



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**SELECCIÓN SEXUAL Y SEÑALES HONESTAS EN EL
GRILLO *Gryllodes sigillatus* (ORTHOPTERA:
GRYLLIDAE)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :
NORMA JOYCE HERNÁNDEZ VEGA



TUTOR
DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA

2010



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.

“El éxito consiste en obtener lo que se desea. La felicidad, en disfrutar lo que se obtiene”.

Ralph Waldo Emerson

A mi familia.

A mis abuelos.

A mi tía.

A ti.

A mi.

A todos con eterno agradecimiento.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi asesor el Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza por su dirección y evaluación del trabajo de tesis. Al Dr. Ernesto Aguirre por el espacio asignado en el Laboratorio de Cultivo de Tejidos Vegetales, FES Iztacala, durante el trabajo experimental y al PAPIIT por el otorgamiento de una beca de tesis. Además de Miguel Jiménez, Pilar Villeda, Juana Alba y Coro Arizmendi por su revisión y comentarios al manuscrito. Este estudio fue realizado gracias al financiamiento del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT IN206109) y el Programa de fortalecimiento a las tutorías en licenciatura del CONACYT (CONACYT, Proyecto # 101928; Apoyo para investigadores nacionales para el fortalecimiento de actividades de tutoría y asesoría de estudiantes de nivel licenciatura).

ÍNDICE

	Página
Resumen	6
I. Introducción	7
1.1 Selección sexual y señalización	7
1.2 Genotipo, variables ambientales y señales honestas	8
1.3 Biología y reproducción de <i>Gryllodes sigillatus</i>	9
II. Objetivos	12
III. Hipótesis	13
IV. Materiales y Métodos	14
4.1 Sitio de colecta y mantenimiento de organismos	14
4.2 Familias y estrés alimenticio	16
4.3 Tamaño corporal, tasa de desarrollo y proporción sexual de la progenie	17
V. Análisis Estadísticos	18
5.1 Estrés alimenticio, tasa de desarrollo y tamaño corporal	18
5.2 Estrés alimenticio, tamaño corporal y proporción sexual de la progenie	19
VI. Resultados	20
6.1 Estrés alimenticio, tasa de crecimiento y tamaño corporal	21
6.2 Genotipo, ambiente y atributos bajo selección sexual	22
6.3 Estrés alimenticio y número de hembras y machos.	24
6.4 Estrés alimenticio, tamaño corporal y proporción sexual de la progenie	25
VII. Discusión	27
IX. Apéndice	32
X. Bibliografía	35

Resumen

Las armas u ornamentos que han evolucionado en los machos por selección sexual pueden ser energéticamente costosos. Los costos de estos atributos pueden afectar su expresión, por lo que representarían señales honestas mediante las cuales las hembras pueden evaluar la calidad de sus parejas potenciales. Sólo machos en buenas condiciones y/o con buenos genes podrían expresar atributos vistosos. La condición corporal de los machos depende de su genotipo y variables ambientales, tales como la calidad y/o cantidad de alimento que hayan obtenido durante su desarrollo. Familias de hermanos completos de *Gryllodes sigillatus* fueron expuestas aleatoriamente a dietas de diferente calidad nutricional. Se encontraron diferencias en el tamaño corporal entre familias, pero no entre hembras y machos. Sin embargo, los resultados sugieren que los machos son más costosos de producir; la dieta de pobre calidad impactó negativamente la expresión del tamaño de sus alas. El efecto fue mayor en alas de machos grandes. Asimismo, un mayor número de hembras que de machos alcanzaron la etapa adulta, haciéndose más evidente en la dieta de baja calidad. La proporción sexual de la progenie estuvo sesgada hacia los machos cuando los progenitores eran grandes, incrementándose cuando los hijos crecieron en una dieta de alta calidad. En *G. sigillatus* el tamaño puede evolucionar por selección sexual o natural. El tamaño del ala puede indicarles a las hembras la condición de sus parejas potenciales. Hembras que se aparean con machos de gran calidad podrían sesgar la proporción sexual de su progenie hacia machos. Hijos grandes y competitivos permitirían que las hembras tuvieran un mayor número de nietos.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Selección sexual y señalización

La selección sexual es ocasionada por diferencias en el éxito reproductivo de los machos al competir por pareja para el apareamiento. La selección sexual puede explicar la evolución de atributos que le confieran ventajas a sus portadores para ganar contiendas con otros machos por el acceso a las hembras, o bien, atributos que a ellas les resulten atractivos (Darwin, 1871). Como resultado de sus preferencias, las hembras pueden obtener beneficios directos y/o indirectos. Entre los beneficios directos pueden existir regalos que incrementen la supervivencia y/o fecundidad de la hembra. Como ejemplos se cuentan el acceso a un territorio con recursos alimenticios, provisiones para su progenie o regalos nupciales (Fedorka y Mousseau, 2002). Los beneficios indirectos son de índole genética. Pueden implicar el tener una descendencia atractiva y/o con una alta adecuación. Si los atributos seleccionados son heredables, podrían evolucionar bajo un modelo denominado de “buenos genes” (Andersson, 1994). Como resultado de la elevada selectividad de las hembras, al aparearse con machos viables y con “alelos atractivos” estos serán heredados a sus hijos, produciendo progenie cada vez más viable. Este modelo requiere varianza genética en atributos y adecuación (Pomiankowski, 1988). Los atributos de los machos representan señales que pueden ser evaluadas por las hembras. Grafen (1990) planteó que la producción y mantenimiento de estas señales debería ser costosa. Debido a estos costos las hembras podrían evaluar a sus parejas potenciales de acuerdo a la calidad de sus

atributos (Searcy, 2005). Sólo organismos en buenas condiciones podrían expresar ornamentos vistosos.

1.2 Genotipo, variables ambientales y señales honestas

Diversas evidencias sugieren que el incremento en la magnitud de ornamentos, armas, tamaño corporal y la emisión de señales de cortejo, actúan como señales honestas de la calidad genética de los machos, incrementando así su éxito de apareamiento (Andersson, 1994; Johnstone, 1995; Hebets y Papaj, 2005), también es posible que los machos con buena condición corporal, le proveerían mayores beneficios a la progenie (Price *et al.*, 1993).

La expresión de los genotipos es afectada por el ambiente. Organismos que se han desarrollado en ambientes estresantes expresan más variación genética y fenotípica que los que se encuentran en condiciones favorables (Imasheva *et al.* 1999; Fowler y Whitlock, 2002; Cotton *et al.*, 2004). Asimismo, fenotipos alternativos con diferente potencial evolutivo pueden ser resultado de la heterogeneidad ambiental (Roof, 2002; Bégin *et al.*, 2004; Miller y Brooks, 2005).

