

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“Riesgo de competencia espermática y gasto en  
eyaculado en la lagartija rayada Aspidoscelis costata”.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE :

**B I Ó L O G A**

**P R E S E N T A :**

**ERIKA LITZAHAYA MENDOZA VARELA**

DIRECTOR DE TESIS: BIOL. JAIME ANTONIO ZALDÍVAR RAE.

2006



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.

## Agradecimientos

Finalmente, después de un largo, laargo, laaargo camino, tengo el enormísimo placer de agradecer a las personas que directa e indirectamente estuvieron involucradas en este trabajo. Disculparán si la memoria extravía a alguien.

Un agradecimiento especial a Jaime por la minuciosa asesoría en campo y las exhaustivas revisiones a mi escrito. Gracias por la obsesividad en el detalle, la paciencia y sobre todo por la amistad compartida en este proceso.

A Hugh Drummond por la co-asesoría en este trabajo. A Hugh, Alex Córdoba, Carlos Cordero y Enrique González por los valiosos comentarios realizados a mi trabajo.

A las personas que mediante el préstamo de un espacio, instrumentos o envió de éstos contribuyeron en este proyecto: Daniel Piñero, Miguel Serrano, Miguel Palomino y Oana del Castillo.

A mi apá y a mi amá por el cariño de siempre, por el apoyo moral y financiero y sobre todo por estar siempre ahí. Los quiero.

A la banda del laboratorio de conducta animal por la bonita compañía, por las charlas durante la comida, por la dispersión compartida, por los jocosos lunáticos, por las chelas de los viernes.

Parte importante de este trabajo fue en Isla Isabel, mi tránsito y permanencia ahí durante casi cinco meses no hubiera sido tan memorable si no hubiera compartido ese pedazote de tierra con tres entes, va mi más profundo agradecimiento para ellos:

A la Smi y a la Emmo por ayudarme a cuidar a l@s cuichis en cautiverio, por convertirse en caza-cucarachas, por ayudarme a palear grava (mil gracias Smi), por el oído paciente para las confidencias, la complicidad en las miradas y risas, la audacia para el hockey de cocina, por prestarme sus hombros en las muchas tardes de risa-llanto, por el abrazo reparador, por la danza en la lluvia, por no haberme lanzado al mar cuando me ponía necia, por... por... por muchas cosas más: millones de gracias chicas, las tengo bien adentro de mi corazón.

Al Cheko por escuchar mis desvaríos e incoherencias teóricas, por las noches de escritorio compartido pasando datos, por el eclipse contemplado sobre la barda de la casona, por los cigarritos, por las risas, por ser mi carnal.

A los tres muchas gracias, muchísimas gracias por haber compartido la Chabela.

También quiero agradecer a las personas con las que compartí la Isla un año antes, estar con ustedes fue todo un placer: Angela, Carlos, Checo, Cuichero, Emma, Eugenia, Gibrán, Paty, Pata azul, Ramadán, Richi.

A los pescadores, mayoritariamente de Sn. Blas (Clavo, Diablo, Poli, Yamaha, Lupillo, el Abuelo, Emilio, etc.) pero también a los de Camichín y Teacapan por la calidez, apoyo logístico y amistad brindada en todo momento. Al Poli y al Clavo por enseñarme a lanzar y recoger chinchorros y por arriesgarse a que manejara sus pangas. Al Yamaha y su banda, por las risas compartidas. A todos por alimentarme el alma con su plática, amistad y zarandeados, muchas gracias.

A la administración del parque por las facilidades y apoyo logístico otorgados.

Otra parte importante, si no de este trabajo por lo menos sí de mi deformación como bióloga, fue mi tránsito por la gloriosa e invencible facultad de ciencias. Va un GRACIAS para aquellos con los que compartí el aula, las chelas, las desveladas, los mezcales, las prácticas de campo, los rones, la sorpresa del aprendizaje, la guayabita, el huateque, los alcoholes, la grilla, más chelas, los desvaríos, el vinito, la risa, más mezcales, el enojo, el cafecito, las comilonas, la chorchita en la cafeta y muchas cosas más: Natasha, Babits, Niza, Scheinvar, Lev, Carlitica, los físicos huevones (Rubén, Iván, Fabián), Alf, Aida, Nacho, Odette, Murray, Charco, Sofía, Xitlali, Andrea, Alejandra, Smi, Ampers, Matas, Carlos, Troll... los quiero a todos chic@s.

Y para no dejar de lado la otra parte importante de mi formación, van las infinitas gracias para aquell@s que con su peculiar y particular forma de ser han hecho muy placentera la vida:

A mi carnalita Oralia por las risas, los sueños, los desvelos, las angustias, el depa y la celda compartida. Gracias carnala por el apoyo que siempre me has brindado, gracias por el pasado, el presente y el futuro compartido. Te quiero un chingo.

A las mujeres hermosas que más de una vez me han brindado su oído confidente y su abrazo reparador, mujeres que han compartido su sabiduría y angustia y de las que he aprendido a seguir caminando: Emma, Sandra, Natalia, Gaby, Sofía, Amparo, Niza, Oralia, Xitlali, Wendy, Grethel, todas ellas chicas súper poderosas.

A los chicos, también hermosos, que me han demostrado que la igualdad no se predica, se practica. Gracias carnalos, Lev, Checo, Ramón, Enrique, Troll, los llevo bien clavados en mi alma.

A los que se fueron, los que desaparecieron y los que aún están gracias por todos los sabores y sin sabores, por la enseñanza, por la posibilidad, por los sueños y sobre todo por haber compartido conmigo un pedacito de vida.

## ÍNDICE

RESUMEN. . . . .	1
INTRODUCCIÓN	
Selección sexual y competencia espermática. . . . .	3
Competencia espermática. . . . .	4
Competencia espermática y tácticas reproductivas . . . . .	6
Adaptaciones de los machos para enfrentar la competencia espermática. . . . .	8
Gasto en eyaculado. . . . .	10
Riesgo de competencia espermática y gasto en eyaculado en la lagartija rayada. . . . .	12
PREGUNTAS . . . . .	15
OBJETIVOS . . . . .	15
HIPÓTESIS y PREDICCIONES . . . . .	16
MÉTODO	
Sujetos de estudio. . . . .	17
Observación y registro de conducta de los machos focales. . . . .	18
Interacciones agonísticas intrasexuales . . . . .	18
Tácticas reproductivas de los machos. . . . .	19
Estimadores de gasto en eyaculado. . . . .	21
Inversión gonadal. . . . .	21
Concentración de espermatozoides en el eyaculado . . . . .	23
Sujetos para las muestras de eyaculado . . . . .	23

Encierro experimental . . . . .	23
Hembras con las que copularon los machos focales ("hembras experimentales") . . . . .	25
Obtención del eyaculado. . . . .	25
Anestesia de las hembras . . . . .	25
Cópulas experimentales. . . . .	27
Colecta de eyaculado. . . . .	27
Efecto sobre las hembras experimentales. . . . .	28
Conteo de espermatozoides . . . . .	29
<b>RESULTADOS</b>	
Tamaño y grado de dominancia . . . . .	31
Tácticas reproductivas de los machos . . . . .	31
Gasto en eyaculado. . . . .	35
Inversión gonadal. . . . .	35
Concentración del eyaculado en relación con el tamaño y grado de dominancia de los machos . . . . .	37
<b>DISCUSIÓN . . . . .</b>	<b>40</b>
<b>CONCLUSIONES . . . . .</b>	<b>52</b>
<b>LITERATURA CITADA . . . . .</b>	<b>53</b>

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Ejemplos de tácticas reproductivas y los machos que las emplean. . . . .	7
Cuadro 2. Orden de las hembras experimentales. . . . .	26
Cuadro 3. Asignación del día de cópula de las hembras experimentales con los machos focales de acuerdo al periodo y a la categoría de tamaño del macho focal .	26
Cuadro 4. Análisis de covarianza de la inversión gonadal de los machos . . . . .	36

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Encierro experimental. . . . .	24
Figura 2. Grado de dominancia de los machos focales en relación con su tamaño corporal . . . . .	32
Figura 3. Conductas oportunistas de los machos focales hacia hembras en relación con el tamaño corporal de los machos. . . . .	33
Figura 4. Conductas oportunistas de los machos focales hacia hembras en relación con el grado de dominancia de los machos. . . . .	34
Figura 5. Inversión gonadal en función del tamaño de los machos . . . . .	37

## RESUMEN

Estudios teóricos y empíricos indican una relación positiva entre el riesgo de competencia espermática de los machos y su gasto en eyaculado (i.e. la inversión gonadal y la concentración del eyaculado). Las asimetrías en el riesgo de competencia espermática de los machos podrían depender de las tácticas reproductivas empleadas resultantes de su estatus social, que a su vez estaría determinado, en algunos casos, por el tamaño corporal y el grado de dominancia del macho. Los machos grandes (que generalmente son más dominantes) tienen menor probabilidad de ser desplazados por otros machos cuando cortejan y acompañan a una hembra, por lo que su riesgo de competencia espermática es bajo y su gasto en eyaculado debería ser menor que el de los machos pequeños y menos dominantes. En este estudio pretendí responder si entre más grandes son los machos de la lagartija rayada 1) son más dominantes, 2) son menos oportunistas con las hembras y 3) gastan menos en su eyaculado. Para contestar las preguntas 1 y 2 registré la conducta agonística intrasexual así como la conducta oportunista y de cortejo a hembras de 40 machos de talla reproductiva en el campo. Para contestar la pregunta 3 calculé la inversión gonadal de 60 machos capturados en 1998 y colecté y cuantifiqué la concentración del eyaculado de los 40 machos observados en campo. Encontré una fuerte relación positiva entre el tamaño y el grado de dominancia de los machos; sin embargo, sólo éste último se relacionó con la táctica reproductiva. Aparentemente, los machos tanto son oportunistas como cortejan a las hembras, pero sólo los más grandes ( $LHC > 90$  mm) y dominantes (más del 70% de las interacciones agonísticas ganadas) predominantemente cortejan a las hembras. Sin embargo, los machos por arriba de los 90 mm de LHC no tuvieron testículos menos pesados que los machos por debajo de esa talla. Tampoco se

relacionó la concentración de espermatozoides por eyaculado con el tamaño corporal del macho ni con su grado de dominancia. Mi estudio indica que aún cuando el tamaño corporal y el grado de dominancia del macho influyen en la táctica reproductiva que emplean los machos, estos factores no parecen estar relacionados con el gasto en eyaculado en esta especie.

## INTRODUCCIÓN

### Selección sexual y competencia espermática

La selección sexual es el proceso evolutivo que resulta de la competencia entre los individuos de una población por la obtención de una pareja (Darwin, 1871). Dicha competencia constituye una presión de selección que conlleva a la evolución de caracteres que, aún cuando podrían disminuir la probabilidad de supervivencia de los individuos, aumentan la probabilidad de que éstos últimos se reproduzcan (Darwin, 1871). La selección sexual actúa mediante dos procesos: la selección intrasexual y la intersexual (Harvey y Bradbury, 1991; Birkhead y Møller, 1992; Andersson, 1994; Simmons, 2001). La selección intrasexual es la competencia entre individuos de un mismo sexo, generalmente machos, por la obtención de pareja (Harvey y Bradbury, 1991; Birkhead y Møller, 1992; Andersson, 1994). La selección intersexual involucra la elección de pareja por parte de un sexo, generalmente las hembras, mediante la discriminación entre individuos del otro sexo en base a sus ornamentos, atributos o recursos (p. ej., tamaño corporal, calidad de territorios, habilidad en el cuidado parental, entre otros; West-Eberhard et al., 1987; Harvey y Bradbury, 1991; Birkhead y Møller, 1992).

La competencia intrasexual e intersexual no terminan en el momento en que un macho copula con una hembra. En casi todas las especies animales, las hembras copulan más de una vez y, en ocasiones, con múltiples machos antes de fertilizar sus óvulos (Møller, 1994; Córdoba-Aguilar, 2004). De manera que la competencia intrasexual e intersexual puede continuar después de la cópula entre la inseminación y la fertilización de los óvulos de una hembra (competencia post-copulatoria; Birkhead y

Møller, 1992). Es decir, que los eyaculados de los distintos machos con los que copuló la hembra podrían competir por acceder a óvulos no fertilizados mientras que la hembra podría elegir el eyaculado más vigoroso (Møller, 1994). La primera forma de competencia post-copulatoria se le conoce con el nombre de competencia espermática y a continuación me referiré específicamente a ésta.

### **Competencia espermática**

La competencia espermática es la competencia entre los eyaculados de dos o más machos por la fertilización de un conjunto de óvulos de una hembra (Parker, 1970, 1998) y se origina cuando una hembra se aparea con más de un macho durante un mismo evento reproductivo (Birkhead y Møller, 1992). Se ha propuesto que la competencia espermática sigue un principio de “rifa” (Parker, 1982; Parker et al., 1990) en la que el éxito de fertilización de cada macho es proporcional al número relativo de espermatozoides que aporta al “grupo de fertilización” (conjunto de espermatozoides usados aleatoriamente para la fertilización de los óvulos de una hembra; Parker, 1998). En otras palabras, el macho con más espermatozoides presentes en el sitio de fertilización en relación con los de otros machos cuando la hembra ovule será quien fertilice más óvulos (Parker, 1982).

El grado de exposición a la competencia espermática que enfrentan los machos se expresa en dos componentes: el riesgo y la intensidad (Parker, 1998). El riesgo de competencia espermática es la probabilidad de que una hembra con la que se aparea un macho se haya apareado o se aparee después con otro macho (lo enfrentan principalmente especies con fertilización interna; Parker, 1982, 1998; Parker et al., 1997). El riesgo de competencia espermática se ve afectado por diversas

características de la población (Parker et al., 1997). Una de ellas es la disponibilidad espacio-temporal de hembras fertilizables por macho sexualmente activo (i.e., la proporción operativa de sexos; Emlen y Oring, 1977). Por ejemplo, en una población donde hay pocas hembras fertilizables y muchos machos es de esperar que éstos compitan fuertemente por las hembras y que su riesgo de competencia espermática promedio sea mayor en comparación con los machos de poblaciones cuya proporción operativa de sexos esté sesgada hacia las hembras. Otro factor que afecta el riesgo de competencia espermática es el sistema de apareamiento (Andersson, 1994; Møller, 1994). Por ejemplo, en poblaciones o especies social y genéticamente monógamas, en las que las hembras se aparean con un sólo macho por evento reproductivo, el riesgo de competencia espermática para los machos es prácticamente nulo en comparación con poblaciones o especies polígamas. Dado que esas primeras poblaciones o especies prácticamente no existen, se espera que la competencia espermática sea muy común en los animales.

La intensidad de la competencia espermática es el número de machos con cuyos eyaculados compite el de un macho, dado un riesgo de competencia espermática distinto a cero (Parker, 1998). Este es particularmente el caso cuando varios competidores eyaculan simultáneamente en el momento en que la hembra libera sus óvulos y estos últimos son fertilizados al mismo tiempo (especies con fertilización externa; Parker, 1998). Sin embargo, la competencia espermática también tiene un componente de intensidad en las especies de fertilización interna en las que las hembras se aparean con múltiples machos en un mismo evento reproductivo (Parker, 1998).

