

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

CARRERA DE BIOLOGIA

FERTILIDAD DE LAS HEMBRAS Y REGALOS NUPCIALES EN

Conocephalus ictus (Orthoptera: Tettigoniidae).

Tesis

Que para obtener el titulo de Biologo

Presenta

Isabel Ortiz Jiménez

Director de Tesis. Dr. Raul Cueva del Castillo Mendoza



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

¡NO TE RINDAS!

¡No te rindas! Esfuérzate por ser como el sol de cada día, siempre generoso con los hombres, regalando su luz y su imprescindible calor para que la vida prosiga su rumbo eterno.

¡No te rindas! Esfuérzate por descubrir la belleza en el significado de cada cosa pues todo lo que te rodea guarda sus misteriosos secretos para quien los desee entender.

¡No te rindas! Esfuérzate por superar tus errores y debilidades; inspírate para ello en la sabia naturaleza para ser fuerte como el viento, dulce como una flor y paciente como un árbol.

¡No te rindas! Esfuérzate por no desviar tus pasos del camino correcto y escucha los dictados de tu propio corazón, para que el duro presente que atraviesas se convierta en una mañana feliz.

¡No te rindas pues el triunfo espera ansiosamente por ti!

El lema "sigue adelante" ha resuelto y siempre resolverá los problemas de

la carrera humana.

(Calvin Coolidge)

PAUSAS II

No canta el grillo. Ritma
la música
de una estrella.

Mide
las pausas luminosas
con su reloj de arena.

Traza sus orbitas de oro
en la desolación etérea.

La buena gente piensa
-sin embargo-
que canta
una cajita de música
en la hierba.

José Gorostiza

DEDICATORIA

A mis maravillosos padres con mucho cariño, porque sin ustedes no lo hubiera logrado, por apoyarme y tenerme mucha paciencia dentro y fuera de la carrera. Los amo.

A Orlando y Andrea por ser los mejores hermanos del mundo, mi inspiración y motivación para seguir adelante cada día y sobretodo por darme palabras de aliento.

A Lula y Juanito por llevarme a los lugares mas maravillosos, echarme porras en todas mis actividades fuera y dentro de la carrera.

A todos mis amigos, muchas gracias por todos los momentos buenos que hemos pasado, porque siempre estuvieron conmigo para levantarme después de varias caídas, apoyándome con muchas porras para terminar la carrera y sobretodo la tesis; muchas gracias por dejarme ser parte de ustedes, los quiero mucho y siempre los llevare en mi corazón.

AGRADECIMIENTOS

A Dios por darme una familia maravillosa. Por resguardarme en tus brazos cuando me sentía desesperada. Por iluminarme en los caminos de oscuridad y regresarme al camino cuando me sentía perdida.

A mi asesor, Dr. Raul Cueva del Castillo Mendoza por brindarme la oportunidad de trabajar y darme todo su apoyo no nada mas en este proyecto; también por todos los conocimientos brindados a lo largo de este trabajo. Muchas gracias por todo.

A mis sinodales Biol. Marcela Ibarra González, M. en C. Sergio Stanford Camargo, Dra. Juana Alba Díaz y Biol. Alberto Morales Moreno por sus atenciones, consejos, asesorías y correcciones de este trabajo.

A la DGAPA por el apoyo al proyecto PAPIIT: IN206109: Señales honestas y sistema inmune en Ortópteros tropicales, dentro del cual se desarrollo este trabajo.

A la Biol. Rosamond Coates, Jefa de la Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas, Instituto de Biología, UNAM por las facilidades prestadas para la realización de esta tesis.

CONTENIDO

Resumen	1
1.0 Introducción	2
2.0 Antecedentes	5
3.0 Objetivos	7
4.0 Hipótesis	7
5.0 Materiales y Método	8
5.1 Recolecta y Mantenimiento de los organismos	8
5.2 Observaciones conductuales	11
5.3 Consumo de espermatofilax, fertilidad, fecundidad y longevidad femenina	12
6.0 Resultados	14
6.1 Historia Natural	14
6.2 Consumo de espermatofilax, fertilidad, fecundidad y longevidad femenina	15
7.0 Discusión	17
8.0 Conclusión	23
9.0 Literatura citada	24

RESUMEN

Los machos incrementan su éxito reproductivo con cada nuevo apareamiento, mientras que las hembras fertilizan la totalidad de sus huevos con uno pocos apareamientos. Una hembra al aparearse puede obtener de los machos beneficios indirectos (genéticos) y/o directos, tales como protección para ella o las crías o recursos que pondrían ser utilizados por ella o canalizados a su descendencia. En diferentes especies de insectos durante la copula los machos les transfieren a las hembras sustancias que incrementan su fecundidad y/o longevidad. En los tetigónidos los machos le transfieren a las hembras un regalo nupcial denominado espermatofilax; estructura gelatinosa adherida al espermatórofo que es consumida por ellas durante o después de la cópula. En este estudio se describió la conducta de apareamiento de *Conocephalus ictus* y se analizó el impacto potencial del consumo de espermatórofo y espermatofilax en la fertilidad y longevidad femenina. Los machos de *C. ictus* emitieron cantos de atracción; cuando la hembra fue receptiva se aproximó al macho, el cual le transfirió el espermatórofo y espermatofilax durante la cópula. Ambas estructuras fueron consumidas después de la cópula. En hembras en las que se evitó que consumieran el espermatofilax, disminuyó significativamente su fertilidad, el éxito de eclosión y su longevidad. Estos resultados sugieren el valor adaptativo que tiene el consumo de espermatofilax para las hembras.