En varias especies de grillos los patrones de canto están relacionados con el tamaño corporal del macho. En general, machos grandes producen cantos que son preferidos por las hembras de su especie (Forrest, 1983; Simmons, 1988; Tuckerman *et al.*, 1993; Brown *et al.*, 1996; Simmons y Ritchie, 1996; Gray, 1997). La condición corporal de los machos, en parte depende del alimento que hayan

obtenido durante las distintas etapas de su desarrollo. Los machos que durante su desarrollo consumen menos proteínas, mueren más rápido en la edad adulta, ya que invierten demasiada energía en la producción de sus cantos. Además, bajo estrés alimenticio los machos pierden masa corporal y la duración de sus llamados disminuye (Hunt *et al.*, 2004). Si los atributos bajo selección sexual son costosos de producir, la disponibilidad de nutrientes que los organismos obtienen durante su desarrollo puede afectar su magnitud. Asimismo, las diferencias energéticas asociadas a la producción de hembras y machos pueden ocasionar que las condiciones ambientales afecten diferencialmente a ambos sexos. La tasa de crecimiento y el tamaño corporal de los adultos se pueden reducir (Rhen, 2007; Teuschl *et al.*, 2007). Por otra parte, hembras en buenas condiciones apareadas con machos altamente competitivos tienden a producir un mayor número de hijos que de hijas como una estrategia para incrementar su éxito reproductivo (Trivers y Willard, 1973). Los costos que implican el tener un tamaño corporal grande, son difíciles de detectar en la naturaleza. En este trabajo se analizó el efecto del estrés ambiental en la asignación de recursos a la producción de hijas e hijos, así como en la expresión de atributos bajo selección sexual.

1.3 Biología y reproducción de *Gryllodes sigillatus*

En la especie empleada en este estudio; *Gryllodes sigillatus*, los patrones de canto están relacionados con el tamaño de los machos y las hembras prefieren aparearse con machos grandes (Champagnon y Cueva del Castillo, 2008).

G. sigillatus es conocido como grillo decorado (Walker, 1859). Actualmente se encuentra establecido en ecosistemas tropicales urbanos en el mundo entero (Hebard, 1932; Smith y Thomas, 1988). Esta especie es sexualmente dimórfica. Las hembras son ápteras y más grandes que los machos (Fig.1). Durante la noche, en el campo, las hembras son atraídas por el canto de los machos (Sakaluk, 1987). Si una hembra es receptiva, monta al macho y éste le transfiere un espermatóforo, el cual se adhiere a la genitalia de la hembra. El espermatóforo consiste en una pequeña ámpula que contiene los espermatozoides. La hembra, al desmontarse, se inclina sobre su abdomen y consume el espermatofílax (elemento nutritivo del espermatóforo).

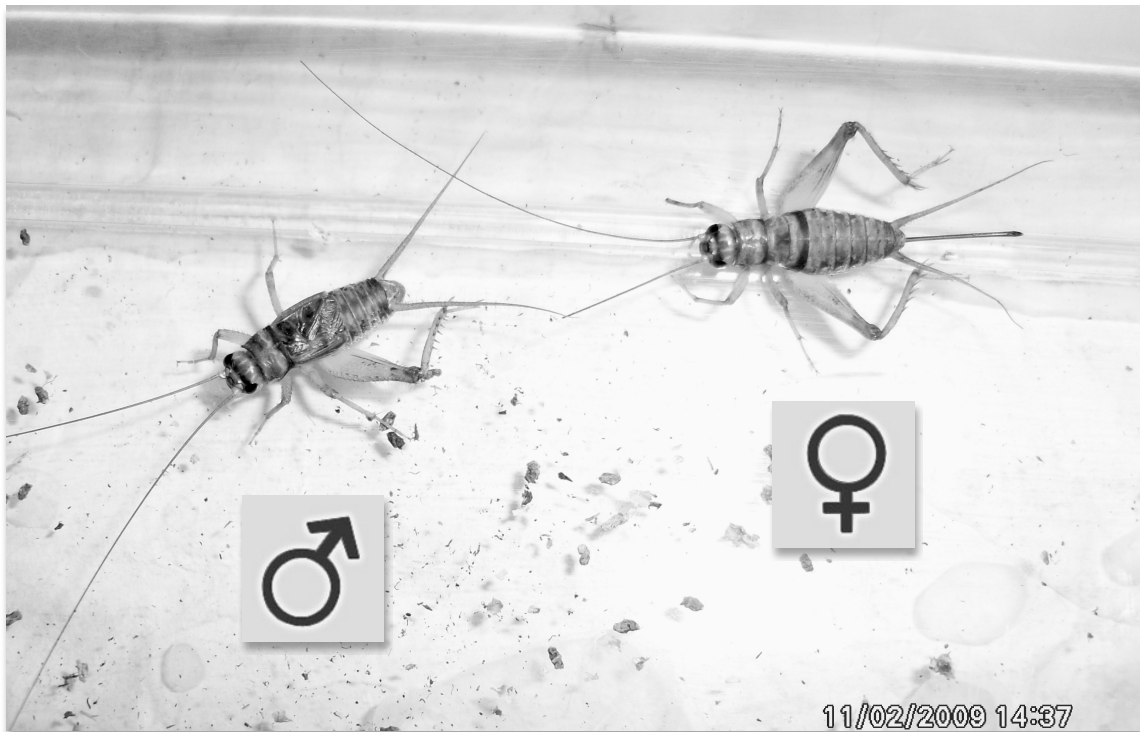


Figura 1. Dimorfismo sexual en *Gryllodes sigillatus*

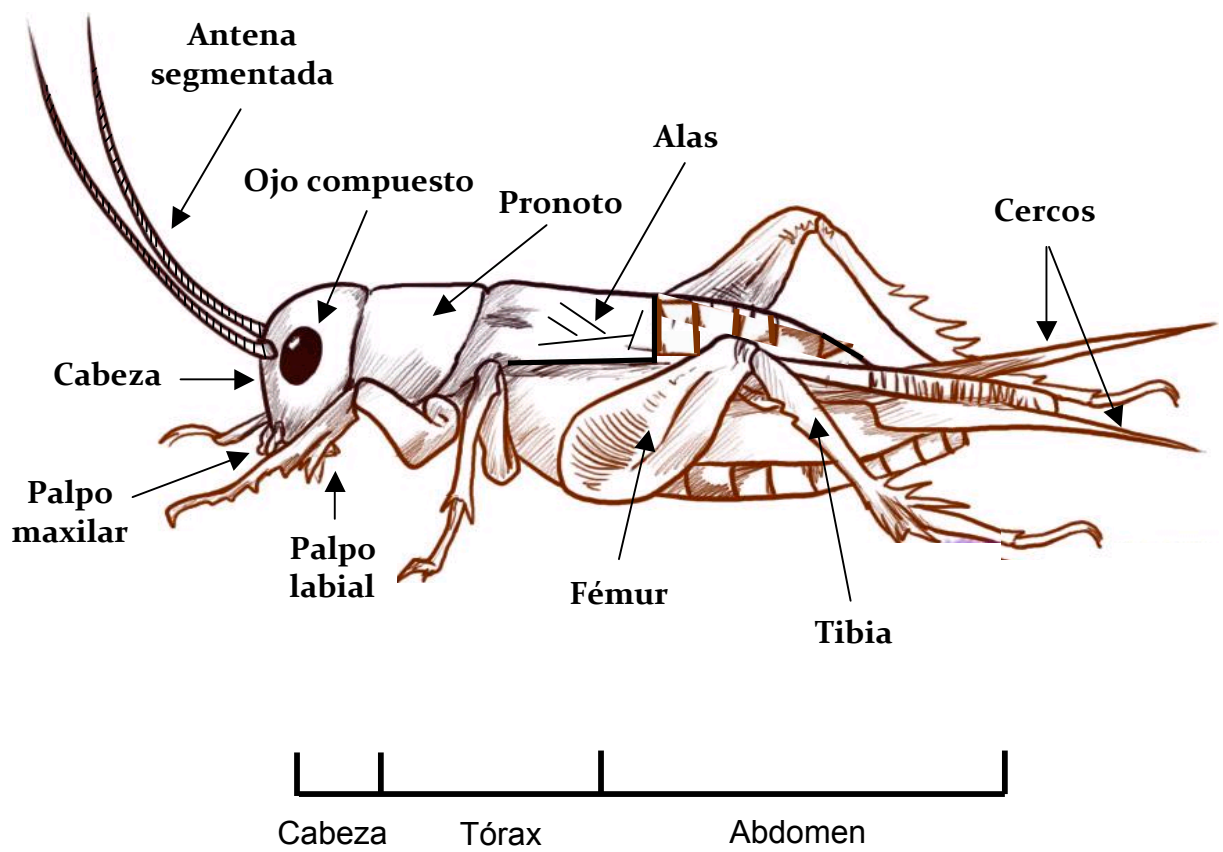


Figura 2. Anatomía de un macho adulto de *G. sigillatus*.

