



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

Biología evolutiva

**Biología reproductiva y conducta sexual de
Macroanaxipha macilenta (Orthoptera Gryllidae)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Anahi Montserrat Elias Quevedo

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza

Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. Leticia Ríos Casanova

Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM

Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo

Instituto de Ecología, UNAM

México, Cd. Mx., Febrero 2017



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

Biología evolutiva

**Biología reproductiva y conducta sexual de
Macroanaxipha macilenta (Orthoptera Gryllidae)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Anahi Montserrat Elias Quevedo

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza

Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dra. Leticia Ríos Casanova

Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM

Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo

Instituto de Ecología, UNAM

México, Cd. Mx., Febrero 2017



Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 10 de octubre de 2016, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **ELIAS QUEVEDO ANAHÍ MONTSERRAT**, con número de cuenta 304011324, con la tesis titulada "**Biología reproductiva y conducta sexual de *Macroanaxipha macilenta* (Orthoptera Gryllidae)**", realizada bajo la dirección del **DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA**:

Presidente: DR. JUAN SERVANDO NUÑEZ FARFAN
Vocal: DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO MENESES
Secretario: DRA. LETICIA RÍOS CASANOVA
Suplente: DR. ROBERTO EDMUNDO MUNGUÍA STEYER
Suplente: DR. EFRAÍN TOVAR SÁNCHEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 11 de enero de 2017.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

Agradecimientos

Al Posgrado de Ciencias Biológicas, UNAM por permitirme realizar mi maestría en su programa de excelente calidad educativa.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) por la beca otorgada: CVU: 622562, número de beca 385462, sin la cual no habría podido concluir mis estudios de posgrado.

A mi tutor el Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza por su paciencia, conocimientos, dedicación y orientación, los cuales han sido fundamentales no sólo para la realización de este trabajo, sino para mi formación académica.

A mis sinodales la Dra. Leticia Ríos Casanova y el Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo por la retroalimentación y el tiempo invertido, los cuales ayudaron a mejorar este trabajo a lo largo de mi maestría.

Agradecimientos a título personal

A mi Alma Mater la Universidad Nacional Autónoma de México por la formación académica que tuve en sus aulas. Estoy orgullosa de ser parte de la máxima casa de estudios.

A mis sinodales el Dr. Juan Núñez Farfán, Dr. Roberto Edmundo Munguía Steyer, Dr. Efraín Tovar Sánchez y Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses por sus atenciones, observaciones y tiempo.

A la Dra. Ana María Contreras Gonzales, quien me apoyó en la colecta de organismos.

A la Biól. Rosamond Ione Coates Lutes, Jefa de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Instituto de Biología, UNAM; por las facilidades prestadas durante la realización de esta tesis.

A mi familia, en especial a mis padres Rocío y Gonzalo por su amor, infinita paciencia y apoyo incondicional.

A mi hermana Tania por su motivación, paciencia y cariño.

A todos mis amigos con quienes he compartido grandes momentos dentro y fuera de las aulas.

“...un científico tiene que ser como un niño. Si ve algo debe decir lo que es, tanto si se trata de lo que espera ver como si no. Primero ver; luego, pensar; y después, comprobar. Pero siempre hay que ver primero, si no sólo se ve lo que uno espera ver”

Douglas Adams

Índice

Lista de figuras y cuadros.....	1
Resumen.....	2
Abstract.....	3
Introducción.....	4
Objetivos.....	6
Antecedentes.....	7
Material y métodos.....	7
Resultados.....	13
Discusión.....	20
Conclusión.....	26
Figuras y cuadros.....	28
Anexo 1.....	35
Literatura citada.....	37

Lista de figuras y cuadros

Fotografías de los individuos adultos de <i>Macroanaxipha macilenta</i>	28
Diagrama de la conducta de apareamiento de <i>Macroanaxipha macilenta</i> , morfo de alas anchas.....	29
Diagrama de la conducta de apareamiento de <i>Macroanaxipha macilenta</i> , morfo de alas estrechas.....	30
Gráfica del análisis de varianza anidado	31
Cuadro sobre la proporción de morfos y su éxito de apareamiento.....	32
Sonograma del canto de un grillo de <i>Macroanaxipha macilenta</i> , morfo de alas estrechas.....	33
Sonograma del canto de un grillo de <i>Macroanaxipha macilenta</i> , morfo de alas anchas.....	34
Gráfica de los estadios ninfales de <i>Macroanaxipha macilenta</i>	36

Resumen

La selección sexual explica la evolución de una gran diversidad de caracteres morfológicos, fisiológicos y conductuales que incrementan las posibilidades de los machos en conseguir pareja y reproducirse. Estos atributos pueden mostrar una variación discontinua que resulte en estrategias reproductivas alternativas. Estas últimas a menudo son mantenidas en las poblaciones por selección dependiente de la frecuencia y selección condicional o dependiente del estatus. En los ortópteros, gran parte de las estrategias reproductivas alternativas están basadas en machos cantores y silentes, no obstante, se siguen descubriendo nuevas conductas de cortejo y apareamiento. En este trabajo se describió la conducta sexual y reproductiva del grillo neotropical *Macroanaxipha macilenta* y se exploraron las ventajas y el éxito reproductivo de dos morfos masculinos descubiertos en esta especie. Para ello se colectaron, criaron y observaron adultos de la especie *M. macilenta* en la estación de biología tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México. Se encontró una asociación entre las diferencias morfológicas y su conducta. Los morfos difieren en canto, conductas de apareamiento y duración de la cópula. Los machos de alas anchas emitieron cantos complejos y prolongados, y copularon una vez transfiriendo un único espermátforo a la hembra. Los machos de alas estrechas emitieron cantos breves y copularon en dos ocasiones con la misma hembra, transfiriendo en cada ocasión un espermátforo. Los dos morfos de machos podrían sugerir la presencia de dos tácticas reproductivas alternativas dentro de la población de *M. macilenta*. Si bien no se puede aseverar que mecanismo mantiene a los dos morfos y sus tácticas reproductivas, se sugiere a la selección condicional o dependiente del estatus y a la selección dependiente de la frecuencia. No obstante, estas suposiciones deben ser corroboradas en estudios próximos.

Abstract

There are many morphological, physiological and behavioral male characters that help them to mate. Sexual selection could explain the evolution of these male characters. Such male characters may show a discrete variation resulting in alternative mating strategies. These stay in populations by two mechanisms: frequency-dependent selection and conditional selection or status-dependent. In Orthoptera, most of the alternative mating strategies are based in singing males and silent males. However, new mate behaviors are being discovered. In this study, the sexual behavior from neotropical cricket *Macroanaxipha macilenta* was described. Two males morphs were discovered in this specie, the first is width forewings and the second is narrow forewings. Likewise, the benefits and mating success of these two males morphs were analyzed. The adult crickets *M. macilenta* were collected, bred and observed in the biological station “Los Tuxtlas”, Veracruz, Mexico. It was found a relationship between the morphological differences and the behavior of the male crickets. The two morphs differ in singing, mating behavior and copulation duration. The first male morph (width forewings males) sings complex and long songs. They mate once and they donate one spermatophore to female. The second male morph (narrow forewings males), sings short songs. They mate twice and they give two spermatophores to female. These two male morphs could suggest the presence of two alternative mating strategies within the population of *M. macilenta*. It is believed that frequency-dependent selection and conditional selection or status-dependent play an important role in *M. macilenta*. However, what mechanism maintain both of these morphs and their reproductive tactics in *M. macilenta* cannot be assured. Further studies are necessary to confirm these assumptions.

Introducción

La selección sexual es un tipo de selección natural que favorece a aquellos individuos con rasgos que incrementen sus posibilidades de conseguir pareja y reproducirse (Fox et al., 2001). Como resultado de ésta, un amplio intervalo de caracteres masculinos ha evolucionado, tales como ornamentos, armas, conductas y un tamaño corporal mayor (Gross, 1996; Fox et al., 2001; Alcock, 2013). Dado que se ha propuesto que la adecuación de los machos aumenta proporcionalmente con el número de cópulas y parejas sexuales (Bateman, 1948), se espera que sean estos quienes compitan más intensamente para conseguir pareja (Simmons, 1986).

En los machos de las diferentes especies animales es común observar variación en su morfología y comportamiento reproductivo, sobre todo cuando el apareamiento es un evento altamente competitivo entre los individuos (Dominey, 1984; Malte, 1994; Gross 1996; Taborsky et al., 2008; Alcock, 2013). Si bien gran parte de las especies muestran variación continua en los rasgos masculinos sujetos a selección sexual, otras exhiben variación discreta en sus caracteres (Hellmann et al., 2015). Estas últimas se caracterizan por la distribución discontinua de algún rasgo (morfológico, fisiológico y/o conductual) sujeto a selección sexual entre los machos (excepcionalmente en hembras) (Taborsky et al., 2008; Taborsky y Brockmann, 2010). Las formas alternativas de un rasgo masculino están asociadas a diferentes estrategias reproductivas que les ayuden a conseguir pareja (Brockmann, 2001; Taborsky et al., 2008; Taborsky y Brockmann, 2010).

Las estrategias reproductivas alternativas pueden coexistir dentro de una población de varias formas, entre las que destacan la selección dependiente de la frecuencia y aquella

cuyo resultado es condicional o dependiente del estatus de los individuos. En la primera, la adecuación relativa de una variante depende de su frecuencia (o proporción) y la de las variantes alternas dentro de la población (Heino et al., 1998; Brockmann, 2001; Bleay et al., 2007). La adecuación de una variante en particular decrece conforme aumenta su frecuencia relativa dentro de la población, ocurriendo lo contrario para la variante alterna (Heino et al., 1998). Este proceso resulta en una combinación estable de estrategias alternativas cuyas frecuencias permanecen en equilibrio dentro de la población y tienen un éxito similar en términos de adecuación (Brockmann, 2001). En la segunda, el resultado de una estrategia puede ser condicional (temporada del año, entorno social, etc.) o depender del estatus del individuo (edad, tamaño corporal, etc.) (Dominey, 1984; Tomkins, 1999; Brockmann, 2001). En este caso, los individuos a partir de una regla de decisión optan por alguna táctica mutuamente excluyente (Gross, 1996). Una parte de los individuos en condición ventajosa expresan un rasgo (morfológico o comportamental), mientras otra parte de los individuos en condición subordinada expresan un rasgo alterno o minimizado (Radwan et al., 2002). En este proceso, la adecuación promedio de ambas tácticas es asimétrica (Gross, 1996; Tomkins y Hazel, 2007).