## **Competencia espermática y tácticas reproductivas**

Dentro de una población y como parte del sistema de apareamiento, las estrategias o tácticas reproductivas empleadas por los machos podrían implicar asimetrías en el riesgo e intensidad de competencia espermática que éstos enfrentan, debido a las características conductuales de cada patrón reproductivo (Parker, 1990). Los machos pueden presentar patrones conductuales que les permiten monopolizar a las hembras manteniendo alejados a los rivales, monopolizar los recursos necesarios para atraer a las hembras y acceder a ellas mediante el cortejo (Taborsky, 1997). Alternativamente, los machos podrían obtener cópulas con las hembras empleando patrones conductuales que no implican la monopolización de éstas y que no dependen de que la hembra acepte al macho como pareja (Taborsky, 1997).

En algunas especies, los machos emplean durante toda su vida un patrón reproductivo de varios posibles, debido a que cada patrón constituye un morfo genético (*estrategias* reproductivas alternativas; Gross, 1996). En otras especies, los machos emplean facultativamente patrones reproductivos alternativos (*tácticas* reproductivas alternativas dentro de una estrategia condicional; Gross, 1996). En estas últimas especies, la táctica reproductiva que un macho emplea depende generalmente de su condición o “estatus social” (posición social que ocupa dentro de la población; Gross, 1996). A su vez, la condición o estatus social está determinada por factores como el tamaño corporal, el peso, la edad o la condición territorial del macho, entre muchos otros (Alcock, 1984; Huntingford y Turner, 1987; revisión en Senar, 1994; Gross, 1996; Olsson y Madsen, 1998).

En diversas especies se ha observado que los machos de condición alta (p. ej., grandes, adultos o dominantes) son los que emplean tácticas reproductivas tendientes

a monopolizar hembras receptivas y mantener alejados a otros machos para prevenir que copulen con éstas (cuadro 1). En consecuencia, el riesgo de competencia

Cuadro 1. Ejemplos de tácticas reproductivas y los machos que las emplean

Espece	Táctica reproductiva	Estatus del macho que la emplea	Referencia
<i>Phynchonicenetes typus</i> (camarón de roca)	Custodia de pareja	Dominante	Correa et al., 2003
	Cópulas rápidas	Subordinado	
<i>Scopimera globosa</i> (cangrejo)	Se aparean dentro de la madriguera de la hembra	Machos grandes	Koga, 1998
	Se aparean fuera de la madriguera de la hembra	Machos chicos	
<i>Onthophagus binodis</i> <i>O. taurus</i> (escarabajos)	Custodia de pareja	Machos grandes con cuernos	Simmons, et al., 1999
	Cópulas furtivas	Machos chicos sin cuernos	
<i>Gobius</i> (peces)	Territoriales	Machos grandes	Marconato, et al., 1996
	Cópulas furtivas	Machos chicos	
<i>Pelobates fuscus</i> (rana)	Cantores territoriales	Machos grandes y pesados	Eggert y Guyétant, 2003
	Satélites	Machos chicos y ligeros	
<i>Vipera berus</i> (serpiente)	Custodia de pareja	Machos grandes	Madsen et al., 1993
	Copulan cuando se ausenta el macho territorial	Machos chicos	
<i>Ameiva plei</i> (lagartija)	Custodia de pareja	Machos grandes	Censky, 1995
	Hostigamiento y cópulas forzadas	Posiblemente machos más chicos que los que custodian	
<i>Lyrurus tetrix</i> <i>Andropadus latirostris</i> (aves)	Cortejo en grupo: Leks	Adultos o dominantes	Kruijt y Hogan, 1967; Brossett, 1982 citados en Lanctot et al., 1998
	Solitarios	Jóvenes o subordinados	

espermática que enfrentan estos machos es relativamente bajo (Parker, 1990). Por otro lado, los machos de condición baja (p. ej., pequeños, jóvenes o subordinados) suelen emplear tácticas reproductivas oportunistas para aparearse (p. ej., cópulas forzadas o rápidas; cuadro 1). El riesgo de competencia espermática para estos machos es relativamente alto debido a que las hembras podrían haberse apareado previamente con otro macho o podrían hacerlo después del apareamiento oportunista (Parker, 1990).

### **Adaptaciones de los machos para enfrentar la competencia espermática**

Las asimetrías en el riesgo e intensidad de competencia espermática que enfrentan los machos en relación con la táctica reproductiva que emplean, traen consigo diferencias en la probabilidad de que sus espermatozoides entren al grupo de fertilización. En consecuencia, como parte de su táctica reproductiva, los machos han desarrollado adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales dirigidas a incrementar la probabilidad de éxito de fertilización de su esperma respecto al de sus rivales (Parker, 1970, 1984, 1998; Birkhead y Møller, 1992; Wedell et al., 2002). Tal objetivo es alcanzado previniendo que eyaculados de machos rivales entren al grupo de fertilización, incrementando la probabilidad de que los propios espermatozoides entren a dicho grupo o haciendo que predominen en éste (Parker et al., 1990).

Los machos podrían prevenir la competencia de su eyaculado con el de otros machos al custodiar a las hembras durante su periodo receptivo, impidiendo a machos rivales copular con ellas (p. ej., Parker, 1970; Sherman, 1989; Anderson y Vitt, 1990; Birkhead y Møller, 1992; Alcock, 1994; Bateman y MacFadyen, 1999; Komdeur et al., 1999). También podrían prevenir la competencia de su eyaculado con eyaculados rivales al incluir en éste sustancias que inducen la no-receptividad en las hembras con

las que se aparearon (revisión en Ringo, 1996; Baer et al., 2001; Mikheyev, 2003) o al impedir que los eyaculados rivales lleguen al sitio de fertilización, en caso de que la hembra copule con otro macho (p. ej., mediante tapones seminales, Parker, 1970, Matsumoto y Suzuki, 1992, Duvoisin et al., 1999, Shine et al., 2000, Polak et al., 2001, Parga, 2003; o mediante espermatozoides especializados en inactivar o destruir a espermatozoides rivales, Silberglied et al., 1984, Wedell, 2001).

En algunas especies, los machos podrían incrementar la probabilidad de que sus espermatozoides entren al grupo de fertilización transfiriendo más esperma (tanto en volumen como en número de espermatozoides) al realizar cópulas prolongadas (revisión en Parker, 1970; Olsson, 2001; García-González y Gomendio, 2004). Esto podría permitirles aportar una mayor proporción de espermatozoides al grupo de fertilización en comparación con machos que copulan por menos tiempo. En otras especies, los machos remueven los eyaculados rivales que han sido depositados previamente y después introducen su propio eyaculado, reduciendo el número de espermatozoides competidores (Parker, 1970; Córdoba-Aguilar, 1999, 2002; revisión en Córdoba-Aguilar et al., 2003; Cordero Rivera et al., 2004). La remoción de eyaculados puede ser mecánica, mediante estructuras especializadas (p. ej., el edeago de la libélulas, Waage, 1979; Córdoba-Aguilar et al., 2003; Cordero Rivera et al., 2004), mediante un eyaculado voluminoso que desplace activamente al eyaculado previo (Parker, 1970; Simmons y Parker, 1992; Wedell et al., 2002) o mediante la explotación sensorial por el macho que estimule la expulsión del eyaculado por la hembra (Córdoba-Aguilar, 1999, 2002; Cordero Rivera et al., 2004). Por último, los machos podrían contar con patrones obligados o facultativos de gasto en eyaculado, como veremos a continuación.

## ***Gasto en eyaculado***

El gasto en eyaculado es la cantidad de recursos reproductivos que un macho asigna a un eyaculado y cuenta con dos componentes primordiales: la asignación “gamética” (los espermatozoides) y la asignación “seminal” (los demás componentes del eyaculado; Parker, 1982). Este gasto se ha medido principalmente en términos del tamaño de los testículos en relación con el tamaño del cuerpo (en adelante, tamaño relativo de los testículos; p. ej., Gage et al., 1995; Hosken, 1997; Stockley et al., 1997; Simmons et al., 1999; Hosken y Ward, 2001; Byrne et al., 2002; Tomkins y Simmons, 2002; Jolly y Phillips-Conroy, 2003) y del número de espermatozoides por eyaculado (p. ej., Gage et al., 1995; Stockley et al., 1997; Shaus y Sakaluk, 2001; Evans et al., 2003; Zbinden et al., 2004; García-González y Gomendio, 2004). El tamaño relativo de los testículos, por lo general, se relaciona positivamente con la cantidad de eyaculado producido (tanto en términos del número de espermatozoides por eyaculado como del volumen del mismo; Licht, 1984; Møller, 1989; Schärer et al., 2004). En cuanto al número relativo de espermatozoides, se sabe que éste se relaciona con el éxito de fertilización de un macho (Parker, 1982; Parker et al., 1990; Wedell et al., 2002) dada la relación positiva entre la aportación relativa de espermatozoides al grupo de fertilización y la probabilidad de fertilizar óvulos.

Podría pensarse que si el éxito de fertilización de los machos depende del número de espermatozoides que aportan al grupo de fertilización, entonces deberían producir la mayor cantidad de espermatozoides posibles. Sin embargo, los machos no pueden producir espermatozoides de forma ilimitada, como tradicionalmente se había asumido (revisión en Dewsbury, 1982). La producción de los espermatozoides, la del semen o la de las estructuras que contienen a los espermatozoides (espermatóforos)

podría ser costosa para los machos en términos de su supervivencia (Van Voorhies, 1992) y de los requerimientos energéticos (Gage y Cook, 1994; Olsson et al., 1997) y temporales (Preston et al., 2001) que implica producir cada eyaculado. En consecuencia, los machos deberían tener una inversión estratégica de su eyaculado en cada apareamiento de acuerdo con el riesgo o la intensidad de competencia espermática que enfrentan o perciben (Parker, 1998; Wedell et al., 2002), con el fin de que sus espermatozoides predominen en el grupo de fertilización al menor costo posible. Es decir, los machos que enfrenten un riesgo o intensidad de competencia espermática alto deberían tener un gasto en eyaculado alto en relación con el de aquellos machos cuyo riesgo de competencia espermática sea bajo (Parker et al., 1997).

La inversión estratégica del eyaculado con relación al riesgo de competencia espermática se ha demostrado en diversos estudios en los que se ha hallado un patrón general de que los machos con riesgo de competencia espermática alto tienen testículos más grandes (Hosken, 1997; Simmons et al., 1999; Hosken y Ward, 2001; Byrne et al., 2002; Tomkins y Simmons, 2002; Jolly y Phillips-Conroy, 2003) y un mayor número de espermatozoides por eyaculado (Shaus y Sakaluk, 2001; Zbinden et al., 2004) que los que enfrentan un riesgo de competencia espermática bajo. En dichos estudios, la variación en el riesgo de competencia espermática se ve expresado en la variación en el número de competidores (ningún o pocos competidores con bajo riesgo vs. uno o muchos competidores con alto riesgo; Byrne et al., 2002; Hosken y Ward, 2001; Jolly y Phillips-Conroy, 2003; Hosken, 1997; Schaus y Sakaluk, 2001), la táctica reproductiva empleada (custodios con bajo riesgo vs. oportunistas con alto riesgo; Simmons et al., 1999; revisión en Tomkins y Simmons, 2002) y el tamaño del macho

competidor (competidores grandes con bajo riesgo vs. pequeños con alto riesgo; Zbinden et al., 2004). Los estudios anteriores han empleado invertebrados, peces, aves y mamíferos, pero hasta el momento no existen estudios semejantes en reptiles.

### **Riesgo de competencia espermática y gasto en eyaculado en la lagartija rayada**

Diversos aspectos ecológicos de la lagartija rayada, *Aspidoscelis costata*, de Isla Isabel, Nayarit, sugieren que, en general, los machos enfrentan importantes presiones de competencia espermática. Los individuos de esta población tienen un sistema de forrajeo activo, no son territoriales y sus ámbitos hogareños se traslapan entre sí (J. Zaldívar, datos no publicados), por lo que la probabilidad de encuentros entre individuos es alta. Aunado a ello, la proporción operativa de sexos está sesgada hacia machos (en promedio 0.05 hembras potencialmente fértiles por macho sexualmente activo en un periodo de 1-2 días dado; J. Zaldívar, datos no publicados). En otras palabras, aunque la tasa de encuentros macho-hembra es alta, la probabilidad de que un macho encuentre hembras receptivas y fértiles (en esta especie la receptividad y fertilidad coinciden, J. Zaldívar, datos no publicados) es muy baja. En consecuencia, es de esperar que la competencia entre los machos por las hembras receptivas sea intensa.

En esta lagartija, como en otros teiidos (Anderson y Vitt, 1990; Censky, 1995), se ha visto que los machos más grandes de la población (longitud hocico-cloaca, LHC > 86 mm, S. Ancona, com. per.; J. Zaldívar, datos no publicados) llevan a cabo el acompañamiento post-copulatorio como táctica reproductiva (en adelante, táctica de cortejo/acompañamiento). En esta táctica, los machos cortejan a una hembra receptiva a la vez, copulan con ella y, tras la cópula, se mantienen cerca de ella de 1 a 4 días (lapso en el que copulan repetidamente con la hembra; J. Zaldívar, datos no

publicados). Los machos que acompañan a las hembras repelen agresivamente a cualquier macho que se acerque a ellos o a su pareja y, dado que ganan (al término de una interacción agonística con otro macho permanecen en el sitio donde ocurrió ésta) prácticamente todos estos encuentros agonísticos, parecen ser muy eficaces para prevenir que su pareja copule con otros machos (J. Zaldívar, datos no publicados). En consecuencia, es probable que estos machos enfrenten un riesgo de competencia espermática bajo.

Por otro lado, en la población de Isla Isabel los machos están sexualmente maduros desde que alcanzan los 60 mm de LHC (J. Zaldívar, datos no publicados). Los machos pequeños enfrentan una notable desventaja al competir por las hembras con los machos más grandes debido a que, como en otras lagartijas (Vitt y Cooper, 1985; Cooper y Vitt, 1987; Lewis y Saliva, 1987; Anderson y Vitt, 1990; Censky, 1995), el macho más grande es quien suele ganar en encuentros agonísticos diádicos (J. Zaldívar, datos no publicados). Adicionalmente, los machos más grandes de talla podrían ser también los más grandes de edad (Anderson y Vitt, 1990; Castanet, 1994; Censky, 1997) y consecuentemente, tener mayor experiencia. De este modo, es posible que el tamaño de los machos y, por ende, su grado de dominancia determinen la táctica reproductiva que emplean: los machos pequeños y menos dominantes, al encontrarse en desventaja competitiva frente a los grandes y dominantes, podrían recurrir a embestir, perseguir y copular oportunamente a las hembras como táctica reproductiva alternativa al cortejo/acompañamiento (Censky, 1997). En la táctica oportunista se ha observado que los machos que encuentran una hembra no la cortejan, sino que la persiguen y sujetan con su hocico por la cola o las patas traseras. La hembra se sacude y frota contra rocas y otros objetos aparentemente para liberarse del macho y

frecuentemente lo logra, alejándose corriendo. En ocasiones, el macho logra montar a la hembra y copular con ella, tras lo cual, ésta se aleja corriendo. Tras este tipo de cópulas no se produce el acompañamiento post-copulatorio (J. Zaldívar, datos no publicados). Es de esperar que los machos que emplean la táctica oportunista enfrenten un riesgo de competencia espermática alto en relación con aquellos que recurren al cortejo/acompañamiento, dado que, al menos conductualmente, no pueden prevenir ni evitar que las hembras copulen con otros machos. En consecuencia, puede predecirse que los machos que llevan a cabo esta táctica tendrán un gasto en eyaculado más alto que el de los grandes y dominantes.

