



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**LICENCIATURA EN ECOLOGÍA**  
Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad  
Morelia

Un mundo de engaños: ¿Las hembras realizan  
inversión terminal para atraer a los machos?

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
**LICENCIADA EN ECOLOGÍA**

P R E S E N T A

LAURA MENDOZA DÍAZ DE LEÓN

**DIRECTOR: Dr. Jorge Alberto Contreras Garduño**  
**CO-TUTORA: M. C. Sagrario Cordero Molina**

**MORELIA, MICHOACÁN**

**Marzo, 2023**



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.



ESCUELA  
NACIONAL  
DE ESTUDIOS  
SUPERIORES  
**10**  
años  
(2011-2021)  
UNIDAD MORELIA

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA  
SECRETARÍA GENERAL  
SERVICIOS ESCOLARES

**MTRA. IVONNE RAMÍREZ WENCE**  
DIRECTORA  
DIRECCIÓN GENERAL DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR  
**PRESENTE**

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la **sesión ordinaria 02** del **Comité Académico** de la **Licenciatura en Ecología** de la Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia, celebrada el día **20 de febrero de 2023**, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para la presentación del Trabajo Profesional de la alumna **Laura Mendoza Díaz de León** de la Licenciatura en **Ecología**, con número de cuenta **418128370**, con el trabajo titulado: **"Un mundo de engaños: ¿Las hembras realizan inversión terminal para atraer a los machos"**, bajo la dirección como tutor del **Dr. Jorge Alberto Contreras Garduño** y como co-tutora a la **M. en C. María del Sagrario Cordero Molina**.

El jurado queda integrado de la siguiente manera:

<b>Presidente:</b>	Dra. Ek del Val de Gortari
<b>Vocal:</b>	Dr. Rodrigo Macip Ríos
<b>Secretario:</b>	Dr. Jorge Alberto Contreras Garduño
<b>Suplente:</b>	Dr. Constantino de Jesús Macías García
<b>Suplente:</b>	Dr. Carlos Cordero Macedo

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Morelia, Michoacán a 28 de marzo de 2023.

  
**DRA. YUNUEN TAPIA TORRES**  
SECRETARIA GENERAL

---

**CAMPUS MORELIA**

Antigua Carretera a Pátzcuaro N° 8701, Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta  
58190, Morelia, Michoacán, México. Tel: (443)689.3500 y (55)5623.7300, Extensión Red UNAM: 80614  
[www.enesmorelia.unam.mx](http://www.enesmorelia.unam.mx)

## **FINANCIAMIENTO**

La Dirección General de Asuntos del Personal Académico, a través de PAPITT, UNAM, proporcionó financiamiento al proyecto IN225120.

## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero agradecer a la UNAM y a la carrera de Ecología. Sobre todo, quiero agradecer a mis profesores y profesoras por la paciencia, dedicación y excelencia que brindaron en sus cursos.

Asimismo, quiero agradecer a mis sinodales:

**Dr. Jorge Contreras Garduño**

**M. C. Sagrario Cordero Molina**

**Dr. Carlos Cordero**

**Dra. Ek del Val**

**Dr. Constantino Macías**

**Dr. Rodrigo Macip**

## AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Debo admitir que escribir los agradecimientos de mi tesis me es una tarea intimidante. Necesaria, pero intimidante. No sé si la extensión de la misma y mi lenguaje hagan justicia a lo agradecida que estoy con todas las personas que participaron en el desarrollo de esta tesis y de mi formación académica, pero lo vamos a intentar.

Principalmente, quiero agradecer profundamente a Jorge Contreras Garduño. Un excelente investigador y acogedor tutor. Muchas veces nos ha abierto las puertas de su casa y ha hablado del laboratorio como una familia, y así se siente. Su crítica constructiva y su aportación teórica y creativa forman parte de la esencia de este trabajo (y todos los del laboratorio, honestamente). Gracias por la calidad y la atención que nos pone, ahora la voz de Jorge me acompañará a lo largo de mi carrera académica.

En segunda, quiero agradecer a mis compañerxs del laboratorio. Todxs han aportado a este trabajo de múltiples formas. Agradezco muchísimo las horas que pasamos en los seminarios (y las botanas que traían cuando estos duraban más de 3h un jueves por la noche), las reuniones y los pasteles (aunque no fueran veganos), las atenciones y las miles de dudas que me aclararon (y generaron). Particularmente, quiero agradecer a Ela que se aventó a ayudarme en R toda una tarde para hacer análisis y me llevó el laboratorio a casa cuando me dio COVID. Gracias a Heriberto que siempre me impulsó a ensayar y mejorar mi trabajo, al igual que siempre se tomaba el tiempo de una linda plática entre experimentos. Gracias a Fer, Vic y Plácido que siempre se tomaban el tiempo de un cotorreo y una buena sonrisa en el laboratorio. Gracias a Sagrario que, aún con el pulso de maraquera que me cargo, logró que aprendiera a inyectar insectos de 1.3 cm y siempre tuvo algo ingenioso que aportar al proyecto. Gracias a todos por ser tan entregados a lo que hacen y siempre compartirlo.

Tampoco sería mucho de mí sin mis estimadxs ecólogxs y proto ecólogxs. Lalo, quien compartió casa conmigo toda la carrera (y, consecuentemente, tareas, proyectos y gripas). Ahora es un compañero de vida. Sus ideas y nuestras caminatas en campo o en Morelia siempre me nutrieron con inspiración y aprendizaje. Chass, a quien le debo una amistad que va mucho más allá de la carrera, se volvió una aliada en todos los aspectos. Mich siempre me llenó de cariño y risas entre clases, en clases, fuera de clases y, francamente, sin ella la carrera no habría sido lo que fue. Gracias a todxs mis compañerxs porque cada unx aportó algo fuera y dentro del salón.

Finalmente (no se emocionen, dice “finalmente” pero me voy a extender todo lo que se me permita), quiero agradecer a familia y amigos fuera de la ENES. Cada una de las personas que mencionaré tienen toda mi gratitud, admiración y amor, porque sin ustedes sería un simple chicharo en la existencia.

Alejandro: esto es por ti. Esto es por haber crecido conmigo, por ser una persona que admiro y amo con cada fibra de mi cuerpo. Esto es porque eres por quien quiero triunfar.

Mis papás se aseguraron de darme la mejor educación posible, aun cuando era un moco rebelde y me querían expulsar de la primaria. Creyeron en mí mucho más de lo que yo me imaginé posible y siempre me impulsaron a ser yo misma (y sin miedo a sus consecuencias). Ambos me han dado apoyo y amor incondicional, de lo cual estoy eternamente agradecida. Afortunadamente, cargo con su información genética, lo cual espero me permita ser una persona tantito tan extraordinaria como ellos. Mi tía Sonia siempre ha sido como otra madre para mí. Su apoyo y su amor resuena en mi día a día y me trae una emoción y alegría impresionante poder compartirle esta partecita de mí. Mi mayor defensor como científica de la familia se lo agradezco a Cholf. Gracias por siempre ser una fuente de apoyo y disfrutar de cuantas “ideas prácticas” se nos hayan ocurrido.

Mi bellísima familia adquirida: Dasha, Mireille, Olivia, Taylor, Monste (¿o te pongo Sofía?) y Majo. Son mis pilares y hogares. Cada una de ustedes forma parte de quien soy y de la persona que logró acabar su tesis. Son mi lugar de nutrición emocional e intelectual. Son los amores de mi vida y cada logro que cumpla con ella se lo dedico a ustedes. Gracias por tanto.

Y finalmente, quiero agradecer a mi compañero de laboratorio, casita y vida: Rodrigo. Gracias por aportar al proyecto intelectualmente y emocionalmente. Tus comentarios y tus abrazos hicieron de todo este proceso algo bien enriquecedor.

## RESUMEN

**PROPÓSITO.** Buscamos responder si las hembras realizan inversión terminal para atraer pareja. Se utilizó al escarabajo *Tenebrio molitor* porque ambos sexos eligen pareja.

**MÉTODOS** (1) En primer lugar, se registró la supervivencia (cada 24 horas después del tratamiento) con respecto a distintas dosis para saber cuál o cuáles se utilizarían en las pruebas conductuales. Para inducir la respuesta inmunitaria, se utilizó un Lipopolisacárido (LPS) de *E. coli* en tres concentraciones: 1 mg/ml<sup>-1</sup>, 0.5 mg/ml<sup>-1</sup> y 0.25 mg/ml<sup>-1</sup>. Se utilizó el herbicida Paraquat para generar estrés oxidante: 80 mM, 60 mM y 20 mM. (2) Se realizaron pruebas conductuales para responder si las hembras son capaces de engañar a los machos. Para esto se utilizaron cajas de elección de pareja, donde se colocaban dos hembras (control y tratamiento) y se registró durante 10 minutos el tiempo que el macho visitó a cada hembra. Las pruebas conductuales fueron realizadas 3 horas después de la aplicación de Paraquat en un grupo y 24 horas después de la aplicación del LPS para el otro. (3) Para los análisis estadísticos se realizaron pruebas de supervivencia (Kaplan-Meier) y pruebas pareadas de T de student.

**RESULTADOS.** (1) No se encontraron diferencias significativas en la supervivencia entre las diferentes dosis de las hembras tratadas con LPS. Al contrario de lo esperado, se observó un efecto de hormesis para las hembras tratadas con 0.25 mg ml<sup>-1</sup> y ningún efecto significativo para las otras dosis. Sin embargo, sí se encontraron diferencias significativas en la supervivencia de las hembras tratadas con Paraquat: las hembras control vivieron más que las hembras inyectadas con 20 mM, pero las hembras con 20 mM no vivieron más que las hembras tratadas con 60 mM, mientras que las de 60 mM vivieron más que las de 80 mM. (2) Las hembras tratadas con LPS no fueron tan atractivas como las hembras control. No obstante, las hembras tratadas con Paraquat sí engañaron a los machos. Las hembras tratadas con 20 mM atrajeron a los machos de la misma manera que las hembras control. Sin embargo, al duplicar la dosis (40 mM), las hembras atrajeron significativamente más a los machos que las hembras control. Finalmente, las hembras tratadas con Paraquat 80 mM fueron menos atractivas que las hembras control.

**DISCUSIÓN.** Encontramos evidencia de inversión terminal en hembras para atraer a los machos. Sin embargo, también vimos que el estrés oxidante induce la inversión terminal mientras que el reto con LPS no. Asimismo, mostramos que la estrategia es inducida dependiendo de la intensidad del reto (dosis). Todo esto sugiere una compleja interacción entre la inversión terminal y el tipo y la dosis del agente estresante que se use. La estrategia de inversión terminal por parte de las hembras abre la discusión sobre los

sesgos que existen en la teoría de la selección sexual, ya que mostramos un caso donde la hembra toma la ofensiva, contradictorio a lo que se ha propuesto con los “papeles de sexo” tradicionales, donde el papel de la hembra es pasivo. Finalmente, mostramos que el apoyo a la hipótesis de engaño por medio de inversión terminal o señalización honesta de condición dependen de la dosis. Esto, en conjunto, debería explorarse antes de apoyar o descartar ambas hipótesis.



## ABSTRACT

**PURPOSE.** We set out to investigate whether females have the capacity to carry out terminal investment in terms of sexual signalling. We used the mealworm *Tenebrio molitor*, as this species is known to have mutual mate choice.

**METHODS.** (1) We carried out survival experiments in order to adjust the dose required in the behavioural trials. After we applied the treatment, survival was registered every 24 hours. In order to induce the immune response, we utilised a Lipopolisaccharide from *E. coli* under three concentrations: 1 mg/ml<sup>-1</sup>, 0.5 mg/ml<sup>-1</sup> and 0.25 mg/ml<sup>-1</sup>. In order to induce oxidative stress, we used a herbicide called Paraquat under three concentrations: 80 mM, 60 mM and 20 mM. (2) In order to see if females can deceive the males, we carried out mate choice trails. These experiments consisted of positioning two females (treatment and control) in separate chambers of a box and registered the amount of time the male spent with each female for 10 minutes. The trials for Paraquat were performed 3h after the application of the treatment, whereas for the trials under LPS were performed after 24h of the application. (3) Statistical analyses were performed in SPSS software. We underwent survival analyses (Kaplan-Meier) and paired T-student tests.

