



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

SELECCIÓN SEXUAL SOBRE EL CANTO Y EL TAMAÑO CORPORAL DE GRYLLODES SIGILLATUS (ORTHOPTERA: GRYLLIDAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

JOCELYN GUILLAUME CHAMPAGNON

DIRECTOR DE TESIS: DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA

MÉXICO, D. F.

MAYO, 2007



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.



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

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 12 de febrero del 2007, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del alumno **Jocelyn Guillaume Champagnon** con número de cuenta **506471401** con la tesis titulada: "**Selección Sexual sobre el Canto y el Tamaño Corporal de *Grylodes sigillatus* (Orthoptera: Gryllidae)**" bajo la dirección del **Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza**.

Presidente:	Dr. Juan Núñez Farfán
Vocal:	Dr. Zenón Cano Santana
Secretario:	Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza
Suplente:	Dr. Carlos Cordero Macedo
Suplente:	Dr. Alejandro Córdoba Aguilar

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 23 de marzo del 2007


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

RECONOCIMIENTOS

Esta tesis corresponde a los estudios realizados con una beca bilateral otorgada por la Secretaría de Relaciones Exteriores del Gobierno de México y completada por el Ministerio de los Asuntos Extranjeros del Gobierno Francés, por el periodo de febrero del 2006 a junio del 2007.

Emito un sincero reconocimiento a la UNAM por concederme una beca durante el periodo de septiembre del 2005 a enero del 2006 a través de la Dirección General de Estudios de Posgrado, así que un apoyo académico para participar al Congreso Internacional de Ecología de la Conducta 2006 a través del Programa de Apoyos a los Estudios de Posgrado.

También, se agradece al PAPPIT IN203406 y al PAPCA, UNAM FES Iztacala por el apoyo académico aportado al proyecto.

Este trabajo fue realizado bajo la asesoría del Dr. Raúl Cueva del Castillo y del Comité tutorial compuesto de los Dr. Juan Núñez Farfán y Dr. Alejandro Córdoba Aguilar.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mis más grandes agradecimientos

Al Dr. Raúl Cueva del Castillo, iniciador de este proyecto, por asesorarme en este trabajo, en la ecología conductual y acompañar mis tres años de estancia aquí;

A los miembros del Comité Tutorial, Dr. Juan Núñez y Dr. Alejandro Córdoba, por sus recomendaciones, su simpatía y su comprensión respecto a mis imperativos de tiempo;

A los miembros del Jurado, Dr. Zenón Cano y Dr. Carlos Cordero por sus valiosos comentarios y por revisar el trabajo con tanta prontitud;

A Librado Cordero y el Vivario de la FES Iztacala por su soporte técnico y su disposición con los grillos, el alimento y por siempre aclarar mis dudas;

A los niños de Zapotitlán Salinas, Puebla por participar a la recolecta de grillos y a sus padres por abrirnos las puertas de sus casas.

Dedico este trabajo a todos las personas con las cuales conviví y aprendí a lo largo de estos últimos años, en particular

A mi familia mexicana: Margarita y Manuel. Gracias por su apoyo y por compartir conmigo su admirable carácter y sensibilidad;

A mis amigos, gente increíble, sincera y humana que sabe disfrutar la vida;

A Magui, con quien encontré *le Bonheur* y que tanto me hace crecer.

ÍNDICE

reconocimientos	III
agradecimientos	IV
índice	V
resumen	VI
abstract	VII
INTRODUCCIÓN	1
MÉTODOS	4
Relación entre el canto y las características fenotípicas de los machos.....	4
Preferencias de las hembras	5
Heredabilidad del tamaño corporal	7
RESULTADOS	9
Relación entre el canto y las características fenotípicas de los machos.....	9
Preferencias de las hembras	9
Heredabilidad del tamaño corporal	10
Correlaciones genéticas.....	10
DISCUSIÓN	11
FIGURAS Y CUADROS	14
LITERATURA CITADA	19

RESUMEN

Champagnon, J. 2007. Selección Sexual sobre el Canto y el Tamaño Corporal de *Grylloides sigillatus* (Orthoptera: Gryllidae). Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 22 pp.

Se analizaron las preferencias femeninas por los elementos del canto de los machos de *Grylloides sigillatus*. Los pulsos de los cantos de machos grandes tuvieron una menor duración. Las hembras mostraron preferencia por este patrón de canto. La duración de los pulsos mostró una estrecha relación fenotípica con la longitud del ala, tórax y fémur III. Dada la relación entre estos atributos y los cantos preferidos por las hembras, se esperaba que mostraran bajos niveles de varianza genética como resultado de la respuesta evolutiva a la selección sexual. Sin embargo, únicamente la longitud y el ancho del ala mostraron bajos niveles de varianza genética, el ancho del ala tuvo una baja relación con los patrones de canto pero estuvo altamente correlacionado genéticamente con la longitud alar. El mantenimiento de la varianza genética en los otros atributos quizás podría ser explicado por la acción de presiones selectivas antagónicas sobre ellos. Dado que el tamaño corporal en general muestra variación genética, los atributos masculinos en la población de estudio podrían estar evolucionando bajo el modelo de *selección desbocada* de Fisher o siguiendo un modelo de evolución de *buenos genes*. Asimismo, esto no excluye la posibilidad de que las hembras estén recibiendo beneficios directos como resultado de su elección.

ABSTRACT

Champagnon, J. 2007. Selección Sexual sobre el Canto y el Tamaño Corporal de *Grylodes sigillatus* (Orthoptera: Gryllidae). M. Sc. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico. 22 pp.

Female preferences for song patterns of males of *Grylodes sigillatus* were analyzed. Females preferred short pulses associated to large males. The males' thorax width, wing length and femur III length showed the stronger relationship with the song pulse duration. As evolutionary response to sexual selection, we expected to find low additive genetic variance on those traits. Nevertheless, only wing length and width showed low levels of genetic variation. Wing width was not associated with pulse duration but presented a strong genetic correlation with wing length. Maintenance of genetic variance on the other traits could be explained by antagonist pressure selection or by genetic capture. Considering that body size showed heritability, male traits in the population of this study could be evolving according to *runaway* Fisher process or *good genes* model. Likewise, it is not excluded that female preferences are linked to direct benefits obtained from its choice.

INTRODUCCIÓN

La selección sexual puede actuar intra e intersexualmente, favoreciendo la evolución de atributos útiles para la lucha entre miembros del mismo sexo (generalmente los machos) por el acceso a los miembros del sexo opuesto (generalmente las hembras), o bien, de aquellos atributos que sean atractivos para los individuos del sexo opuesto (Darwin, 1871). Asimismo, los atributos pueden estar evolucionando por divergencia de intereses genéticos entre machos y hembras a través del conflicto sexual donde un sexo desarrolla una resistencia a los costos impuestos por el otro sexo (Chapman *et al.*, 2003).