II. OBJETIVOS

Objetivo General:

Evaluar el impacto del estrés alimenticio en la expresión de los atributos bajo selección sexual en *Gryllodes sigillatus*.

Objetivos Particulares:

En este proyecto se determinó el impacto del estrés alimenticio en:

- i) La tasa de desarrollo de hembras y machos de *G. sigillatus*
- ii) El tamaño corporal de hembras y machos de la especie de estudio
- iii) La expresión de su variación genética
- iv) El número de hijos producidos en los diferentes ambientes
- v) La asignación a la producción de hijos e hijas

III. HIPÓTESIS

- i) Se esperaba que la tasa de desarrollo fuera menor en los organismos expuestos a estrés alimenticio.
- ii) Se esperaba que los atributos bajo selección (alas) y el sexo bajo presiones selectivas intensas (machos) mostraran menores niveles de variación genética que los atributos y el sexo expuesto a menores intensidades selectivas.
- iii) Se esperaba que los atributos y el sexo expuesto a mayores intensidades de selección fueran afectados en menor medida por el estrés alimenticio que aquellos que no lo son.
- iv) Se esperaba que un menor número de organismos del sexo con un mayor gasto energético alcanzaran la etapa adulta, y que estas diferencias se incrementaran ante el estrés alimenticio.
- v) Se esperaba que hembras más grandes y en mejores condiciones sesgaran la proporción sexual de su progenie hacia los machos.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Sitio de colecta y mantenimiento de organismos

En noviembre del 2008 y abril del 2009 se realizaron 2 salidas; cada una con una duración de tres días para coleccionar adultos y ninfas de *G. sigillatus* de una población localizada en Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Una zona con vegetación arbustiva xerofítica, localizada en la parte sureste del estado de Puebla. Sus coordenadas geográficas son 18°16'59" latitud norte y 97°26'51" longitud oeste. Altitud 1480 msnm con una precipitación anual de 412 mm.

Los 300 organismos fueron trasladados al laboratorio de ecología para su manutención y establecimiento de un criadero, manteniéndolos en una cámara ambiental a temperatura de $29 \pm 1^\circ \text{C}$ con un fotoperiodo de 12 h luz - oscuridad y humedad relativa del 30%. Proporcionándoles agua y alimento para pollo *ad libitum*. Los grillos destinados a los estudios experimentales se removieron de los criaderos estando próximos a alcanzar la madurez sexual, siendo separados de acuerdo a su sexo.



Figura 3. Ubicación del sitio de colecta Zapotitlán Salinas, Puebla, México.

4.2 Familias y estrés alimenticio

Se colocaron 26 parejas conformadas por hembras y machos de tamaño y edad similar en recipientes plásticos transparentes de 1L, a los que se les colocó en su base 2cm de pet muse como substrato de oviposición. Las parejas fueron mantenidas en los recipientes hasta que las hembras depositaran la totalidad de sus huevos. Después de 15 días y concluida la oviposición, macho y hembra fueron removidos, sacrificados y almacenados individualmente en congelamiento. Los huevos se mantuvieron en las mismas condiciones que los padres, temperatura de $29 \pm 1^{\circ}\text{C}$ hasta la eclosión.

Se obtuvieron 22 familias de hermanos completos. Sin embargo, sólo se utilizaron 14 de ellas debido a que se requirió un mínimo de 2 organismos por sexo y tratamiento para incluir una familia en los análisis estadísticos. Las crías de cada familia se separaron aleatoriamente, colocándolas en recipientes similares a los empleados para el establecimiento de las parejas, siendo divididas en dos dietas experimentales compuestas de diferentes proporciones: comida para conejo (PURINA® Granja Familiar^{MR} alimento para conejos) y salvado de trigo (NUTRISA® Fitgrain, salvado natural) los cuales son conocidos por su alta y baja calidad nutricional, respectivamente (Judge *et al.*, 2008). La dieta de alta calidad (dieta 1) estuvo constituida por 90% de conejina y 10% de salvado, mientras que la de baja calidad (dieta 2) estuvo constituida por 10% conejina y 90% de salvado (K. A. Judge, unpubl. data). Comida y agua fueron suministrados *ad libitum* y cambiados cada 3 días.

4.3 Tamaño corporal, tasa de desarrollo y proporción sexual de la progenie

Cuando las ninfas alcanzaron la etapa adulta fueron removidas de los recipientes y se cuantificó el número total de hembras y machos, dando un total de 695 los individuos que alcanzaron la edad adulta en cada familia, además de registrar el tiempo total de desarrollo y el tamaño alcanzado a la madurez sexual. A hembras y machos se les midió el Fémur III utilizando un vernier digital (0.05mm Mitutoyo Corp[®], Tokio, Japón). Dado que los machos son los únicos que tienen alas, se midió su largo, así como el ancho del tórax. La tasa de crecimiento para ambos sexos se estimó dividiendo la longitud del Fémur III entre el tiempo total de desarrollo.

V. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

5.1 Estrés alimenticio, tasa de desarrollo y tamaño corporal

El efecto del genotipo (familia), sexo y ambiente (dieta) y su interacción sobre el tamaño corporal (Fémur III) fue analizado empleando un análisis de varianza de tres vías. Asimismo, para analizar el efecto del ambiente sobre los atributos bajo selección sexual (alas) de los machos, se realizó un análisis de covarianza considerando como niveles de análisis la familia y la dieta. En un modelo se consideró como covariable el Fémur III, y en otro el ancho del tórax. En ambos casos la variable de respuesta fue la longitud del ala. En todos los modelos, previo a la realización de los análisis, las variables morfológicas fueron transformadas empleando logaritmos naturales para ajustar las variables a los criterios de normalidad y homocedasticidad de la estadística paramétrica (ver Sokal y Rohlf, 1995).

5.2 Estrés alimenticio, tamaño corporal y proporción sexual de la progenie

Para analizar el efecto del ambiente y el tamaño corporal de los progenitores en la proporción sexual de su descendencia, se estimó la proporción sexual de los hijos de cada familia dividiendo el número total de hermanos entre el número total de hermanas. Posteriormente se realizaron dos análisis de covarianza, uno para las madres y otro para los padres, con el fin de comparar el efecto de las dietas y el tamaño del progenitor (Fémur III; covariable), así como la interacción Dieta* Fémur III en la proporción sexual de la progenie. Dado que las proporciones son sensibles a tamaños de muestra reducidos, en los análisis se incorporó como factor de ponderación en los modelos, el número total de organismos que alcanzaron la etapa adulta (JMP[®], 1995). Asimismo, para determinar si el número de hembras y machos producidos en las dietas de alta y baja calidad diferían, se realizó una tabla de contingencia (ver Sokal y Rohlf, 1995).

