1_{s/13}, $N = 10$; E50_{s/13}, $N = 10$; E100_{s/13}, $N = 10$).

Se midió la frecuencia de las pautas conductuales que conforman el cortejo copulatorio (ver descripción de conducta) y los componentes de la adecuación masculina propuestos en los experimentos I, II, III (la duración de la cópula, la latencia a la puesta de

huevos, el número de huevos puestos y la viabilidad de los mismos).

Para comparar los datos obtenidos de los dos factores (la manipulación en la frecuencia de las pautas conductuales que conforman el cortejo copulatorio y la presencia / ausencia del tercer par de patas de las hembras) en la duración de la cópula y las variables propuestas como indicadores del éxito reproductivo masculino (la duración de la cópula, la latencia a la puesta de los huevos, la viabilidad de estos y el número de puestas) al igual que en los experimentos II y III se normalizaron los datos obtenidos. Para cada variable se utilizó un análisis de covarianza y se empleó como la covariable la duración de la cópula. Finalmente a los resultados con diferencias significativas se les aplicó una prueba de contrastes para conocer entre que tratamientos se encontraban las diferencias.

Resultados

En los datos de la frecuencia de cada pauta conductual que conforma el cortejo copulatorio entre los tratamientos, no se encontraron diferencias significativas con relación a la manipulación en la frecuencia de las pautas conductuales que conforman el cortejo copulatorio. Sin embargo, al evaluar si la “presencia / ausencia de patas” tenía algún efecto sobre éstas variables, se encontraron diferencias significativas en la variable monta ($F_{(1)} = 5.18, p = 0.03$), siendo el grupo con presencia de patas el que realizó una mayor cantidad montas. La covariable (duración de la cópula) tuvo un efecto positivo en la frecuencia de la monta ($F_{(1,1)} = 10.73, p = 0.0042$). La interacción de ambos factores no resulta significativa en ninguna de las variables.

La manipulación en el número de pautas conductuales que conforman el cortejo copulatorio influyó en el cortejo total ($F_{(2)} = 13.64, p < 0.0001$), siendo los grupos E50 y E100 los que presentaron la mayor frecuencia de pautas conductuales durante el cortejo copulatorio, ya que el cortejo total considerado para E50 fue la frecuencia del toqueteo, el abrazo, la monta, el intento de cortejo y los impedimentos de cortejo y para E100 la frecuencia de impedimentos de cortejo (**Cuadro 1**). No obstante “la presencia / ausencia de patas” no presentó ningún efecto sobre el cortejo total (**Cuadro 5**). La covariable (duración de la cópula) presentó un efecto positivo en la frecuencia del cortejo total ($F_{(1,1)} = 8.89, p = 0.004$).

Sin embargo, la interacción de ambos factores (manipulación del número de pautas conductuales y presencia / ausencia de patas) no fue significativa para esta variable.

La variable duración de la cópula presentó diferencias significativas con relación a la manipulación en el número de pautas conductuales que conforman el cortejo copulatorio ($F_{(2)} = 9.15$, $p = 0.0003$, **Fig. 5**), siendo los grupos control los que presentaron la mayor duración de cópula con relación al cortejo copulatorio realizado (Cuadro 1). También se encontró una diferencia significativa de la duración de la cópula con relación al factor “ausencia / presencia de patas” de la hembras ($F_{(1)} = 48.58$, $p < 0.0001$, **Fig. 5**). La interacción de ambos factores no resultó significativa ($F_{(2)} = 1.95$, $p = 0.14$, **Cuadro 5**).

De acuerdo con los resultados obtenidos de las variables, latencia a la primera, segunda y tercera puesta y tamaño de la primera, segunda y tercera puesta no se encontraron diferencias significativas con relación al factor uno (manipulación en la frecuencia de las pautas conductuales que conforman el cortejo copulatorio) y el factor dos (presencia / ausencia del tercer par de patas de la hembras). Aunque el porcentaje de eclosión de la primera puesta con relación al factor uno sí presentó diferencias significativas ($F_{(2)} = 6.23$, $p = 0.006$), siendo el tratamiento E50 el que mostró el mayor porcentaje de eclosión (**Cuadro 1**). El factor presencia / ausencia del tercer par de patas de la hembras no presentó diferencias significativas con relación a esta variable ($F_{(1)} = 2.45$, $p = 0.13$). Sin embargo, se presentó una interacción entre ambos factores (manipulación de la frecuencia de las pautas de cortejo y la presencia ausencia de las patas de las hembras) siendo el factor “ausencia / presencia de patas” el que influyó en un aumento en el porcentaje de eclosión del tratamiento E100.

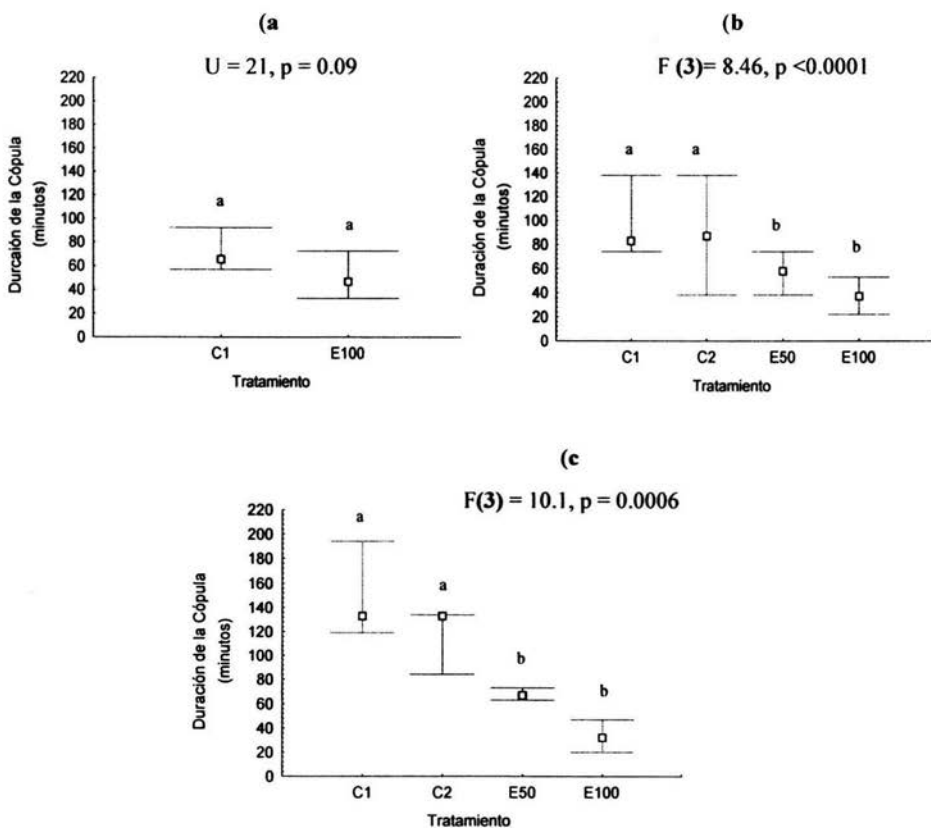


Fig. 3. Duración de la cópula en función de la disminución del cortejo copulatorio. a) Experimento I. Duración de cópula sin manipulación experimental (C1) e impidiendo el cortejo (E100). b) Experimento II. Duración de la cópula sin manipulación experimental (C1), efecto del acetato sobre la duración de la cópula (C2), efecto de la disminución en la frecuencia de cortejo copulatorio al impedir la mitad de los cortejos (E50) e impidiendo el cortejo (E100) c) Experimento III. Duración de la cópula en función de la calidad del cortejo copulatorio de la primera parte experimental para evaluar la receptividad sexual femenina.

