

39  
2ej.



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM

## PROTANDRIA Y CONDUCTA DE APAREAMIENTO EN *Sphenarium purpurascens.*

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:  
B I O L O G O  
P R E S E N T A :  
RAUL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA

000208971



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.

A la memoria de mi padre Sr. Fernando Cueva Del Castillo Martín Del Campo

Con gratitud a mi madre Sra. Ana María Mendoza Vda. de Cueva

A la Dra. en Ciencias Teresa Breña.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento al Biól. Zenón Cano Santana , director de esta tesis, por la ayuda, asesoría y amistad que me brindó durante el desarrollo de este trabajo y a lo largo de los años que llevamos de conocernos.

De forma similar quiero agradecer a los miembros del jurado: Biól. Carlos Cordero, Dr. Constantino Macías, Dr. Juan Núñez y Dr. César Domínguez por la cuidadosa revisión que hicieron de esta tesis, que con mucho ayuda a mejorar la versión final.

A la técnica del laboratorio de Ecología teórica, Biól. Gabriela Jiménez por sus atenciones y apoyo en el tiempo que labore en el laboratorio del Dr. Soberón

Al Biol. Eduardo Morales, por la asesoría que me ofreció de manera desinteresada.

A la técnica del laboratorio de Genética y evolución, M. en C. Nidia Pérez por haberme permitido el acceso al equipo de cómputo de su laboratorio.

A la Dra. Elena Alvarez-Bulla por permitirme utilizar su laboratorio durante parte del trabajo experimental.

Al Dr. Rodolfo Dirzo por permitir mi estancia como paracaidista en su laboratorio durante un año.

A Alvaro Chaos y Cuauhtémoc Chávez por su ayuda con la computadora y por la amistad que me han brindado estos años.

De forma simiar quisiera agradecer a los Biólogos Ivan Espinola e Ignacio Castellanos por haberme ayudado eventualmente en parte del trabajo de campo así como por su amistad.

Finalmente quiero agradecer a mis amigos con los que convivi en la carrera y que en su momento me ayudaron de manera incondicional y desinteresada Pilar y Patán que la acompaña, Hugo, Tanga, Tamara y Carmen.

## INDICE

RESUMEN	1
I. INTRODUCCION	2
1.1. Selección sexual	4
1.2. Arena ecológica	5
1.3. Tamaño corporal	6
1.3.1 Protandria	8
1.4. El papel de la coloración corporal	9
1.5. Objetivos	9
II. SITIO Y SISTEMA DE ESTUDIO	
2.1. Area de estudio	9
2.2. Historia Natural de <i>Sphenarium purpurascens</i>	10
III. MATERIALES Y METODOS	
3.1. Estimadores del peso fresco	14
3.2. Proporción sexual, tamaño corporal y coloración	14
3.3. Relación entre coloración y tamaño	14
3.4. Relación de tamaño corporal y coloración en las parejas en cópula o resguardo	15
3.5. Colecta y mantenimiento de insectos	16
3.6. Observaciones conductuales	17
3.7. Asociación de pareja en función del tamaño	17
3.8. Relación entre peso de la hembra y el peso de la puesta	18
3.9. Tamaño corporal y éxito de desplazamiento	18
3.10. Variación en el tiempo de receptividad	19
IV. RESULTADOS	
4.1. Estimadores del peso fresco	20
4.2. Conducta sexual	
4.2.1. Cortejo y conducta de rechazo de las hembras	20
4.2.2. Conducta de resguardo	23
4.2.3. Conducta de desplazamiento	23
4.3. Variación temporal de la estructura de tamaños	25
4.4. Variación temporal de las frecuencias de coloración	25
4.5. Proporciones sexuales	28
4.6. Relación de tamaños de las parejas en cópula	30
4.7. Tamaño corporal y éxito en el apareamiento	36
4.8. Tamaño de la hembra y masa de la oviposición	36
4.9. Intentos de desplazamiento	37
4.10. Coloración y apareamiento	37
4.11. Tiempo de receptividad y duración de la cópula	38
V. DISCUSION	
5.1. Conducta de apareamiento	43
5.2. Variación temporal del la estructura de tamaños	44
5.3. Variación temporal de la coloración	44
5.4. Protandria, tamaño del cuerpo y formación de pareja	45
5.5. Papel de la coloración en la formación de pareja	47
VI. CONCLUSIONES Y PERPECTIVAS	49
LITERATURA CITADA	51

## RESUMEN

En este trabajo se describen (1) los patrones de conducta relacionadas con el apareamiento en *Sphenarium purpurascens*, (2) la importancia del tamaño corporal y la coloración en esta especie, y (3) la variación temporal en la proporción sexual, y en las frecuencias de individuos de diferente tamaño y coloración en ambos sexos.

Para este fin se realizó lo siguiente: (1) muestreos quincenales de organismos adultos, de agosto a diciembre durante 1992, (2) se determinaron tanto para machos como para hembras las probabilidades de formación de parejas en función del tamaño de los individuos del otro sexo, (3) se determinó en laboratorio la relación existente entre el tamaño relativo de los machos y su capacidad para desplazar a machos en monta.

Los resultados más importantes fueron los siguientes: (1) se encontró una proporción significativamente diferente de 1:1 durante la época de reproducción, (2) las frecuencias de individuos de diferente coloración variaron temporalmente en ambos sexos, (3) los machos grandes formaron pareja con hembras grandes como pequeñas, (4) los machos de mayor talla tuvieron mayores probabilidades de éxito al desplazar a machos que se encontraban en monta, en relación con los machos pequeños, (5) en los muestreos de campo se encontró una correlación positiva entre el tamaño del macho y el de la hembra que resguardaba o copulaba, (6) conforme avanzó la estación, el tiempo de receptividad de las hembras decreció y la frecuencia relativa de machos pequeños aumentó.



## I. INTRODUCCION

### 1.1. Selección sexual.

El concepto de selección sexual fue propuesto por Darwin (1859) para explicar la ocurrencia de dimorfismo sexual, así como la presencia de ornamentos en los machos. Este proceso tiene su origen en las diferencias en los costos energéticos que representan la producción de los gametos en cada sexo (Trivers 1978). Los machos invierten mucho menos recursos en la producción de una célula sexual, mientras que las hembras invierten una cantidad considerable de recursos para la formación del óvulo, así como para el aprovisionamiento del cigoto una vez que el óvulo es fecundado. De esta forma el éxito reproductivo de los machos no depende de su capacidad para producir células sexuales, sino de su habilidad para fecundar los huevos con estas células. En contraste, el éxito reproductivo de las hembras está limitado por la capacidad de producir huevos viables para ser fertilizados. La selección sexual se divide en dos tipos, selección intrasexual e intersexual. La selección intrasexual consiste en la competencia entre los miembros de un sexo (típicamente machos), por el acceso a las hembras, o por la posesión de recursos preferidos por éstas. El conflicto entre miembros de un mismo sexo por el apareamiento es común en la naturaleza (Eberhard 1982, Ostroen 1983, Faber y Baylis 1993, Herrera y MacDonald 1993). Ya Darwin en 1859 se refirió a este proceso como "the law of battle", mencionando que la selección intrasexual puede originar y favorecer la evolución de armas especializadas y órganos defensivos, así como las diferencias sexuales en forma y tamaño (Eberhard 1982), y la elaboración de diversos órganos para la comunicación entre los oponentes (Arak 1988). La presencia de algunas de estas estructuras puede resultar costosa para los machos en términos energéticos o en un incremento en el riesgo de depredación. Sin embargo, este costo no representa una desventaja, si la ganancia en el éxito reproductivo es mayor que el detrimento en la sobrevivencia. Se podría esperar que la contienda intrasexual conduzca a una "carrera armamentista", debido a que el éxito en el apareamiento no depende en forma absoluta del tamaño o de las

ventajas que confieran estas estructuras para el combate o para la atracción de las hembras, sino de la frecuencia en la que estén representadas en la población (Harvey y Bradbury 1991). Estas características, al favorecer a ciertos individuos y ser heredables, pueden cambiar su valor promedio en la siguiente generación hacia valores más grandes o más pequeños según el caso. Se han sugerido tres consecuencias posibles de este proceso (Harvey y Bradbury 1991, O'Donald 1985): (i) la carrera armamentista puede continuar hasta que los machos portadores de estructuras grandes sean tan raros que la especie tiende a la extinción, (ii) se pueden presentar ciclos poblacionales donde las formas grandes proliferen para que, posteriormente, sean cada vez más raros permitiendo que los machos más pequeños puedan incrementar su frecuencia, reiniciando el proceso, y (iii) la población puede tender hacia una estructura de tamaños estable, en la cual costos y beneficios de los caracteres exagerados se encuentren balanceados. Las hembras que se aparean con los vencedores de conflictos entre machos asegurarían que sus crías masculinas sean también buenas, si al menos una parte de los caracteres involucrados en el éxito en los combates sean heredables (Macías-García 1993).

La selección intersexual está determinada por las preferencias de los miembros de un sexo (comúnmente hembras) para aparearse con los miembros del otro (comúnmente machos). Los mecanismos mediante los cuales ocurre este proceso pueden ser mediante la selección activa o pasiva de la pareja (Parker 1983, Maynard Smith 1987).

Las hembras pueden ser atraídas de forma pasiva por los ornamentos o por el cortejo de los machos. En este último caso la elección de la hembra puede actuar de dos maneras diferentes: (i) la hembra puede no tener una preferencia inicial por algún tipo de macho en particular, y su elección depende únicamente de los machos que se encuentren disponibles, o bien (ii) la elección de la hembra se puede realizar en función del tipo de macho que prefiera. En cualquiera de los casos, si las diferencias en la intensidad de la señal sexual (por ejemplo ornamentos o cantos) se relacionan con diferencias individuales en la viabilidad, se esperaría que las hembras ajusten su respuesta al gradiente de señal percibido, de tal manera que se incrementa la probabilidad de que el apareamiento ocurra con los machos que emiten la señal más intensa (Ryan 1985, Robertson 1986).

Por otra parte, las hembras pueden beneficiarse al elegir activamente a sus parejas potenciales obteniendo ventajas inmediatas, como son por ejemplo, los recursos que pueden ser utilizados durante la crianza (Trivers 1978). Alternativamente, las hembras al aparearse con los vencedores de las contiendas entre machos asegurarían que su descendencia masculina tuviera ciertas ventajas si al menos una parte de los caracteres involucrados fueran heredables. En ambos casos, los resultados en la elección de las hembras se traducirían en una mayor adecuación para las hembras (Macías-García 1993). Es importante considerar que la elección se puede ver afectada tanto por sus preferencias, como por la disponibilidad de machos (O'Donald 1985).

## 1.2. Arena ecológica.

Cuando un organismo incrementa su adecuación mediante un mayor número de cópulas, o por un apareamiento de gran calidad (en términos de un mayor número de descendientes) con respecto a otros organismos de su especie, la selección puede favorecer la evolución de mecanismos pre o postcopulatorios que incrementan su capacidad competitiva frente a otros miembros de su mismo sexo (Parker 1974). La forma más común de competencia precopulatoria consiste en la defensa de las hembras, así como de los territorios favorables para el apareamiento (Halliday 1978). Los combates por las hembras pueden ser por un proceso "ritualizado", como ocurre por ejemplo en el sapo *Bufo calamita* (Arak. 1988) y en diversos ortópteros como *Chorthippus brunneus* (Butlin et al. 1985), *Ligurotettix coquilletti* (Greenfield y Shelly 1985), *Grillodes suppicans* (Sakaluk 1991) y *Grillus bimaculatus* (Simmons 1991), o incluso llegar al enfrentamiento físico entre los machos, como en mamíferos tales como el elefante marino *Mirounga angustirostris* (Le Boeuf 1974) y el capibara *Hydrochaeris hydrochaeris* (Herrera y McDonald 1993), y en diferentes grupos de artrópodos como los coleópteros *Allomyrina dichotoma* (Siva-Jothy 1987) y *Coprophana euensifer* (Otronen 1988), y la araña *Zygoballus rufipes* (Faber y Baylis 1993).

Las formas en que se presenta la competencia postcopulatoria se encuentran muy diversificadas en los insectos (Parker 1970). Ello probablemente se debe a que en este

grupo de organismos, la oviposición ocurre mucho después de haberse realizado la cópula; por ello una hembra se puede aparear en varias ocasiones y con diferentes machos (Parker 1970, Waage 1984). Cuando esto ocurre, el esperma de los diferentes machos no tiene la misma oportunidad de fertilizar los huevos, debido a que pueden darse procesos de reemplazo, dilución o desplazamiento del esperma. Esta competencia espermática genera una presión de selección entre los machos que induce el desarrollo evolutivo de mecanismos para proteger el esperma del macho que ha copulado con una hembra y/o para la remoción del esperma almacenado por la hembra en apareamientos previos con otros machos (Parker 1970, 1973, Waage 1984). De este modo, la selección puede favorecer la movilidad extrema de los machos para encontrar y aparearse con el mayor número de hembras que les sea posible o resguardar, ya sea un área donde sea más probable encontrar a hembras receptivas, ó a la hembra con la que se ha copulado (Halliday 1978). En cualquiera de los casos, la inversión de tiempo de los machos con una cierta hembra reduce la probabilidad de encuentro con otras hembras, y puede justificarse sólo en tanto se incrementa la producción de descendientes del macho (Parker 1973). Los factores sociales y poblacionales, tales como la proporción sexual y la densidad poblacional, pueden influir en los patrones de apareamiento, ya que pueden intensificar o relajar la competencia entre los organismos de un sexo por el acceso al otro (Crespi 1989). Entre los factores que pueden ser moldeados por selección sexual se encuentran el tamaño del cuerpo, la protandria (i.e. la emergencia de los machos cierto tiempo antes que las hembras) (Thornhill y Alcock 1983) y la coloración (Endler 1991).

### **1.3. Tamaño corporal.**

La elección de pareja como función del tamaño del cuerpo es frecuente en poblaciones naturales (Arak 1983, Ridley 1983, Juliano 1985, Macías-García 1994, Patridge et al. 1987, Packer y Corbet 1989). Se ha demostrado que en diversos grupos de animales los machos grandes tienden a aparearse con hembras grandes (Manning 1975, Gwynne 1981, 1984, Marshall 1982, Elwood et al. 1987, Macías-García 1994), lo cual puede ser explicado, en parte, debido a que las hembras tienden generalmente a poner una mayor

cantidad de huevos (Ridley 1983) y los machos mayores pueden monopolizarlas con ventaja. Este hecho puede conferir ventajas selectivas a los individuos que tengan más progenie (Cooke y Davies 1985).

Si los machos de gran talla monopolizan a las hembras de mayores dimensiones, las hembras de menor tamaño tenderán a aparearse con machos subordinados (en función del acceso a las hembras), ya que éstos tienden a ser generalmente de dimensiones menores (Johnson en Thornhill y Alcock 1983). En el caso de las hembras, éstas pueden beneficiarse al elegir parejas grandes, obteniendo ventajas inmediatas como recursos que serán utilizados durante la crianza (Trivers 1978, Boggs y Gilbert 1979, Gwynne 1982, Gwynne 1984). En conclusión, tanto la competencia intrasexual como la elección de pareja por parte de las hembras pueden ocasionar que el apareamiento se realice en función del tamaño de los individuos de ambos sexos.