1.0 INTRODUCCION

La teoría de la selección sexual permite comprender la evolución de algunas estructuras como armas o espolones, ornamentos y comportamientos exhibidos en el cortejo por los machos de muchas especies animales. Estos atributos no podrían ser explicados en términos de selección natural, ya que pueden incrementar el riesgo de depredación de sus portadores, al hacerlos más conspicuos o reducir sus posibilidades de escape. Sin embargo, su evolución se puede justificar si a pesar de la reducción en las expectativas de sobrevivencia aumentan sus posibilidades de apareamiento de los machos (Darwin, 1859). Darwin (1971) planteo que la selección sexual podría actuar intrasexualmente; reconocida como competencia entre machos, o intersexualmente (elección de pareja) ejercida generalmente por la hembras. Como resultado de la elección de pareja, las hembras pueden obtener beneficios directos y/o indirectos. Las ganancias indirectas son de índole genética, e incluyen la posibilidad de heredarles a los hijos atributos del macho que fue preferido por ellas, o la adquisición de genes que acrecenten sus posibilidades de sobrevivencia (Andersson & Iwasa, 1996). Los beneficios directos incluyen protección para las hembras y/o sus hijos, o recursos que pueden ser utilizados por ellas o canalizados a sus descendencia (Andersson, 1992).

En una gran diversidad de insectos los beneficios directos están constituidos por regalos nupciales, que pueden incluir presas, carroña, productos de plantas, así como secreciones glandulares, hemolinfa y partes especializadas del cuerpo que son consumidos por las hembras antes, durante o después de la cópula (Dodson *et al.* 1983; Fedorka & Mousseau, 2002). También incluyen ciertas sustancias del eyaculado que son absorbidas por el tracto genital de la hembra (Boggs, 1995; Gwynne, 2001; Thornhill, 1976; Vahed, 1998). Estos compuestos pueden abarcar productos nutricionales, componentes inmunoestimulatorios o antibióticos, agua, minerales, iones como el zinc y sustancias especializadas en defensa (Arnqvist *et al.* 2005; Boggs, 1995, Gwynne, 2008; Poiani, 2006; Simmons & Parker, 1989).

La transferencia de regalos de un macho a una hembra a cambio de un apareamiento es un fenómeno común entre artrópodos (Vahed, 1998) y representa un escenario potencial de cooperación y conflicto entre los sexos (Parker & Simmons, 1989). Los fluidos transferidos en cada cópula pueden incrementar las posibilidades de paternidad de un macho (Gomendio & Roldan, 1993). Por otro lado, podrían representar recursos nutricionales que pueden ser usados por las hembras para acrecentar su producción de huevos (Friedel & Gillot, 1976, 1977; Cordero, 1995; Pardo *et al.*, 1995). En estos casos los beneficios para las

hembras se podrían aumentar si tienen múltiples apareamientos (Ridley, 1988; Arnqvist & Nilson, 2000; Vahed, 2003). En tetigónidos (Orthoptera: Tettigoniidae), el macho transfiere un regalo nupcial a la hembra durante el apareamiento en forma de espermatofilax, un accesorio gelatinoso que envuelve al espermátforo. Éste es consumido por ella durante o después de la cópula (Vahed, 1998; Gwynne, 2001). En diferentes estudios se ha demostrado que el consumo del espermatofilax puede acrecentar la fecundidad y/o la longevidad de la hembra (Gwynne, 2001). Sin embargo, Vahed (2003) encontró en *Leptophyes punctatissima* que la producción de huevos no se incrementa como resultado de que las hembras tengan múltiples apareamientos.

La especie de estudio; *Conocephalus ictus* se encuentra ampliamente distribuida en México y Centroamérica (Rehn, 1903; Naskrecki, 2000). Muestra un dimorfismo sexual marcado, las alas de los machos son pequeñas, no alcanzando la longitud total del tórax y están modificadas para la emisión del canto, mientras que las hembras en promedio son más grandes que los machos (esto es midiéndoles el fémur del tercer par de apéndices) (Cueva del Castillo *com. pers.*).

2.0 ANTECEDENTES

Gwynne (1982) trabajó con *Conocephalus nigropleurum* obteniendo que los nutrimentos del espermátforo son importantes en la reproducción femenina. En la elección de pareja, las hembras seleccionan a los individuos más grandes.

Cordero (1995) reveló que los machos podrían tener conductas de resguardo de pareja, colocar tapones, o transferir inhibidores de receptividad sexual afectando o no a la hembra. Esto debido a que algunas substancias seminales son conocidas por incrementar la viabilidad espermática dentro del tracto reproductivo de la hembra, por proveer energía y ser amortiguador osmótico.

González (1997) publicó gran parte de la historia natural de las libélulas *Paraplebia quinta* y *Palaemnema desiderata* en su libro *Historia Natural de los Tuxtlas*.

Vahed (1998) realizó una revisión en estudios empíricos de la función de los regalos nupciales en insectos, encontrando que en algunos grillos y tetigónidos el espermátofilax funcionaba en parte para prolongar la duración de la cópula maximizando la transferencia de la eyaculación.

Vahed (2003) analizó el efecto de las sustancias adicionales presentes en regalos nupciales sobre la producción de huevos en hembras doblemente apareadas, encontrando que las hembras con doble cópula dejaron al menos dos veces más huevos que las hembras apareadas una sola vez, sin tener relación con el consumo de las sustancias extra del regalo nupcial.