VI. RESULTADOS

6.1 Estrés alimenticio, tasa de crecimiento y tamaño corporal

6.1.1 Tasa de Crecimiento

Se encontraron diferencias en la tasa de crecimiento entre familias (genotipos) (Tabla 1; $F_{13, 572} = 5.98$, $P < 0.0001$) y entre sexos ($F_{1, 572} = 3.83$, $P = 0.05$). La tasa de crecimiento no fue afectada por la dieta de manera aislada ($F_{1, 572} = 1.18$, $P = 0.28$), pero impactó de manera diferente el crecimiento de hembras y machos (Interacción Sexo*Dieta: $F_{1, 572} = 4.82$, $P = 0.03$), la tasa de crecimiento de hermanos y hermanas (Interacción Familia*Sexo: $F_{13, 572} = 6.05$, $P < 0.0001$; Fig. 4a) y la forma en que las familias respondieron a las dos dietas (Interacción Familia*Dieta: $F_{13, 572} = 1.8$, $P = 0.04$; Fig. 4b).

6.1.2. Tamaño corporal

Se encontraron diferencias de tamaño entre familias (Tabla 2; $F_{13, 572} = 4.97$, $P < 0.0001$), y se confirma la existencia de dimorfismo sexual en el tamaño corporal. Las hembras son más grandes que los machos ($X_{\text{Fémur III } \sigma} = ; X_{\text{Fémur III } \varphi} = ; F_{1, 572} = 102.6$, $P < 0.0001$), además los machos y las hembras de cada familia respondieron de manera similar a las dietas (Interacción Familia*Sexo: $F_{13, 572} = 0.82$, $P = 0.64$) No se encontraron diferencias en tamaño debido a las dietas ($F_{1, 572} = 1.37$, $P = 0.24$), hembras y machos respondieron de manera similar a las dos dietas (Interacción Sexo*Dieta: $F_{1, 572} = 0.01$, $P = 0.92$) así como las familias (Interacción Familia*Dieta: $F_{13, 572} = 1.36$, $P = 0.17$).

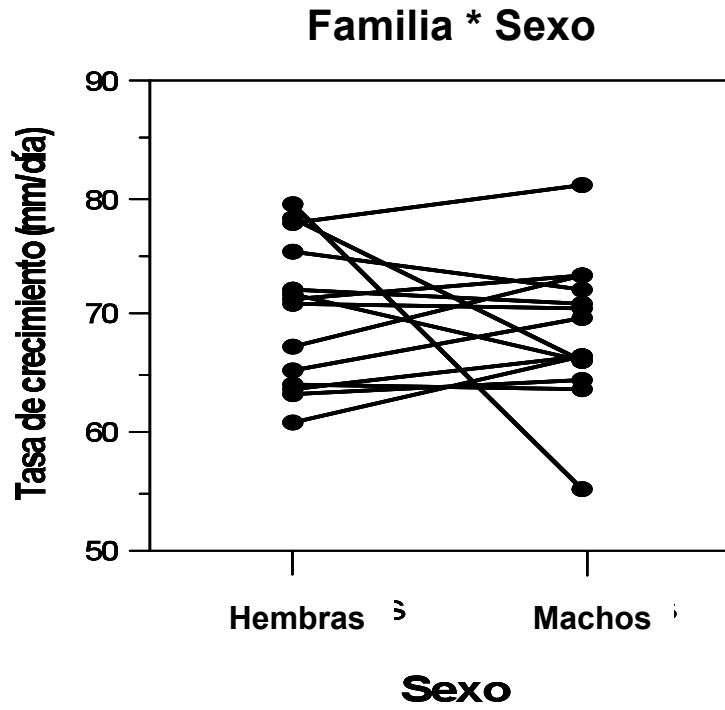


Figura 4a. Tasa de crecimiento de hermanas y hermanos. Cada línea representa una familia.

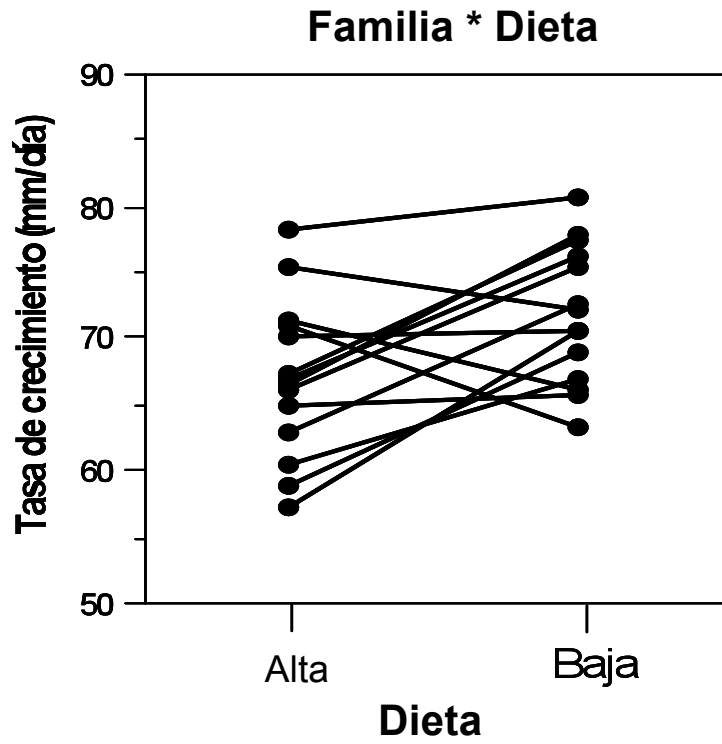


Figura 4b. Tasa de crecimiento de los hijos de las diferentes familias en las dietas de alta y baja calidad nutricional.

6.2 Genotipo, ambiente y atributos bajo selección sexual

Se encontró variación genética entre los machos de las diferentes familias (Tabla 3; Fémur III: $F_{13, 216} = 2.025$, $P = 0.02$; Tórax: $F_{13, 216} = 3.49$, $P < 0.0001$). Sin embargo, no se encontraron diferencias en su tamaño debido a las dietas (Fémur III: $F_{1, 216} = 0.09$, $P = 0.76$; Tórax: $F_{1, 216} = 1.05$, $P = 0.31$), asimismo las familias respondieron de manera similar a las dietas (Familia*Dieta: Fémur III: $F_{13, 216} = 0.96$, $P = 0.49$; Tórax: $F_{13, 216} = 0.61$, $P = 0.85$). Los machos de mayor tamaño desarrollaron alas más grandes (Fémur III: $F_{1, 216} = 57.56$, $P < 0.0001$; Fig. 5; Tórax: $F_{1, 216} = 8.71$, $P = 0.003$). No se encontraron diferencias en las relaciones alométricas entre las diferentes familias para el Fémur III (Familia*Fémur III: $F_{13, 216} = 1.04$, $P = 0.41$), pero si existieron para el ancho del Tórax (Tabla 4; Familia*Tórax: $F_{13, 216} = 2.80$, $P = 0.001$), además, en los machos grandes la dieta de pobre calidad impactó en mayor medida la expresión del ala en relación con el Fémur III (Dieta*Fémur III: $F_{1, 216} = 7.19$, $P = 0.008$) pero no con el ancho del Tórax ($F_{1, 216} = 1.27$, $P = 0.26$).