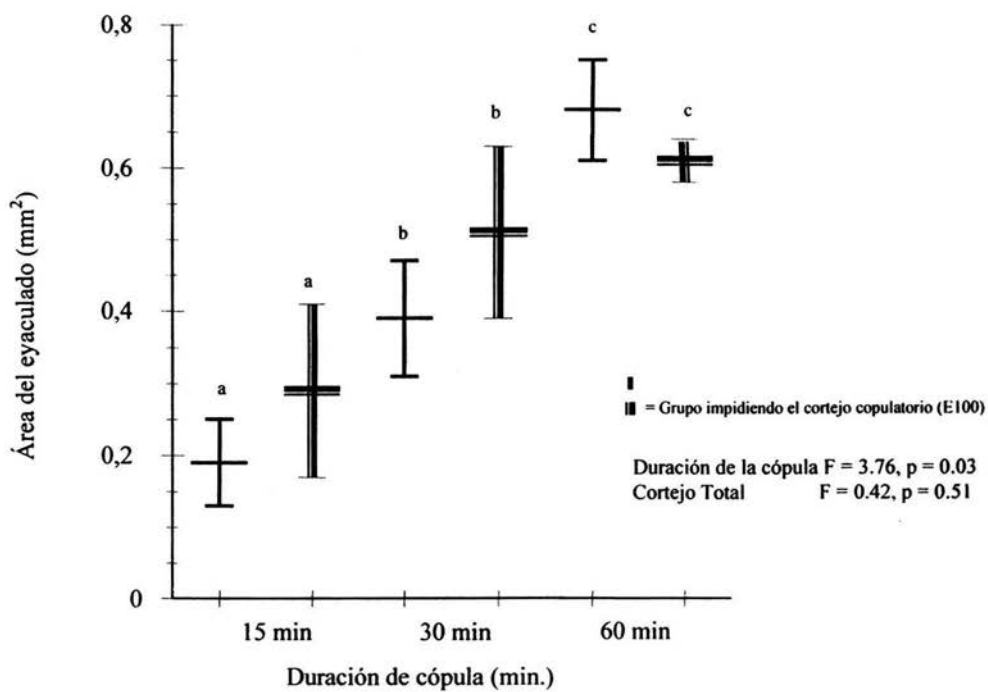


Fig. 4. Experimento IV. Variación en la cantidad de eyaculado (media \pm error estándar) encontrado dentro de la espermateca a los 15, 30 y 60 min de la cópula entre dos grupos, con cortejo copulatorio (C1) e impidiendo el cortejo copulatorio (E100).

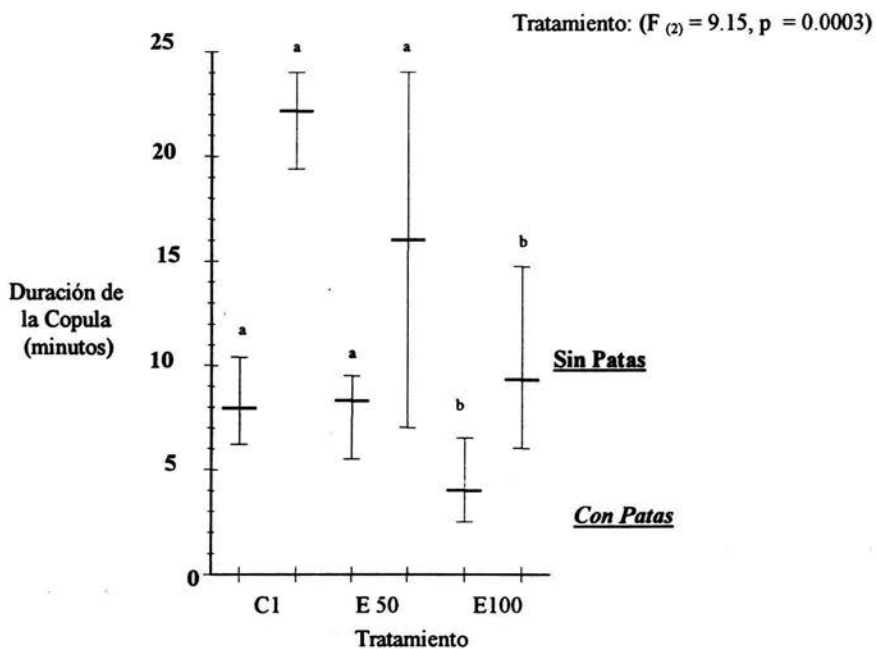


Fig. 5. Experimento V. Duración de la cópula en función del factor “presencia / ausencia de patas” y el factor manipulación de la frecuencia de las conductas del cortejo copulatorio. (C1) Duración de cópula sin manipulación experimental, (E50) efecto de la disminución en la frecuencia de cortejo copulatorio al impedir la mitad de los cortejos y (E100) impidiendo el cortejo copulatorio.

DISCUSIÓN

Evidencia de cortejo copulatorio en S. marginella y comparación con otras especies

La descripción de la conducta sexual de *Stenomacra marginella* indica que los machos realizan una serie de pautas conductuales durante la cópula que cumplen con los criterios propuestos por Eberhard (1991, 1994) para identificar conductas de cortejo copulatorio. La estructura de las conductas indica que son percibidas por las hembras, ya que cuando son ejecutadas tocan estructuras sensoriales de las hembras tales como las antenas y el aparato bucal, además de otras partes del cuerpo donde es muy probable que existan cerdas sensoriales, lo que sugiere que estimulan mecánicamente a la hembra. Además, las pautas conductuales se repiten durante una misma cópula y entre cópulas de diferentes machos.

