



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Reproducción sexual y partenogénesis en
Conocephalus ictus (Orthoptera: Tettigoniidae)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

TZITZI MARIEL PLACIER GALLARDO



DIRECTOR DE TESIS:

DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA

CIUDAD DE MÉXICO, 2018



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.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Placier
Gallardo
Tzitzí Mariel
Universidad Nacional Autónoma de
México
Facultad de Ciencias
Biología
308296941

2. Datos del tutor

Dr.
Raúl
Cueva del Castillo
Mendoza

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Carlos Rafael
Cordero
Macedo

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Leticia
Ríos
Casanova

5. Datos del sinodal 3

M. en C.
Moisés Armando
Luis
Martínez

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Alejandro
Córdoba
Aguilar

7. Datos del trabajo escrito

Reproducción sexual y partenogénesis en *Conocephalus ictus* (Orthoptera:
Tettigoniidae)
47 p.
2018

*A mis padres,
De quienes siempre tuve su apoyo
incondicional,
Su guía excepcional,
Su ilustrada sabiduría
Y su eterno amor.*

*A México,
Orgullosa y bendecida por nacer en
esta hermosa tierra;
cautiva de su gente y tradiciones
señeras.*

AGRADECIMIENTOS

A mi monumental casa; la Universidad Nacional Autónoma de México, lugar donde forje lo que soy en lo académico, profesional y humano.

A la Facultad de Ciencias, por todos estos años siendo mi recinto de conocimiento y formación científica.

Al Dr. Raúl Cueva del Castillo, por integrarme en el laboratorio como su alumna de tesis; guiarme en este arduo y duro proyecto. Por todos sus consejos, mejoras y su interés en todo momento.

A la Dra. Leticia Ríos, Dr. Carlos Cordero, M. en C. Armando Luis y Dr. Alejandro Córdoba por su atención, disposición y amabilidad. Por sus observaciones y comentarios en la mejora del este escrito.

A mis compañeros de la Colección Nacional de Crustáceos: Raquel, Adonis, Leonardo, Eric, Sharif, la, Blanca Estela y Alejandra, por su ayuda en todo momento y sus pláticas llenas de risas.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología de la Unidad de Biotecnología y Prototipos: Ana Contreras, Jessica Sosa, Luis Anaya, Marleth Mendoza, Daniela Cabrera, Thalía Cruz, Tania González y Jesús Esquinca; por su sincera ayuda, sus buenos deseos para culminar este duro proyecto, compartir su quehacer en la ciencia y nutrir mi conocimiento, las agradables charlas y risas en los momentos precisos, y todas esas horas de comida inigualables.

A Monse, Marisela, Rivas, Yola, Maya, Verito, Elisa, Judith, Rebeca, Lore y Mayté, con quienes viví el fascinante camino de la biología, me obsequiaron su amistad, compartimos infinidad de carcajadas, los desvelos, las inolvidables salidas al campo, los instantes bochornosos; tantas cosas que no es posible escribirlas todas. ¡Gracias por permitirme el honor de su afecto!

A mis compas y amigos del CELE, siempre pasamos infinidad de risas, pasteles de cumpleaños, comidas, cenas, el lanzamiento de borradores por Fujita, las canciones en los festivales, nuestro baile de J-Pop y que todos jaláramos parejo en toda cosa que se nos ocurría. Sin duda, nuestra unidad siempre será lo que más admire y extrañe. ¡Gracias!

A mis chabelos, cuantas guerras de pastel no pasamos, la diversión a flor de piel, nuestras conquistas y decepciones, las caminatas en tiempo muerto por el Tezozomoc y nuestros enojos cuando los ñoños se quedaban a arruinarnos el plan. ¡Gracias por esas incontables risas y aventuras!

A mis bellas y eternas amigas: Karla García e Itzel Medina, no hay palabras para agradecerles todos estos 13 años de amistad, desde chiquillas hasta las mujeres hechas y admirables que han logrado ser. Siempre es un honor y una alegría compartir momentos, cortos o extensos, sacando carcajadas, echando el cotorreo, planeando ese viaje que nos aguarda y contando qué tal va nuestro paso en la vida. Es una dicha, que después de todo este tiempo, su ánimo siga, se den un tiempo para mí y nuestra amistad nunca decaiga. ¡¡Gracias mis hermosas amigas!! Gracias por seguir obsequiándome un lugar en su corazón.

Special thanks, my friend Andrea Ballota. We do not have the chance to get meeting yet. That has not been a disability to become friends, even more, as sisters. I'm pretty glad you don't leave this ship since 8 years ago. I was not wrong about you. I always knew that you are a very special girl. Not, I mean, an extraordinary, divine and kind human being. You are like Amelie, helping to people no matter what. Thank you a lot my dear!!

A mis hermanas, con sus juegos, risas y charlas hicieron que el complicado andar siempre fuera más ameno, y me enseñaron que en los obstáculos caes, te levantas y continúas. ¡¡Gracias por todo su cariño!!

A mi dulce amor, Hugo Amaro, por su infinita paciencia, comprensión y nobleza; por todo su apoyo desde que inicié este proyecto, acompañarme en esas noches de duro trabajo, animarme y levantarme cada vez que la flaqueza merodeaba, y motivarme con su inconmensurable y tierno amor. ¡¡Gracias por ser la alegría de mi vida!!

ÍNDICE

Resumen	1
I. Introducción	2
II. Antecedentes	3
1.1 La controversia de la reproducción sexual en la biología evolutiva	3
1.2 La importancia ecológica de la partenogénesis	4
1.3 Partenogénesis facultativa en <i>Conocephalus ictus</i> (Scudder, 1875)	7
III. Hipótesis	10
IV. Objetivos.....	10
4.1 Objetivo general	10
4.2 Objetivos particulares.....	10
V. Métodos.....	11
5.1. Cría y mantenimiento de organismos.....	11
5.2. Estrategia reproductiva (Reproducción Sexual vs Partenogénesis)	12
5.3. Análisis estadístico	13
VI. Resultados	14
6.1. Impacto de la estrategia reproductiva y morfo alar en la longitud del fémur III	15
6.2. Impacto de la estrategia reproductiva y morfo alar en el tiempo de desarrollo y la longevidad.....	17
6.3. Impacto de la estrategia reproductiva y morfo alar en la latencia a la primera oviposición 15	
6.4. Impacto de la estrategia reproductiva y morfo alar en la producción de huevos	18
6.5. Impacto de la estrategia reproductiva y morfo alar en el número de ninfas emergidas ..	20
6.6. Impacto de la estrategia reproductiva y morfo alar en el éxito de eclosión	21
6.7. Impacto de la estrategia reproductiva y morfo alar en la eficiencia reproductiva	22
VII. Discusión.....	25
7.1. La partenogénesis como un modo de reproducción alterno	25
7.2. Los efectos del morfo alar en la estrategia reproductiva	29
VIII. Conclusiones	31
IX. Literatura Citada.....	32

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Asociación entre la estrategia reproductiva y el morfo alar	15
Figura 2. Longitud del fémur III	16
Figura 3. Latencia a la primera oviposición y número de huevos ovipositados.....	19
Figura 4. Éxito de eclosión en la estrategia reproductiva y morfo alar.....	20
Figura 5. Eficiencia reproductiva en la estrategia reproductiva y el morfo alar.	23
Figura 6. Interacción entre la estrategia reproductiva y el morfo alar.	24

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Relación: estrategia reproductiva vs morfo alar.	11
Tabla 2. Número y sexo de descendientes que llegaron a la etapa adulta provenientes de hembras con reproducción sexual y partenogénéticas; así como el morfo alar (braquíptera o macróptera). 14	
Tabla 3. Análisis de varianza (AnDeVa) de la longitud del fémur III.....	16
Tabla 4. Análisis de varianza (AnDeVa) de la latencia a la primera oviposición.	17
Tabla 5. Análisis de varianza (AnDeVa) de la producción de huevos.	18
Tabla 6. Análisis de varianza (AnDeVa) del éxito de eclosión	21
Tabla 7. Análisis de varianza (AnDeVa) de la eficiencia reproductiva.....	22

Resumen

La reproducción sexual ha prevalecido entre los numerosos grupos de eucariontes a lo largo de la historia evolutiva, gracias a los beneficios genéticos y ecológicos que se heredan en cada generación. Sin embargo, bajo ciertas condiciones la reproducción sexual puede volverse costosa y ser una desventaja que podría repercutir de forma negativa en las especies. La partenogénesis es una estrategia de reproducción asexual, que consiste en la producción de huevos sin fertilizar generando una descendencia basada en hembras, principalmente. En algunas especies animales es posible encontrar la presencia de ambas formas de reproducción. El presente estudio tuvo como objetivo determinar si en la especie *Conocephalus ictus* existe la reproducción por partenogénesis; así como, evaluar su eficiencia reproductiva.

Se analizó el número de huevos ovopositados, éxito de eclosión, número de descendientes adultos y la eficiencia reproductiva para 30 hembras vírgenes aisladas permanentemente y 30 hembras fertilizadas. Se registró el morfo alar para todas las hembras y su descendencia. Los resultados indicaron que la partenogénesis sí ocurre en ésta especie; sin embargo, la reproducción sexual obtuvo el mayor número de descendientes. Los organismos que llegaron a la fase adulta de origen partenogenético fueron hembras. Las hembras braquípteras y que copularon tuvieron el mayor éxito de eclosión.

De acuerdo a lo encontrado, la partenogénesis está presente en esta población. El costo de desarrollar alas tuvo un impacto en el éxito de eclosión, las hembras con mayor ventaja fueron braquípteras. El desarrollo de la partenogénesis podría ser causado por la falta de una pareja para copular. La reproducción sexual sigue siendo favorecida por la selección natural como la principal estrategia reproductiva.



I. Introducción

Desde los trabajos de George C. Williams y John Maynard Smith, una gran cantidad de investigadores se han preguntado por qué la reproducción sexual es casi ubicua entre los organismos multicelulares. La respuesta a este problema se vuelve claro cuando los diversos costos de la reproducción sexual son considerados (Engelstädter, 2008). El “doble costo del sexo”, se sostiene por varias hipótesis como la anisogamia, la existencia de dos sexos (macho y hembra), la proporción sexual 1:1 y la falta de cuidado parental; y en eventos más complejos, puede tener un costo genético (Engelstädter, 2008; Kawatsu, 2013). Estas condiciones y los pocos beneficios de la reproducción sexual podrían inducir a una ocupación de la reproducción asexual. La transición de la reproducción sexual a la partenogénesis tiene varias rutas evolutivas que dependerá de las presiones selectivas que actúen en los individuos (Kawatsu, 2013).

Si bien la partenogénesis ha sido estudiada en un gran número de especies, se conoce en pocas de ellas las implicaciones ecológicas y evolutivas de cuando se presentan ambos modos de reproducción (sexual y partenogénesis) en la misma población. La mayoría de los estudios se concentran en una población que presenta una condición o la otra (Corley & Moore, 1999), y son pocos los estudios comparativos realizados en una misma población que puede mostrar ambas formas de reproducción (Corley & Moore, 1999; Matsuura & Kobayashi, 2007). La propuesta de este trabajo, es determinar la existencia de la reproducción partenogenética en la población de *Conocephalus ictus* de los Tuxtlas, Veracruz, México. Debido a que en el laboratorio se ha observado a las hembras ovipositando sin que se hayan apareado, estando aisladas de potenciales parejas (A. Reséndiz, H. Amaro & R. Cueva del Castillo, comunicación personal). Esta especie, se caracteriza por reproducirse sexualmente. Asimismo, indagar si el dimorfismo alar puede influir en la historia de vida de las hembras y evaluar si la reproducción partenogenética puede ser exitosa contra la reproducción sexual a través de la medición de su eficiencia reproductiva.