### **1.3. Protandria.**

La protandria es un fenómeno frecuente en insectos cuyas generaciones no se sobreponen (Thornhill y Alcock 1983), sin embargo su función no ha sido determinada con certeza; existiendo diversas hipótesis para explicarla. En primer lugar, se ha considerado a la protandria como un producto de la selección sexual (Wicklund y Solbreck 1982), motivada por el dimorfismo sexual en el tamaño de hembras y machos (Wicklund y Solbreck 1982, Thornhill y Alcock 1983), ya que en varios casos los machos que llegan a la madurez sexual tempranamente alcanzan tallas pequeñas (Wicklund y Solbreck 1991, Wicklund y Fagerstrom 1991). No obstante, este patrón no es generalizado, ya que es posible encontrar individuos de talla similar a otros machos que emergen sincrónicamente con las hembras (Hastings 1989, Wang et al. 1990). Este tipo de evidencia descarta en varios casos el efecto incidental de la protandria motivado por tasas diferenciales de desarrollo entre los sexos.

La protandria puede tener varias funciones (Thornhill y Alcock 1983), entre las que se le considera: (1) como un mecanismo para evitar la endogamia, ya que los machos al emerger antes que las hembras de un mismo grupo de huevos pueden dispersarse

reduciendo la probabilidad de aparearse con sus hermanas. (2) Un proceso selectivo mediante el cual los machos inadecuados mueren durante el período prereproductivo, antes de la emergencia de las hembras. (3) Un mecanismo que reduce el riesgo de muerte prereproductiva de las hembras a través de una rápida fertilización después de haber emergido; y (4) un proceso que permite el incremento en el número de eventos reproductivos de los machos. Wiklund y Fagestron (1977) han revisado estas hipótesis a la luz de la selección individual, considerando que la protandria podría ser un mecanismo tendiente a evitar la endogamia. Por otro lado, la eliminación de machos inadecuados y la reducción del riesgo de muerte prereproductiva de las hembras, son difíciles de sostener en términos de la selección individual, debido a que si los machos sacrificaran su interés reproductivo por el interés de las hembras o de la especie, si surgiera un macho mutante "interesado" por su éxito individual, el cual emergiera sincrónicamente con las hembras, sería favorecido por la selección, eliminando los riesgos de una emergencia prematura de los machos en las siguientes generaciones.

En el caso de la hipótesis (4), el riesgo de muerte prereproductiva es considerado como el costo de la protandria, la cual, sin embargo, puede proveer una ganancia reproductiva a los machos. Wiklund y Fagerstrom (1977) plantearon un modelo para mariposas, mediante el cual mostraron que aquellos machos que emergen primero tienen un mayor acceso a las hembras que aquellos que emergen posteriormente. Este modelo supone que las hembras sólo se aparean una vez después de haber eclosionado, y que la longevidad de todos los machos es similar, así como también lo son sus habilidades competitivas para la adquisición de cópulas. Bajo estas condiciones, el éxito reproductivo de los machos depende de la suma del número de hembras emergidas durante toda su vida reproductiva, dividido entre el total de encuentros de las hembras con los machos por día. Si todos los machos emergieran simultáneamente, tendrían la misma probabilidad de encontrar el mismo número de hembras que cualquier otro macho en la población, por lo que la suma sería la misma para todos los machos. Esto sólo podría ocurrir si la proporción cotidiana de emergencia de las hembras receptivas y los machos sobrevivientes fuera la misma durante toda la estación reproductiva. Este modelo supone que las hembras se aparean una

sola vez en su vida. Debido a que los machos emergen primero que las hembras y a que el número de hembras vírgenes decrece conforme avanza la época de reproducción, es de esperarse que los machos maximizen la probabilidad de aparearse con múltiples hembras vírgenes mediante una emergencia temprana (Wedell 1989).

En las especies en que ha sido posible estudiar la protandria, los resultados han sido diversos. Por ejemplo, en la mariposa *Euphydryas editha* no se encontraron diferencias significativas entre el número de apareamientos de aquellos machos que emergieron primero y los que lo hicieron sincrónicamente con las hembras (Baughman 1991), mientras que en la avispa *Sphecius grandis* se encontró que aquellos machos que emergieron primero presentaron un mayor número de apareamientos (Hastings 1989). Aunado a esto, se ha observado que las diferencias en la proporción sexual (machos/hembras) alcanzadas por una población, pueden variar entre temporadas reproductivas, por lo que la protandria puede tener un valor adaptativo en algunas temporadas y en otras no (Hastings 1989).

#### **1.4. El papel de la coloración corporal.**

La coloración juega un papel importante en la biología de los organismos, ya que como cualquier otra característica de un individuo, puede estar sujeta a selección natural o sexual (Darwin 1859, Wallace 1889, Endler 1978, 1980, Gunnarsson 1993, Moodie 1972). Así los patrones de coloración determinan como son percibidos los organismos, tanto por los individuos de su misma especie, como por sus presas y depredadores (Brodie 1993, Cox y Cox 1974, Endler 1978, 1980, Dearn y Davies 1988 y Dearn 1989, Isely 1938, Moodie 1972, Shuser 1990). La variación de estos patrones puede representar una característica adaptativa resultante de la selección operando sobre la variación fenotípica en un ambiente heterogéneo (Schennum y Willey 1979, Chapman y Dearn 1990, Moodie 1972). De esta manera, dependiendo de las condiciones ambientales de cada localidad, puede presentarse una variación en las frecuencias de individuos de diferente coloración en una población (Liebert y Brakefield 1990, Osawa y Nishida 1992).

La coloración, al ser objeto de selección sexual, puede incrementar las posibilidades de

apareamiento de un organismo al ser éste más vistoso (Borgia 1985, Cooke and Davies 1985). Sin embargo también puede incrementar el riesgo de ser depredado al volver al individuo más conspicuo ante sus enemigos (Endler 1978, 1980, Ward 1988, Milinski and Bakker 1990).

### **1.5. Objetivos.**

Los objetivos planteados para este trabajo fueron:

- (1) Describir los patrones de conducta relacionados con el apareamiento en la población de *Sphenarium purpurascens* en la Reserva del Pedregal de San Angel.
- (2) Determinar la importancia del tamaño y la coloración en el proceso de formación de pareja en esta especie.
- (3) Describir la variación temporal en la proporción sexual, y en la estructura de tamaño y color de ambos sexos.

## **II. SITIO Y SISTEMA DE ESTUDIO.**

### **2.1. Area de estudio.**

El estudio se realizó en la reserva ecológica del Pedregal de San Angel ,D.F., ubicada al SW del Valle de México, entre los paralelos 19°13'25" y 19°08'26" N y entre los meridianos 99°08'26" y los 99°20'22" W, a una altitud de 2600 m.s.n.m.

El clima es de tipo templado sin una estación fría pronunciada, C(wa)w(bi) según la clasificación de Koppen modificada por García (1964), correspondiendo la temperatura media máxima al mes de mayo (22.9°C) y la media mínima al mes de enero (10.1°C). La temporada de lluvia ocurre en los meses de junio a octubre y la seca de noviembre a mayo (Rzedowski 1954). Por lo general la humedad absoluta a lo largo del año es baja. La heterogeneidad topográfica genera un gran número de macro y microambientes, los cuales permiten el establecimiento de un elevado número de especies vegetales con una gran gama de requerimientos ambientales (Alvarez et al. 1982). La vegetación del Pedregal de San Angel, considerando la asociación *Senecionetum praecosis* es clasificada dentro de

los matorrales xerófilos característicos de las zonas áridas (Rzedowski 1983). Se ha considerado que dicha aridez es consecuencia de la pequeña cantidad de suelo desarrollado (Rzedowski 1954). La zona de trabajo se encuentra ubicada dentro de la reserva ecológica, a un costado del Jardín Botánico Exterior, quedando limitada hacia el E por la Avenida de los Insurgentes y al S por la zona residencial del Pedregal de San Angel (Fig 1). Las especies vegetales más comunes en esta área son *Verbesina virgata*, *Eupatorium petiolare*, *Senecio praecox*, *Buddleia cordata*, *Muhlenbergia robusta*, *Dahlia coccinea*, *Montanoa tomentosa* y *Eisenhardtia polystachya*.

## 2.2. Historia Natural de *Sphenarium purpurascens*.

*Sphenarium purpurascens* Charpentier (Orthoptera: Acrididae) es el insecto más conspicuo del Pedregal de San Angel durante la época de lluvias (Rios-Casanova 1993). Sus ninfas emergen a finales del mes de mayo (Cano-Santana 1987, 1994) y pasan por cinco estadios ninfales (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy 1989), aunque en algunas poblaciones en el valle de Puebla han sido registrados siete estadios (Méndez y Montoya 1993). Hay una variación considerable en el tamaño de los adultos de ambos sexos, siendo más evidente en los machos, y llegan a observarse adultos de este sexo con las dimensiones de ninfas de tercer estadio (longitud del fémur III < 9 mm; R. Cueva Del Castillo, obs. pers.). Los organismos adultos emergen a principios de agosto y la máxima abundancia ocurre a mediados de octubre. A partir de ese momento la población comienza a decrecer, desapareciendo a principios del mes de enero. Las hembras ovipositan en el suelo, y sus huevos permanecen latentes hasta la siguiente temporada de lluvias (Cano-Santana 1994). *Sphenarium purpurascens* tiene un dimorfismo sexual muy marcado, las hembras tienen un meso y metanoto más anchos que el de los machos, además de que en el extremo del abdomen se puede observar las valvas del ovipositor en las hembras (Fig 2a). Existen dos variantes de machos en función de la forma del abdomen; una de ellas lo tiene más elongado que la otra, motivo por el cual ciertos machos pueden ser confundidos con hembras si no se observa la genitalia. Se han observado machos de las dos variantes de abdomen en todos los intervalos de tamaño (R. Cueva Del Castillo obs. pers.) (Fig 2b).

Los chapulines de ambos sexos pueden tener el dorso de color verde, café, negro o gris ó con una combinación entre estos colores (R. Cueva del Castillo, obs. pers.).

Sus principales depredadores potenciales pueden ser distintas especies de pasciformes, diversos mamíferos (Tabla 1) y arañas, especialmente las que construyen sus trampas en el follaje del Pedregal, como *Neoscona ouxacensis* (Z. Cano-Santana, com. pers.).

Tabla 1. Especies de aves y mamíferos potencialmente depredadoras de *Sphenarium purpurascens* (C. Arizmendi y C. Chávez-Tovar, comunicación personal).

Familia	Especie	Nombre común
<b>1. AVES</b>		
Tyranidae	<i>Camptostoma imberbe</i>	mosquerito
	<i>Pyrocephalus rubinus</i>	colorín
	<i>Myiarchus tuberculifer</i>	copetón
	<i>Myiarchus cinerascens</i>	copetón cenizo
	<i>Tyrannus vociferans</i>	churio
Corvidae	<i>Achelocoma coerulescens</i>	urraca azulejo
	<i>Achelocoma ultramarina</i>	urraca azul
Aegithalidae	<i>Psaltriparus minimus</i>	sastrecillo
Troglodytidae	<i>Salpinctes obsoletus</i>	cucarachero
	<i>Catherpes mexicanus</i>	saltapared barranquero
	<i>Thryomanes bewickii</i>	saltapared tepetatero
Muscicapidae	<i>Poliopitila caerulea</i>	pisita
	<i>Catharus guttatus</i>	tordo pinto
Mimidae	<i>Mimus poliglottos</i>	centzontle
	<i>Toxostoma longirostre</i>	cuitlacoche alacrano
	<i>Toxostoma curvirostre</i>	cuitlacoche pico curvo
	<i>Melanotis caerulescens</i>	el mulato
Emberizidae	<i>Geothlypis nelsoni</i>	verdín enmascarado
	<i>Myioborus miniatus</i>	pavito
	<i>Guiraca caerulea</i>	picogordo azul
	<i>Pipilo fuscus</i>	pájaro rata
	<i>Quiscalus mexicanus</i>	zanate
	<i>Molotrus ater</i>	tordo
Especie	Nombre común	
<b>2. MAMIFEROS</b>		
<i>Reithrodontomys megalotis saturatus</i>	ratón orejón	
<i>Peromyscus gratus</i>	ratón patas blancas	
<i>Neotoma mexicana torquata</i>	rata de campo	
<i>Urocyon cinereoargenteus nigrirostris</i>	zorra gris	
<i>Bassariscus astutus astutus</i>	cacomixtle	
<i>Mephitis macroura macroura</i>	zorrillo	

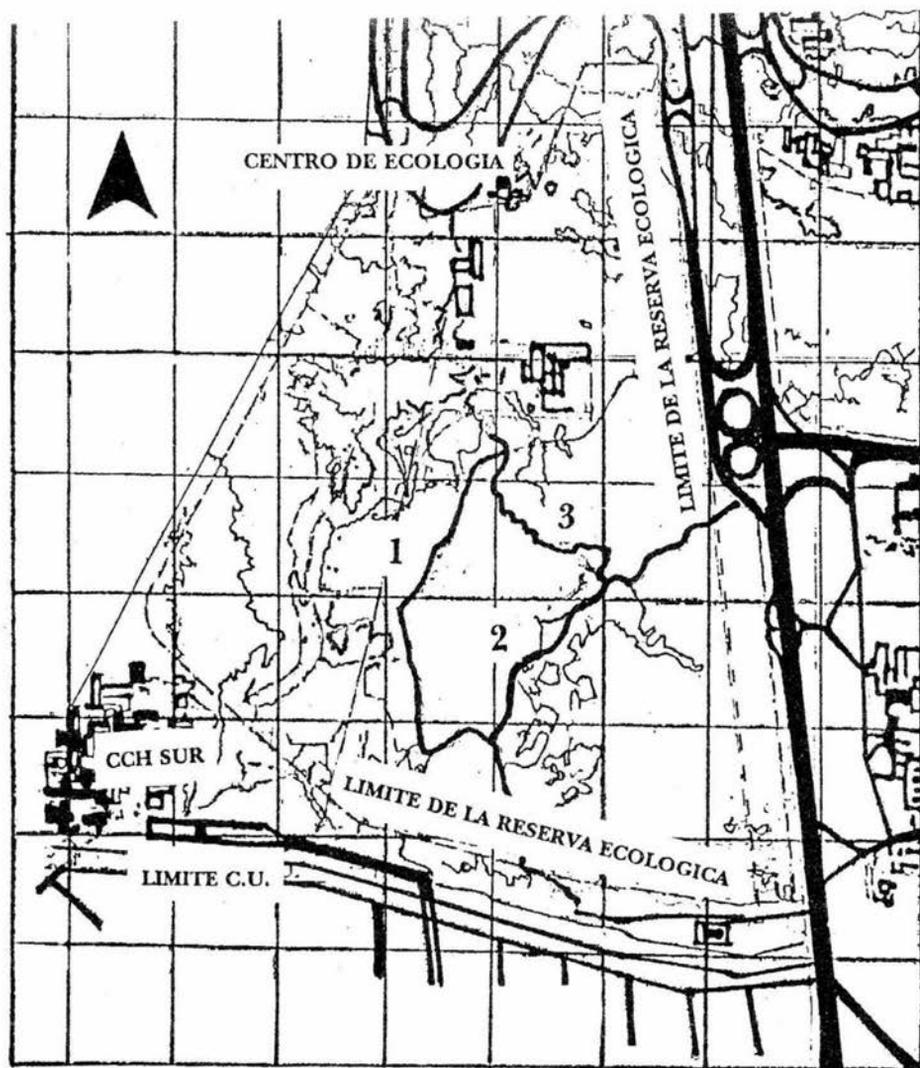


Figura 1. Mapa de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel. Los números 1, 2 y 3 muestran las veredas donde se realizaron las colectas.