Tanto en animales vertebrados como en invertebrados se ha reportado una gran cantidad de variantes masculinas alternativas. Algunos ejemplos incluyen machos alados y no alados (himenópteros), dueños de harems y oportunistas (peces y mamíferos), que despliegan cortejos y satélites (aves), provisosores de regalos nupciales e impositores de cópula (insectos), pequeños, mimos de hembras y dominantes (isópodos), sin ornamentos u ornamentados (coleópteros), y cantores o silenciosos (anfibios y ortópteros) (Greenfield y

Shelly, 1985; Gross, 1991; Rowell y Cade, 1992; Brockmann, 2001; Fox et al., 2001; Taborsky et al., 2008).

Si bien en los ortópteros se conoce una gran variedad de rituales de cortejo, se han descrito pocas tácticas reproductivas alternativas. La mejor estudiada se presenta en algunas especies de la familia Gryllidae y consiste en dos tipos de machos: los que emiten cantos para atraer pareja y aquellos que realizan una búsqueda silenciosa de hembras en áreas cercanas a los machos cantores (Cade y Salazar-Cade, 1992; Rowell y Cade, 1992). Algunos machos de *Gryllus integer* cantan regularmente atrayendo hembras, mientras otros cantan poco o nada e interceptan a las hembras atraídas por los machos cantores (Cade, 1981). En *Teleogryllus oceanicus*, una parte de los machos con las alas posteriores normales emiten cantos para atraer pareja; mientras los otros, con una mutación en las alas posteriores e incapaces de estridular, buscan hembras sexualmente receptivas a su alrededor (Zuck et al., 2006). Aunque el canto es un factor importante en la atracción de pareja y el acceso a la cópula, existen otros factores importantes que intervienen en el éxito reproductivo de los machos como: el parasitismo (Zuck, y Kolluru, 1998, Zuck, et al., 1998), la densidad poblacional (Greenfield y Shelly, 1985, Simmons, 1986), el estatus individual (Simmons, 1986, Deb et al., 2012), entre otros, impulsando nuevas tácticas reproductivas alternativas.

Los objetivos del trabajo fueron: i) describir la conducta sexual y reproductiva de *Macroanaxipha macilenta* y ii) explorar las ventajas y el éxito reproductivo de cada morfo masculino descubiertos en esta especie durante el presente estudio. Los morfos difieren entre sí en la amplitud de sus alas posteriores, teniendo un morfo con alas anchas y otro con alas estrechas.

Tomando en cuenta la diferencia morfológica (en la amplitud de las alas posteriores) entre los morfos masculinos en *M. macilenta* y su importancia en la atracción de pareja durante el cortejo, se esperaría que: i) hubiera éxito diferencial en el apareamiento de los morfos con base en la amplitud de sus alas posteriores, ii) los machos con alas posteriores anchas tuvieran ventaja en el acceso a las hembras y iii) las hembras prefieran aparearse con machos del morfo ancho.

El grillo neotropical *M. macilenta* (Saussure) se distribuye desde el sur de México hasta Panamá (Morgan, 1928). Son organismos de hábitos predominantemente nocturnos, aumentando su actividad después de las 19:00 h (Kathirithamby y Johnston, 2003). Previo a este trabajo no se habían registrado conductas de apareamiento en la especie (incluyendo cantos). Estos grillos pueden encontrarse a lo largo de todo el año y tienen una proporción sexual sesgada hacia las hembras, la cual se mantiene anualmente (Cueva del Castillo, 2015). Los estudios previos en esta especie muestran que los machos tienen un tamaño corporal mayor y ausencia de relación entre el tamaño corporal de las hembras y el número de huevos que tienen (Cueva del Castillo, 2015).

Material y Métodos

Colecta de organismos

Se colectaron organismos adultos de la especie *M. macilenta* en la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México. Ésta se encuentra ubicada dentro de un bosque tropical perennifolio, localizado entre las coordenadas 18°34’-18°36’ N y 95° 04’- 95° 09’ O, a 150 m sobre el nivel del mar. El área presenta una temperatura máxima de 26° C y una mínima de 21° C, con una precipitación anual de 4 500 mm (CONANP, 2006).

Los grillos se colectaron afuera de las instalaciones de la estación biológica. Los organismos se buscaron y capturaron después de las 21:00 horas entre la vegetación y las paredes de inmuebles aledaños. Para ello se utilizó una aspiradora para automóvil modificada (BioQuipProducts Inc. USA). Los grillos capturados se separaron de acuerdo a su sexo y se colocaron en frascos de plástico de 2 l (entre 30 y 40 individuos por frasco). Cada recipiente fue acondicionado previamente con una capa de peat moss húmedo de 2 cm. Durante el tiempo de colecta se les alimentó *ad libitum* con hojuelas de avena triturada y comida para peces Tetra min.

Con una cámara réflex Sony α 58 se tomó una fotografía a cada macho colectado de su plano dorsal con el fin de estimar el largo del fémur III (LFIII) y el ancho del ala posterior (AA), utilizando el programa ImageJ 1.50b.

Cría de organismos en laboratorio

Los organismos colectados se trasladaron al laboratorio de Ecología en la UBIPRO, FES Iztacala, UNAM. Una vez ahí, los grillos fueron mantenidos dentro de terrarios con 100 individuos aproximadamente. Estos se montaron dentro de contenedores plásticos de 38 x 28 x 20 cm con una capa de sustrato peat moss de 2 cm, la cual se conservó húmeda asperjándola cada tercer día con agua corriente. A cada terrario se le adicionó vegetación artificial de plástico y ramas. La temperatura se mantuvo entre 24 y 28° C con placas térmicas eléctricas y el ciclo luz - oscuridad se mantuvo con luz natural. El alimento se suministró *ad libitum* y consistió en una mezcla de avena triturada y alimento para peces tropicales Tetra min.

Después de 15 días de establecida la colonia se inspeccionó diariamente el sustrato en busca de ninfas. Éstas fueron colocadas en un terrario con características similares a las ya mencionadas y permanecieron bajo estas condiciones hasta el penúltimo estadio ninfal, a partir del cual fue posible sexarlos. En este punto los grillos fueron colocados en un nuevo terrario para las observaciones conductuales.

Descripción de la conducta de apareamiento

A partir de organismos de *M. macilenta* nacidos en el criadero y capturados en campo, se realizaron observaciones de la conducta de apareamiento dentro del terrario. Éste se montó dentro de un contenedor de plástico transparente de 38 x 28 x 20 cm (con una capa de peat moss de 2 cm aproximadamente) con vegetación artificial.

Dentro del terrario se colocaron aproximadamente 100 individuos de ambos sexos, manteniendo una proporción sexual similar a la encontrada en campo (tres hembras por cada macho). La frecuencia de los morfos fue la siguiente: 0.5 y 0.5; 0.17 y 0.83; 0 y 1; 0.16 y 0.84; 0.24 y 0.76 para machos de alas estrechas y machos de alas anchas, respectivamente (Cuadro 1). Durante las observaciones se les suministró alimento *ad libitum*, remplazándolo cada tercer día.

Una vez que los individuos se colocaron dentro de los terrarios ya mencionados, se dejaron por un periodo de aclimatación de 4 horas. Posteriormente se hicieron observaciones *ad libitum* (Martin y Bateson 1993) de 30 minutos, alternadas con descansos de 10 minutos.

Los organismos fueron observados en penumbra durante 100 horas entre las 21:00 y 5:00 horas (80 en campo y 20 h en el laboratorio), del 21-28 marzo de 2015 y 16 marzo-17

abril de 2016 en la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, UNAM y septiembre-octubre de 2015 en el Laboratorio de Ecología, FES Iztacala, UNAM. Se estudiaron 719 grillos en campo (188 machos y 453 hembras) y 78 en el laboratorio (61 hembras y 17 machos).

Durante las observaciones conductuales de *M. macilenta* se descubrió la presencia de un morfo masculino diferente al más común. Estos machos tienen las alas posteriores visiblemente más estrechas con respecto al resto de la población. Con base en estas observaciones se reexaminaron los especímenes asociados a datos ya publicados (Cueva del Castillo 2015) para: i) determinar si se habían colectado machos de este morfo y en su caso ii) estimar su frecuencia. Dado que se encontraron ejemplares del morfo de alas estrechas entre los individuos colectados por Cueva del Castillo (2015, ver resultados) se estimó su frecuencia, la cual se contrastó con la de este trabajo a través de una prueba de chi cuadrada para determinar si existían diferencias entre ambas. Para esto se estimó la frecuencia obtenida del morfo en cada estudio, la frecuencia promedio para los estudios y el número de individuos esperado en ambos casos (multiplicando el número total de machos colectados por la frecuencia promedio), para finalmente determinar si el valor observado del morfo difirió entre ambos estudios.

Para determinar si la diferencia entre el tamaño corporal de los morfos era significativa, se compararon sus dimensiones mediante pruebas de ANDEVA. Con los datos recabados por Cueva del Castillo (2015) se realizó una prueba de ANDEVA para cada rasgo morfológico: largo del fémur III, ancho del tórax y ancho del ala posterior. En el caso del presente estudio, con los datos obtenidos se realizó una prueba de ANDEVA para el ancho del ala posterior.

Debido a que los machos de alas anchas copularon una sola vez y los de alas estrechas lo hicieron en dos ocasiones, se realizaron tres pruebas de *U* de Mann Withney con el fin de precisar si existían diferencias en el tiempo de cópula de cada morfo. Para esto se hicieron las siguientes comparaciones: i) duración de la cópula de los machos de alas anchas vs duración de la primer cópula de los machos de alas estrechas, ii) duración de la cópula de los machos de alas anchas vs duración de la segunda cópula de los machos de alas estrechas, y iii) duración de la cópula de los machos de alas anchas vs duración promedio de la primera y segunda cópula de los machos de alas estrechas.

Para estimar si había variaciones en el ancho del ala posterior de los machos apareados y no apareados dentro de cada morfo, se realizó un ANDEVA anidado. El tamaño de los organismos apareados y no apareados se anidó en los morfos de los machos.

Para determinar si existían diferencias en el éxito de apareamiento entre los machos de alas anchas y los machos de alas estrechas se estimó el porcentaje de machos apareados y no apareados dentro de cada morfo. Con estos datos se realizó una prueba de chi cuadrada con el fin de comprobar si el éxito de apareamiento fue diferente entre ambos tipos de machos.

Características del canto de Macroanaxipha. macilenta

Los machos que emitieron cantos de cortejo durante las observaciones conductuales fueron colocados en presencia de dos o tres hembras dentro de una cámara de grabación. Ésta se formó a partir de un bote de plástico de 1 l con piso y paredes forradas de hule espuma y una abertura de 8 x 12 cm cubierta con malla. Los cantos se registraron en una grabadora digital Marantz PMD660 conectada a un micrófono cardioide Sennheiser, el cual fue

ubicado a 10 cm de distancia del macho. Cada grillo fue grabado por un mínimo de 5 segundos y un máximo de 15 y se anotó la temperatura ambiental del momento. Se registró el LFIII y el AA de cada macho. Después de ser grabados, los organismos se sacrificaron y preservaron en alcohol 70 %.