## **PREGUNTAS**

1. ¿Hay una relación positiva entre el tamaño (LHC) y el grado de dominancia de los machos?
2. ¿Hay relación entre la táctica reproductiva utilizada por los machos (“cortejo/acompañamiento” u “oportunista”) con su LHC y su grado de dominancia?
3. ¿Hay relación entre el gasto en eyaculado (en términos de la inversión gonadal y la concentración del eyaculado) de los machos y el riesgo de competencia espermática que enfrentan (asociado a la LHC y al grado de dominancia)?

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo general**

Conocer si el riesgo de competencia espermática y el gasto en eyaculado de los machos de la lagartija rayada *Aspidoscelis costata* se relacionan positivamente.

### **Objetivos particulares**

1. Determinar si el tamaño y el grado de dominancia de los machos se relaciona positivamente.
2. Determinar si la táctica reproductiva utilizada por los machos se relaciona con su tamaño y grado de dominancia.
3. Conocer si el gasto en eyaculado (en términos de la inversión gonadal y la concentración del eyaculado) de los machos se relaciona con el riesgo de competencia que enfrentan (asociado a la LHC y al grado de dominancia).

## HIPÓTESIS

1. Existe una relación positiva entre la LHC y el grado de dominancia de los machos de *A. costata*.

*Predicción 1.1.* Entre más grandes son los machos ganan un mayor porcentaje de interacciones agonísticas contra otros machos.

2. Los machos de mayor tamaño y grado de dominancia utilizan el cortejo/acompañamiento a hembras, mientras que los de menor tamaño y grado de dominancia utilizan la táctica oportunista.

*Predicción 2.1.* Entre más grandes y dominantes son los machos emplean más la táctica de cortejo/acompañamiento y menos la oportunista.

3. Los machos que enfrentan un alto riesgo de competencia espermática tienen un alto gasto en eyaculado.

Suponiendo que los machos pequeños y menos dominantes enfrentan un mayor riesgo de competencia espermática en comparación con los machos grandes y dominantes, entonces:

*Predicciones, 3.1.* La inversión gonadal (peso de las gónadas relativo al peso del cuerpo) y *3.2.* la concentración de espermatozoides por eyaculado de los machos pequeños y menos dominantes será mayor que la de los machos grandes y dominantes.

## MÉTODO

### Sujetos de estudio

Llevé a cabo este estudio de junio a agosto de 2003 en la Isla Isabel, Nayarit, México (21° 51' N y 105° 53' W; CONANP, 2003). Observé 40 machos de lagartija rayada de talla reproductiva (LHC = 60-100 mm) durante sus horas de mayor actividad (1000-1200 h) en los sitios más accesibles de la isla (i.e., valles y pendientes poco pronunciadas). Al principio del estudio y antes de empezar las observaciones, clasifiqué a los machos en cuatro categorías de tamaño (LHC): categoría I, de 60.0 a 69.9 mm; categoría II, de 70.0 a 79.9 mm; categoría III, de 80.0 a 89.9 mm y categoría IV, de 90.0 a 100.0 mm. Esto último lo hice con el fin de observar individuos de distintas tallas reproductivas y así evitar sesgos en la muestra. Observé, en días sucesivos, a un macho de la categoría I, uno de la II, uno de la III y uno de la IV y repetí este ciclo hasta haber observado a 10 machos de cada categoría para determinar su grado de dominancia y la táctica reproductiva que emplearon. Estimé el tamaño de cada individuo antes de observarlo colocando a un lado de éste una escala de 10 cm (precisión = 1 cm) y estimé el sexo de la lagartija basándome en el grosor de la parte basal de su cola (♂ = cola ancha, ♀ = cola angosta). Confirmé estas estimaciones al final de cada observación, midiendo la LHC del macho con un vernier (precisión = 0.1 mm) y evertiendo sus hemipenes.

Marqué el dorso de cada macho focal con pintura plástica inflable de color naranja para camisetas. Coloqué aproximadamente 1 ml de pintura en el extremo de una manguera de plástico sujeta a una vara de 1.5 m de largo, acerqué lentamente ese

extremo a una altura de 10-15 cm sobre el dorso del macho y expulsé la pintura inyectando aire por el otro extremo de la manguera. Esperé diez minutos a una distancia de aproximadamente 2 m con respecto al macho para que se habituara a la marca y a mi presencia antes de iniciar el registro de conducta.

## **Observación y registro de conducta de los machos focales**

### ***Interacciones agonísticas intrasexuales***

Seguí en silencio, lenta y pausadamente a cada macho focal a una distancia de 1-2 m durante 2 h registrando en cinta de audio las interacciones agonísticas que éste sostuvo con otros machos. Las interacciones agonísticas que registré (distinguiendo entre las emitidas o las recibidas por el macho focal) fueron: *aproximación* (un macho camina hacia otro macho inmóvil que se encuentra a una distancia igual o menor a un metro), *seguimiento* (un macho camina y un segundo macho ubicado a una distancia máxima de un metro, camina detrás de él en la misma dirección y sentido dentro de los 5 seg siguientes al inicio del desplazamiento del primero), *embestida* (un macho corre hacia otro macho que se encuentra a una distancia máxima de un metro y se detiene bruscamente después de haber recorrido una distancia máxima de 50 cm), *arqueando* (un macho curva el lomo dorsalmente, aplana los costados lateralmente y extiende las cuatro patas, baja ligeramente la cabeza y proyecta la región gular), *danza con arco* (dos machos se arquean, orientan sus cuerpos en paralelo inverso y caminan describiendo círculos), *persecución* (un macho corre detrás de otro macho una distancia mayor de un metro), *mordida* (un macho sujeta con su hocico alguna parte del cuerpo de otro macho) y *pelea* (enfrentamiento vigoroso entre individuos que involucra contacto y mordidas). Consideré que la interacción agonística terminó cuando uno de los dos

machos involucrados se alejó del sitio donde ocurrió la interacción y consideré como perdedor a este último. Si la interacción agonística escalaba, sólo registraba la interacción previa a que alguno de los machos se alejara para identificar claramente al perdedor.

Durante los registros conductuales no pude distinguir el número de individuos con los que interactuó cada macho focal, debido a que éste era el único individuo marcado. Sólo pude distinguir el sexo de cada individuo con el que interactuó el macho focal y si este último emitía o recibía la conducta agonística. Determiné el grado de dominancia de cada macho focal como el porcentaje de interacciones agonísticas que ganó del total de las interacciones agonísticas intrasexuales que sostuvo durante el periodo de observación. Transformé los datos del porcentaje de interacciones agonísticas ganadas con raíz de arco-seno (Martin y Bateson, 1993) para que siguieran una distribución normal y evalué, mediante un coeficiente de correlación de Pearson, la relación entre el tamaño (LHC) de los machos focales y su porcentaje de interacciones agonísticas ganadas.

### ***Tácticas reproductivas de los machos***

Durante el seguimiento de los machos focales también registré las conductas de cortejo y oportunistas que cada macho focal dirigió a las hembras con las que interactuó con el fin de determinar la táctica reproductiva que éste empleó. Las conductas de cortejo fueron: *gulando* (el macho focal extiende las patas delanteras, baja ligeramente la cabeza y extiende la región gular cuando se encuentra a una distancia igual o menor de 50 cm de una hembra), *cortejo* (el macho focal camina en trayectoria circular alrededor de una hembra mientras ésta permanece inmóvil) y *cópula concertada*

(generalmente tras efectuar cortejo, el macho focal camina lentamente a lo largo del lomo de la hembra hasta situarse encima de ella mientras ésta permanece inmóvil, luego mueve su región cloacal y la base de la cola lateralmente hasta acomodar su cola por debajo de la cola de la hembra, introduce uno de sus hemipenes en la cloaca de ésta y muerde la parte posterior del dorso de la hembra; al terminar la cópula, la hembra permanece en el sitio donde ocurrió ésta).

Las conductas oportunistas fueron: *embestida y persecución* (definidas previamente; dirigidas por el macho focal a una hembra), *intento de cópula oportunista* (el macho focal persigue a una hembra, la alcanza y la muerde en la cola o en las patas mientras ésta se sacude y frota contra rocas y otros objetos; finalmente, la hembra se aleja corriendo sin que el macho la copule) y *cópula oportunista* (no está precedida de cortejo y antes de ésta el macho focal persigue, alcanza y muerde en la cola o patas a la hembra mientras ésta se sacude y frota contra rocas y otros objetos; el macho se monta sobre el dorso de la hembra, consigue sujetarla y copula con ella; al término de la cópula, la hembra se aleja corriendo del lugar donde ocurrió ésta).

Al igual que en el caso de la interacción de los machos focales con otros machos, en las interacciones del macho focal con hembras no pude distinguir el número de hembras con las que cada macho focal interactuó debido a que éstas no estaban marcadas. Calculé la proporción de conductas de cortejo y oportunistas que cada macho focal dirigió a hembras como el número de veces que el macho tuvo conductas de cortejo u oportunistas entre el total de veces que el macho interactuó con hembras. Utilicé sólo la proporción de conductas oportunistas para el análisis estadístico. La proporción de conductas oportunistas no siguió una distribución normal aún después haberla transformado con raíz de arco-seno (Martin y Bateson, 1993), por lo que

empleé correlaciones de Spearman para evaluar las relaciones entre la LHC y el porcentaje de interacciones agonísticas ganadas de los machos focales con la proporción de conductas oportunistas que emplearon.

## **Estimadores de gasto en eyaculado**

### ***Inversión gonadal***

Calculé la inversión gonadal de 60 machos de lagartija rayada sexualmente activos (LHC = 60-100 mm) que fueron capturados durante la temporada reproductiva de 1998 (marzo a agosto) en la Isla Isabel, Nayarit. Los machos fueron capturados entre las 0800 y 1500 h sobre los valles y pendientes menos pronunciadas de la Isla. Los machos fueron sacrificados intoxicándolos con éter (inyectándose en el cerebro), fijados en formol al 10 % y preservados en alcohol al 70 % (J. Zaldívar, datos no publicados). Los especímenes están depositados en la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología, UNAM. Las medidas que utilicé para el análisis fueron: el peso corporal húmedo (precisión = 0.01 g; peso de especímenes con testículos fijados y preservados, tras secarlos), el peso gonadal húmedo (precisión = 0.0001 g; peso de ambos testículos y sus epidídimos, extirpados tras la preservación de los especímenes) y la LHC (precisión = 0.1 mm; medida *ante-mortem*). Calculé el peso “somático” de cada macho como la diferencia entre el peso corporal y el peso gonadal. Transformé a logaritmo de base 10 los datos de peso gonadal y peso somático de los machos.

Agrupé a los machos en cuatro categorías de tamaño (definidas en “sujetos de estudio”) e hice un análisis de covarianza (ANCOVA, covariable: peso somático) para determinar si el peso gonadal difería entre las categorías de tamaño (LHC) de los

machos, cuando se controlaba el peso somático (Tomkins y Simmons, 2002). Utilicé este método porque permite detectar si hay diferencias en el peso testicular de los machos de distintas tallas o tácticas reproductivas y si éstas se relacionan con la competencia espermática (Tomkins y Simmons, 2002). Otros procedimientos, como el uso del índice somático gonadal (proporción del peso gonadal entre el peso corporal) y la regresión de los residuales del peso gonadal y el peso corporal, evalúan la inversión gonadal de manera errónea (revisión en Tomkins y Simmons, 2002). El índice somático gonadal asume que la variación en el peso gonadal que se debe al peso corporal puede ser controlada al dividir el peso gonadal entre el peso corporal (Packard y Boardman, 1987; Tomkins y Simmons, 2002). Este ajuste sólo es correcto cuando las variables de interés varían isométricamente (intercepto = 0 y pendiente = 1; Packard y Boardman, 1987; Tomkins y Simmons, 2002), lo cual no ocurre en mis datos (intercepto = -1.77, pendiente = 0.63). Cuando no se cumple el supuesto de isometría, aún si se encuentra una relación negativa significativa entre el índice somático gonadal y el tamaño corporal, no es posible distinguir si ésta es resultado de una posible adaptación a la competencia espermática o simplemente una relación de escalamiento entre el peso gonadal y el peso corporal (Tomkins y Simmons, 2002). En el caso de la regresión de los residuales del peso gonadal y el peso somático, este método ignora la posibilidad de que la relación entre el peso testicular y el peso somático difiera entre tácticas reproductivas o categorías de tamaño, lo cual sí contempla el ANCOVA (Tomkins y Simmons, 2002). Esto se debe a que en la regresión, el coeficiente de regresión se estima del conjunto de datos mientras que en el ANCOVA se estima para cada táctica reproductiva o categoría de tamaño (García-Berthou, 2001).

## ***Concentración de espermatozoides en el eyaculado***

### *Sujetos para las muestras de eyaculado*

Obtuve muestras de eyaculado de los mismos machos que observé en el campo. Para ello, capturé a cada macho focal al finalizar el registro conductual, lo llevé al laboratorio y lo aislé durante tres días para permitir que, en el caso de que hubiera copulado antes o durante el registro conductual, se reabasteciera de espermatozoides maduros (estimé ese tiempo considerando que en el caso de la lagartija *Anolis sagrei*, los machos tardan aproximadamente 73 horas en reabastecerse de esperma después de haber copulado; Tokarz, 1988, 1989; Tokarz y Slowinski, 1990; Tokarz y Kirkpatrick, 1991). Durante ese tiempo, mantuve a cada macho focal en una cubeta de 20 litros con 10 cm de tierra cubierta con pasto seco, un recipiente de plástico con agua y una teja como refugio. Por la mañana (~ 0730 h) coloqué las cubetas en el exterior para que recibieran luz solar, a partir de las 1100 h las mantuve bajo la sombra y por la noche (~ 1900-0730 h) las puse bajo techo. Coloqué diariamente en la cubeta de cada macho de 1-2 cucarachas vivas que capturé en la noche para que los machos se alimentaran. Al cuarto día de cautiverio coloqué a cada macho en un encierro experimental para que copulara con una hembra y obtener así el eyaculado (ver “obtención de eyaculado”, más adelante).

### *Encierro experimental*

Coloqué al aire libre un encierro circular de 1.5 m de diámetro con pared de fibra de vidrio y piso de lona plastificada y, frente a éste, coloqué una caseta de observación. Cubrí el piso del encierro con grava y a ésta la cubrí con hojarasca para evitar que el sol la calentara demasiado. En el centro del encierro puse ramas como refugio para la

lagartija. Cambié la hojarasca, las ramas y la capa superficial de la grava (~ 5 cm) después de cada ensayo para evitar que en éstas quedaran posibles señales químicas del macho focal que pudieran modificar la conducta del siguiente macho (p. ej., Quinn y Hews, 2005). Una lona de plástico cubría la mitad del encierro para que al menos una cuarta parte de éste permaneciera constantemente sombreado y una tela de mosquitero cubría el resto del encierro para que permaneciera soleado sin que se calentara en exceso (figura 1). El encierro recibía luz solar hasta después de las 1000 h, por lo que el macho focal empezaba su actividad después de esa hora y permanecía activo hasta después de la hora en que observaba las cópulas (ver “cópulas experimentales”, más adelante).