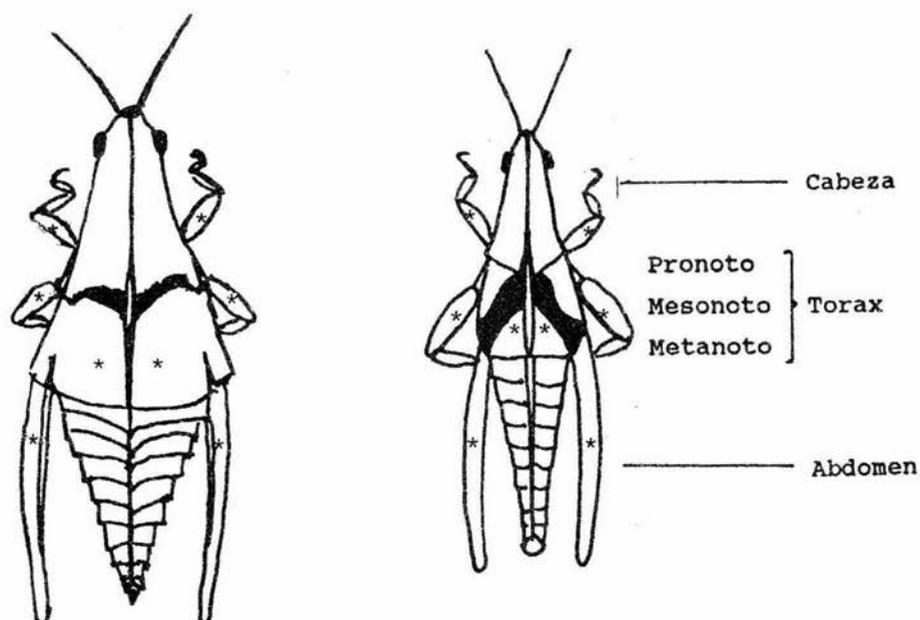


Figura 2a, Dimorfismo sexual en *Sphenarium purpurascens*. Se aprecia que el mesonoto es más ancho en las hembras. Los asteriscos muestran las zonas donde se aplicaban las marcas a los organismos.



Figura 2b. En los machos de *Sphenarium purpurascens*, se observan dos variantes en la forma del abdomen, una de estas variantes es más ancha que la otra.

### III. MATERIALES Y METODOS.

#### 3.1. Estimadores del peso fresco.

Gran parte de los estudios se basaron en las relaciones de tamaño corporal de los organismos, por lo que fue necesario establecer qué carácter morfológico representa el tamaño de los individuos. El peso fresco es el mejor predictor del tamaño de un organismo. Sin embargo, debido a que es complicado poder registrarlo en el campo, se busco un predictor alternativo. Con este fin se realizó un muestreo de organismos de ambos sexos para determinar la correlación entre el peso fresco y diferentes caracteres morfométricos (largo de la cabeza, longitud del fémur III, longitud total, ancho de la cabeza y ancho del metanoto).

#### 3.2. Proporción sexual, tamaño corporal y coloración.

Para determinar la proporción sexual a lo largo de la época de reproducción y la variación temporal de la estructura de tamaños y de color, se realizaron siete colectas quincenales entre septiembre y diciembre de 1992. Estas consistieron en redeos intensivos a lo largo de 3 veredas de la reserva Ecológica del Pedregal de San Angel, colectándose los organismos que se encontraban a ambos costados de las veredas, cuya longitud total suma aproximadamente 1640 m. La red utilizada para estas colectas tenía un diámetro de 40.5 cm y un mango con una longitud de 63 cm. El período de colecta fue de las 10:00 a las 14:00 h. Los organismos capturados fueron transportados en bolsas de plástico al laboratorio, donde se registró su sexo, longitud del fémur III, peso fresco y coloración corporal (ver inciso 3.3). Para cada fecha de colecta se compararon las diferencias en la proporción sexual (machos/hembras) respecto a la esperada (1:1) mediante pruebas de  $\chi^2$  de bondad de ajuste (Zar 1974).

#### 3.3. Relación entre coloración y tamaño.

Para determinar si el patrón de coloración en ambos sexos era dependiente del tamaño corporal, se clasificaron a los organismos en las categorías de color mencionadas para la

especie (verde, café, negro y gris). Debido a que existe una gradación entre los colores, los chapulines eran ubicados en una de las categorías cuando aproximadamente el 75 % de su superficie dorsal estaba cubierta por uno de estos colores. Con estos datos se elaboró, para cada sexo, una tabla de contingencia en la cual, agrupando los datos las siete colectas, se relacionaron los datos de color y tamaño, y se aplicó una prueba de  $\chi^2$  (Zar, 1974).

### **3.4. Relación de tamaño corporal y coloración en las parejas en cópula o resguardo.**

Para establecer la posible ocurrencia de apareamientos no aleatorios en función del tamaño (expresado por la longitud del fémur III) o del color, dos personas realizaron 5 colectas quincenales de parejas en cópula o resguardo (de octubre a diciembre de 1992). Las colectas se realizaron en las veredas descritas en la Fig 1; en ambos costados de las veredas por un período aproximadamente de 3 h (entre las 11:00 y 14:00 h). A cada integrante de la pareja se le midió la longitud del fémur III y se determinó su coloración siguiendo el criterio mencionado en 3.2. Los datos de cada pareja fueron dictados a una grabadora. Las medidas del fémur III de los miembros de las parejas de cada colecta fueron analizados mediante un análisis de regresión (Zar 1974). Para determinar si el tamaño de los organismos apareados era mayor que la media del resto de la población, se compararon las medidas del fémur III de los organismos de ambos sexos de las cinco colectas con los valores promedio de la longitud del fémur III de los machos y hembras obtenidos de la tercera a séptima colectas poblacionales. Se utilizaron los datos de estas colectas por que son las fechas de colectas poblacionales más próximas a las cinco colectas de parejas. Las muestras fueron comparadas mediante una prueba de  $t$  para muestras independientes (Zar 1974). No se tomaron en cuenta los datos de aquellas parejas en las que la hembra mostraba conductas de rechazo hacia el macho (ver 3.7). Para establecer la posible asociación de las parejas en función del patrón de coloración, se determinaron los porcentajes de machos y hembras que tenían los colores descritos para la población en los períodos de colecta de parejas en cópula. Se utilizaron los datos de la

tercera a la séptima colectas poblacionales (ver Tablas 7 y 8). Con estos datos se calcularon las probabilidades de encuentro de los machos y hembras de los diferentes colores para las 5 colectas de parejas y, posteriormente, con los valores obtenidos se calculó la frecuencia esperada de parejas de cada combinación. Las frecuencias observadas y las esperadas según las probabilidades de encuentro fueron comparadas con una prueba de  $\chi^2$  (Zar 1974).

### 3.5. Colecta y mantenimiento de insectos.

Con una red entomológica se colectaron organismos adultos y ninfas. Los organismos colectados fueron separados por su sexo así como por su edad, utilizándose como parámetro el ancho de su cabeza, por el criterio establecido por Cano-Santana (1994). Los chapulines colectados fueron de tercer, cuarto y quinto estadios. Estas colectas permitieron tener una provisión constante de hembras vírgenes.

Una vez separados por su edad, los chapulines también se separaron por su color, para evaluar la existencia de cambios de coloración durante el desarrollo. El mantenimiento de los insectos se hizo en recipientes de plástico blancos de 11 cm de diámetro por 7.5 cm de altura cubiertos con una tapa de plástico. Este tipo de recipiente también fue utilizado para los estudios de asociación de parejas y de interacciones competitivas (3.6, 3.7 y 3.9). Los insectos fueron alimentados con hojas frescas de las siguientes especies de plantas: *Montanoa tomentosa*, *Buddleia cordata*, *Eupatorium petiolare*, *Verbesina virgata* y una especie de gramínea no identificada, las cuales se les proporcionaron *ad libitum* cada tercer día en proporciones similares. Los organismos se mantuvieron a una temperatura media de  $17.89\text{ }^{\circ}\text{C} \pm \text{ e.e. } 0.45\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Los animales adultos utilizados en los experimentos tanto de laboratorio como de campo, fueron marcados individualmente con pintura de aceite utilizando un patrón de puntos en las patas de ambos costados del individuo y en el metatórax con el método 1-2-4-7 (Southwood 1978). En las patas del costado izquierdo se puntearon las unidades (1, 2, 4 ó 7), mientras que en el costado derecho se consideraron las decenas (10, 20, 40 ó 70) (ver Fig 2 a). De esta forma, con el número posible de combinaciones con estos dígitos es posible numerar un máximo de 154 organismos

utilizando un color. A cada individuo marcado se le registró la longitud fémur III y su peso fresco.



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
UNAM

### 3.6. Observaciones conductuales.

Se realizaron observaciones *ad libitum* tanto en el campo como en el laboratorio con la finalidad de determinar preliminarmente aspectos de la conducta sexual de esta especie. Con base en estas observaciones se realizaron experimentos encaminados a determinar el papel de las conductas observadas en la formación de pareja en *S. purpurascens*. Estas observaciones se realizaron durante el período comprendido entre mayo y diciembre de 1992.

### 3.7. Asociación de pareja en función del tamaño.

Se determinó el papel del tamaño corporal en el proceso de asociación de parejas mediante dos tipos de dispositivos.

Dispositivo 1 (hembras). En este caso se hicieron 28 replicas donde en un recipiente se colocaba a una hembra virgen (un día después de su última muda) con dos machos de color similar a ésta y diferente tamaño. Es importante mencionar que este tipo de montaje no permite discernir entre los procesos de elección de pareja y la competencia intrasexual, ya que los machos tienen la posibilidad de interactuar entre sí. Los montajes fueron mantenidos por un número indefinido de días, hasta que alguno de los individuos moría. Se realizaron observaciones de barrido durante un minuto en cada lote, una vez que se terminaba la observación del último montaje, se reiniciaba el ciclo de observaciones con el primer lote. Este procedimiento se llevó a cabo en dos períodos del día, de las 10:00 a 11:00 h y de las 17:00 a 18:00 h, registrándose si la hembra había sido montada y/o se encontraba en cópula. Se compararon los valores del peso de los machos con los que se aparearon las hembras con el peso de aquellos machos con los que no lo hicieron con una prueba de *t* para datos pareados (Zar 1974).

Dispositivo 2 (machos). En este caso, se colocaba un macho grande con dos hembras de diferente tamaño después de un día de haber realizado su última muda, para el cual se

hicieron 19 réplicas. Se montó un diseño similar, pero colocando machos pequeños, para el cual se hicieron 20 réplicas. En ambos casos se mantuvieron los montajes hasta que alguno de los organismos moría. Es importante señalar que cuando en el texto se haga alusión a organismos pequeños, se estará refiriendo a chapulines con una longitud del fémur III inferior a 10.27 mm; mientras que en el caso de los organismos grandes la longitud del fémur III es mayor a 12.9 mm. En los casos en que no se mencionan estos términos las diferencias de tamaño fueron relativas. El método para hacer las observaciones fue idéntico al del dispositivo 1. En ambas situaciones se utilizó una prueba de *t* para datos pareados (Zar, 1974) para analizar los resultados.

En ambos tipos de dispositivos se consideraron sólo los resultados en donde ocurrió la cópula.

### **3.8. Relación entre peso de la hembra y el peso de la puesta.**

Una vez que las hembras apareadas ovipositaron, se procedió a coleccionar las ovipuestas y pesarlas después de 3 días, cuando estaban secas. Se realizaron análisis de regresión lineal simple entre el peso de la ovipuesta en función del peso fresco de la hembra virgen y de la longitud del fémur III (Zar, 1974).

### **3.9. Tamaño corporal y éxito de desplazamiento.**

Para establecer la relación entre el tamaño corporal de un macho y sus probabilidades de éxito para desplazar a un macho en resguardo, se colocaron en un recipiente con una cantidad de alimento *ad libitum* a un macho y una hembra de dimensiones conocidas para que establecieran la cópula o resguardo; una vez establecida la pareja se introdujo un macho intruso. No se registró el tiempo que se tardaron en establecerse las parejas, ni el tiempo entre el inicio de la monta y la introducción del intruso. Se realizó una observación focal continua de los organismos por un período de dos horas, hasta el momento en que ocurría el intento de desplazamiento por el intruso. Se registraba si el intento de desplazamiento era exitoso o no. Las observaciones se realizaron en condiciones de temperatura e iluminación ambientales. De no ocurrir la interacción el resultado no se tomaba en cuenta. De esta manera, se reportan 8 ensayos en los que el tamaño relativo del intruso fue mayor

que el del macho acompañante, y 8 en los que el tamaño relativo del intruso fue menor. A los datos de los resultados tanto exitosos como fallidos, se le restó al peso del macho en resguardo el peso del macho intruso, las diferencias de peso de ambas categorías fue comparada mediante una prueba de  $t$  para muestras independientes (Zar 1974).

### **3.10. Variación en el tiempo de receptividad.**

Para determinar si el tiempo transcurrido entre el encuentro de una hembra virgen con un macho, y el establecimiento de la cópula se modificaba con el avance de la temporada reproductiva, se colocó a una hembra virgen recién eclosionada con un macho de dimensiones similares a ésta. Los ensayos se llevaron a cabo en septiembre (N=9) y noviembre de 1992 (N=9). En cada ensayo se midió el tiempo (en días) en el cual la hembra accedió a la monta y cópula. Los tiempos promedio de receptividad del mes de septiembre y noviembre fueron comparados con una prueba de  $t$  para muestras independientes (Zar 1974).

## IV. RESULTADOS

### 4.1. Estimadores del peso fresco.

La longitud del fémur III es el mejor estimador del tamaño de los chapulines en el campo, ya que está correlacionado positiva y significativamente con el peso fresco total de los organismos, tanto en machos como en hembras ( $r^2=0.454$  y  $0.419$ , respectivamente) (Tabla 2). Es notorio que en las hembras la longitud del fémur explica mucho menos su peso fresco que en los machos, lo cual puede estar relacionado con la mayor variación del peso de éstas debido a diferencias en el número de huevos que albergan.

Tabla 2. Ecuaciones que estiman el peso fresco (PF) de los machos (N=75) y hembras (N=88) de *Sphenarium purpurascens*.  $P<0.0125$  corregida por el método de Bonferroni (Lindman 1991).