La selección sexual tiene su origen en los diferentes costos energéticos que representa la producción de los gametos para cada sexo (Trivers, 1978). Los machos producen un gran número de gametos pequeños, mientras que las hembras invierten comparativamente más recursos en la producción de un óvulo y en la asignación de recursos a éste después de la fecundación. Así el éxito reproductivo de los machos está limitado por su acceso a las hembras, mientras que el éxito reproductivo de las hembras está limitado por el acceso a los recursos para producir los gametos y el desarrollo de su progenie.

En diversas especies animales, incluidos los insectos, los machos de mayor tamaño tienen ventajas en el apareamiento, ya sea por selección intra o intersexual (Thornhill y Alcock, 1983). Si estos atributos tienen base genética, los machos preferidos por las hembras para el apareamiento podrían heredar a su descendencia masculina características relacionadas a su tamaño que son preferidos por las hembras, mientras que las hembras podrían heredar las preferencias de sus madres (*selección desbocada* de Fisher, 1930). También es posible que como resultado de su elección, la descendencia de las hembras obtenga *buenos genes* que incrementen sus posibilidades de supervivencia (Williams, 1966). Finalmente, las hembras

pueden también obtener beneficios directos a través de la elección de un macho de mayor tamaño porque contribuye por ejemplo, a aumentar su fecundidad a través de recursos alimenticios mayores en el regalo nupcial, o a un mejor cuidado parental (Andersson, 1994).

Tanto el modelo de Fisher como los de *buenos genes* o de los *beneficios directos* requieren varianza genética para evolucionar (Pomiankowski, 1988). Como consecuencia de la selección sexual actuando sobre los atributos masculinos, se esperaría que estos mostraran poca variación genética. Al disminuir la varianza genética en los atributos del macho, los beneficios resultado de la elección femenina decrecerían (Charlesworth, 1987; Andersson, 1994). Paradójicamente, numerosos estudios empíricos han encontrado altos niveles de variación genética en atributos bajo selección sexual (Pomiankowski y Møller, 1995). Sin embargo, son pocos los estudios de selección sexual que incorporan el análisis de la base genética de los atributos bajo selección.

Entre los grillos (Orthoptera: Gryllidae), frecuentemente los machos de mayor tamaño emiten cantos que son preferidos por las hembras (Forrest, 1983; Simmons, 1988; Tuckerman *et al.*, 1993; Brown *et al.*, 1996; Simmons y Ritchie, 1996; Gray, 1997a). El macho produce tres tipos de señales acústicas: pulsos agresivos emitidos durante la competencia entre machos; canto de atracción, utilizado para atraer a las hembras; y canto de cortejo emitido justo antes de la cópula una vez que una hembra localizó a un macho (Alexander, 1961). El canto de atracción de los grillos es un modelo ideal para probar las teorías sobre la evolución de las preferencias de apareamiento de las hembras, ya que son señales energéticamente costosas, muestran variación interindividual y son percibidos casi instantáneamente después de su emisión (Brown *et al.*, 1996). Para demostrar que la elección de las hembras se basa en el canto de los machos se requiere comprobar que las hembras responden de manera preferencial a alguna o algunas características del canto, en ausencia de otros tipos de estímulos sexuales. Asimismo, estas características deberían estar asociadas al éxito

reproductivo del macho (Searcy y Andersson, 1986; Boake, 1989). Así, el canto de atracción debe ser un indicador fiable del fenotipo del macho por lo que las hembras a través de su elección se beneficiarían incrementando su éxito reproductivo.

En este trabajo se plantearon los siguientes objetivos: i) analizar la relación entre los componentes del canto y el fenotipo de los machos de *Gryllodes sigillatus* (Walker), ii) investigar las preferencias de las hembras por los componentes del canto de los machos, y iii) indagar su base genética, así como sus potenciales implicaciones evolutivas.

La especie de estudio, *Gryllodes sigillatus* (Orthoptera: Gryllidae), es probablemente originaria de Asia pero se estableció en regiones subtropicales de todo el mundo (Hebard, 1932). Es frecuente encontrarla en los ecosistemas urbanos (Smith y Thomas, 1988). Los organismos provienen de un cultivo de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala de la Universidad Nacional Autónoma de México, establecido y mantenido a partir de individuos silvestres colectados de manera regular en Zapotitlán Salinas, Puebla.

G. sigillatus muestra dimorfismo sexual. Las hembras son más grandes que los machos y carecen de alas. Al igual que en otras especies de grillos, los machos emiten cantos para atraer a las hembras frotando su primer par de alas (Dumortier, 1963). En el campo, se ha encontrado que las hembras son atraídas fonotácticamente de noche (Sakaluk, 1987). Si la hembra es receptiva monta al macho y éste le transfiere un espermátóforo, el cual queda adherido a los genitalia de la hembra. Después de la cópula la hembra se dobla sobre su abdomen y consume el extremo externo gelatinoso del espermátóforo, el espermatofilax, mientras la otra parte, el ámpula, transfiere el esperma (Sakaluk, 1984). Por lo general las hembras después de consumir el espermatofilax se doblan de nuevo para quitar el ámpula (Sakaluk, 1984). Las hembras ovipositan poco tiempo después y los huevos eclosionan aproximadamente 30 días después de la cópula (Sakaluk, 1987).

MÉTODOS

Relación entre el canto y las características fenotípicas de los machos

A partir de un criadero con luz constante proveniente de un foco de 40 W y bajo temperatura de 25 - 30 °C, 28 grillos machos vírgenes fueron grabados al alcanzar la madurez sexual. Para su grabación cada individuo fue colocado en presencia de una hembra en un tarro de 1 litro con piso de plástico transparente y paredes y tapa de malla, en la mañana de 08.00 a 10.30 a una temperatura comprendida entre 22.5 a 24 °C. Después de transcurridos 2 min para su aclimatación, se colocó un micrófono RadioShack 33-3013 a una distancia de 10 cm de sus alas. El micrófono estaba conectado a una grabadora Marantz PMD222 con una cinta magnetofónica Sony tipo II de 60 min. Para cada organismo se grabó un mínimo de 3 s. Seguido a las grabaciones, los machos se sacrificaron y se midieron mediante un vernier digital (Mitutoyo Corp., Japón) el ancho del tórax, la longitud del fémur III derecho así como el ancho y longitud del ala derecha del macho. Todas las medidas fueron tomadas por la misma persona. Finalmente, cada macho fue preservado individualmente en etanol al 70%. Los cuatro atributos morfológicos de los machos fueron resumidos utilizando un análisis de componentes principales (C.P.). El componente principal 1 (C.P. 1) fue utilizado como indicador del tamaño corporal. Éste explica 71% de la varianza en el tamaño corporal de machos (Cuadro 1).