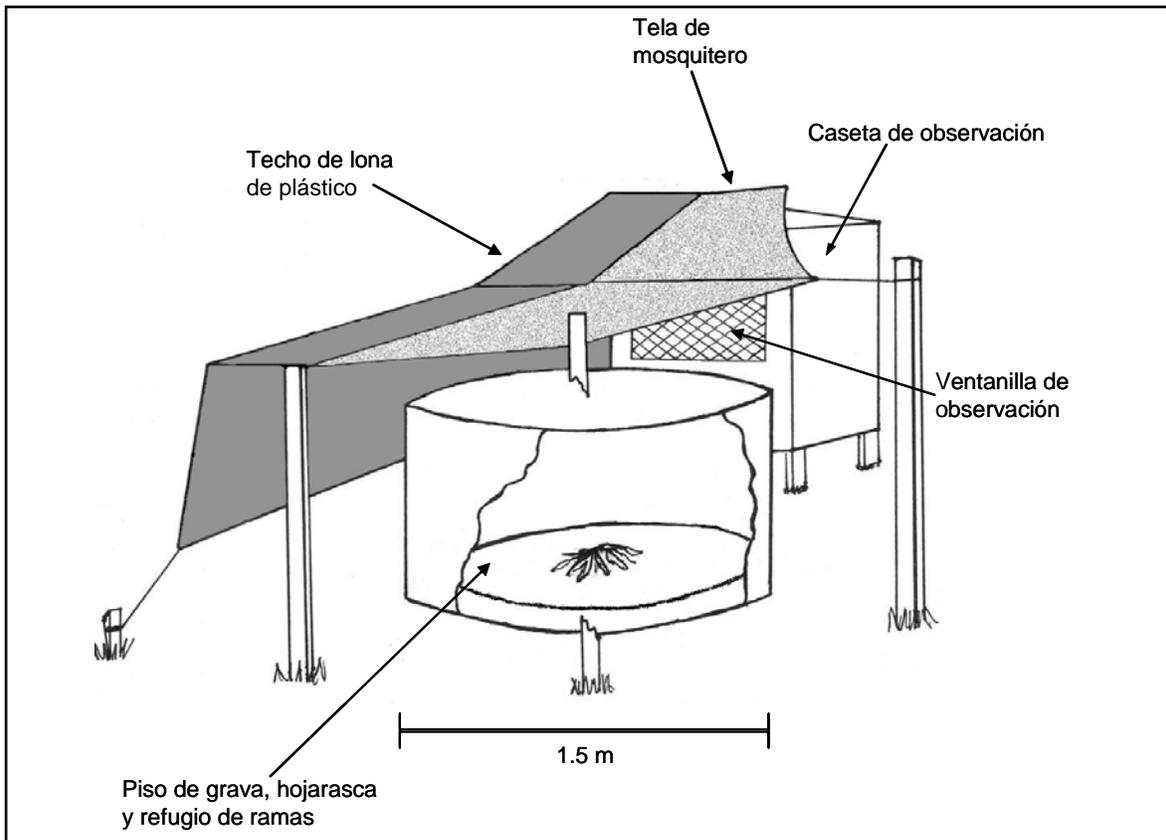


Figura 1. Encierro experimental.

*Hembras con las que copularon los machos focales (hembras “experimentales”).*

Antes de las observaciones conductuales de los machos focales capturé 10 hembras adultas de entre 70 y 75 mm de LHC. Dado que no es frecuente que los machos copulen con hembras grávidas (J. Zaldívar, datos no publicados), capturé hembras en las que no advertí huevos oviduciales al palparlas. Marqué a las hembras con cuentas de vidrio coloreado cosidas a su cola para identificarlas individualmente (Fisher y Muth, 1989) y las mantuve bajo las mismas condiciones de aislamiento que los machos focales. Alimenté a las hembras con cucarachas, coleópteros y larvas de lepidópteros que capturé en la isla para variar su dieta debido a que permanecían mayor tiempo en cautiverio que los machos. Mantuve a las hembras en cautiverio durante los 40 d que duró el estudio. Dividí estos 40 d en 4 periodos de 10 d cada uno (periodo A, B, C y D). Cada hembra copuló con un solo macho por periodo (cuatro machos en total, uno de cada categoría de tamaño). Aleatoricé el orden de las hembras y posteriormente, asigné aleatoriamente a cada hembra el orden de la categoría del macho con el que copularía en cada periodo (cuadro 2). Asigné el día en que copularía cada hembra en cada periodo de acuerdo a la categoría de tamaño del macho con el que le tocaría copular, procurando que el tiempo mínimo entre un macho y otro fuera de 7 días (cuadro 3).

#### *Obtención de eyaculado*

Anestesia de las hembras. Anestesié con frío a cada hembra experimental antes de cada cópula debido a que los machos copulan con cualquier hembra que permanezca inmóvil y porque las hembras no aceptan cópulas cuando no están ovulando. Entre las 0800 y 0900 h metí a la hembra en un saco herpetológico y

Cuadro 2. Orden de las hembras experimentales. La primera columna presenta a las hembras ordenadas alfabéticamente, las otras cuatro columnas muestran la categoría de tamaño del masto (I,HC en mm, I= 60.0-69.9; II = 70.0-79.9; III = 80.0-89.9 y IV = 90.0-100.0), asignado aleatoriamente, con el que copuló cada hembra en cada período.

Número	Período			
	A	B	C	D
1	I	IV	III	II
2	II	I	IV	III
3	III	II	I	IV
4	IV	III	II	I
5	I	IV	III	II
6	II	I	IV	III
7	III	II	I	IV
8	IV	III	II	I
9	I	IV	III	II
10	II	I	IV	III
11	III	II	I	IV
12	IV	III	II	I
13	I	IV	III	II
14	II	I	IV	III
15	III	II	I	IV
16	IV	III	II	I
17	I	IV	III	II
18	II	I	IV	III
19	III	II	I	IV
20	IV	III	II	I

Cuadro 3. Asignación del día de cópula de las hembras experimentales con los machos foveales de acuerdo al período y a la categoría de tamaño del masto focal (el número en itálica indica el número del masto focal (sólo está asignado) hacia la categoría (I, II) tiempo mínimo entre cópulas fue de 7 días (p. ej., el lapso entre cópulas de la hembra 10, marcadas en negritas).

Período	A							B							C							D																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
Día	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
Cat. I	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
Hembra	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40

después en una hielera con hielo. Dejé a cada hembra en contacto con el hielo hasta que, al manipularla, ésta se mantuviera inmóvil, con los ojos cerrados y sin responder a la manipulación<sup>1</sup>. En promedio, mantuve 4 h a las hembras en la hielera y ese mismo tiempo fue el que cada macho focal permaneció habituándose al encierro experimental.

Cóputas experimentales. Antes de incluir a cada hembra en el encierro experimental (entre las 1200 y 1300 h) revisé que en su cloaca no hubiera heces o urea que dificultaran la extracción del semen; de ser así, las retiré succionándolas con una pipeta pasteur. Sujeté a cada hembra con un cordón (sujeto a una caña de pescar) alrededor de la parte anterior de sus patas traseras y, desde la caseta de observación, metí al encierro a cada hembra para evitar que el macho se perturbara con mi presencia. Coloqué a cada hembra frente a cada macho focal y esperé a que éste copulara con ella, lo que generalmente ocurría durante los 10 min siguientes a la inclusión de la hembra en el encierro. Las hembras solían despertar completamente y rechazaban los intentos de cópula tras ese lapso, por lo que, si pasados diez minutos el macho no había copulado con la hembra, la retiraba, la ponía en la hielera de 30 a 40 min (hasta que estuviera nuevamente anestesiada) y repetía la prueba sólo una vez más.

Colecta de eyaculado. Inmediatamente después del término de la cópula (cuando la cloaca del macho se separaba de la de la hembra) saqué a la hembra del encierro. Succioné el semen que encontraba en la cloaca y en el recto de la hembra con una punta de micropipeta de 200 µl conectada a una manguera de plástico y enjuagada por

---

<sup>1</sup> Utilicé el frío como anestésico debido a que anestésicos como la ketamina, aún en dosis altas, no inducen la falta de respuesta al tacto y la hembra tarda mucho tiempo en recuperarse (J. Zaldívar, com. per.). Con el frío, las hembras permanecían completamente inmóviles al ser manipuladas, despertaban en menos de 10 minutos y en menos de 1 h se mostraban completamente activas.

dentro con solución diluyente de esperma (0.9 % de NaCl y 0.1 % de Tween 20) hasta no detectar eyaculado en la cloaca. Coloqué la muestra en un microtubo con 400  $\mu$ l de solución diluyente de esperma y repetí el proceso hasta no detectar semen en la cloaca de la hembra. Agité el tubo hasta diluir el semen, agregué 100  $\mu$ l de formol amortiguado (pH = 7.0) al 10% para fijar los espermatozoides y agité nuevamente (Tokarz, 1999). Mantuve las muestras de eyaculado en un refrigerador (a 4<sup>o</sup> C) hasta el término de la temporada campo (~ 1-40 d).

### *Efecto sobre las hembras experimentales*

Evalué si, como resultado del procedimiento de obtención de eyaculado, la condición física de las hembras experimentales se deterioró, utilizando el peso corporal de las hembras como un estimador de su condición. Dicho procedimiento, tal y como lo realicé (anestesia con frío durante varias horas a hembras de talla media que permanecieron durante varias semanas en cautiverio), no se había empleado en la lagartija rayada ni en ninguna otra lagartija, de manera que esta evaluación me permitió determinar si es un procedimiento recomendable para estudios futuros.

Al tiempo que capturé a las hembras experimentales (antes de las observaciones conductuales de los machos focales) capturé 10 hembras que no serían expuestas al procedimiento de obtención de eyaculado (hembras “control”) y que recibieron el mismo cuidado que las hembras experimentales. Asigné a las hembras a cada grupo de forma aleatoria, pero si capturaba dos hembras de LHC muy similar (p. ej., 72.6 y 72.4 mm) incluía a la de mayor LHC en el grupo experimental y a la de menor LHC en el grupo control. En promedio, los grupos difirieron significativamente en la LHC (media  $\pm$  error

estándar, EE; grupo control =  $71.5 \pm 0.6$  mm; grupo experimental =  $73.0 \pm 0.7$  mm;  $t = 3.29$ ,  $p = 0.004$ ).

Medí el peso de las hembras control y experimentales cuando las capturé (peso inicial) y al concluir el experimento (en la tarde del día 40; peso final). Calculé la diferencia entre el peso inicial y el peso final de cada hembra y comparé, con una prueba de  $t$ , la diferencia de peso entre el grupo experimental y el grupo control. Las hembras control aumentaron de peso durante el periodo en que las mantuve cautivas, mientras que las hembras experimentales perdieron peso y los cambios de peso de ambos tratamientos fueron significativamente distintos (media  $\pm$  EE; grupo control =  $0.43 \pm 0.64$  g; grupo experimental =  $-0.67 \pm 0.56$  g;  $t = 2.59$ ,  $p = 0.01$ ). De acuerdo con la evaluación anterior, el procedimiento de obtención de eyaculado que utilicé no es recomendable para estudios futuros.

#### *Conteo de espermatozoides*

Conté los espermatozoides en las muestras de eyaculado con un hematocitómetro mejorado de Neubauer de 0.1 mm de profundidad con línea brillante (Hausser Scientific®). El hematocitómetro cuenta con dos cámaras de conteo (superior e inferior) e hice el conteo de espermatozoides en ambas. Agité cada tubo de muestra con un vórtex durante seis minutos. Tomé una alícuota de 100  $\mu$ l de la parte media de la columna de muestra y llené por capilaridad la cámara superior del hematocitómetro. Regresé la porción no utilizada al tubo y esperé cinco minutos a que la muestra sedimentara en el hematocitómetro antes de empezar a contar los espermatozoides. Conté los espermatozoides que encontré en los 25 subcuadros de la cuadrícula central

con un microscopio óptico (aumento: 100x). Si un espermatozoide quedaba entre dos cuadros sólo lo contaba si estaba en el lado superior o el izquierdo del cuadro. Repetí el procedimiento para contar los espermatozoides en la cámara inferior y calculé el promedio de los conteos de las dos cámaras. Multipliqué el promedio por un factor de 10 para obtener el número de espermatozoides por milímetro cúbico y, finalmente, multipliqué este valor por 500 para obtener el número de espermatozoides en 500 mm<sup>3</sup> de muestra (Tokarz, 1999).

Transformé los datos del número de espermatozoides por eyaculado y la LHC de los machos focales con logaritmo de base 10 (Martin y Bateson, 1993) para que siguieran una distribución normal. Determiné, mediante correlaciones de Pearson, si el número de espermatozoides por eyaculado de los machos se relacionaba negativamente con su LHC y con su porcentaje de interacciones agonísticas intrasexuales ganadas. Los resultados se presentan como medias  $\pm$  error estándar, EE y el nivel de significancia es de 0.05. Todos los análisis estadísticos los hice con el programa STATISTICA<sup>®</sup> versión 5.5 (StatSoft, Inc., 1998) para Windows<sup>®</sup>.

## RESULTADOS

### Tamaño y grado de dominancia

Observé para cada macho focal de 1 a 52 interacciones agonísticas intrasexuales por periodo de observación. Los machos de las cuatro categorías de tamaño difirieron significativamente en la frecuencia promedio de interacciones agonísticas intrasexuales en las que participaron (Kruskal-Wallis,  $H_{3,40} = 7.82$ ,  $p = 0.04$ ), siendo los machos de la categoría I los que participaron con menor frecuencia en interacciones agonísticas que de la categoría IV (Dunn,  $Q = 2.67$ ,  $p < 0.05$ ; categoría, media  $\pm$  EE; I =  $9.30 \pm 0.88$  y IV =  $26.40 \pm 4.70$ ).

Del total de las interacciones agonísticas intrasexuales en las que participaron los machos focales, la proporción de conductas agonísticas que emitieron tuvo una relación positiva significativa con su LHC (correlación de Spearman,  $r_s = 0.72$ ,  $p < 0.0001$ ,  $n = 40$ ). Además, el porcentaje de interacciones agonísticas intrasexuales que ganaron los machos focales mostró una fuerte relación positiva con su LHC (correlación de Pearson,  $r = 0.80$ ,  $p < 0.0001$ ,  $n = 40$ ; figura 2). Lo anterior indica que los machos más grandes fueron más agresivos y ganaron un mayor porcentaje de interacciones agonísticas con otros machos que los de menor tamaño.

### Tácticas reproductivas de los machos

De los 40 machos focales que observé, sólo 35 interactuaron con hembras. De esos 35 machos, sólo 30 interactuaron en más de una ocasión con hembras y, por lo tanto, sólo consideré a estos últimos para el análisis.

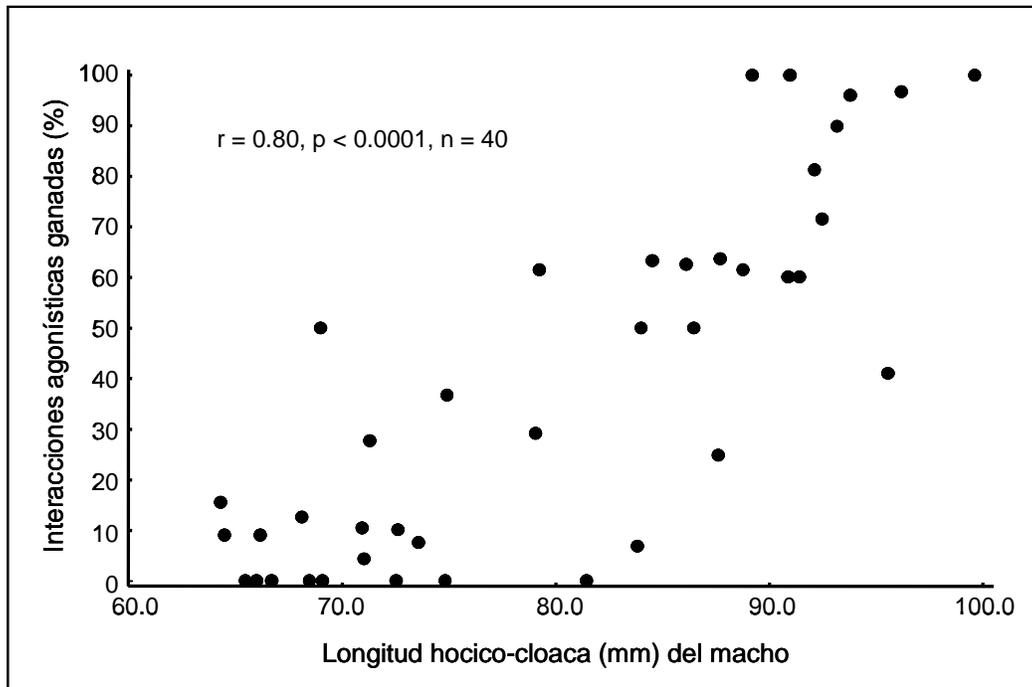


Figura 2. Grado de dominancia de los machos focales en relación con su tamaño corporal.