II. Antecedentes

1.1 *La controversia de la reproducción sexual en la biología evolutiva*

El mantenimiento de la reproducción sexual es una de las paradojas evolutivas más controversiales de las últimas décadas (Matsuura & Kobayashi, 2007; García-Cuenca *et al.*, 2016). La reproducción sexual, es la forma más frecuente entre los organismos eucariontes a pesar de los costos asociados (Simon *et al.*, 2003; García-Cuenca *et al.*, 2016). Entre éstos, se distinguen dos principales: a) en todos los individuos sexuales existe el costo de la cópula y la recombinación; tiempo, energía y los recursos que son asignados para encontrar una pareja, intercambiar y efectuar la recombinación del material genético y b) el costo de la producción de machos; donde se invierten recursos en generar organismos que son incapaces de reproducirse por sí mismos (Kodric-Brown & Brown, 1987; Engelstädter, 2008). Además de estos impactos energéticos, los atributos que se encuentran bajo selección sexual pueden llegar a reducir la supervivencia de los individuos (Lundmark, 2007; Engelstädter, 2008). Por lo anterior, se ha considerado a la reproducción sexual como una paradoja, ya que las poblaciones asexuales tendrían una ventaja adaptativa sobre sus contrapartes sexuales, debido a que las superarían numéricamente dado que cada organismo tendría el doble potencial para reproducirse (Corley & Moore, 1999; Agrawal, 2001; Lundmark, 2007). Los organismos asexuales producen únicamente descendencia semejante o idéntica a sus progenitores, generando así el doble de individuos en cada generación; mientras que aquellos que se reproducen por vía sexual producen una proporción similar de hembras y machos (Manning, 1976; Lundmark, 2007). Sin embargo, la reproducción sexual ha prevalecido entre los organismos multicelulares (Lundmark, 2007).

Maynard Smith (1971), postuló dos ventajas selectivas en la reproducción sexual: a) expone que aquellas poblaciones que presentan la vía sexual aceleran su adaptación y b) su descendencia incrementaría la probabilidad de supervivencia. A partir de estos postulados se han propuesto diversas teorías para explicar los beneficios de la reproducción sexual, de las cuales dos son las mejor desarrolladas (Simon *et al.*, 2002; García-Cuenca *et al.*, 2016): (1) mutacional – plantea que la acumulación de mutaciones



deletéreas son más costosas para los linajes asexuales, los cuales son incapaces de eliminarlos de su genoma e inclusive pueden conducirlos a un punto en que no sean viables [hipótesis del Trinquete de Müller]; y (2) ecológica – menciona que los mayores niveles de variabilidad genética generados gracias a la reproducción sexual, permiten una rápida adaptación en la carrera armamentista contra los parásitos [hipótesis de la Reina Roja] (Simon *et al.*, 2002; Simon *et al.*, 2003; Lundmark, 2007; Engelstädter, 2008; García-Cuenca *et al.*, 2016).

A diferencia de los linajes sexuales, los asexuales comparten aproximadamente el mismo genoma, lo que conlleva a tener los mismos patrones de reacción derivando en una alta competencia entre hermanos y una baja adaptabilidad (Lundmark, 2007). Sin embargo, la variabilidad genética puede estar presente en linajes asexuales, dependiendo del mecanismo y frecuencia por el que actúe la selección natural (Simon *et al.*, 2002; García-Cuenca *et al.*, 2016).

Se ha propuesto que la capacidad de colonizar nuevos hábitats es uno de los beneficios de la asexualidad sobre la reproducción sexual. Un solo organismo asexual puede dar inicio a una nueva población, debido a que en éstas poblaciones no existe la endogamia y la dificultad de encontrar una pareja, siendo uno de los mayores problemas para animales de condición sexual (Lundmark, 2007; Lampert, 2008).

1.2 La importancia ecológica de la partenogénesis

La partenogénesis es una de las estrategias de reproducción asexual que ocurre en un gran número de especies animales como rotíferos, nemátodos y artrópodos (Simon *et al.*, 2003; Lehmann *et al.*, 2011). En sentido estricto, la partenogénesis es el desarrollo de huevos sin fertilización, dando origen a una descendencia que frecuentemente resulta en hembras [llamado telitoquia] (Suomalainen *et al.*, 1976; Cuellar, 1977; Simon *et al.*, 2003; Engelstädter, 2008; Burke *et al.*, 2015). Puede generarse a través de una variedad de mecanismos y su presencia en insectos, en muchos casos, está correlacionada con la poliploidía y/o hibridación; con elementos citoplasmáticos o genéticos; o con infecciones



de bacterias endosimbiontes (Lehmann *et al.*, 2011). El caso más conocido y de amplia distribución, es la bacteria intracelular del género *Wolbachia*; donde se ha encontrado que puede volver a ciertos organismos asexuales obligados (Simon *et al.*, 2002; Simon *et al.*, 2003; Lehmann *et al.*, 2011).

Aunque no hay una teoría uniforme para la ecología evolutiva de la partenogénesis, muchos investigadores señalan que se requieren de dos características para su existencia en la naturaleza: (i) la presencia de las poblaciones partenogenéticas en hábitats recién originados y que (ii) su tasa potencial de incremento poblacional sea mayor que el de las especies sexuales (Cuellar, 1977). De acuerdo a Suomalainen (1950), los animales partenogenéticos, a menudo, son encontrados en condiciones más desfavorables, que sus formas sexuales. Las alteraciones naturales pueden crear un vacío ecológico temporal que sirve como refugios, en donde se puede originar la partenogénesis; por ejemplo las lagartijas del género *Cnemidophorus* que ocupan un área ecológicamente inestable al suroeste de los Estados Unidos de América y pueden llegar a predominar en estos tipos de ambientes. Estas áreas perturbadas son principalmente zonas donde hay inundaciones, incendios o inclusive áreas cubiertas por una glaciación; y pueden – temporalmente – despojar de un sitio la mayoría de su bioma. Las nuevas condiciones (si cuentan con un cierto grado de inestabilidad) desarrollarían nuevos hábitats que, dependiendo de otros factores, podría originar la partenogénesis (Cuellar, 1977).

Como se ha mencionado, la ventaja selectiva de la partenogénesis radica en la capacidad potencial para duplicar el tamaño poblacional en cada generación. Dentro de los ambientes recién establecidos, éstas formas presentarían una alta tasa intrínseca de crecimiento y rápidamente sobrepasaría a los individuos sexuales (Cuellar, 1977; Lampert, 2008). Esta situación es posible cuando las formas partenogénicas, se encuentran aisladas o no entran en contacto con las formas sexuales. Por lo tanto, el factor limitante es la disponibilidad del ecosistema, el cual no debe estar ocupado por las poblaciones sexuales, más allá de los factores genéticos (Cuellar, 1977).



Muchas de las investigaciones sobre la partenogénesis en invertebrados, reconocen que la glaciación ha sido una presión selectiva que la ha favorecido en algunas especies (Cuellar, 1977). Las poblaciones partenogenéticas de la polilla *Solenobia triquetrella* en Suiza, habita áreas que fueron cubiertas por la glaciación de Würm, mientras que las sexuales se encuentran en los territorios que no fueron cubiertos por la glaciación; de forma similar, las poblaciones partenogenéticas del coleóptero *Otirrhyncus dubius* se han establecido en regiones alcanzadas por los glaciares; así como, las del tetigónido *Saga pedo*, que se distribuyen únicamente en el norte del hemisferio (Cuellar, 1977). Las sequías o inundaciones, incluso los periodos de incendios naturales, pueden tener un efecto similar a los de la glaciación, ya que pueden favorecer el origen y mantenimiento de la partenogénesis en invertebrados (Cuellar, 1977). Una evidencia de esta hipótesis es el saltamontes australiano *Warramaba virgo*, que habita sólo en zonas previamente devastadas por incendios. Este fenómeno se explica a través de dos propuestas: (a) la población está condenada y será exterminada o, (b) la supervivencia depende del grado de perturbación de los incendios, estableciendo un refugio apto para la colonización (Cuellar, 1977).

Una característica de la población de *W. virgo*, es su condición áptera derivada posiblemente de sus ancestros sexuales y la cual se presume puede estar involucrada en la partenogénesis. Esta forma, puede favorecer el desarrollo de la partenogénesis, debido a que los organismos asexuales pueden invadir y colonizar más rápidamente los nuevos ambientes, gracias al doble potencial de multiplicarse (Cuellar, 1977), al no invertir recursos en buscar pareja y aparearse (Lampert, 2008). Si la población resultase macróptera, las formas sexuales podrían fácilmente colonizar una mayor cantidad de sitios disponibles y eliminar a las fuentes potenciales de propagación de la partenogénesis (Cuellar, 1977).

El vuelo en insectos, es la principal forma de dispersión que confiere una gran ventaja al incrementar la capacidad de colonizar nuevos territorios (Gaines, 1991; Tanaka, 1993; Langellotto *et al.*, 2000; Steenman *et al.*, 2013; Steenman *et al.*, 2014). Sin embargo, la habilidad para volar puede llegar a ser una inversión costosa al desarrollar y mantener



el órgano encargado para ejecutar el vuelo, creando una disyuntiva o conflicto entre el tipo de reproducción y la capacidad para volar (Roff, 1986; Gaines, 1991; Steenman *et al.*, 2014).

Este conflicto está bien estudiado en las hembras macrópteras de varias especies; donde se ha encontrado una baja fecundidad, una cantidad reducida de huevos con tamaños más pequeños; además, puede retrasar el tiempo de oviposición y su descendencia puede reducir su tasa de supervivencia. La energía en los individuos macrópteros es invertida y dirigida al aparato encargado de vuelo (músculos y alas) dejando escasos recursos o sin ellos, para la reproducción (Roff, 1986; Gaines, 1991; Langellotto *et al.*, 2000; Steenman *et al.*, 2013; Steenman *et al.*, 2014).

1.3 Partenogénesis facultativa en *Conocephalus ictus* (Scudder, 1875)

La capacidad de una hembra para reproducirse sexual o asexualmente, es llamada partenogénesis facultativa (Corley & Moore, 1999; Simon *et al.*, 2003; Matsuura & Kobayashi, 2007; Burke *et al.*, 2015). Este comportamiento, en algunos casos, se ha considerado como un paso evolutivo importante en la transición de la fertilización obligada a la partenogénesis obligada (Burke *et al.*, 2015). Aunque no ha sido claro cómo es que esta condición se ha desarrollado, se piensa que la selección natural favorece la reproducción partenogenética (Matsuura & Kobayashi, 2007; Burke *et al.*, 2015) confiriéndole mayores beneficios a sus portadores (Lampert, 2008). Algunos ejemplos son los colonizadores que explotan y monopolizan los nuevos recursos, suprimiendo a competidores que tienen una tasa reproductiva más baja (Lampert, 2008); así como, las escasas o nulas oportunidades de encontrar pareja y copular (Corley & Moore, 1999; Lampert, 2008; Burke *et al.*, 2015).

La hipótesis de escasez de machos sugiere que la reproducción sexual es favorecida como el principal modo de reproducción, pero en una situación adversa, las hembras optan por la partenogénesis (Lampert, 2008; Burke *et al.*, 2015). En algunos estudios se propone que los beneficios de la condición asexual son los mismos que la estrategia sexual cuando el apareamiento es restringido (Burke *et al.*, 2015).