Cada canto fue grabado en formato wav a una frecuencia de muestreo de 44.1 kHz. Una vez en el laboratorio, las estridulaciones se analizaron con el programa Avisoft SASLab Pro versión 4.3 (Avisoft Bioacustics, Alemania) para identificar los patrones de canto. Se tomaron en cuenta los parámetros siguientes: frecuencia a la intensidad mayor del canto del grillo, número de sílabas por pulso, duración del pulso y periodo entre dos pulsos (ver Gerhardt y Huber 2002; Drosopoulos y Claridge 2006). Con las características de cada canto y el tipo de macho se obtuvo un sonograma para cada morfo.

Ciclo de vida

Una parte de las crías nacidas en el laboratorio fue utilizada para describir los estadios ninfales de *M. macilenta*. Se tomaron en cuenta 31 ninfas recién eclosionadas, las cuales fueron colocadas individualmente en recipientes plásticos de 250 ml con una capa de sustrato peat moss húmedo de 2 cm. Las ninfas fueron revisadas diariamente para verificar el cambio de estadio. Cada una fue fotografiada en plano dorsal (cámara Sony α 58) y medida al inicio de cada estadio ninfal con el programa ImageJ 1.50b. Se midió el largo del fémur III, el ancho del tórax y el largo del cuerpo, además se registró el número de días entre cada estadio y el sexo de los individuos.

Resultados

Colecta de organismos

En total se colectaron 641 individuos adultos de la especie *M. macilenta*. De ellos 71 % fueron hembras y 29 % machos.

Morfos masculinos

De los 234 machos colectados por Cueva del Castillo (2015), 95.9 % presentaron alas anchas y 4.1 % alas estrechas.

Las diferencias entre machos de alas anchas y estrechas fueron no significativas para el largo del fémur III ($F_{(1, 234)} = 0.272$, $P < 0.603$) y el ancho del tórax ($F_{(1, 234)} = 0.270$, $P < 0.603$). No obstante, el ancho del ala posterior mostró diferencias significativas entre los dos morfos ($F_{(1,234)} = 98.634$, $P < 0.0001$).

De los 205 machos criados y colectados entre agosto de 2014 y marzo-abril de 2016, 79 % fueron machos de alas anchas y 21 % machos de alas estrechas. La media del ancho del ala posterior fue de 3.30 mm (n = 162, D.E. = 0.42) para el morfo ancho y de 2.30 mm (n = 43, D.E. = 0.10) para el morfo estrecho. Se encontraron diferencias significativas en el ancho del ala posterior entre ambos morfos ($F_{(1,205)} = 229.52$, $P < 0.0001$) (Fig. 1).

La frecuencia de machos de alas estrechas difirió significativamente entre los machos colectados por Cueva del Castillo (2015) (0.041 frecuencia observada en morfo de alas estrechas y 0.13 frecuencia promedio en morfo de alas estrechas) y los del presente trabajo (0.21 frecuencia observada en morfo de alas estrechas y 0.13 frecuencia promedio en morfo de alas estrechas) ($\chi^2_{(1,1)} = 14.02$ $P = 0.00018$).

Descripción de la conducta de apareamiento

Se observaron un total de 31 cópulas de *M. macilenta* durante las observaciones realizadas entre las 21:25 y 06:10 horas. De éstas, 23 cópulas fueron con machos de alas anchas y las ocho restantes con machos de alas estrechas. Los morfos masculinos difirieron en sus patrones de canto, cortejo, duración de la cópula y sus conductas asociadas.

Morfo de alas anchas

De las 23 cópulas observadas en machos de alas anchas, tres ocurrieron entre individuos de criadero y 20 con grillos capturados en campo. Los machos apareados de este morfo tuvieron una media de 3.31 mm (D.E. = 0.34) en el ancho del ala posterior derecha. Todos los apareamientos acontecieron entre las 21:25 y 06:10 h.

Los machos de alas anchas estridularon durante 28.26 s ($n = 23$, D.E. = 15.24) aproximadamente. La mayoría tenía expuesto un espermátforo, pese a no haber una hembra cercana a ellos. Una gran parte de los machos de alas anchas se desplazaron a la parte superior del terrario, en donde comenzaron a emitir cantos. Algunos permanecieron estridulando en un sitio, mientras que otros se desplazaron por el terrario al tiempo que estridulaban.

Cuando los machos detectaron con sus antenas a una hembra, abrieron las alas horizontalmente, giraron el cuerpo y trataron de desplazarse por debajo de ella. En la mayor parte de los casos, la hembra se retiró antes de que el macho pudiera copular con ella. Los machos que no pudieron copular se retiraron el espermátforo con el tercer par de patas y lo ingirieron.

Los machos continuaron emitiendo cantos hasta encontrarse cerca de una hembra. Una vez que ésta se acercó a ellos, los machos se colocaron delante de ella y rozaron sus antenas por al menos 5 s. A continuación, los machos giraron su cuerpo y se deslizaron caudalmente debajo del cuerpo de las hembras. Los machos se desplazaron hasta que la parte final de su abdomen quedó a la altura de la genitalia femenina. A continuación curvaron ligeramente su abdomen y depositaron un espermátforo en la genitalia de la hembra.

Las cópulas tuvieron una duración promedio de 21.96 s ($n = 23$, D.E. = 5.57), pasado este tiempo los machos se alejaron de las hembras, quienes permanecieron en el mismo lugar por al menos 120 s. En 11 ocasiones (47.8 %) se observó el consumo del espermátforo por parte de la hembra después de 1 320 s ($n = 11$, D.E. = 722.4) de haber finalizado la cópula (Ver resumen del apareamiento en Fig. 2).

Morfo de alas estrechas

En el caso de los machos de alas estrechas se observaron ocho cópulas, cuatro ocurrieron entre individuos de criadero y cuatro con grillos capturados directamente en campo. Los machos apareados de este morfo tuvieron una media de 2.35 mm (D.E. = 0.08) en el ancho del ala posterior. Todos los apareamientos sucedieron entre las 23:34 y 03:45 horas.

Los machos de alas estrechas no emitieron cantos durante las estridulaciones emitidas por los machos de alas anchas. En los espacios silenciosos de los machos del morfo ancho, los machos de alas estrechas emitieron cantos menores a 2 s hasta atraer a una hembra. Cuando ésta se acercó, los machos se colocaron frente a ella, aumentaron la frecuencia de sus cantos y comenzaron a mover sus antenas horizontalmente hasta rozar las

antenas de la hembra. En este momento, las hembras mostraron dos respuestas: alejarse o acortar la distancia a un cuerpo y medio de longitud del macho y rozar sus antenas con éste.

Después del contacto inicial, los machos emitieron de dos a tres cantos de 2 s aproximadamente y se acercaron a menos de un cuerpo de distancia de la hembra. Ésta extendió sus antenas hacia el frente hasta rozar el abdomen del macho varias veces. A continuación los machos emitieron dos cantos de 2 s y se alejaron de la hembra a un cuerpo de distancia, abrieron las alas horizontalmente y expusieron un espermátforo. El tiempo para exponerlo totalmente fue de 49.5 s ($n = 2$). Una vez que éste quedó expuesto, los machos emitieron dos estridulaciones de 2 s, giraron su abdomen exponiéndolo hacia la hembra y se alinearon con ella. Esta etapa de cortejo tuvo una duración de 468 s ($n = 4$). Durante esta fase los machos trataron de desplazarse por debajo del cuerpo de la hembra, sin embargo, ella los rechazó con el primer par de patas en 3.75 ocasiones ($n = 4$).

Los machos emitieron 12.2 cantos de 2 s ($n = 5$, D.E. = 10.03) y hubo roce de antenas constante. En dos ocasiones los machos giraron alrededor de la hembra buscando su abdomen, a lo que ella respondió girando también, evitando el acercamiento del macho. Una vez que las hembras accedieron a copular, rotaron su cuerpo y se unieron caudalmente con los machos. Durante este tiempo los machos se balancearon hacia adelante y atrás impulsándose con el tercer par de patas. Las hembras mantuvieron las antenas en constante movimiento lateral. Una vez que los machos transfirieron el espermátforo a las hembras, se separaron y permanecieron a una distancia equivalente a dos o tres veces la longitud de sus cuerpos. Esta primer cópula tuvo una duración promedio de 230.5 s ($n = 8$, D.E. = 42.3).

Al concluir la primer cópula, los machos se aproximaron a las hembras por detrás y emitieron 10 cantos de 2 s ($n = 8$, D.E. = 4.9), mientras trataban de deslizarse por debajo de las hembras, quienes los rechazaron 30.75 veces ($n = 8$, D.E. = 16) con el primer par de patas. Durante esta etapa, los machos expusieron un nuevo espermatozoido en 40 s (única medición temporal), las hembras se alejaron de los machos a una distancia equivalente a dos o tres veces la longitud de sus cuerpos y con el último par de patas se retiraron el primer espermatozoido de la genitalia y lo ingerieron completamente. Después de 277.62 s ($n = 8$, D.E. = 65.2), cuando las hembras consumieron totalmente el espermatozoido, accedieron a copular de nuevo con los machos. Sólo en una ocasión, la hembra copuló antes de ingerir totalmente el primer espermatozoido.

En la segunda cópula, los machos se deslizaron por debajo del cuerpo de las hembras, arquearon el abdomen y depositaron un segundo espermatozoido en la genitalia femenina, una vez hecho esto se separaron inmediatamente. Esta cópula dos tuvo una duración de 50.63 s ($n = 8$, D.E. = 50.7). Una vez concluida la cópula, los machos emitieron 15.25 cantos de 2 s ($n = 8$, D.E. = 4.9), sacudieron su cuerpo frenéticamente y se alejaron de las hembras. Éstas permanecieron en el mismo lugar por al menos 180 s antes de alejarse. En cinco ocasiones la hembra retiró e ingirió el espermatozoido dos en 203.25 s ($n = 4$, D.E. = 182.2), con el tercer par de patas. La duración promedio de los ocho apareamiento con machos de alas estrechas fue de 728.63 s ($n = 8$, D.E. = 191.58) (Ver resumen del apareamiento en Fig. 3).

Con los tiempos de la cópula uno y dos de los machos de alas estrechas se realizó una prueba de rangos con signo de Wilcoxon. De acuerdo con los resultados, existen diferencias significativas entre la cópula uno y dos, teniendo la primera una duración mayor

($W_0^+ = 36$, g.l. 8, $W_0 = 30$). Además se realizó una prueba de U de Mann-Whitney entre el tiempo de retiro del primero y segundo espermátforo, no encontrando diferencias significativas en el retiro de ambos espermátforos ($U = 14$, $P = 0.25$).