**RESULTS.** (1) We did not find any significant differences between the three different doses of the females that were treated with LPS. Contrary to our expectations, we found a hormesis effect on females treated with 0.25 mg ml<sup>-1</sup>, as they survived longer than their control. Nonetheless, females treated with Paraquat did die significantly sooner than control females: control females lived longer than those injected with 20 mM, even though females injected with 20 mM did not live significantly longer or shorter than those injected with 60 mM. Lastly, females injected with 80 mM died sooner than the control females. (2) Females treated with LPS did not carry out terminal investment. However, females treated with Paraquat do deceive the males. Females that were administered the concentration of 20 mM attracted males just as much as control females. On the other hand, females that were treated with double that dose (40 mM) actually attracted males more than the control females. Finally, females under the dose of 80 mM were less attractive than control females.

**DISCUSSION.** We present evidence that females do carry out terminal investment to attract males. However, the results show that some stressful agents trigger them to carry out terminal investment (oxidative stress) and agents that do not (immune system

activation). Moreover, we show that this strategy is induced depending on the dosage. All of this suggests a complex interaction between the presence of the terminal investment strategy and the type and concentration of the inducing agent. Terminal investment by females opens up the discussion about the pre-existing biases in sexual selection theory, as our results demonstrate an example that challenges the traditionally established “sex roles”, in which the female role is seen as passive. Finally, we show support for the hypothesis that deceit by terminal investment or dishonest signalling is dose-dependent. This should be explored further before accepting or rejecting such hypothesis.

## ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	11-15
MÉTODO.....	16-20
RESULTADOS.....	20- 25
DISCUSIÓN.....	25-31
LITERATURA CITADA.....	32-51



## INTRODUCCIÓN

La selección sexual conduce al dimorfismo sexual y a la elaboración de costosos ornamentos que atraen parejas para copular (Smith y Harper, 2003; Shuster, 2009). Estos ornamentos son señales auditivas, olfativas, visuales o táctiles, cuya transmisión de información afecta la conducta del receptor (Boughman, 2017). Los ornamentos suelen ser señales honestas de la condición del portador (Rantala *et al.*, 2003; Contreras-Garduño *et al.*, 2007; Krams *et al.*, 2015). La condición se define como la capacidad relativa de mantener el funcionamiento óptimo de procesos celulares esenciales (Hill, 2011). Se ha sugerido que los ornamentos más elaborados son producidos por los individuos que disponen de gran cantidad de recursos para elaborarlos (Andersson, 1994) y/o por aquellos individuos que pueden conllevar los costos de portarlos (como poder evitar la exposición que un ornamento conspicuo señala ante los depredadores) (Zahavi, 1975). Por ejemplo, Hamilton y Zuk (1982) propusieron que los ornamentos revelaban la resistencia a parásitos. Los autores utilizaron datos de parasitemias en pájaros norteamericanos y juntaron información sobre su plumaje, canto y peso para evaluar si aquellas especies con plumaje brillante y canto elaborado presentaban menor infección. Encontraron que aquellas especies con ornamentos más conspicuos estaban sujetas a parasitismo y, a su vez, sugirieron que estaban bajo una presión selectiva por parte de las hembras. Partiendo de esto, se propuso que las señales eran indicadores de la defensa inmunitaria (Møller, 1990; Møller y Saino, 1994). Desde este punto de vista, la selección sexual favorece las señales sexuales que brindan a las parejas potenciales la información honesta sobre la condición de los portadores (Bradbury y Vehrencamp, 2011; Dougherty, 2021). De acuerdo con esto, en aves se ha observado una mayor preferencia de las hembras ante el canto elaborado o prolongado de los machos (Balsby, 2000) ya que el canto funciona como una señal de la condición nutricional del individuo (Buchanan *et al.* 2003; Alonso *et al.* 2010). En invertebrados, la preferencia femenina se basa en las señales auditivas (Gray, 1997; Amorim *et al.*, 2007;

Amorim *et al.*, 2013), señales visuales (Backwell *et al.*, 1995) o señales químicas (Carazo *et al.*, 2004) que se correlacionan positivamente con algún parámetro de la condición del portador.

Se ha planteado que los ornamentos son señales honestas porque son costosas de producir y mantener. Esto está basado en que los organismos asignan su energía entre tres componentes: crecimiento, reproducción y mantenimiento/supervivencia (Stearns, 1992). Se sabe bien la forma en que los organismos asignan estratégicamente sus recursos entre estos tres componentes para obtener el máximo beneficio (Reznick, 1985; Stearns, 1989, 1992; Roff, 1992; Schlutter *et al.*, 1991; Gustafsson *et al.*, 1995; Reznick *et al.*, 2000). Williams (1966) propuso que los recursos deben maximizar la inversión en reproducción, pero debido a que las amenazas para los organismos pueden variar en tiempo y espacio, es particularmente interesante estudiar el contexto en el que ocurren las disyuntivas para maximizar el éxito reproductivo a corto y largo plazo. Por ejemplo, emitir y mantener señales para atraer parejas potenciales es altamente costoso (Dougherty, 2021). Consecuentemente, puede ocurrir que el organismo invierta en su reproducción a costa de la supervivencia en el momento que se enfrenta a un reto letal, lo que se conoce como inversión terminal (Clutton-Brock, 1984). Con este tipo de estrategias, en el contexto de selección sexual, los organismos pueden engañar a otros organismos sobre su condición real (Duffield *et al.*, 2017). Por lo tanto, es importante entender qué condiciones favorecen la producción de señales engañosas y qué efecto produce en las poblaciones.

La asignación de recursos entre crecimiento, reproducción y mantenimiento somático es altamente sensible a la dinámica ambiental que enfrentan los organismos. Por ejemplo, el estrés oxidante (Monaghan *et al.*, 2008; Catoni *et al.*, 2008), los retos inmunitarios (Sheldon y Verhulst, 1996; Schnupf *et al.*, 2013) y la dieta (Cotter *et al.*, 2010) desencadenan cambios en la asignación de recursos. Es particularmente interesante estudiar la asignación de recursos entre la reproducción, por un lado, y la defensa

inmunitaria (Lochmiller y Deerenberg, 2000; Weil *et al.*, 2006; Bowers *et al.*, 2015; Guivier *et al.*, 2017), la defensa oxidante (Ruiz-Guzmán *et al.*, 2020) y la restricción energética (Barrett *et al.*, 2009; Creighton *et al.*, 2009; Krams *et al.*, 2015), por el otro. Para el organismo, estas disyuntivas presentan un reto cuya solución debe optimizar la asignación de recursos para incrementar su éxito reproductivo. Debido a la limitación de los recursos, la asignación puede devenir en una estrategia donde los individuos generan “engaños” para ganar eventos reproductivos, aunque enfrenten amenazas a su supervivencia. Por ejemplo, la inversión terminal puede manifestarse como un incremento de las señales sexuales a costa de la supervivencia (Carazo *et al.*, 2004; Sadd *et al.*, 2006; Krams *et al.*, 2015; An y Walman, 2016; Duffield, 2015; Hare *et al.*, 2019; Ruiz-Guzmán *et al.*, 2020), en donde los individuos de baja calidad engañan a sus parejas potenciales, emitiendo señales similares, o incluso mayores, a las que emite un individuo de mejor condición. Los machos de *Tenebrio molitor* expuestos a eventos que amenazan la supervivencia, asignan más recursos hacia la producción de caracteres sexuales secundarios (feromonas volátiles e hidrocarburos cuticulares) para atraer pareja, a costa de su supervivencia (Carazo *et al.*, 2004; Nielsen y Holman, 2012), haciendo de esto una estrategia de inversión terminal por señalización. Por lo tanto, no todos los machos revelan honestamente su condición: algunos engañan a las hembras. Un punto destacable es que, típicamente, se propone que los machos toman la ofensiva y las hembras resisten las estrategias manipuladoras de los machos (Chapman *et al.*, 2003; Rönn *et al.*, 2007; Dougherty *et al.*, 2017). Sin embargo, las hembras también cortejan a los machos y ellas también podrían engañarlos y realizar inversión terminal.

La gran mayoría de los trabajos proponen que los machos cortejan y las hembras eligen pareja, poniendo menos atención a los caracteres sexuales femeninos como señales de condición (Graves y Eadie, 2020). Esto es a pesar de que se ha reportado que los machos utilizan los ornamentos femeninos para elegir a sus parejas (Bonduriansky, 2001; Edward y Chapman, 2011). Aunque los ornamentos sexuales extravagantes en hembras no se

consideraban bajo una fuerte selección sexual (Amundsen, 2000a y 2000b), Amundsen y Pärn (2006) han revisado trabajos en ornamentos femeninos y reportaron que en las últimas décadas ha habido un incremento en los estudios versados en su evolución y se presentan como un resultado de la elección masculina, al igual que competencia intrasexual. Por ejemplo, las feromonas emitidas por Lepidópteros son conocidos como ornamentos sexuales para ambos sexos. Específicamente, Gonzales-Karlsson *et al.*, (2021) mostraron que las hembras de *Pectinophora gossypiella* que varían en condición (tamaño, estado nutricional y edad) también varían en la mezcla de feromonas que emiten. Esto quiere decir que las feromonas, en este caso, actúan como una señal honesta de la condición. Además, mostraron que los machos utilizan las feromonas emitidas por las hembras para elegir pareja y que, a su vez, aquellas hembras con el perfil de feromonas menos preferido por los machos también ponen menos huevos que aquellas hembras que eran más preferidas por los machos. Este es un ejemplo directo del beneficio en la adecuación que tienen los machos en evaluar señales para la elección de pareja. No obstante, cuánta inversión y qué estrategias utilizan las hembras para emitir estas señales, son áreas que garantizan investigación. Hasta donde sabemos, este fenómeno solamente se ha visto en machos y no se ha explorado si las hembras también engañan a los machos a través de la inversión terminal. Esto mostraría que las hembras, y no solamente los machos, toman estrategias ofensivas y engañan a la pareja. Asimismo, es relevante realizar esta pregunta debido a que, mediante un engaño, la hembra podría estar ganando cópula con un macho de mayor calidad que ella (Ruíz-Guzmán *et al.*, 2020; Gonzales-Karlsson *et al.*, 2021). De la misma manera, si el macho no fuera consciente del engaño, al copular con una hembra de “buena” calidad, podría realizar selección críptica (Bonduriansky, 2001; Engqvist y Sauer, 2001; Reinhold y Engqvist, 2002) y la hembra obtendría beneficios directos de la cópula.