Observé para los 30 machos focales que interactuaron más de una vez con las hembras de 2 a 121 interacciones (categoría, media  $\pm$  EE; I =  $4.66 \pm 0.76$ , n = 6; II =  $9.71 \pm 1.67$ , n = 7; III =  $34.22 \pm 12.86$ , n = 9 y IV =  $30.22 \pm 12.90$ , n = 8). La frecuencia con la que los machos focales interactuaron con hembras tuvo una débil pero significativa relación positiva con la LHC de los machos (correlación de Pearson,  $r = 0.37$ ,  $p = 0.04$ , n = 30) y una relación positiva significativa con el porcentaje de interacciones agonísticas intrasexuales ganadas (indicador de dominancia de los machos;  $r = 0.49$ ,  $p = 0.007$ , n = 30). Es decir, que los machos de mayor tamaño y grado de dominancia fueron los que interactuaron más con hembras en comparación con los machos pequeños y menos dominantes.

En cuanto al tipo de interacción que los machos focales tuvieron con las hembras, principalmente observé gulandos, cortejos, embestidas y persecuciones. Sólo en tres ocasiones observé intentos de cópulas oportunistas: uno de un macho del grupo I (LHC = 69.0 mm) y los otros dos de machos del grupo III (LHC = 83.8 y 84.5 mm). Por último, de los 40 machos observados, sólo un macho de LHC = 91.0 mm sostuvo una cópula concertada y, tras la cópula, acompañó a la hembra (hasta que lo capturé). Del total de conductas que los machos focales dirigieron a las hembras, la proporción de conductas oportunistas no se relacionó con la LHC de los machos (correlación de Spearman,  $r_s = -0.35$ ,  $p = 0.06$ ,  $n = 30$ , figura 3). Sin embargo, es notable que los machos de LHC > 90 mm predominantemente cortejaron a las hembras (figura 3).

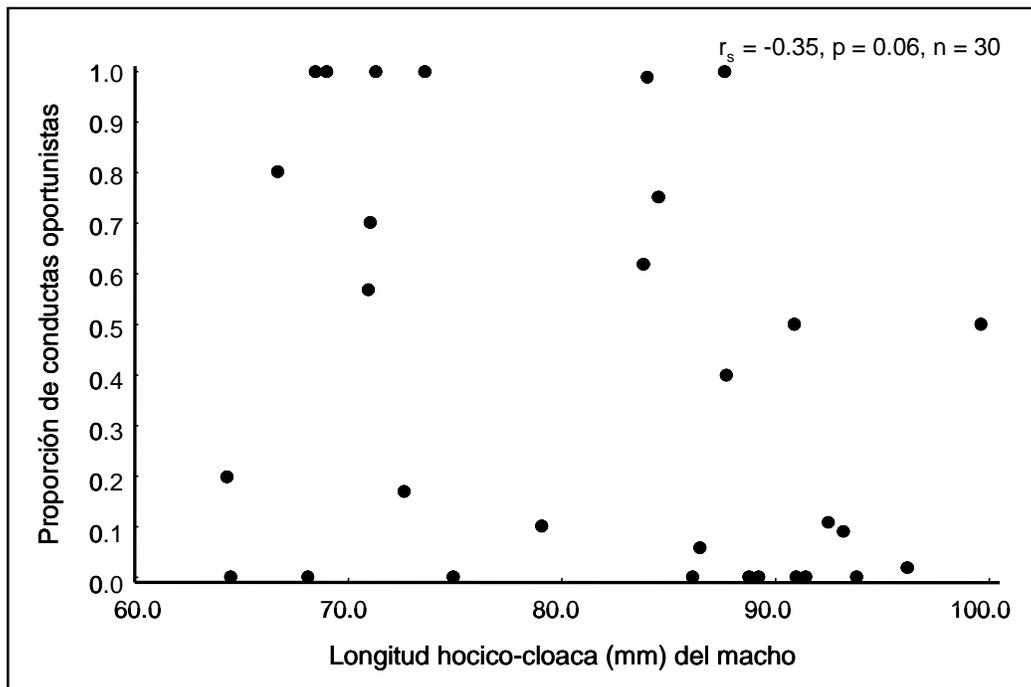


Figura 3. Conductas oportunistas de los machos focales hacia hembras en relación con el tamaño corporal de los machos.

La proporción de conductas oportunistas que los machos focales dirigieron a las hembras tuvo una relación negativa significativa con el porcentaje de interacciones agonísticas intrasexuales ganadas (correlación de Spearman,  $r_s = -0.46$ ,  $p = 0.009$ ,  $n = 30$ ; figura 4). En otras palabras, mientras más dominantes fueron los machos emplearon menos las conductas oportunistas y más el cortejo. Esta relación fue más estrecha en los machos que tuvieron un mayor grado de dominancia (porcentaje de interacciones agonísticas intrasexuales ganadas mayor de 70%; figura 4).

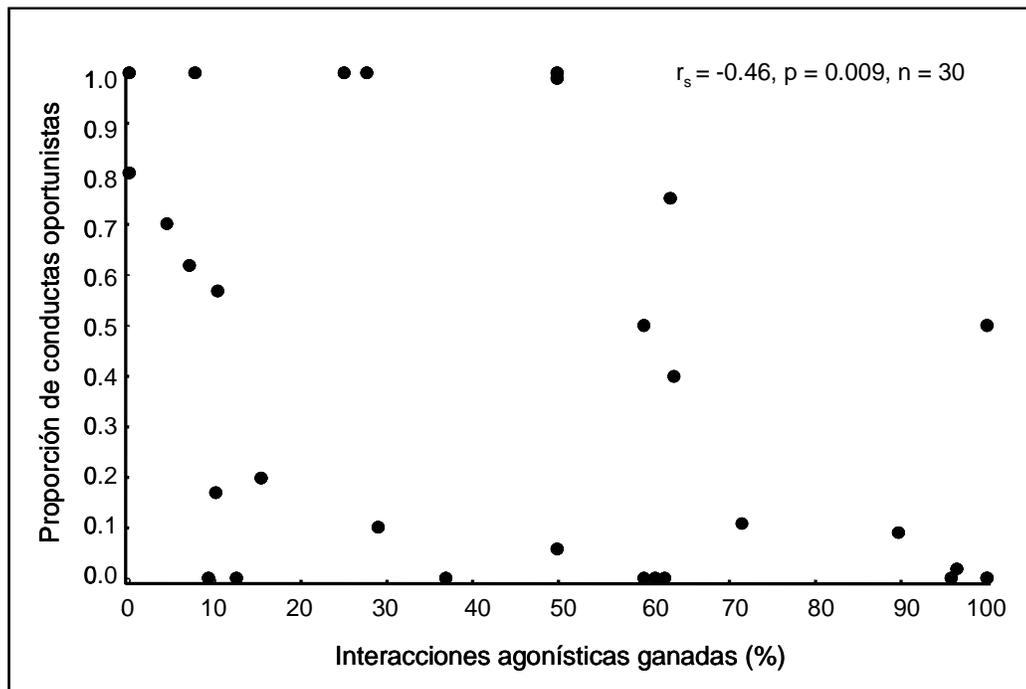


Figura 4. Conductas oportunistas de los machos focales hacia hembras en relación con el grado de dominancia de los machos.

En las dos relaciones anteriores se observa que los machos focales tanto emplearon conductas oportunistas como cortejaron a las hembras, pero aparentemente

hay un umbral a partir del cual los machos predominantemente cortejan a las hembras. Tal umbral coincide aproximadamente con el límite inferior de la categoría superior de tamaño (categoría IV, LHC = 90.0-100.0 mm) y con una proporción de interacciones agonísticas ganadas igual o mayor al 70%. De los ocho machos pertenecientes a la categoría IV, seis realizaron conductas asociadas al cortejo más del 80% de las veces en que interactuaron con hembras y ganaron más del 70% de sus interacciones agonísticas con otros machos. Los otros dos machos cortejaron a las hembras la mitad de veces que interactuaron con ellas; uno de ellos (LHC = 99.6 mm) ganó todas sus interacciones agonísticas con otros machos mientras que el otro (LHC = 90.6 mm) ganó el 60% de dichas interacciones.

## **Gasto en eyaculado**

### ***Inversión gonadal***

Los datos del logaritmo del peso somático y del peso gonadal, así como los del tamaño corporal de los machos cumplieron el supuesto de normalidad, pero no se cumplió el de homogeneidad de varianzas (Levene,  $F_{3,56} = 3.97$ ,  $p = 0.01$ ). Sin embargo, aún así, llevé a cabo el ANCOVA, dado que el estadístico F es lo suficientemente robusto a desviaciones del supuesto de homoscedasticidad (Lindman, 1974; Field, 2004). Evalué el supuesto de homogeneidad de regresión (homogeneidad del coeficiente de regresión entre grupos) calculando la interacción entre las categorías de tamaño y la covariable (logaritmo del peso somático). Este supuesto se cumplió ( $F = 1.46$ ,  $gl = 3$ ,  $p = 0.23$ ; cuadro 4), por lo que usé el modelo reducido del ANCOVA (Tomkins y Simmons, 2002).

Cuadro 4. *Análisis de covarianza de la inversión gonadal de los machos*

	Modelo completo				Modelo reducido			
	gl	Cuadrados medios	F	p	gl	Cuadrados medios	F	P
Modelo	7	0.101	5.62	< 0.001	4	0.157	8.53	< 0.001
Grupo ♂	3	0.027	1.53	0.22	3	0.035	1.93	0.13
covariable <sup>a</sup>	1	0.208	11.59	0.001	1	0.272	14.77	< 0.001
Grupo*covariable	3	0.026	1.46	0.23				
Error	52	0.017			55	0.018		

a. logaritmo del peso somático

La covariable logaritmo del peso somático tuvo una relación positiva significativa con el logaritmo del peso de los testículos ( $F = 14.77$ ,  $gl = 1$ ,  $p < 0.001$ ; cuadro 4), pero el logaritmo del peso gonadal de los machos no difirió significativamente entre las cuatro categorías de tamaño (ANCOVA,  $N = 60$ ,  $F = 1.93$ ,  $p = 0.13$ , potencia = 0.47,  $n_{deseada} = 14$  para cada grupo; cuadro 4). Es posible que no haya encontrado diferencias significativas entre los grupos de tamaño debido a que la  $n$  en cada categoría de tamaño debería ser como mínimo de 14 machos para alcanzar una potencia de 0.8 (lo que no ocurrió en los grupos I y IV que tuvieron 6 y 4 machos, respectivamente; figura 5).

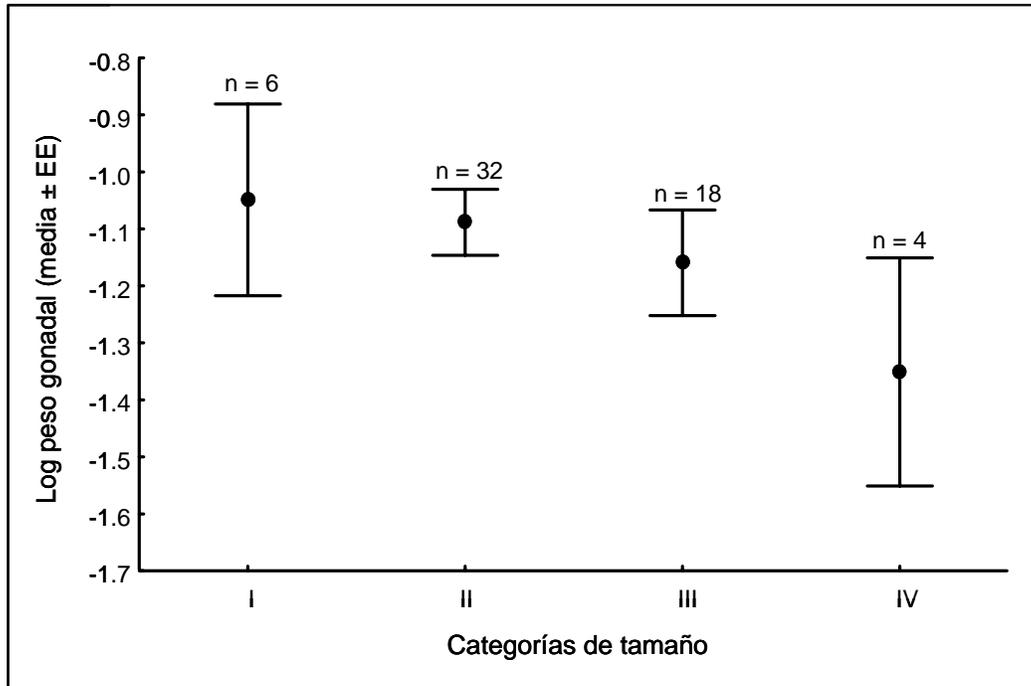


Figura 5. Inversión gonadal en función del tamaño (longitud hocico-cloaca, LHC) de los machos (categoría, LHC; I, 60.0-69.9 mm; II, 70.0-79.9 mm; III, 80.0-89.9 mm y IV, 90.0-100 mm)

### ***Concentración del eyaculado en relación con el tamaño y grado de dominancia de los machos***

Todos los machos focales copularon con la hembra anestesiada. Durante la cópula experimental (ver sección de métodos), la hembra se despertó y forcejeó (caminaba intentando alejarse del macho) con 11 de los 40 machos focales. En promedio, la latencia al inicio de la cópula (tiempo que transcurrió desde que ingresé la hembra al encierro hasta que inició la cópula) fue de 5 min 47 s ( $\pm$  40 s, mínimo = 2, máximo = 17 min; éste tiempo máximo fue un caso único y extremo, la hembra despertó durante los primeros 10 min, pero permaneció inmóvil, por lo que decidí esperar hasta que se

produjera la cópula). Repetí la prueba de obtención de eyaculado (el mismo día de la primera prueba, ver “cópulas experimentales”, en la sección de métodos) a 6 de los 40 machos focales (2 de la categoría I, 2 de la III y 2 de la IV): 5 debido a que la duración de la cópula fue de entre 15 s y 1 min y posiblemente no hubieran eyaculado aún; y el último porque dejé caer la caña con la que sujetaba a la hembra y la cópula se interrumpió. Antes de repetirle la prueba de obtención de eyaculado a estos seis machos, revisé su cloaca succionando lo que encontraba en ella. Guardé esa muestra en un microtubo y posteriormente, le hice el “conteo de espermatozoides” (ver en la sección de métodos) para verificar si los machos habían transferido o no espermatozoides durante la primera cópula con la hembra. La duración promedio de la cópula (sin incluir a los machos a los que les repetí la prueba) fue de 4 min 6 s  $\pm$  23 s y no difirió significativamente entre categorías de tamaño (ANOVA de 1 vía,  $F_{3,30} = 0.12$ ,  $p = 0.95$ ). Para 5 de los 6 machos a los que les repetí la prueba, la duración promedio de la cópula fue de 3 min 28 s  $\pm$  41 s. El sexto macho (LHC = 92.1 mm) copuló nuevamente durante menos de 30 s y no hice una tercera prueba.