Se hallaron diferencias significativas entre el tiempo de cópula de los machos de alas anchas (28.26 s) vs la duración de la primer cópula de los machos de alas estrechas (230.5 s) ($U = 184$, $P = 0.002$), y entre el tiempo de cópula de los machos de alas anchas (28.26 s) vs la duración promedio de la primera y segunda cópula de los machos de alas estrechas (728.63 s) ($U = 184$, $P = 0.002$). Por otro lado, no hubo diferencias entre el tiempo de cópula de los machos de alas anchas (28.26 s) vs la duración de la segunda cópula de los machos de alas estrechas (50.63 s) ($U = 92$, $P = 0.25$).

De acuerdo con los resultados del ANDEVA anidado, hay diferencias en el ancho del ala posterior entre ambos morfos. No obstante, no hay diferencias significativas en el tamaño del ala posterior de los individuos apareados y no apareados para cada morfo ($F_{(1,205)} = 0.146$, $P = 0.863$) (Fig. 4).

De las 31 cópulas registradas durante las observaciones conductuales de *M. macilenta*, se contabilizaron las siguientes cópulas: en la primera sesión cinco apareamientos (dos con machos de alas anchas y tres con machos de alas estrechas), en la segunda hubo tres (todas con machos de alas anchas), en la tercera una (una con macho de alas anchas), en la cuarta 15 (14 con machos de alas anchas y una con machos de alas estrechas) y en la quinta siete (tres con machos de alas anchas y cuatro con machos de alas estrechas) (Cuadro 1).

Del total de machos examinados durante las observaciones conductuales, 19 % del morfo de alas anchas y 14 % del morfo de alas estrechas se aparearon. No hubo diferencias significativas en el éxito de apareamiento entre ambos morfos ($\chi^2_{(1,1)} = 0.51$, $P = 0.47$).

Características del canto de M. macilenta

Los cantos emitidos por los dos morfos masculinos pueden ser fácilmente diferenciados con sólo escucharlos.

Morfo de alas estrechas

Los machos de este morfo emiten cantos breves (no mayores a 3 segundos) y pueden pasar desapercibidos si los machos de alas anchas emiten cantos al mismo tiempo. Generalmente uno o dos machos de alas estrechas cantaron al mismo tiempo. Se registró el canto de un macho de alas estrechas cuyo ancho del ala posterior fue de 2.46 mm (Fig 5). La temperatura al momento de la grabación fue de 25° C. Se detectaron tres chirridos (equemas) con una duración de 0.512, 0.474 y 0.435 s respectivamente, y con una media de 0.473 s. El número de sílabas en cada equema fue de 31, 65 y 47 con una media de 47.6. La amplitud de onda del canto fluctuó entre -0.496 y 10.631 mV. La frecuencia a la intensidad mayor del canto se registró a 5 570 Hz.

Morfo de alas anchas

Los machos de este morfo emiten cantos prolongados y agudos que pueden percibirse a 3 o 4 m de distancia. Al cantar suelen hacerlo en coro de dos, tres o más machos de alas anchas. Se registró el canto de un macho cuyo ancho del ala posterior fue de 4.43 mm (Fig. 6). La temperatura al momento de la grabación fue de 18° C. En una frase se detectaron 12

chirridos (equemas) con una duración de 1.123, 0.947, 0.951, 0.942, 1.007, 1.351, 0.651, 0.900, 0.771, 0.714, 0.884 y 0.776 s con una media de 0.847 s. El número de sílabas en cada equema fue de 19, 16, 16, 15, 16, 23, 10, 15, 12, 12, 15 y 13 con una media de 13.91. La amplitud de onda del canto fluctuó entre -170.158 y 6.135 mV. La frecuencia a la intensidad mayor del canto se registró a 8.24 kHz.

Discusión

En la mayoría de las especies de grillos, los machos emiten cantos para atraer hembras sexualmente receptivas y repeler a competidores potenciales (Cade, 1981; Sourokis et al., 1991). En *M. macilenta* se detectaron dos morfos masculinos diferentes asociados a la emisión de patrones de canto divergentes. Los machos de alas anchas emitieron cantos prolongados con una elevada frecuencia a la intensidad mayor del canto, mientras que los machos de alas estrechas emitieron cantos breves. Si bien se han reportado estrategias de cortejo de machos cantores y silentes en varias especies de ortópteros (Cade, 1981; Snedden y Sakaluk, 1992; Bleay et al., 2007), hasta el momento no se había detectado una especie en donde existieran dos morfotipos masculinos con patrones de canto diferentes. En *M. macilenta* las tácticas de canto exhibidas por los machos parecen estar predeterminadas por su morfotipo. Esta relación entre morfología y estrategias reproductivas ha sido reportada en otras especies de ortópteros, como en la población de *Teleogryllus oceanicus* en la isla de Kauai, Hawái. A diferencia de *T. oceanicus* cuyas diferencias morfológicas son el resultado de la presión ejercida por el parasitoide *Ormia ochracea* (Zuck et al., 2006), en la población estudiada de *M. macilenta* las diferencias parecen ser consecuencia de la selección sexual.

Asociado a las diferencias morfológicas y de canto entre ambos tipos de machos de *M. macilenta*, se encuentra la cópula y sus conductas asociadas. Los machos de alas anchas copularon una vez transfiriendo un espermátforo a la hembra, por su parte, el apareamiento de los machos de alas estrechas tuvo una mayor duración y complejidad. Los últimos copularon dos veces con la misma hembra y en cada ocasión le transfirieron un espermátforo. La transferencia de múltiples espermátforos a través de varias copulas a una misma hembra es un acontecimiento poco frecuente. En la especie *Hygronemobius alleni*, los machos transfirieron hasta tres espermátforos a una misma hembra, del mismo modo los machos de *Nemobius sylvestris* donan dos espermátforos a su pareja a través de dos cópulas (Gabbut, 1954; Mays, 1971). Un caso extraordinario es el grillo *Ornebius aperta*, quien llega a copular hasta 58 veces con la misma hembra, transfiriendo en cada ocasión un espermátforo (Andrade y Mason, 2000; Laird et al., 2004).

A diferencia de estas tres especies de grillos, la transmisión múltiple de espermátforos en *M. macilenta* está asociada a un tipo particular de morfo (el de alas estrechas), un suceso no reportado hasta el momento en la literatura. Las diferencias en el número de espermátforos transferidos podría ser parte de dos tácticas reproductivas alternativas. Los machos de alas anchas podrían canalizar una mayor cantidad de recursos en la atracción de pareja. Dada la complejidad de su canto, estos machos podrían invertir una mayor cantidad de energía en la estridulación, con el fin de atraer hembras sexualmente receptivas para copular como ocurre en otras especies (Walker, 1957). El canto podría indicarle a las hembras el estatus nutricional, condición genética, viabilidad y fertilidad de los machos, como ocurre en otros ortópteros con señalización acústica (Deb et al., 2012).

Los costos energéticos asociados a la producción del canto podrían verse reflejados en la canalización de pocos recursos a la producción del espermatóforo.

En la segunda táctica, los machos de alas estrechas podrían canalizar mayores recursos a la cópula. Los machos de este morfo actuarían como satélites de los machos cantores interceptando a las hembras atraídas por estos últimos. En presencia de las hembras, los machos desplegarían un comportamiento reproductivo complejo en el que se transferirían dos espermatóforos en cópulas sucesivas. El acoplamiento aunado a los movimientos rítmicos de la primera cópula podrían funcionar como estímulo para la hembra. Quizás estos despliegues podrían indicarle a la hembra la calidad del macho. La segunda cópula, similar a la observada en machos de alas anchas tanto en su duración como en su forma de acoplamiento, podría tener como objetivo la transferencia del material genético. No obstante, los beneficios obtenidos por los machos de alas estrechas al copular dos veces con una misma hembra resultan poco claros. De acuerdo con Bateman (1948), la adecuación de los machos incrementa con cada nueva hembra con quien se aparean; por su parte, la cópula repetitiva con una sola hembra podría aumentar el riesgo de transmisión de patógenos y la disminución de tiempo y energía para próximos apareamientos (Andrade y Mason, 2000).

Algunos autores han sugerido que los espermatóforos múltiples pueden ser un regalo nupcial mediante el cual se le transfieran recursos a la hembra (Lair et al., 2004). Esta hipótesis podría explicar la transferencia de dos espermatóforos en los machos de alas estrechas. La exposición del primer espermatóforo únicamente después de haber establecido contacto con las antenas de una hembra, sugiere un costo elevado en su producción. Aunque no se encontraron diferencias significativas en el tiempo de retiro del

espermátforo uno y dos por parte de la hembra, el primero podría actuar como regalo nupcial llegando a carecer de espermatozoides como sucede en otras especies (*Nemobius sylvestris*: Gabbutt, 1954). Si bien, los espermátforos observados no presentaron espermatoxilax, es posible que las hembras los utilicen como fuente nutritiva (Boggs, 1995). Por su parte, el segundo espermátforo podría contener los gametos para fertilizar los huevos de la hembra.

En *M. macilenta* se desconocen los factores que promueven la inversión diferencial de los morfos en la producción de señales acústicas conspicuas para la obtención de pareja (machos de alas anchas) y la posible inversión parental a través de un regalo nupcial (machos de alas estrechas). De acuerdo con algunos autores, un factor que podría favorecer la aparición y persistencia de las estrategias reproductivas alternas es la disponibilidad de pareja (Waltz, 1982; Waltz y Wolf, 1984).

En *M. macilenta*, las proporciones sexuales están sesgadas hacia las hembras, sugiriendo una gran disponibilidad de parejas para los machos. En campo los adultos no se hallaron agregados, lo que podría dificultar encontrar hembras, un factor importante en la aparición y persistencia de las tácticas reproductivas alternativas tal como lo mencionó Waltz (1982) y Krupa (1989). Los individuos del morfo ancho de *M. macilenta* capaces de emitir cantos con mayor duración y complejidad atraerían a un gran número de hembras para aparearse. Por su parte, los machos del morfo estrecho (cuyos cantos fueron poco perceptibles) se encontrarían en desventaja para atraer pareja. Esta desventaja podría disminuir con la aparición de una estrategia reproductiva alternativa (Taborsky y Brockmann, 2010), como podría ser el caso de los machos estrechos de *M. macilenta*.

Los machos de alas anchas fueron el morfo con la mayor representación general (79 %) y el porcentaje más grande de cópulas (73.3 %) de manera general y en cada una de las observaciones. Por su parte, los machos de alas estrechas tuvieron un porcentaje menor de cópulas (26.7 %) y una representación baja en todas las observaciones (menor al 25 %), con excepción de la primera (50 %). Ambos morfos tuvieron un éxito de apareamiento promedio similares (19 % para machos de alas estrechas y 14 % para machos de alas anchas), no obstante, si se comparan los cinco terrarios observados, el éxito de apareamiento de los morfos varía con base en su proporción dentro de la muestra. Si bien no se puede confirmar el mecanismo que mantiene ambas tácticas en *M. macilenta*, estos morfos podrían ser parte de tácticas condicionales (Gross, 1996) o dependientes del estatus o ser preservados por selección dependiente de la frecuencia negativa (Heino et al., 1998).