Cuando comparamos el cortejo copulatorio en términos del número de las diferentes pautas conductuales realizadas por los machos de *S. marginella* con el de otras especies (Eberhard 1991 y 1994) resulta ser uno de los más complejos (Fig. 1). En nuestras observaciones hemos descrito cuatro pautas conductuales como cortejo copulatorio (el toqueteo, el abrazo, la monta y los movimientos de la cápsula genital), mientras que en la mayoría de las especies estudiadas (88%) se han descrito de una a dos pautas conductuales (Fig. 1). Sin embargo, afirmar que el cortejo copulatorio de *S. marginella* es más complejo que el descrito en otras especies debe tomarse con reserva, pues en muchos de los trabajos previos, sobre todo los más antiguos, pueden haber errores de muestreo que podrían resultar en la subestimación del número de comportamientos involucrados en el cortejo copulatorio. La subestimación es más probable en el caso de los estudios realizados antes de que se hubiera planteado el concepto de cortejo copulatorio, como discute Eberhard (1991, 1994). Otra fuente común de error es el tamaño de muestra, ya que muchas de las descripciones de la conducta están basadas en observaciones de pocas cópulas o de fragmentos de éstas (cópulas que se empiezan a describir cuando ya habían iniciado). Estos estudios tienen el riesgo de no registrar algunas conductas que aún formando parte del cortejo copulatorio no se presentan en todos los cortejos o se encuentran en baja frecuencia. Otro problema es que algunas conductas son difíciles de registrar a simple vista o incluso bajo el microscopio, puesto que son movimientos que no se observan externamente porque son sutiles (por

ejemplo, la estimulación del tracto genital femenino mediante movimientos del edeago; Eberhard 1985) y que requieren de un observador bien entrenado y la ayuda de filmaciones u observaciones detalladas bajo el microscopio. Un ejemplo de la subestimación de las pautas del cortejo copulatorio como resultado de pocas observaciones de cópulas incompletas se presenta en *S. marginella*. De acuerdo con la descripción del cortejo copulatorio realizada por Eberhard (1994), la cual se basó en tres observaciones de cópulas incompletas, *S. marginella* presentó dos pautas de cortejo copulatorio. En observaciones realizadas posteriormente de la conducta sexual de *S. marginella* (Cuatrecasas 2002; C. Oliver, este trabajo) se registraron cuatro conductas como cortejo copulatorio.

Un problema más general que enfrentan todos los estudios de conducta y que también podría afectar las estimaciones de la complejidad del cortejo copulatorio, es la definición de las categorías conductuales que podrían llevar a distintas personas a dividir de manera diferente el comportamiento (Martin y Bateson 1986).

Efecto de la manipulación experimental del cortejo copulatorio de S. marginella sobre los componentes de adecuación del macho

De acuerdo con los resultados de las pautas del cortejo copulatorio (toqueteo, abrazo y monta) no se encontraron diferencias entre los tratamientos C1, C2 y E50 (si no se toman en cuenta los impedimentos en este último tratamiento) en el cortejo total. Sin embargo, al incluir los impedimentos en el cortejo total se encontró que los machos del tratamiento E50 y E100 realizaban el doble de conductas del cortejo copulatorio que los tratamientos control, lo que sugiere que los machos intentan compensar los cortejos impedidos. Estos intentos de los machos por compensar las conductas impedidas pueden ser por que perciben que los impedimentos son realizados por medio de una barrera física. O bien, los machos también podrían interpretar estos impedimentos como rechazos de las hembras para indicar que no quieren ser cortejadas, ya que las hembras durante el apareamiento también pueden impedir que los machos realicen alguna conducta del cortejo copulatorio (ver descripción de la conducta)

La manipulación experimental de la frecuencia de las pautas conductuales del cortejo copulatorio no tuvo efecto en la mayoría de los componentes de la adecuación masculina (la latencia a la puesta de huevos, el tamaño de la puesta, la viabilidad de los

huevos puestos y la probabilidad de reapareamiento de las hembras). Algunas de las razones por las cuales no se encontró ningún efecto sobre éstos componentes pueden ser: (1) los machos al compensar el número de conductas del cortejo copulatorio lograron estimular a la hembra con la misma intensidad, (2) las hembras al presentar un solo apareamiento anularon su la capacidad de elección y probablemente utilizaron el esperma disponible para fecundar todos sus huevos. Los machos de *S. marginella*, al igual que en muchas otras especies de insectos, también podrían transferir en un solo apareamiento suficiente esperma para fecundar un alto porcentaje de los gametos femeninos (Thornhill y Alcock 1983, Davies 1992).

Sin embargo, la frecuencia de las pautas conductuales del cortejo copulatorio si afectó la duración de la cópula. Se encontró una relación positiva entre la frecuencia de las conductas del cortejo copulatorio y la duración de la cópula. Los tratamientos control (C1 y C2) presentaron la mayor frecuencia de las pautas conductuales del cortejo copulatorio. Sin embargo, el tratamiento E50 presentó la misma frecuencia que los controles pero a una tasa diferente; esto es, realizaron una conducta y se les impedía la siguiente. El tratamiento E100 no presento cortejo copulatorio debido a que se impidió todo intento de realizarlo. De acuerdo con los resultados de la duración de la cópula, los tratamientos control (C1 y C2) presentaron la mayor duración de la cópula con relación a los tratamientos experimentales (E50 y E100). No obstante, los valores de la duración de la cópula del tratamiento E50 se mantuvieron entre los valores de los tratamientos control y del tratamiento E100. Aunque la frecuencia de las pautas del cortejo copulatorio del tratamiento E50 fue la misma que en los controles pero a una tasa mas alta, presentó una duración de cópula menor; debido a que las hembras pudieron percibir a estos machos como de baja calidad. Por lo que éstas redujeron el tiempo de cópula para estos machos al igual que los machos del tratamiento E100.

De acuerdo con la teoría de selección sexual, una cópula larga puede representar ventajas reproductivas a los machos que las consiguen como son: (1) disminuir el riesgo de competencia espermática al realizar resguardo de pareja físico y químico, ya sea por que el macho funcione como una barrera para evitar nuevos apareamientos o impregne a la hembra con sustancias que indican que ya se ha apareado, (2) permanecer el tiempo necesario cerca de la hembra para que las sustancias que envía vía eyaculado puedan disminuir la receptividad de las hembras o modificar alguno de los procesos fisiológicos

relacionados con la reproducción de ésta, (3) asegurar una transferencia de eyaculado completa (Parker 1970; Sillén-Tullberg 1981; McLain 1980 1981 1989; Caroll y Loye 1990; Caroll 1991; Eberhard 1996; Simmons y Siva-Jothy 1998; Hosokawa y Suzuki 2001; Simmons 2001). En conjunto estos resultados sugieren que existe elección críptica de la hembra y que el cortejo copulatorio es importante como un mecanismo de evaluación de las hembras, ya que podría estar indicando a la hembra la calidad del macho con el que se están apareando.

Sin embargo, nuestros resultados y observaciones de la conducta de los machos de *S. marginella* indican que no obtienen ninguna ventaja de las propuestas 1 y 2, por que los machos no realizan resguardo de pareja ni impregnan a las hembras con feromonas para evitar que nuevamente se apareen, ya que los resultados del experimento III indican que las hembras aceptan rápidamente un nuevo macho. También se encontró evidencia de que los machos no afectan la latencia de las puestas; ya que las hembras después del apareamiento tardan aproximadamente 15 días en realizar la primera puesta.