Para realizar este estudio se utilizó al escarabajo de la harina, *T. molitor*. Es una especie promiscua sin aparentes diferencias morfológicas entre sexos y donde ambos sexos



realizan elección de pareja (Contreras-Garduño *et al.*, 2019; Ruiz-Guzmán *et al.*, 2020). Son animales iteróparos y se consideran “*Income breeders*”, es decir, que la asignación de recursos hacia la reproducción depende del acceso a recursos que tengan cuando son adultos y no de las condiciones en estadios previos (Stearns, 1992). La señalización para elección de pareja y la agregación es mediante la producción de feromonas, que, al mismo tiempo, proporcionan información sobre la calidad de las parejas (Carazo *et al.*, 2004; Griffith *et al.*, 2020; Ruiz-Guzmán *et al.*, 2020). Por un lado, los machos que producen mayor cantidad de feromonas compuestas por (Z)-3-dodecenilo acetato (Z3-12:Ac; Bryning *et al.*, 2005) son más preferidos por las hembras, en comparación con aquellos que la producen en menor concentración (Rantala *et al.*, 2002). Esto podría deberse a que las feromonas revelan la resistencia a las infecciones y la inmunocompetencia de sus portadores (Hurd y Parry, 1991; Worden *et al.*, 2000; Nielsen y Holman, 2012; Rantala *et al.*, 2002, 2003a, 2003b; Worden y Parker, 2005), la resistencia al estrés oxidante (Ruiz-Guzmán *et al.*, 2020) y su estado nutricional (Rantala *et al.*, 2003a). Por un lado, las hembras producen la feromona 4-metil-1-nonanol (Tanaka *et al.*, 1986) que revela a las parejas potenciales su estado reproductivo (Tschinkel *et al.*, 1967; Carazo *et al.*, 2004) y edad (Vanderwel *et al.*, 2017). Algo muy interesante es que en *T. molitor*, los machos que están a punto de morir invierten sus recursos en producir más feromonas y cambian el perfil de sus compuestos volátiles para atraer hembras y ganar oportunidades de cópula, esto es un ejemplo de inversión terminal (Sadd *et al.*, 2006; Kivleniece *et al.*, 2010; Krams *et al.*, 2015; Nielsen y Holman, 2012). Aunque esta especie ha sido un buen modelo de estudio de inversión terminal en el contexto de selección sexual en machos, se desconoce si las hembras que están a punto de morir se vuelven más atractivas para atraer pareja. Por lo tanto, pusimos a prueba la hipótesis que, aquellas hembras que se enfrentan a condiciones estresantes y están a punto de morir, realizan inversión terminal para atraer pareja. Esto predice que las hembras que estén bajo estrés oxidante o reto inmunitario serán más atractivas para los machos. No obstante, la estrategia de inversión terminal es dinámica (Duffield, 2017), dependiente del

contexto extrínseco e intrínseco al organismo. Por ejemplo, en los machos de *T. molitor*, se han realizado experimentos que inducen la inversión terminal con una dosis de 20 mM de Paraquat (estrés oxidante) (Ruiz-Guzmán *et al.*, 2020) y con 0.5 mg ml<sup>-1</sup> de LPS (un reto inmunológico; Moret, 2006). Debido a esto, es necesario identificar el umbral de tolerancia de las hembras ante el estrés oxidante así como ante el reto inmunitario. Hay dos posibles razones por las que las hembras podrían no realizar inversión terminal en este caso: la dosis podría ser tan baja que no represente una amenaza a su supervivencia o la dosis puede ser tan alta que exceda la capacidad del organismo para llevarla a cabo.

## MÉTODO

### Colonias de *T. molitor*

Se utilizaron individuos del insectario Maria Sibylla Merian de la ENES, Unidad Morelia que crecen a  $27 \pm 0.5$  °C, en completa oscuridad. Son alimentados con una mezcla de harina de maíz y salvado (1:3), previamente esterilizada a  $125 \pm 5$  °C por 15 minutos para evitar infecciones (Ruiz-Guzmán *et al.*, 2020) y con manzana cada tercer día.

### Selección de individuos

Primero, las pupas fueron separadas por sexo mediante la evaluación del desarrollo de las estructuras genitales en el séptimo esternito, ubicado en el octavo segmento abdominal (figura 1) (Bhattacharya *et al.*, 1970). El día en que emergieron como adultos se tomó como cero. Se seleccionaron los individuos que no tuvieran ninguna deformidad evidente, poniendo especial atención en la integridad de sus extremidades, élitros y antenas. Posteriormente, se eligieron aquellos individuos que midieran  $13.5 \text{ mm} \pm 1 \text{ mm}$  de largo (en promedio se obtuvieron individuos de 13.6 mm para hembras y machos). Se

colocaron en cajas individuales (Corning) de 6 ó 12 cámaras (un individuo por cámara) con salvado y se les administró manzana cada tercer día.

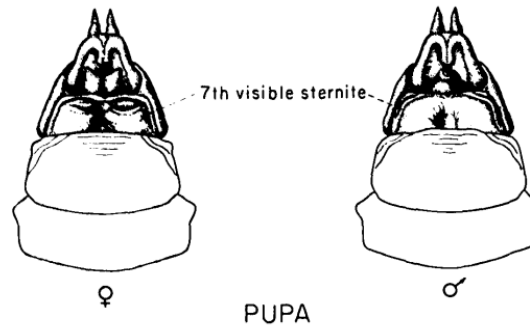


Figura 1: dibujo de diferencias entre las pupas de hembras y machos de *T. molitor*.

## Supervivencia

En el primer experimento se buscó identificar el umbral de tolerancia ante un reto inmunitario y estrés oxidante (figura 2). Después de los tratamientos, se registró la supervivencia diariamente (cada 24 horas) hasta que todos los individuos de cada grupo murieron.

## Reto inmunitario

El reto inmunitario se llevó a cabo de acuerdo con el método de Moret (2006), administrando  $1 \text{ mg ml}^{-1}$ ,  $0.5 \text{ mg ml}^{-1}$  ó  $0.25 \text{ mg ml}^{-1}$  de lipopolisacárido (LPS) de *Escherichia coli* en una solución Ringer (PBS) de  $5 \mu\text{l}$  después de ser enfiada en hielo. El LPS es un componente importante de la membrana exterior de las bacterias Gram-negativas (Alexander y Rietschel, 2001). Esta molécula activa la respuesta inmunitaria de los invertebrados y vertebrados, por lo que ha sido utilizado experimentalmente para analizar costos de su activación y permite descartar que los efectos que se estén observado no sean resultado de la manipulación del patógeno hacia el hospedero. Las administraciones del LPS y la solución salina (PBS) para el grupo

control fueron mediante inyecciones con una microjeringa Hamilton. Aunque la inyección causa daño en la cutícula del insecto (Brey *et al.*, 1993) y activa la respuesta inmunitaria, al inyectar ambos grupos (uno con LPS y otro sin LPS), la diferencia observada entre ellos se debe al efecto de la dosis de LPS. Asimismo, en pruebas previamente realizadas en el laboratorio se mostró que no había diferencias significativas en la supervivencia entre aquellos individuos de *T. molitor* con la administración oral o inyectada del reto. Se inyectó 1 µl por individuo, con las soluciones diluidas en PBS. Para el grupo control sólo se inyectó 1µl de PBS. Las inyecciones se realizaron el día 11 de edad por la membrana pleural entre el segundo y tercer segmento abdominal (Nielsen y Holman, 2012).

### Estrés oxidante

Para inducir el estrés se utilizó Paraquat (Sigma-Aldrich), un herbicida que produce estrés oxidante en animales (Bonilla *et al.*, 2006; Hosamani y Muralidhara, 2013). El Paraquat (PQ) fue administrado oralmente con micropipetas, utilizando 1 µl por individuo. Se dividieron tres grupos que se sometieron a las concentraciones de 20 mM, 60 mM y 80mM respectivamente, diluido en agua destilada. El grupo control solamente recibió agua destilada. El PQ fue administrado el día 11 de edad.

### Elección de pareja

Se realizaron pruebas de elección de pareja en el día 11 ó 12 de edad debido a que el pico de producción de feromonas ocurre entre esos días (Happ y Wheeler, 1969). Estrés oxidante: se realizaron pruebas con las dosis de 20 mM, 40 mM y 80 mM de Paraquat, esto debido a que la dosis requerida para inducir inversión terminal en los machos de *T. molitor* es de 20 mM (Ruiz-Guzmán *et al.*, 2020), y en el laboratorio también se ha encontrado este efecto con la dosis de 40 mM (datos no publicados). Además, en las

pruebas de supervivencia no se encontraron diferencias entre 20 mM y 60 mM. Las pruebas conductuales con el tratamiento Paraquat, se realizaron 3 horas después de la administración del tratamiento (Ruiz-Guzmán *et al.*, 2020) (figura 2). Reto inmunitario: se utilizaron las dosis de 0.25 mg ml<sup>-1</sup> y 0.5 mg ml<sup>-1</sup> de LPS, ya que solamente en la dosis de 0.25 mg ml<sup>-1</sup> hubo diferencias significativas con el control y se ha reportado que la concentración de 0.5 mg ml<sup>-1</sup> induce la inversión terminal en machos (Moret, 2006). Las pruebas de elección de pareja fueron realizadas 24 horas después de la aplicación del tratamiento (figura 2). En trabajos previos se ha observado inversión terminal 3 horas después de inducir estrés oxidante. Sin embargo, después de 24 horas, el daño es mayor y ya no es posible observar este efecto. Por otro lado, cuando reciben el reto inmunitario se requieren más de 3 horas para observar la activación del sistema inmunitario, por lo que se optó por hacer las pruebas de elección de parejas después de 24 horas (*datos no publicados*).

#### Observación de conducta

Las pruebas fueron realizadas en cajas de acrílico conformadas por una cámara principal y dos pequeñas cámaras a los costados. El macho fue colocado en la cámara principal y se aisló de la arena utilizando unos rectángulos de acrílico para el periodo de habituación. Asimismo, la hembra con tratamiento y la hembra control fueron colocadas y contenidas en rectángulos perforados en cada cámara, dejando un pequeño espacio entre el contenedor y la cámara para permitir que el macho entre. De esta forma, cada prueba de elección de pareja estuvo conformada por el macho que elige, una hembra bajo X tratamiento y una hembra control. Una vez colocados, el periodo de habituación para las hembras y el macho era de 5 minutos, después de los 5 minutos se retiraba el contenedor del macho, dejándolo libre para explorar la cámara principal y visitar las cámaras de las hembras. Las pruebas de elección de pareja tuvieron una duración de 10 minutos. Las pruebas fueron realizadas en cuartos oscuros y mediante técnicas de ensayo ciego para

que el observador no supiera la identidad de cada una de las hembras y así evitar sesgos en el registro de conducta. Se registró el momento en el cual el macho entraba a cada una de las cámaras y la duración de esa visita. De esta forma, se tuvo información sobre el número y la duración de las visitas, al igual que el tiempo transcurrido para la primera visita y la identidad de la hembra visitada.

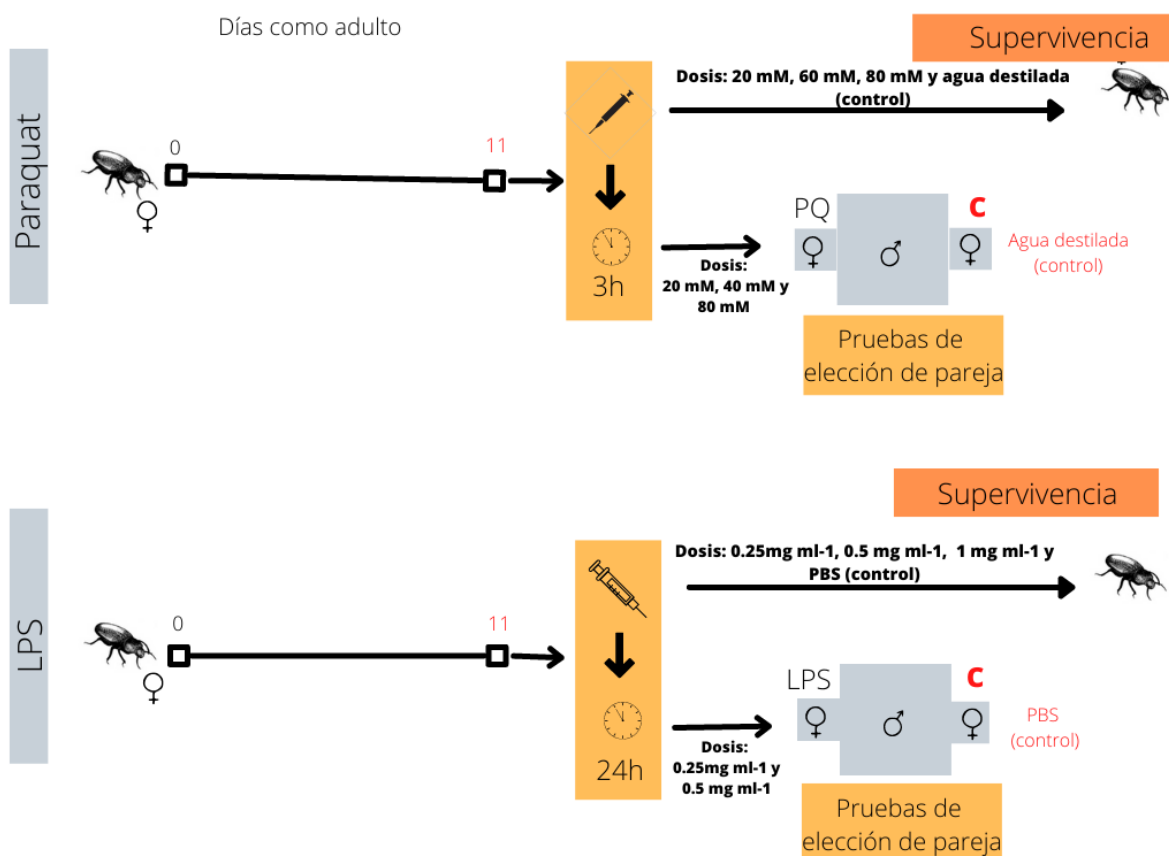


Figura 2: Diseño experimental. Se muestran los tratamientos administrados a las hembras de *T. molitor* (LPS vs Control o PQ vs Control) y el tiempo de espera que se realizó para cada prueba conductual (3 horas para PQ y 24 horas para LPS).