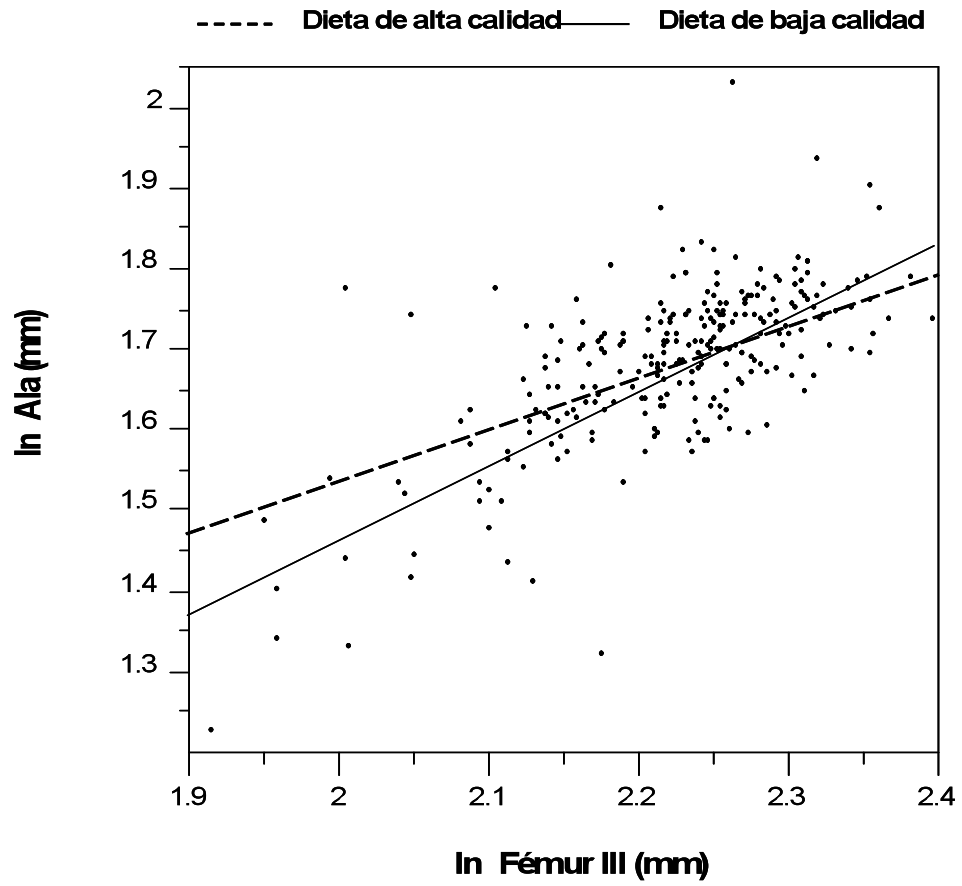


Figura 5. Influencia de las dietas experimentales sobre el tamaño corporal y longitud del ala en machos.

6.3 Estrés alimenticio y número de hembras y machos.

Los resultados de la tabla de contingencia indicaron que el número de machos que alcanzaron la etapa adulta fue significativamente menor al número de hembras. Asimismo, estas diferencias se acentuaron en la dieta de baja calidad ($\chi^2 = 5.2$, g.l.= 1, $P = 0.023$; Fig. 6).

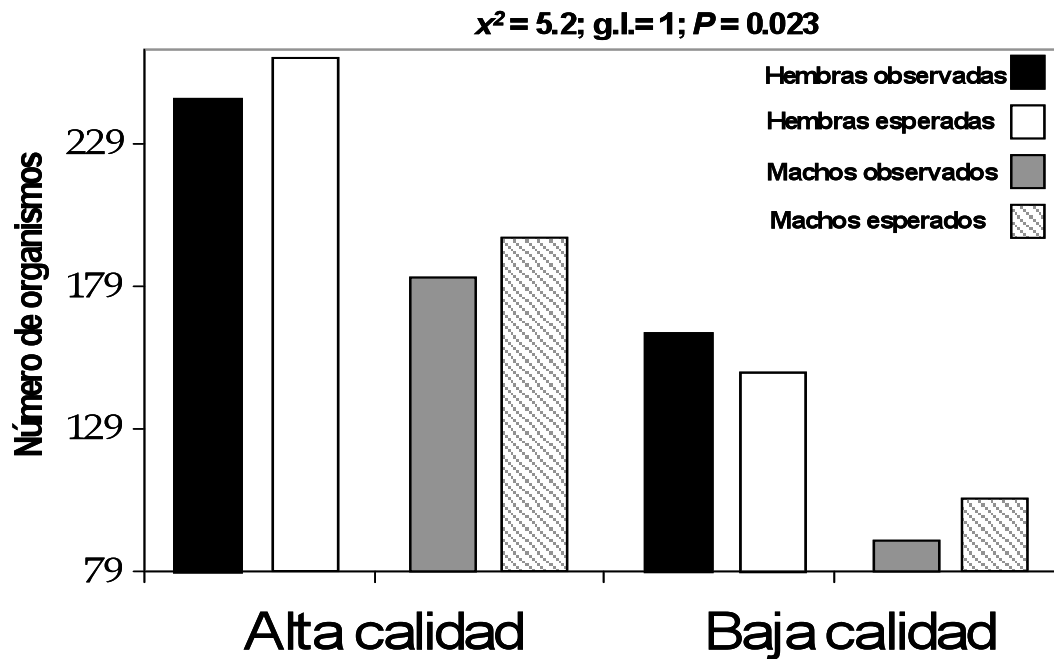


Figura 6. Número de hembras y machos de *Gryllodes sigillatus* que alcanzaron la etapa adulta en las dietas de alta y baja calidad nutricional.

6.4 Estrés alimenticio, tamaño corporal y proporción sexual de la progenie

La dieta en la que se desarrolló la progenie (Tabla 5; $F_{1, 33} = 7.02$, $P = 0.01$) y el tamaño de los padres ($F_{1, 33} = 5.32$, $P = 0.03$; Fig. 7) afectaron la proporción sexual de la progenie, machos más grandes tuvieron una mayor cantidad de hijos. En el caso de las hembras su tamaño no afectó la proporción sexual de la progenie ($F_{1, 33} = 0.02$, $P = 0.88$) mientras que la dieta, al igual que los machos resultó significativa (Tabla 6; $F_{1, 33} = 6.27$, $P = 0.02$; Fig. 8).