No obstante, si se evaluó el efecto de la duración de la cópula en la cantidad de eyaculado transferido a la espermateca y se encontró que existe una relación positiva al igual que en otros insectos (Parker 1970; Moller 1988; Gage 1994; Pitnick 1996. Hosokawa y Suzuki 2001). Es decir, que las hembras de *S. marginella* pudieron sesgar la cantidad de eyaculado recibido en la espermateca dependiendo de la duración de la cópula y ésta a su vez de la frecuencia de las pautas del cortejo copulatorio. Lo que implica que machos con baja frecuencia de pautas del cortejo copulatorio representarían a machos de “baja calidad”, lo que los pondría en desventaja durante la competencia espermática establecida por las hembras. Cuando se llevaron a cabo los impedimentos de alguna de las pautas del cortejo copulatorio, los machos aumentaron la tasa a la que realizan las conductas del cortejo copulatorio ya sea por que pueden distinguir si los impedimentos son realizados por una barrera física o por que pueden interpretar las señales que la hembra que ya no quiere ser cortejada. El aumento en la tasa a la que realizan las conductas del cortejo copulatorio nos muestra que para los machos es importante compensar las conductas impedidas para lograr cópulas largas y así enviar una mayor cantidad de eyaculado.

Durante el apareamiento se observó que las hembras pueden utilizar el tercer par de patas como una herramienta importante para concluir el apareamiento. Al amputarles la

tibia del tercer par de patas de las hembras se encontró un aumento en la duración de la cópula, el cual presentó un efecto positivo en el porcentaje de eclosión de la primera puesta con relación al grupo con patas intactas. Los grupos E50, E50_{s/t3} y E100_{s/t3} presentaron el mayor porcentaje de eclosión de los seis grupos (C1, E50, E100 C1_{s/t3}, E50_{s/t3} y E100_{s/t3}). Dado que la duración de la cópula esta relacionada positivamente con la transferencia de esperma, entonces al aumentar la duración de la cópula se permitió a los machos transferir más esperma y así asegurar la viabilidad de los huevos puestos.

La amputación de la tibia del tercer par de patas de las hembras de *S. marginella*, incrementa la duración de la cópula, lo que apoya la hipótesis de que las hembras utilizan el tercer par de patas como una herramienta realmente importante para controlar la duración de la cópula. Una propuesta alternativa del uso del tercer par de patas de las hembras, es a la planteada por Fujisaki (1981), Mitchell (1980) y Eberhard (1998a), quienes proponen que el tercer par de patas de las hembras puede ser utilizado como una herramienta para evitar depredadores, o para alejar a otras hembras de sus sitios de alimentación o anidación.

CONCLUSIÓN

La chinche *Stenomacra marginella* presenta una serie de pautas conductuales que pueden considerarse como cortejo copulatorio. El cortejo copulatorio presenta una relación positiva con la duración de la cópula y ésta con la transferencia de esperma, lo que indica una relación con el éxito reproductivo masculino. Además el uso del tercer par de patas de las hembras y la frecuencia de las conductas del cortejo copulatorio forman parte de la evidencia para determinar que en esta especie ocurre elección críptica de la hembra.

Cuadro 3:

Frecuencia de las variables precopulatorias, copulatorias y postcopulatorias (media \pm error estandar) (mediana, cuartil inferior -cuartil superior),
 junto con los resultados obtenidos de la prueba de contrastes

	Experimento I			Experimento II			Experimento III			Experimento V-hembras										
	N	$\bar{X} \pm \text{ess}$		N	$\bar{X} \pm \text{ess}$		N	$\bar{X} \pm \text{ess}$		sin manipulación en la tibia			con amputación de la tibia							
		X	(Qi - Qs)		X	(Qi - Qs)		X	(Qi - Qs)	N	\bar{X}	$\pm \text{ess}$	X	(Qi - Qs)	N	\bar{X}	$\pm \text{ess}$	X	(Qi - Qs)	
Latencia al Cortejo Precopulatorio (Laten Cort)																				
C1									14	242.93	\pm 55.29	a	10	280.50	\pm 53.85	a				
										196	(68 - 370)			300	(150 - 420)					
C2																				
E50									15	736.00	\pm 155.52	a	10	276.00	\pm 78.08	a				
										600	(300 - 1020)			120	(120 - 420)					
E100									15	712.00	\pm 164.15	a	10	360.00	\pm 142.83	a				
										600	(300 - 900)			120	(120 - 360)					
Latencia al Cortejo Precopulatorio (Laten Cop)																				
C1									14	599.93	\pm 109.43	a	10	491.70	\pm 101.27	a				
										596	(203 - 825)			432	(289 - 600)					
C2																				
E50									15	928.00	\pm 180.46	a	10	516.00	\pm 140.06	a				
										660	(540 - 1200)			390	(180 - 780)					
E100									15	952.00	\pm 175.55	a	10	774.00	\pm 231.42	a				
										720	(480 - 1200)			360	(300 - 1500)					
Toqueteo (T)																				
C1	10	10.40	\pm 2.45	a	19	22.53	\pm 2.66	a	5	38.20	\pm 11.18	a	14	14.93	\pm 2.68	a	10	25.60	\pm 4.91	a
		10.50	(5.00 - 12.00)			25.00	(14.00 - 33.00)			41	(16 - 56)			13.5	(8 - 21)			25.5	(14 - 37)	
C2					19	28.42	\pm 5.63	a	5	21.40	\pm 2.66	a								
						21.00	(15.00 - 39.00)			23	(17 - 24)									
E50					19	20.16	\pm 2.96	a	5	25.60	\pm 7.34	a	15	26.60	\pm 5.52	a	10	31.30	\pm 6.65	a
						21	(10 - 30)			20	(20 - 35)			28	(11 - 37)			32	(17 - 39)	
Abrazo (A)																				
C1	10	0.20	\pm 0.13	a	19	6.79	\pm 1.35	a	5	8.20	\pm 4.31	a	14	4.36	\pm 2.18	a	10	6.90	\pm 1.42	a
		0.00	(0.00 - 0.00)			4.00	(3.00 - 10.00)			3	(1 - 16)			1.5	(0 - 5)			7.5	(3 - 10)	
C2					19	6.58	\pm 1.11	a	5	5.40	\pm 1.29	a								
						6.00	(4.00 - 10.00)			5	(5 - 8)									
E50					19	6.00	\pm 1.03	a	5	12.20	\pm 5.78	a	15	6.87	\pm 2.22	a	10	4.70	\pm 1.89	a
						4	(3 - 10)			8	(7 - 12)			4	(2 - 7)			1.5	(0 - 7)	