Además, en todos los casos se analizó la supervivencia.

## Análisis estadísticos

Para las curvas de supervivencia se realizaron pruebas de Cox y Gehan, para posteriormente realizar las pruebas de Kaplan-Meier. Para los análisis de número de

visitas se realizaron pruebas de t-pareada y para comparar las visitas más largas a cada hembra, se realizaron pruebas de Chi-cuadrada. Todas las pruebas se llevaron a cabo con una  $\alpha = 0.05$ . Todos los análisis fueron realizados con el programa SPSS (versión 22.0).

## Resultados

### Supervivencia LPS

Las hembras tratadas con la dosis de  $0.25 \text{ mg ml}^{-1}$  de lipopolisacárido (LPS) vivieron más que las hembras control ( $X^2 = 7.35$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0.007$ ). Sin embargo, las hembras inyectadas con  $0.5 \text{ mg ml}^{-1}$  ( $X^2 = 0.83$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0.36$ ) ó  $1 \text{ mg ml}^{-1}$  ( $X^2 = 0.42$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0.51$ ) no difirieron con las hembras del grupo control. Debido a esto, sólo se utilizó la dosis de  $0.25 \text{ mg ml}^{-1}$  y  $0.5 \text{ mg ml}^{-1}$  para las pruebas conductuales.

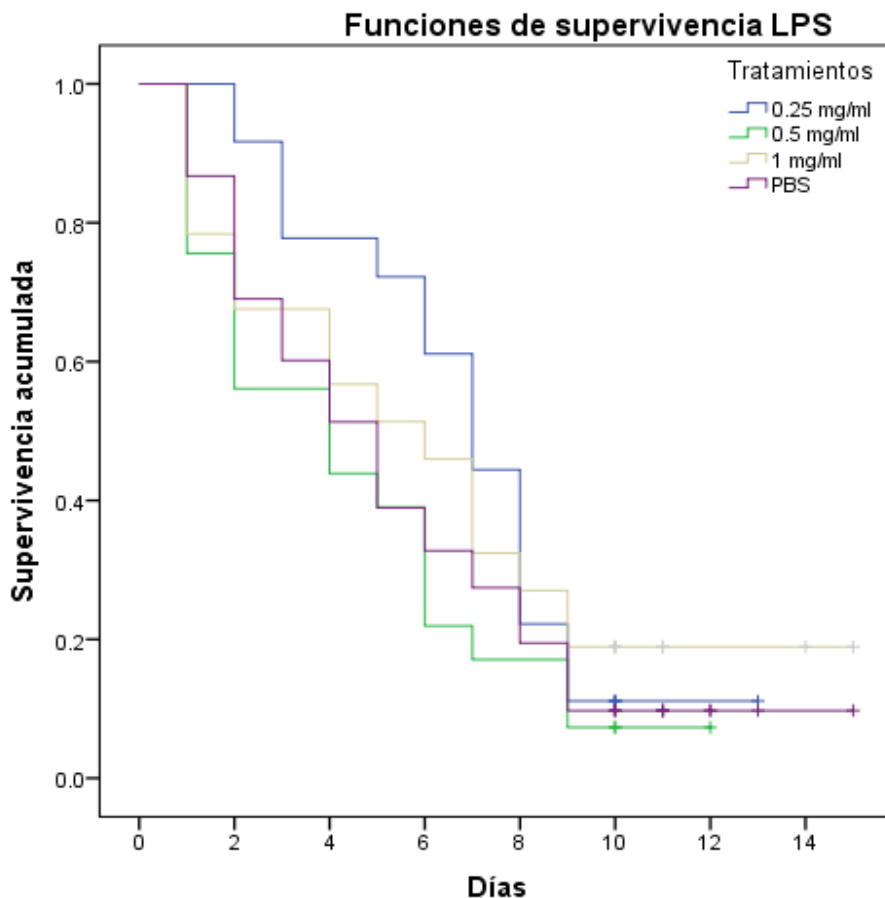


Figura 3: Supervivencia acumulada. Se muestran los resultados del análisis de supervivencia (Mantel-Cox y Breslow) con el tratamiento de LPS (Dosis: 0.25 mg ml<sup>-1</sup>, 0.5 mg ml<sup>-1</sup> y 1 mg ml<sup>-1</sup>). Los grupos control fueron inyectados con PBS.

### Supervivencia Paraquat

Se encontraron diferencias significativas entre el tratamiento y el control ( $X^2 = 22.30$ ,  $gl = 3$ ;  $p < 0.0001$ ). Las hembras tratadas con 20 mM murieron antes que aquellas del grupo control ( $X^2 = 8.76$ ,  $gl = 1$ ;  $p < 0.0001$ ). Entre las hembras tratadas con 20 mM y 60 mM no se encontraron diferencias significativas ( $X^2 = 0.02$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 0.9$ ) ni entre 60 mM y su control ( $X^2 = 6.1$ ;  $gl = 1$ ;  $p = 1.01$ ). La supervivencia de las hembras tratadas con 80 mM resultó significativamente diferente a la supervivencia de las hembras control ( $X^2 = 21.23$ ;  $gl = 1$ ;  $p < 0.0001$ ).



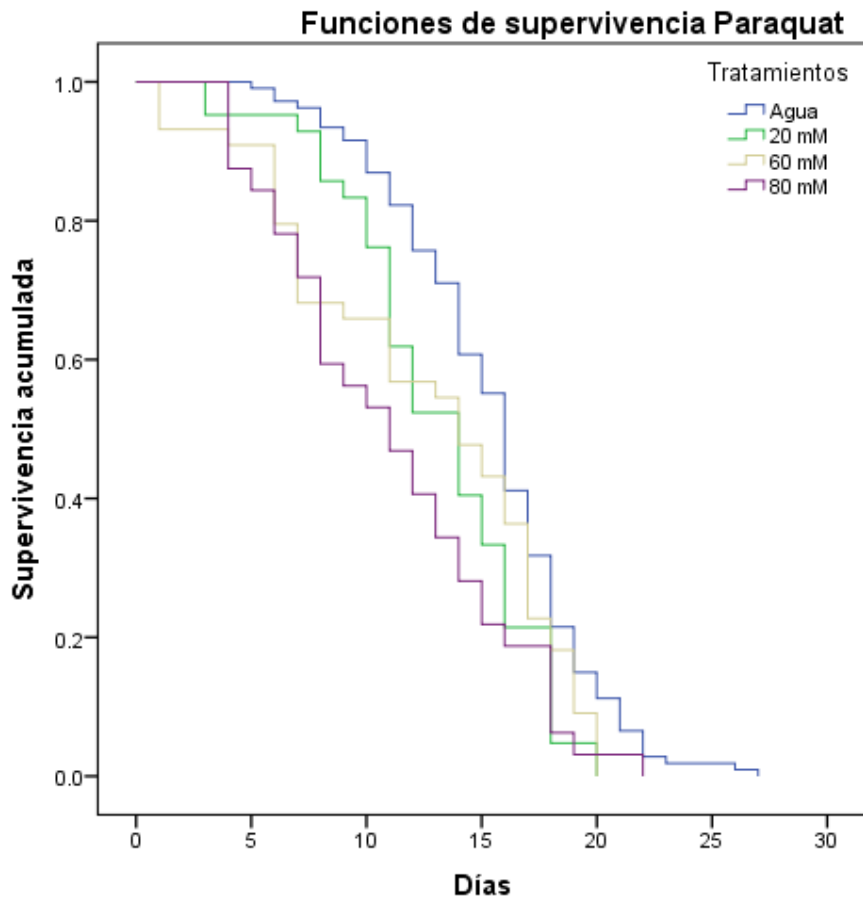


Figura 4: Gráfica de supervivencia acumulada. Supervivencia acumulada (Mantel-Cox y Breslow) con el tratamiento de Paraquat (Dosis: 20 mM, 60 mM y 80 mM). El grupo control sólo recibió agua destilada.

### Elección de pareja

#### Dosis

Cabe resaltar que el uso de las dosis seleccionadas para las pruebas conductuales son a base de los resultados de supervivencia y los datos, publicados y no publicados, utilizados para inducir la inversión terminal en machos. Reto inmunitario: Ya que no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos, optamos por administrar la dosis de  $0.5 \text{ mg ml}^{-1}$  porque es la que se administró a los machos de *T. molitor* en un estudio publicado por Moret (2006) para un grupo. Asimismo, se ha reportado que bajo un reto inmunitario inducido con  $0.25 \text{ mg ml}^{-1}$  de lipopolisacárido, las hembras de *T. molitor* modifican su perfil de hidrocarburos cuticulares (Nielsen y Holman, 2012), los cuales participan en la señalización de su condición hacia potenciales parejas. A pesar de encontrar un efecto de hormesis con la dosis de  $0.25 \text{ mg ml}^{-1}$  en nuestros experimentos, consideramos pertinente

continuar con las pruebas de elección de pareja para ver si hay efecto en la preferencia de pareja por el cambio en el perfil de hidrocarburos y también examinar otros costos posibles que no se reflejaron en la supervivencia. Estrés oxidante: en los experimentos de supervivencia, las dosis de 20 mM y 80 mM sí tuvieron diferencias significativas con su respectivo control y se utilizaron las mismas dosis para las pruebas de elección de pareja. Sin embargo, se tienen datos para inversión terminal en machos con la dosis de 20 mM (Ruiz-Guzmán y colaboradores, 2020) y con la dosis de 40 mM (datos no publicados). Debido a que no se encontraron diferencias significativas entre la supervivencia de las hembras bajo la dosis de 20 mM y 60 mM, y realmente nos interesaba poder contrastar los datos en hembras con aquellos de los machos, decidimos optar por tratarlas con 40 mM en vez de 60 mM para la pruebas de elección de pareja.

#### Duración de visitas

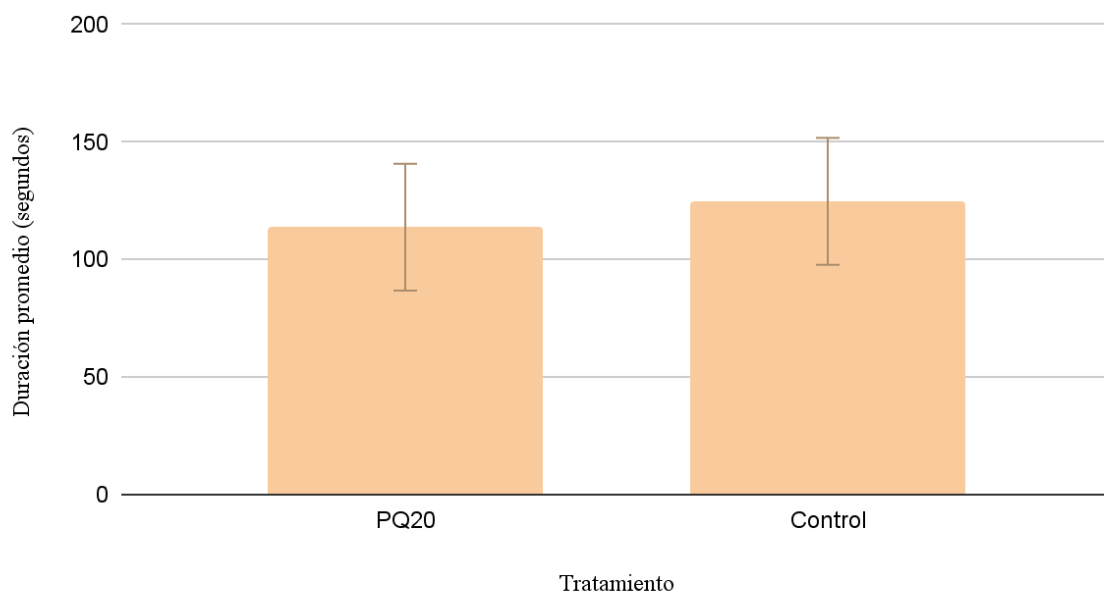
Encontramos diferencias significativas en el tiempo de visitas al tratar a las hembras con Paraquat: Las hembras con 40 mM fueron más atractivas ( $140.2 \pm 22.5$  s) que las hembras control ( $62.1 \pm 18.11$  s;  $t = 2.33$ ;  $gl = 39$ ;  $p = 0.02$ ). Sin embargo, al aumentar la dosis, las hembras control resultaron marginalmente más atractivas ( $215.17 \pm 26.66$  s) que las hembras tratadas con 80 mM ( $134.17 \pm 22.76$  s;  $t = 1.87$ ;  $gl = 39$ ;  $p = 0.06$ ) (figura 5). Cabe señalar que los demás tratamientos no tuvieron diferencias significativas (ver tabla 1).