El conflicto sexual es otra de las hipótesis que puede ofrecer un conjunto de condiciones alternativas, bajo la cual, la selección natural puede favorecer la partenogénesis facultativa (Burke *et al.*, 2015). La coexistencia de la reproducción sexual y asexual en los sistemas facultativos puede ser mantenida por una coevolución antagonista entre la imposición del macho y la resistencia de la hembra. Los beneficios de la partenogénesis en relación a la estrategia sexual en las especies facultativas, probablemente es amplificado cuando los costos de las hembras que se aparean son mayores. Entonces, las hembras que adquirieron la partenogénesis como su principal modo de reproducción, pueden sufrir mayores costos si cambian su estrategia reproductiva. Las ventajas de evitar el apareamiento pueden ser directas (como el incremento en la longevidad o fecundidad) y/o indirectas (como el mejoramiento en la calidad de la progenie) (Burke *et al.*, 2015).

En al menos diez órdenes de insectos, la partenogénesis y la partenogénesis facultativa son comunes (Suomalainen *et al.*, 1976). No obstante, en el orden Orthoptera son pocos los casos bien documentados sobre la partenogénesis; dos ejemplos son las especies *Warramaba virgo* y *Saga pedo*, de las que se conoce su distribución, su hábitat y se han hecho estudios sobre la complejidad de su cariotipo (Dutrillaux *et al.*, 2009). En la familia Tettigoniidae, sólo se ha reportado en algunas especies como *Poecilimon intermedius*, *Leptophyes punctatissima*, *Gampsocleis gratiosa*, *Steiroxys* sp., *Xiphidiopsis lita*, *Phlugiola dahlemica*, *Austrophlugis kumbumbana*, *Saga pedo* y *Poecilimon hoelzeli* (Lehmann *et al.*, 2011). Especies como *L. punctatissima* y *G. gratiosa* presentan ticopartenogénesis, que se caracteriza por un bajo éxito de eclosión de huevos no fertilizados (Lehmann *et al.*, 2011). Se ha sugerido que esta baja proporción se involucra con las restricciones genéticas y del desarrollo en la tasa de supervivencia de los individuos asexuales. Las restricciones podrían ser desde las diferencias en la ploidía; la acumulación de mutaciones o la reducción de la heterocigocis asociado con la partenogénesis automítica (Matsuura & Kobayashi, 2007).

La especie estudiada en este trabajo, *Conocephalus ictus*, alcanza la edad adulta a los 75 días después de la eclosión en hembras y a los 70 días en machos (Ortíz-Jiménez &



Cueva del Castillo, 2015). En ambos sexos, se encuentra el morfo alar (braquíptera y macróptera). Cuando se llega a la edad adulta, se activan las conductas de cortejo en machos y con ello la posibilidad de apareamiento. El macho realiza el llamado o “canto” generado por el órgano estridulatorio que atrae a las hembras fonéticamente. Este canto se produce desde el atardecer hasta el anochecer (Buzzetti & Barrientos-Lozano, 2011; Ortiz-Jiménez & Cueva del Castillo, 2015).

La cópula ocurre cuando la hembra posa su abdomen sobre el abdomen del macho, quien transfiere el espermatóforo a su genitalia (Ortiz-Jiménez & Cueva del Castillo, 2015). Este evento puede ocurrir durante el día o la noche y el canto continuar durante el proceso. Cerca de finalizarse el apareamiento, el macho ofrece un regalo nupcial producido por sus glándulas accesorias; una masa gelatinosa llamada espermatofilax que se encuentra unido a la ámpula, el cual contiene el eyaculado y los espermatozoides. El espermatofilax y el ámpula forman el espermatóforo, masa que es unida a la genitalia de la hembra quien la consume una vez concluye el apareamiento (Ortiz-Jiménez & Cueva del Castillo, 2015).

Bajo condiciones de laboratorio, la hembra oviposita sus huevos después de consumir el espermatofilax y la oviposición continúa por un periodo de dos semanas (Ortiz-Jiménez & Cueva del Castillo, 2015). El tiempo de vida, la cantidad de huevos y la tasa de oviposición son incrementadas en las hembras que reciben el regalo nupcial. En varias especies de insectos la fecundidad y el tiempo de vida son beneficiadas por el consumo del espermatofilax y la transferencia de los fluidos seminales (Ortiz-Jiménez & Cueva del Castillo, 2015).



III. Hipótesis

Dado que las hembras de *Conocephalus ictus*, son capaces de producir huevos sin ocurrir la cópula con el macho, entonces pueden reproducirse vía partenogénesis facultativa.

Dado los costos y los beneficios de las dos posibles estrategias reproductivas, entonces la eficiencia reproductiva será diferente entre ambas estrategias.

Dado el impacto del mantenimiento de las alas largas, entonces existirán diferencias en la eficiencia reproductiva de las hembras braquípteras y macrópteras.

IV. Objetivos

4.1 *Objetivo general*

Determinar si la población de *Conocephalus ictus* (Orthoptera: Tettigoniidae) de los Tuxtlas, Veracruz, México, es partenogenética.

4.2 *Objetivos particulares*

- Determinar si las hembras de *C. ictus* pueden reproducirse a través de la partenogénesis facultativa.
- Determinar si existen diferencias entre: el número de huevos producidos, el éxito de eclosión, el tiempo de desarrollo, la longevidad y el tamaño corporal (longitud del femúr del tercer par de apéndices [LF III]) entre las hembras con reproducción partenogenética y con reproducción sexual; así como, entre los morfos alares.
- Cuantificar el sexo y morfo alar de la descendencia sexual y asexual respecto al morfo de la madre.
- Comparar la eficiencia reproductiva entre la reproducción sexual y la partenogénesis en *C. ictus*.



V. Métodos

5.1. Cría y mantenimiento de organismos

A partir de un criadero de *Conocephalus ictus*, del Laboratorio de Ecología de la Unidad de Biotecnología y Prototipos (UBIPRO) FES-Iztacala; en condiciones de fotoperiodo de 12:12, con una temperatura de 27 °C, se obtuvieron hembras y machos de los últimos estadios ninfales (Ortiz-Jiménez & Cueva del Castillo, 2015). Estos se separaron y se mantuvieron individualmente en frascos de plástico transparente de 500 ml y tapas de 5 mm de diámetro, con 5 perforaciones para permitir el flujo de aire. Cada organismo se mantuvo hasta alcanzar su fase adulta. Posteriormente se tomó la longitud del fémur III [LF III] por medio de un vernier digital (Mitutoyo Corp[®] Tokio; Japón) y se registró el morfo alar (Tabla 1). La alimentación constó de una dieta a base de cubos de manzana y hojuelas de Tetra Min[®] (comida para peces) y el agua a través de esponjas (espuma de poliuretano) humedecidas *ad libitum*. El alimento se dio tres días a la semana.

Tabla 1. Relación: estrategia reproductiva vs morfo alar.

	Braquíptera	Macróptera	Total
Sexual	18	12	30
Partenogenética	25	5	30
Total	43	17	60



5.2. Estrategia reproductiva (Reproducción Sexual vs Partenogénesis)

Se asignaron las primeras 30 hembras que llegaron a la fase adulta al primer tratamiento y las siguientes 30 al segundo tratamiento. A causa de decesos en los distintos estadios ninfales fuera de nuestro control y la escasa llegada de hembras adultas del morfo alar macróptero, no se logró obtener un número proporcional de braquípteras y macrópteras, para el segundo tratamiento de la fase experimental (Tabla 1). Muchos organismos de edad adulta, no se tuvieron de forma simultánea; alcanzaban esta etapa en diferente tiempo.

En el primer tratamiento, se colocaron las primeras treinta hembras individualmente en recipientes plásticos de 500 ml; con su respectivo macho virgen del mismo morfo, tamaño y edad similar. Las parejas se mantuvieron durante 10 días (ver Lehman *et al.*, 2011) en el recipiente por 6 horas cada día o hasta que el apareamiento ocurriera; si no ocurría la cópula, se exponía a la hembra a otro macho virgen (con las características descritas anteriormente) hasta dar lugar a la cópula. Se registró la duración de la cópula (en min) y el tiempo que permanecieron en el mismo recipiente (hora inicial: hora final). Concluida la cópula, la pareja se mantenía junta una hora aproximadamente o hasta que la hembra consumiera el espermatofilax. Las hembras apareadas fueron introducidas en sus respectivos recipientes, suministrando la dieta anteriormente descrita y colocando esponjas (espuma de poliuretano) para la oviposición.

En el segundo tratamiento, las siguientes 30 hembras vírgenes, se colocaron individualmente en recipientes plásticos de 500 ml, bajo las mismas condiciones y alimentación. Después de alcanzar la etapa adulta, se realizaron revisiones en el recipiente y la esponja en busca de huevos.

El conteo de huevos, para las hembras apareadas, se realizó con la inspección de sus recipientes y la esponja, cada tres días a partir del tercer día después de la cópula. En las hembras no apareadas la inspección comenzó tres días después de que alcanzaron la etapa adulta. El conteo continuó hasta el día que la hembra se encontraba muerta. Una vez que se encontraban los huevos, se trasladaron a incubadoras fabricadas con esponjas



(espuma de poliuretano) húmedas dentro de vasos de poliestireno de 80 ml (4.5 cm x 6.4 cm x 4.8 cm) rotulados de acuerdo a la identidad de la madre, cubiertos con malla tul y una cubierta de plástico con orificios para el flujo de aire. Cada incubadora era humedecida dos veces por semana.

Iniciada la etapa de las eclosiones; para cada incubadora se registró el total de ninfas obtenidas cada tres días. Las ninfas eran colocadas individualmente en recipientes de plástico, rotulados con la fecha del día que se hallaron y el tipo de tratamiento al que correspondían. Los juveniles fueron mantenidos hasta llegar a su etapa adulta, donde se registró el tipo de morfo, sexo y tiempo de desarrollo. A cada individuo se le proporcionó alimento y agua *ad libitum* bajo las mismas condiciones del criadero.

5.3. Análisis estadístico

Se analizaron las diferencias en la eficiencia reproductiva de hembras con reproducción sexual y partenogenética; comparando el número de huevos producidos, el éxito de eclosión (total de ninfas emergidas/total de huevos producidos) y la eficiencia en la producción de hijos adultos (total de hijos adultos/total de ninfas emergidas) para cada una de las hembras. Asimismo, se evaluaron las diferencias del número de días transcurridos hasta la primera puesta, tamaño corporal (longitud del fémur III), el tiempo de desarrollo y la longevidad de las hembras con reproducción sexual y partenogenética. Las mismas variables se tomaron para las diferencias en el análisis del morfo alar. En todos los casos se realizaron pruebas de análisis de varianza (AnDeVa) de dos factores considerando la interacción: *estrategia reproductiva*morfo*. Los análisis se realizaron con el software estadístico JMP®10.0.0 (SAS Institute Inc., 2012) y R versión 3.4.3 (R Core Team, 2017).



VI. Resultados

Se determinó la existencia de la reproducción partenogenética en *Conocephalus ictus*. De las 30 hembras vírgenes, aisladas y sin contacto con machos, en 29 se encontraron huevos y de éstos, se desarrollaron y generaron individuos adultos sólo el 13.79% de las hembras. Todos los organismos adultos de origen partenogenético fueron hembras con el mismo morfo alar que el de la hembra progenitora (Tabla 2; Anexo 1).

Tabla 2. Número y sexo de descendientes que llegaron a la etapa adulta provenientes de hembras con reproducción sexual y partenogenéticas; así como el morfo alar (braquíptera o macróptera).