En promedio, colecté el eyaculado en 5 min (mínimo = 3, máximo = 8 min) y éste tiempo no difirió significativamente entre categorías de tamaño (ANOVA de 1 vía,  $F_{3,36} = 1.41$ ,  $p = 0.25$ ). Encontré espermatozoides sólo en 29 de las 40 muestras de eyaculado (5 de la categoría I, 7 de la II, 10 de la III y 6 de la IV). En uno de esos conteos obtuve un valor extremo de 781,500 espermatozoides de un macho de LHC = 83.8 mm (en promedio obtuve 144,664  $\pm$  32,871 espermatozoides por eyaculado y sin el valor extremo 121,920  $\pm$  24,595). Ninguna de las primeras muestras de los seis machos a los que les repetí la prueba de obtención de eyaculado contenían espermatozoides.

La concentración de espermatozoides por eyaculado en 500  $\mu$ l de muestra no se relacionó con la duración de la cópula (correlación de Pearson con el dato extremo,  $r = -0.29$ ,  $p = 0.12$ ,  $n = 29$ ; sin el dato extremo,  $r = -0.22$ ,  $p = 0.24$ ,  $n = 28$ ), el tiempo de colecta del eyaculado (correlación de Pearson con el dato extremo,  $r = -0.80$ ,  $p = 0.67$ ,  $n = 29$ ; correlación de Spearman sin el dato extremo,  $r_s = -0.05$ ,  $p = 0.78$ ,  $n = 28$ ) ni con la talla relativa de la hembra (LHC de la hembra entre la LHC del macho, correlación de Spearman con el dato extremo,  $r_s = -0.33$ ,  $p = 0.08$ ,  $n = 29$ ; sin el dato extremo,  $r_s = -0.34$ ,  $p = 0.07$ ,  $n = 28$ ).

La concentración de espermatozoides por eyaculado en 500  $\mu$ l de muestra tampoco se relacionó negativamente con el tamaño de los machos (correlación de Pearson con el dato extremo,  $r = 0.19$ ,  $p = 0.32$ ,  $n = 29$ ; sin el dato extremo,  $r = 0.31$ ,  $p = 0.10$ ,  $n = 28$ , potencia = 0.36,  $n_{deseada} = 79$ ) ni con su grado de dominancia (correlación de Pearson con el dato extremo,  $r = 0.02$ ,  $p = 0.92$ ,  $n = 29$ ; sin el dato extremo,  $r = 0.16$ ,  $p = 0.40$ ,  $n = 28$ , potencia = 0.12,  $n_{deseada} = 290$ ).

## DISCUSIÓN

### **Tamaño, dominancia y sus relaciones con la táctica reproductiva masculina**

En los machos de lagartija rayada de Isla Isabel, el tamaño corporal y el grado de dominancia se relacionan estrechamente: los machos de mayor talla interactúan agonísticamente con mayor frecuencia, emiten más conducta agresiva y ganan una mayor proporción de las interacciones agonísticas en las que participan que los machos de menor talla. En otras palabras, los machos más grandes de la población son más agresivos y dominantes sobre otros machos y, por lo tanto, en esta especie el tamaño corporal de un macho parece ser un buen indicador de su estatus social.

No obstante la estrecha relación del tamaño corporal con el grado de dominancia, estos factores se relacionaron de manera distinta con la táctica reproductiva empleada por los machos. El tamaño corporal no se relacionó con la proporción de conductas oportunistas que los machos dirigieron hacia las hembras. En cambio, el grado de dominancia de los machos se relacionó significativamente con dicha proporción. Aún cuando la proporción de conductas oportunistas de los machos no se relacionó con su tamaño corporal y la relación de ésta con el grado de dominancia fue poco estrecha, aparentemente existe un umbral de talla y dominancia a partir del cual los machos predominantemente cortejan a las hembras en vez de emplear conductas oportunistas. Tales machos se encuentran por arriba de los 90 mm de LHC y ganan más del 70% de sus interacciones agonísticas. En otro estudio con lagartijas rayadas en el que se buscaron sistemáticamente machos en acompañamiento se encontró que todos éstos estuvieron por arriba de los 86 mm de LHC (el criterio para incluir a los machos en esta categoría fue que, al ser encontrados, estuvieran a una

distancia  $\leq 0.5$  m de una hembra adulta o que, después de cortejar y copular con la hembra, permanecieran a dicha distancia de ella, sin importar el tamaño de los machos; S. Ancona, com. per.). Mi estudio y el de S. Ancona apoyan la idea de que los machos más grandes y dominantes de esta población predominantemente cortejan y acompañan a las hembras.

En la población de lagartijas de Isla Isabel, las hembras fertilizables (es decir, receptivas y ovulantes) son un recurso limitado y, aparentemente, la competencia entre los machos por éstas es intensa (J. Zaldívar, datos no publicados). En tal escenario, se esperaría que sólo los machos más grandes (LHC  $> 90$  mm) y dominantes ( $> 70\%$  de interacciones agonísticas ganadas) cuenten con la capacidad competitiva para excluir agresivamente a sus rivales y monopolizar a las hembras fertilizables. Tal es el caso en otras especies de lagartijas no territoriales (p. ej., *Eumeces laticeps*, Vitt y Cooper, 1985; *Cnemidophorus tigris* = *Aspidoscelis tigris*, Anderson y Vitt, 1990; *Ameiva plei*, Censky, 1995) en las que sólo aquellos machos por arriba del promedio de talla reproductiva masculina fueron observados acompañando hembras. Por otra parte, los machos más exitosos en la competencia intrasexual podrían, además, ser preferidos por las hembras para aparearse. Cooper y Vitt (1993) y Censky (1997) demostraron que las hembras de *E. laticeps* y *A. plei*, respectivamente, prefieren a machos grandes como parejas y rechazan a los pequeños aun en ausencia de machos grandes (Censky, 1997).

En cuanto a los machos que se encuentran por debajo del aparente umbral de talla (LHC  $< 90$  mm) y dominancia ( $< 70\%$  de interacciones agonísticas ganadas) - en adelante "machos menores" -, encontré que éstos tanto emplean conductas oportunistas como cortejan a las hembras, de manera que no parecen emplear

exclusivamente una táctica reproductiva. A continuación revisaré si es posible que los machos menores incrementen su probabilidad de acceder a cópulas con las hembras al llevar a cabo ambas tácticas.

### *Cortejo y acompañamiento*

A pesar de que los machos menores cortejan a las hembras, es poco probable que logren copular y acompañar a estas, ya que podrían ser alejados agresivamente de las hembras e incluso ser lesionados por otros machos. Más aun, las hembras podrían rechazar a los machos menores. Censky (1997) demostró que hembras de la lagartija teiida *A. plei* cuyo acompañante es retirado experimentalmente, rechazan a machos más pequeños que los acompañantes aun si aquellos son más grandes que ellas. En suma, es poco probable que los machos menores accedan a cópulas con las hembras mediante el cortejo, ya sea porque otros machos los agredan y desplacen o porque las hembras los rechacen.

Aparentemente, los machos menores no obtienen ningún beneficio de emplear el cortejo, entonces ¿por qué lo llevan a cabo? Una posible explicación es que los machos requieran de práctica o experiencia para realizar adecuadamente este comportamiento y, eventualmente, ser aceptados por una hembra (p. ej., Stiles, 1982; Baird et al., 2001; Heckel y Helversen, 2002; Dukas, 2005). Es decir, los machos menores de la lagartija rayada podrían tener un cortejo poco elaborado (p. ej., aproximaciones abruptas e insistentes; Censky, 1997; despliegues poco frecuentes o de corta duración; Baird et al., 2001), el cual van perfeccionando (p. ej., aproximándose lentamente; Censky, 1997; haciendo despliegues frecuentes, pausados y duraderos; Baird et al., 2001) mientras llegan a una talla y experiencia que les permita competir por acompañamientos. Por

otro lado, cabe la posibilidad de que los machos menores cortejen a las hembras con el fin de poder acercarse a ellas e intentar cópulas oportunistas. En la lagartija rayada, los machos que intentan cópulas oportunistas en ocasiones se acercan a las hembras "gulando" (ver "tácticas reproductivas de los machos", en la sección de métodos), tras lo cual las embisten o persiguen (J. Zaldívar, datos no publicados; mis observaciones personales). Por otra parte, los machos menores podrían cortejar, copular e intentar acompañar a hembras menos preferidas por los machos grandes. En la lagartija rayada, las hembras acompañadas están por arriba de los 79 mm de LHC (J. Zaldívar, datos no publicados; S. Ancona, com. per.), aun cuando las hembras están sexualmente maduras desde los 68 mm (J. Zaldívar, datos no publicados). Dada la relación positiva de la talla de la hembra con su fecundidad (número de huevos por nidada; J. Zaldívar, datos no publicados) es posible que los machos grandes prefieran cortejar y acompañar a las hembras más grandes a fin de obtener más progenie. De ser así, se esperaría que los machos menores se aparearan con hembras pequeñas como se ha observado en otras lagartijas (p. ej., *Lacerta agilis*, Olsson, 1993). Sin embargo, aun cuando los machos menores de lagartija rayada sí cortejan a hembras pequeñas no se han observado acompañamientos entre éstos.

### *Conductas oportunistas*

Posiblemente la táctica oportunista sea el único medio por el que los machos menores obtienen cópulas con hembras que los hubieran rechazado. Esta táctica no estaría exenta de posibles costos para los machos: al perseguir, forcejear y copular oportunistamente con una hembra, los machos podrían hacerse más conspicuos a los depredadores (Andersson y Vitt, 1990) o a otros machos (incluyendo a machos

acompañantes) que podrían atacarlos y lesionarlos. Más aun, los machos podrían ser lesionados por las hembras ya que, en ocasiones, estas muerden a los machos durante los intentos de cópulas oportunistas (J. Zaldívar, datos no publicados; mis observaciones personales) y, en las interacciones agonísticas hembra-macho, las hembras de similar o mayor talla a la del macho suelen ganar (mis observaciones personales). Por otra parte, Zaldívar-Rae y Drummond (en prep.) observaron que los machos persiguen, embisten e intentan copular oportunistamente a hembras que están en fases no ovulatorias del ciclo ovárico, posiblemente porque la naturaleza súbita de estas cópulas les impide evaluar la condición reproductiva de las hembras. En consecuencia, dado que en las especies del género *Aspidoscelis* aparentemente no hay almacenamiento prolongado de esperma (Cuellar, 1966, 1968), es posible que los machos que copulan oportunistamente con hembras que están fuera de su periodo fértil "desperdicien" su eyaculado. Sin embargo, evidencia reciente indica que las cópulas oportunistas que ocurren cerca de la ovulación de la hembra pueden ser muy exitosas en términos de fertilización (J. Zaldívar, datos no publicados), pues los machos que las llevan a cabo engendran hasta el 100% de la nidada, incluso si la hembra copuló repetidamente con su acompañante en esa ventana de tiempo. Los eyaculados "desperdiciados" serían así, una inversión necesaria para obtener los beneficios reproductivos potenciales de las cópulas oportunistas. Las fertilizaciones vía cópulas oportunistas serían especialmente importantes en una especie relativamente longeva (algunas *Aspidoscelis* pueden vivir más de 6 años; Anderson y Vitt, 1990) y con crecimiento indeterminado, en la que los machos tardan varios años en llegar a las tallas mayores y, necesariamente, enfrentan la probabilidad de morir en el proceso. Al iniciar su actividad sexual temprano, los machos pequeños podrían engendrar algunos

hijos mediante cópulas oportunistas, antes de llegar a la talla adecuada para competir cortejando y acompañando a las hembras. Esto implicaría que su adecuación fuese al menos diferente de cero si murieran antes de llegar a las tallas mayores.

En resumen, los machos menores se encuentran en desventaja competitiva con respecto a los machos que están por arriba del umbral de talla ( $LHC > 90$  mm) y dominancia ( $> 70\%$  de las interacciones agonísticas ganadas) porque podrían ser "ineficaces" en el cortejo/acompañamiento y porque al emplear conductas oportunistas con las hembras no pueden prevenir ni evitar que éstas copulen con otros machos. Sin embargo, las cópulas oportunistas que ocurren en el periodo fértil de una hembra pueden resultar en la fertilización de algunos huevos o de toda la nidada y podrían proporcionar a los machos menores la única progenie que pueden obtener.

### **Gasto en eyaculado**

Las desventajas competitivas de los machos menores podrían traducirse en riesgo de competencia espermática, por lo que se esperaría que éstos tuvieran testículos más pesados y eyaculados con más espermatozoides que los machos por arriba del umbral de talla y dominancia (en adelante, "machos mayores"; Parker et al., 1997). Sin embargo, el peso testicular no difirió entre machos de diferentes categorías de tamaño y la concentración de espermatozoides por eyaculado tampoco se relacionó con el tamaño corporal ni con el grado de dominancia de los machos. Lo anterior sugiere que los machos menores no compensan sus desventajas reproductivas frente a los mayores invirtiendo más energía en desarrollar sus testículos o en el número de espermatozoides por eyaculado. A continuación evaluaré las distintas hipótesis que pudieran explicar estos resultados.

### *Ausencia de competencia espermática*

Las tácticas reproductivas empleadas por los machos podrían implicar asimetrías en el riesgo o intensidad de competencia espermática que éstos enfrentan. Sin embargo, es posible que los machos no enfrenten competencia espermática independientemente de la táctica reproductiva que empleen y en consecuencia, el gasto en eyaculado no difiera entre tácticas. Por ejemplo, en la abeja cavadora *Amegilla dawsoni*, los machos exhiben dos tácticas reproductivas distintas, pero el peso testicular y el volumen del eyaculado de los machos no difiere entre tácticas (Simmons et al., 2000). Los machos de esta especie no enfrentan competencia espermática, ya que las hembras copulan una sola vez y dejan de ser receptivas, por lo que los machos ignoran a las hembras ya apareadas (Simmons et al., 2000). En el caso de la lagartija rayada, la ausencia de competencia espermática no explica por qué los machos menores y mayores tuvieron un gasto en eyaculado similar, pues las hembras pueden recibir cópulas oportunistas o concertadas de varios machos durante los 1 a 4 días que permanecen receptivas (J. Zaldívar, datos no publicados.).

### *Riesgo de competencia espermática similar entre tácticas reproductivas*

Gage y colaboradores (1995) encontraron que si bien los machos que emplean tácticas reproductivas oportunistas deberían tener un gasto en eyaculado alto debido a que, en general, están sujetos a competencia espermática (pero véase Simmons et al., 2000 y la discusión anterior), el gasto en eyaculado de los custodios debería aumentar con la densidad de machos oportunistas presentes en la población y el consiguiente incremento en riesgo de competencia espermática para los custodios. De este modo, la diferencia del gasto en eyaculado entre tácticas debería reducirse conforme incrementa

la frecuencia de oportunistas (Gage et al., 1995). Este es el caso en los escarabajos *Onthophagus taurus* (Simmons et al., 1999) y las ranas *Crinia georgiana* (Byrne, 2004), entre otros ejemplos: en ambas especies hay más machos oportunistas que custodios y el gasto en eyaculado (en términos del peso testicular, volumen y número de espermatozoides por eyaculado) no difiere entre tácticas. En el caso de la lagartija rayada, los machos menores sobrepasan numéricamente a los mayores (los machos menores representan más del 90% de los machos de talla reproductiva; J. Zaldívar, datos no publicados), de manera que es razonable pensar que hay una mayor proporción de machos predominantemente oportunistas que de machos predominantemente custodios (i.e. machos que cortejan y acompañan). En consecuencia, es posible que los machos mayores enfrenten un riesgo de competencia espermática alto e inviertan de manera similar a los machos menores.