Tabla 1: Tabla que muestra los valores promedio de la duración total de las visitas por tratamiento. También se muestran los resultados de las pruebas de t de Student pareadas para mostrar si hubo diferencias significativas en la preferencia del macho. Se muestra el valor del error standard de cada tratamiento.

Tratamiento	Duración promedio del tiempo total de las visitas (tratamiento)	Duración promedio del tiempo total de las visitas (control)	Valor de prueba de T pareada (Tratamiento vs Control)
<b>Paraquat 20</b>	<b>113.8</b> ± 27	<b>124.8</b> ± 25.4	<b>t = -0.255; gl = 39; p = 0.8</b>
<b>Paraquat 40</b>	<b>140.2</b> ± 22.5	<b>62.1</b> ± 18.11	<b>t = 2.33; gl = 39; p = 0.02</b>
<b>Paraquat 80</b>	<b>134.17</b> ± 22.76	<b>215.17</b> ± 26.7	<b>t = 1.87; gl = 39; p = 0.06</b>
<b>LPS 0.25</b>	<b>95.2</b> ± 24.2	<b>100.9</b> ± 24	<b>t = -0.15; gl = 31; p = 0.88</b>
<b>LPS 0.5</b>	<b>127.7</b> ± 23	<b>129.3</b> ± 23.6	<b>t = 0.182; gl = 45; p = 0.86</b>

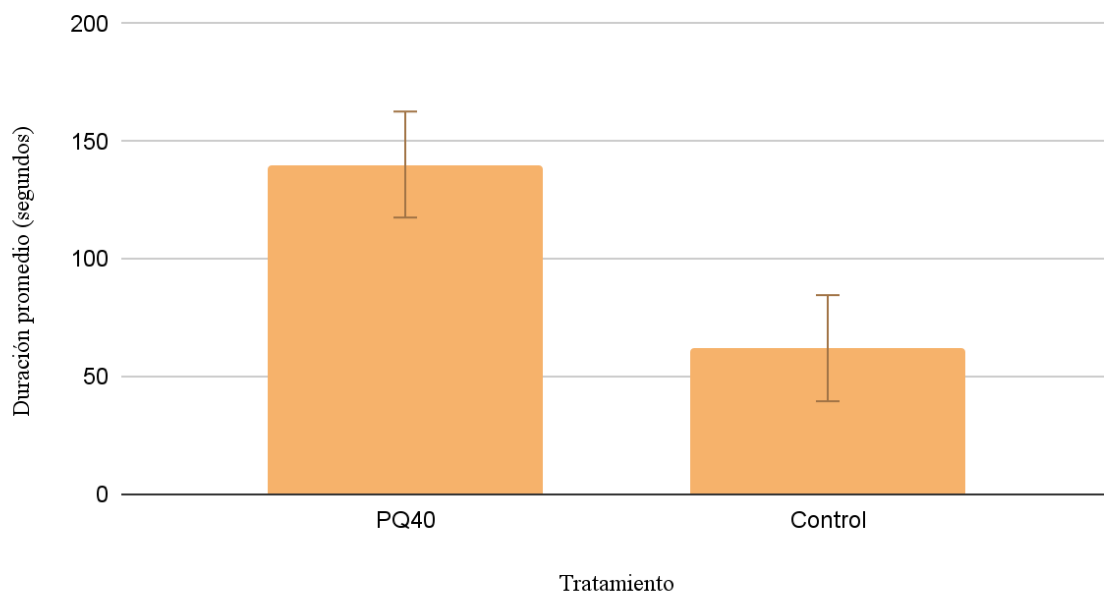
A)

### Duración promedio de visitas Paraquat 20



B)

### Duración promedio de visitas Paraquat 40



C)

## Duración promedio de visitas Paraquat 80

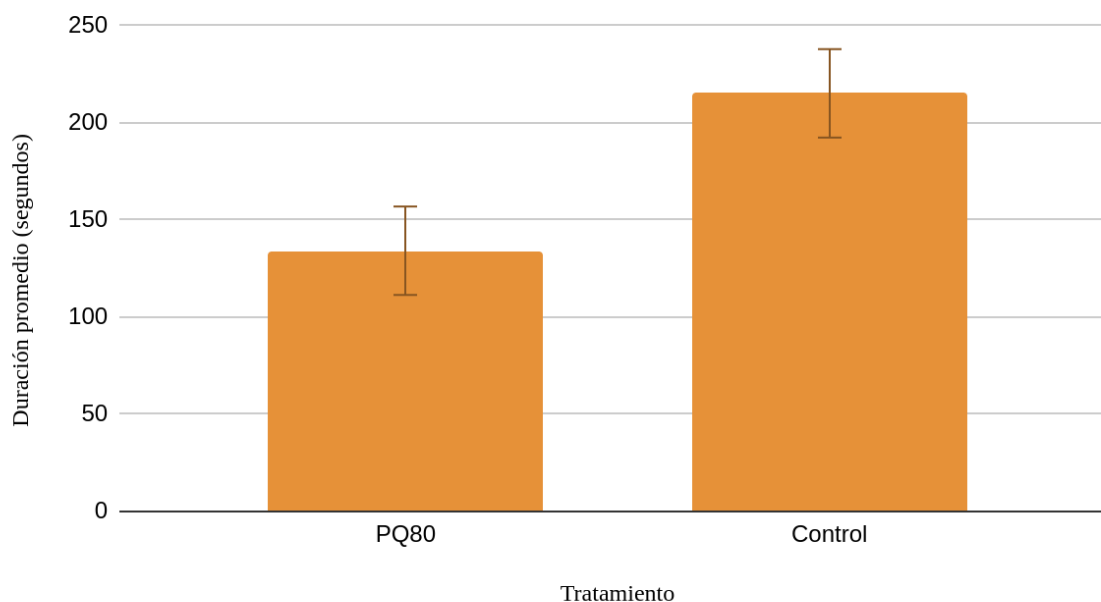


Figura 5: Gráficas de duración total promedio de las visitas a cada tratamiento. Se muestra el tipo de tratamiento administrado y su respectivo control. El tratamiento aplicado es Paraquat y cada gráfico corresponde a una de las dosis administradas: a) 20 mM, b) 40 mM, c) 80 mM. Las barras representan el error estándar.

## Discusión

Este trabajo muestra que las hembras de *T. molitor* no realizan inversión terminal cuando tienen un reto inmunitario con LPS, pero sí con el estrés inducido por el Paraquat (PQ). Cabe resaltar que con LPS no encontramos diferencias significativas en supervivencia, pero sí hubo diferencias significativas entre grupos al administrarles PQ. La inversión terminal con PQ se indujo dependiendo de la dosis: Con 20 mM no hubo diferencias en preferencia con el grupo control, con 40 mM, las hembras fueron más atractivas que el grupo control y con 80 mM, las hembras fueron menos atractivas que el grupo control.

En primer lugar, nuestro trabajo, al compararlo con los resultados de trabajos con machos, denota dimorfismo sexual en la resistencia a LPS. Asimismo, muestra las diferencias en la presencia de inversión terminal. Nuestro trabajo muestra que las hembras no adoptan una

estrategia de inversión terminal al activar el sistema inmunológico con el uso de LPS. Inclusive, sugiere que las hembras de *T. molitor* tienen una tolerancia mayor que los machos ante el LPS, ya que no hubo diferencias en supervivencia en hembras, mientras que la dosis letal para machos inicia a partir de  $0.5 \text{ mg ml}^{-1}$  (Moret, 2006). Además, diversos estudios en machos de *T. molitor* reportan inversión terminal utilizando retos inmunológicos (Sadd *et al.*, 2006; Kivleniece *et al.*, 2010; Krams *et al.*, 2011; Krams *et al.*, 2015), inclusive con LPS (Nielsen y Holman, 2012). La base de las diferencias sexuales ante el reto inmunitario podría ser hormonal (Kelly *et al.*, 2018). Aunque en vertebrados e invertebrados, los resultados son contradictorios porque las hormonas sexuales pueden tener efectos negativos en la respuesta inmunitaria de los machos, positivos en las hembras, o inclusive, ambos efectos (Folstad & Karter, 1992; Zuk *et al.*, 2004; Nunn *et al.*, 2009; Rantala *et al.*, 2020). En los tenebrios, la hormona juvenil explica el dimorfismo sexual contra LPS: las hembras son más resistentes que los machos (Amaro-Sánchez *et al.*, 2023).

Se ha demostrado que las hembras tienen mejor respuesta antioxidante que los machos (Niveditha *et al.*, 2017). Ruiz-Guzmán y colaboradores (2020) reportaron que los machos de *T. molitor* realizan inversión terminal al ser inyectados con una dosis de 20 mM de PQ. Sin embargo, nuestro estudio muestra que las hembras tratadas con 20 mM son tan atractivas como las hembras control. Al igual que con LPS, esto podría revelar una estrategia sexualmente dimórfica para atraer parejas y muestra que las hembras son más resistentes que los machos. Al duplicar la concentración (40 mM), las hembras fueron más atractivas que las hembras sanas. Sin embargo, al volver a duplicar la concentración (80 mM), las hembras resultaron menos atractivas que las control. Tal vez, conforme aumenta la dosis, las hembras tienden a realizar una estrategia más eficiente para atraer parejas, hasta que el costo es tan alto, que dejan de poder invertir en ser atractivas. Esta evidencia permite preguntarse si existen umbrales diferenciales entre sexos para activar la inversión terminal.

Los estudios sobre inversión terminal en hembras de diferentes *taxa* reportan incremento en la fecundidad, pero ningún trabajo estudia la señalización y atracción de pareja como resultado de inversión terminal (tabla 2). Dada la novedad de estos resultados, se debería analizar su complejidad y dinamismo. Por ejemplo, Staudacher y colaboradores (2015) muestran que las hembras de *Heliothis virescens* (gusano bellotero) al ser retadas con la bacteria muerta *Serratia entomophila*, ponen una mayor cantidad de huevos que aquellas sin infección. Sin embargo, esto ocurre solamente los primeros cinco días después de la inyección y, después del sexto día, las hembras infectadas disminuyen la producción de huevos. Este ejemplo muestra que existe una ventana temporal en la cual puede ocurrir la inversión terminal. La inversión terminal, en términos de elección de pareja, podría ser óptima bajo condiciones específicas (i.e. a 40 mM de PQ) y resultar ineficiente bajo otras condiciones (i.e. a 80 mM de PQ). A pesar de reconocer la inversión terminal como una estrategia dinámica y que ocurre en ambos sexos, sería interesante contestar la siguiente pregunta: ¿por qué no se ha pensado que las hembras pueden engañar a los machos sobre su condición?