	ECUACION	$r^2$	P
<b>MACHOS</b>			
Ancho cabeza (AC)	PF=3.443(AC)+2.645	0.321	<0.001
Longitud cabeza (LC)	PF=6.363(LC)+4.904	0.394	<0.001
Ancho tórax (AT)	PF=7.68(AT)+4.04	0.281	<0.001
Longitud fémur III (LF)	PF=10.24(LF)+9.75	0.454	<0.001
<b>HEMBRAS</b>			
Ancho cabeza (AC)	PF=1.374(AC)+3.51	0.247	<0.001
Longitud cabeza (LC)	PF=2(LC)+5.888	0.193	<0.001
Ancho tórax (AT)	PF=4.59(AT)+5.507	0.468	<0.001
Longitud fémur III (LF)	PF=4.357(LF)+9.931	0.419	<0.001

### 4.2. Conducta sexual.

#### 4.2.1. Cortejo y conducta de rechazo de las hembras.

El cortejo en *Sphenarium purpurascens* no presenta las estridulaciones relacionadas con este evento comunes en muchos acrídidos (Butlin et al. 1985, Greenfield y Shely 1985, Simmons 1991). Consiste básicamente en el acecho y monta de una hembra por parte de un macho, evento ante el cual la totalidad de las hembras observadas, tanto en campo como en laboratorio, responden invariablemente de la misma forma, aunque con diferente intensidad, tratando de evitar la monta y obstaculizándola mediante el levantamiento de su tercer par de patas. En el caso de no lograr evitar la monta, la hembra responde mediante la contracción del abdomen, evitando el contacto genital (Fig 3) al mismo tiempo que

realiza violentas sacudidas, aparentemente intentando liberarse del macho. En el caso de que el macho logre mantenerse sobre la hembra, éste finalmente termina copulando con ella cuando ésta distiende su abdomen. Este fenómeno podría tener relación con la elección de la hembra. Los machos pequeños posiblemente sean incapaces de resistir los movimientos de una hembra grande. Simultáneamente, si un macho logra permanecer aún con el disturbio de otro macho esto sería un indicador de la fuerza del macho. Se han observado conductas isosexuales entre los machos, en las cuales un macho intenta copular a otro. Estas conductas han sido observadas tanto en el campo como en los el laboratorio.

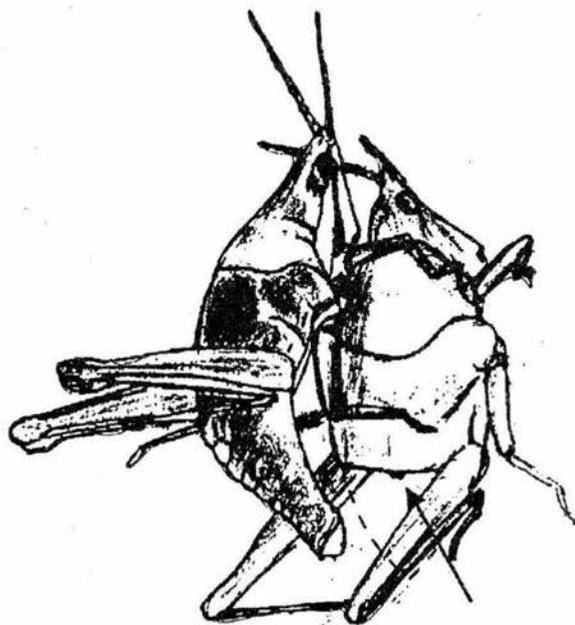


Figura 3. Conducta de rechazo de la hembra, donde esta trata de evitar la monta levantando su tercer par de patas, de no lograrlo contrae el abdomen evitando la cópula. La línea punteada señala la posición del abdomen cuando la hembra es receptiva.

#### 4.2.2 Conducta de resguardo.

Después de haber realizado la cópula, el macho permanece resguardando a la hembra hasta que llega el momento de la oviposición, el cual se da 5 a 8 días después. Tanto en el campo como en el laboratorio se ha observado a los machos alimentándose estando montados sobre de la hembra, pudiendo rotar sobre de ésta para alcanzar el alimento. Nunca se observó al macho desmontarla para alimentarse.

#### 4.2.3. Conducta de desplazamiento.

Se han observado conductas de desplazamiento por parte de un macho hacia otro que se puede encontrar copulando o resguardando a una hembra. Esta conducta se puede realizar de dos maneras diferentes. El intruso puede aproximarse ya sea por atrás o por el costado de una pareja y procede a montarse sobre el macho en resguardo, tratando de desplazarlo mediante el uso de su tercer par de patas, mientras sujeta al adversario por el pronoto del macho con su primer par de patas (Fig 4a). La otra variante de esta conducta consiste en la interposición del cuerpo del macho intruso entre los cuerpos de la pareja. El desplazamiento se inicia por una aproximación del intruso por detrás de la pareja, hasta interponerse entre los cuerpos de ambos, desplazando al rival y ocupando su posición (Fig 4b). La acción defensiva por parte del macho en resguardo generalmente consiste de una serie de movimientos de vaivén de un costado a otro de la hembra. De no lograr frustrar la monta del oponente, el macho en resguardo se afianza al cuerpo de la hembra, sujetándose con su primer y segundo par de patas al pro y mesonoto de ésta. En caso de que el ataque no sea exitoso el macho intruso puede mantenerse sobre la pareja para intentar un nuevo desplazamiento o bien retirarse. Combates análogos han sido reportados para el arácnido *Zygoballus rufipes* (Araneae: Salticidae) (Faber y Baylis 1993), los coleópteros *Allomyrina dichotoma* (Scarabeidae) (Siva-Jothy 1987) y *Coprophanaeus ensifer* (Otronen 1988), y el ortóptero *Ligurotettis coquilletti* (Shelly y Greenfield 1985), teniendo todos estos estudios en común el reportar ventajas en las interacciones para aquellos individuos con un mayor tamaño relativo.

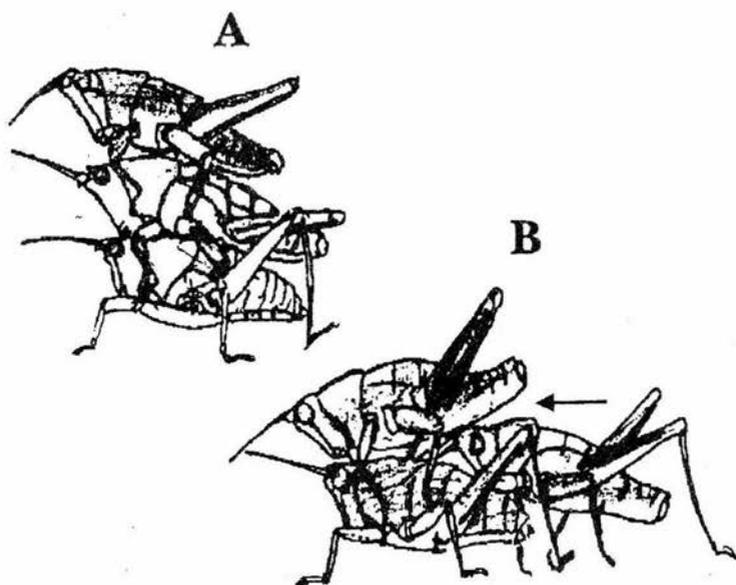


Figura 4. Conducta de desplazamiento entre machos. (A) Intento de desplazamiento por monta. El macho se aproxima por detrás o lateralmente a la pareja; posteriormente monta al macho que se encuentra en resguardo e intenta separarlo y/o desplazarlo de la hembra para ocupar su lugar. (B) Intento de desplazo por interposición. El macho intruso se aproxima por detrás de la pareja, interponiéndose entre los abdómenes del macho y de la hembra. De lograr interponerse se impulsa hacia adelante, desplazando al macho en resguardo.

#### 4.3. Variación temporal de la estructura de tamaños.

Al analizar los datos de las colectas, es evidente que el tamaño corporal promedio se reduce gradualmente en ambos sexos con el avance de la época de reproducción (tiempo:  $F=23.675$ ,  $gl=6$ ,  $P<0.0001$ ), de tal forma que se presenta una proliferación paulatina de los individuos de tamaño más pequeños en ambos sexos conforme avanza la temporada (Fig 5). Asimismo hay un efecto significativo de la interacción sexo X tiempo sobre el tamaño corporal ( $F=15.088$ ,  $gl=6$ ,  $P<0.0001$ ), pero no del sexo ( $F=2.804$ ,  $gl=1$ ,  $P<0.0942$ ).

#### 4.4. Variación temporal de las frecuencias de coloración.

La totalidad de los organismos de ambos sexos que fueron mantenidos en el laboratorio y que presentan algún tono verde al mudar como adultos, cambian gradualmente de color tornándose café. Este proceso podría estar asociado con el avance de la edad en ambos sexos, aunque en las hembras se ha sugerido que este cambio de color está asociado a la gravidez (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy 1989). Las observaciones realizadas en este trabajo sugieren que el cambio de color en las hembras se presenta con el avance de la edad, sin importar el estado de gravidez (Tabla 3).

Las frecuencias de individuos de los distintos colores varían significativamente en ambos sexos a lo largo de la época de reproducción (machos:  $\chi^2=313.48$ ,  $gl=18$ ,  $P<0.001$ ; hembras:  $\chi^2=111.234$ ,  $gl=18$ ,  $P<0.001$ ; Fig 6). Los individuos de color verde presentan las mayores frecuencias, y conforme avanza la temporada de apareamiento se incrementa gradualmente la frecuencia de los individuos cafés, lo cual está asociado con el cambio de condiciones de humedad, ya que el ambiente se torna más seco. Las hembras de color gris y negro se mantienen en baja frecuencia, en tanto que en los machos, los individuos negros incrementan su frecuencia hasta mediados del mes de octubre, para posteriormente disminuir su frecuencia, siendo cada vez más raros a partir de la colecta del 8 de noviembre (Fig 6a).

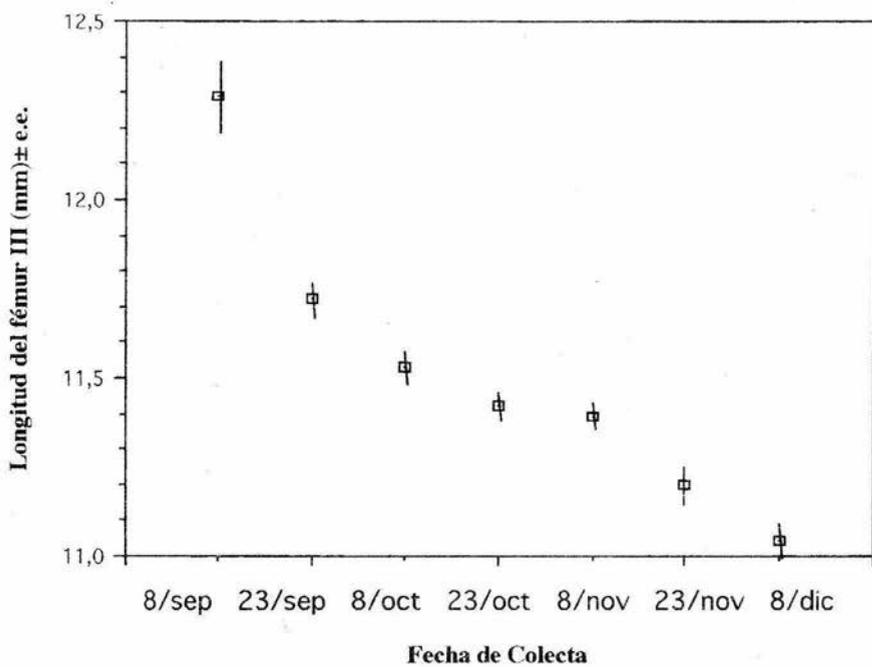


Figura 5. Variación del tamaño promedio de los individuos de ambos sexos durante la época de reproducción de 1992.

Frecuencia relativa.

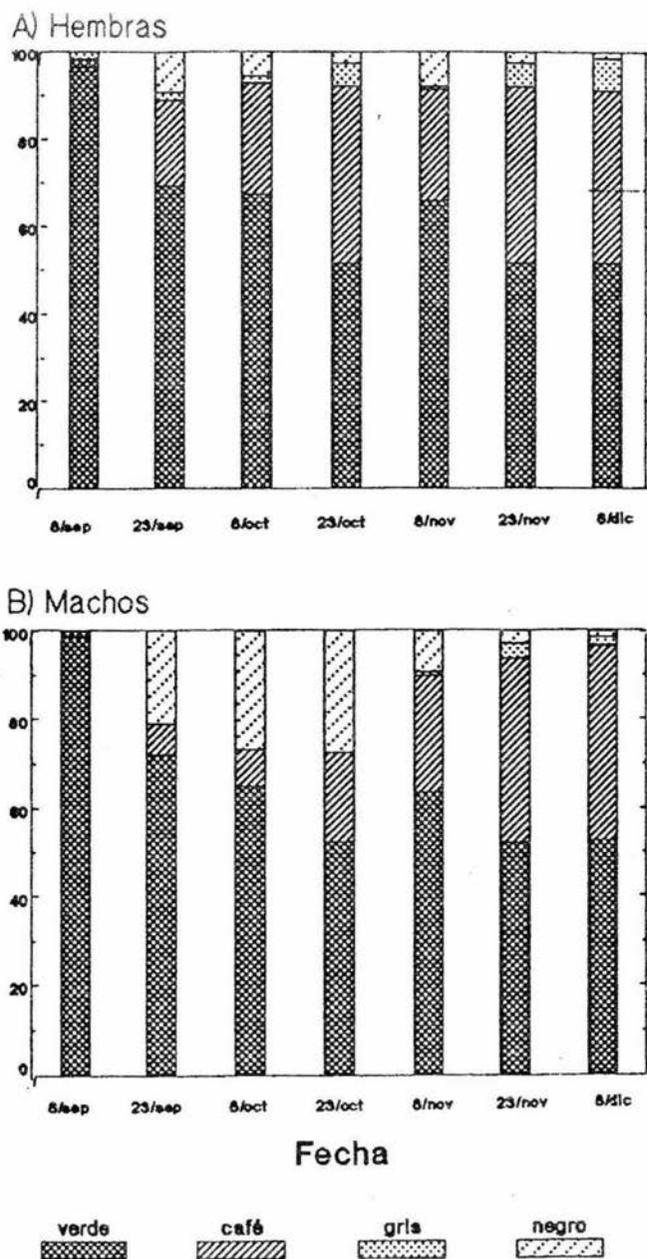


Figura 6. Variación de la coloración en (A) hembras y (B) machos durante la época de reproducción de 1992.

Al establecer las relaciones entre colores y tamaño, para el caso de los machos se encontró una independencia entre estos caracteres ( $\chi^2=46.638$ ,  $gl=36$ ,  $P>0.05$ ), mientras que en las hembras se detectó una asociación entre color y tamaño ( $\chi^2=55.67$ ,  $gl=39$ ,  $P<0.05$ ) (Tabla 4; Figs 7a y 7b).

Tabla 3. Probabilidades del cambio del color en los individuos de ambos sexos de *Sphenarium purpurascens*.