Voigt *et al.* (2005) mencionan que en *Isophya kraussi*, los regalos nupciales pueden proveer suficiente energía para cubrir 2 o 3 días de requerimientos metabólicos en la hembra.

Gwynne (2008) analizó claramente que los regalos nupciales suministran nutrientes, comparó, experimento y reveló evidencia de la historia natural sobre los regalos nupciales, ya sean presas o productos glandulares los que proveen beneficios directos a las hembras.

Perry & Rowe (2008) examinaron el efecto del espermátforo en las hembras de la Catarina *Adalia bipunctata*, encontrando que el consumo de este incrementa la resistencia del reapareamiento, pero no tiene efectos detectables en la longevidad femenina y el éxito reproductivo.

3.0 OBJETIVOS

- I) Describir la conducta de apareamiento de *Conocephalus ictus*.
- II) Determinar los beneficios potenciales que pueden obtener las hembras de *C. ictus* como resultado del apareamiento.
- III) Determinar si la longevidad, fertilidad y fecundidad (No. de huevos) de la hembra y éxito de eclosión son afectados por el consumo del espermatofilax.

4.0 HIPOTESIS

- i) El consumo del espermatofilax incrementa la longevidad y fecundidad de la hembra y el éxito de eclosión.

5.0 MATERIALES Y MÉTODO

5.1 *Recolección y Mantenimiento de organismos*

Los últimos cuatro días de los meses de abril, junio y los cuatro primeros días de noviembre del 2008 se realizaron recolecciones periódicas de ninfas y adultos de ambos sexos de *C. Ictus* en la Estación Biológica Tropical Los Tuxtlas; Veracruz. La Estación Biológica se encuentra en la porción sur del estado de Veracruz (Fig. 1), a 30 Km. al NE del poblado de Catemaco, sobre la carretera Catemaco-Montepío. Sus coordenadas geográficas son las siguientes: 95°04'-95°09' de longitud Oeste y a 18°34'-18°36' de latitud Norte (Dirzo *et al.* 1997). En esta región el clima es cálido-húmedo, la temperatura media anual es de 24-26°C (Soto & Gama, 1997). El tipo de vegetación en la región de los Tuxtlas, es selva alta perennifolia (Miranda & Hernández- X, 1963) y puede ser incluido como bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1986).

Los tetigónidos fueron capturados ya sea manualmente o empleando redes de golpeo recorriendo las instalaciones y límites de la estación durante períodos de cuatro a cinco horas a partir de las 22:00 horas. Se separaron ninfas (de cualquier estadio), hembras y machos adultos. Los organismos fueron depositados en recipientes plásticos de 2 litros a los cuales previamente se les realizaron orificios de respiración. Se

procuró no colocar a más de 20 individuos en cada recipiente. Desde su captura hasta su traslado al laboratorio de ecología en la UBIPRO de la UNAM FES Iztacala todos los tetigónidos fueron mantenidos húmedos colocando papel periódico que era humedecido periódicamente con agua. Todos los organismos fueron alimentados *ad libitum* con una dieta a base de manzana. En el laboratorio, los adultos fueron colocados en grupos de 10 machos y 10 hembras en peceras de plástico (25 x 20 x 15 cm) con una base de 2 cm de Peat moss estableciendo un criadero. Después de la primera semana de establecidos los criaderos, estos se inspeccionaron diariamente en busca de ninfas. Estas fueron separadas y mantenidas en el mismo tipo de recipientes que los adultos. A partir del tercer estadio las ninfas fueron separadas de acuerdo a su sexo y se mantuvieron hasta su madurez sexual. En todos los casos las peceras se colocaron sobre placas térmicas que mantuvieron una temperatura de 26°C y fotoperiodo de 12:12 horas luz/oscuridad. Los organismos fueron proveídos de alimento y agua *ad libitum* cada tercer día. La dieta consistió de una mezcla de manzana y Tetra Min® (alimento para pez tropical). El alimento para pez incluye camarón, pez, carne, hígado de bacalao y algas).