Las grabaciones de los cantos fueron digitalizadas y se analizaron las señales obtenidas con el programa Avisoft SASLab Pro Versión 4.3 (Avisoft Bioacoustics, Berlín, Alemania), utilizando una frecuencia de muestreo (“sampling rate”) de 22.05 kHz, considerando los siguientes parámetros: frecuencia a la intensidad mayor del canto del grillo (Fig. 1), número de sílabas por pulso, duración del pulso y periodo entre dos pulsos (Fig. 2). Se averiguó que

estos parámetros no mostraran correlación con la temperatura empleando regresiones simples de cada uno de los parámetros para el intervalo de temperatura.

Para el análisis de las grabaciones para cada individuo se seleccionó un periodo de 11 pulsos claros, constantes y de tres sílabas. Se obtuvo la duración y frecuencia del promedio de los 10 primeros pulsos. El periodo corresponde al promedio de los intervalos entre los 11 pulsos. Los individuos que no presentaban secuencias de 11 pulsos de tres sílabas consecutivas fueron eliminados ($n = 2$), ya que no permitían comparar medidas de duración del pulso. Asimismo, se midió el número de sílabas por pulso analizando un intervalo de 4 s de grabación clara y constante para los individuos que lo permitían ($n = 27$).

Se exploraron las relaciones entre los atributos morfológicos y los patrones de canto empleando regresiones simples de cada característica del canto medida para los cuatro atributos morfológicos de los machos utilizando el paquete estadístico JMP versión 5.1 (SAS Institute Inc., Cary, Carolina del Norte, Estados Unidos).

Preferencias de las hembras

Para analizar las preferencias femeninas por los patrones de canto, se resumieron dos cantos sintéticos a partir de la repetición de un pulso de *G. sigillatus* empleando el programa Avisoft SASLab Pro Versión 4.3 (Avisoft Bioacoustics, Berlín, Alemania) a una frecuencia de muestreo de 22.05 kHz. El primer canto tenía una secuencia de 14 s con pulsos de 45 ms de duración, lo cual corresponde al canto de un grillo de tamaño grande, mientras que el segundo canto corresponde a un macho pequeño, con una secuencia de 14 s con pulsos de 60 ms de duración (Fig. 3). El periodo y la frecuencia fueron idénticos para los dos cantos y correspondieron a los valores promedio de los cantos grabados (frecuencia de 6800 Hz, periodo de 150 ms, tres sílabas por pulso). Las dos secuencias fueron presentadas

cíclicamente y simultáneamente a las hembras en una arena experimental de la manera siguiente. Un lote de 36 grillos hembras vírgenes fue aislado física y acústicamente de los machos desde que las hembras alcanzaron el último estadio antes de la madurez sexual. 10.6 días \pm 0.2 EE después de la madurez sexual se realizaron ensayos de noche entre 20.00 y 03.00 del 14 de noviembre al 26 de diciembre de 2006, en los que cada hembra fue colocada individualmente en un recipiente oscuro ubicado en el centro de un corredor de madera de un metro de largo por diez de ancho con paredes cubiertas de 0.5 cm de espuma y con una bocina inalámbrica RCA WSP150 a cada extremo conectadas a una computadora portátil Dell Latitude D610. Después de un período de aclimatación de la hembra de 10 min se reprodujeron ambos cantos sintéticos simultáneamente por 5 min. Se emitieron los cantos a partir de la computadora empleando el programa Avisoft SASLab Pro Versión 4.3 (Avisoft Bioacoustics, Berlín, Alemania). Previo a la realización del experimento, ambas bocinas fueron calibradas con un ruidómetro TES-1350A para emitir los cantos a una intensidad de 68 dB a una distancia de 10 cm de la fuente. Esta intensidad corresponde al promedio de la intensidad medida a esta distancia por machos de *G. sigillatus* (J. Champagnon, datos no publicados). El lado en que se emitieron los cantos de los machos fue asignado aleatoriamente para cada ensayo. Después del periodo de aclimatación, el recipiente se retiró y se observó bajo luz roja la dirección hacia la cual se dirigió la hembra. Se consideró como una elección cuando la hembra se dirigía a uno de los extremos del corredor y tocaba con sus antenas la bocina. En ese momento se terminaba la observación. Las hembras que no habían tocado ninguna bocina después de 3 min fueron eliminadas del análisis. Después de cada observación, se limpió el piso del corredor con una esponja húmeda con el fin de eliminar la interdependencia de elección por la presencia de olores que pudiera haber dejado la hembra del ensayo anterior (Hedrick, 1986).

Previo a este estudio, se evaluó la calidad de los cantos experimentales grabándolos a una distancia de 50 cm de la fuente, donde se coloca la hembra. Después de analizar estos cantos, no se encontró distorsión de la señal por lo que fue considerado satisfactorio el diseño experimental (Fig. 4).

Las respuestas de las hembras se analizaron mediante una prueba de χ^2 .

Heredabilidad del tamaño corporal

Se realizaron 75 cruzas controladas de parejas de hembras y machos vírgenes. Cada integrante de la pareja, al alcanzar la madurez sexual, fue juntado de manera aleatoria con un miembro del sexo opuesto en un tarro de plástico transparente de 1 litro conteniendo 3 cm de substrato de tierra húmeda *Peat-Moss* adecuada para la oviposición así como un trozo de cartón de huevo, un Eppendorf de 1.5 ml lleno de agua y tapado con algodón húmedo, y una caja de Petri de 3 cm de diámetro conteniendo una mezcla molida de alimento para pollo (Engordina, Purina) y alimento para conejo (Conejina, Purina) en proporción idénticas. El agua y la comida fueron proporcionadas *ad libitum* y la tierra fue mantenida húmeda vaporizando agua. Las parejas fueron expuestas a 12 h de luz bajo neones de 20 W a una temperatura de 27 °C. El macho y la hembra se mantuvieron juntos hasta la muerte de algún integrante de la pareja (15 días \pm 0.8 EE). Si la hembra moría primero, se retiraba el macho mientras que al morir el macho primero se quedaba la hembra en el recipiente hasta su propia muerte para darle tiempo para ovipositar. Finalmente, se sacrificaron los padres machos sobrevivientes y se midió (usando un vernier digital Mitutoyo Corp., Japón) el ancho del tórax, la longitud del fémur III derecho, así como el ancho y longitud del ala derecha del macho. Todas las medidas fueron tomadas por la misma persona. Cada padre fue almacenado individualmente en etanol al 70%.