COLOR ORIGINAL	♀ N	♂ N	CAMBIO DE COLORACION.			
			VERDE	CAFE	NEGRO	GRIS
VERDE	27	35	0	1	0	0
CAFE	23	15	0	0	0	0
NEGRO	5	24	0	0	0	0
GRIS	9	1	0	0	0	0

#### 4.5. Proporciones sexuales.

Al comparar las proporciones sexuales de las muestras colectadas a lo largo de la época de reproducción de 1992 se encontró que, aunque no hay diferencias significativas en el número de machos y hembras a principios del mes de septiembre ( $\chi^2=2.27$ ,  $gl=1$ ,  $P>0.05$ ), conforme avanza la época de reproducción la proporción de machos supera el número de hembras encontrándose una proporción máxima de 1.63 machos por hembra a finales del mes de septiembre ( $\chi^2=68.4$ ,  $gl=1$ ,  $P<0.001$ ). Estas diferencias se mantienen de manera significativa durante el mes de octubre (8 de octubre: ( $\chi^2=10.878$ ,  $gl=1$ ,  $P<0.05$ ; 23 de octubre:  $\chi^2=6.652$ ,  $gl=1$ ,  $P<0.05$ ), y tiende a desaparecer gradualmente, de modo que la proporción sexual no difiere de 1:1 en los meses de noviembre y diciembre (8 de noviembre:  $\chi^2=0.6$ ,  $gl=1$ ,  $P>0.05$  y para el 23 de noviembre:  $\chi^2=0.249$ ,  $gl=1$ ,  $P>0.05$ ; 8 de diciembre:  $\chi^2=0.21$ ,  $gl=1$ ,  $P>0.05$ ) (Fig 8).

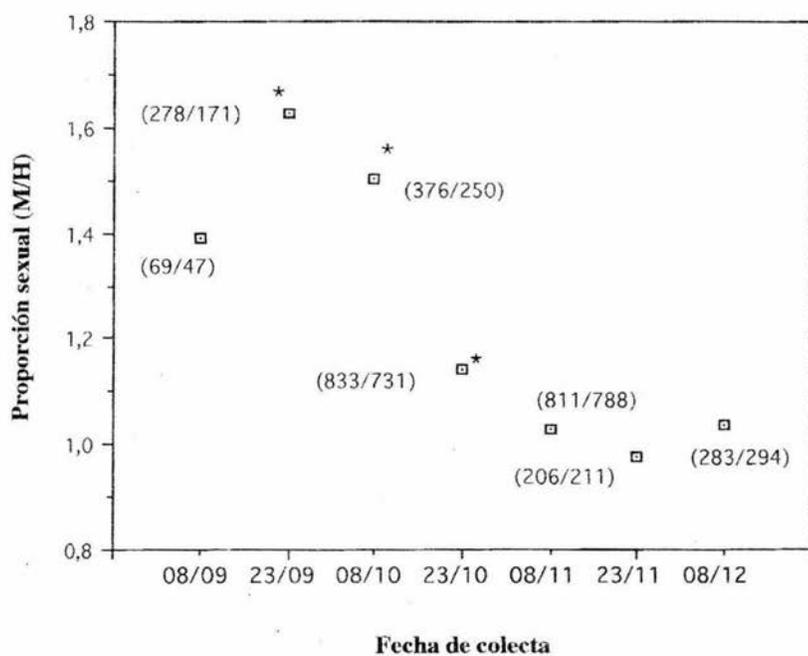


Figura 8. Proporción sexual (M/H) durante la época de reproducción de 1992. Los asteriscos muestran los puntos donde existieron diferencias significativas en la proporción sexual. Entre parentesis esta indicado el número de organismos colectados.

#### **4.6. Relación de tamaños de las parejas en cópula.**

En tres de los cinco muestreos realizados en el campo se presentó una correlación positiva entre el tamaño del cuerpo del macho y el de la hembra con la que se encontraba copulando o en resguardo (Fig 9).

Al compararse las medias de tamaño del fémur III de ambos sexos de las parejas apareadas con respecto a las medias de las colectas poblacionales, se obtuvo que para el caso de los machos existen diferencias significativas en la primera, segunda y quinta colectas; mientras que en el caso de las hembras sólo fue significativa la primera colecta (Tablas 5 y 6).

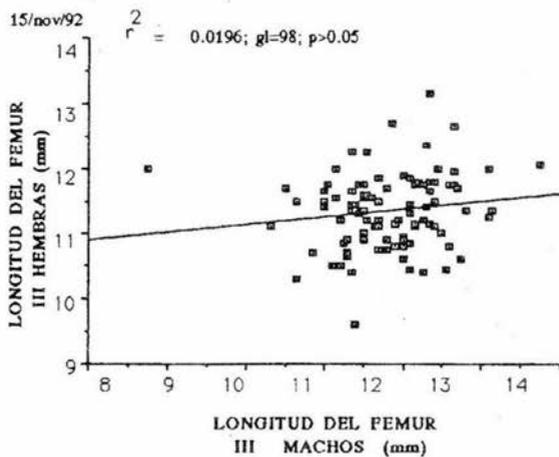
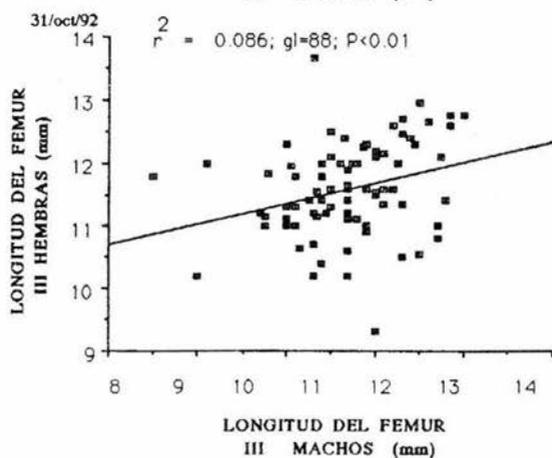
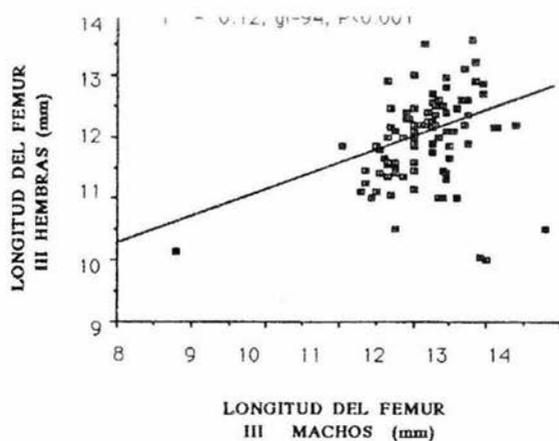


Figura 9. Relación de tamaño de las parejas colectadas en cópula o refugio

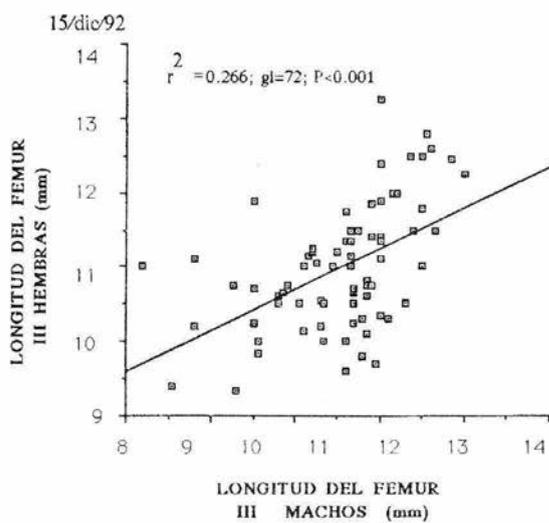
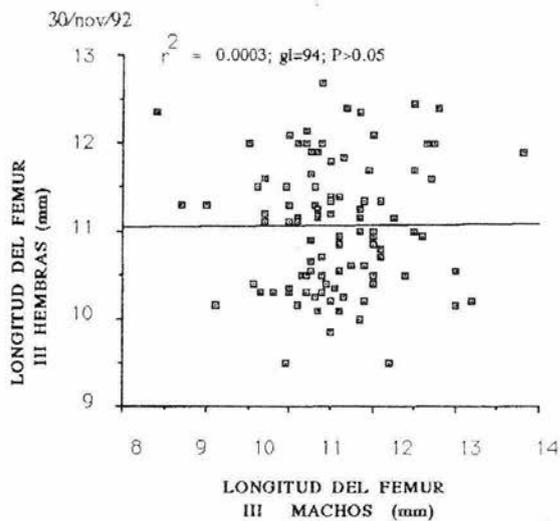


Figura 9. Continua.

Tabla 4. Frecuencias observadas y esperadas de individuos machos y hembras de *Sphenarium purpurascens* de diferente tamaño (longitud del fémur III en mm, LF) en relación con su coloración. Las frecuencias esperadas están entre paréntesis.

LF	COLORACION			
	Verde	Café	Negro	Gris
	<b>MACHOS</b>			
8.45	3 (3.11)	2 (1.10)	0 (0.74)	0 (0.04)
8.9	12 (11.20)	5 (3.97)	1 (2.67)	0 (0.16)
9.36	22 (18.04)	4 (6.39)	2 (4.30)	1 (0.25)
9.81	29 (22.40)	7 (7.94)	0 (5.34)	0 (0.32)
10.27	45 (39.82)	11 (14.12)	8 (9.50)	0 (0.56)
10.72	68 (67.19)	24 (23.83)	15 (16.03)	1 (0.95)
11.18	105 (113.90)	43 (40.38)	32 (27.17)	3 (1.61)
11.03	167 (182.30)	71 (64.64)	50 (43.5)	5 (2.57)
12.06	192 (200.3)	74 (71.05)	54 (47.8)	2 (2.82)
12.64	157 (154.90)	57 (54.94)	35 (36.96)	0 (2.18)
12.99	66 (64.08)	24 (22.73)	12 (15.29)	1 (0.90)
13.45	41 (33.60)	5 (11.910)	8 (8.016)	0 (0.47)
13.9	15 (11.20)	0 (3.97)	3 (2.672)	0 (0.16)
	<b>HEMBRAS</b>			
9.64	12 (13.34)	4 (6.91)	1 (0.88)	5 (0.88)
9.98	26 (26.67)	13 (13.81)	1 (1.76)	4 (1.76)
10.3	40 (44.86)	28 (23.23)	3 (2.95)	3 (2.95)
10.6	78 (83.05)	45 (43)	4 (5.47)	10 (5.47)
10.9	82 (81.84)	40 (42.38)	6 (5.39)	7 (5.39)
11.21	120 (121.2)	68 (62.78)	6 (7.99)	6 (7.99)
11.52	104 (115.8)	73 (59.95)	8 (7.63)	6 (7.63)
11.83	85 (77.6)	35 (40.18)	4 (5.11)	4 (5.11)
12.14	93 (86.69)	39 (44.89)	9 (5.71)	2 (5.71)
12.45	52 (47.29)	23 (24.48)	3 (3.12)	0 (3.12)
12.76	36 (34.56)	15 (17.89)	4 (2.28)	2 (2.28)
13.06	13 (12.73)	7 (6.59)	1 (0.84)	0 (0.84)
13.4	12 (9.09)	2 (4.71)	0 (0.60)	1 (0.60)
13.73	6 (4.24)	1 (2.20)	0 (0.28)	0 (0.28)

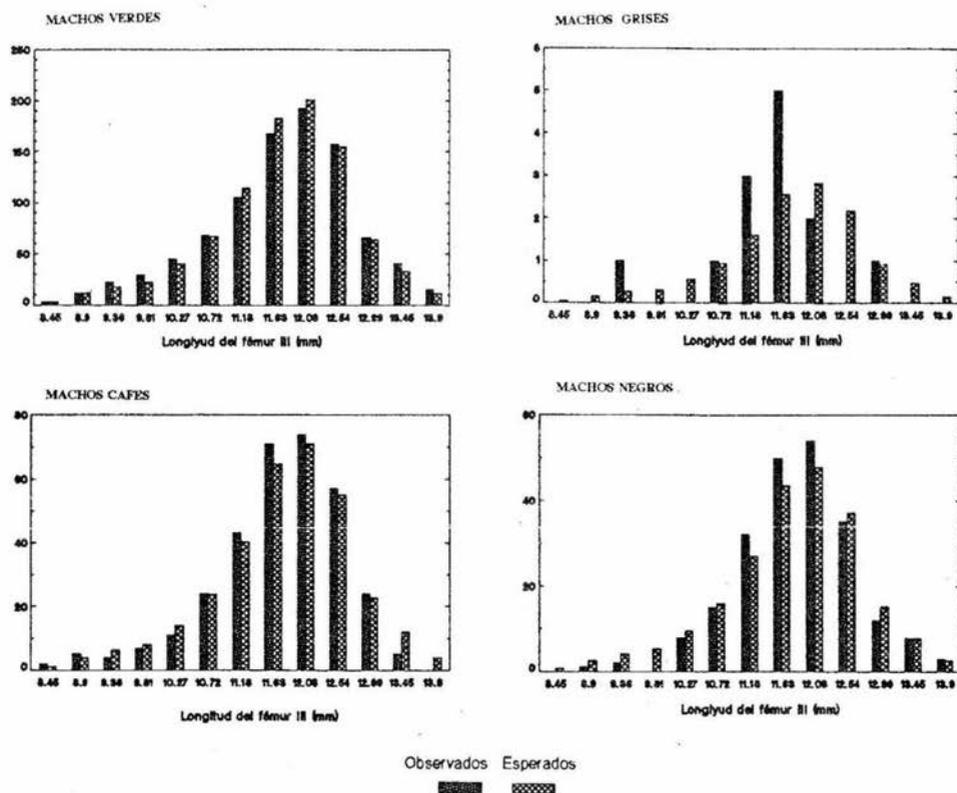


Figura 7a. Asociación entre los colores y tamaños de machos. La distribución color/tamaño observada es comparada con la esperada si el color se encontrara distribuido indistintamente en los tamaños representados en la muestra  $\chi^2=46.638$ ;  $gl=36$ ;  $p>0.05$ .

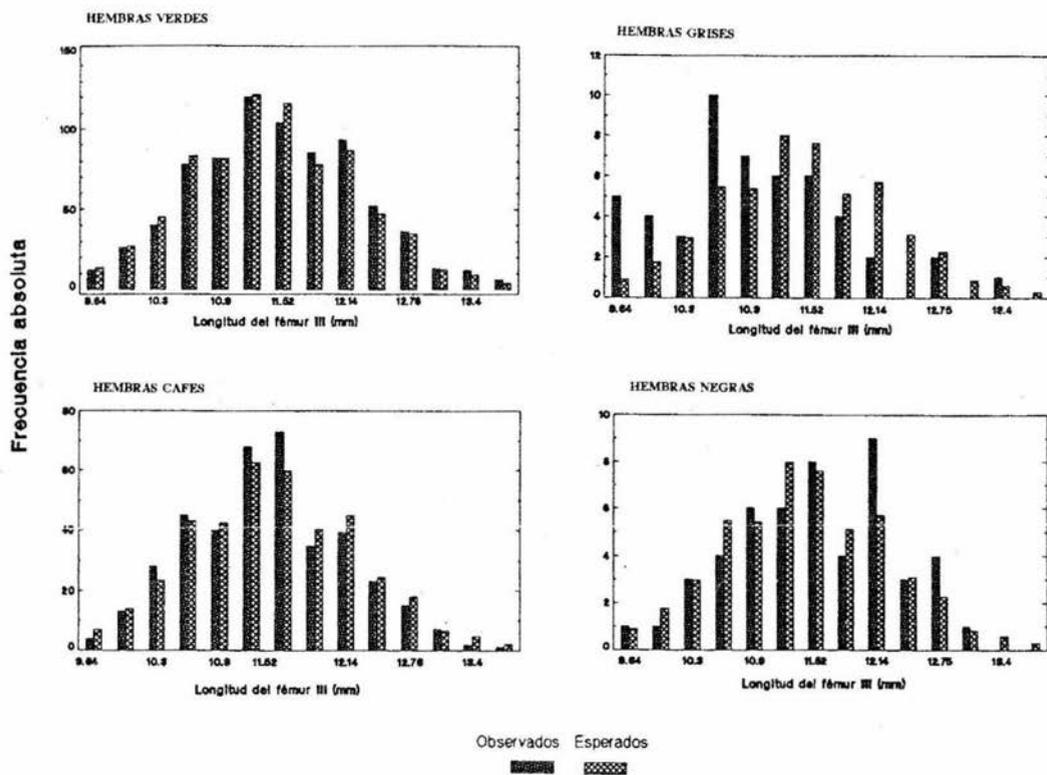


Figura 7b. Asociación entre los colores y tamaños de hembras. La distribución color/tamaño observada es comparada con la esperada si el color se encontrara distribuido indistintamente en los tamaños representados en la muestra  $\chi^2=55.67$   $gl=39$ ;  $p<0.05$ .