#### *Percepción del riesgo de competencia espermática y ajustes al gasto en eyaculado por los machos.*

Diversos estudios han demostrado que machos de distintas especies asignan estratégicamente su eyaculado en cada apareamiento dependiendo del riesgo de competencia espermática que perciben (revisión en Parker et al., 1997; Nicholls et al., 2001; Olsson, 2001; Reinhardt, 2001; Schaus y Sakaluk, 2001; revisión en Wedell et al., 2002; Evans et al., 2003; Pizzari et al., 2003; García-González y Gomendio, 2004; Zbinden et al., 2004). En otras palabras, los machos evalúan a través de distintos indicadores la probabilidad de que las hembras hayan copulado previamente o de que vayan a copular posteriormente con otro macho y asignan su eyaculado de acuerdo con dicha evaluación (Wedell et al., 2002). Un indicador de riesgo de competencia

espermática es la presencia de machos competidores, la cual promueve que los machos copulen por más tiempo (García-González y Gomendio, 2004) o que inviertan más espermatozoides en su eyaculado que cuando no hay competidores (Nicholls et al., 2001; Schaus y Sakaluk, 2001; Evans et al., 2003). En mi estudio, los machos permanecieron aislados durante tres días y durante la cópula con la hembra no hubo ningún otro macho presente. En ese contexto, es posible que los machos hayan percibido un riesgo de competencia espermática bajo o nulo y que en consecuencia, su inversión gamética fuera la menor posible. En consistencia con esta idea, encontré que los machos de lagartija rayada tuvieron de 6,250 a 781,500 espermatozoides por eyaculado, muy por debajo de los 3 a 4 millones de espermatozoides por eyaculado hallados en la lagartija *Anolis sagrei* (Tokarz, 1999).

#### *Inversión diferencial en componentes seminales*

Se sabe que durante la cópula los machos transfieren, además de espermatozoides, diversos productos seminales que no son producidos en los testículos (Eberhard y Cordero, 1995). Estos componentes seminales no espermáticos son carbohidratos, aminoácidos, proteínas, lípidos, iones y hormonas, entre otros. En los reptiles, los componentes seminales son producidos por el epidídimo, el segmento renal sexual y el ámpula de los conductos deferentes (revisión en Olsson y Madsen, 1998).

Los componentes seminales tienen diversas funciones. Una de ellas es favorecer la supervivencia de los espermatozoides en el tracto femenino al proveerles lubricación y nutrición, amortiguar el pH del tracto de la hembra, brindarles defensas contra agentes oxidativos (Eberhard y Cordero, 1995) o inhibir la movilidad de los espermatozoides dentro del tracto de la hembra fuera de la temporada reproductiva (p. ej., en la tortuga

*Trachemys scripta*; Garstka y Gross, 1990). Otra función de los componentes seminales es incrementar la movilidad de los espermatozoides (p. ej., en las lagartijas *Lacerta vivipara*, Depieges y Dacheux, 1985 y *Anolis carolinensis*, Cuellar et al., 1972). Los componentes seminales también pueden producir cambios en la fisiología o comportamiento de las hembras; por ejemplo, promueven la elección femenina de los espermatozoides, inducen la ovulación o suspenden la receptividad de la hembra (Eberhard y Cordero, 1995; revisión en Ringo, 1996; Baer et al., 2001; revisión en Chapman, 2001; Mikheyev, 2003). Además, los componentes seminales pueden formar tapones que dificultan la transmisión de eyaculados competidores (p. ej., en las serpientes *Thamnopsis radix*, *T. sirtalis*, *Vipera berus* y en la lagartija *Lacerta agilis*; revisión en Olsson y Madsen, 1998), previenen que el eyaculado salga del tracto reproductor de la hembra e incluso brindan una señal química de que la hembra ya se apareó (revisión en Olsson y Madsen, 1998; Shine et al., 2000).

Adicionalmente, existe evidencia de que los machos que emplean tácticas reproductivas oportunistas tienen espermatozoides más móviles (p. ej., Gage et al., 1995; Burness et al., 2004), más longevos (Gage et al., 1995) y eyaculados químicamente no detectables para otros machos (Locatello et al., 2002) que los machos con la táctica reproductiva en ventaja, aun cuando el número de espermatozoides es similar entre tácticas (Gage et al., 1995). Dado que los componentes seminales favorecen características como la movilidad y longevidad de los espermatozoides y son parte constitutiva del eyaculado, es posible que la asignación de los componentes seminales difiera de acuerdo a la táctica reproductiva que emplean los machos.

En la lagartija rayada se desconoce el tipo de componentes seminales presentes en el eyaculado y la función de éstos, pero aparentemente no inducen la falta de

receptividad de las hembras (durante 1-4 días las hembras tienen más de una cópula concertada con uno o más machos; J. Zaldívar, datos no publicados) ni promueven la formación de tapones seminales (durante la extracción del eyaculado no encontré estructuras sólidas o gelatinosas en la cloaca de la hembra). Por otro lado, queda por explorar si los componentes seminales presentes en el eyaculado de los machos de lagartija rayada difieren entre tácticas reproductivas.

*Otros factores que podrían influir en la concentración de espermatozoides del eyaculado de un macho.*

Es posible que la concentración de espermatozoides por eyaculado se relacione con factores como la talla de la hembra o la duración de la cópula. La talla de la hembra suele relacionarse con su fecundidad y en distintas especies, con excepción de los reptiles, se ha demostrado que el número de espermatozoides que un macho invierte por eyaculado se relaciona positivamente con ésta (p. ej., en peces, Shapiro et al., 1994; grillos, Gage y Barnard, 1996; polillas, Gage, 1998; langostas, MacDiarmid y Butler, 1999). En la lagartija rayada, la talla de la hembra se relaciona con su fecundidad (J. Zaldívar, datos no publicados), sin embargo, en esta especie la concentración de espermatozoides por eyaculado no se relaciona con la talla relativa de la hembra. En cuanto a la duración de la cópula, se ha observado tanto en serpientes (*T. sirtalis parietalis*, Shine et al., 2000) como en lagartijas (*Ctenophorus fordi*, Olsson, 2001; *Lacerta agilis*, M. Olsson observación personal reportada en Olsson et al., 2004) que los machos que realizan cópulas prolongadas transfieren eyaculados más voluminosos (presumiblemente con más espermatozoides) a las hembras. Sin embargo, en la lagartija rayada, la duración de la cópula no se relaciona con la concentración de

espermatozoides por eyaculado, al igual que en la lagartija *A. sagrei* (Tokarz, 1999). En suma, ni la talla de la hembra ni la duración de la cópula influyen en la concentración de espermatozoides que los machos de lagartija rayada invierten por eyaculado.

### *Recapitulación de las hipótesis expuestas*

Es razonable pensar que los machos de lagartija rayada están expuestos a competencia espermática porque las hembras copulan repetidamente con su pareja y además es común que copulen con más de un macho por evento reproductivo. Por ello, la ausencia de competencia espermática no explica por qué el gasto en eyaculado de los machos fue similar. Dos hipótesis alternativas que podrían explicar porque el gasto en eyaculado (en términos de inversión gamética) de los machos fue parecido son: 1) que el riesgo de competencia espermática entre tácticas reproductivas sea similar o 2) que los machos no percibieron riesgo de competencia espermática debido al diseño de mi estudio. Sin embargo, quedan por responder varias interrogantes con respecto a estas hipótesis. Por una parte, dado que los machos que cortejan/acompañan a las hembras son los más grandes y dominantes de la población, y que éstos parecen ser muy eficaces para prevenir cópulas de otros machos con sus parejas (J. Zaldívar, datos no publicados) queda por responder si efectivamente el riesgo de competencia espermática de los machos acompañantes es similar al de los oportunistas. Por otro lado, es posible que la inversión gamética de los machos haya sido mínima, por lo que es necesario explorar si en condiciones naturales los machos de lagartija rayada invierten más espermatozoides por eyaculado. Adicionalmente, queda por explorar si los machos pueden variar su gasto en eyaculado de acuerdo a indicadores de riesgo de competencia espermática como la presencia de machos competidores. Por último, en

cuanto a la inversión de componentes seminales, queda por explorar si los machos de lagartija rayada asignan diferencialmente sus componentes seminales de acuerdo con la táctica reproductiva que emplean, aun cuando su inversión gamética no difiera.

## **CONCLUSIONES**

- El tamaño corporal de los machos de la lagartija rayada se relacionó fuerte y positivamente con su grado de dominancia, pero sólo esta última variable se relacionó significativamente con la proporción de conductas oportunistas que los machos dirigieron a las hembras.
- Los machos por arriba de los 90 mm de LHC y con más del 70% de las interacciones agonísticas ganadas predominantemente cortejan a las hembras. Aparentemente, estos valores de talla y grado de dominancia constituyen un umbral a partir del cual los machos predominantemente cortejan y acompañan a las hembras.
- Los machos por debajo de los 90 mm de LHC y con menos del 70% de las interacciones agonísticas ganadas (i.e. los machos menores) tanto cortejan como dirigen conductas oportunistas hacia las hembras.
- A pesar de que los machos menores parecen enfrentar un riesgo de competencia espermática alto, no parecen compensar sus desventajas reproductivas ante los machos mayores invirtiendo más en sus testículos ni en la concentración de espermatozoides en el eyaculado.
- Aparentemente el gasto en eyaculado (en términos de inversión gamética) entre machos fue similar porque 1) el riesgo de competencia espermática entre tácticas reproductivas es similar o 2) los machos no percibieron riesgo de competencia espermática.

cuanto a la inversión de componentes seminales, queda por explorar si los machos de lagartija rayada asignan diferencialmente sus componentes seminales de acuerdo con la táctica reproductiva que emplean, aun cuando su inversión gamética no difiera.

## **CONCLUSIONES**

- El tamaño corporal de los machos de la lagartija rayada se relacionó fuerte y positivamente con su grado de dominancia, pero sólo esta última variable se relacionó significativamente con la proporción de conductas oportunistas que los machos dirigieron a las hembras.
- Los machos por arriba de los 90 mm de LHC y con más del 70% de las interacciones agonísticas ganadas predominantemente cortejan a las hembras. Aparentemente, estos valores de talla y grado de dominancia constituyen un umbral a partir del cual los machos predominantemente cortejan y acompañan a las hembras.
- Los machos por debajo de los 90 mm de LHC y con menos del 70% de las interacciones agonísticas ganadas (i.e. los machos menores) tanto cortejan como dirigen conductas oportunistas hacia las hembras.
- A pesar de que los machos menores parecen enfrentar un riesgo de competencia espermática alto, no parecen compensar sus desventajas reproductivas ante los machos mayores invirtiendo más en sus testículos ni en la concentración de espermatozoides en el eyaculado.
- Aparentemente el gasto en eyaculado (en términos de inversión gamética) entre machos fue similar porque 1) el riesgo de competencia espermática entre tácticas reproductivas es similar o 2) los machos no percibieron riesgo de competencia espermática.

## LITERATURA CITADA

- Alcock, J. 1984. *Animal behavior: An evolutionary approach*. Sinauer, EUA. pp. 335-381.
- Alcock, J. 1994. Post-insemination associations between males and females in insects: The mate guarding hypothesis. *Annual Review of Entomology* 39: 1-21.
- Anderson, R. A. y L. Vitt. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia* 84: 145-157.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, EUA. pp. 3-12, 143-160.
- Baer, B., E. D. Morgan y P. Schmid-Hempel. 2001. A nonspecific fatty acid within the bumblebee mating plug prevents females from remating. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 98: 3926-3928.
- Baird, T. A., C. L. Sloan y D. K. Timanus. 2001. Intra- and inter-seasonal variation in the socio-spatial behavior of adult male collared lizards, *Crotaphytus collaris* (Reptilia, Crotaphytidae). *Ethology* 107: 15-32.
- Bateman, P. W. y D. N., MacFadyen. 1999. Mate guarding in the cricket *Gryllodes sigillatus*: Influence of multiple potential partners. *Ethology* 105: 949-957.
- Birkhead, T. R. y A. P., Møller. 1992. *Sperm competition in birds: Evolutionary causes and consequences*. Academic Press, Londres. pp. 1-16.
- Burness, G., S. T. Casselman, A. I. Schulte-Hostedde, C. D. Moyes, R. Montgomerie. 2004. Sperm swimming speed and energetics vary with sperm competition risk in bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56: 65-70.
- Byrne, P. G. 2004. Male sperm expenditure under sperm competition risk and intensity in quacking frogs. *Behavioral Ecology* 15: 857-863.

- Byrne, P. G., J. D. Roberts y L. W. Simmons. 2002. Sperm competition selects for increased testes mass in Australian frogs. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 347-355.
- Castanet, J. 1994. Age estimation and longevity in reptiles. *Gerontology* 40: 174-192.
- Censky, E. 1995. Mating strategy and reproductive success in the teiid lizard, *Ameiva plei*. *Behaviour* 132: 529-557.
- Censky, E. 1997. Female mate choice in the non-territorial lizard *Ameiva plei* (Teiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40: 221-225.
- Chapman, T. 2001. Seminal fluid-mediated fitness traits in *Drosophila*. *Heredity* 87: 511-521.
- Cooper, W. E., Jr. y L. J. Vitt. 1987. Deferred agonistic behaviour in a long-lived scincid lizard, *Eumeces laticeps*. *Oecologia* 72: 321-326.
- Cooper, W. E., Jr. y L. J. Vitt. 1993. Female mate choice of large male broad-headed skinks. *Animal Behaviour* 45: 683-693.
- Cordero Rivera, A., J. A. Andrés, A. Córdoba-Aguilar y C. Utzeri. 2004. Postmating sexual selection; allopatric evolution of sperm competition mechanisms and genital morphology in calopterygid damselflies (Insecta: Odonata). *Evolution* 58: 349-359.
- Córdoba-Aguilar, A. 1999. Male copulatory sensory stimulation induces female ejection of rival sperm in a damselfly. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 779-784.
- Córdoba-Aguilar, A. 2002. Sensory trap as the mechanism of sexual selection in a damselfly genitalic trait (Insecta: Calopterygidae). *The American Naturalist* 160: 594-601.