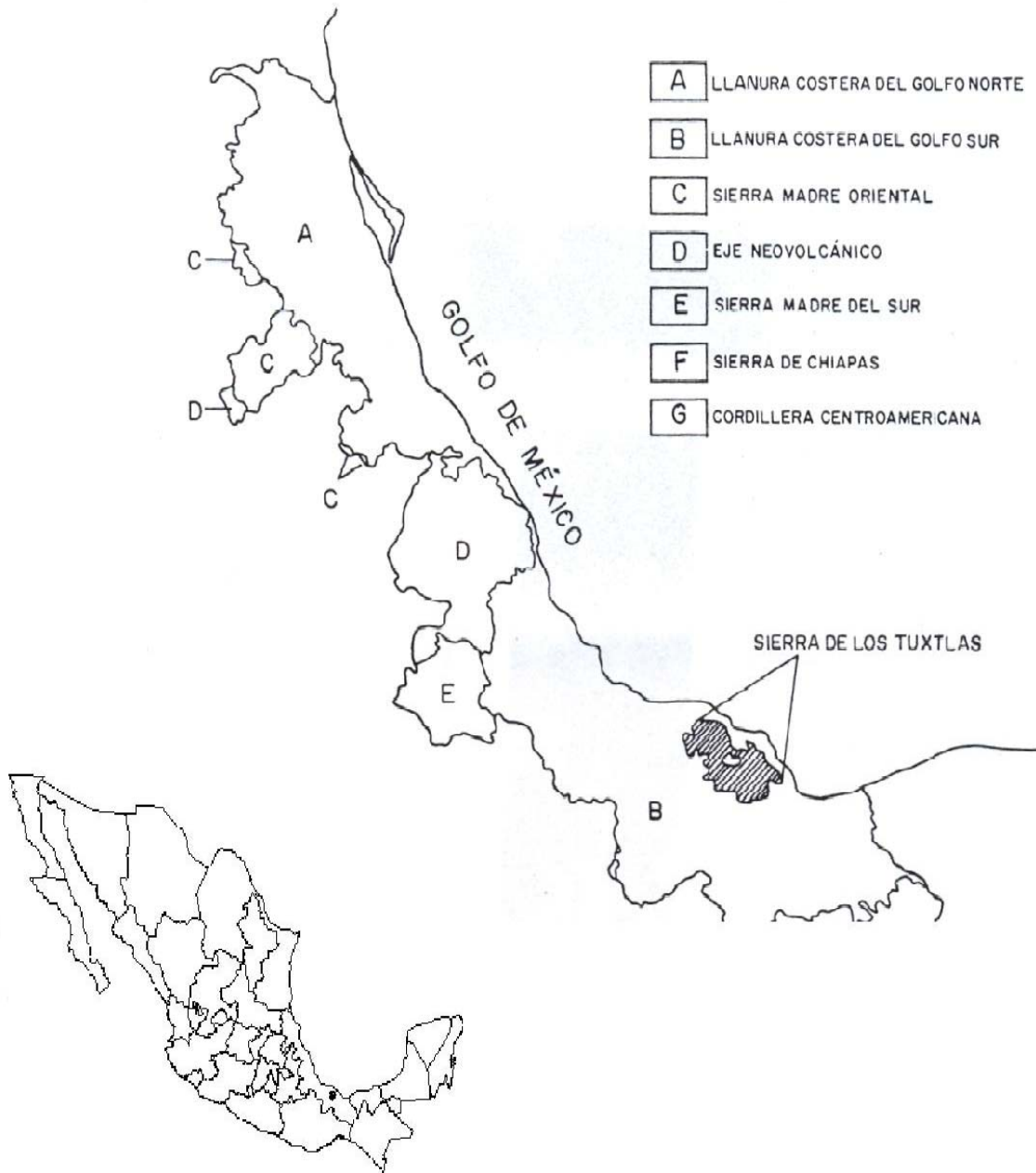


Fig. 1. Ubicación del área de recolecta (González *et al*, 1997. SEMARNAT, 2001).

5.2 *Observaciones conductuales*

A los organismos de ambos sexos se les midió el fémur III empleando un vernier digital (0.05 mm; Mitutoyo Corp®. Tokio; Japón). Se establecieron parejas de hembras y machos, de edad y tamaño similar en botes de plástico transparente de 500 ml para realizar observaciones *ad libitum* (Martin & Bateson, 1993) de la conducta de apareamiento. Las anotaciones iniciaron después de un periodo de una hora de aclimatación. Las observaciones se realizaron de las 10: 00 a las 22:00 hrs. durante 12 intervalos de una hora alternados por una hora de descanso. Durante estos períodos se registró si hubo intentos de cópula, cópulas y su duración, transferencia o no de espermátforo, consumo de espermátforax e intervalo entre cópulas. Si la pareja no se apareaba durante el período de observación, se separaba hasta el siguiente período. Si después de 4 períodos no ocurría el apareamiento el macho era reemplazado por otro individuo de características similares a él.

5.3 Consumo de espermatofilax, fertilidad, fecundidad y longevidad de las hembras

A partir del criadero, 10 días después de su última muda se seleccionaron 28 hembras vírgenes de tamaño similar. Estas fueron colocadas individualmente en recipientes plásticos de 500 ml con un macho virgen de dimensiones similares a ellas. Las parejas fueron observadas (12 intervalos de una hora) hasta que el apareamiento tuvo lugar. Posteriormente, las hembras fueron asignadas de manera aleatoria a uno de dos tratamientos experimentales: (1) Apareamiento sencillo con espermatofilax: a las hembras, después del apareamiento se les permitió consumir el espermatofilax ($n=14$ hembras), y (2) Apareamiento sin espermatofilax: después del apareamiento se evitó que la hembra consumiera el espermatofilax o partes del espermatóforo colocándola en un tubo de tul (15 cm de longitud x 2 cm de diámetro) y estimulándola a moverse al cambiar la orientación del tubo cada vez que la hembra intentaba doblarse para morder el espermatofilax ($n=14$ hembras). Una hora después de la transferencia del espermatóforo, se le removió usando unas pinzas de relojero (este periodo de tiempo corresponde a la medida del tiempo de espermatóforo extra que resulta del consumo del espermatofilax). Después de los tratamientos experimentales las hembras fueron colocadas individualmente en recipientes de plástico de 500 ml,

donde se les mantuvo hasta que ovipositaron bajo las condiciones ya descritas (ver 5.1). Cada recipiente fue inspeccionado por primera vez después de una semana y posteriormente diariamente, durante dos semanas en busca de huevos (este es el intervalo máximo registrado entre la copula y la última puesta). Para cada hembra se registró el número de huevos puestos en la primera semana y el número total de huevos dejados a lo largo de las 2 semanas. Asimismo, se estimó el éxito de eclosión dividiendo el número de huevos que eclosionaron entre el total de huevos puestos por cada hembra. Asimismo, se determinó la longevidad de la hembra a partir del día de la cópula. El número de huevos producidos, el éxito de eclosión y longevidad asociados a las hembras de cada tratamiento, fueron analizados mediante pruebas de Wilcoxon Mann-Whitney (Sokal & Rohlf 1995). Con esta prueba no paramétrica se determina si existen diferencias entre dos muestras. Los valores para cada una de las muestras son ordenados de manera descendente o ascendente. Al valor más elevado para los dos rangos se le asigna un valor de 1, al segundo valor más elevado de cualquiera de los dos grupos se le da un valor de 2, y así se sigue este criterio de manera consecutiva con el total de los valores. Completado el ordenamiento jerárquico para ambas muestras se determina si existen diferencias significativas en la distribución de ambas muestras (Zar 2009).