Darwin (1871) propuso que la selección sexual y la competencia para aparearse es más fuerte en machos que en hembras. Es posible que esta simpleza explicativa haya impedido la investigación de estrategias que puedan utilizar las hembras para aumentar su éxito reproductivo. De hecho, la vasta mayoría de estudios experimentales se han enfocado en las estrategias reproductivas de los machos (Hare y Simmons, 2019. Véase también Andersson, 1994), lo cual, refuerza la percepción de los machos como el sexo dominante (Ah-King *et al.*, 2014) y las hembras como pasivas. Parte de la teoría de selección sexual ha versado alrededor de los “papeles de sexo” originalmente propuestos por Bateman (1984) debido a la inversión asimétrica hacia la reproducción entre sexos. Este principio estableció que, al tener gametos más pequeños y “menos costosos”, el macho se enfoca en tomar la ofensiva y en atraer parejas mientras que las hembras

deben ser más selectivas y pasivas en el cortejo. Es decir, la elección de pareja recae en aquel sexo que está haciendo la mayor inversión parental (Trivers, 1972). Sin embargo, con el desarrollo de la discusión sobre las diferencias entre los intereses evolutivos de cada sexo y sus implicaciones (Dawkins, 1976), los papeles de sexo se han ido estudiado bajo un nuevo enfoque. La elección de pareja no solamente involucra la decisión de copular o no, sino cuántos recursos asignar a cada pareja o cada evento reproductivo (Edward y Chapman, 2011). Asimismo, se propone que, si existe variación en la calidad de las hembras y/o los mecanismos de elección de pareja del macho son restringidos por recursos, los papeles de sexo son revertidos y puede desarrollarse la elección masculina (Bonduriansky, 2001; Edward y Chapman, 2011). Inclusive en sus primeros años, los mecanismos darwinianos (competencia entre machos y elección femenina) para la evolución de los caracteres masculinos fueron criticados, predominantemente por la ministra Antoinette Blackwell (1875, p.16). Ella argumentó que era fundamental ver el desarrollo de los caracteres masculinos, pero también el de los femeninos. Pocos trabajos han estudiado la elección de pareja masculina y femenina en la misma especie, aun cuando se estima que puede ser un fenómeno muy común (Pitafi *et al.*, 1995; Johnstone *et al.*, 1996; Bonduriansky, 2001; Kokko y Johnstone, 2002). En insectos, la elección masculina se ha reportado en 58 especies que pertenecen a 37 familias y 11 órdenes (Bonduriansky, 2001), representando una pequeña muestra de las posibles especies que podrían tener elección masculina de pareja. Hasta donde sabemos, este es el primer trabajo que demuestra que las hembras engañan a los machos para atraer parejas (ver tabla 2).

Gao *et al.* (2021) publicaron un trabajo en *Helicoverpa armigera* que muestra la capacidad de las hembras de mantener la señalización de una hembra sana al ser retada con un parásito (tipo *Ophryocystis elektroscirrha*). Los resultados de este estudio son muy interesantes porque evalúan el cambio en la dinámica de elección de pareja entre individuos (hembras y machos) parasitados, reportando los efectos en la segunda



generación. Particularmente, a pesar de tener una menor supervivencia, las hembras parasitadas “cantaban” (en inglés, “*calling*”) con el mismo esfuerzo que las hembras sanas para atraer a los machos. Este estudio y el nuestro podrían ser ejemplos de hembras que pueden engañar a los machos sobre su condición, haciendo una compensación que resulta en ser tan atractivas como las hembras sanas (en este estudio, con 20 mM de PQ). Con esta evidencia, se resalta la importancia de realizar estudios que busquen entender las diferencias sexuales en las estrategias de atracción de pareja, al igual que se debe considerar que la reversión en los papeles de sexo es más común de lo que previamente se ha pensado.

Diferentes autores han revisitado (Holland y Rice, 1998; Arnqvist *et al.*, 2000; Pizzari y Snook, 2003) e inclusive propuesto (West-Eberhard, 1983; y ver: Selección social por Roughgarden, 2006) nuevas formas de ver y estudiar la selección sexual, fuera del marco tradicional que posiciona la elección femenina como un mecanismo adaptativo (Pizzari y Snook, 2003). El conflicto sexual puede surgir a través de diferentes eventos y mecanismos en la reproducción, desde la cópula hasta la inversión parental (Parker, 1979). Hay que considerar los distintos niveles y ambientes en donde el conflicto sexual se ve reflejado (Arnqvist y Nilsson, 2000; Alonzo y Pizzari, 2010) y entender los cambios de dinámicas entre los sexos. Los modelos de conflicto sexual se enfocan solamente en los costos para las hembras (Green y Madjidian, 2011), mostrando un gran vacío en el conocimiento para entender las interacciones antagónicas y complejas que ocurren en la selección sexual. Estudiar a las hembras como el sexo ofensivo también puede brindar preguntas interesantes sobre los costos del engaño en los machos y sus posibles efectos en las siguientes generaciones. Por lo tanto, se pueden generar preguntas interesantes: ¿las hembras que engañan tienen menor calidad o cantidad de progenie? y/o ¿los machos tienen la capacidad de identificar una hembra que engañó y realizar elección críptica? Gowaty (2008) propone que la compensación reproductiva puede ocurrir antes, durante o después de la cópula, y que aquellos individuos que utilizan “indicadores

honestos” en la elección de pareja son víctimas de una manipulación de los sensores pre-existentes en los individuos. Por lo tanto, puede ocurrir que no haya costos en la segunda generación cuando una hembra engaña, debido a que simplemente está tomando ventaja de un mecanismo sensorial pre-existente. También podría ocurrir que los machos asignen recursos diferencialmente ante un cópula (brindando un eyaculado de mayor calidad o tamaño, por ejemplo) o que ambos sexos compensen hacia su progenie y los costos se vean reflejados en su propia supervivencia después del evento reproductivo. Esto, considerando que los machos no reconocen el engaño. Sería interesante también estudiar si los machos tienen mecanismos para detectar el engaño o si memorizan a su pareja, tal como las hembras lo hacen (Cordero-Molina *et al.* En revisión). De cualquier manera, este estudio muestra que no solamente los machos, sino también las hembras, engañan a la pareja al esconder su condición. Es relevante empezar a preguntarnos sobre los sesgos sexuales y antropomórficos que tenemos al momento de realizar preguntas de investigación, ya que ha afectado la investigación en la selección sexual (Birkhead y Pizzari, 2002; Snyder y Gowaty, 2007; Clutton-Brock, 2007; Roughgarden y Akçay, 2010; Ah-King, 2022) al igual que es necesario profundizar en los costos diferenciales de la reproducción entre hembras y machos.

Tabla 2. Revisión de estudios que reportan inversión terminal en hembras (editado de Duffield *et al.*, 2017). Se utilizaron los estudios de Duffield (2017) y los estudios que se han publicado desde el 2018- Sep 2022 en el tema. La tabla especifica el sexo estudiado, la especie, el tipo de reto que se llevó a cabo, el tipo de respuesta, el efecto y la referencia. El tipo de respuesta fue categorizado como “tamaño” para aquellos cambios en número de huevos, tamaño/masa de la camada o huevos, tasa de oviposición y cambios en el tamaño del oviducto u ovarios. Para “tiempo” se incluyeron cambios en el tiempo al primer evento de reproducción o tiempo a eclosión. Para “cociente de sexo” se incluyeron resultados que cambien el cociente entre hembras y machos de la segunda generación o en la asignación de recursos preferencial ante un sexo (que se haya reportado mayor masa/tamaño para un sexo, específicamente). Con “éxito de la F2” (segunda generación) se incluyen resultados que muestran cambios en el éxito de eclosión, supervivencia o tamaño al llegar a ser adultos. En la categoría de “conductual” se incluyen cambios en cuidado parental (tiempo de lactancia, por ejemplo) o sitios de oviposición. La tabla está organizada cronológicamente, yendo de los estudios más antiguos a los más recientes. Cabe mencionar que en la revisión se excluyeron 18 estudios (desde 1988-2018) que buscaron inversión terminal en hembras, pero no encontraron evidencia para ello. Como se puede notar, no hay trabajos que indaguen la inversión terminal en

hembras en términos de elección de pareja, ni tampoco hay trabajos que usen el estrés oxidante como variable de inducción de inversión terminal.

Sexo	Taxon	Especie	Tipo de reto	Respuesta	Efecto	Referencia
F	Pájaro	<i>Sarrarteria mollissima</i>	Inmune	Conductual	Tratamiento > control	Hanssen, 2006
F	Insecto	<i>Gryllus texensis</i>	Edad	Tamaño	Incremento con edad	Shoemaker et al. 2006
F	Caracol	<i>Biomphalaria glabrata</i>	Inmune	Tamaño, éxito de F2	Mixto (dependiente de la dosis)	Blair & Webster, 2007
F	Reptil	<i>Chrysemys picta</i>	Edad	Tamaño, éxito de F2	Jóven < viejo	Paitz et al. 2007
F	Roedor	<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>	Edad	Tiempo, éxito de F2	Incremento con edad	Descamps et al. 2007
F/M	Pájaro	<i>Delichia urbica</i>	Inmune	Tiempo, éxito de F2	Tratamiento > control	Marzal et al. 2008
F	Roedor	<i>Peromyscus mentulatus</i>	Inmune	Tamaño, éxito de F2	Tratamiento > control	Schwanz et al. 2008
F	Insecto	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	Inmune	Tamaño	Tratamiento > control, mixto	Altinciek et al. 2008
F	Roedor	<i>Peromyscus mentulatus</i>	Inmune	Tamaño	Tratamiento > control	Schwanz, 2008
F	Ungulado	<i>Kobus megaceros</i>	Edad	Tamaño, cociente de sexo	Incremento con edad	Bercovitch et al. 2009
F	Insecto	<i>Nicrophorus orbicollis</i>	Edad	Tamaño, conductual	Mixto	Creighton et al. 2009
F	Ungulado	<i>Cervus elaphus</i>	Edad	Tamaño	Incremento con edad	Clutton-Brock et al. 2009
F	Insecto	<i>Nauphoeta cinera</i>	Dieta	Tamaño	Mixto	Barrett et al. 2009
F	Insecto	<i>Nicrophorus vespilloides</i>	Inmune	Éxito de F2	Tratamiento > control	Cotter et al. 2010
F	Primate	<i>Macaca mulatta</i>	Edad	Conductual	Incremento con edad	Hoffman, 2010
F	Pájaro	<i>Troglodytes aedon</i>	Inmune	Tamaño, cociente de sexo	Tratamiento > control	Bowers et al. 2012
F	Insecto	<i>Cardiocondyla obscurior</i>	Edad	Tamaño	Incremento con edad	Heinze & Schrempf, 2012
F	Pájaro	<i>Troglodytes aedon</i>	Inmune	Tamaño, éxito de F2	Tratamiento > control	Bowers et al. 2015
F	Insecto	<i>Heliothis verescens</i>	Inmune	Tamaño (mixto); conductual	Mixto	Staudacher et al. 2015
F/M	Anfibio	<i>Litoria verreauxii alpina</i>	Inmune	Tamaño	Tratamiento > control	Brannelly et al. 2016
F	Insecto	<i>Cardiocondyla obscurior</i>	Inmune	Tamaño	Tratamiento > control	Giehr et al. 2017
F	Nemátodo	<i>Heligmosomoides vespilloides</i>	Inmune	Tamaño	Tratamiento > control	Guivier et al. 2017
F	Insecto	<i>Gryllus texensis</i>	Simulación de deperedación	Tamaño	Tratamiento > control	Adamo & McKee, 2017
F	Pez	<i>Taeniopygia guttata</i>	Inmune	Tamaño	Tratamiento > control	Sköld-Chiriac et al. 2018
F	Insecto	<i>Drosophila melanogaster</i>	Dieta + inmune	Tamaño	Tratamiento > control	Hudson et al. 2019

## Literatura citada

Adamo, S. A. (1999). Evidence for adaptive changes in egg laying in crickets exposed to bacteria and parasites. *Animal Behaviour*, 57, 117-124.

Adamo, S. A., y McKee, R. (2017). Differential effects of predator cues versus activation of fight-or-flight behaviour on reproduction in the cricket *Gryllus texensis*. *Animal Behaviour*, 134, 1-8.

Ah-King, M., Barron, A. B., y Herberstein, M. E. (2014). Genital evolution: why are females still understudied?. *PLoS biology*, 12, e1001851.