La selección dependiente de la frecuencia negativa podría explicar la presencia de los dos morfos masculinos dentro de *M. macilenta*, ya que ambos tuvieron un éxito instantáneo de adecuación (éxito de apareamiento) similar. Se espera que el morfo (táctica) alternativo tenga una adecuación promedio similar a la del morfo (táctica) convencional, es decir, que ambos tengan un éxito similar en términos de adecuación (Gross, 1996, Tomkins y Hazel, 2007). Con base en los terrarios observados se puede apreciar que los machos de alas estrechas tuvieron un éxito reproductivo mayor cuando su proporción fue menor al 25 %. La selección dependiente de la frecuencia negativa favorece a los morfos raros (poco representados dentro de la población), quienes tendrían una adecuación mayor comparada con el resto de la población (Heino et al., 1998). Sin embargo, para confirmar que ese es el mecanismo rector en *M. macilenta*, ambos morfos deberían seguir el mismo patrón, algo que no ocurre con el morfo de alas anchas. En estos machos su adecuación parece aumentar

proporcionalmente conforme incrementa su número de representantes en la muestra (obtuvieron el mayor número de cópulas cuando su proporción dentro de la población superó el 75 %). Si bien, este patrón pone en duda el papel de la selección dependiente de la frecuencia negativa en el mantenimiento de ambos morfos dentro de la población, no debe ser descartada.

La selección condicional o dependiente del estatus podría explicar la presencia de ambos morfos masculinos dentro de la población de *M. macilenta*. Si se observa el éxito de apareamiento de cada morfo dentro de los diferentes terrarios estudiados, se advierte que el éxito de apareamiento del morfo de alas anchas es mayor (o semejante) al obtenido por el morfo de alas estrechas. El hecho de que exista esta asimetría en la adecuación ganada por cada morfo (en términos de éxito de apareamiento), apoya la suposición de la selección condicional o dependiente del estatus como el mecanismo que mantiene ambas variantes. De acuerdo con la literatura, un supuesto de este modelo es la ganancia desigual en adecuación para ambas tácticas (Gross, 1996). Además, se asume que los individuos difieren en su estatus o algún rasgo asociado, situación que influye en su adecuación y en la táctica expresada (Tomkins y Hazel, 2007). En *M. macilenta* existen diferencias en el ancho de las alas posteriores entre los machos, resultando en dos variantes masculinas. Posiblemente esta diferencia en el ancho de las alas condicione la expresión de las tácticas propuestas en este trabajo. Los machos con alas posteriores anchas cuyo canto es complejo y ruidoso expresarían la táctica dominante, la cual consistiría en una mayor canalización de recursos a la atracción de pareja. Por su parte los machos del morfo de alas estrechas cuyo canto es menos complejo y ruidoso expresarían la táctica alternativa, dirigiendo una mayor cantidad de recursos a la cópula y sus conductas asociadas. No obstante, existen diversas

características del modelo de selección dependiente de la condición o del estatus (ver Gross, 1996), que los machos de *M. macilenta* no cumplen o son desconocidas para poder constatar su acción: i) ambos morfos masculinos tuvieron un éxito de apareamiento promedio similar, ii) se desconoce si los individuos son genéticamente monomórficos para el rasgo y iii) el punto de conmutación de los individuos.

Si bien, ambos mecanismos presentan puntos a favor y en contra con base en los datos obtenidos hasta ahora, éstos deben ser corroborados en estudios próximos. El primero de ellos es la selección dependiente de la frecuencia negativa, la cual se comprobaría manipulando experimentalmente las proporciones de los morfos masculinos y evaluando su éxito reproductivo a lo largo de su vida (Bleay et al., 2007); y para la selección condicional o dependiente del estatus sería a través de cruza controladas de los morfos y el seguimiento de su desarrollo bajo condiciones estandarizadas en un experimento de “jardín común”.

En resumen, este acercamiento a la historia natural del grillo *M. macilenta* ha mostrado aspectos interesantes como la presencia de dos morfos masculinos con tácticas reproductivas alternativas, sin embargo, aún falta por responder un gran número de preguntas.

Conclusión

Durante la descripción de la conducta sexual de *M. macilenta* y se descubrió la presencia de un morfo masculino diferente al más común. Este morfo, cuyas alas posteriores son estrechas, presentó una conducta de apareamiento y cópula distintiva. Las diferencias morfológicas y conductuales entre ambos morfos podrían ser parte de dos tácticas

reproductivas dentro de la especie. La primera enfocada en la atracción de pareja a través del canto (morfo de alas anchas) y la alternativa, orientada a la canalización de una mayor cantidad de recursos a la cópula. Aunque cada morfo parece estar enfocado en un momento particular del evento reproductivo, su éxito (en términos de éxito de apareamiento) fue similar en ambos.

Figuras y cuadros

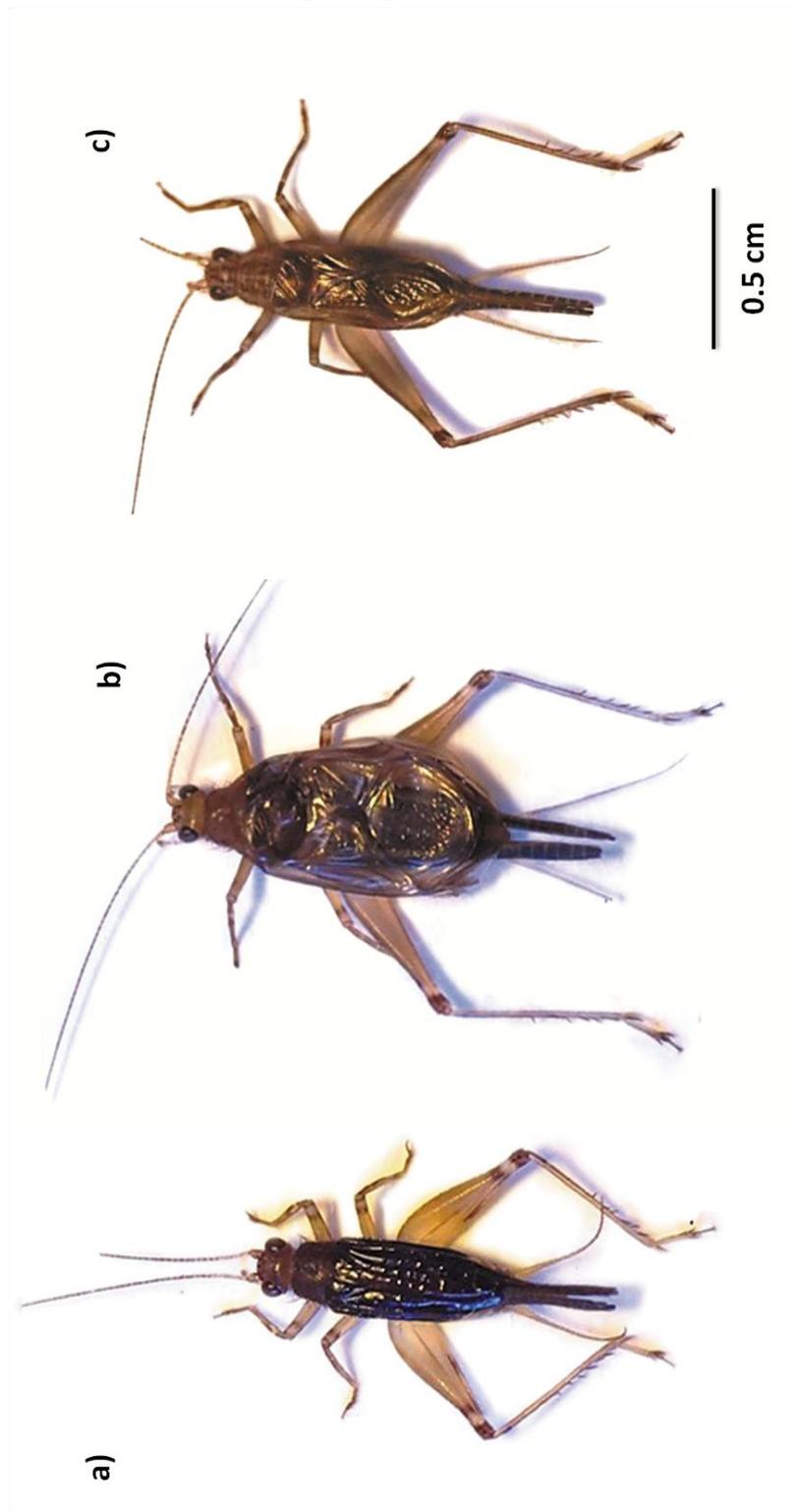


Figura 1. Grillos adultos de *Macroanaxipha macilenta*: a) hembra, b) macho del morfo de alas anchas y c) macho del morfo de alas estrechas