6.0 RESULTADOS

6.1 Historia Natural

La especie mostró un dimorfismo sexual marcado, las alas de los machos son pequeñas, no alcanzando la longitud total del tórax, y están modificadas para la emisión del canto, mientras que las hembras en promedio son más grandes que los machos (midiéndoles el fémur del tercer par de apéndices). En el campo las hembras fueron acústicamente atraídas por los machos. El apareamiento ocurrió tanto en el día como en la noche. Cuando una hembra fue receptiva dirigió su abdomen hacia el del macho, el cual transfirió un espermátóforo. En promedio de tres días de la cópula la hembra oviposita en la tierra.

Conducta de apareamiento. El macho emitió un canto de atracción que duró un periodo variable (no registrado); si la hembra fue receptiva se aproximó a este haciendo un primer contacto con sus antenas y después exponiendo su abdomen. El macho giró sobre sí mismo e hizo contacto con la genitalia femenina estableciendo el apareamiento, el cual tiene una duración promedio de 20 minutos. Durante la cópula el macho secretó un espermátóforo, el cual fue transferido a su pareja. En la mayoría de los casos los machos continuaron cantando durante y después del apareamiento. Concluida la transferencia del espermátóforo

ambos organismos se separaron. Después de una hora de realizada la cópula la hembra se dobló sobre su abdomen e inicio el consumo del espermatofilax, con una duración promedio de 12 horas. Las hembras ovipositaron la totalidad de los huevos ($\bar{x} = 87$), en un intervalo de dos semanas. Los huevos eclosionaron durante un periodo de 15 días. Las ninfas pasaron por cinco estadios antes de alcanzar la madurez sexual (son organismos paurometábolos). La madurez sexual tiene un promedio de 70 días para los machos, mientras que las hembras lo hacen en un promedio de 83 días.

6.2 Consumo del espermatofilax, fertilidad y longevidad femenina

El consumo del espermatofilax tuvo un efecto significativo en la producción de huevos, su éxito en la eclosión y en la longevidad femenina. A las hembras que se les permitió consumir el espermatofilax produjeron un mayor número de huevos $\bar{x} = 85$ en comparación con las hembras que no lo consumieron con un promedio de 27 (Fig. 2a) y la proporción de eclosión de ellos fue más elevada ($\bar{x} = 0.72\%$) que las otras ($\bar{x} = 0.57\%$), (Fig. 2b). Asimismo, la longevidad de las hembras se incrementó significativamente, alcanzando un promedio de 51 días, en comparación con un promedio de sólo 25 días para las hembras que no se alimentaron del espermatofilax (Fig. 2c).

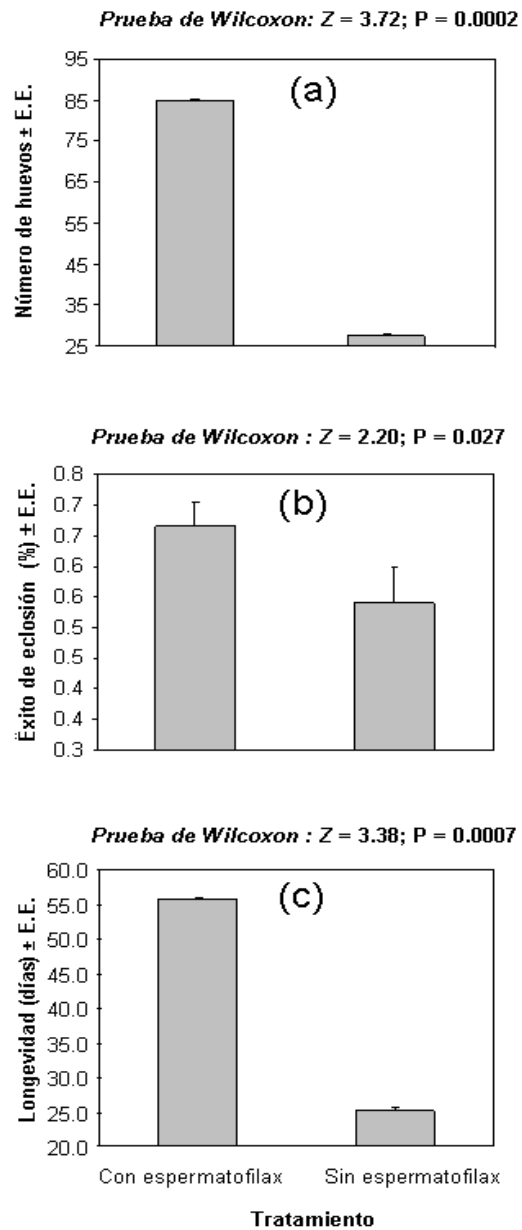


Fig. 2. Relación entre el consumo y no consumo del espermatofilax en; a) número de huevos puestos, b) éxito de eclosión y c) longevidad de las hembras de *Conocephalus ictus*.