Tabla 5. Comparación del tamaño (longitud del fémur III  $\pm$  e.e.) de machos capturados en las colectas poblacionales y machos colectados en apareamiento. n.s. = no hay diferencias significativas a  $P < 0.05$ .

Fecha	Longitud del fémur III (mm)		gl	<i>t</i>	<i>P</i>
	POBLACION	APAREADOS			
15/10/92	11.65 $\pm$ 0.04	12.11 $\pm$ 0.06	393	5.916	<0.005
31/10/92	11.4 $\pm$ 0.04	11.70 $\pm$ 0.06	391	3.254	<0.005
15/11/92	11.4 $\pm$ 0.14	11.27 $\pm$ 0.06	492	0.951	n.s.
30/11/92	11.36 $\pm$ 0.07	11.54 $\pm$ 0.09	281	1.46	n.s.
15/12/92	11.13 $\pm$ 0.08	11.54 $\pm$ 0.09	276	2.848	<0.005

Tabla 6. Comparación del tamaño (longitud del fémur III  $\pm$  e.e.) de hembras capturadas en las colectas poblacionales y hembras colectadas en apareamiento. n.s. = no hay diferencias significativas a  $P < 0.05$ .

Fecha	Longitud del fémur III (mm)		gl	<i>t</i>	<i>P</i>
	POBLACION	APAREADAS			
15/10/92	11.36 $\pm$ 0.05	11.95 $\pm$ 0.07	278	5.916	<0.001
31/10/92	11.60 $\pm$ 0.04	11.58 $\pm$ 0.08	506	3.254	n.s.
15/11/92	11.59 $\pm$ 0.07	11.35 $\pm$ 0.06	390	0.951	n.s.
30/11/92	11.01 $\pm$ 0.05	11.64 $\pm$ 0.07	329	1.46	n.s.
15/12/92	10.94 $\pm$ 0.06	11.00 $\pm$ 0.10	238	2.848	n.s.

#### 4.7. Tamaño corporal y éxito en el apareamiento.

En las observaciones en laboratorio, se encontró que las hembras copularon de manera más frecuente con aquellos machos de mayores dimensiones (machos apareados: 0.31 g  $\pm$  e.e. 0.055 g, machos rechazados: 0.25 g  $\pm$  e.e. 0.045 g; prueba de *t* para muestras apareadas:  $t=3$ ,  $gl=27$ ,  $P < 0.005$ ).

Los machos grandes, por su parte, copularon sobre todo con las hembras grandes (hembras apareadas: 0.531 g  $\pm$  e.e. 0.109 g, hembras rechazadas: 0.422 g  $\pm$  e.e. 0.086 g; prueba de *t* para muestras apareadas:  $t=3.557$ ,  $gl=18$ ,  $P < 0.01$ ). Sin embargo, los machos pequeños aparentemente no presentan una tendencia a aparearse con un tamaño particular de hembras (hembras apareadas: 0.43 g  $\pm$  e.e. 0.087 g, hembras rechazadas: 0.35 g  $\pm$  e.e. 0.071 g; prueba de *t* para muestras apareadas:  $t=1.525$ ,  $gl=19$ ,  $P > 0.05$ ).

#### 4.8. Tamaño de la hembra y masa de la oviposición.

Existe una correlación positiva entre el peso de la ovipuesta y la longitud del fémur III en las hembras ( $r^2=0.509$ ,  $gl=9$ ,  $P < 0.05$ ), así como con el peso de la hembra ( $r^2=0.547$ ,  $gl=9$ ,

$P < 0.01$ ), lo cual puede indicar que entre más grande sea una hembra, ésta podría producir un mayor número de huevos o huevos más grandes (Fig 10).

#### **4.9. Intentos de desplazamiento.**

En las interacciones entre los machos intrusos y las parejas en resguardo, en 6 lotes no se observaron intentos de desplazamiento por parte del macho intruso. En el caso de los lotes que respondieron, se encontró una ventaja de los machos comparativamente más grandes respecto a sus rivales, tanto en el intento de desplazamiento como en la defensa de la cópula, ya que los fracasos observados casi siempre ocurrieron cuando el intruso era el macho de menores dimensiones, salvo en los casos en los cuales las diferencias de tamaño entre los dos machos eran mínimas (diferencia de peso [tamaño del macho intruso - tamaño del macho en resguardo] para desplazamientos exitosos:  $0.0863 \text{ g} \pm \text{e.e. } 0.03 \text{ g}$ , para intentos fallidos:  $-0.061 \pm \text{e.e. } 0.031 \text{ g}$ ;  $t = -3.847$ ,  $gl = 14$ ,  $P < 0.005$ ).

#### **4.10. Coloración y apareamiento.**

Para realizar el análisis de asociación de parejas en función al patrón de coloración, se determinaron los porcentajes de los colores de machos y hembras presentes en la población en los períodos de colecta de parejas en cópula o resguardo. Se utilizan los datos de la tercera a la séptima colectas poblacionales debido a que eran las fechas más próximas a las cinco colectas de parejas en cópula. Así para el caso de las parejas colectadas el día 15 de Octubre se utilizaron las frecuencias de color de las colectas del día 8 del mismo mes (ver Tablas 7 y 8).

Con estos datos se calcularon las probabilidades de encuentro de los colores de machos con los colores de las hembras para las 5 colectas de parejas. Dichas probabilidades se obtuvieron multiplicando las frecuencias de individuos de cada uno de los colores de los machos por la frecuencia de individuos cada uno de los colores de las hembras para cada fecha particular. Por ejemplo, al multiplicar la frecuencia de machos verdes para el 8/10/93 (0.648) por la frecuencia de hembras verdes para esa misma fecha (0.674), se obtiene la probabilidad de encuentro de un macho color verde con una hembra del mismo color (0.437). Estas probabilidades denotan las frecuencias esperadas de encuentro entre

machos y hembras de diferentes colores esperadas por azar (Tabla 9).

Se compararon estos resultados con las frecuencias observadas de las parejas, encontrándose que en las cinco fechas consideradas, no se encuentran evidencias de un apareo aleatorio entre individuos de diferente coloración (agosto 15:  $\chi^2=240.3$ ,  $gl=15$ ,  $P<0.001$ ; agosto 31:  $\chi^2=76.2$ ,  $gl=15$ ,  $P<0.001$ ; noviembre 15:  $\chi^2=120.6$ ,  $gl=15$ ,  $P<0.001$ ; noviembre 30:  $\chi^2=45.0$ ,  $gl=15$ ,  $P<0.001$ ; diciembre 15:  $\chi^2=31.0$ ,  $gl=15$ ,  $P<0.01$ ) (Tabla 10). De manera consistente, la frecuencia observada de parejas constituidas por una hembra y un macho cafés es mayor respecto a la frecuencia esperada por azar, mientras que la frecuencia observada de parejas hembra verde/macho verde es menor que la esperada, siendo mayor la diferencia en el muestreo del 15 de noviembre donde la relación frecuencia observada/frecuencia esperada es de 15/39.9.

#### **4.11. Tiempo de receptividad y duración de la cópula.**

El tiempo en el que una hembra es receptiva en el mes de septiembre fue de  $7.38 \pm$  e.e. 0.7 días ( $n=9$ ), mientras que en el mes de noviembre éste desciende a  $2.5 \pm$  e.e. 0.75 días ( $n=9$ ), encontrándose diferencias significativas entre promedios (prueba de  $t$  para muestras independientes:  $t=12.83$ ,  $gl=16$ ,  $P<0.001$ ).

Fue posible medir la duración de la cópula en algunos casos. Esta fue de  $2.39 \pm$  e.e. 0.50 h ( $n=4$ ) en los machos pequeños (longitud del fémur III  $<10.2$ mm), mientras que las cópulas de machos mayores la cópula duró significativamente más tiempo ( $7.36 \pm$  e.e. 0.432 h,  $n=5$ ;  $t=8.925$ ,  $gl=7$ ,  $P<0.001$ ).

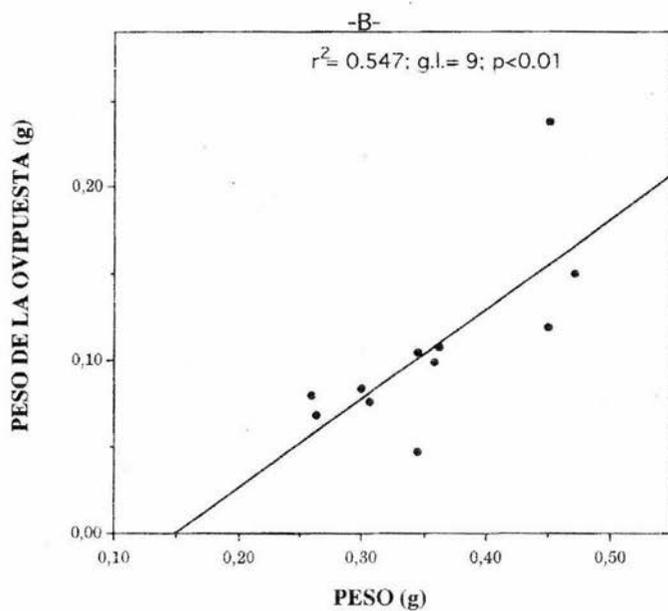
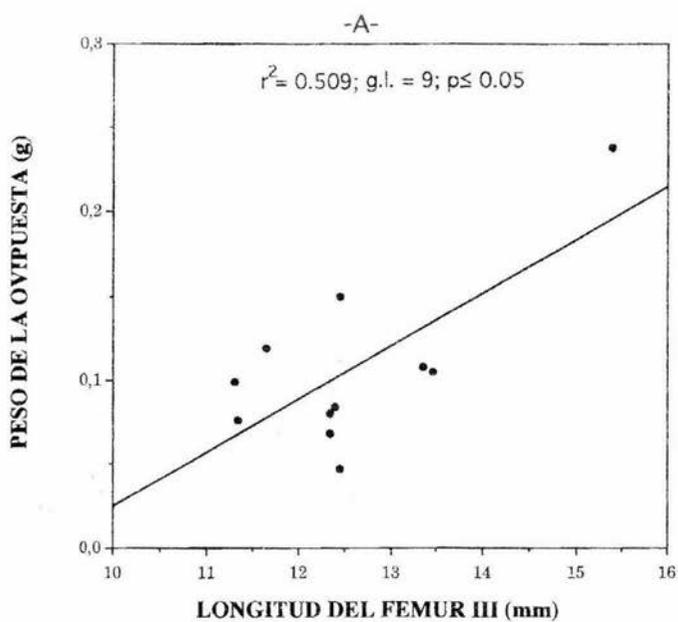


Figura 10. Relación entre A) Longitud del Fémur III de la hembra y B) Peso de la hembra cuando era virgen, y el peso de la ovipuesta.

Tabla 7. Frecuencias relativas observadas de los colores de machos durante la época de reproducción. Las fechas con asteriscos muestran los valores utilizados para calcular las probabilidades de encuentro de los colores de machos y hembras.

FECHA DE COLECTA	n	VERDE	CAFE	GRIS	NEGRO
8/9/92	75	0.99	0.01	0	0
23/9/92	176	0.69	0.68	0	0.21
8/10/92 *	299	0.65	0.08	0	0.27
23/10/92*	301	0.52	0.20	0	0.28
8/11/92 *	217	0.64	0.26	0.01	0.09
23/11/92*	209	0.52	0.42	0.03	0.03
8/12/92 *	205	0.53	0.44	0.02	0.02

Tabla 8. Frecuencias relativas observadas de los colores de hembras durante la época de reproducción. Las fechas con asteriscos muestran los valores utilizados para calcular las probabilidades de encuentro de los colores de machos y hembras.

FECHA DE COLECTA	n	VERDE	CAFE	GRIS	NEGRO
8/9/92	40	0.97	0.02	0.017	0
23/9/92	118	0.69	0.20	0.02	0.09
8/10/92*	184	0.67	0.25	0.02	0.27
23/10/92*	264	0.52	0.41	0.54	0.28
8/11/92*	279	0.66	0.25	0.01	0.09
23/11/92*	202	0.52	0.41	0.05	0.03
8/12/92*	165	0.52	0.40	0.07	0.02

Tabla 9. Probabilidades de encuentro esperadas de las frecuencias de color de machos y hembras de *Sphenarium purpurascens*, en diferentes fechas de la temporada de apareo de 1992.

<b>OCTUBRE 15</b>				
	Hembras			
Machos	CAFE	GRIS	NEGRO	VERDE
CAFE	0.02	0.00	0.00	0.06
GRIS	0	0	0	0
NEGRO	0.07	0.00	0.02	0.18
VERDE	0.17	0.01	0.04	0.47
<b>OCTUBRE 31</b>				
	Hembras			
Machos	CAFE	GRIS	NEGRO	VERDE
CAFE	0.08	0.01	0.01	0.10
GRIS	0	0	0	0
NEGRO	0.11	0.02	0.01	0.14
VERDE	0.21	0.03	0.01	0.27
<b>NOVIEMBRE 15</b>				
	Hembras			
Machos	CAFE	GRIS	NEGRO	VERDE
CAFE	0.06	0.00	0.02	0.17
GRIS	0.00	0.00	0.00	0.01
NEGRO	0.23	0.00	0.01	0.06
VERDE	0.16	0.01	0.05	0.42
<b>NOVIEMBRE 30</b>				
	Hembras			
Machos	CAFE	GRIS	NEGRO	VERDE
CAFE	0.17	0.02	0.01	0.22
GRIS	0.01	0.00	0.00	0.02
NEGRO	0.01	0.00	0.00	0.01
VERDE	0.21	0.03	0.01	0.27
<b>DICIEMBRE 15</b>				
	Hembras			
Machos	CAFE	GRIS	NEGRO	VERDE
CAFE	0.18	0.03	0.01	0.23
GRIS	0.01	0.00	0.00	0.01
NEGRO	0.01	0.00	0.00	0.01
VERDE	0.21	0.04	0.01	0.27

Tabla 10. Frecuencias observadas de parejas en cópula o resguardo de *Sphenarium purpurascens* según su color, comparados con las frecuencias esperadas (entre paréntesis), calculadas a partir de las probabilidades de encuentro (ver Tabla 9) de machos y hembras según su abundancia en el campo.