Conducta de apareamiento de *M. macilenta*, morfo de alas anchas

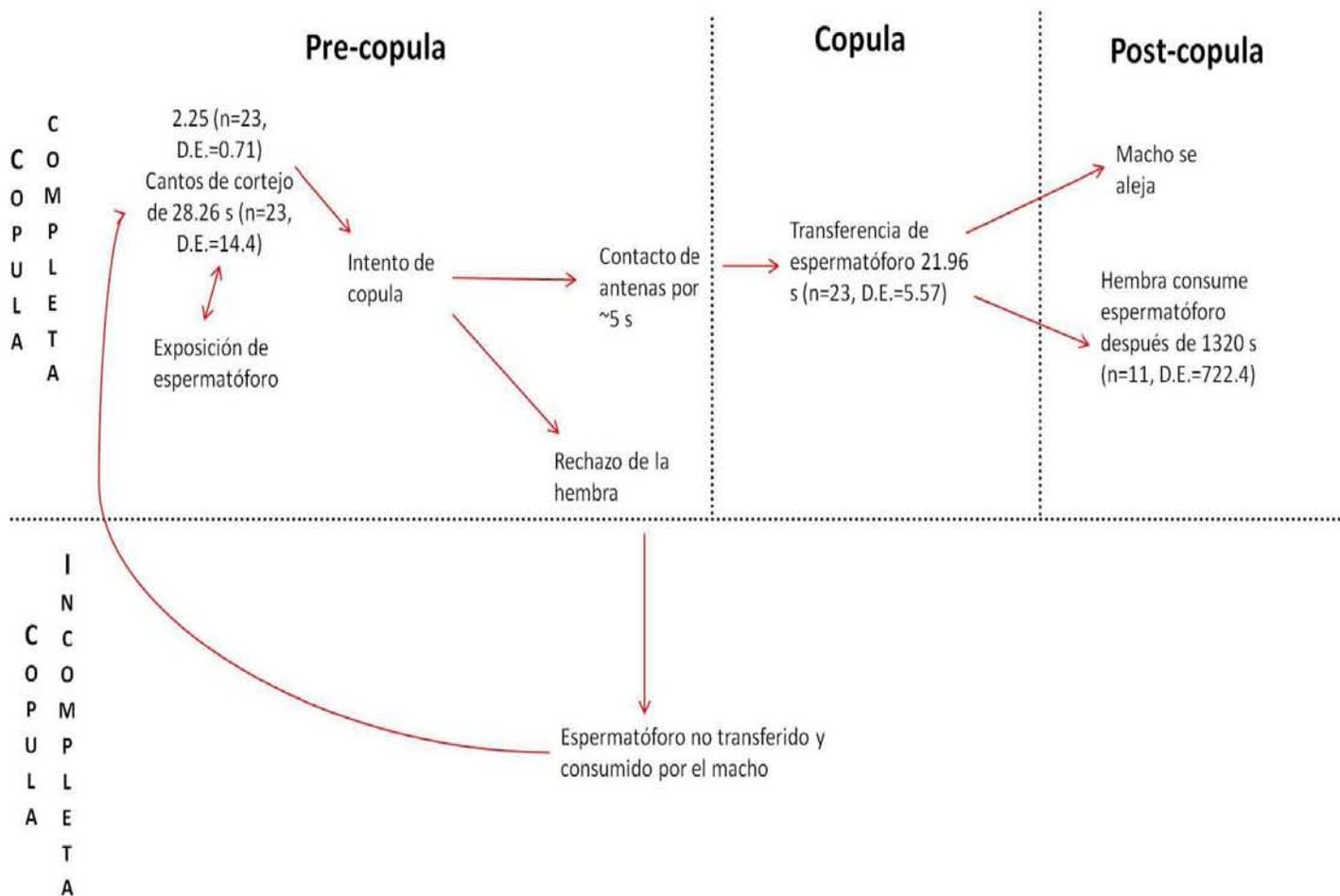


Figura 2. Ciclo de eventos ocurridos antes, durante y después de la cópula de un macho de *Macroanaxipha macilenta* del morfo de alas anchas.

Conducta de apareamiento de *M. macilentata*, morfo de alas estrechas

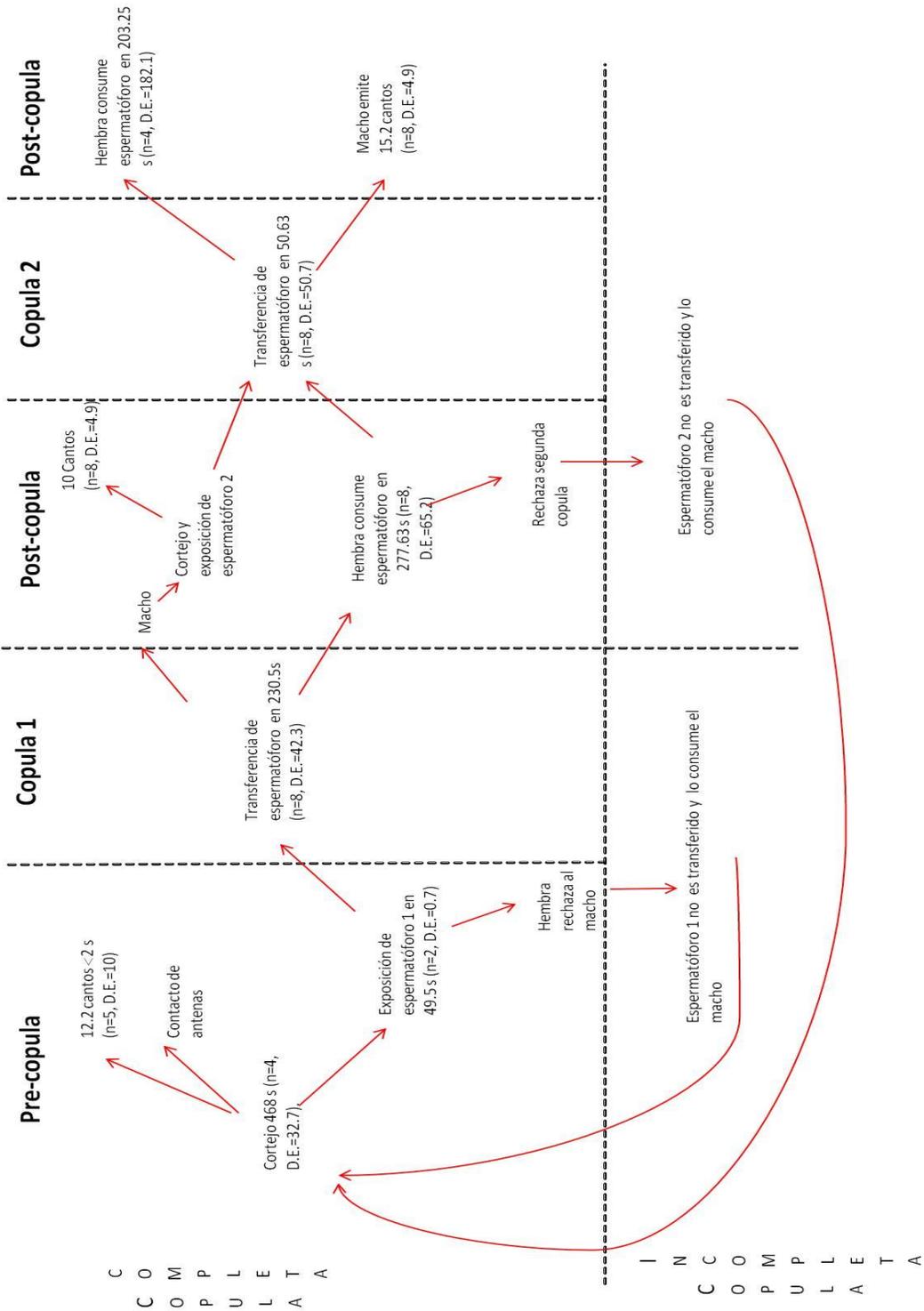


Figura 3. Ciclo de eventos ocurridos antes, durante y después de la cópula de un macho de *Macroanaxipha macilentata* del morfo de alas estrechas.

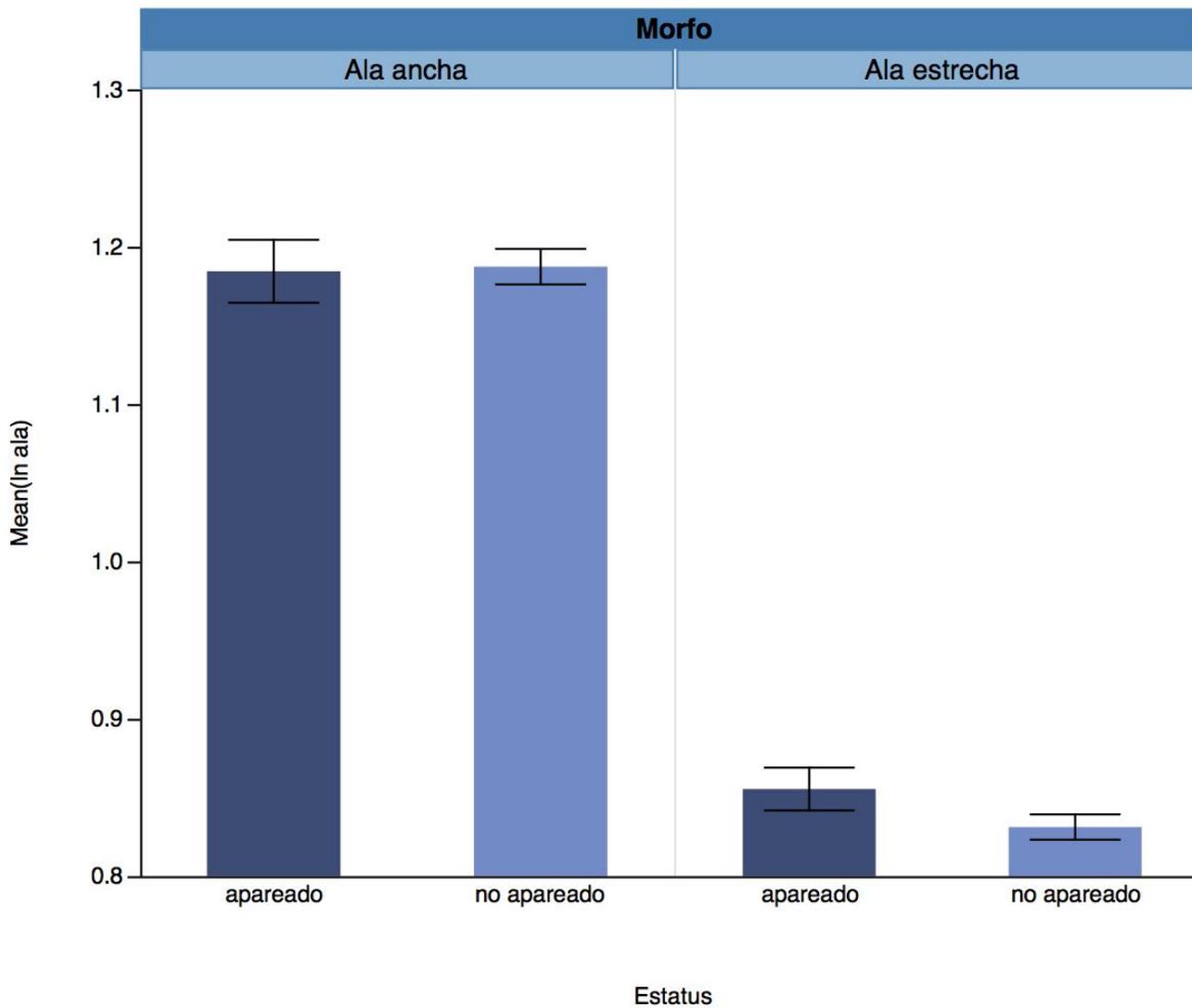


Figura 4. No se encontraron diferencias significativas en el ancho del ala posterior entre machos apareados y no apareados dentro de cada morfo de *Macroanaxipha macilenta* ($F_{(1,205)} = 0,146$, $P = 0.86$). En cada barra se indica el error estándar.

Cuadro 1. Proporción de los morfos de alas anchas y estrechas, porcentaje de machos apareados de cada morfo y totales, y proporción de apareamiento de cada morfo con base en el total de copulas en cada una de las observaciones conductuales de *M. macilenta*.