	Braquíptera	Macróptera
Sexual	153 ♂, 132 ♀	54 ♂, 54 ♀
Partenogenética	9 ♀	5 ♀

Entre los dos tratamientos experimentales, se obtuvieron 7,968 huevos, de los cuales eclosionaron 2,191 ninfas, y llegaron a la madurez sexual 407 descendientes. Es importante resaltar que durante el experimento una hembra rechazó aparearse con los dos machos a los que fue expuesta; mientras que una de las hembras asignadas al tratamiento partenogenético nunca ovipositó.

Para conocer si existe asociación entre la estrategia reproductiva y el morfo alar, la prueba χ^2 arrojó que hay una relación entre ambas variables (Figura 1).



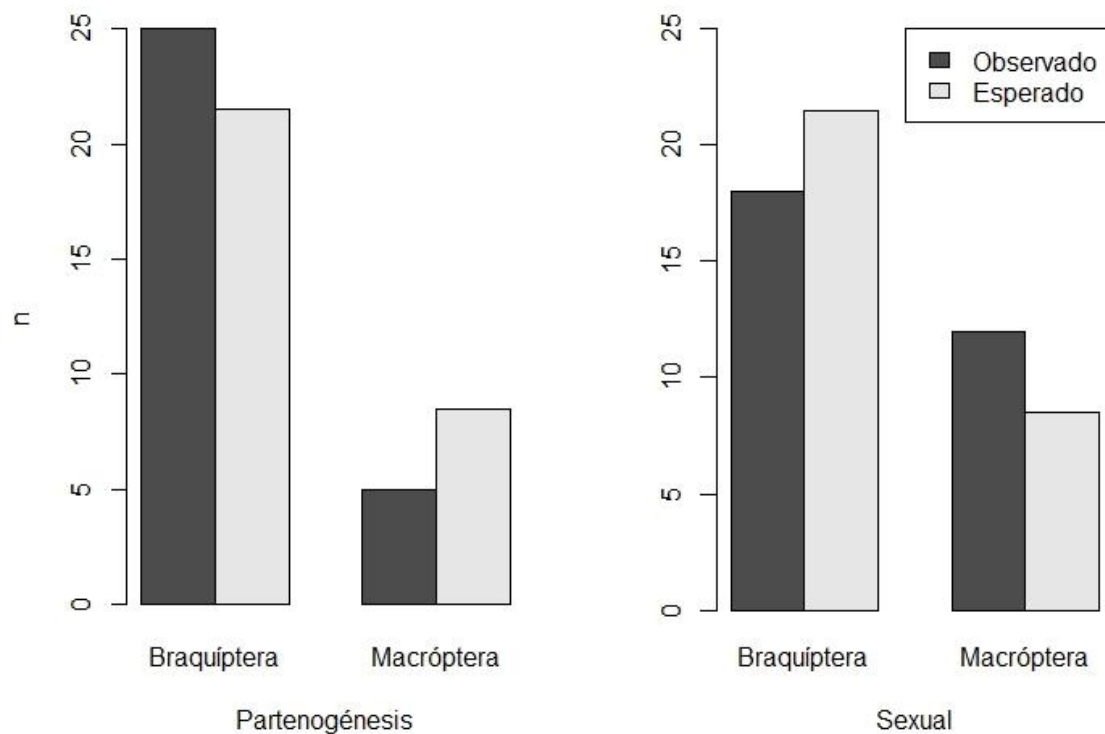


Figura 1. Asociación entre la estrategia reproductiva y el morfo alar. La relación entre las variables está dado por $\chi^2=4.02$, g.l.=1 y $p=0.04$.

6.1. Impacto de la estrategia reproductiva y morfo alar en la longitud del fémur III

En la figura 2, se muestra la longitud del fémur III entre hembras braquípteras y macrópteras, siendo las primeras de mayor tamaño ($\bar{X}=14.26 \text{ mm} \pm 0.13 \text{ E.E.}$) que las macrópteras ($\bar{X}=13.38 \text{ mm} \pm 0.22 \text{ E.E.}$). Por otro lado, no se encontraron diferencias entre las hembras asexuales y las sexuales para la longitud del fémur. Sin embargo la interacción *estrategia reproductiva*morfo alar* resultó significativa (Tabla 3).



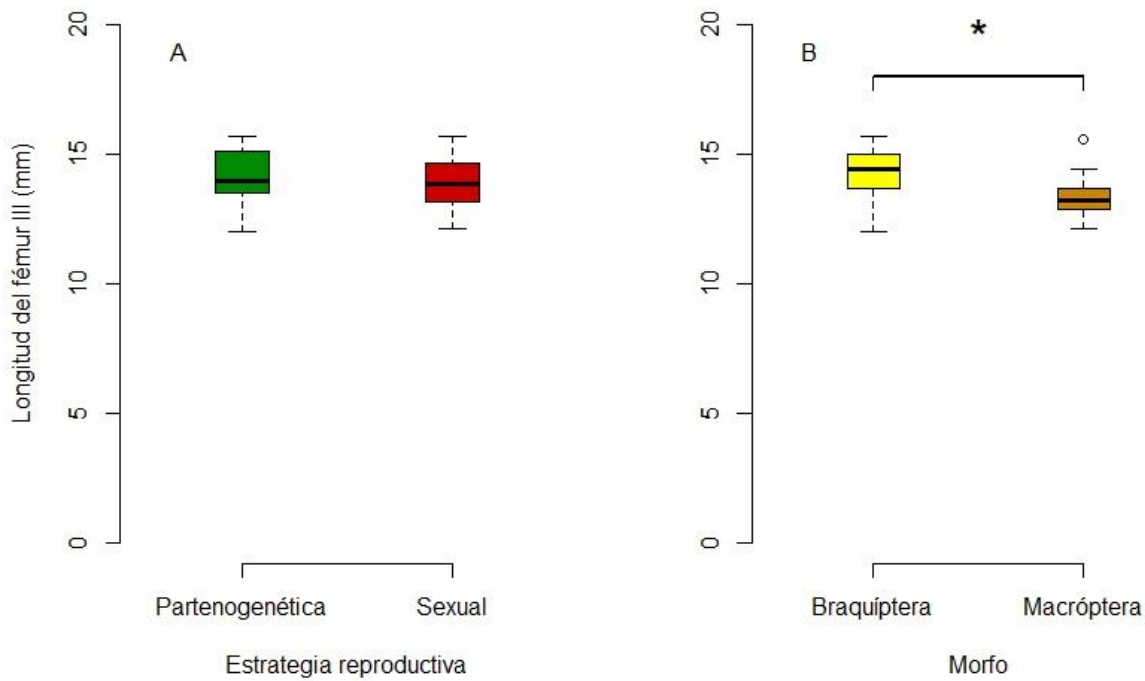


Figura 2. Longitud del fémur III de hembras A) partenogenéticas y sexuales, así como de hembras B) braquípteras y macrópteras. El signo (*) indica las diferencias significativas de acuerdo al análisis de varianza, $p < 0.05$.

Tabla 3. Análisis de varianza (AnDeVa) de la longitud del fémur III

	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	p
Estrategia reproductiva	1.6712752	1	1.6712752	2.3526	0.1308
Morfo alar	4.8675974	1	4.8675974	6.8519	0.0114
Interacción	5.2577031	1	5.2577031	7.4010	0.0087
Error	39.072017	55	0.71040		
Total corregido	53.760864	58			

En negritas se muestran los resultados con diferencias significativas $p < 0.05$.



6.2. *Impacto de la estrategia reproductiva y morfo alar en el tiempo de desarrollo y la longevidad*

El tiempo de desarrollo y la longevidad no mostraron diferencias de forma significativa entre las hembras sexuales y asexuales y tampoco se encontró diferencia respecto al morfo (Anexo 2).

6.3. *Impacto de la estrategia reproductiva y morfo alar en la latencia a la primera oviposición*

Se detectaron diferencias significativas en el modelo global. Las hembras partenogenéticas tardaron más del doble de días en ovipositar su primer puesta (\bar{X} =21.26 días \pm 2.67 E.E.) que las hembras apareadas (\bar{X} =8.20 días \pm 2.05 E.E.) (Figura 3B). Sin embargo, no existieron diferencias entre los morfos alares, ni en la interacción entre ambos factores (Tabla 4).

Tabla 4. Análisis de varianza (AnDeVa) de la latencia a la primera oviposición.

	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	p
Estrategia reproductiva	2962.2187	1	2962.21	24.8975	<0.001
Morfo alar	189.9055	1	189.9055	1.5962	0.2118
Interacción	436.8670	1	436.8670	3.6719	0.0605
Error	6543.7214	55	118.98		
Total corregido	9571.6271	58			

En negritas se muestran los resultados con diferencias significativas $p < 0.05$.



6.4. Impacto de la estrategia reproductiva y morfo alar en la producción de huevos

El análisis global en el número de huevos ovipositados, indicó que se encontraron diferencias significativas entre las hembras de ambos morfos con reproducción sexual y partenogénica (Tabla 5, Figura 3). Las hembras que se aparearon dejaron cuatro veces más huevos ($\bar{X}=221.24$ huevos \pm 26.48 E.E.), que las hembras de condición partenogénica ($\bar{X}=51.73$ huevos \pm 34.41 E.E.); mientras que no se encontraron diferencias entre morfos alares. Tampoco hubo diferencias en la interacción entre ambas variables.

Tabla 5. Análisis de varianza (AnDeVa) de la producción de huevos.

	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	p
Estrategia reproductiva	213905.72	1	213905.72	10.8377	0.0017
Morfo alar	383.86	1	383.86	0.0194	0.8896
Interacción	46784.02	1	46784.02	2.3703	0.1294
Error	1085546.3	55	19737		
Total corregido	1562034.8	58			

En negritas se muestran los resultados con diferencias significativas $p < 0.05$.