Al retirar los padres, los recipientes con los huevos en tierra húmeda fueron mantenidos bajo condiciones controladas, con 12 horas de luz y temperatura de 27 °C. Los recipientes fueron limpiados diariamente. Se revisó la eclosión de los huevos cada dos días. Los recién nacidos fueron transferidos a botes de plásticos de 4 litros con tul y cartón de huevo en su interior. Los botes fueron colocados aleatoriamente en estantes de seis pisos en un cuarto con condiciones estrictas de 12 h de luz bajo neones de 20 W, 20 - 40 % de humedad relativa y una temperatura de 30 °C. Las crías de cada familia fueron colocadas en un bote a los que se les suministró comida y agua de la misma forma que sus padres, reemplazando el alimento y el agua dos veces a la semana en cantidades *ad libitum*. Durante estas fases se redistribuyeron constantemente y de manera aleatoria los recipientes en el estante. Una vez que los grillos alcanzaron la etapa adulta, a los hijos se les midieron los mismos atributos que a los padres.

Con el fin de estimar la heredabilidad de los atributos morfológicos se realizaron regresiones entre el promedio de los atributos morfológicos de los hijos con los de los padres. Las regresiones fueron realizadas sin ponderar el número de crías por familia guardando así un peso similar para cada familia ($n = 18$). La heredabilidad fue estimada como dos veces la regresión entre el padre y el hijo, y la desviación estándar fue obtenida duplicando el error estándar de la regresión (Falconer, 1981).

Para las familias donde la madurez sexual fue alcanzada por dos hermanos por lo menos ($n = 14$), se calculó el promedio por familia de cada uno de los cuatro atributos morfológicos de los hijos y se estimaron las correlaciones genéticas entre los atributos de los machos.

Todos los análisis estadísticos fueron realizados empleando el paquete estadístico JMP versión 5.1 (SAS Institute Inc., Cary, Carolina del Norte, Estados Unidos).

RESULTADOS

Relación entre el canto y las características fenotípicas de los machos

A partir de los 28 cantos grabados no se encontró efecto de la temperatura sobre la duración del pulso ($n = 26$, $P = 0.82$), el periodo entre dos pulsos ($n = 26$, $P = 0.28$), la frecuencia al máximo de intensidad ($n = 26$, $P = 0.84$) o el número de sílabas por pulso ($n = 27$, $P = 0.45$).

La duración del pulso es menor para los machos grandes y está asociada negativamente a la longitud del ala ($F_{(1,25)} = 8.12$, $r^2 = 0.25$, $P = 0.009$), longitud del fémur III ($F_{(1,25)} = 7.04$, $r^2 = 0.23$, $P = 0.014$) y ancho del tórax ($F_{(1,25)} = 6.25$, $r^2 = 0.21$, $P = 0.020$) pero no con el ancho del ala ($F_{(1,25)} = 1.27$, $r^2 = 0.05$, $P = 0.27$). La relación entre los elementos del canto y el tamaño corporal de los machos se confirma por su relación negativa significativa con el primer componente principal (C.P. 1: $F_{(1,25)} = 7.94$, $r^2 = 0.25$, $P = 0.010$; Fig. 5).

Los pulsos se componen de menos sílabas en los machos de mayor tamaño (C.P. 1: $F_{(1,26)} = 4.78$, $r^2 = 0.16$, $P = 0.038$). Sin embargo, excluyendo el peso de un dato, la relación entre el tamaño corporal de los machos y el número de sílabas por pulsos resulta no significativo ($F_{(1,25)} = 0.31$, $r^2 = 0.01$, $P = 0.58$). Asimismo, no se encontró una relación significativa entre el C.P.1 y la frecuencia ($F_{(1,25)} = 0.10$; $r^2 = 0.00$, $P = 0.85$) o el periodo ($F_{(1,25)} = 4.69$; $r^2 = 0.07$, $P = 0.20$).

Preferencias de las hembras

De las 36 hembras expuestas a los cantos experimentales, 32 eligieron una bocina en menos de 3 min. Las hembras respondieron a las grabaciones en un promedio de $73 \text{ s} \pm 8 \text{ EE}$.

Veintitrés de las 32 hembras (72 %) eligieron la grabación de un macho de mayor tamaño mientras 28 % de las hembras se dirigieron hacia el canto de un macho de menor tamaño ($\chi^2 = 6.13$, $P = 0.013$; Fig. 6).

Heredabilidad del tamaño corporal

Los resultados indican que los estimadores de heredabilidad del fémur III y tórax son significativamente mayores a cero (fémur III: $h^2 = 1.08$, $P = 0.01$; tórax: $h^2 = 0.57$, $P = 0.01$; Cuadro 2). Sin embargo, no se encontró una relación entre el tamaño de las alas de hijos y padres (longitud ala: $h^2 = 0.60$, $P = 0.10$; ancho ala: $h^2 = 0.39$, $P = 0.20$).

Correlaciones genéticas

La matriz de correlaciones genéticas mostró una relación positiva entre los cuatro atributos medidos. La correlación más fuerte se encuentra entre la longitud del fémur III y el ancho del tórax (0.90). Luego, se encontró una fuerte correlación entre los dos atributos del ala de 0.76. Las correlaciones genéticas entre los demás atributos son menores, pero superan el valor de 0.5 (Cuadro 3).

DISCUSIÓN

Existe una relación negativa entre la duración del pulso y el tamaño corporal de los machos de *G. sigillatus*. Asimismo, las hembras prefirieron las propiedades del canto asociadas a machos grandes, por lo que son potencialmente capaces de evaluar las características de los machos a través de sus cantos. En numerosos estudios en insectos se han determinado las preferencias de las hembras por diversos elementos del canto (Andersson, 1994). Los cantos de los grillos pueden proveer a las hembras un indicador de la condición fenotípica del macho (Gerhardt y Huber, 2002). Existen varios ejemplos que corroboran la relación entre el tamaño del macho y las preferencias acústicas de las hembras respecto a la estructura temporal del canto. Al igual que nuestra especie de estudio, los machos de mayor tamaño de *Oecanthus nigricornis* emiten pulsos de menor duración pero esta característica no fue preferida por las hembras (Brown *et al.*, 1996). Simmons (1988) demostró que las hembras de *Gryllus bimaculatus* prefieren cantos de machos de mayor tamaño que emiten una mayor tasa de pulsos y un número menor de sílabas. Frecuentemente, el número de sílabas por pulso está confundido con la duración del pulso. Sin embargo, en nuestro experimento controlamos los dos parámetros. Por una parte, la duración del pulso se analizó considerando una secuencia de 11 pulsos de tres sílabas, y por otra parte el número de sílabas por pulso se analizó estimando su promedio en una secuencia de 4 s (aproximadamente 28 pulsos) para cada canto. En *Acheta domesticus*, los machos de mayor tamaño tienen mayor éxito reproductivo y emiten cantos con un promedio mayor del número de sílabas por pulso pero no se estudió la duración del pulso (Gray, 1997a).