- Córdoba-Aguilar, A. 2004. Reproductive behaviour. Sperm competition. En: M. Berkoff (ed.) Encyclopedia of animal behaviour. Greenwood Press, EUA. pp: 946-952.
- Córdoba-Aguilar, A., E. Uhía y A. Cordero Rivera. 2003. Sperm competition in Odonata (Insecta): the evolution of female sperm storage and rival's sperm displacement. *Journal of Zoology* 261: 381-398.
- Correa, C., J. A. Baeza, I. A. Hinojosa y M. Thiel. 2003. Male dominance hierarchy and mating tactics in the rock shrimp *Rhynchocinectes typus* (Decapoda: Caridea). *Journal of Crustacean Biology* 23: 33-45.
- Cuellar, O. 1966. Additional evidence for true parthenogenesis in lizards of the genus *Cnemidophorus*. *Herpetologica* 24: 146-150.
- Cuellar, O. 1968. Oviducal anatomy and sperm storage structures in lizards. *Journal of Morphology* 119: 7-20.
- Cuellar, H. S., J. J. Roth, J. D. Fawcett y R. E. Jones. 1972. Evidence for sperm sustenance by secretions of the renal sexual segment of male lizards, *Anolis carolinensis*. *Herpetologica* 28: 53-57.
- Darwin, C. 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. Murray, London.
- Depeiges, A. y J. L. Dacheux. 1985. Acquisition of sperm motility and its maintenance during storage in the lizards, *Lacerta vivipara*. *Journal of Reproduction and Fertility* 74: 23-27.
- Dewsbury, D. A. 1982. Ejaculate cost and male choice. *The American Naturalist* 119: 601-610.
- Dukas, R. 2005. Experience improves courtship in male fruit flies. *Animal Behaviour* 69: 1203-1209.
- Duvoisin, N., B. Baer y P. Schmid-Hempel. 1999. Sperm transfer and male competition

- in a bumblebee. *Animal Behaviour* 58: 743-749.
- 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. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 493-495.
- Eggert, C. y R. Guyétant. 2003. Reproductive behaviour of spadefoot toads (*Pelobates fuscus*): daily sex ratios and males' tactics, ages, and physical condition. *Canadian Journal of Zoology* 81: 46-51.
- Emlen, S. T. y L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Evans, J. P., M. Pierotti y A. Pilastro. 2003. Male mating behavior and ejaculate expenditure under sperm competition risk in the eastern mosquitofish. *Behavioral Ecology* 14: 268-273.
- Field, A. 2004. Analysis of covariance (archivo pdf). <http://www.sussex.ac.uk/Users/andyf/teaching/statistics.htm>. University of Sussex. Research methods in psychology II. Lecture 12. Seminar 12-ANCOVA. Última actualización: 01/06/2004.
- Fisher, M. y A. Muth. 1989. A technique for permanently marking lizards. *Herpetological Review* 20: 45-46.
- Gage, M. J. G. 1998. Influences of sex, size, and symmetry on ejaculate expenditure in a moth. *Behavioral Ecology* 9: 592-597.
- Gage, A. R. y C. J. Barnard. 1996. Male crickets increase sperm number in relation to competition and female size. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38: 349-353.
- Gage, M. J. G. y P. A. Cook. 1994. Sperm size or numbers? Effects of nutritional stress upon eupyrene and apyrene sperm production strategies in the moth *Plodia*

- interpuntuella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Functional Ecology* 8: 594-599.
- Gage, M. J. G., P. Stockey y G. A. Parker. 1995. Effects of alternative male mating strategies on characteristics of sperm production in the Atlantic salmon (*Salmo salar*): Theoretical and empirical investigations. *Philosophical transactions of the Royal Society of London B* 350: 391-399.
- García-Berthou, E. 2001. On the misuse of residuals in ecology: testing regression residuals vs. the analysis of covariance. *Journal of Animal Ecology* 70: 708-711.
- García-González, F. y M. Gomendio. 2004. Adjustment of copula duration and ejaculate size according to the risk of sperm competition in the golden egg bug (*Phyllomorpha laciniata*). *Behavioral Ecology* 15: 23-30.
- Garstka, W. R. y M. Gross. 1990. Activation and inhibition of sperm motility by kidney products in the turtle, *Trachemys scripta*. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 95: 329-335.
- Gross, M. R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 92-98.
- Harvey, P. H. y J. W. Bradbury. 1991. Sexual selection. En: Krebs, J. R. y N. B. Davies (eds.) *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, London. pp: 203-205.
- Heckel G. y O. von Helversen. 2002. Male tactics and reproductive success in the harem polygynous bat *Saccopteryx bilineata*. *Behavioral Ecology* 13: 750-756.
- Hosken, D. J. 1997. Sperm competition in bats. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264: 385-392.
- Hosken D. J. y P. I. Ward. 2001. Experimental evidence for testis size evolution via

- sperm competition. *Ecology letters* 4: 10-13.
- Huntingford, F. y A. Turner. 1987. *Animal conflict*. Chapman y Hall, Londres. p: 48
- Jolly, C. J. y J. E. Phillips-Conroy. 2003. Testicular size, mating system, and maturation schedules in wild Anubis and Hamadryas baboons. *International Journal of Primatology* 24: 125-142.
- Koga, T. 1998. Reproductive success and two modes of mating in the sand-bubbler crab *Scopimera globosa*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 229: 197-207.
- Komdeur, J., F. Kraaijeveld-Smit, K. Kraaijeveld y P. Edelaar. 1999. Explicit experimental evidence for the role of mate guarding in minimizing loss of paternity in the Seychelles warbler. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 2075-2081.
- Lanctot, R. B., P. J. Weatherhead, B. Kempenaers y K. T. Scribner. 1998. Male traits, mating tactics and reproductive success in the buff-breasted sandpiper, *Tryngites subruficollis*. *Animal Behaviour* 56: 419-432.
- Lewis, A. R. y J. E. Saliva. 1987. Effects of sex and size on home range, dominance, and activity budgets in *Ameiva exsul* (Lacertilia: Teiidae). *Herpetologica* 43: 374-383.
- Licht, P. 1984. Reptiles. En: Lemming, G. E. (ed.). *Marshall's physiology of reproduction*. Vol. I. Reproductive cycles of vertebrates. Churchill Livingstone, Edimburgo.
- Lindman, H. R. 1974. *Analysis of variance in complex experimental designs*. W. H. Freeman & Co, EUA. p. 33.
- Locatello, L., C. Mazzoldi y M. B. Rasotto. 2002. Ejaculate of sneaker males is pheromonally inconspicuous in the black goby, *Gobius niger* (Teleostei:

- Gobiidae). *Journal of Experimental Zoology* 293: 601-605.
- MacDiarmid, A. B. y M. J. I. V. Butler. 1999. Sperm economy and limitation in spiny lobsters. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 14-24.
- Madsen, T., R. Shine, J. Loman y T. Håkansson. 1993. Determinants of mating success in male adders, *Vipera berus*. *Animal Behaviour* 45: 491-499.
- Marconato A., M. B. Rasotto y C. Mazzoldi. 1996. On the mechanism of sperm release in three gobiid fishes (Teleostei: Gobiidae). *Environmental Biology of Fishes* 46: 321-327.
- Martin, P. y P. Bateson. 1993. *Measuring behaviour. An introductory guide*. Cambridge University Press, Londres. pp. 150-151.
- Matsumoto, K. y N. Suzuki. 1992. Effectiveness of the mating plug in *Atrophaneura alcinous* (Lepidoptera: Papilionidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30: 157-163.
- Mikheyev, A. S. 2003. Evidence for mating plugs in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Insectes Sociaux* 50: 401-402.
- Møller, A. P. 1989. Ejaculate quality, testes size and sperm production. *Functional Ecology* 3: 91-96.
- Møller, A. P. 1994. *Sexual selection and the barn swallow*. Oxford University Press, EUA. pp. 251-280.
- Nicholls, E. H., T. Burke y T. R. Birkhead. 2001. Ejaculate allocation by male sand martins, *Riparia riparia*. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 1265-1270.
- Olsson, M. 1993. Male preference for large females and assortative mating for body size in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32: 337-

341.

Olsson, M. 2001. 'Voyeurism' prolongs copulation in the dragon lizard *Ctenophorus fordi*.

Behavioral Ecology and Sociobiology 50: 378-381.

Olsson, M. y T. Madsen. 1998. Sexual selection and sperm competition in reptiles. En:

Birkhead, T. R. y A. P. Møller (eds.). Sperm competition and sexual selection.

Academic Press, EUA. pp. 503-562.

Olsson, M., T. Madsen y R. Shine. 1997. Is sperm really so cheap? Cost of reproduction

in male adders, *Vipera berus*. Proceedings of the Royal Society of London B 264:

455-459.

Olsson, M., T. Madsen, B. Ujvari y E. Wapstra. 2004. Fecundity and MHC affects

ejaculation tactics and paternity bias in sand lizards. Evolution 58: 906-909.

Packard, G. C. y T. J. Boardman. 1987. The misuse of ratios to scale physiological data

that vary allometrically with body size. En: Feder, M. E., A. F. Bennett, W. W.

Burggren y R. B. Huey (eds.). New directions in ecological research. Cambridge

Press, Londres. pp. 216-239.

Parga, J. A. 2003. Copulatory plug displacement evidences sperm competition in *Lemur*

*catta*. International Journal of Primatology 24: 889-899.

Parker, G. A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects.

Biological Reviews 45: 525-567

Parker, G. A. 1982. Why are there so many tiny sperm? Sperm competition and the

maintenance of two sexes. Journal of Theoretical Biology 96: 281-294

Parker, G. A. 1984. Sperm competition and the evolution of animal mating strategies.

En: Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Academic

Press, EUA. pp. 2-60.

- Parker, G. A. 1990. Sperm competition games: sneaks and extra-pair copulations. *Proceedings of the Royal Society of London B* 242: 127-133.
- Parker, G. A. 1998. Sperm competition and evolution of ejaculates: Towards a theory base. En: Birkhead, T. R. y A. P. Møller (eds.). 1998. Sperm competition and sexual selection. Academic Press, EUA. pp. 3-54.
- Parker, G. A., L. W. Simmons y H. Kirk. 1990. Analyzing sperm competition data: Simple models for predicting mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 55-65.
- Parker, G. A., M. A. Ball, P. Stockley y M. J. G. Gage. 1997. Sperm competition games: A prospective analysis for risk assessment. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264: 1793-1802.
- Polak, M., L. L. Wolf, W. T. Starmer y J. S. F. Baker. 2001. Function of the mating plug in *Drosophila hibisci* Bock. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 196-205.
- Preston, B. T., I. R. Stevenson, J. M. Pemberton y K. Wilson. 2001. Reproductive success: Dominant rams lose out by sperm depletion. *Nature* 409: 681-682.
- Pizzari, T., C. K. Cornwallis, H. Løvlie, S. Jakobsson y T. R. Birkhead. 2003. Sophisticated sperm allocation in male fowl. *Nature* 426: 70-74.
- Quinn, V. S. y D. K. Hews. 2005. Detection and response to conspecific chemical cues by ornate tree lizards (*Urosaurus ornatus*). *Journal of Herpetology* 39: 496-499.
- Reinhardt, K. 2001. Determinants of ejaculate size in a grasshopper (*Chorthippus parallelus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 503-510.
- Ringo, J. 1996. Sexual receptivity in insects. *Annual Review of Entomology* 41: 473-494.
- Schärer, L. P. Ladurner y R. M. Rieger. 2004. Bigger testes do work more: Experimental evidence that testis size reflects testicular cell proliferation activity in the marine

- invertebrate, the free-living *Macrostomun* sp. Behavioral Ecology and Sociobiology 56: 420-425.
- Schaus, J. M. y S. K. Sakaluk. 2001. Ejaculate expenditures of male crickets in response to varying risk and intensity of sperm competition: Not all species play games. Behavioral Ecology 12: 740-745.
- Senar, J. C. 1994. Vivir y convivir: La vida en grupos sociales. En: Carranza, J. (ed.). Etología: Introducción a la ciencia del comportamiento. Publicaciones de la Universidad de Extremadura, España. pp. 205-233.
- Shapiro, D. Y., A. Marconato y T. Yoshikawa. 1994. Sperm economy in a coral reef fish, *Thalassoma bifasciatum*. Ecology 75: 1334-1344.
- Sherman, P. 1989. Mate guarding as paternity insurance in Idaho ground squirrels. Nature 338: 418-420.
- Shine, R., M. M. Olsson y R. T. Mason. 2000. Chastity belts in gartersnakes: The functional significance of mating plugs. Biological Journal of the Linnean Society 70: 377-390.
- Silberglied, R. E., J. G. Shepherd y J. L. Dickinson. 1984. Enuchs: The role of apyrene sperm in Lepidoptera? The American Naturalist 123: 255-265.
- Simmons, L. W. 2001. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. Princeton University Press, New Jersey. pp: 1-20.
- Simmons, L. W. y P. A. Parker. 1992. Individual variation in sperm competition success in yellow dung flies, *Scatophaga stercoraria*. Evolution 46: 366-375.
- Simmons, L. W., J. L. Tomkins y J. Hunt. 1999. Sperm competition games played by dimorphic male beetles. Proceedings of the Royal Society of London B 266: 145-150.

- Simmons, L. W., J. L. Tomkins y J. Alcock. 2000. Can minor males of Dawson's burrowing bee, *Amegilla dawsoni* (Hymenoptera: Anthophorini) compensate for reduced access to virgin females through sperm competition? *Behavioural Ecology* 11: 319-325.
- Stiles, F. G. 1982. Aggressive and courtship displays of the male Anna's hummingbird. *Condor* 84: 208-225.
- Stockley, P., M. J. G. Gage, P. A. Parker y A. P. Møller. 1997. Sperm competition in fishes: The evolution of testis size and ejaculate characteristics. *The American Naturalist* 149: 933-953.
- Taborsky, M. 1997. Bourgeois and parasitic tactics: Do we need collective, functional terms for alternative reproductive behaviours?. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 41: 361-362.
- Tokarz, R. R. 1988. Copulatory behaviour of the lizard *Anolis sagrei*: alternation of hemipenes use. *Animal Behaviour* 36: 1518-1524.
- Tokarz, R. R. 1989. Pattern of hemipenes use in the male lizard *Anolis sagrei* after unilateral castration. *Journal of Experimental Zoology* 205: 93-99.
- Tokarz, R. R. 1999. Relationship between copulation duration and sperm transfer in the lizard *Anolis sagrei*. *Herpetologica* 55: 234-241.
- Tokarz, R. R. y J. B. Slowinski. 1990. Alternation of hemipenes use as a behavioural means of increasing sperm transfer in the lizard *Anolis sagrei*. *Animal Behaviour* 40: 374-379.
- Tokarz, R. R. y S. J. Kirkpatrick. 1991. Copulation frequency and pattern of hemipenes use in males of the lizard *Anolis sagrei*. *Animal Behaviour* 41:1039-1044.
- Tomkins, J. y L. Simmons. 2002. Measuring relative investment: A case study of testes

- investment in species with alternative male reproductive tactics. *Animal Behaviour* 63: 1009-1016.
- Van Voorhies, W. A. 1992. Production of sperm reduces nematode lifespan. *Nature* 360: 456-458.
- Vitt, L. J. y W. E. Cooper, Jr. 1985. The evolution of sexual dimorphism in the skink *Eumeces laticeps*: An example of sexual selection. *Canadian Journal of Zoology* 63: 995-1002.
- Waage, J. K. 1979. Dual function of the damselfly penis: Sperm removal and sperm transfer. *Science* 203: 916-918.
- Wedell, N. 2001. Female remating in butterflies: Interaction between female genotype and nonfertile sperm. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 746-754.
- Wedell, N., M. J. G. Gage y G. A. Parker. 2002. Sperm competition, male prudence and sperm-limited females. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 313-320.
- West-Eberhard, M. J., J. W. Bradbury, N. B. Davies, P. H. Gouyon, P. Hammerstein, B. König, G. A. Parker, D. C. Queller, N. Sachser, T. Slagsvold, F. Trillmich y C. Vogel. 1987. Conflicts between and within the sexes in sexual selection. En: Bradbury J. W. y M. B. Andersson. *Sexual selection: testing the alternatives*. John Wiley & sons, Chichester. pp: 180-195.
- Zaldívar-Rae, J. y H. Drummond. En prep. Function of female-accompaniment by males in the western mexican whiptail lizard *Aspidoscelis costata*: a field study of different hypotheses.
- Zbinden, M., C. R. Largiadèr y T. C. M. Bakker. 2004. Body size of virtual rivals affects ejaculate size on sticklebacks. *Behavioral Ecology* 15: 137-140.