	Experimento I				Experimento II				Experimento III				Experimento V-hembras							
	N	$\bar{X} \pm \text{ess}$		a	N	$\bar{X} \pm \text{ess}$		a	N	$\bar{X} \pm \text{ess}$		a	sin manipulación en la tibia		con amputación de la tibia					
		X	(Qi - Qs)			X	(Qi - Qs)			X	(Qi - Qs)		X	(Qi - Qs)	X	(Qi - Qs)				
Monta (M)																				
C1	10	0.30 ± 0.21		a	19	5.95 ± 1.16		a	5	8.80 ± 4.84		a	14	4.79 ± 1.93		a	10	5.70 ± 1.67		a
		0.00 (0.00 - 0.00)				4.00 (1.00 - 9.00)				3 (1 - 13)				1.5 (1 - 6)				4.5 (1 - 8)		
C2					19	4.89 ± 1.39		a	5	6.20 ± 3.58		a								
						2.00 (1.00 - 9.00)				3 (2 - 6)										
E50					19	2.21 ± 0.53		a	5	3.60 ± 0.87		a	15	4.27 ± 1.24		a	10	3.60 ± 1.69		a
						1 (0 - 4)				3 (3 - 5)				3 (0 - 8)				1 (0 - 6)		
Intentos de cortejo copulatorio (InCC)																				
C1	10	4.20 ± 1.93		a	19	3.74 ± 1.04		a	5	6.40 ± 2.29		a	14	17.43 ± 3.82		a	10	15.00 ± 4.65		a
		1.00 (0.00 - 6.00)				3.00 (1.00 - 4.00)				6 (3 - 11)				18.5 (3 - 26)				10.5 (9 - 18)		
C2					19	4.42 ± 0.97		a	5	3.20 ± 0.80		a								
						2.00 (2.00 - 8.00)				3 (2 - 5)										
E50					19	4.00 ± 0.76		a	5	9.40 ± 6.21		a	15	8.20 ± 1.48		a	10	6.50 ± 2.02		a
						3 (2 - 6)				4 (4 - 5)				8 (4 - 11)				4.5 (0 - 12)		
Impedimento de cortejo copulatorio (ImCC)																				
E50					19	28.63 ± 3.61		a	5	47.80 ± 11.99		a	15	37.67 ± 8.92		a	10	38.50 ± 9.38		a
						27 (18 - 37)				50 (25 - 50)				38 (18 - 50)				37 (22 - 40)		
E100	8	70.88 ± 12.07		a	19	53.26 ± 8.29		b	5	96.40 ± 20.23		b	15	118.93 ± 18.73		b	10	130.20 ± 27.87		b
		67.00 (48.00 - 97.00)				47.00 (27.00 - 98.00)				104 (61 - 118)				86 (64 - 159)				141 (55 - 180)		
Cortejos Totales (CorTot)																				
C1	10	15.10 ± 3.75		a	19	39.00 ± 4.84		a	5	61.60 ± 21.81		a	14	41.50 ± 9.24		a	10	53.60 ± 9.76		a
		10.50 (6.00 - 25.00)				40.00 (22.00 - 54.00)				51 (20 - 97)				37.5 (12 - 55)				55.5 (36 - 73)		
C2					19	44.32 ± 7.54		a	5	36.20 ± 4.91		a								
						38.00 (28.00 - 58.00)				33 (28 - 44)										
E50					19	61.00 ± 7.71		b	5	98.60 ± 24.29		b	15	83.60 ± 18.10		b	10	84.60 ± 19.21		b
						61 (37 - 81)				104 (53 - 107)				84 (42 - 106)				80.5 (61 - 92)		
E100	8	70.88 ± 12.07		b	19	53.26 ± 8.29		b	5	96.40 ± 20.23		b	15	118.93 ± 18.73		c	10	130.20 ± 27.87		c
		67.00 (48.00 - 97.00)				47.00 (27.00 - 98.00)				104 (61 - 118)				86 (64 - 159)				141 (55 - 180)		

	Experimento I			Experimento II			Experimento III			Experimento V-hembras					
	N	$\bar{X} \pm \text{ess}$		N	$\bar{X} \pm \text{ess}$		N	$\bar{X} \pm \text{ess}$		sin manipulación en la tibia			con amputación de la tibia		
		X (Qi - Qs)			X (Qi - Qs)			X (Qi - Qs)		X (Qi - Qs)		X (Qi - Qs)			
Duración de Cópula (DurCop)															
C1	10	80.30 ± 13.31	a	19	109.11 ± 16.05	a	5	150.80 ± 20.76	a	14	82.86 ± 13.84	a	10	202.50 ± 15.87	a
		65.00 (57.00 - 92.00)			83.00 (74.00 - 138.00)			133 (119 - 194)			79.5 (62 - 104)			221.5 (194 - 240)	
C2				19	102.00 ± 17.20	a	5	119.20 ± 18.13	a						
					87.00 (38.00 - 138.00)			133 (84 - 134)							
E50				19	61.42 ± 8.01	b	5	67.00 ± 9.94	b	15	79.53 ± 5.50	a	10	159.40 ± 26.96	a
					58 (38 - 74)			67 (63 - 73)			83 (55 - 95)			160 (70 - 240)	
E100	8	76.13 ± 29.68	a	19	36.74 ± 4.26	c	5	38.00 ± 12.68	b	15	48.20 ± 7.95	b	10	108.50 ± 22.25	c
		46.50 (32.50 - 72.50)			37.00 (22.00 - 53.00)			32 (20 - 47)			40 (25 - 65)			93 (60 - 147)	
Latencia a la segunda cópula (Laten2*Cop)															
C1							3	2.33 ± 0.88	a						
								2							
C2							4	11.75 ± 6.42	a						
								8 (3 - 20.5)							
E50							4	14.75 ± 5.07	a						
								13.5 (6.5 - 23)							
E100							5	3.80 ± 1.39	a						
								3 (2 - 4)							
Duración de la segunda cópula (Dur2*Cop)															
C1							3	109.00 ± 4.04	a						
								109							
C2							4	61.00 ± 3.70	a						
								62 (55 - 67)							
E50							4	86.00 ± 7.72	a						
								89 (75 - 97)							
E100							5	95.80 ± 21.51	a						
								81 (68 - 122)							