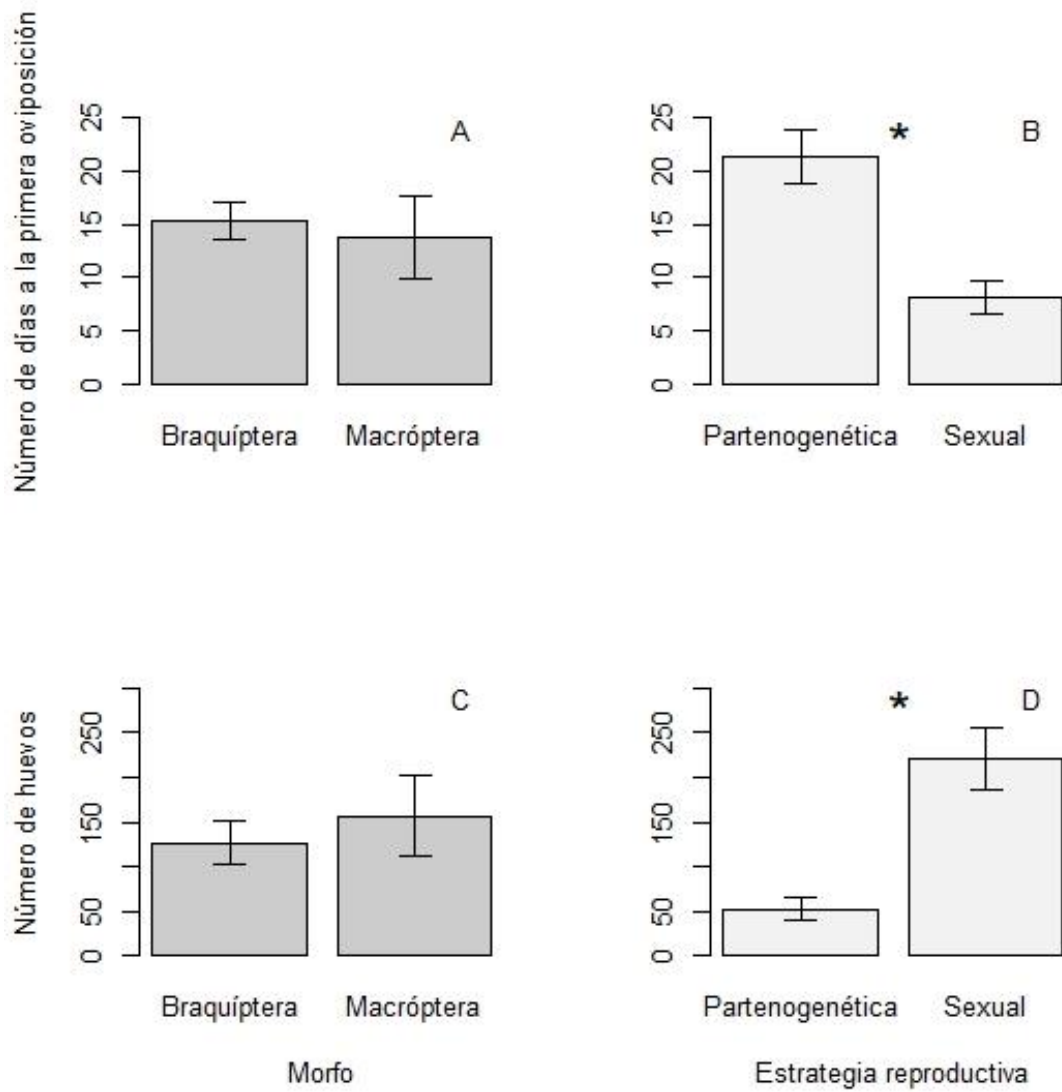


Figura 3. Latencia a la primera oviposición y número de huevos ovipositados. Días transcurridos antes de la primera puesta para el A) morfo alar y, B) después de la cópula y a partir de alcanzar la etapa adulta (partenogénesis). Media del número de huevos para C) morfo alar y D) estrategia reproductiva. El signo (*) indica las diferencias significativas de acuerdo al análisis de varianza, $p < 0.05$.



6.5. Impacto de la estrategia reproductiva y morfo alar en el número de ninfas emergidas

Los resultados arrojaron diferencias en el número de ninfas de hembras braquípteras y macrópteras. El número de eclosiones fue mayor en las primeras ($\bar{X}=42.11$ ninfas \pm 8.15 E.E.) que en las macrópteras ($\bar{X}=24.82$ ninfas \pm 13.81 E.E.). Asimismo, se encontraron diferencias en el número de ninfas de hembras partenogénicas y las sexuales. El número de ninfas que emergieron de la reproducción sexual fueron de mayor tamaño ($\bar{X}=74.13$ ninfas \pm 9.78 E.E.) que el de las partenogénicas ($\bar{X}=1.36$ ninfas \pm 12.71 E.E.) (Figura 4). Además la interacción del morfo alar y la estrategia reproductiva fue significativa (Anexo 2, Figura 6).

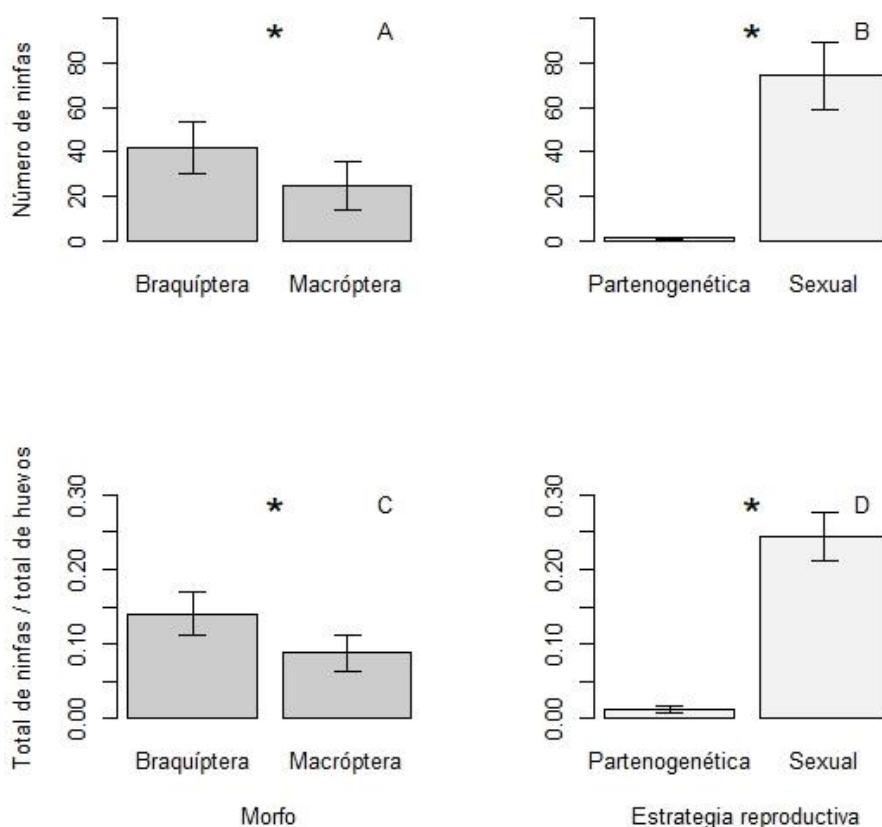


Figura 4. Éxito de eclosión en la estrategia reproductiva y morfo alar. Ninfas que emergieron de hembras A)braquípteras y macrópteras, con reproducción B)sexual y partenogénesis. La proporción del total de ninfas emergidas entre el total de huevos para C) morfo alar y D) estrategia sexual. El (*) indica las diferencias significativas en los tratamientos de acuerdo al análisis de varianza, $p < 0.05$.



6.6. Impacto de la estrategia reproductiva y morfo alar en el éxito de eclosión

Con respecto al éxito de eclosión se encontraron diferencias entre los huevos producidos por la vía sexual y la partenogénica (Tabla 6; Figura 4). Las hembras sexuales obtuvieron mayor éxito a la emergencia de sus ninfas ($\bar{X}=0.24$ ninfas/huevos ± 0.01 E.E.) que el éxito de eclosión de las ninfas de origen partenogénico ($\bar{X}=0.01$ ninfas/huevos ± 0.02 E.E.). Asimismo, el éxito de eclosión fue diferente entre los huevos producidos por hembras macrópteras y braquípteras. Las ninfas de hembras braquípteras tuvieron una media elevada de eclosión ($\bar{X}=0.14$ ninfas/huevos ± 0.01 E.E.) sobre el éxito de las ninfas provenientes del morfo macróptera ($\bar{X}=0.08$ ninfas/huevos ± 0.02 E.E.). Además la interacción entre estas dos variables resultó altamente significativa (Tabla 6; Figura 6).

Tabla 6. Análisis de varianza (AnDeVa) del éxito de eclosión

	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	p
Estrategia reproductiva	0.46478972	1	0.46478972	45.7874	<0.0001
Morfo alar	0.11239830	1	0.11239830	11.0726	0.0016
Interacción	0.12948953	1	0.12948953	12.7563	0.0007
Error	0.5583069	55	0.010151		
Total corregido	1.6754542	58			

En negritas se muestran los resultados con diferencias significativas $p < 0.05$.



6.7. Impacto de la estrategia reproductiva y morfo alar en la eficiencia reproductiva

Se encontraron diferencias significativas en el número de descendientes que alcanzaron la etapa adulta procedentes de madres partenogénicas y con reproducción sexual (Anexo 2). El número de descendientes que llegaron a la etapa adulta de las madres sexuales superó ampliamente ($\bar{X}=13.55$ adultos \pm 1.81 E.E.) a la cantidad de adultos procedentes de partenogénicas ($\bar{X}=0.46$ adultos \pm 2.35 E.E.) (Figura 5). Sin embargo, no se obtuvieron diferencias asociadas al morfo alar de las madres, ni en la interacción entre el morfo y el modo de reproducción (Figura 6). No se encontraron diferencias significativas en la eficiencia reproductiva (Tabla 7).

Tabla 7. Análisis de varianza (AnDeVa) de la eficiencia reproductiva.

	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	p
Estrategia reproductiva	0.16370707	1	0.16370707	5.1265	0.0275
Morfo alar	0.00517629	1	0.00517629	0.1621	0.6888
Interacción	0.00136942	1	0.00136942	0.0429	0.8367
Error	1.7563455	55	0.031934		
Total corregido	1.9980169	58			

En negritas se muestran los resultados con diferencias significativas $p < 0.05$.



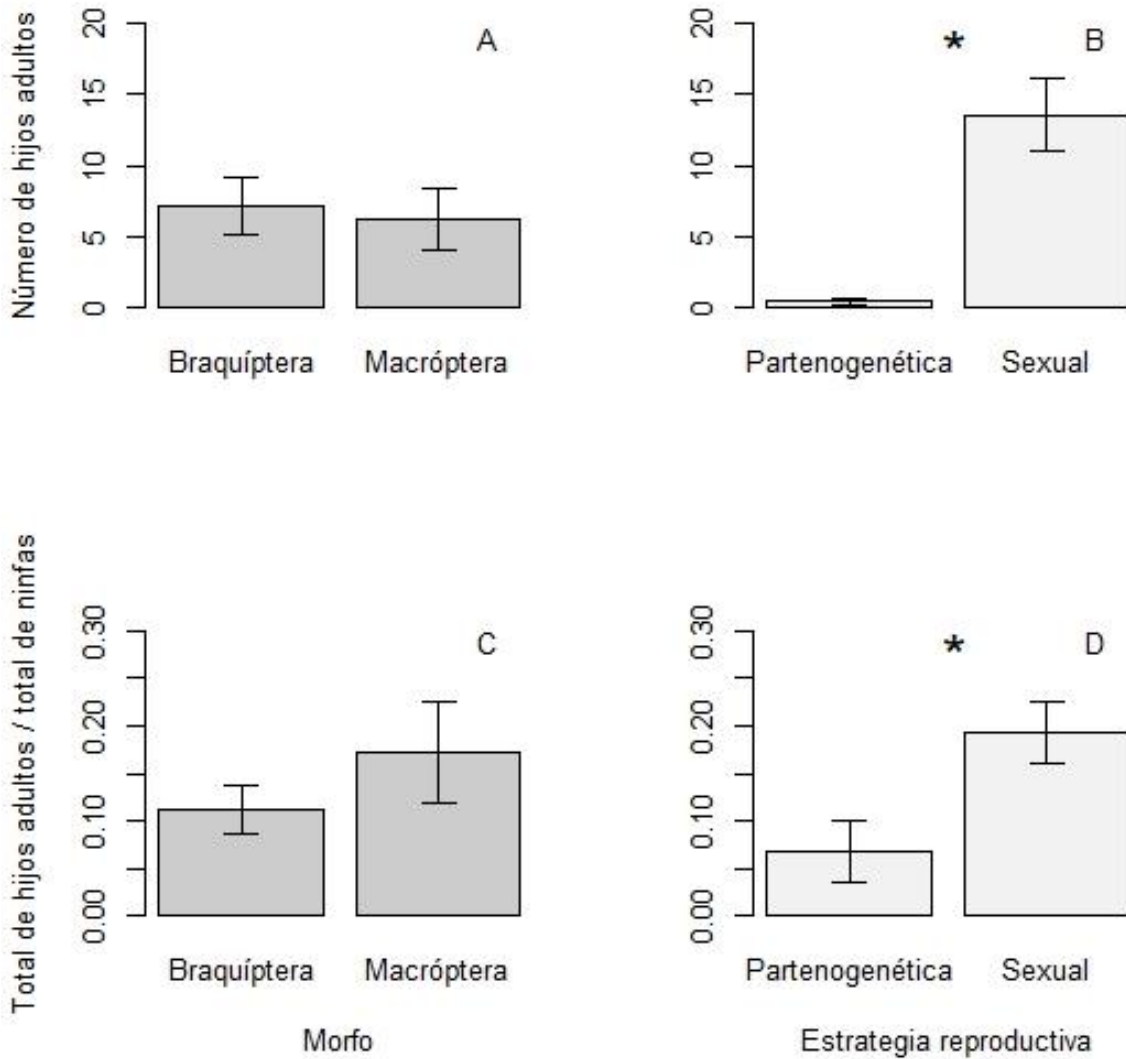


Figura 5. Eficiencia reproductiva en la estrategia reproductiva y el morfo alar. Media de descendientes que alcanzaron la etapa adulta en hembras A) braquiópteras contra macrópteras; y en hembras B) sexuales contra partenogenéticas. Proporción entre el total de descendientes adultos y el total de ninfas para el C) morfo alar, la D) estrategia reproductiva. El signo (*) indica las diferencias significativas de acuerdo al análisis de varianza, $p < 0.05$.