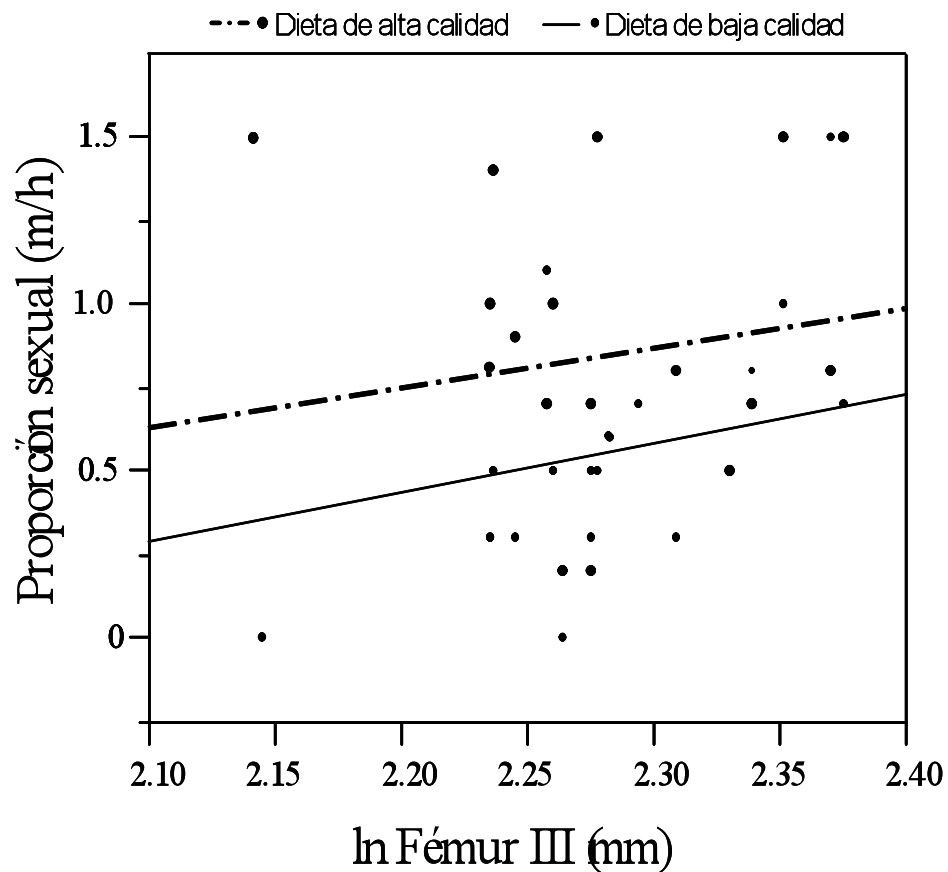


Figura 7. Influencia de las dietas experimentales sobre el tamaño corporal del progenitor (padre) y la proporción sexual de la progenie.

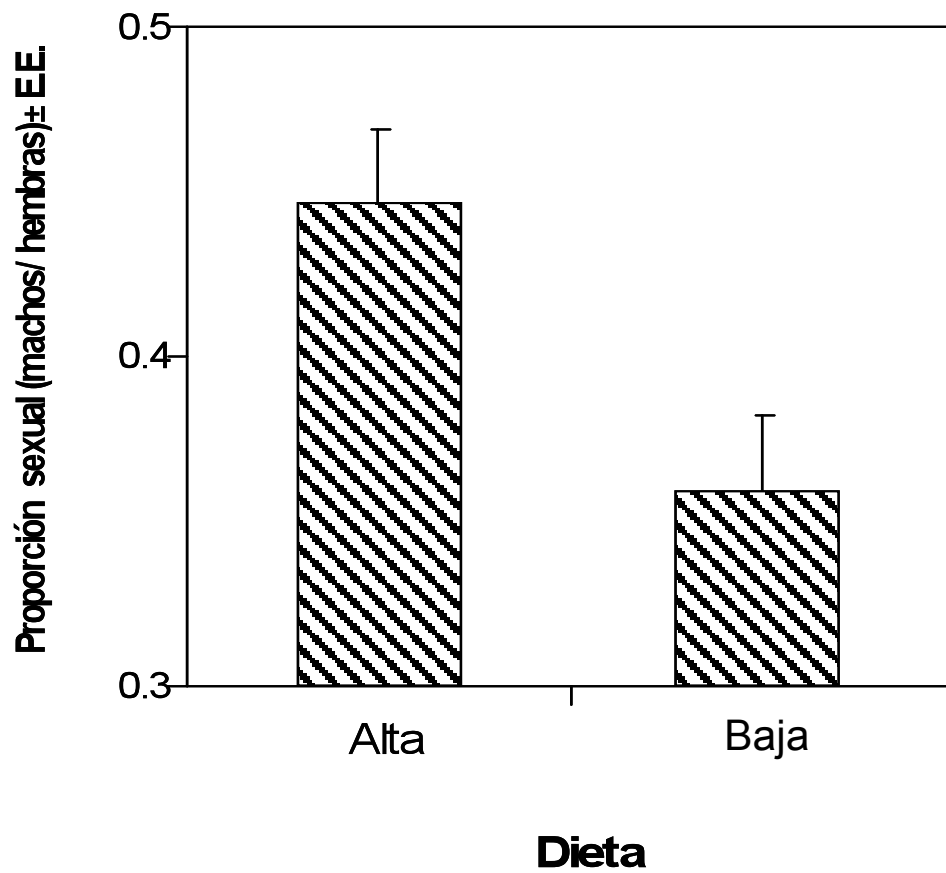


Figura 8. Influencia de las dietas experimentales sobre el tamaño corporal del progenitor (madre) y la proporción sexual de la progenie.

VII. DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran diferencias entre los genotipos en la tasa de crecimiento y el tamaño corporal. Sin embargo, hembras y machos respondieron de manera similar en dietas de alta y baja calidad, aunque hubo diferencias en la tasa de crecimiento entre hermanas y hermanos (Fig. 4a). Asimismo, las familias (genotipos) respondieron de manera diferente al ambiente (Fig. 4b). Al analizar únicamente el tamaño de los machos, las diferencias genéticas se mantienen y la magnitud del tamaño del ala se incrementa con el tamaño del macho. No obstante, en los machos grandes su expresión es impactada en mayor medida por la dieta de pobre calidad nutricional.

El tamaño corporal es un importante predictor del éxito de apareamiento (Simmons, 1986). Un gran tamaño puede incrementar el éxito de apareamiento, ya sea por competencia entre machos o por la elección de las hembras (Schatral, 1990). Roberts y Uetz (2008) demostraron que la inversión en un atributo bajo selección sexual tiene el potencial de alterar la relación entre los costos y beneficios en la adecuación (atributos que incrementen el éxito de apareamiento y progenie) y por lo tanto la producción de la progenie, ya que ese atributo puede generar un alto riesgo de depredación. Brown y Col. (2006) demostraron que alometrías positivas (incremento en el tamaño de un atributo con respecto al tamaño corporal) proveen de ejemplos en los que la expresión de un atributo bajo selección sexual está fuertemente afectada por la condición del organismo que lo

porta. Machos con más recursos producen ornamentos más grandes, los cuales indican su condición.

Factores ambientales como la dieta o la temperatura pueden afectar la expresión de los fenotipos (Emlen, 1997). Los atributos de los machos puede que no reflejen su calidad genética. Sin embargo, pueden ser una señal honesta que refleje la condición de su portador. Una señal honesta implica una correlación entre el tamaño y calidad del atributo (Getty, 1998). Si el tamaño de los atributos está bajo selección sexual direccional, un atributo de mayor tamaño incrementa el éxito de apareamiento, pero sus costos limitan su expresión en individuos pequeños o con menos recursos (Emlen y Nijhout, 2000). Originalmente se planteó que si los machos de mayor tamaño de *G. sigillatus* tenían buenos genes, ellos serían capaces de compensar los costos energéticos asociados a la producción de las alas. Sin embargo, al desarrollarse en la dieta de baja calidad, estos machos fueron incapaces de compensar el efecto negativo del ambiente y asignaron menos biomasa al ala (Fig. 5).