Ah-King, M. (2022). The history of sexual selection research provides insights as to why females are still understudied. *Nature Communications*, 13(, 6976.

Alexander, C., y Rietschel, E. T. (2001). Invited review: bacterial lipopolysaccharides and innate immunity. *Journal of endotoxin research*, 7, 167-202.

Alonso, J. C., Magana, M., Martin, C. A., y Palacin, C. (2010). Sexual traits as quality indicators in lekking male great bustards. *Ethology*, 116, 1084-1098.

Alonzo, S. H., y Pizzari, T. (2010). Male fecundity stimulation: conflict and cooperation within and between the sexes: model analyses and coevolutionary dynamics. *The American Naturalist*, 175, 174-185.

Altincicek, B., Gross, J., y Vilcinskas, A. (2008). Wounding-mediated gene expression and accelerated viviparous reproduction of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*. *Insect Molecular Biology*, 17, 711-716.

Amaro-Sánchez, T., Ruiz-Guzmán, G., Hernández-Martínez, S., Krams, I., Rantala, M. J., & Contreras-Garduño, J. (2023). Effect of juvenile hormone on phenoloxidase and hemocyte number: The role of age, sex, and immune challenge. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 265, 110827.

Amundsen, T. (2000a). Female ornaments: genetically correlated or sexually selected.

*Animal signals: Signalling and signal design in animal communication*, 133-154.

Amundsen, T. (2000b). Why are female birds ornamented?. *Trends in Ecology & Evolution*,

15, 149-155.

Amundsen, T., y Pärn, H. E. N. R. I. K. (2006). Female coloration: review of functional and nonfunctional hypotheses. *Bird Coloration*, 2, 280-345.

Amorim, M. C. P., y Neves, A. S. M. (2007). Acoustic signalling during courtship in the painted goby, *Pomatoschistus pictus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87, 1017-1023.

Amorim, M. C. P., Pedroso, S. S., Bolgan, M., Jordão, J. M., Caiano, M., y Fonseca, P. J. (2013). Painted gobies sing their quality out loud: acoustic rather than visual signals advertise male quality and contribute to mating success. *Functional Ecology*, 27, 289-298.

An, D., y Waldman, B. (2016). Enhanced call effort in Japanese tree frogs infected by amphibian chytrid fungus. *Biology Letters*, 12, 20160018.

Andersson, M. B. (1994) Sexual selection. Princeton, *Princeton University Press*.

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

Backwell, P. R., Jennions, M. D., Christy, J. H., y Schober, U. (1995). Pillar building in the fiddler crab *Uca beebei*: evidence for a condition-dependent ornament. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 36, 185-192.

Balsby, T. J. (2000). Song activity and variability in relation to male quality and female choice in whitethroats *Sylvia communis*. *Journal of Avian Biology*, 31, 56-62.

Barrett, E. L., Hunt, J., Moore, A. J., y Moore, P. J. (2009). Separate and combined effects of nutrition during juvenile and sexual development on female life-history trajectories: the thrifty phenotype in a cockroach. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 3257-3264.

Bateman, A. J. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2, 349-368.

Bercovitch, F. B., Loomis, C. P., y Rieches, R. G. (2009). Age-specific changes in reproductive effort and terminal investment in female *Nile lechwe*. *Journal of Mammalogy*, 90, 40-46.

Bhattacharya, A. K., Ameel, J. J., y Waldbauer, G. P. (1970). A method for sexing living pupal and adult yellow mealworms. *Annals of the Entomological Society of America*, 63, 1783-1783.

Birkhead, T. R., y Pizzari, T. (2002). Postcopulatory sexual selection. *Nature reviews genetics*, 3, 262-273.

Blackwell, A. L. B. (1875). *The sexes throughout nature*. GP Putnam.

Blair, L., y Webster, J. P. (2007). Dose-dependent schistosome-induced mortality and morbidity risk elevates host reproductive effort. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 54-61.

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

Bonneaud, C., Mazuc, J., Chastel, O., Westerdaal, H., y Sorci, G. (2004). Terminal investment induced by immune challenge and fitness traits associated with major histocompatibility complex in the house sparrow. *Evolution*, 58, 2823-2830.

Bowers, E. K., Smith, R. A., Hodges, C. J., Zimmerman, L. M., Thompson, C. F., y Sakaluk, S. K. (2012). Sex-biased terminal investment in offspring induced by maternal immune challenge in the house wren (*Troglodytes aedon*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 2891-2898.

Bowers, E. K., Bowden, R. M., Sakaluk, S. K., y Thompson, C. F. (2015). Immune activation generates corticosterone-mediated terminal reproductive investment in a wild bird. *The American Naturalist*, 185, 769-783.

Bradbury, J., y Vehrencamp, S. (2011). *Principles of animal communication*. Sunderland: Sinauer Associates.

Brannelly, L. A., Webb, R., Skerratt, L. F., y Berger, L. (2016). Amphibians with infectious disease increase their reproductive effort: evidence for the terminal investment hypothesis. *Open Biology*, 6, 150251.

Brey, P. T., Lee, W. J., Yamakawa, M., Koizumi, Y., Perrot, S., Francois, M., y Ashida, M. (1993). Role of the integument in insect immunity: epicuticular abrasion and induction of cecropin synthesis in cuticular epithelial cells. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 90, 6275-6279.

Bryning, G. P., Chambers, J., y Wakefield, M. E. (2005). Identification of a sex pheromone from male yellow mealworm beetles, *Tenebrio molitor*. *Journal of Chemical Ecology*, 31, 2721-2730.

Buchanan, K. L. (2000). Stress and the evolution of condition-dependent signals. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 156-160.

Buchanan, K. L., Spencer, K. A., Goldsmith, A. R., y Catchpole, C. K. (2003). Song as an honest signal of past developmental stress in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270, 1149-1156.

Catoni, C., Peters, A., y Schaefer, H. M. (2008). Life history trade-offs are influenced by the diversity, availability and interactions of dietary antioxidants. *Animal Behaviour*, 76, 1107-1119.

Carazo, P., Sanchez, E., Font, E., y Desfilis, E. (2004). Chemosensory cues allow male *Tenebrio molitor* beetles to assess the reproductive status of potential mates. *Animal Behaviour*, 68, 123-129.

Chadwick, W., y Little, T. J. (2005). A parasite-mediated life-history shift in *Daphnia magna*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272, 505-509.

Chapman, T., Arnqvist, G., Bangham, J., y Rowe, L. (2003). Sexual conflict. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 41-47.

Clutton-Brock, T. H. (1984). Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *The American Naturalist*, 123, 212-229.



Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E., y Albon, S. D. (1982). Red deer: behaviour and ecology of two sexes. *University of Chicago press*.

Clutton-Brock, T. (2007). Sexual selection in males and females. *Science*, 318, 1882-1885.

Clutton-Brock, T. H., y Huchard, E. (2013). Social competition and selection in males and females. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368, 20130074.

Contreras-Garduño, J., Méndez-López, T. T., Patiño-Morales, A., González-Hernández, G. A., Torres-Guzmán, J. C., Krams, I., y Ruiz-Guzmán, G. (2019). The costs of the immune memory within generations. *The Science of Nature*, 106, 59.

Côté, S. D., y Festa-Bianchet, M. (2001). Reproductive success in female mountain goats: the influence of age and social rank. *Animal Behaviour*, 62, 173-181.

Cotter, S. C., Ward, R. J., y Kilner, R. M. (2010). Age-specific reproductive investment in female burying beetles: Independent effects of state and risk of death. *Functional Ecology*, 25, 652-660.

Cotter, S. C., Simpson, S. J., Raubenheimer, D., y Wilson, K. (2011). Macronutrient balance mediates trade-offs between immune function and life history traits. *Functional Ecology*, 25, 186-198.

Creighton, J. C., Heflin, N. D., y Belk, M. C. (2009). Cost of reproduction, resource quality, and terminal investment in a burying beetle. *The American Naturalist*, 174, 673-684.

Dawkins, R. (1976). *Battle of the sexes*. En: *The selfish gene*. Oxford: Oxford University Press.

Descamps, S., Boutin, S., Berteaux, D., y Gaillard, J. M. (2007). Female red squirrels fit Williams' hypothesis of increasing reproductive effort with increasing age. *Journal of Animal Ecology*, 1192-1201.

Dougherty, L. R., van Lieshout, E., McNamara, K. B., Moschilla, J. A., Arnqvist, G., y Simmons, L. W. (2017). Sexual conflict and correlated evolution between male persistence and female resistance traits in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284, 20170132.

Dowling, D. K., y Simmons, L. W. (2009). Reactive oxygen species as universal constraints in life-history evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276, 1737-1745.

Duffield, K. R., Hunt, J., Rapkin, J., Sadd, B. M., y Sakaluk, S. K. (2015). Terminal investment in the gustatory appeal of nuptial food gifts in crickets. *Journal of Evolutionary Biology*, 28, 1872-1881.

Duffield, K. R., Bowers, E. K., Sakaluk, S. K., y Sadd, B. M. (2017). A dynamic threshold model for terminal investment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71, 185.

Edward, D. A., y Chapman, T. (2011). The evolution and significance of male mate choice. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 647-654.

Ericsson, G., Wallin, K., Ball, J. P., y Broberg, M. (2001). Age-related reproductive effort and senescence in free-ranging moose, *Alces alces*. *Ecology*, 82, 1613-1620.

Engqvist, L., & Sauer, K. P. (2001). Strategic male mating effort and cryptic male choice in a scorpionfly. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268, 729-735.

Engqvist, L., & Sauer, K. P. (2002). A life-history perspective on strategic mating effort in male scorpionflies. *Behavioral Ecology*, 13, 632-636.

Festa-Bianchet, M. (1988). Nursing behaviour of bighorn sheep: correlates of ewe age, parasitism, lamb age, birthdate and sex. *Animal Behaviour*, 36, 1445-1454.

Folstad, I., y Karter, A. J. (1992). Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *The American Naturalist*, 139, 603-622.

Gao, K., van Wijk, M., Dang, Q. T., Heckel, D. G., Zalucki, M. P., y Groot, A. T. (2021). How healthy is your mate? Sex-specific consequences of parasite infections in the moth *Helicoverpa armigera*. *Animal Behaviour*, 178, 105-113.

Giehr, J., Grasse, A. V., Cremer, S., Heinze, J., y Schrempf, A. (2017). Ant queens increase their reproductive efforts after pathogen infection. *Royal Society Open Science*, 4, 170547.

Gonzalez-Karlsson, A., Golov, Y., Steinitz, H., Moncaz, A., Halon, E., Horowitz, A. R., y Harari, A. R. (2021). Males perceive honest information from female released sex pheromone in a moth. *Behavioral Ecology*, 32, 1127-1137.

Gowaty, P. A. (2008). Reproductive compensation. *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 1189-1200.

Graves, E. E., y Eadie, J. M. (2020). White eye patches of female wood ducks, *Aix sponsa*, vary markedly in size and may reflect individual status or condition. *Animal Behaviour*, 167, 41-53.

Gray, D. A. (1997). Female house crickets, *Acheta domesticus*, prefer the chirps of large males. *Animal Behaviour*, 54, 1553-1562.

Green, K. K., y Madjidian, J. A. (2011). Active males, reactive females: stereotypic sex roles in sexual conflict research?. *Animal Behaviour*, 81, 901-907.

Griffith, O. L., Vakili, R., Currie, R. W., & Vanderwel, D. (2020). The effect of mating on the sex pheromone system of the yellow mealworm beetle, *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Stored Products Research*, 86.

Guivier, E., Lippens, C., Faivre, B., y Sorci, G. (2017). Plastic and micro-evolutionary responses of a nematode to the host immune environment. *Experimental Parasitology*, 181, 14-22.

Gustafsson, L., Nordling, D., Andersson, M. S., Sheldon, B. C., y Qvarnström, A. (1994). Infectious diseases, reproductive effort and the cost of reproduction in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 346, 323-331.

Hamilton, W. D., y Zuk, M. (1982). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?. *Science*, 218, 384-387.

Hanssen, S. A. (2006). Costs of an immune challenge and terminal investment in a long-lived bird. *Ecology*, 87, 2440-2446.