7.0 DISCUSIÓN

En la conducta de *C. ictus* los machos emitieron cantos para atraer a las hembras, aquellos que fueron preferidos por ellas se aparearon y le transfirieron un espermátforo que fue consumido después del apareamiento; este comportamiento es similar al de otros tetigónidos descritos por Gwynne (2001). En *Conocephalus ictus* el consumo de espermatoxilax resultó adaptativo para las hembras, ya que estas aumentaron la producción de huevos, el éxito de eclosión y su longevidad; cabe mencionar que en una gran diversidad de tetigónidos la fecundidad de las hembras se incrementa cuando se alimentan del espermatoxilax que le donan los machos; los resultados en *C. ictus* son acordes a lo observado en otros tetigónidos, incluyendo al menos otra especie del género *C. nigropleurum* realizados por Gwynne (1982, 2008), aunque Vahed (2003, 2007) no ha encontrado este efecto en otras especies de tetigónidos como en *Leptophyes punctatissima*. Sin embargo, en *C. nigropleurum* no se ha analizado el efecto del regalo nupcial en la longevidad de las hembras.

Gracias al consumo del espermatoxilax las hembras de *C. ictus* se beneficiaron de manera directa al ser más longevas, lo cual repercutió en una vida reproductiva más larga. Sin embargo, el diseño experimental

no permite descartar la existencia de beneficios indirectos asociados a la producción de huevos y al éxito de eclosión. Podría haber machos con "buenos genes", capaces de producir espermatofilax de gran calidad. Estos incrementarían la fecundidad de la hembra, pero también esta capacidad podría ser heredada a sus hijos.

En *Conocephalus ictus* los experimentos no se realizaron en el campo por lo tanto no se sabe el impacto que puede tener la modificación en su longevidad en condiciones naturales, quizás las hembras sólo pueden canalizar algunos de los nutrientes del espermatóforo de acuerdo a sus necesidades inmediatas. También algunos trabajos mencionan que los beneficios nutricionales de ingerir un regalo nupcial puede incrementar la capacidad reproductiva de las hembras y proveerle suficientes nutrientes para evitar buscar alimento, lo cual puede reducir el riesgo de depredación (Heller, 1992). El espermatofilax que los machos donan a la hembra puede alcanzar más del 30% de su masa corporal (Wedell, 1993; Vahed & Gilbert, 1996). En diversos tetigónidos la materia seca del regalo nupcial consiste en su mayoría de glicoproteínas ricas en energía (Heller *et al.* 1998), la cual probablemente mantiene el metabolismo de las hembras por 2 o 3 días, llegando a cubrir sus requerimientos energéticos mediante el

apareamiento (Boggs, 1990, Voigt *et al.* 2005). Gracias a estas investigaciones y a los resultados obtenidos en este trabajo se puede deducir que las hembras de *C. ictus* probablemente eviten ser víctimas de los depredadores por tratar de buscar alimento si consumen el espermatofilax y así tener mayor sobrevivencia.

La síntesis de los regalos nupciales es costosa, por lo que la canalización de recursos hacia ellos puede reducir las expectativas de vida de los machos y disminuir la frecuencia en que se aparean. Estos costos pueden incrementar la selectividad masculina, igualando o superando a la femenina, por lo que puede llegar a ocurrir una inversión de los roles sexuales (Tregenza & Wedell, 1998; Bonduriansky, 2001; Fisher *et al.* 2006). Las hembras podrían competir por el acceso a los machos en *C. ictus* si ocurriera una reducción en la disponibilidad de recursos que los machos utilizan en la síntesis del espermatofilax, o si su número fuera menor al de las hembras, ya que entonces representarían un recurso limitado; esto se intuye es de acuerdo con los trabajos de Yassui (1998) y de Arnqvist & Nilsson (2000) en el cual mencionan que las hembras podrían competir entre ellas para poder conseguir los regalos de los machos y así incrementar las expectativas reproductivas.

Si el apareamiento es costoso para ambos sexos las substancias seminales de los machos tal vez sean señales confiables para las hembras. Estas podrían permitir la sincronización de los mecanismos reproductivos, es decir si el macho es honesto y la hembra lo acepta ambos sexos se benefician (Gillott, 1988). No obstante, la complejidad de los fluidos seminales parecería redundante si sólo señalan que el esperma ha sido transferido. El conocimiento limitado de cómo algunas de estas substancias seminales sugieren un rol más variado en los sexos (Arnqvist & Rowe, 2005). Los regalos nupciales probablemente son el resultado del conflicto sexual, manipulación y extorsión (Arnqvist & Nilsson, 2000).

La asignación del regalo nupcial en algunas especies tal vez son el resultado del balance entre cooperación y conflicto entre los intereses del macho para invertir en sus propios huevos fertilizados a través de nutrientes esenciales para la producción de estos y las hembras metabolizando nutrimentos no esenciales para la producción de huevos.

Los machos podrían ejecutar conductas de resguardo de pareja, colocar tapones nupciales, o transferir inhibidores de receptividad sexual. Estos sugieren ser costosos para las hembras. Algunas substancias seminales son conocidas por incrementar la viabilidad espermática dentro del tracto reproductivo de la hembra, por proveer energía y ser

amortiguador osmótico (Cordero, 1995; Vahed, 2007). Esto actúa directamente en los intereses reproductivos de los machos. Si bien ciertas sustancias gonadotropicas ponen en funcionamiento y/o estimulan a la hembra a producir huevos, también evidencia reciente sugiere que las sustancias del eyaculado pueden ser costosas para las hembras, al reducir su longevidad (Ikeda, 1974; Chapman *et al.* 1993, 1998, Cordero, 1995).