La relación estrecha entre un patrón del canto sobre el cual se ejercen las preferencias de las hembras y los atributos de los machos sugieren que la longitud del ala, la longitud del fémur III y el ancho del tórax podrían ser blanco de la selección sexual. Se podría esperar, por lo tanto, que la varianza genética en estos tres atributos fuera baja. Sin embargo, se encontraron valores de heredabilidad altos en el ancho del tórax y la longitud del fémur III y bajos en las medidas de las alas. Las diferencias en los niveles de heredabilidad en los atributos de los machos podrían deberse a: i) diferencias en las correlaciones genéticas de los atributos fenotípicos de los machos, las cuales son fuertes entre tórax-fémur III por un lado, y ancho ala-longitud ala por otro lado, y ii) diferentes presiones selectivas. Las alas son atributos con un alto potencial adaptativo, ya que están directamente relacionados con los patrones de canto evaluados por las hembras. A pesar de que sólo la longitud del ala se encuentra bajo presión de selección sexual directa, el ancho del ala muestra una alta correlación genética con su longitud, por lo tanto, la selección sexual puede haber erosionado de manera directa la varianza genética de la longitud del ala y de manera indirecta el ancho del ala. La varianza genética en los otros atributos morfológicos se podría explicar por selección estabilizadora, resultado de un balance entre la selección sexual y la selección natural actuando sobre ellos. Asimismo, el tamaño corporal de los machos siendo costoso y reflejando su condición, el mantenimiento de la varianza genética podría explicarse por la *captura génica* (Rowe y Houle, 1996). Varios estudios han encontrado en grillos niveles de varianza genética aditiva significativos en rasgos blanco de la selección sexual, tales como el tamaño de machos de *Gryllus bimaculatus* (Simmons, 1987) y *Acheta domesticus* (Gray, 1997b), regalo nupcial de *G. sigillatus* (Sakaluk y Smith, 1988) o patrones del canto en *Gryllus integer* (Hedrick, 1988).

Dado que existe varianza genética en los atributos morfológicos en *G. sigillatus*, la especie de estudio podría estar evolucionando tanto bajo el modelo de la selección desbocada de Fisher, donde los machos podrían heredar su tamaño a sus hijos, y a sus hijas las preferencias por machos de un mayor tamaño, o bien bajo el modelo de buenos genes, en el cual, como resultado de su elección, la descendencia de las hembras puede heredar genes que incrementen sus posibilidades de supervivencia. También es posible que un macho grande, a través de su regalo nupcial ofrezca beneficios directos superiores a la hembra. En *G. sigillatus*, los machos de mayor tamaño entregan al momento de la cópula un espermatofilax de tamaño superior (Sakaluk y Smith, 1988). En la población de Zapotitlán Salinas los espermátóforos grandes contienen una alta concentración de proteínas (R. Cueva del Castillo, datos no publicados). Sin embargo, Will y Sakaluk (1994) y Kasuya y Sato (1998) encontraron que el consumo de los espermátóforos no incrementa la longevidad y la fecundidad de las hembras, o la supervivencia de su prole.

En este trabajo se encontraron los siguientes hallazgos:

- Los cantos de los machos de *Gryllobates sigillatus* reflejan su tamaño corporal.
- Las hembras tienen preferencias por los cantos de machos de mayor tamaño.
- Existe más varianza genética en los atributos fémur III y tórax que en las alas y por lo tanto podrían estar evolucionando bajo diferentes fuerzas de selección.

FIGURAS Y CUADROS

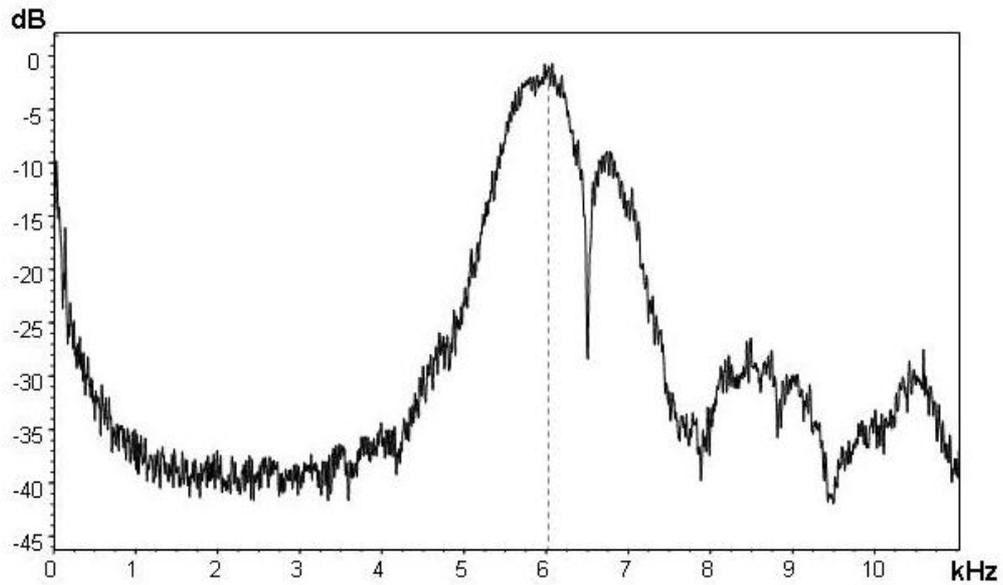


Figura 1. Banda de frecuencia para la medición de la frecuencia del canto en su intensidad más alta.