	Experimento I				Experimento II				Experimento III				Experimento V-hembras							
	N	$\bar{X} \pm \text{ess}$)	N	$\bar{X} \pm \text{ess}$)	N	$\bar{X} \pm \text{ess}$)	sin manipulación en la tibia		con amputación de la tibia					
		X	(Qi - Qs)			X	(Qi - Qs)			X	(Qi - Qs)		X	(Qi - Qs)	X	(Qi - Qs)				
Latencia a la primera Puesta (Laten1°P)																				
C1	3	15.00	± 8.00)	a	2	24.00	± 7.00)	a	4	16.75	± 6.18)	a	1	32.00	±)	a
C2	4	10.25	± 4.11)	a	2	14.00	± 11.00)	a										
E50	5	19.40	± 5.63)	a	1	29.00)	a	8	17.88	± 3.50)	a	7	14.00	± 5.04)	a
E100	5	13.25	± 3.25)	a)	a	7	18.43	± 3.16)	a	4	12.50	± 5.12)	a
Tamaño de la primera Puesta (T1°P)																				
C1	3	30.00	± 5.51)	a	2	16.00	± 1.00)	a	4	31.25	± 8.33)	a	1	33.00)	a
C2	4	34.25	± 2.17)	a	2	41.50	± 5.50)	a										
E50	5	26.60	± 2.77)	a	1	46.00)	a	8	29.25	± 3.24)	a	7	23.00	± 2.98)	a
E100	5	34.00	± 3.11)	a)	a	7	25.86	± 4.00)	a	4	34.25	± 2.39)	a
Porcentaje de Eclosión a la primera Puesta (%Eclo1°P)																				
C1	3	0.93	± 0.03)	a	2	1.00	± 0.00)	a	4	68.25	± 22.80)	a	1	91.00)	a
C2	4	0.73	± 0.24)	a	2	0.99	± 0.01)	a										
E50	5	0.98	± 0.00)	a	1	1.00)	a	8	59.13	± 17.41)	b	7	70.43	± 14.83)	ab
E100	5	0.98	± 0.00)	a)	a	7	68.86	± 9.14)	b	4	96.25	± 2.39)	ac
Latencia a la segunda Puesta (Laten2°P)																				
C1											2	16.00	± 11.00)	a	0)	a
E50											3	11.00	± 5.29)	a	2	12.00	± 1.00)	a
E100											1	15.00	±)	a	0)	a

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

Experimento I			Experimento II			Experimento III			Experimento V-hembras				
N	$\bar{X} \pm \text{ess}$		N	$\bar{X} \pm \text{ess}$		N	$\bar{X} \pm \text{ess}$		sin manipulación en la tibia		con amputación de la tibia		
	X (Qi - Qs)			X (Qi - Qs)			X (Qi - Qs)		N	$\bar{X} \pm \text{ess}$	N	$\bar{X} \pm \text{ess}$	
Tamaño de la segunda Puesta (T2°P)													
C1						2	17.00	± 16.00	a	0		a	
							17						
E50						3	10.67	± 8.67	a	2	29.50	± 5.50	a
							2				29.5		
E100						1	31.00	±	a	0			a
Porcentaje de Eclosión a la segunda Puesta (%Eclo2°P)													
C1						2	0.00	± 0.00	a	0			a
							0						
E50						3	60.67	± 10.67	a	2	100.00	± 0.00	a
							50				100		
E100						1	55.00	±	a	0			a
Latencia a la tercera Puesta (Laten3°P)													
C1													
E50						2	11.00	± 8.00			1	16.00	
							11						
E100													
Tamaño de la tercera Puesta (Laten3°P)													
C1													
E50						2	9.50	± 7.50			1	16.00	
							9.5						
E100													
Porcentaje de Eclosión a la tercera Puesta (%Eclo3°P)													
C1													
E50						2	0.00	± 0.00			1	88.00	
							0						
E100													

Experimento I				Experimento II				Experimento III				Experimento V-hembras				
N		$\bar{X} \pm \text{ess}$		N		$\bar{X} \pm \text{ess}$		N		$\bar{X} \pm \text{ess}$		N		$\bar{X} \pm \text{ess}$		
X		(Qi - Qs)		X		(Qi - Qs)		X		(Qi - Qs)		X		(Qi - Qs)		
Número de Puestas Totales (NPTot)																
sin manipulación en la tibia																
con amputación de la tibia																
Número de Puestas Totales (NPTot)																
C1	4	1.50	± 0.29	a	1	1.00	±	a	4	1.50	± 0.29	a	1	1.00	±	a
		1.5	(1 - 2)													
E50	8	1.63	± 0.32	a	7	1.43	± 0.30	a	8	1.63	± 0.32	a	7	1.43	± 0.30	a
		1	(1 - 2.5)			1	(1 - 2.5)							1	(1 - 2)	
E100	7	1.14	± 0.14	a	4	1.00	± 0.00	a	7	1.14	± 0.14	a	4	1.00	± 0.00	a
		1	(1 - 1)			1	(1 - 1)							1	(1 - 1)	
Tamaño de Puesta total (TPtot)																
C1	4	39.75	± 11.64	a	1	33.00		a	4	39.75	± 11.64	a	1	33.00		a
		43	(23 - 56.5)													
E50	8	35.63	± 7.70	a	7	33.71	± 8.39	a	8	35.63	± 7.70	a	7	33.71	± 8.39	a
		31	(26 - 34.5)			26	(23 - 58)							26	(23 - 58)	
E100	7	30.29	± 5.86	a	4	34.25	± 2.39	a	7	30.29	± 5.86	a	4	34.25	± 2.39	a
		30	(16 - 44)			33	(31 - 37.5)							33	(31 - 37.5)	
Porcentaje de Eclosión Total (%EcloT)																
C1	4	56.50	± 22.22	a	1	91.00	±	a	4	56.50	± 22.22	a	1	91.00	±	a
		67	(21 - 92)													
E50	8	55.63	± 15.89	a	7	77.00	± 13.32	a	8	55.63	± 15.89	a	7	77.00	± 13.32	a
		77.5	(3.5 - 91.5)			89	(72 - 100)							89	(72 - 100)	
E100	7	69.43	± 8.94	a	4	96.25	± 2.39	a	7	69.43	± 8.94	a	4	96.25	± 2.39	a
		80	(52 - 88)			97.5	(92.5 - 100)							97.5	(92.5 - 100)	

Cuadro 4. Relación entre tiempo de apareamiento y el área de eyaculado transferido en la espermateca (media \pm SE) cuando no se le manipuló el cortejo copulatorio a la pareja y cuando se le impidió todo intento de cortejo copulatorio.

		Experimento IV										
		Transferencia de eyaculado sin manipulación en el cortejo copulatorio					Transferencia de eyaculado con manipulación en el cortejo copulatorio					
	N	X	\pm	ess	(Qi - Qs)	N	X	\pm	ess	(Qi - Qs)		
15 min	6	0.19	\pm	0.06	(0 - 0.26)	a	7	0.29	\pm	0.12	(0 - 0.38)	a
30 min	6	0.39	\pm	0.08	(0.3 - 0.53)	b	7	0.51	\pm	0.12	(0.35 - 0.73)	b
60 min	7	0.68	\pm	0.07	(0.59 - 0.65)	c	7	0.61	\pm	0.03	(0.53 - 0.66)	c

Cuadro 5
Resultados de la probabilidad (p) obtenida de los análisis de covarianza