Macho	Hembra			
	CAFE	GRIS	NEGRO	VERDE
<b>OCTUBRE 15</b>				
CAFE	19 (1.44)	1 (0.94)	1 (0.31)	7 (3.82)
GRIS	0 (0)	1 (0)	0 (0)	1 (0)
NEGRO	1 (4.62)	0 (0.31)	0 (1.00)	1 (12.26)
VERDE	8 (11.21)	0 (0.73)	1 (2.44)	27 (29.74)
<b>OCTUBRE 31</b>				
CAFE	12 (5.24)	6 (0.70)	0 (0.32)	7 (6.68)
GRIS	0 (0)	2 (0)	0 (0)	2 (0)
NEGRO	0 (7.15)	2 (0.95)	1 (0.44)	15 (9.11)
VERDE	5 (13.53)	4 (1.80)	0 (0.84)	8 (17.24)
<b>NOVIEMBRE 15</b>				
CAFE	12 (6.31)	0 (0.19)	0 (2.00)	24 (16.48)
GRIS	0 (0.22)	0 (0.01)	0 (0.07)	0 (0.58)
NEGRO	1 (2.21)	1 (0.07)	0 (0.69)	6 (5.78)
VERDE	30 (15.28)	6 (8.46)	0 (4.79)	15 (39.90)
<b>NOVIEMBRE 30</b>				
CAFE	20 (12.48)	8 (1.66)	0 (0.77)	19 (15.90)
GRIS	1 (1.00)	0 (0.13)	0 (0.06)	0 (1.28)
NEGRO	0 (0.86)	0 (0.11)	0 (0.05)	0 (1.10)
VERDE	8 (15.63)	5 (2.08)	0 (0.97)	13 (19.92)
<b>DICIEMBRE 15</b>				
CAFE	20 (12.96)	8 (2.40)	0 (0.48)	19 (16.80)
GRIS	1 (0.58)	0 (0.11)	0 (0.21)	0 (0.75)
NEGRO	0 (0.43)	0 (0.08)	0 (0.016)	0 (0.56)
VERDE	7 (15.41)	6 (2.854)	0 (0.57)	13 (19.98)

## V. DISCUSION

### 5.1. Conducta de apareamiento.

La contracción del abdomen de las hembras de *S. purpurascens* podría ser considerada como un mecanismo de elección de pareja, ya que mediante esta conducta la hembra puede evitar ser copulada por un macho no deseado. De tal manera que el macho que se aparee con la hembra en cuestión, tendrá que resistir el tiempo suficiente sobre ésta para poder realizar la cópula.

Debido a que el período comprendido entre el establecimiento de la cópula y la oviposición es prolongado, resulta evidente la necesidad de defender la posibilidad de que el espermatozoide del macho que ha copulado fecunde los óvulos, aún más cuando a principios de la época de reproducción existe un mayor número de machos que de hembras. El resguardo de la hembra permite de esta forma asegurar la descendencia del macho. Esta conducta se encuentra ampliamente representada en muchos grupos de insectos, tales como odonatos (Tsubaki y Ono 1986), coleópteros (Siva-Jothy 1987) y ortópteros (Simmons 1990, Sakaluk 1991).

Las diferencias de tamaño entre machos podrían propiciar una jerarquía en el acceso a las hembras receptivas, ya que se sabe que al presentarse un enfrentamiento físico entre machos de diferente tamaño, generalmente la ventaja es para aquellos organismos más grandes. Sin embargo en 6 lotes no hubo un intento de desplazamiento por parte del macho intruso, por lo que sería necesario determinar en el campo qué tan frecuentes son los intentos de desplazamiento. Este tipo de interacciones se encuentra bien documentada para diferentes artrópodos, como en los coleópteros *Allomyrina dichotoma* (Siva-Jothy 1987) y *Coprophana euensisfer* (Otronen 1988), así como en la araña *Zygoballus rufipes* (Faber y Baylis 1993).

En el caso de *Sphenarium purpurascens* este proceso podría ser evidenciado por las regresiones de tamaño de parejas colectadas en el campo, donde se muestra que en tres de las cinco colectas existe una correlación positiva entre el fémur III del macho y el de la hembra con la que se encuentra apareándose.

## **5.2. Variación temporal del tamaño corporal.**

La variación en el tamaño podría deberse a una mortalidad diferencial en función del tamaño de los chapulines, muriendo primero los organismos de mayor tamaño, o bien a una reducción paulatina del tamaño corporal que alcancen los organismos emergentes. Este proceso podría deberse a factores abióticos y bióticos, que pueden limitar el desarrollo pleno de los individuos. Las condiciones ambientales podrían favorecer el desarrollo de los insectos a principios de la temporada de lluvias. Conforme las ninfas tienden a alejarse de esta época, éstas pueden verse obligadas a acortar su desarrollo en fases cada vez más tempranas. Las hembras por su parte podrían verse en la necesidad de acortar su tiempo de receptividad antes de que el empobrecimiento gradual del ambiente (baja humedad y baja cantidad y calidad del alimento) les impidiera poder reproducirse. En ambos casos, de no responder de esta manera sería posible que los organismos murieran antes de llegar a la madurez sexual normal. Se ha demostrado en otros chapulines que a altas densidades se reduce la talla de los adultos de la población por fenómenos de competencia por recursos (Wall y Begon 1986, 1987).

## **5.3. Variación temporal de la coloración.**

Puede existir una relación entre el incremento de la coloración café y la desecación paulatina de la vegetación. Este proceso puede proveer a los individuos que cambian de coloración de ventajas mediante crípsis en ambientes diferentes, en ambientes húmedos el color verde, y en los secos el café. Se ha observado en diferentes especies de chapulines que el color está correlacionado con la humedad ambiental y la contenida en la vegetación, y que ante un cambio en las condiciones de humedad se da un cambio en la coloración (Ibrahim 1974, Okay 1953, Otte y Williams 1972, Rowell 1967, Rowell y Cunis 1972). La pigmentación verde desaparece cuando los componentes de la dieta que se encuentran secos, por lo que es posible que retengan la tonalidad verde sólo en condiciones altas de humedad. Es conveniente recordar que independientemente de que existe el cambio de coloración en esta población, también existen individuos que alcanzan el estado adulto con la coloración

café, y que se encuentran representados desde el comienzo de la época de reproducción. Los patrones básicos de coloración (verde, café, negro y gris), presentes en la población durante la época de reproducción podrían ser la respuesta a la heterogeneidad ambiental que presenta el Pedregal de San Angel. Un organismo de color verde será mucho más conspicuo que uno de color café durante la temporada de secas. Así como también lo será en una zona donde el entorno sea de tonalidades predominantemente cafés o grises, y por ende también será más susceptible a ser depredado. Al extrapolar este efecto a la población, se puede ocasionar la modificación de las frecuencias de coloración en las diferentes zonas del Pedregal así como entre poblaciones y evidentemente a lo largo de la época de reproducción. Este proceso ha sido descrito para diversos grupos (Cook y Miller 1976, Gunnarsson 1993, Osawa y Nishida 1992). En caso de que esta variación sea heredable el fenómeno se puede repetir generación tras generación, al actuar la selección sobre esta variación (Wallace 1970).

Se ha demostrado en diferentes especies que, dependiendo de su coloración tienen una tolerancia diferencial a la humedad y temperatura (Buxton en Pepper y Hastings 1952, Hill y Taylor 1933), siendo este el caso de *Schistocerca vaga* (Rowell 1972). Podría suponerse que debido a estas diferencias, existen variaciones en las distribuciones de los colores de acuerdo a los tamaños que ocurren en la población, siendo una consecuencia de las limitantes físicas para absorber y conservar calor. Sin embargo, no existe una asociación significativa entre el patrón de coloración y el tamaño de los machos, mientras que en caso de las hembras sí se presenta este fenómeno, ya que, al parecer, el color gris en éstas está asociado con un tamaño pequeño (Figs 7 y 8).

#### **5.4. Protandria, tamaño del cuerpo y formación de pareja.**

La elección de pareja en función del tamaño se encuentra ampliamente reportada en una gran cantidad de especies de insectos (Crespi 1992). Este comportamiento podría ser seguido por *S. purpurascens* ya que como lo demuestran los resultados, existe una correlación entre el tamaño corporal de hembras y machos en cópula. Sin embargo, la relación de tamaño encontrada en los organismos en el campo pudo ser motivada por la elección de

pareja por parte de las hembras, pero también se pudo originar por desplazamientos entre los machos. En el caso de las observaciones en el laboratorio, fue posible observar que los chapulines grandes se aparean con hembras grandes. Sin embargo en estos casos tampoco es posible diferenciar la elección de pareja de la competencia intrasexual. La excepción en este proceso la representan los machos pequeños, en los cuales no se presentó una tendencia por aparearse con hembras grandes. El tiempo de cópula registrado para este tipo de organismos es menor al presentado por los organismos grandes, y muy similar al reportado por Serrano-Limón y Ramos-Elorduy (1979). Sin embargo, estos datos deben de ser tomados con precaución, ya que la muestra es muy pequeña.

La conducta de los chapulines de menor tamaño puede ser considerada congruente con sus expectativas en la reproducción, ya que como se puede apreciar en los resultados obtenidos, puede existir una intensa presión de selección en los machos. Esta podría ser aún más fuerte en aquellos que presentan menores dimensiones, debido a la virtual desventaja a la que se enfrentan al competir con machos de mayor tamaño por el acceso a las hembras, así como a la imposibilidad de retenerlas ante un enfrentamiento con un macho de mayores dimensiones. La baja selectividad es característica de los organismos oportunistas por lo que este podría ser el motivo por el cual estos organismos proliferan justo un poco antes del término de la época de reproducción, cuando la frecuencia de machos de mayores dimensiones ha disminuido. Este tipo de comportamiento se encuentra ampliamente extendido en diversos grupos de insectos, como coleópteros (Eberhard 1982), odonatos (Tsubaki y Ono 1986), himenópteros (Alcock et al. 1977) y ortópteros (Shelly y Greenfield 1989).

Los organismos de pequeñas dimensiones, al emerger tarde en la estación podrían tener menores expectativas de encontrar parejas óptimas, ya que el tamaño de las hembras también es menor. Independientemente de que los recursos alimenticios son cada vez más limitados, estos organismos podrían realizar lo que Maynard-Smith ha definido como "lo mejor de un mal trabajo". Ejemplos de este patrón pueden observarse en diversos grupos, como es el caso del coleóptero *Podischnus agenor* (Eberhard 1982). De ocurrir este

proceso existiría la posibilidad de que los machos pequeños se mantuvieran en la población.

Podría existir una presión de selección intensa al principio de la época de reproducción. En esta época la proporción sexual tiende a encontrarse en valores de 1.63 machos por hembra, y son precisamente los individuos mayores de ambos sexos los que tienen mejores expectativas de conseguir pareja. Así los chapulines de menor tamaño tenderían un menor a un nulo destino reproductivo. La emergencia temprana de los machos puede representar un alto costo para los individuos en términos de riesgo de muerte prereproductiva y de una competencia sexual más intensa motivada por las diferencias en la proporción sexual entre los sexos, que sólo puede ser compensado por el acceso potencial a un mayor número de cópulas y que éstas se realicen también con hembras de mayor calidad (en términos del número y/o calidad de hijos). Mientras que el resto de la población tendría que conformarse con un menor número de apareamientos y hembras de un menor tamaño, ya que, como se ha mostrado, el tamaño corporal promedio de la población de ambos sexos decrece conforme avanza la época de reproducción.

### **5.5. Papel de la coloración en la formación de pareja.**

Los resultados de los estudios realizados en el campo no permiten establecer con precisión el papel de la coloración en la formación de pareja, debido a que en este trabajo sólo se toca este aspecto de una manera general, sin embargo las evidencias son sugestivas. Las colectas poblacionales utilizadas para este análisis sólo toman en cuenta la variación total de las frecuencias de coloración en el Pedregal, omitiéndose la variación que puede estar presente en los diferentes ambientes que presenta la reserva. Esta heterogeneidad puede ocasionar la modificación de las frecuencias de los patrones de coloración de manera drástica por zonas separadas en distancias relativamente pequeñas. Consecuentemente, los patrones de coloración de los chapulines también pueden quedar agrupados en zonas más o menos discretas debido a presiones selectivas como la depredación. La probabilidad de encuentro en estas zonas puede ser mayor o menor dependiendo de cada caso. Este proceso podría quedar ejemplificado por los datos de las parejas de color verde, ya que en

el caso del primer muestreo no se observan diferencias entre el patrón de apareamiento de los organismos con respecto al esperado por el azar, mientras que en las siguientes se observa que las diferencias se van acentuando, siendo encontradas cada vez menos parejas de éste color que las esperadas por azar. Este resultado podría deberse a una fragmentación del área del Pedregal en manchones de tonalidades verdes asociadas a la presencia de vegetación fresca, en las cuales se pudieron agrupar a los organismos de color verde. De esta forma, las presiones selectivas podrían agrupar y modificar las frecuencias de los organismos de los diferentes colores en las diversas zonas del Pedregal. No obstante estas hipótesis requieren de ser evaluadas en el futuro.

## VI. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Debido al nivel exploratorio de este trabajo no es posible concluir en definitiva varios aspectos de la biología reproductiva de *S. purpurascens*. Sin embargo, es posible que los organismos de gran talla tengan ventajas en aspectos reproductivos, ya que debido al tipo de ensayos realizados no fue posible diferenciar los procesos de elección de pareja de los motivados por la competencia intrasexual. Los resultados evidencian una ventaja de los individuos de mayores dimensiones ya que probablemente las contiendas entre machos y la elección de hembras grandes determinan una estructuración jerárquica de tamaños en las parejas en resguardo o en cópula que existen en el campo. Este evento podría estar relacionado con el hecho de que la población existente en la zona del Pedregal de San Angel puede ser protándrica, y los primeros chapulines en alcanzar la madurez sexual son los que presentan las mayores dimensiones. La conducta de rechazo de las hembras puede ser, en esta perspectiva, un mecanismo de elección de pareja que favorece la jerarquización de tamaños en las parejas.

Los motivos por los que se explica la reducción en el tamaño corporal en la población, así como la variación en la coloración requerirán forzosamente estudios más exhaustivos.

Por otro lado quedan por resolver varias preguntas acerca de este sistema de estudio:

- (a) ¿presentan los machos de gran tamaño un mayor éxito reproductivo que aquellos de menor talla?,
- (b) ¿los machos que tienen la capacidad de cambiar su coloración tienen una adecuación mayor al tener la capacidad de seguir las tonalidades ambientales en caso de que exista un riesgo de depredación muy elevado?,
- (c) ¿existe una discrepancia en el éxito reproductivo de los machos protándricos con respecto de aquellos que no lo son?,
- (d) ¿la reducción del tamaño corporal poblacionalmente en esta especie es consecuencia de factores ambientales o genéticos?,
- (e) ¿podría existir un "óptimo" en el tiempo de eclosión y llegada a la madurez en los organismos de esta especie?