Hare, R. M., y Simmons, L. W. (2019). Sexual selection and its evolutionary consequences in female animals. *Biological Reviews*, 94, 929-956.

Happ, G.M. (1969). Multiple sex pheromones of the mealworm beetle, *Tenebrio molitor*. *Nature*, 222: 180–181.

Happ, G. M., y Wheeler, J. (1969). Bioassay, preliminary purification, and effect of age, crowding, and mating on the release of sex pheromone by female *Tenebrio molitor*. *Annals of the Entomological Society of America*, 62, 846-851.

Heinze, J., y Schrempf, A. (2012). Terminal investment: individual reproduction of ant queens increases with age. *PLoS One*, 7, e35201.

Hill, G. E. (2011). Condition-dependent traits as signals of the functionality of vital cellular processes. *Ecology Letters*, 14, 625-634.

Hoffman, C. L., Higham, J. P., Mas-Rivera, A., Ayala, J. E., y Maestripieri, D. (2010). Terminal investment and senescence in rhesus macaques (*Macaca mulatta*) on Cayo Santiago. *Behavioral Ecology*, 21, 972-978.

Holland, B., y Rice, W. R. (1998). Perspective: chase-away sexual selection: antagonistic seduction versus resistance. *Evolution*, 52, 1-7.

Hudson, A. L., Moatt, J. P., y Vale, P. F. (2019). Terminal investment strategies following infection are dependent on diet. *Journal of Evolutionary Biology*, 33, 309-317.

Hunt, J., Brooks, R., y Jennions, M. D. (2005). Female mate choice as a condition-dependent life-history trait. *The American Naturalist*, 166, 79-92.

Huuskonen, H., Haakana, H., y KEKÄLÄINEN, J. (2009). Offspring performance is linked to parental identity and male breeding ornamentation in whitefish. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98, 532-539.

Jehan, C., Sabarly, C., Rigaud, T., y Moret, Y. (2021). Late-life reproduction in an insect: terminal investment, reproductive restraint or senescence. *Journal of Animal Ecology*, 90, 282-297

Jeřeta, M., Myřková, M., Źáková, J., Crha, I., Crha, K., Chmelíková, E., y Ventruba, P. (2020). Can oocytes repair fragmented DNA of spermatozoa?. *Medical Journal of Cell Biology*, 8, 73-77.

Johnstone, R. A., Reynolds, J. D., y Deutsch, J. C. (1996). Mutual mate choice and sex differences in choosiness. *Evolution*, 50, 1382-1391.

Kelly, C. D., Stoehr, A. M., Nunn, C., Smyth, K. N., y Prokop, Z. M. (2018). Sexual dimorphism in immunity across animals: a meta-analysis. *Ecology Letters*, 21, 1885-1894.

Kivleniece, I., Krams, I., Dauķšte, J., Krama, T., y Rantala, M. J. (2010). Sexual attractiveness of immune-challenged male mealworm beetles suggests terminal investment in reproduction. *Animal Behaviour*, 80, 1015-1021.

Kokko, H., y Johnstone, R. A. (2002). Why is mutual mate choice not the norm? Operational sex ratios, sex roles and the evolution of sexually dimorphic and monomorphic

signalling. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357, 319-330.

Kokko, H., & Jennions, M. D. (2008). Sexual conflict: the battle of the sexes reversed. *Current Biology*, 18, R121-R123.

Krams, I., Daukšte, J., Kivleniece, I., Krama, T., Rantala, M. J., Ramey, G., y Šauša, L. (2011). Female choice reveals terminal investment in male mealworm beetles, *Tenebrio molitor*, after a repeated activation of the immune system. *Journal of Insect Science*, 11, 56.

Krams, I. A., Krama, T., Moore, F. R., Rantala, M. J., Mänd, R., Mierauskas, P., y Mänd, M. (2015). Resource availability as a proxy for terminal investment in a beetle. *Oecologia*, 178, 339-345.

Lehtonen, T. K. (2012). Signal value of male courtship effort in a fish with paternal care. *Animal Behaviour*, 83, 1153-1161.

Lochmiller, R. L., y Deerenberg, C. (2000). Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity?. *Oikos*, 88, 87-98.

Marzal, A., Bensch, S., Reviriego, M., Balbontin, J., y De Lope, F. (2008). Effects of malaria double infection in birds: one plus one is not two. *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 979-987.

Minchella, D. J., y Loverde, P. T. (1981). A cost of increased early reproductive effort in the snail *Biomphalaria glabrata*. *The American Naturalist*, 118, 876-881.

Møller, A. P. (1990). Parasites and sexual selection: current status of the Hamilton and Zuk hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, 3, 319-328.

Møller, A. P., & Saino, N. (1994). Parasites, immunology of hosts, and host sexual selection. *The Journal of parasitology*, 850-858.

Monaghan, P., Metcalfe, N. B., y Torres, R. (2009). Oxidative stress as a mediator of life history trade-offs: mechanisms, measurements and interpretation. *Ecology Letters*, 12, 75-92.

Moret, Y. (2006). 'Trans-generational immune priming': specific enhancement of the antimicrobial immune response in the mealworm beetle, *Tenebrio molitor*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273, 1399-1405.

Nielsen, M. L., y Holman, L. (2012). Terminal investment in multiple sexual signals: immune-challenged males produce more attractive pheromones. *Functional Ecology*, 26, 20-28.

Niveditha, S., Deepashree, S., Ramesh, S. R., y Shivanandappa, T. (2017). Sex differences in oxidative stress resistance in relation to longevity in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Comparative Physiology B*, 187, 899-909.

Nunn, C. L., Lindenfors, P., Pursall, E. R., y Rolff, J. (2009). On sexual dimorphism in immune function. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364, 61-69.

Paitz, R. T., Harms, H. K., Bowden, R. M., y Janzen, F. J. (2007). Experience pays: offspring survival increases with female age. *Biology Letters*, 3, 44-46.



- Parker, G. A. (1979). Sexual selection and sexual conflict. *Sexual selection and reproductive competition in insects*, 123, 166.
- Part, T., Gustafsson, L., y Moreno, J. (1992). " Terminal investment" and a sexual conflict in the collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *The American Naturalist*, 140, 868-882.
- Pitafi, K. D., Simpson, R., y Day, T. H. (1995). Male mate choice for fecund females in seaweeds flies. *Pakistan Journal of Zoology*, 27, 233-240.
- Pizzari, T., y Snook, R. R. (2003). Perspective: sexual conflict and sexual selection: chasing away paradigm shifts. *Evolution*, 57, 1223-1236.
- Pugesek, B. H. (1981). Increased reproductive effort with age in the California gull (*Larus californicus*). *Science*, 212, 822-823.
- Rantala, M. J., Kortet, R., Kotiaho, J. S., Vainikka, A., y Suhonen, J. (2003). Condition dependence of pheromones and immune function in the grain beetle *Tenebrio molitor*. *Functional Ecology*, 17, 534-540.
- Rantala, M. J., Dubovskiy, I. M., Pölkki, M., Krama, T., Contreras-Garduño, J., y Krams, I. A. (2020). Effect of juvenile hormone on resistance against entomopathogenic fungus *Metarhizium robertsii* differs between sexes. *Journal of Fungi*, 6, 298.
- Reznick, D. (1985). Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos*, 257-267.

Reznick, D., Nunney, L., y Tessier, A. (2000). Big houses, big cars, superfleas and the costs of reproduction. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 421-425.

Rigby, M. C., y Moret, Y. (2000). Life-history trade-offs with immune defenses. En R. Poulin, S. Morand, y A. Shorping (Eds.), *Evolutionary biology of host-parasite relationships: Theory meets reality* (pp. 129–142). Elsevier.

Ritchie, M. G. (2007). Sexual selection and speciation. *Annual Reviews Ecology Evolution and Systematics*, 38, 79-102.

Roughgarden, J., Oishi, M., & Akçay, E. (2006). Reproductive social behaviour: cooperative games to replace sexual selection. *Science*, 311, 965-969.

Roughgarden, J., & Akçay, E. (2010). Do we need a Sexual Selection 2.0?. *Animal Behaviour*, 79, e1-e4.

Roff, D. A. (1992). The evolution of life histories. Theory and analysis. *Chapman and Hall*, London, U. K

Rönn, J., Katvala, M., y Arnqvist, G. (2007). Coevolution between harmful male genitalia and female resistance in seed beetles. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 10921-10925.

Ruiz-Guzmán, G., Cordero-Molina, S., Krams, I., y Contreras-Garduño, J. (2020). Interactions between oxidative stress and attractiveness to mates and individual mate choice in the beetle *Tenebrio molitor*. *Ethology*, 127, 109-116.

Sadd, B., Holman, L., Armitage, H., Lock, F., Marland, R., y Siva-Jothy, M. T. (2006).

Modulation of sexual signalling by immune challenged male mealworm beetles (*Tenebrio molitor*, L.): evidence for terminal investment and dishonesty. *Journal of Evolutionary Biology*, 19, 321-325.

Sanz, J. J., Arriero, E., Moreno, J., y Merino, S. (2001). Interactions between hemoparasite status and female age in the primary reproductive output of pied flycatchers. *Oecologia*, 126, 339-344.

Smith, J. M., y Harper, D. (2003). *Animal signals*. Oxford University Press.

Schluter, D., Price, T. D., y Rowe, L. (1991). Conflicting selection pressures and life history trade-offs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 246, 11-17.

Schnupf, P., Gaboriau-Routhiau, V., y Cerf-Bensussan, N. (2013). Host interactions with segmented filamentous bacteria: an unusual trade-off that drives the post-natal maturation of the gut immune system. En *Seminars in Immunology* (Vol. 25, No. 5, pp. 342-351). Academic Press.

Schwanz, L. E. (2008). Chronic parasitic infection alters reproductive output in deer mice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 1351-1358.

Sheldon, B. C., y Verhulst, S. (1996). Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 317-321.

Shoemaker, K. L., Parsons, N. M., y Adamo, S. A. (2006). Mating enhances parasite resistance in the cricket *Gryllus texensis*. *Animal Behaviour*, 71, 371-380.

- Shuster, S. M. (2009). Sexual selection and mating systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 10009-10016.
- Sköld-Chiriac, S., Nilsson, J. Å., y Hasselquist, D. (2019). Immune challenge induces terminal investment at an early breeding stage in female zebra finches. *Behavioral Ecology*, 30, 166-171.
- Snyder, B. F., & Gowaty, P. A. (2007). A reappraisal of Bateman's classic study of intrasexual selection. *Evolution*, 61, 2457-2468.
- Stearns, S. C. (1976). Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology*, 51, 3-47.
- Staudacher, H., Menken, S. B., y Groot, A. T. (2015). Effects of immune challenge on the oviposition strategy of a noctuid moth. *Journal of Evolutionary Biology*, 28(8), 1568-1577.
- Stearns, S. C. (1989). Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*, 3, 259-268.
- Stearns, S. C. (1992). The evolution of life histories. *Oxford University Press*.
- Tanaka, Y., Honda, H., Ohsawa, K., y Yamamoto, I. (1986). A sex attractant of the yellow mealworm, *Tenebrio molitor*, and its role in the mating behaviour. *Journal of Pesticide Science*, 11, 49-55.
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. En *Sexual Selection and the Descent of Man*.

Vanderwel, D., Bacala, C. H., Bacala, R., y Currie, R. W. (2017). Clarification of the role of 4-methylnonanol, female-produced sex pheromone of the yellow mealworm beetle, *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Stored Products Research*, 70, 60-64.

Weil, Z. M., Martin, L. B., Workman, J. L., y Nelson, R. J. (2006). Immune challenge retards seasonal reproductive regression in rodents: evidence for terminal investment. *Biology Letters*, 2, 393-396.

West-Eberhard, M. J. (1983). Sexual selection, social competition, and speciation. *The Quarterly Review of Biology*, 58, 155-183.

Williams, G. C. (1966). Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist*, 100, 687-690.

Zahavi, A. (1975). Mate selection—a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53, 205-214.

Zuk, M., Simmons, L. W., Rotenberry, J. T., y Stoehr, A. M. (2004). Sex differences in immunity in two species of field crickets. *Canadian Journal of Zoology*, 82, 627-634.