Factor Variable	Experimento II			Experimento III			Experimento V			Posesión de patas		
	F	p	gl	F	p	gl	F	p	gl	F	p	gl
Latencia al cortejo precopulatorio							1.3	0.27	2	2.50	0.11	1
Latencia a la cópula							0.754	0.474	2	1.48	0.228	1
Intento de cortejo	0.35	0.70	2	0.27	0.76	2	2.616	0.114	1	1.281	0.265	1
Toqueteo	0.55	0.57	2	1.10	0.36	2	3.647	0.063	1	0.101	0.752	1
Abrazo	0.24	0.78	2	1.67	0.23	2	0.028	0.867	1	0.738	0.396	1
Monta	1.82	0.17	2	0.50	0.95	2	0.763	0.394	1	5.177	0.035	1
Impedimento de cortejo copulatorio	8.49	0.006	1	5.55	0.05	1	34.43	0.0001	1	1.49	0.22	1
Cortejo Copulatorio Total	3.48	0.02	3	3.30	0.40	3	13.64	1E-04	2	2.582	0.113	1
Duración de la cópula	8.46	0.0001	3	10.1	0.0006	3	9.151	3E-04	2	48.59	1E-04	1
Latencia del 2° apareamiento				1.81	0.20	3						
Duración del 2° apareamiento				1.63	0.23	3						
Latencia de la 1ª puesta	0.54	0.66	3	0.20	0.84	2	0.569	0.574	2	0.009	0.927	1
Tamaño de la 1ª puesta	1.63	0.22	3	8.12	0.24	2	0.707	0.503	2	0.079	0.781	1
% Eclosión de la 1ª puesta	3.34	0.059	3	0.37	0.69	2	6.232	0.007	2	2.448	0.131	1
Latencia de la 2ª puesta												
Tamaño de la 2ª puesta												
% Eclosión de la 2ª puesta												
Latencia de la 3ª puesta												
Tamaño de la 3ª puesta												
% Eclosión de la 3ª puesta												
Total de puestas							0.83	0.48	2	1.32	0.25	1
Tamaño total de puestas	1.63	0.22	3	8.12	0.24	2	0.19	0.89	2	0.35	0.55	1
% Total de Eclosión	3.34	0.059	3	0.37	0.69	2	0.36	0.77	2	1.42	0.24	1

LITERATURA CITADA

- Bateman A. J. 1948. Intrasexual selection in *Drosophila*. *Heredity*. 2: 349-368.
- Bishop, J. D. D. 1996. Female control of paternity in the internally fertilizing compound ascidian *Diplosoma listerianum*. I. Autoradiographic investigation of sperm movements in the female reproductive tract. *Proc. R. Soc. Lond.* 369—376.
- Blöte, H.C. 1931. Catalogue of the Pyrrhocoridae in S Rijks Museum van Natuurlijke Historie. *Zool. Meded.* 14: 97—136.
- Brailovsky, H. y C. Mayorga. (1997) An analysis of the genus *Stenomacra* Stal with description of four new species, and some taxonomic rearrangements (Hemiptera: Heteroptera; Largidae). *J. of the New York Entomol. Soc.* 105: 1-14.
- Carroll, S. P. 1991. The adaptive significance of mate guarding in the soapberry bug, *Jadera haematoloma* (Hemiptera: Rhopalidae). *J. Insect. Behav.* 4: 509—530.
- Carroll, S. P. y J. E. Loye. 1990. mate promiscuity, and copulatory mate guarding in an aggregating tropical bug, *Dysdercus bimaculatus*. *J. Insect. Behav.* 3. 33—48.
- Choe, J.C. y B. J. Crespi. (eds.) (1997) *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, England.
- Cibrián-Tovar, D., J. T. Méndez-Montiel, R. Campos-Bolaños, H. O. Yates III, y J. E. Flores Lara. (1995) *Insectos Forestales de México/ Forest Insects of Mexico*. Universidad Autónoma de Chapingo, Publicación # 6.
- Cordero, C. 1995. Ejaculate substance that affect female insect reproductive physiology and behavior: honest or arbitrary traits?. *Journal theory biology.* 174: 453—461.
- Cuatlanquiz C. 2002. Aspectos Conductuales de la Biología Reproductiva de la Chinche *Stenomacra marginella* (Hemiptera: Heteroptera: Largidae). Tesis de Licenciatura, Departamento de Agrobiología, Universidad Autónoma de Tlaxcala.
- Darwin, C. (1871) *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Facsimil de la 1a edición, Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, E.U.A.
- Davies, N. 1992. Dunnock behavior and social evolution. Oxford University Press, Oxford.
- Eberhard, W. G. 1985. *Sexual selection and animal genitalia*. Harvard University Press, Cambridge MA.
- Eberhard, W. G. 1991. Copulatory courtship and cryptic female choice in insects. *Biological Review.* 66: 1—31.
- Eberhard, W. G. 1992. Copulatory courtship and notes on the natural history of *Occidentalis clausen* (Diptera: Ephydriidae). *Pan -Pacific Entomologist* 68: 261—267.
- Eberhard, W. G. 1993a. Copulatory courtship and genital mechanics of three species of *Macroductylus* (Coleoptera Scarabaeidae Melolonthinae). *Erthol. Ecol and Evol.* 5: 19—63.
- Eberhard, W. G. 1993b. Copulatory courtship and morphology of genitalic coupling in seven *Phyllophaga* species (Coleoptera: Melolonthidae). *J. Nat. Hist.* 27: 683—717.
- Eberhard, W. G. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insect 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.
- Eberhard, W. G. 1998. Importancia de la elección femenina críptica para la etología. *Etología.* 6: 1—8.
- Eberhard, W. G. 1998a. Sexual behavior of *Acanthocephala declivis guatemalena* (Hemiptera: Coreidae) and allometric scaling of the modified hind legs. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 91: 863—870.
- Eberhard, W. G. y C. Cordero. 1995. Sexual selection by cryptic female choice on male seminal products- a new bridge between sexual selection and reproductive physiology. *TREE.* 12: 493—495.