Las revisiones de la literatura sugieren que los regalos nupciales tal vez incrementen la longevidad y fecundidad femenina. La poliandria probablemente aumenta aún más estos beneficios. Sin embargo, si ocurre un conflicto entre los sexos, es posible que debido a la poliandria se puedan reducir las expectativas de longevidad y fecundidad femenina. Como resultado de la poliandria se incrementaría el riesgo de la competencia espermática. Habiendo compuesto espermicidas o inhibidores de la receptividad sexual de la hembra, que han evolucionado en los machos para evitar o reducir el riesgo de competencia espermática, pero que pueden abatir las expectativas de sobrevivencia y/o reproducción de las hembras (Arnqvist & Rowe, 2005). Asimismo, las hembras probablemente producen anticuerpos específicos contra esperma, los cuales incapacitan al espermatozoide, pero a elevadas concentraciones pueden causar infertilidad femenina (Kurpisz &

Fernández, 1995). En futuras investigaciones sería necesario identificar las substancias en el regalo nupcial y determinar sus efectos sobre la conducta reproductiva de la hembra, los efectos que pueda ejercer la poliandria en las hembras, así como determinar posibles conflictos entre los sexos.

8.0 CONCLUSIONES

Se determinó la conducta de apareamiento de *Conocephalus ictus*; que es similar a otros tetigónidos del mismo género, emitiendo cantos para atraer a las hembras y transfiriendo un espermátforo a las hembras.

Se determinaron los beneficios potenciales que pueden obtener las hembras de *C. ictus* como resultado del apareamiento, estos beneficios fueron el aumento de la longevidad y una alta producción de huevos.

Se determinó la sobrevivencia (longevidad), fertilidad y fecundidad femenina, afectado por el consumo del espermatofilax; que fue más elevado en comparación a las hembras que no lo consumieron.

El consumo del espermatofilax incrementó la sobrevivencia, fertilidad y fecundidad de la hembra de *Conocephalus ictus*.

El consumo del espermatofilax tuvo un efecto significativo positivo sobre el incremento en la producción de huevos ($\bar{x} = 85$), su éxito de eclosión ($\bar{x} = 0.72$) y la longevidad de las hembras ($\bar{x} = 55$).

9.0 Literatura Citada

Andersson, M. & Iwasa, Y. 1996. *Sexual Selection*. Tree 11: 53-58.

Arnqvist, G. & Nilsson, T. 2000. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behavior*. 60: 145-164.

Arnqvist, G. & Rowe, L. 2005. *Sexual conflict*. Princeton University Press. United States of America. pp 150

Arnqvist, G., Nilsson, T. & Katvala M. 2005. Mating rate and fitness in female bean weevils. *Behavior Ecology*.16: 123-27.

Boggs C. L. 1990. A general model of the role of male-donated nutrients in female insects' reproduction. *America Naturalist*. 136, 598-617.

Boggs C. L. 1995. Male nuptial gifts: phenotypic consequences and evolutionary implications. In *Insects Reproduction*, Ed. SR Leather, J Hardie, New York: CRC Press. pp. 215-42.

Bonduriansky, R. 2001. The evolution of male mate choice in insects: A synthesis of ideas and evidence. *Biological Reviews* 76: 305-339.

Chapman, T., Hutchings, J. & Partridge, L. 1993. No reduction in the cost of mating for *Drosophila melanogaster* females mating with spermless males. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B.* 253: 211-217.

Chapman, T., Miyatake, T., Smith, H. K. & Partridge, L. 1998. Interactions of mating, egg production and death rates in females of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B.* 265: 1879-1894.

Cordero, C. 1995. Ejaculate substance that affect female insects reproductive physiology and behavior: Honest or arbitrary traits? *Journal Theory Biology.* 174: 453-461.

Darwin, C. R. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, on the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*, John Murray, London. pp 256

Darwin, C. R. 1871. *The Descent of Man. Penguin.* London. pp 112

Dirzo, R., González, S. E. & Vogt, R. C. 1997. Introducción general. En *Historia Natural de los Tuxtlas*. Dirzo, R, González, SE y Vogt, RC. Eds. Instituto de Biología, UNAM. México. 647 pp.

Dodson, G. N., Morris, G. K. & Gwynne, D. T. 1983. Mating behavior of the primitive orthopteran genus *Cyphoderris*. In *Orthopteran Mating Systems: Sexual Copetition in a Diverse Group of Insects*, ed. DT Gwynne, GK Morris. Boulder, CO: Westview. pp. 305-18

Fedorka, K.M. & Mousseau, T. A. 2002. Tibial spur feeding in ground crickets: Larger males contribute larger gifts (Orthoptera: Gryllidae). *Entomology*. 85:317-23.

Fisher D. O., Double, M. C., Blomberg S. P., Jennions M. D. & Cockburn A. 2006. Post-mating sexual selection increase lifetime fitness of polyandrous females in the wild. *Nature* 444: 89-92.

Friedel, T., & Gillot, C. 1976. Male accessory gland substance of *Melanoplus sanguinipes*: An oviposition stimulant under the control of the corpus allatum. *Journal Insects Physiology*. 22: 489-495.

Friedel, T., & Gillot, C. 1977. Contribution of male- produced protein to vitellogenesis in *Melanoplus sanguinipens*. *Journal Insect Physiology*. 23: 145-151.

Gillott, C. 1988. Arthropod – Insecta. In: R.G. Adiyodi and K. G. Adiyodi. (Eds). *Reproductive Biology of Invertebrates Vol. IV. P:B. Fertilization, Development and Parental Care*. Wiley and Chinchester. pp. 319-471.