Terrario Observado	Proporción de machos observados		Proporción de machos apareados de cada morfo con base en el número total de machos			Proporción de machos apareados de cada morfo con base en el número total de machos apareados	
	Morfo de alas anchas	Morfo de alas estrechas	Machos apareados de ambos morfos	Morfo de alas anchas	Morfo de alas estrechas	Morfo de alas anchas	Morfo de alas estrechas
1	0.5	0.5	0.15	0.06	0.09	0.4	0.6
2	0.83	0.17	0.13	0.13	0	1	0
3	1	0	0.11	0.11	0	1	0
4	0.84	0.16	0.19	0.18	0.1	0.93	0.07
5	0.77	0.23	0.42	0.18	0.24	0.43	0.57

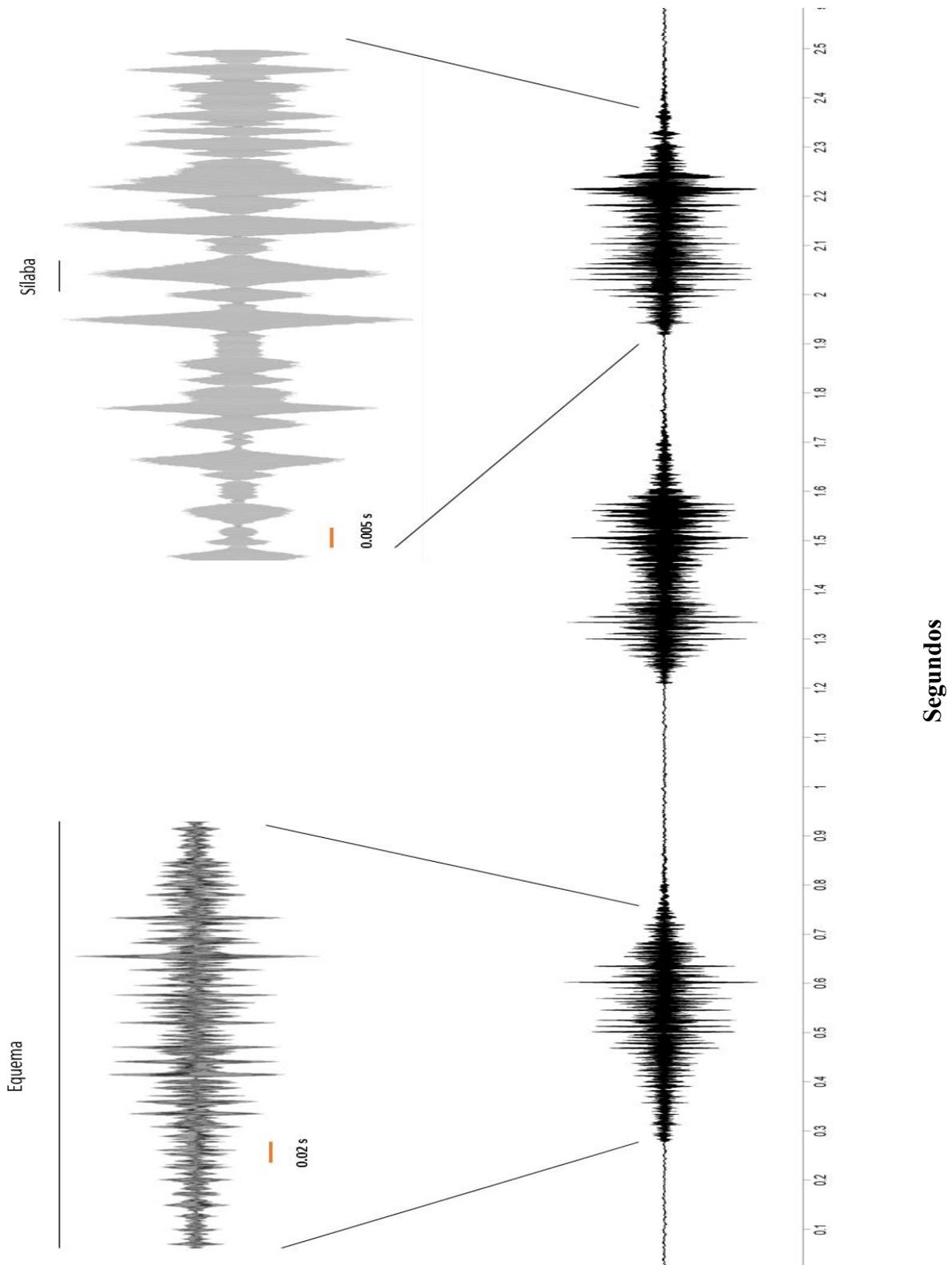


Figura 5. Sonograma del canto de un macho de alas estrechas de la especie *Macroanaxipha macilenta*, registrado a 25° C.

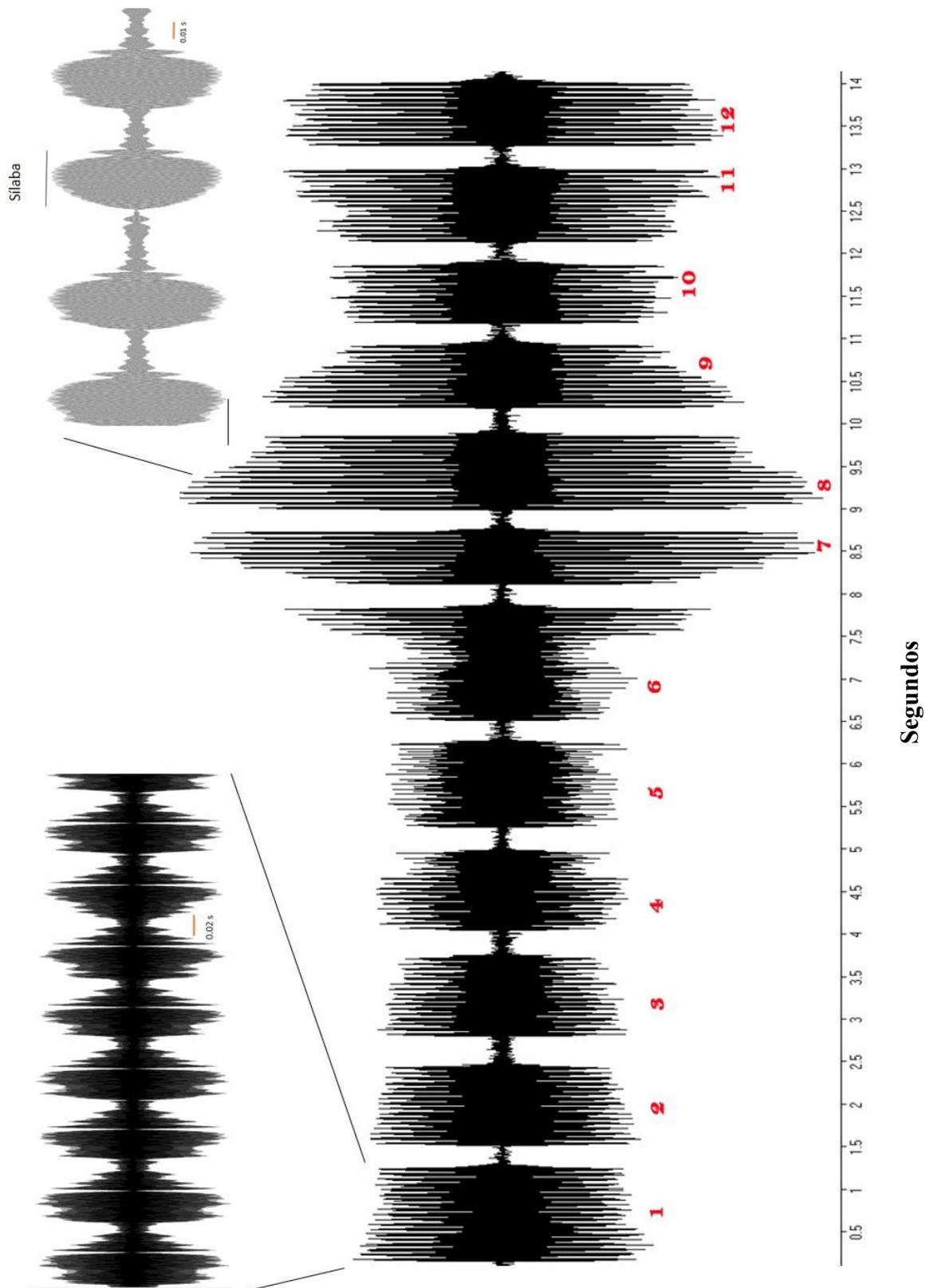


Figura 6. Sonograma del canto de un macho de alas anchas de la especie *Macroanaxipha macilenta*, registrado a 18° C.

Anexo 1

Tiempo de crecimiento, número de estadios y tamaño corporal

De acuerdo con la información recabada, se reconocieron cuatro estadios ninfales previos al adulto. Con base en los datos colectados, para el primer estadio ninfal se obtuvieron las siguientes medidas a partir de 31 ninfas iniciales: LFIII = 0.79mm (n = 31, D.E. = 0.07), AT = 0.40 mm (n = 31, D.E. = 0.05), y LC = 1.69 mm (n = 31, D.E. = 0.22). Las ninfas pasaron 19.2 días (n = 15, D.E. = 3.51) en este primer estadio. En el segundo estadio, se registraron las siguientes medidas: LFIII = 1.37 mm (n = 15, D.E. = 0.68), AT = 0.68 mm (n = 15, D.E. = 0.34) y LC = 2.72 mm (n = 15, D.E. = 1.33). Las ninfas pasaron 21.67 días (n = 12, D.E. = 11.2) en el estadio dos. A los 35.12 días posteriores al nacimiento de las ninfas, sus medidas fueron: LFIII = 2.55 mm (n = 17, D.E. = 1.23), AT = 1.11mm (n = 17, D.E. = 1.11) y LC = 4.66 mm (n = 17, D.E. = 2.23). Las ninfas pasaron 18.88 días (n = 8, D.E. = 11.3) en el tercer estadio. El cuarto estadio ninfal fue registrado 56 días posteriores al nacimiento de los grillos, y los tamaños recabados fueron LFIII = 3.62 mm (n = 8, D.E. = 1.9), AT = 1.56 mm (n = 8, D.E. = 0.81) y LC = 6.93 mm (n = 8, D.E. = 3.64). Las ninfas pasaron nueve días (n = 9, D.E. = 5.21) en el estadio cuatro (Fig. 7).