- Eberhard, W. G. y S. Kariko. 1996. Copulatory behavior inside and outside the beetle *Macrohaltica jamaicensis* (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Ethol.* 14: 59—72.
- Eberhard, W. G. y M. C. Marin. 1996. Sexual behavior and the Enlarged hind legs of male *Megalopus armatus* (Coleoptera: Chrysomelidae, Megalopodinae). *J. Kansas. Entomol. Soc.* 69: 1—8.
- Edvardsson, M., y G. Arqvist. 2000. Copulatory courtship and cryptic female choice in red flour beetles *Tribolium castneum*. *Proc R. Soc. Lond. B.* 267:1—5.
- Fujisaki, K. 1981. Studies on the mating systems of the winter cherry bug, *Acanthocoris sordidus* (heteroptera: Coreidae) II. Harem defense polygeny. *Res. Pop. Ecol.* 23: 262—279.
- Gage, M., J. G. 1991. Risk of sperm competition directly affects ejaculate size in the mediterranean fruit fly. *Anim. Behav.* 42: 1036—1037.
- Herrich—Schaeffer, G. A. W. 1850. Die Wanzenartigen Insekten C.H. Zeh'schen Buchhandlung, Nurnberg.9: 181—217.
- Hoikala, A. y S. Crossley. 2002. Copulatory courtship in *Drosophila*: Behavior and songs of *D. birchii* and *D. serrata*. *J. Insect. Behav.* 13: 71—86.
- Hosokawa, T., y n. Suzuki. 2001. Significance of prolonged copulation under the restriction of daily reproductive time in the stink bug *Megacoptera punctatissima* (Heteroptera: Plataspidae). *Entomol. Soc. Am.* 5: 750—754.
- Hunter, F.M., M. Petric, M. Otronen. T. Birkhead y A. P. MØller. 1993. Why do females copulate repeatedly with one male. *TREE.* 1: 21—26.
- Hussey, R. F y E. Sherman. 1929. General Catalogue of the hemiptera. Fascicle III Pyrhocoridae. Pub: Smith College, Northampton, MA, USA: 1—44.
- Hsu, M. H y W. J. Wu. 2000. Effects of multiple mating on female reproductive output in the cat flea (siphonaptera: Pulicidae). *Entomological Society of America.* 6: 828—834.
- Madsen, T. R. Shine, J. Loman y T. Hakansson. 1992. Why do female adders copulate so frequently?. *Nature.* 355: 440—441.
- Magnhagen, C. 1991. Predation risk as a cost of reproduction. *TREE.* 6: 183—186.
- Martin, P. y Bateson, P. (1993) *Measuring Behaviour. An Introductory Guide.* 2a ed., Cambridge Univ. Press, Cambridge, Inglaterra.
- McLain, D.K. 1980. Female choice and the adaptive significance of prolonged copulation in *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae). *Psyche.* 87: 325—336.
- McLain, D.K. 1981. Sperm precedence and prolonged copulations in southern green stink bug. *J. Ga. Entomol. Soc.* 19: 70—76.
- McLain, D.K. 1989. Prolonged copulation as a post-insemination guarding tactic in natural population of the ragwort seed bug. *Anim. Behav.* 38: 659—664.
- Mitchell, P.L. 1980. Combat and territorial defense of *Acanthocephala femorata* (Hemiptera: Coreidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 73: 404—408.
- MØller, A. P. 1988. Tesis size, ejaculate quality and sperm competition in birds. *Biol. J. Linnean Soc.* 33: 273—283.
- MØller, A. P. 1998. Sperm competition and sexual selection . In: *sperm competition and sexual selection* (ed. Muñoz LJ (2003) Biología de la Ovoposición de la Chinche *Stenomacra marginella* (Hemiptera: Heteroptera: Largidae). Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Ovruski S. M. y M . Aluja. 2002. Mating behaviour of *Aganaspis pelleranoi* (Brete) (Hymenoptera: Figitidae, Eucoilina), a fruti fly (Diptera: Tephritidae) Larva Parasitoid. *J. Insc. Behav.* 15: 139—151.
- Parker, G. A. 1970. Sperm competition and evolutive consequences in insects. *Biol. Rev.* 45: 525—567.
- Pitnick, s. 1996. Investment in test and cost of making long sperm in *Drosophila*. *Amer. Nat.* 148: 57—80.

- Reinhart, K. y G. Köhler. 1999. Cost and benefits of mating in the grasshopper *Chorthippus parallelus* (Caelifera: Acrididae). *J. Insect. Behav.* 63: 509—549.
- Rodríguez, V. 1994. Fuentes de variación en la precedencia de espermatozoides de *Chelymorpha alternans* (Coleoptera:Chrysomelidae: Cassidinae). Tesis de Maestría Universidad de Costa Rica.
- Rodríguez, V. y W. G. Eberhard. 1994. Male courtship before and during copulation in two species of *Xyonyssius* Bugs (Hemiptera, Lygaeidae). *J. Kansas. Entomol. Soc.* 67: 37—45.
- Sadowski, J. A. y J. L. Grace y A. J. Moore. Complex courtship behaviour in the striped ground Cricket *Allonemobius socius* (orthoptera: Gryllidae): Does Social Environment affect male and female behavior? *J. Insc. Behav.* 15: 69—84.
- Scmith, E. 1931. Zur Kenntnis der Familie Pyrrhocoridae Fieber. (Hemiptera—Heteroptera). *Stett. Entomol. Ztg.* 92: 1—51.
- Shuker, D., N. Bateson, H. Breitsprecher, R. O'Donovan, H. Taylor, C. Barnard, J. Behnke, S. Collins y F. Gilbert. 2002. Mating behavior, sexual selection, and copulatory courtship in a promiscuous beetle. *J. Insect. Behav.* 5: 617—631.
- Sillen—Tullberg, B. 1981. Prolonged copulation: a male postcopulatory strategy in a promiscuous species *Lygaeus equestris* (Heteroptera: Lygaeidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9: 283—289.
- Silvestre-Monroy, J. M. 2001. Contribución al Conocimiento Bioecológico de la Chinche Roja *Stenomacra marginella* Eric-Schaeffer (Hemiptera: Largidae) en Tres Especies del Arbolado del Campus Iztacala, México: *Acer negundo* L., *Eritrina coralloides* D.C. y *Fraxinus uhdei* (Wenz.) Ling. Tesis de Licenciatura. F.E.S. Iztacala, UNAM, México.
- Simmons, L. W. 2001. *Sperm Competition and its evolutionary consequences in the insects*. Princeton University Press, New Jersey. 434 pp.
- Simmons, L. W. y M. T. Sva-Jothy. 1988. Sperm competition in insects: mechanisms and the potential for selection pp.341—434. In: T. R. Birkhead y A.P.Moller [eds]. *Sperm competition and sexual selection*. Academic, London.
- Stal, C. 1860. Bidrag till Rio Janeiro-traktens Hemiptera-Fauna. Kongliga Svenska Vetenskaps Akademiens Hand, II: 1—84.
- Stal, C. 1862. Hemiptera mexicana enumeravit speciesque nivas descripsit. *Stettin Entomol. Ztg.* 23: 287—325.
- Tallamy, D. W., M. B. Darlington, J.D. Pesek y B. E Powell. 2003. Copulatory courtship signals male genetic quality in cucumber beetles. *Proceedings of the Royal Society of London. B.* 270: 77-82.
- Thornhill, R. (1983) Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *harpobittacus nigriceps*. *Am. Nat.* 122: 765—788.
- Thornhill, R., y J. Alcock. 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University. Press. Cambridge, MA.
- Vahed, K. 1998. The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. *Biological Reviews* 73: 43-78.
- Wcislo, W.T., R. L. Mimckley y H. C. Spangler. 1992. Pre—copulatory courtship behavior in a solitary bee, *Nomia triangulifera* Vachal (Hymenoptera: Halictidae) *Apidologie* 23: 431—442.
- Eberhard, W. G. 1996. *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton University Press, Princeton NJ.