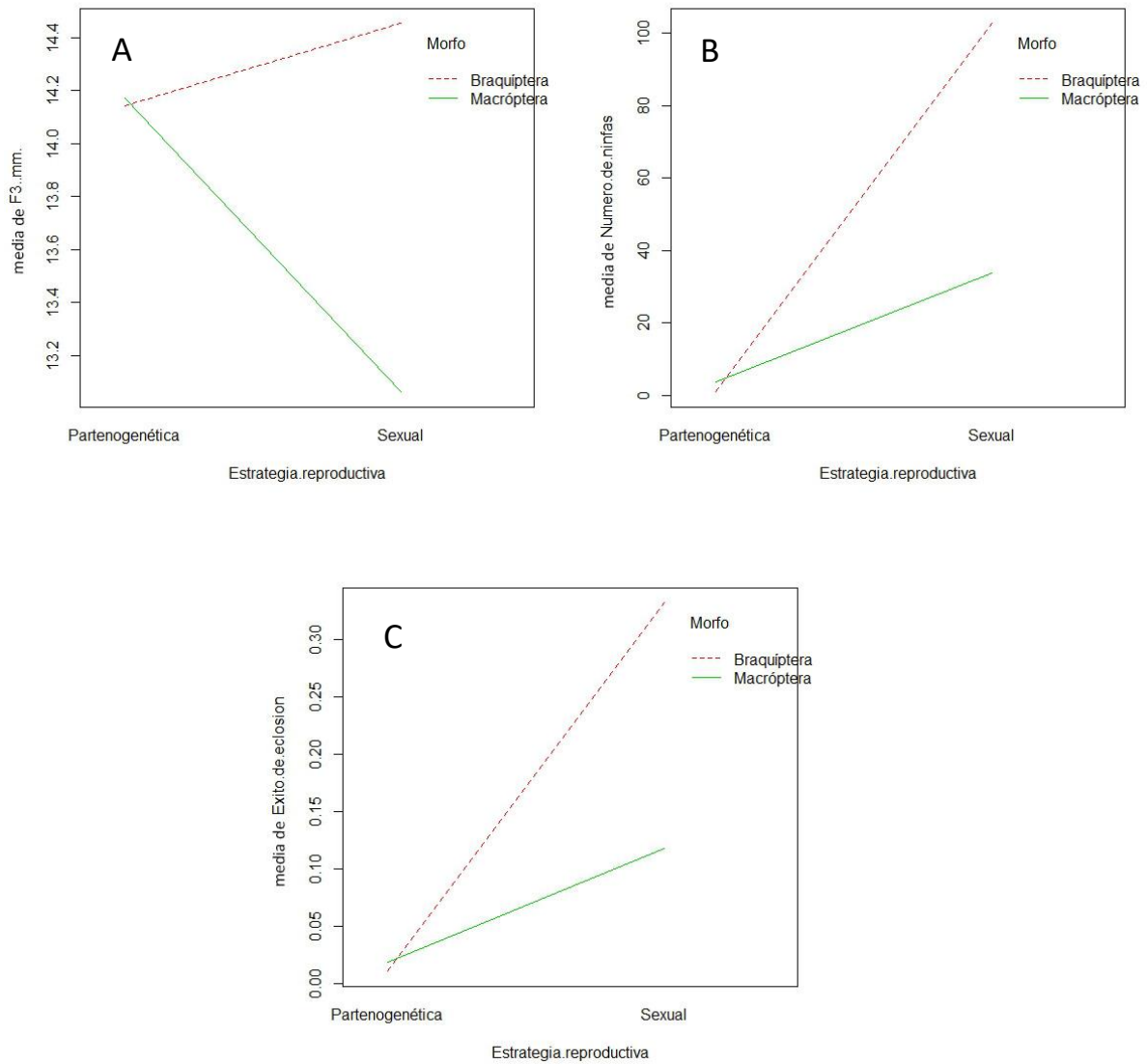


Figura 6. Interacción entre la estrategia reproductiva y el morfo alar. A) Longitud del fémur III. B) Número de ninfas y C) Éxito de eclosión. Todas las interacciones muestran diferencias significativas con $p < 0.05$.



VII. Discusión

7.1. La partenogénesis como un modo de reproducción alterno

En este estudio, se comprobó la partenogénesis de las hembras de *Conocephalus ictus*. Así como, el bajo éxito en el porcentaje de eclosión de huevos no fertilizados, lo cual es una característica de la ticopartenogénesis (Schwander *et al.*, 2010; Lehmann *et al.*, 2011; van der Kooi & Schwander, 2015), el cual es el evento más frecuente entre los animales de reproducción sexual (van der Kooi & Schwander, 2015); así como, en las especies de tetigonidos *Leptophyes punctatissima* y *Gampsocleis gratiosa* (Lehmann *et al.*, 2011) y el cual también se encuentra en este estudio (Figura 4, 6B, 6C). Los resultados demuestran que la reproducción sexual en esta especie, tiene mayor éxito sobre la partenogénesis (Figura 5D). Las ventajas potenciales, como la recombinación genética, los retos ecológicos, la competencia por un nicho, o los mecanismos de respuesta contra agentes infecciosos, favorece el mantenimiento de la reproducción sexual en este ortóptero.

Existen pocos casos donde sí hay una ventaja de la reproducción asexual sobre la sexual. Como se observó en el estudio, ocurrieron eventos en los que una hembra rechazó aparearse y otra hembra no logró reproducirse asexualmente; estos dos hechos, son ejemplos de un posible conflicto sexual y la incapacidad de la oviposición sin fertilización, respectivamente. No obstante, la frecuencia con la que ocurren éstos es muy escasa. El impacto reproductivo asociado al morfo alar resultó en una disyuntiva entre el desarrollo de las alas y el número de eclosiones (Figura 4; Tabla 6). A pesar de los costos asociados a la producción de alas, el éxito de eclosión de ninfas provenientes de las hembras macrópteras sexuales resultó en una mayor ventaja sobre cualquiera de los dos morfos alares partenogenéticos (Figura 6C).

Aunque en el presente estudio no se determinaron las causas de la partenogénesis, la presencia de una infección de la bacteria *Wolbachia*, que causa la partenogénesis en varias especies, pudo tener un posible efecto. El mecanismo citogenético por el que este endosimbionte induce la partenogénesis es por la duplicación



del gameto (Weeks & Breeuwer, 2001). Esta posibilidad se tendría que explorar posteriormente.

El tiempo de desarrollo y la longevidad asociada a las dos formas de reproducción fue similar (Anexo 2), a diferencia de *Nauphoeta cinerea* y *Schistocerca gregaria*, donde las hembras asexuales, tuvieron un tiempo de vida más corto comparado contra las que copularon, quienes prolongaron su longevidad (ver Corley & Moore, 1999; Wang & Sehna, 2013). En el estudio de Ortiz-Jiménez & Cueva del Castillo (2015), las hembras que se aparearon y fueron privadas del consumo del espermatofilax, no tuvieron un incremento en el tiempo de vida, opuesta al de las hembras que sí se alimentaron del regalo nupcial y que aumentaron significativamente su longevidad. Por lo que, el copular sin un aporte energético (regalo nupcial) posiblemente sería una desventaja, al tener un costo más elevado aparearse y no recibir algún recurso (Ortiz-Jiménez & Cueva del Castillo, 2015). El tiempo para la oviposición se reduciría y la reproducción estaría afectada al dejar un número escaso de descendientes a causa de la muerte temprana de la hembra. En esta situación, la partenogénesis podría denotar un beneficio sobre la condición sexual.

La latencia desde el apareamiento/madurez sexual hasta el primer día de oviposición fue significativamente mayor en las hembras asexuales (Figura 3B; Tabla 4). La contribución del recurso del macho podría afectar el tiempo empleado para iniciar la oviposición temprana en las hembras, consiguiendo que la tasa de fecundidad sea más elevada. Los machos de muchas especies de insectos transfieren en el eyaculado sustancias que estimulan la maduración de los oocitos, la oviposición (Cordero, 1995), el cambio en el comportamiento del vuelo y la alimentación; así como, la actividad antimicrobiana (Avila *et al.*, 2011). Estas sustancias son principalmente de varias clases de proteínas, pero también se han encontrado moléculas no proteicas como prostaglandinas en grillos y esteroides en mosquitos (Avila *et al.*, 2011). En *Conocephalus ictus* se desconoce el tipo de sustancias contenidas en el espermatofilax y fluido seminal; así como, los beneficios asociados de estas secreciones en la reproducción.



De acuerdo con los resultados encontrados en las especies partenogenéticas como la langosta *Schistocerca gregaria* (Wang & Sehnal, 2013), el díptero *Drosophila mercatorum* (Schwander *et al.*, 2010) y la cucaracha *Nauphoeta cinerea* (Corley & Moore, 1999); las hembras que se reprodujeron sexualmente generaron más ootecas; en *Conocephalus ictus* las hembras sexuales produjeron mayor cantidad de huevos que las partenogenéticas (Figura 3D, Tabla 5). Además, en *N. cinerea* la cantidad de huevos por ooteca fue nueve veces mayor (Corley & Moore, 1999). La influencia del eyaculado y las sustancias accesorias transferidas en el apareamiento podrían repercutir de manera positiva en el número de huevos ovopositados por las hembras con reproducción sexual. Las hembras que consumieron el espermatofilax incrementaron su tasa de oviposición (Ortiz-Jiménez & Cueva del Castillo, 2015). En *C. ictus* el recurso dado por el macho fue invertido en su mayoría en la producción de huevos evitando un gasto directo por parte de la hembra y proporcionando un mejor desarrollo de los embriones; situación que en las hembras partenogenéticas está ausente.