Gomendio, M., & Roldan, E. R. S. 1993. Mechanism of sperm competition: Linking physiology and behavioral ecology. *Trends Ecology Evolution*. 8: 95-99.

González, S. E., Dirzo, R., & Vogt, R. 1997. *Historia Natural de los Tuxtlas*. México. UNAM. Instituto de Biología: UNAM. Instituto de Ecología. pp. 647.

Gwynne, D.T. 1982. Mate selection by female katydids (Orthoptera: Tettigoniidae, *Conocephalus nigropleurum*). *Animal Behavior*. 30:734-738.

Gwynne, D. T. 1984. Male mating effort, confidence of paternity and insect sperm competition. In *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating System*, Ed. RL Smith, New York: Academic. pp. 117-49.

Gwynne, D. T. 2001. *Katydid and bush-cricket: reproductive behavior and evolution of the Tettigoniidae*. New York, NY: Cornell University Press. pp 124

Gwynne, D. T. 2008. Sexual conflict over nuptial gifts in insects. *Annual Review Entomology*. 53: 83-101.

Heller, K. G. 1992. Risk shift between males and females in the pair-forming behavior of bushcrickets. *Naturwissenschaften* 79: 89-91.

Heller, K.-G., Faltin, S., Fleischmann, P. & von Helversen, O. 1998. The chemical composition of the spermatophore in some species of phaneropterid bush crickets (Orthoptera: Tettigonioidae). *Insect Physiology*. 44: 1001-1008.

Ikeda, H. 1974. Multiple copulation: an abnormal mating behaviour which deleteriously affects fitness in *Drosophila mercatorum*. *Memoirs of Echime University (Science), series B. (Biology)*. 97: 18-28.

Kurpisz, M. & Fernández, N. 1995. *Immunology of Human reproduction*. Bios Science Oxford Journal. pp 185

Martin, P. & Bateson, P. 1993. *Measuring Behaviour: An Introductory Guide*. Cambridge University Press. Cambridge. Uk. pp 421

Miranda, F y Hernández-X, E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 28: 29-178.

Naskrecki. 2000. *Katydids of Costa Rica. Vol. 1. Systematics and bioacoustics of the cone-head katydids*. 164 p

Pardo, M. C., López-León, M. D., Hewitt, G.M., & Camacho, J. P. M. 1995. Females fitness is increased by frequent mating in grasshoppers. *Heredity* 73: 654-660.

Parker, G. A. & Simmons, L. W. 1989. Nuptial feeding in insects: theoretical models of male and female interests. *Ecology* 82: 3-26.

Poiani A. 2006. Complexity of seminal fluid: a review. *Behavior Ecology Sociobiology*. 60:289-310.

Rehn, J.A.G. 1903. A contribution to the knowledge of the Orthoptera of Mexico and Central America. *Transactions of the American Entomological Society*. 29:1-34.

Ridley, M, 1988. Mating frequency and fecundity in insects. *Biological Reviews*. 63: 509-549.

Rzendowski, J. 1986. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México, D.F. pp 220

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) y Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (RBLT). Borrador. 2001. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. 124 pp.

Simmons, L. W. & Parker, G. A. 1989. Nuptial feeding in insects: mating effort versus paternal investment. *Ecology* 81: 332-343.

Sokal, R.R. & Rohlf, F. J. 1995. *Biometry*. Ed. Freeman. New York, USA. pp.

159

Soto, M y Gama, L. 1997. Climas. En *Historia Natural de los Tuxtlas*. Dirzo, R,

González, S. E., y Vogt, R. C. Eds. Instituto de Biología, UNAM.

México. pp. 647

Thornhill, R. 1976. Sexual selection and parental investment in insects.

American Naturalist. 110:153-63.

Thornhill, R. & Alcock, J. 1983. *The Evolution of Insects Mating Systems*,

Harvard University Press, Cambridge, MA. pp 456

Tregenza, T. & Wedell, N. 1998. Benefits of multiple mates in the cricket

Gryllus bimaculatus. *Evolution*. 52: 1726-1730.

Vahed, K. 1998. The function of nuptial feeding in insects: a review of

empirical studies. *Biologic Review*. 73: 43-87.

Vahed, K. 2003. Increase in egg production in multiply mated female

bushcrickets *Leptophyes punctatissima* are not due to substances in

the nuptial gift. *Ecology Entomology*. 28: 124-128.

Vahed, K. 2007. All that glitters is not gold: sensory bias, sexual conflict and nuptial feeding in insects and spiders. *Ethology* 113: 105-127.

Vahed, K. & Gilbert, F. S. 1996. Differences across taxa in nuptial gift size correlate with differences in sperm number and ejaculate volume in bushcrickets (Orthoptera: Tettigoniidae). *Proceedings Review Biological Sciences. B* 263: 1257-1265.

Voigt, C. C., Kunz, T. H. & Michener, R. 2005. The energetics of trading nuptial gifts with copulations in katydids. *Physiology Biochemists. Zoology* 78: 417-423.

Wedell, N. 1993. Spermatophore size in bushcrickets: comparative evidence for nuptial gifts as a sperm protection device. *Evolution* 47: 1203-1212.

Yassui, Y. 1998. The "genetic benefits" of male multiple mating reconsidered. *Trends in Ecology and Evolution*. 13: 246-250.

Zar, J. H. 2009. Biostatistical Analysis. Fifth edition. Department of biological Sciences Northern Illinois University. Pearson. pp. 163-164.