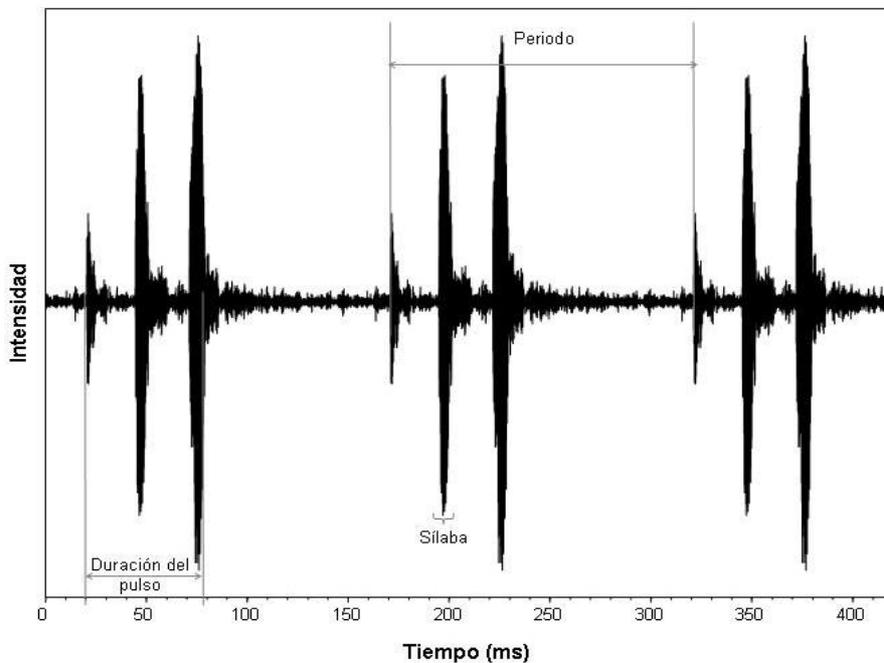


Figura 2. Esquema de tres pulsos que muestra cómo se midió la duración del pulso, el periodo entre dos pulsos y el número de sílabas. Aquí los tres pulsos se componen de tres sílabas cada uno.

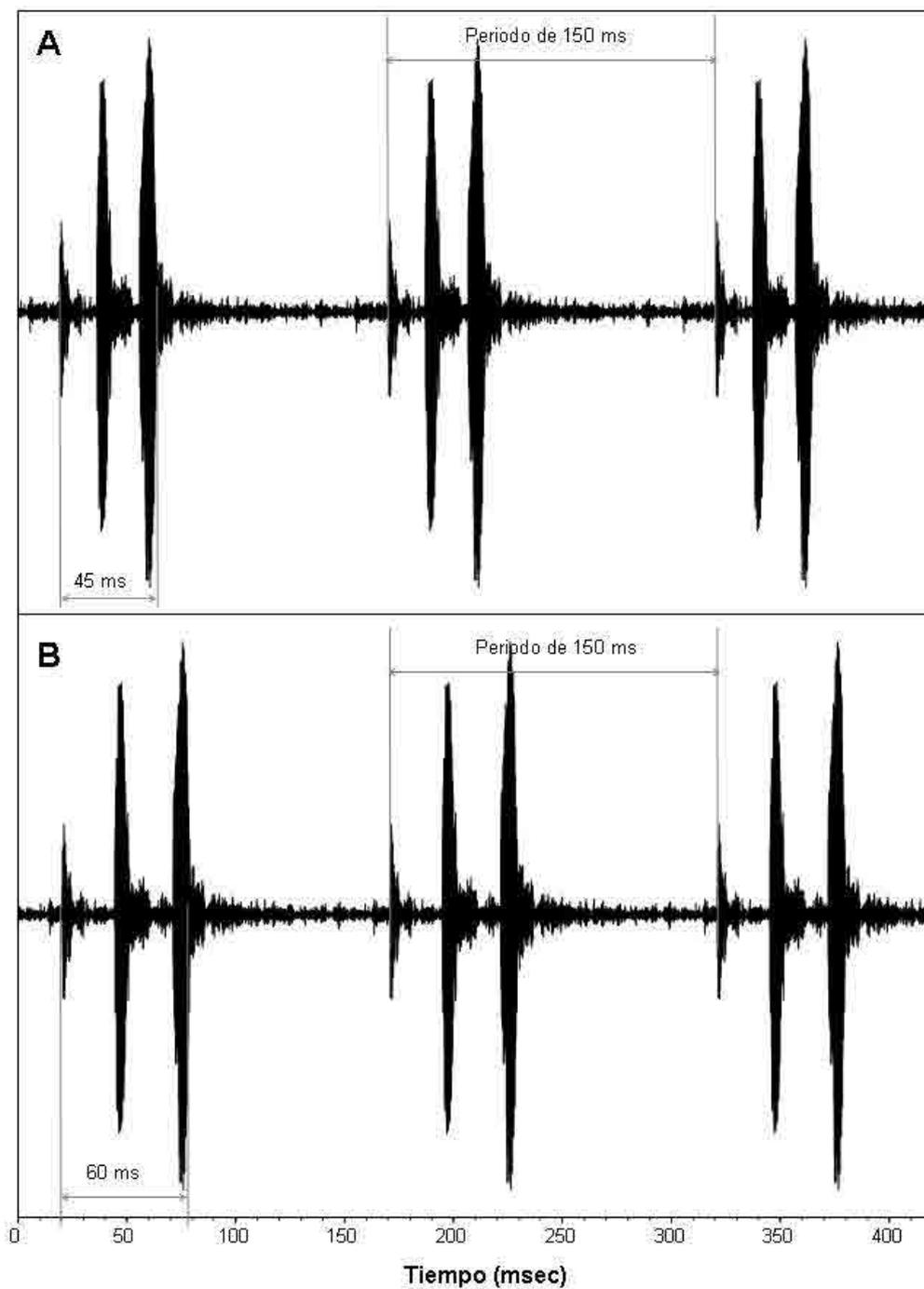


Figura 3. (A) Sonograma del canto de un macho grande de *G. sigillatus*. (B) Sonograma del canto de un macho chico. Los sonogramas fueron construidos a partir de un pulso. La duración del pulso es la única característica que diferencia los dos cantos. Durante el experimento de reproducción de sonido, los dos cantos fueron emitidos en sincronía.