La ausencia de interacción genotipo – ambiente (dieta) sugiere que la expresión de la variación genética del tamaño corporal y alas no difiere entre ambientes, por lo que las preferencias de las hembras por machos de mayor tamaño puede tener una repercusión evolutiva sobre el tamaño corporal (Champagnon y Cueva del Castillo, 2008), aunque puede ser restringida por el efecto del ambiente en los machos grandes. La asignación de biomasa al ala es afectada por una dieta de baja calidad, lo cual sugiere que su expresión es

costosa y por ende su estado puede enviarle una señal honesta a las hembras respecto a la condición física en la que se encuentra una pareja potencial. Greenfield y Rodriguez (2004) sugieren que una señal puede ser poco confiable en especies que mostraron variación ambiental e interacción genotipo - ambiente reduciendo los beneficios genéticos para las hembras.

En el escarabajo *Onthophagus acuminatus* Har. [Coleoptera: Scarabaeidae] el largo de las cornamentas de los machos depende del tamaño corporal, el cual está determinado por las condiciones ambientales (nutrición) experimentadas durante el desarrollo larval (Emlen, 1994). Machos que han crecido en condiciones favorables tienen tamaño corporal y cornamentas más grandes que machos desarrollados en pobres condiciones.

Tanto la expresión del tamaño del ala como el número de machos producidos en dietas de alta y baja calidad, indican que los machos son más costosos de producir que las hembras. Un menor número de machos alcanzaron la etapa adulta, sin embargo estas diferencias se incrementan en condiciones estresantes (Fig. 6). Estos sesgos en la proporción sexual también se han observado en la población de estudio en condiciones naturales (Cueva del Castillo, Obs. pers). Sin embargo, a nivel individual, la asignación a la producción de hijos e hijas se comportó de manera opuesta. La progenie de hembras apareadas con machos grandes mostró un sesgo hacía la producción de machos, aunque esta fue menor en la dieta de pobre calidad (Fig. 8). Fisher (1930) demostró que la selección natural favorece a aquellos padres que invierten la

misma cantidad de recursos en la producción de hijos e hijas. Si los costos de cada sexo son similares los padres producirán en promedio el mismo número de hijos que hijas, la selección natural favorece una proporción sexual de 50/50. Además, bajo ciertas condiciones (p. ej. condición del macho o hembra) la selección natural puede favorecer cambios en la asignación de recursos para la producción de cada sexo y/o sesgos en la proporción sexual.

La varianza en el éxito reproductivo en las hembras es menor que en los machos. Por lo que, en un sistema de apareamiento poligínico algunas hembras pueden sesgar la proporción sexual de su progenie hacia los machos, como una estrategia para tener un mayor número de nietos (Trivers y Willard, 1973). Se asume que los atributos del macho (competitividad y tamaño) son heredables, y una hembra en buena condición puede canalizar más recursos y/o ser más hábil en el cuidado y mantenimiento de sus crías que una hembra en bajas condiciones. Las crías de hembras en buena condición se desarrollaran como adultos teniendo una buena condición. Dependiendo de la condición de las hembras, se podría mostrar un incremento en la tendencia de sesgar la producción hacia uno u otro sexo. Bajo este supuesto, una hembra adulta con buena condición tiende a invertir en machos, mientras que, una hembra adulta en baja condición tiende a producir más hembras.

La selección sobre la fecundidad de las hembras y la selección sexual sobre los machos son probablemente las principales presiones evolutivas sobre el tamaño corporal en los insectos. Este estudio revela que a pesar de que el tamaño

corporal (en la madurez) es un atributo altamente plástico puede evolucionar por selección sexual o natural.

Debido a las condiciones ambientales de Zapotitlán Salinas, donde las lluvias pueden durar sólo 15 días a lo largo del año y las temperaturas pueden alcanzar hasta los 40°C, la disponibilidad de recursos para los individuos de *G. sigillatus* pueden fluctuar drásticamente durante el año. Sólo los machos en buena condición podrán compensar el estrés ambiental incrementando su adecuación. Hembras que se aparean con machos de gran calidad podrían sesgar la proporción sexual de su progenie hacía machos. Hijos grandes y competitivos permitirían que las hembras tuvieran un mayor número de nietos.

IX. APÉNDICE: ANCOVAS

Tabla 1. ANCOVA examinando la influencia de la calidad de la Dieta, Sexo y Genotipo en la tasa de desarrollo de *Grylloides sigillatus*.

Fuente	G.L.	S.C.	C.M.	F	P
Familia	13	3.795	0.292	5.983	< 0.0001
Sexo	1	0.187	0.187	3.83	0.05
Dieta	1	0.058	0.058	1.18	0.28
Familia*Sexo	13	3.842	0.295	6.05	< 0.0001
Familia*Dieta	13	1.144	0.088	1.80	0.04
Sexo*Dieta	1	0.235	0.235	4.82	0.03
Error	572	27.94	0.05		

Tabla 2. ANCOVA examinando la influencia de la calidad de la Dieta, Sexo y Genotipo sobre la variación genética de la longitud del Fémur III de *G. sigillatus*.

Fuente	G.L.	S.C.	C.M.	F	P
Familia	13	28.038	2.157	4.97	< 0.0001
Sexo	1	44.502	44.502	102.66	< 0.0001
Dieta	1	0.593	0.593	1.37	0.24
Familia*Sexo	13	4.629	0.356	0.82	0.64
Familia*Dieta	13	7.660	0.589	1.36	0.17
Sexo*Dieta	1	0.004	0.004	0.01	0.92
Error	572	247.96	0.43		

Tabla 3. ANCOVA examinando la influencia de la calidad de la Dieta, Genotipo y longitud del Fémur III sobre la longitud del Ala de *G. sigillatus*.

Fuente	G.L.	S.C.	C.M.	F	P
Familia	13	0.131	0.010	2.02	0.02
Dieta	1	0.0005	0.0005	0.09	0.76
Fémur III	1	0.286	0.286	57.56	< 0.0001
Familia*Dieta	13	0.062	0.005	0.96	0.49
Dieta* Fémur III	1	0.036	0.036	7.19	0.008
Familia* Fémur III	13	0.067	0.005	1.04	0.41
Error	216	1.073	0.005		

Tabla 4. ANCOVA examinando la influencia de la calidad de la Dieta, Genotipo y Ancho del Tórax sobre la longitud del Ala de *G. sigillatus*.

Fuente	G.L.	S.C.	C.M.	F	P
Familia	13	0.299	0.023	3.49	< 0.0001
Dieta	1	0.007	0.007	1.05	0.31
Ln AT	1	0.057	0.057	8.71	0.003
Familia*Dieta	13	0.052	0.004	0.61	0.85
Dieta*Ln AT	1	0.008	0.008	1.27	0.26
Familia*Ln AT	13	0.239	0.018	2.80	0.001
Error	216	1.420	0.006		

Tabla 5. ANCOVA examinando la influencia de la calidad de la Dieta y la longitud del Fémur III del progenitor (padre) sobre la Proporción Sexual de *G. sigillatus*.