La cantidad de huevos que llegaron a desarrollarse y eclosionar en la estrategia partenogenética fue reducida (Figura 4b, 4C; Tabla 6), lo que puede indicar que los huevos de la partenogénesis son menos viables que los sexuales (Corley & Moore, 1999). Este resultado se reflejó en el número de ninfas y el éxito de eclosión de la estrategia asexual (Figura 6B, 6C), lo cual puede ser resultado de las restricciones en el desarrollo embrionario al cambiar de un modo de reproducción al otro (Corley & Moore, 1999), o del mecanismo por el cual se tiene que restaurar la ploidía en los embriones, pues el mecanismo de la meiosis necesita ser alterado para que los huevos retengan el nivel de ploidía materno que en muchos casos es $2n$ (Engelstädter, 2008). La duplicación de cromosomas con mutaciones letales recesivas es otra posible restricción que afecta el proceso necesario para el desarrollo normal del embrión (Lamb & Willey, 1979; Wang & Sehnal, 2013). La homocigosis del conjunto cromosómico materno, el cual es generado a través de la partenogénesis por automixis (la división de la células germinales es por meiosis), es probablemente la causa principal de los errores en el desarrollo (Matsuura & Kobayashi, 2007; Wang & Sehnal, 2013). Finalmente, para muchos de los huevos es



necesaria una activación que desencadene el ciclo celular. Esta activación, en la mayoría de las especies animales, es producida por el esperma. En la partenogénesis, es necesario un cambio en la hembra para poder desatar el desarrollo embrionario sin la necesidad espermiática (Engelstädter, 2008). Las conclusiones anteriores son algunas posibles causas de la poca viabilidad de los huevos partenogenéticos en *C. ictus*. Estudios posteriores podrían confirmar alguno o más, de los argumentos propuestos. Todas las ninfas partenogenéticas que lograron alcanzar los últimos estadios y donde fue posible conocer su sexo, fueron hembras (aproximadamente el 40% del total de ninfas obtenidas). Este registro puede sugerir que la determinación del sexo es cromosómica al igual que en otras especies de ortópteros (Tabla 2).

Un porcentaje considerable de las ninfas partenogenéticas no lograron llegar a la etapa adulta causado por la dificultad que tuvieron los organismos al cambiar de un estadio a otro, la ecdisis. Este problema también se encontró en *Schistocerca gregaria*; la mayoría de las ninfas murieron en diferentes estadios y solo muy pocos (cerca del 0.23%) se desarrollaron hasta la fase adulta (Wang & Sehnal, 2013). Estos errores en el proceso de ecdisis pudieron ser producto de aquellos genes que presentaron errores en su replicación, y la descendencia de origen partenogenético que llegó a la etapa madura, indica el potencial de la variación genética en la reproducción partenogenética como en la mosca *Drosophila mercatorum* (Corley & Moore, 1999). Entre los mecanismos que quizá ayudaron a superar esta limitante está la recombinación cruzada durante la meiosis del oocito evitando las mutaciones acumuladas (Wang & Sehnal, 2013). No obstante, será necesario un estudio enfocado a la caracterización del genoma de los padres y la descendencia, tanto sexual como partenogenética.

La adecuación de las hembras partenogenéticas en la población de *C. ictus*, resultó ser menor que la de las hembras con reproducción sexual. La eficiencia reproductiva por parte de las hembras sexuales fue considerablemente mayor sobre las asexuales, siendo casi 20 veces mayor el número de descendientes que llegan a la última etapa (Figura 5B, 5D; Anexo 1). Sin embargo, la mayoría de las hembras tienen el mecanismo necesario que desencadena la partenogénesis, confiriéndole una ventaja. Una hipótesis propuesta es la



falta de parejas para copular, ya que aquellas hembras que se mantuvieron sin contacto alguno con machos cambiaron a la partenogénesis, la cual fue favorecida como la principal forma de reproducción. Otra posible causa se relaciona con la hipótesis del conflicto sexual; la hembra pudiese tener un costo más elevado si se apareara que manteniendo la condición partenogenética. Se tiene que evaluar a profundidad si alguna de las dos hipótesis propuestas se presenta en *Conocephalus ictus*, o si existe otra explicación.

7.2. Los efectos del morfo alar en la estrategia reproductiva

El desarrollo de las alas requiere de una alta inversión energética que puede generar un impacto negativo en la asignación de recursos a la reproducción (Roff, 1986; Tanaka, 1993; Langellotto *et al.*, 2000; Steenman *et al.*, 2014) y una necesidad espacial en el tórax para albergar el aparato muscular del vuelo (Tanaka, 1993; Steenman *et al.*, 2014). No obstante, en las hembras de *C. ictus* aparentemente la condición alar no repercutió en la cantidad de huevos ovipositados. Lo que indica que sin importar la estrategia reproductiva que tienen las hembras, el número de huevos no sufre ningún impacto. Un caso similar ocurre en *Javesella sp.*, las hembras macrópteras y braquípteras dejaron la misma cantidad de huevos y su fecundidad no fue diferente (Ando & Harley, 1992; Rankin & Burchsted, 1992).

Por otro lado, se encontró un efecto en el número de ninfas emergidas y en el éxito de eclosión relativo al morfo alar (Figura 4; Tabla 6). La baja proporción de eclosiones en las hembras partenogenéticas y sexuales macrópteras podría estar asociada a una falta de recursos en el contenido vitelino que no fue proporcionado por la madre, además del aporte genético del macho. Esta carencia de recursos podría ser causada porque gran parte de la inversión energética de las hembras macrópteras está dirigido al funcionamiento del mecanismo alar y no a elevar la calidad del acervo al embrión. El conflicto entre ser macróptero y la cantidad de ninfas emergidas es evidente, a pesar de obtener un aporte nutrimental post-apareamiento. Sin embargo, entre las hembras macrópteras sexuales, el beneficio de la copula es mucho más eficiente que no recibir el



recurso energético del macho, pues aumenta considerablemente la probabilidad del desarrollo del huevo y la emergencia de ninfas (Fig. 5B, 5C).

Es claro que la partenogénesis se encuentra en una desventaja contra la reproducción sexual. Sin embargo, los huevos partenogenéticos procedentes de hembras macrópteras tuvieron un mayor éxito de eclosión que las braquípteras con el mismo modo de reproducción (Figura 6C). Esto podría suponer la posibilidad para colonizar un nuevo territorio, donde las hembras que sean favorecidas sean las macrópteras si la condición reproductiva es la partenogénesis. Rankin & Burchsted (1992) mencionan que en diversas especies se ha observado que la capacidad de volar no tiene efectos negativos en la reproducción como en la especie de hemíptero *Oncopeltus fasciatus* y el áfido *Aphis fabae*. Este resultado puede presentarse en las hembras macrópteras de *C. ictus* que obtuvieron un mayor número de ninfas siendo partenogenéticas (Figura 6B, 6C).

El vuelo permite que la migración sea más rápida y que la colonización de lugares con una mayor fuente de nutrientes, sea a una menor densidad poblacional (Denno *et al.*, 1985; Rankin & Burchsted, 1992). En los macrópteros de *Prokelisia marginata* se encontró que migraban a zonas con una mayor fuente de nutrientes y su descendencia resultó en adultos de mayor tamaño y con una elevada fecundidad (Denno & McCloud, 1985; Denno *et al.*, 1986; Roderick, 1987). El rápido desplazamiento y el establecimiento en áreas con una mejor calidad de recursos puede favorecer ampliamente a los individuos macrópteros, y en particular a las hembras partenogenéticas que al ingerir una mejor calidad de nutrientes aumentan la probabilidad de la eficiencia reproductiva ya que son las primeras en aprovechar la alta disposición de estos recursos e iniciar una nueva población sin necesidad de la contribución del macho. No obstante, en esta especie el morfo macróptero es de baja frecuencia (Tabla 1) y en campo es extremadamente raro (H. Amaro & T. Cruz, comunicación personal). Ando & Harley (1992) concluyen que la estrategia de muchas especies de tetigónidos es seguir una ocupación continua de hábitats, a menudo en bajas proporciones y con oportunidades de emigrar para los individuos alados, que representan una parte de la población con mayor movilidad y por tanto, un mayor alcance en la invasión de nuevos ecosistemas.



VIII. Conclusiones

- Se comprobó que las hembras de *Conocephalus ictus* (Tettigoniidae) son capaces de ovipositar huevos sin fertilizar y la progenie puede alcanzar la etapa adulta.
- Esta vía reproductiva se caracterizó por una baja fecundidad, un reducido éxito de eclosión y una baja eficiencia reproductiva que, de acuerdo a varios estudios, es nombrada ticopartenogénesis.
- Las ventajas de la reproducción sexual sobre el mecanismo asexual continúan siendo mayores y son favorecidas por la selección natural. No obstante, el mantenimiento de ambas formas de reproducción puede ser factible dependiendo de las condiciones a las que se enfrenten las hembras.
- La reproducción partenogenética, se debe a eventos específicos a los que pueden estar sometidas las hembras, como: a) la escasez de compañeros para copular; b) los entornos ambientales desfavorables.
- En *estudios futuros*, se propone profundizar las posibles causas de la presencia de la partenogénesis en *C. ictus* y las posibles implicaciones ecológicas; así como, la caracterización del cariotipo de las madres partenogenéticas y sus descendientes; y si las hembras de origen partenogenético son capaces de responder a las señales del macho, aparearse y conseguir una *alta* proporción de descendientes semejante al de las hembras de origen sexual.



IX. Literatura Citada

- Agrawal A. F. 2001. Sexual selection and the maintenance of sexual reproduction. *Letters of nature*. 411, 692 - 695.
- Ando Y. & Harley J. C. Occurrence and biology of a long-wing form of *Conocephalus discolor*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 32, 238 – 241.
- Avila F. W., Sirot L. K., LaFlamme B. A., Rubinstein C. D & Wolfner M. F. 2011. Insect seminal fluid proteins: identification and function. *Annual Review of Entomology*. 56, 21 – 40.
- Burke N. W., Crean A. J. & Bonduriansky R. 2015. The role of sexual conflict in the evolution of facultative parthenogenesis: a study on the spiny leaf stick insect. *Animal behavior*. 101, 117 – 127.
- Buzzetti F.M. & Barrientos-Lozano L. 2011. Bioacoustics of some mexican orthoptera (Insecta: Orthoptera: Ensifera, Caelifera). *Bioacoustics*. 20:2, 193 - 213.
- Cordero C. 1995. Ejaculate substances that affect female insect reproductive physiology an behavior: honest or arbitrary traits? *Journal of Theoretical Biology*. 174, 453 – 461.
- Corley L. S. & Moore A. J. 1999. Fitness of alternative modes of reproduction: developmental constraints and the evolutionary maintenance of sex. *Proceedings of the Royal Society of London*. 266, 471 – 476.
- Cuellar O. 1977. Animal parthenogenesis: a new evolutionary – ecological model is needed. *Science*. 197:4306, 837 – 843.
- Denno R. F., Douglass L. W. & Jacobs D. 1985. Crowding and host plant nutrition: environmental determinants of wing-form in *Prokelisia marginata*. *Ecology*. 66, 1588 – 1596.
- Denno R. F. & McCloud E. S. 1985. Predicting fecundity from body size in the planthopper *Prokelisia marginata* (Homoptera: Delphacidae). *Environmental Entomology*. 14, 846 – 849.
- Denno R. F., Douglass L. W. & Jacobs D. 1986. Effects of crowding and host plant nutrition on a wing-dimorphic planthopper. *Ecology*. 67, 116 – 123.