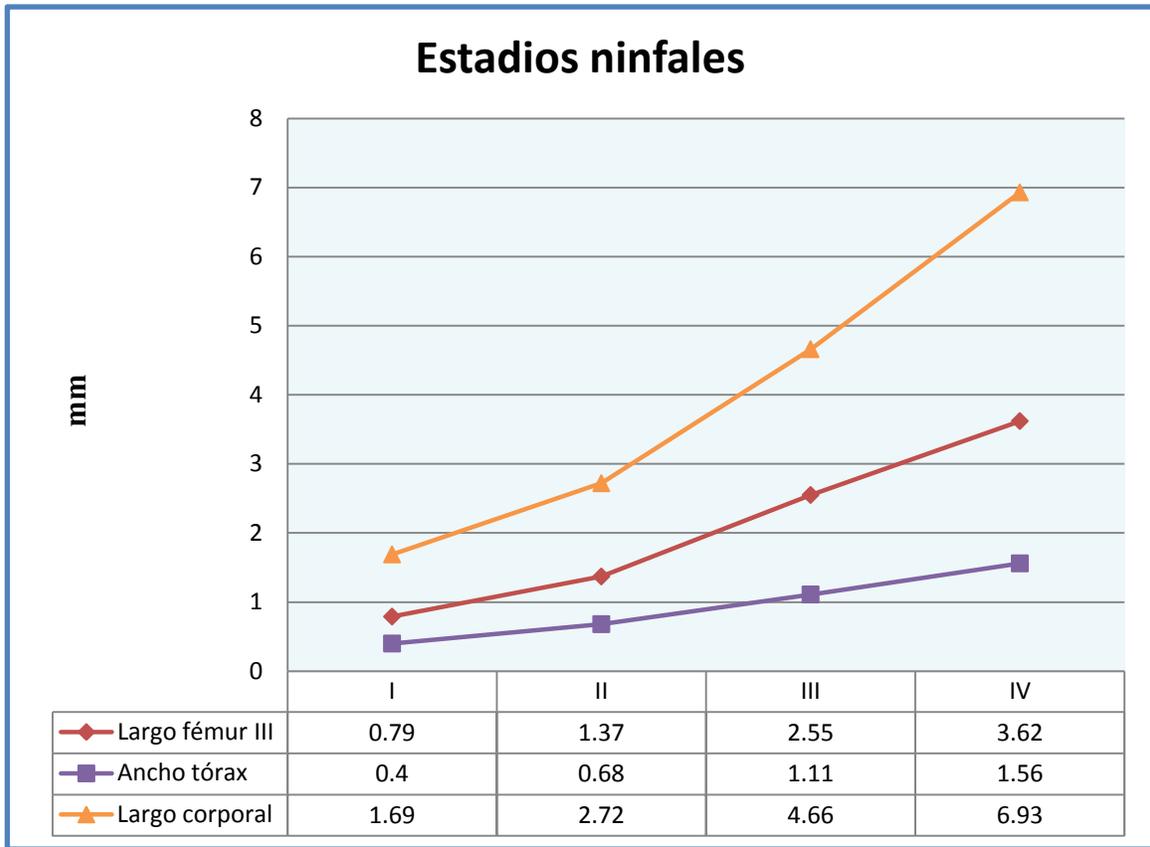


Figura 7. Media del largo del fémur III, ancho del tórax y largo corporal en cada uno de los estadios ninfales de la especie *M. macilenta*.

Literatura citada

Alcock, J. 2013. Animal Behavior: An Evolutionary Approach. 10ª edición. Arizona State University. 552 p.

Andrade, M.C.B. y Mason, A. 2000. Male condition, female choice and extreme variation in repeated mating in scaly cricket, *Ornebius aperta* (Orthoptera: Gryllidae: Mogoplistinae). Journal of Insect Behavior 4: 483-497.

Bateman, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. Heredity 2 : 349-348.

Bleay, C. Comendant, T. y Sinervo, B. 2007. An experimental test of frequency-dependent selection on male mating strategy in the field. Proceedings of the Royal Society B 274 : 2019-2025.

Boggs, C.L. 1995. Male nuptial gifts: phenotypic consequences and evolutionary implications. Leather, S.R. y Hardie, J. (eds) en Insects reproduction. CRC Press. Capítulo 10 215-242 pp.

Brockmann, H.J. 2001. The evolution of alternative strategies and tactics. Advances in the Study of Behavior 30 : 1-51.

Cade, W.H. 1981. Alternative male strategies: genetic differences in crickets. Science 212 : 563-564.

Cade, W.H. y Salazar-Cade, E. 1992. Male mating success, calling searching behavior at high and low densities in the field cricket, *Gryllus integer*. Animal Behaviour 43 : 49-56.

Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2006. Programa de conservación y manejo Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, México.

Cueva del Castillo, R. 2015. Body size, fecundity and sexual size dimorphism in neotropical cricket *Macroanaxipha macilenta* (Saussure) (Orthoptera: Gryllidae). *Neotropical Entomology* 44 : 116-122

Deb, R. Bhattacharya, M. y Balakrishnan, R. 2012. Females of tree cricket prefer larger males but not the lower frequency male calls that indicate large body size. *Animal Behaviour* 84 : 137-149.

Dominey, W.J. 1984. Alternative mating tactics and evolutionarily stable strategies. *American Society of Zoologists* 24 : 385-396.

Drosopoulos, S. y Claridge, M.F. 2006. Insect sounds and communication: Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution. Taylor & Francis Group. EUA. 551 p.

Fox, C. W. Roff, D.A. y Fairbairn, D. J. 2001. Evolutionary ecology: concepts and cases of study. Oxford University Press. Estados Unidos de América. 423 p.

Gabbutt, P.D. 1954. Notes on the mating behaviour of *Nemobius sylvestris* (Bosc) (Orth., Gryllidae). *The British Journal of Animal Behaviour* 3 : 84-88.

Gerhardt, C. H. y Huber, F. 2002. Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions. The University of Chicago Press. Estados Unidos de América. 509 p.

Greenfield, M.D. y Shelly, T.E. 1985. Alternative mating strategies in a desert grasshopper: evidence of density-dependence. *Animal Behaviour* 33 : 1192-1210.

Gross, M. 1991. Evolution of alternative reproductive strategies: frequency-dependent sexual selection in male bluegill sunfish. *Philosophical Transactions of Royal Society* 322 : 59-66.

Gross, M. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology and Evolution* 2 : 92-98.

Heino, M. Metz, A.J. y Kaitala, V. 1998. The enigma of frequency-dependent selection. *Trend in Ecology and Evolution* 9 : 367-370

Hellmann, J.K. O'Connor, C.M. Ligoeki, I.Y. Farmer, T.M. Arnold, T.J. Reddon, A.R. Garvy, K.A. Marsh-Rollo, S.E. Balshine, S. y Hamilton, I.M. 2015. Evidence for alternative male morphs in a Tanganyikan cichlid fish. *Journal of Zoology*. 296 : 116-123.

Kathirithamby, J. y Johnston, S.J. 2003. The discovery after 94 years of the elusive female of a myrmecolacid (Strepsiptera), and the cryptic species of *Caenocholaxfenyesi* Pierce sense lato. *The Royal Society Biology letters* 271 : S5-S8.

Krupa, J.J. 1989. Alternative mating tactics in the Great Plains toad. *Animal Behaviour* 37 : 1035-1043

Laird, G. Gwynne, D.T. y Andrade, M.C.B. 2004. Extreme repeated mating as a counter-adaptation to sexual conflict? *Proceedings Royal Society of London* S402-S404.

Malte, A. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press. Estados Unidos de América. 599 p.

Martin P. y Bateson, P. 1993. Measuring behavior: An introduction guide. 2nd edition. Cambridge University Press. Reino Unido. 222 p.

Mays, L.D. 1971. Mating behavior of Nemobiine crickets: Hygronemobius, Nemobius and Pteronemobius (Orthoptera: Gryllidae). The Florida Entomologist 2 : 113-126.

Morgan, H. 1928. Studies in the Gryllidae of Panama (Orthoptera). Transactions of the America Entomological Society 54 : 233-294

Radwan, J. Unrug, J. y Tomkins, J.L. 2002. Status-dependence and morphological trade-offs in the expression of sexually selected characters in the mite, *Sancassania berlesei*. Journal of Evolutionary Biology. 5 : 744-752.

Rowell, G.A. y Cade, W.H. 1992. Simulation of alternative male reproductive behavior: calling and satellite behavior in field crickets. Ecological Modeling 65 : 265-280.

Snedden, W.A. y Sakaluk, S.K. 1992. Acoustic signaling and its relation to male mating success on sagebrush crickets. Animal Behaviour 44 : 633-639.

Simmons, L. W. 1986. Inter-male competition and mating success in the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (Der Geer). Animal Behaviour 35 : 567-579.

Sourouski, K. Cade, H.W. y Rowell, G. 1991. Factors that possibly influence variation in the calling song of field crickets temperature, time and male size, age, and wing morphology. Canadian Journal of Zoology 5 : 950-955.

Taborsky, M. Oliviera, R.F. y Brockmann, H. J. 2008. The evolution of alternative reproductive tactics: concepts and questions. Oliveira R..F, Taborsky M. & Brockmann

H.J (eds.). *Alternative Reproductive Tactics: An Integrative Approach*. Cambridge University Press. 1-21 pp.

Taborsky, M. y Brockmann, H. J. 2010. Alternative reproductive tactics and life history phenotypes. Kappeler, P. (ed). *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms*. 537-586 pp.

Tomkins, J. 1999. Environmental and genetic determinants of the male forceps length dimorphism in the European earwig *Forficula auricularia* L. *Behavioral Ecology Sociobiology*. 47:1-8.

Tomkins, J. y Hazel, W. 2007. The status of conditional evolutionarily stable strategies. *Trends in Ecology and Evolution*. 10:522-528.

Walker, T.J. 1957. Specificity in the response of female tree crickets (Orthoptera, Gryllidae, Oecanthinae) to calling songs of the males. *Annals of the entomological society of America*. 50:626-636.

Waltz, E.C. 1982. Alternative mating tactics and the law of diminishing returns: the satellite threshold model. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10 : 75-83.

Waltz, E.C. y Wolf, L. 1984. By Jove!! Why do alternative mating tactics assume so many different forms? *American Zoologist* 24 : 333-343.

Zuck, M. y Kolluru, G.R. 1998. Exploitation of sexual signals by predators and parasitoids. *The Quarterly Review of Biology*. 73 : 415-438.

Zuck, M. Rotenberry, J.T. y Simmons, L.W. 1998. Calling songs of field crickets (*Teleogryllus oceanicus*) with and without phonotactic parasitoid infection. *Evolution*. 52 : 166-171.

Zuck, M. Rotenberry, J.T. y Tinghitella, R.M. 2006. Silent night: adaptative disappearance of a sexual signal in a parasitized population of field crickets. *Biology Letters* 2 : 521-524.