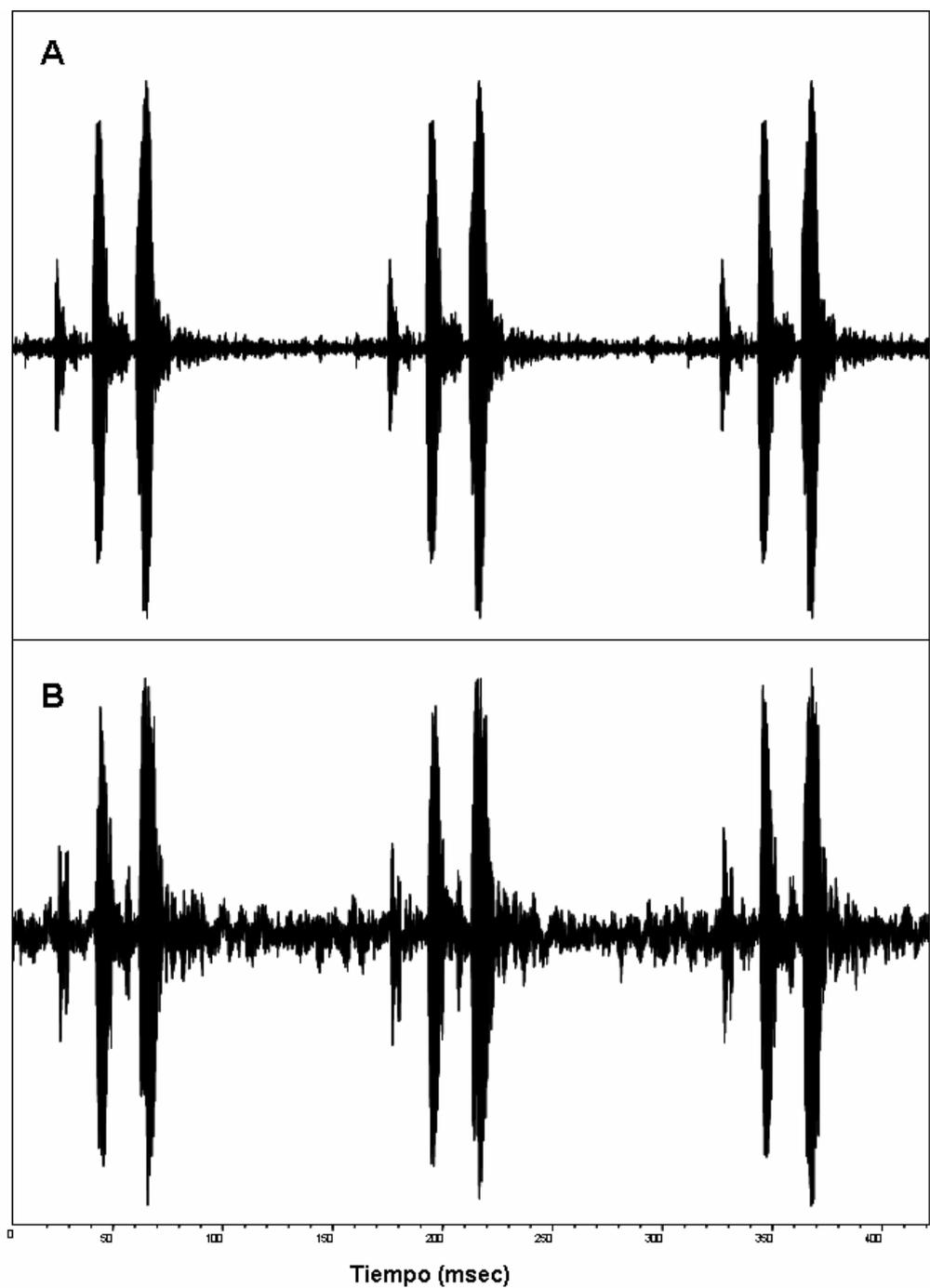


Figura 4. (A) Sonograma del canto reproducido por una de las bocinas. (B) Sonograma de la grabación de (A) con el micrófono ubicado a 50 cm de la bocina en medio del corredor donde se coloca la hembra al principio de cada experimento. El canto emitido por la bocina no muestra distorsión al reproducir.

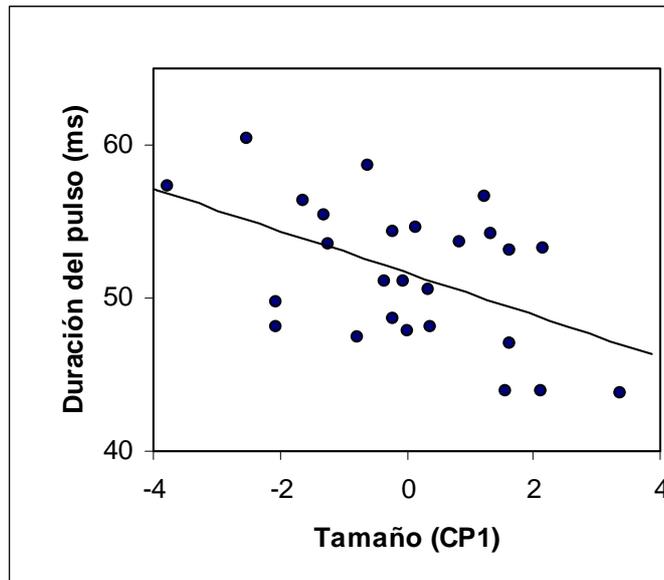


Figura 5. Relación entre la duración del pulso y el tamaño corporal del macho resumido a través del componente principal 1 (C.P. 1) ($F_{(1,25)} = 7.94$; $r^2 = 0.25$, $P = 0.010$).

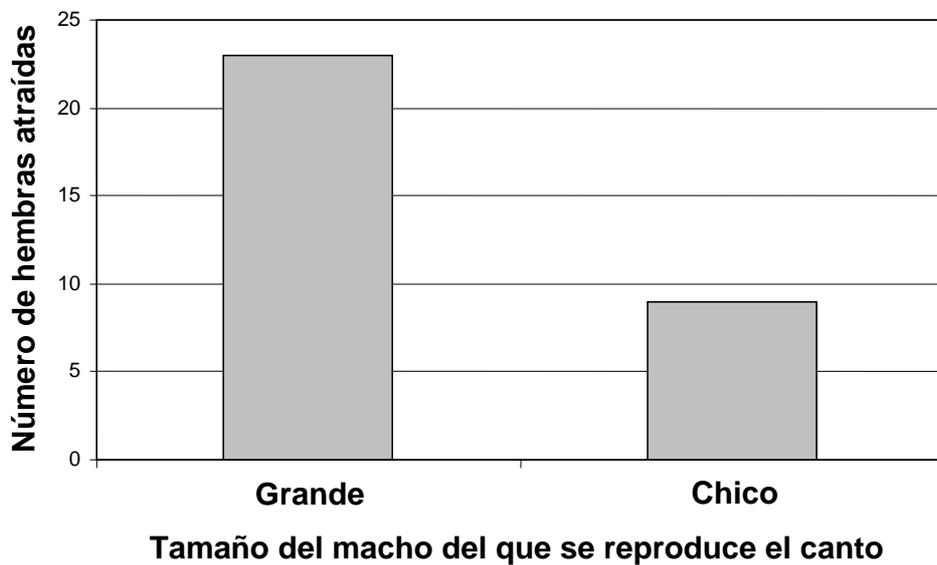


Figura 6. En un experimento de arena con la presentación de dos cantos sintéticos emitidos simultáneamente con uno característico de un macho chico y otro característico de un macho grande, las hembras se dirigieron preferentemente hacia la emisión del canto de un macho grande ($n = 32$, $\chi^2 = 6.13$; $P = 0.013$)

Cuadro 1. Análisis de los dos primeros componentes principales (C.P.) de cuatro atributos morfológicos de machos de *G. sigillatus* ($n = 28$).