- Dutrillaux A. M., Lemonnier-Darcemont M., Darcemont C., Krpac V., Fouchet P. & Dutrillaux B. 2009. Origin of the complex karyotype of the polyploid parthenogenetic grasshopper *Saga pedo* (Orthoptera: Tettigoniidae). *European Journal of Entomology*. 106, 477 – 483.
- Engelstädter J. 2008. Constraints on the evolution of asexual reproduction. *BioEssays*. 30, 1138 – 1150.
- Gaines S. B. 1991. Body-size and wing-length variation among selected grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) from Nebraska's sandhills grasslands. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences*. 18, 67 – 72.
- García-Cuenca A. F., Dumas Z. & Schwander T. 2016. Extreme genetic diversity in asexual grass thrips populations. *Journal of Evolutionary Biology*. 29, 887 – 899.
- Kodric-Brown A. & Brown J. H. 1987. Anisogamy, sexual selection, and the evolution and maintenance of sex. *Evolutionary Ecology*. 1, 95 - 105.
- Lamb R. Y. & Willey R. B. 1979. Are parthenogenetic and related bisexual insects equal in fertility? *Evolution*. 33:2, 774 – 775.
- Lampert K. P. 2008. Facultative parthenogenesis in vertebrates: reproductive error or chance? *Sexual Development*. 2, 290 – 301.
- Langellotto G. A., Denno R. F. & Ott J. R. 2000. A trade-off between flight capability and reproduction in males of a wing dimorphic insect. *Ecology*. 81:3, 865 – 875.
- Lehmann G. U. C., Siozios S., Bourtzis K., Reinhold K. & Lehmann A. W. 2011. Thelytokous parthenogenesis and the heterogeneous decay of mating behaviours in a bushcricket (Orthoptera). *Journal Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 49:2, 102 – 109.
- Lundmark M. (2007). Evolution of asexuality in insects: polyploidy, hybridization and geographical parthenogenesis. (Tesis doctoral). Umea University, Sweden.



- Manning J. T. 1976. Gamete Dimorphism and the cost of sexual reproduction: are they separate phenomena? *Journal of Theoretical Biology*. 55, 393 - 395.
- Matsuura K. & Kobayashi N. 2007. Size, hatching rate, and hatching period of sexually and asexually produced eggs in the facultatively parthenogenetic termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Applied Entomology and Zoology*. 42:2, 241 – 246.
- Maynard Smith J. 1971. What use is sex? *Journal of Theoretical Biology*. 30:2, 319 – 335.
- Ortíz-Jiménez I. & Cueva del Castillo R. 2015. Nuptial gifts and female fecundity in the neotropical katydid *Conocephalus ictus* (Orthoptera: Tettigonidae). *Insect Science*. 22, 106 - 110.
- Rankin M. A. & Burchsted J. C. A. 1992. The cost of migration in insects. *Annual Review of Entomology*. 37, 533 – 559.
- Roderick G. K. (1987). Ecology and evolution of dispersal in California populations of a salt marsh insect, *Prokelisia marginata*. (Tesis doctoral). University of California, Berkeley.
- Roff D. A. 1986. The evolution of wing dimorphism in insects. *Evolution*. 40:5, 1009 – 1020.
- Schwander T., Vuilleumier S., Dubman J. & Crespi B. J. 2010. Positive feedback in the transition from sexual reproduction to parthenogenesis. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 277, 1435 – 1442.
- Simon J.-C., Rispe C. & Sunnucks P. 2002. Ecology and evolution of sex in aphids. *Trends in Ecology & Evolution*. 17:1, 34 – 39.
- Simon J.-C., Delmotte F., Ripse C. & Crease T. 2003. Phylogenetic relationships between parthenogens and their sexual relatives: the possible routes to parthenogenesis in animals. *Biological Journal of the Linnean Society*. 79, 151 – 163.
- Steenman A., Lehmann A. W. & Lehmann G. U. C. 2013. Morphological variation and sex-biased frequency of wing dimorphism in the pygmy grasshopper *Tetrix subulata* (Orthoptera: Tetrigidae). *European Journal of Entomology*. 110:3, 535 – 540.



- Steenman A., Lehmann A. W. & Lehmann G. U. C. 2014. Life-history trade-off between macroptery and reproduction in the wing-dimorphic pygmy grasshopper *Tetrix subulata* (Orthoptera: Tetrigidae). *Ethology, Ecology & Evolution*. 25, 1 – 8.
- Suomalainen E. 1950. Parthenogenesis in animals. *Advances in Genetics*. 3, 193 – 253.
- Suomalainen, E., Saura, A. & Lokki J. 1976. Evolution of parthenogenetic insects. En: Hecht M. K., Steere W. C. & B. Wallace (Eds), *Evolutionary Biology* (pp. 209 – 257). Boston: Springer.
- Tanaka S. 1993. Allocation of resources to egg production and flight muscle development in a wing dimorphic cricket, *Modicogryllus confirmatus*. *Journal of Insect Physiology*. 39:6, 493 – 498.
- van der Kooij C. J. & Schwander T. 2015. Parthenogenesis: birth of a new lineage or reproductive accident? *Current Biology*. 25, 659 – 661.
- Wang F. H. & Sehnal F. 2013. Effects of no mating on the female adults and embryonic development of *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae). *Chinese Science Bulletin*. 26, 3244 – 3247.
- Weeks A. R. & Breeuwer J. A. J. 2001. *Wolbachia*-induced parthenogenesis in a genus of phytophagous mites. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 268, 2245 – 2251.



ANEXO 1

Estrategia reproductiva	Morfo alar	F3 (mm)	Tiempo de desarrollo (d)	Longevidad (d)	Días a la 1era puesta	# Huevos	# Ninfas	Éxito de eclosión	# Adultos	♂			♀		
										M	B	Total	M	B	Total
Sexual	Macróptera	12.44	70	136	33	1	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Sexual	Macróptera	13.24	70	160	3	336	74	0.22	20	11	1	12	5	3	8
Sexual	Macróptera	13.56	64	146	3	121	39	0.32	10	4	0	4	6	0	6
Sexual	Braquíptera	14.15	60	167	3	434	236	0.54	24	0	11	11	1	12	13
Sexual	Braquíptera	13.76	70	183	3	190	82	0.43	9	0	7	7	0	2	2
Sexual	Braquíptera	14.42	68	150	10	423	150	0.35	20	0	12	12	1	7	8
Sexual	Braquíptera	15.26	66	121	14	115	24	0.21	2	0	2	2	0	0	0
Sexual	Macróptera	13.10	68	145	3	83	14	0.17	9	6	0	6	3	0	3
Sexual	Braquíptera	14.81	64	167	12	25	4	0.16	1	0	0	0	0	1	1
Sexual	Braquíptera	12.97	75	244	19	452	140	0.31	25	1	12	13	0	12	12
Sexual	Macróptera	12.84	56	178	12	15	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Sexual	Macróptera	12.57	60	164	7	45	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Sexual	Braquíptera	13.68	61	89	3	132	61	0.46	32	4	15	19	5	8	13
Sexual	Macróptera	13.16	64	134	3	83	8	0.10	5	1	0	1	4	0	4
Sexual	Braquíptera	14.78	68	159	5	246	92	0.37	20	0	13	13	0	7	7
Sexual	Braquíptera	14.60	66	153	12	209	78	0.37	7	1	2	3	0	4	4
Sexual	Braquíptera	14.37	79	152	10	20	3	0.15	1	0	0	0	0	1	1
Sexual	Macróptera	14.03	61	166	7	54	1	0.02	0	0	0	0	0	0	0
Sexual	Braquíptera	14.87	78	163	0	0	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Sexual	Braquíptera	15.70	75	150	3	250	65	0.26	6	0	3	3	0	3	3

Sexual	Macróptera	12.86	70	207	3	289	49	0.17	17	7	0	7	10	0	10
Sexual	Braquíptera	13.58	71	160	5	133	16	0.12	4	0	1	1	0	3	3
Sexual	Braquíptera	14.99	66	178	7	399	222	0.56	45	0	22	22	0	23	23
Sexual	Macróptera	12.12	64	121	3	314	48	0.15	11	5	0	5	6	0	6
Sexual	Macróptera	13.17	75	190	3	740	169	0.23	29	14	2	16	13	0	13
Sexual	Braquíptera	13.99	68	166	33	11	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Sexual	Braquíptera	14.61	71	126	3	247	98	0.40	16	0	9	9	0	7	7
Sexual	Macróptera	13.65	71	121	3	61	2	0.03	0	0	0	0	0	0	0
Sexual	Braquíptera	15.39	63	251	3	478	218	0.46	27	0	15	15	0	12	12
Sexual	Braquíptera	14.63	72	212	10	510	257	0.50	53	0	26	26	0	27	27
Partenogénica	Braquíptera	13.48	105	197	45	31	3	0.10	2	0	0	0	0	2	2
Partenogenica	Braquíptera	15.09	76	259	31	266	3	0.01	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	13.10	68	116	19	5	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	13.38	63	178	54	26	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Macróptera	13.51	65	187	26	247	13	0.05	5	0	0	0	5	0	5
Partenogenica	Braquíptera	15.23	64	213	17	21	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	13.74	67	212	21	25	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	14.98	74	245	5	115	1	0.01	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	14.31	77	187	10	22	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	15.58	67	119	5	26	1	0.04	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	13.40	78	138	26	7	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	15.26	84	137	17	11	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Macróptera	15.56	70	162	61	34	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	15.09	58	124	26	7	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	15.09	60	157	17	59	2	0.03	1	0	0	0	0	1	1
Partenogenica	Braquíptera	14.03	65	98	12	16	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0

Partenogenica	Braquíptera	15.01	63	204	14	19	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	14.59	86	224	28	109	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	13.94	59	162	12	30	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	14.68	61	139	28	3	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Macróptera	14.45	52	149	24	128	3	0.02	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	12.84	65	173	26	6	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	15.68	56	206	7	184	13	0.07	6	0	0	0	0	6	6
Partenogenica	Braquíptera	13.90	56	149	5	21	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	13.66	48	95	10	9	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	12.70	51	178	24	8	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	12.83	42	98	14	10	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Macróptera	13.49	42	183	14	84	2	0.02	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Macróptera	13.84	55	157	26	19	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0
Partenogenica	Braquíptera	11.99	65	239	14	4	0	0.00	0	0	0	0	0	0	0

(F3)Longitud del fémur III

(d) Días

(M) Macróptera

(B) Braquíptera

ANEXO 2

Análisis de varianza (AnDeVa) de tiempo de desarrollo de las hembras.

	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	p
Estrategia reproductiva	338.58572	1	338.58572	3.4237	0.0696
Morfo alar	367.35001	1	367.35001	3.7145	0.0591
Interacción	135.33359	1	135.33359	1.3684	0.2471
Error	5439.2743	55	98.896		
Total corregido	5963.7288	58			

Análisis de varianza (AnDeVa) de la longevidad de las hembras.

	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	p
Estrategia reproductiva	625.45972	1	625.45972	0.3769	0.5418
Morfo alar	439.93525	1	439.93525	0.2651	0.6087
Interacción	184.91216	1	184.91216	0.1114	0.7398
Error	91268.389	55	1659.43		

Total corregido	92938.136	58
-----------------	-----------	----

Análisis de varianza (AnDeVa) del número de ninfas emergidas.

	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	p
Estrategia reproductiva	45492.038	1	45492.038	16.8804	0.0001
Morfo alar	11522.874	1	11522.874	4.2757	0.0434
Interacción	13459.515	1	13459.515	4.9943	0.0295
Error	148223.24	55	2695.0		
Total corregido	259870.92	58			

Análisis de varianza (AnDeVa) del número de descendientes adultos.

	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrado medio	F	p
Estrategia reproductiva	1536.6594	1	1536.6594	16.6333	0.0001
Morfo alar	172.5240	1	172.5240	1.8675	0.1773
Interacción	231.2043	1	231.2043	2.5026	0.1194

Error	5081.1473	55	92.38
Total corregido	8147.3898	58	

En negritas se muestran los resultados con diferencias significativas $p < 0.05$.