Fuente	G.L.	S.C.	C.M.	F	P
Dieta	1	1.260	1.260	7.02	0.01
Ln Fémur III Machos	1	0.956	0.956	5.32	0.03
Dieta* Ln Fémur III Machos	1	0.335	0.335	1.87	0.18
Error	33	5.92	0.18		

Tabla 6. ANCOVA examinando la influencia de la calidad de la Dieta y la longitud del Fémur III del progenitor (madre) sobre la Proporción Sexual de *G. sigillatus*.

Fuente	G.L.	S.C.	C.M.	F	P
Dieta	1	1.286	1.286	6.27	0.02
Ln Fémur III Hembras	1	0.072	0.072	0.35	0.56
Dieta* Ln Fémur III Hembras	1	0.005	0.005	0.02	0.88
Error	33	6.77	0.20		

X. BIBLIOGRAFÍA

- Andersson, M. 1994. Sexual selection. Princeton University. Press, Princeton, NJ.
- Bégin, M., Roff, D.A. & Debat, V. 2004. The effect of temperature and wing morphology on quantitative genetic variation in the cricket *Gryllus firmus*, with an appendix examining the statistical properties of the Jackknife-manova method of matrix comparison. J. Evol. Biol. 17:1255-1267.
- Brown, W. D., Wideman, J., Andrade, M. C. B., Mason, A. C. & 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.
- Brown, A., Sibly, R. & Brown, J. 2006. The allometry of ornaments and weapons Ecology 103: 8733—8738.
- Champagnon, J., & Cueva del Castillo, R. 2008. Female Mate Choice, Calling Song and Genetic Variance in the Cricket, *Gryllodes sigillatus*. Ethology 114: 223 —230.
- Cotton, S., Fowler, K. & Pomiankowski, A. 2004. Condition dependence on sexual ornaments size in the stalk -eyed fly *Cyrtodiopsis dalmanni* (Diptera: Diopsidae). Evolution 58:1038-1046.
- Darwin, C. 1871. The descent of man and selection in relation to sex. John Murray, London, United Kingdom.

- Emlen, D. J. 1994. Environmental control of horn length dimorphism in the beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). Proc. R. Soc. Lond. B. 256: 131–136.
- Emlen, D. J. 1997. Alternative reproductive tactics and male dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). Beha. Ecol. Sociobiol. (Submitted.)
- Emlen, D. J., & Nijhout, H. F. 2000. The development and evolution of exaggerated morphologies in insects. Annu. Rev. Entomol. 45: 661– 708.
- Fedorka, K. M. & Mousseau, T. M. 2002. Nuptial gifts and the evolution of male body size. Evolution 56: 590—596.
- Fisher, R. A. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection (Clarendon, Oxford).
- Forrest, T. G. 1983. Calling songs and mate choice in male crickets. In: Orthopteran Mating Systems: Sexual Selection in a Diverse Group of Insects (Gwynne, D. T. & Morris, G. K., eds). Westview Press, Boulder, pp. 185—204.
- Fowler, K. & Whitlock, M.C. 2002. Environmental stress, in breeding and the nature of phenotypic and genetic variance in *Drosophila melanogaster*. Proc. R. Soc. Lond. B. 269: 677-683.
- Getty, T. 1998. Handicap signaling: when fecundity and viability do not add up. Anim. Behav. 56:127–130.
- Gray, D. A. 1997. Female house crickets, *Acheta domesticus*, prefer the chirps of large males. Anim. Behav. 54: 1553–1562.

- Greenfield, M. & Rodriguez, R. 2004. Genotype–environment interaction and the reliability of mating signals. *Anim. Behav.* 68: 1461–1468.
- Hebard, M. 1932. New species and records of Mexican Orthoptera. *Trans. Am. Entomol. Soc.* 58: 201–371.
- Hebets, E. A. & Papaj, D. R. 2005. Complex signal function: developing a framework of testable hypotheses. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 57:197–214.
- Hunt, J., Brooks, H.R., Jennions, J., Smith, M., Bentsen, C.L. & Bussière, L.F. 2004. High-quality male field crickets invest heavily in sexual display but die young. *Nature* 432: 1024-1027.
- Imasheva, A.G., Bosenko, D.V. & Bubli, O.A. 1999. Variation in morphological traits of *Drosophila melanogaster* (fruit fly) under nutritional stress. *Heredity* 82: 187-192.
- JMP®. 1995. *Statistics and Graphic Guide, Version 3.1* SAS Institute Inc. Cary, North Carolina
- Johnstone, R. A. 1995. Honest advertisement of multiple qualities using multiple signals. *J. Theor. Biol.* 177: 87–94.
- Miller, L.K. & Brooks, R. 2005. The effects of genotype, age, and social environment on male ornamentation, mating behavior, and attractiveness. *Evolution* 59: 2414-2425.
- Pomiankowski, A. 1988. The evolution of female mate preferences for male genetic quality. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 5: 136–184.

- Price, T., Schluter, D. & Heckman, N. 1993. Sexual selection when the female directly benefits. *Biological Journal of the Linnean Society*, 48: 187–211.
- Rhen, T. 2007. Sex differences: genetic, physiological, and ecological mechanisms. In: *Sex, Size & Gender Roles. Evolutionary studies of Sexual size dimorphism.* (D.J. Fairbairn, J. Blanckenhorn, T. Székely, eds), pp. 167-175. Oxford Univ. Press. Oxford.
- Roberts, J. & Uetz, G.W. 2008. Discrimination of Variation in a Male Signaling Trait Affects Detection Time in Visual Predators. *Ethology* 114: 557–563.
- Roff, D.A. 2002. Comparing G matrices: a MANOVA approach. *Evolution* 56:1286–1291.
- Sakaluk, S. K. 1987. Reproductive behavior of the decorated field cricket, *Grylloides supplicans* (Orthoptera: Gryllidae): calling schedules, spatial distribution and mating. *Behaviour* 100: 202—225.
- Schatral, A. 1990. Body size, song frequency and mating success of male bushcrickets *Requena verticalis* (Orthoptera, Tettigoniidae, Listroscelidinae) in the field. *Anim. Behav.* 40: 982—984.
- Searcy, W. & Nowicki, S. 2005. *The Evolution of Animal Communication.* Princeton University Press, Nueva Jersey.
- Smith, R. L. & Thomas, W. B. 1988. Southwestern distribution and habitat ecology of *Grylloides supplicans*. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 34: 186—190.
- Simmons, L. W. 1986. Intermale competition and mating success in the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (de Geer). — *Anim. Behav.* 34: 567-579.

- 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. & Ritchie, M. G. 1996. Symmetry in the song of crickets. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 263: 301—311.
- Sokal, R. & Rohlf, F.J. 1995. *Biometry*. State University of New York at Stony Brook. New York.
- Teuschl, Y.; Reim, C. & Blanckenhorn, W. U. 2007. Correlated responses to artificial body size selection in growth, development, phenotypic plasticity and juvenile viability in yellow dung flies. *J. Evol. Biol.* 20: 87-103.
- Trivers, R. & Willard, D. 1973. Natural Selection of Parental Ability to Vary the Sex Ratio of Offspring. *Science.* 179: 90—92.
- Tuckerman, J. F., Gwynne, D. T. & Morris, G. K. 1993. Reliable acoustic cues for female mate preference in a katydid *Scudderia curvicauda* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Behav. Ecol.* 4: 106—113.
- Walker, F. 1859: Characters of some apparently undescribed Ceylon insects (II). *Ann. Mag. Nat. Hist.* 4: 217—244.