Atributo	C.P. 1	C.P. 2
Ancho del tórax	0.51	-0.50
Longitud del fémur III	0.58	-0.16
Ancho del ala	0.49	-0.17
Longitud del ala	0.41	0.85
Autovalor	2.84	0.66
% de la varianza total	70.9	16.5

Cuadro 2. Estimaciones de la heredabilidad de cuatro atributos morfológicos de los machos. (n) Número de familias, seguido por el número total de hijos. (P) Nivel de significancia sacado del análisis de las regresiones.

Regresión padre vs hijo	Estimación de la heredabilidad	Error estándar	n	P
Longitud del fémur III	1.08	0.82	18, 56	0.013
Ancho del tórax	0.57	0.25	18, 56	0.015
Longitud del ala	0.60	0.66	18, 56	0.102
Ancho del ala	0.39	0.32	18, 56	0.202

Cuadro 3. Matriz de correlaciones genéticas estimada utilizando el promedio por familia de cada uno de los cuatro atributos masculinos ($n = 13$ familias).

Atributo	Ancho del tórax	Longitud del ala	Ancho del ala
Longitud del fémur III	0.90***	0.71**	0.61*
Ancho del tórax		0.52 [†]	0.62*
Longitud del ala			0.76**

*** $P < 0.001$, ** $P < 0.01$, * $P < 0.05$, [†] no significativo.

LITERATURA CITADA

- Alexander, R. D. 1961. Aggressiveness, territoriality and sexual behaviour in field crickets (Orthoptera: Gryllidae). *Behaviour*. **17**: 130-223.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Nueva Jersey.
- Boake, C. R. B. 1989. Repeatability: its role in evolutionary studies of mating behaviour. *Evol. Ecol.* **3**: 173-182.
- Brown, W. D., Wideman, J., Andrade, M. C. B., Mason, A. C. y Gwynne, D. T. 1996. Female choice for an indicator of male size in the song of the black-horned tree cricket, *Oecanthus nigricornis* (Orthoptera: Gryllidae: Oecanthinae). *Evolution*. **50**: 2400-2411.
- Chapman, T., Arnqvist, G., Bangham, J. y Rowe, L. 2003. Sexual conflict. *Trends Ecol. Evol.* **18**: 41-47.
- Charlesworth, B. 1987. The heritability of fitness. En *Sexual Selection. Testing the Alternatives* (ed por J. W. Bradbury y M. B. Andersson), pp. 21-40. John Wiley, Chichester.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, Londres.
- Dumortier, B. 1963. Morphology of sound emission apparatus in Arthropoda. En *Acoustic Behaviour of Animals* (ed. por R. G. Busnel), pp. 277-345. Elsevier Publishing Company, Nueva York.
- Falconer, D. S. 1981. *Introduction to quantitative genetics* 2^{nda} ed. Longman, Nueva York.
- Fisher, R. A. 1930. *The genetic theory of natural selection*. Clarendon, Oxford.
- Forrest, T. G. 1983. Calling songs and mate choice in male crickets. En *Orthopteran mating systems: Sexual selection in a diverse group of insects* (ed. por D. T. Gwynne y G. K. Morris), pp. 185-204. Westview Press, Boulder.

- Gerhardt, H. C. y Huber, F. 2002. *Acoustic communication in insects and anurans*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Gray, D. A. 1997a. Female house crickets, *Acheta domesticus*, prefer the chirps of large males. *Anim. Behav.* **54**: 1553-1562.
- Gray, D. A. 1997b. Sexual selection, phenotypic and genetic quality in house cricket, *Acheta domesticus*. Tesis doctoral, The University of New Mexico, Albuquerque.
- Hebard, M. 1932. New species and records of mexican Orthoptera. *Trans. Am. Entomol. Soc.* **58**: 201-371.
- Hedrick, A. V. 1986. Female preference for male calling bout duration in a field cricket. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **19**: 73-77.
- Hedrick, A. V. 1988. Female choice and the heritability of attractive male traits: an empirical study. *Am. Nat.* **132**: 267-276.
- Kasuya, E. y Sato, N. 1998. Effects of the consumption of male spermatophylax on the oviposition schedule of females in the decorated cricket, *Grylloides sigillatus*. *Zool. Sci.* **15**: 127-130.
- Pomiankowski, A. 1988. The evolution of female mate preferences for male genetic quality. *Oxford Surv. Evol. Biol.* **5**: 136-184.
- Pomiankowski, A. y Møller, A. P. 1995. A resolution of the lek paradox. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **260**: 21-29.
- Rowe, L. y Houle, D. 1996. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependant traits. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **263**: 1415-1421.
- Sakaluk, S. K. 1984. Male crickets feed females to ensure complete sperm transfer. *Science.* **223**: 609-610.

- Sakaluk, S. K. 1987. Reproductive behaviour of the decorated field cricket, *Gryllodes supplicans* (Orthoptera: Gryllidae): calling schedules, spatial distribution and mating. *Behaviour*. **100**: 202–225.
- Sakaluk, S. K. y Smith, R. H. 1988. Inheritance of male parental investment in an insect. *Am. Nat.* **132**: 594-601.
- Searcy, W. A. y Andersson, M. 1986. Sexual selection and the evolution of song. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **17**: 507-533.
- Simmons, L. W. 1987. Heritability of a male character chosen by females of the field cricket, *Gryllus bimaculatus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **21**: 129-133.
- Simmons, L. W. 1988. The calling song of the field cricket *Gryllus bimaculatus* (DeGeer): Constraints on transmission and its role in intermale competition and female choice. *Anim. Behav.* **36**: 380-394.
- Simmons, L. W. y Ritchie, M. G. 1996. Symmetry in the song of crickets. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **263**: 301-311.
- Smith, R. L. y Thomas, W. B. 1988. Southwestern distribution and habitat ecology of *Gryllodes supplicans*. *Bull. Entomol. Soc. Am.* **34**: 186-190.
- Thornill, R. y Alcock, J. 1983. *The evolution of insects mating systems*. Harvard University Press, Cambridge.
- Trivers, R. L. 1978. Parental investment and sexual selection. En *Readings in socio-biology* (ed. por T. H. Clutton-Brock y P. H. Harvey). Freeman and company, San Francisco.
- Tuckermann, J. F., Gwynne, D. T. y Morris, G. K. 1993. Reliable acoustic cues for female mate preference in a katydid (*Scudderia curvicauda*, Orthoptera: Tettigoniidae). *Behav. Ecol.* **4**: 106-113.
- Will, M. W. y Sakaluk, S. K. 1994. Courtship feeding in decorated crickets: is the spermatophylax a sham? *Anim. Behav.* **48**: 1309-1315.

Williams, G. C. 1966. *Adaptations and natural selection: A critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press, Nueva Jersey.