Debido a las altas densidades poblacionales de *Sphenarium purpurascens* durante la época de reproducción, así como lo prolongado de su tiempo de cópula (6 a 7 h) es posible realizar estudios sobre la biología reproductiva de la especie en el campo. Otra ventaja para el estudio de este sistema es que una vez establecida la pareja es factible que no se realice un cambio de pareja durante ese día, a menos de que se dé un desplazamiento. Por lo anterior puede ser posible conocer la sobrevivencia y el número de apareamientos que individuos de diferentes morfos de tamaño y color tienen en los diferentes ambientes que ocurren en el Pedregal. Asimismo, la ventaja de que esta especie tenga un amplio rango de distribución permite realizar estudios comparativos entre poblaciones con condiciones ambientales diferentes. Lo anterior daría una idea acerca de cómo el ambiente puede afectar ciertas características de estas poblaciones, tales como la protandria, la reducción paulatina del tamaño corporal, y las frecuencias de coloración. Esto puede ser complementado a estudios en el laboratorio, en los que mediante la obtención de líneas puras se puede investigar los mecanismos de herencia del tamaño y el color, que podría ser utilizado como marcador genético para estudios de competencia espermática. Los estudios encaminados al estudio de la biología reproductiva de los insectos permiten comprender el contexto evolutivo de mecanismos que han moldeado la conducta y morfología de este grupo de organismos.



**BIBLIOTECA**  
**INSTITUTO DE ECOLOGIA**  
**UNAM**

## LITERATURA CITADA

- Alcok, J., Eickwort, G.C. and Eikwort K.R. 1977. The reproductive behaviour of *Anthidium maculosum* (Hymenoptera: Megachilidae) and the evolutionary significance of multiple copulation females. **Behav. Ecol. Sociobiol.** **2**:385-396.
- Alvarez, F.J., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno-Casasola, D.Nava, F. Rodriguez, C. Tovar y A. Valiente. 1982. **Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Angel**. Lab. de Ecología, Fac. de Ciencias, U.N.A.M., México. 49 pp.
- Arak, A. 1983. Male-male competition and mate choice in anuran amphibians. In: *Mate choice* (Ed. by P. Bateson), pp. 181-210. Cambridge University Press.
- Arak, A. 1988. Callers and satellites in the natterjack toad: evolutionarily stable decision rules. **Anim. Behav.** **36**:416-432
- Baughman, J.F. 1991. Do protandrous males have increased mating success? the case of *Euphydryas editha*. **Am. Nat.** **138**:536-542.
- Boggs, C.I. and Gilbert, L.E. 1979. Male contribution to egg production in butterflies: evidence for transfer of nutrients at mating. **Science** **206**:83-84
- Borgia, G. 1982. Experimental changes in resource structure and male density: size-related differences in mating success among male *Scatophaga stercoraria*. **Evolution** **36**, 307-315
- Borgia, G. 1985. Bower quality, number of decorations and mating success of male satin bowerbirds (*Ptilinorynchus violaceus*): an experimental analysis. **Anim. Behav.** **33**:266-271
- Brodie III, E. D. 1993. Consistency of individual differences in anti-predator behaviour and colour pattern in the garter snake, *Thamnophis ordinoides*. **Anim Behav.** **45**:851-861
- Bulmer, M.G. 1983. The significance of protandry in social hymenoptera. **Am. Nat.** **121**:540-551.
- Butlin, R.K., Hewitt, G.M. and Weeb, S.F. 1985. Sexual selection for intermediate optimum in *Chorthippus brunneus* (Orthoptera: Acrididae). **Anim. Behav.** **33**:1281-1292.
- Buxton, P.A. 1924. Heat, moisture, and animal life in the deserts. **Proc. Roy. Soc Lond. Ser. B**; **96**:123-131.
- Cano-Santana, Z. 1987. Ecología entre la relación entre *Wigandia urens* (Hydrophyllaceae) y sus herbívoros en el pedregal de San Angel, D.F. (México). Tesis Profesional. Fac. de Ciencias, U.N.A.M., México.
- Cano-Santana, Z. 1994. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerofita. Tesis doctoral. Centro de Ecología/UACPyP del CCH, U.N.A.M. México. (En preparación).
- Carroll, S.P. 1993. Divergence in male mating tactics between two populations of the soapberry bug: I. Guarding versus nonguarding. **Behav. Ecol.** **4**:156-164.
- Chapman, R.F. and Dearn, A. 1990. Color pattern polymorphism. In: *Biology of grasshoppers*, (Ed. by Dearn, A.), pp.517-549. John Wiley and Sons, New York.

- Crespi, B.J. 1989. Causes of assortative mating in arthropods. **Anim. Behav.** **38**:980-1000
- Cooke, F. and Davies, J.C. 1985. Assortative mating, mate choice and reproductive fitness in Snow Geese. In: *Mate choice* (Ed. by Patrick Bateson). Cambridge University Press, Cambridge.
- Cook, L.M. and Miller, P. 1976. Density-dependent selection on polymorphic prey-some data. **Am. Nat.** **110**:594-598.
- Cox, G.W. and Cox D. 1974. Substrate color matching in the grasshopper, *Circotettix rabula* (Orthoptera: Acrididae). **The Great Basin Nat.** **34**:60-70.
- Darwin C.R. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Sarpe (1983), Madrid. 638 pp.
- Dearn, J.M. and Davies R.A.H. 1983. Natural selection and maintenance of colour pattern polymorphism in the Australian Plague Locust *Chortoicetes terminifera*. **Aust. J. Biol. Sci.** **36**:387-401
- Dearn, J.M. 1989. Colour pattern polymorphism in the grasshopper *Phaulacridium vittum*. I. Geographic variation in a Victoria and evidence of habitat association. **Aust. J. of Zool.** **32**:239-249.
- De Wilde, J. 1975. An endocrine view of metamorphosis, polymorphism and diapause in insects. In: *Trends in Endocrinology* (Ed. by E.J.W. Barrington), pp. 13-28. Thomas J. Griffiths Sons., New York.
- Eberhard, W.G. 1982. Beetle horn dimorphism: Making the best of a bad job. **Am. Nat.** **119**:420-426.
- Elwood, R., Gibson, J. and Neil, S. 1987. The amorous *Gammarus*: size assortative mating in *G. pulex*. **Anim. Behav.** **35**:1-6
- Endler, J.A. 1978. A Predator's view of animal color patterns. **Evol. Biol.** **11**:319-393.
- Endler, J.A. 1980. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. **Evolution** **34**:76-91.
- Endler, J.A. 1991. Interactions between predators and prey. In: *Behavioural ecology* (Ed. by Krebs, J.R and Davies, N.B.), pp. 177-181. Blackwell Scientific Publications, Cambridge.
- Faber, D.B. and Baylis, J. 1993. Effects of body size on agonistic encounters between male jumping spiders (Araneae: Salticidae). **Anim. Behav.** **45**:289-299.
- Greenfield, M.D. and Shelly T.E. 1985. Alternative mating strategies in a desert grasshopper: evidence of density-dependence. **Anim. Behav.** **33**: 1192-1210
- Gunnarsson B. 1993. Maintenance of melanism in the spider *Pityophantes phrygianus*: is bird predation a selective agent? **Heredity** **70**:520-526.
- Gwynne, D.T. 1981. Sexual difference theory: mormon crickets (Orthoptera: Tettigoniidae, *Anabrus simplex*). **Science** **213**:779-780
- Gwynne, D.T. 1982. Mate selection by female katydids (Orthoptera: Tettigoniidae, *Conocephalus nigropleurum*). **Anim. Behav.** **30**:734-738

- Gwynne, D.T. 1984. Courtship feeding increases female reproductive success in bushcrickets. **Nature** **307**:361-363
- Halliday, T.R. 1978. Sexual selection and Mate Choice. In: *Behavioural ecology* (Ed. by Krebs, J.R. y Davies, N.B.), pp. 180-213. Blackwell Scientific Publications, Cambridge.
- Hastings, J. 1989. Protandry in western cicada killer wasps, (*Sphecius grandis*, Hymenoptera: Sphecidae): an empirical study of emergence time and mating opportunity. **Behav. Ecol. Sociobiol.** **25**:255-260.
- Herrera, E. A. and MacDonald D.W. 1993. Aggression, dominance, and mating success among capybara males (*Hydrochaeris hydrochaeris*). **Behav. Ecol.** **4**:114-119.
- Hill, L. and Taylor H.J. 1933. Locusts in sunlight. **Nature** **132**:276
- Ibrahim, M.M. 1974. Environmental effects on colour variation in *Acrida pellucida* Klug. **Z. Angew. Entomol.** **77**:133-136.
- Isely, F.B. 1938. Survival value of acridian protective coloration. **Ecology** **19**:370-389.
- Juliano, S.A. 1985. The effects of body size on mating and reproduction in *Brachinus lateralis* (Coleoptera: Carabidae). **Ecol. Entomol.** **10**:271-280
- Liebert, T.G. y Brakefield P.M. 1990. The genetics of colour polymorphism in the aposematic Jersey tiger Moth *Callimorpha quadripunctaria*. **Heredity** **64**:87-92.
- Lindman, R.H. 1991. *Analysis of Variance in Experimental Design*. Springer-Verlag, New York. 531 pp.
- Le Boeuf B.J. 1974. Male-male competition and reproductive success in elephant seals. **Amer. Zool.** **14**:163-176.
- Macías-García, C. 1993. Una panorámica sobre selección sexual. En: *Tópicos de biología evolutiva*. Diversidad y adaptación. (Ed. por Juan Nuñez-Farfán y Carlos Cordero), pp. 83-95. U.N.A.M. México.
- Macías-García, C. 1994. Social behavior and operational sex ratios in the viviparous fish *Girardinichthys multiradiatus*. **COPEIA** (in press).
- Macías-García, C. Jiménez, G. and Contreras, C. 1994. Correlational evidence of a sexual-selected handicap. **Behav. Ecol. Sociobiol.** (in press).
- Manning, J.T. 1975. Male discrimination and investment in *Asellus aquaticus* (L.) and *A. meridianus* Recovitz (Crustacea: Isopoda). **Behaviour** **55**:1-14
- Marshall, L. 1982. Male courtship persistence in *Colias philodice* and *C. eurytheme* (Lepidoptera: Pieridae). **J. Kans. Entomol. Soc.** **55**:729-736
- Maynard Smith, J. 1987. Sexual selection: a classification of models. In: *Sexual selection: testing the alternatives* (Ed. by J.W. Bradbury and Andersson, M.B.), pp. 9-19. John Wiley and Sons, New York.
- Méndez, T.R. and Montoya, C.R. 1993. "Los chapulines" Colecta, preparación y consumo del Chapulín *Sphenarium purpurascens*. Charpentier (Orthoptera: Acrididae). En: *Anales del XXVIII Congreso de entomología*, (ed. por J.V. González y L. Delgado Castillo), pp. 38-39. SANDOZ e INIFAP, Cholula, Pue., México.

- Milinski, M. and Bakker T.C.M. 1990. Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males. **Nature** **344**:330-333.
- Moodie, G.E.E. 1972. Predation, natural selection and adaptation in an unusual threespine stickleback. **Heredity** **28**:155-167
- Nijhout, H.F. y Wheeler, D.E. 1982. Juvenile hormone and the physiological basis of insect polymorphisms. **Q. Rev. Biol.** **57**:109-133.
- Osawa, N. y Nishida, T. 1992. Seasonal variation in elytral colour polymorphism in *Harmonia axyridis* (the ladybird beetle): the role of non-random mating. **Heredity** **69**:297-307
- Ostronen, M. 1988. Intra- and intersexual interactions at breeding burrows in the horned beetle, *Coprophana euensifer*. **Anim. Behav.** **36**:741-748.
- Okay, S. 1953. Formation a green pigment and colour changes in orthoptera. **Bull. Entomol. Res.** **44**:299-315
- Packer, M.J. y Corbet, P. 1989. Size variation and reproductive success of female *Aedes punctor* (Diptera: Culicidae). **Ecol. Entomol.** **14**:297-309.
- Parker, G.A. 1970. Sperm competition and the evolutionary consequences in the insects. **Biol. Rev.** **40**:525-567
- Parker, G.A. 1974. Courtship persistence and female-guarding as male time investment strategies. **Behav.** **48**:158-184
- Parker, G.A. 1983. Mate quality and mating decision. In: *Mate choice*, (ed. by P. Bateson), pp. 141-166. Cambridge University Press, Cambridge.
- Partridge, L., Hoffmann, A. y Jones J.S. 1987. Male size and mating success in *Drosophila melanogaster* and *D. pseudoobscura* under field conditions. **Anim. Behav.** **35**:468-476.
- Pepper, J.H. y Hastings, E. 1952. The effects non solar radiation on grasshopper temperatures and activities. **Ecology** **3**:96-103
- Ridley, M. 1983. *The explanation of organic diversity: the comparative method and adaptatiois for mating*. Claredon, Oxford. Claredon Press.
- Robertson, J.G.M. 1986. Female choice, male strategies and the role of vocalizations in the Australian frog *Uperoleta rugosa*. **Anim. Behav.** **34**:773-784.
- Rowell, C.H.F. 1967. Corpus allatum implantation and green/brown polymorphism in three african grasshoopers. **J. Insect Physiol.** **13**:1401-1412.
- Ryan, M.J. 1985. *The tungara frog*. Chicago University Press, Chicago.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel (D.F., México). **An. Esc. Cien. Biol. I. P. N. Méx.** **8**:59-129.
- Rzedowski, J. 1983. **Vegetación de México**. Limusa, México.
- Sakaluk, S.K. 1991. Post-copulatory mate guarding in decorated crickets. **Anim Behav.** **41**:207-216.

- Schennum, W.E and Willey, R.B. 1979. A geographical analysis of quantitative morphological variation in the grasshopper *Arphia conspersa*. **Evolution** **33**:64-84
- Serrano, G.L. y Ramos-Elorduy J. 1989. Biología de *Sphenarium purpurascens* Charpentier y algunos aspectos de su comportamiento (Orthoptera: Acrididae). **Anales Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México Ser. Zool.** **58**:139-152
- Shelly, T.E. y Greenfield, M. 1985. Alternative mating strategies in a desert grasshopper: a transitional analysis. **Anim. Behav.** **33**:1211-1222.
- Shelly, T.E. y Greenfield, M. 1989. Satellites and transeunts: Ecological constraints on alternative mating tactics in male grasshoppers. **Behav.** **109**:200-221.
- Shuster, S.M. 1990. Predation and sexual dimorphism in a marine isopod crustacean. **Trends Ecol. Evol.** **8**:238-240.
- Simmons, L.W. 1991a. Female choice and the relayedness of mates in the field cricket, *Gryllus bimaculatus*. **Anim. Behav.** **41**:493-501.
- Simmons, L.W. 1991b. On the post-copulatory guarding behaviour of male field crickets. **Anim. Behav.** **42**:504-505.
- Siva-Jothy, M.T. 1987. Mate securing tactics and the cost of fighting in the Japanese Horned Beetle, *Allomyrina dichotoma* L. (Scarabaeidae). **J. Ethol.** **5**:165-172.
- Southwood, T. R. E. 1978. **Ecological Methods**. 2nd. ed. Chapman & Hall, London.
- Thornhill, R. y Alcock, J. 1983. *The evolution of insects mating systems*. Harvard University Press, Cambridge. 546 pp.
- Trivers, R.L. 1978. Parental investment and sexual selection. In: *Readings in sociobiology*, (Ed. by T.H. Clutton-Brock & Paul H. Harvey). pp. \*\*. Freeman and Company, San Francisco.
- Tsubaki, Y. y Ono, T. 1986. Competition from territorial sites and alternative mating the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata: Libellulidae). **Behav.** **97**:234-252.
- Waage, J.K. 1984. Sperm competition and the evolution of odonate mating systems. In: *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*, (Ed. by R.L. Smith) pp. 251-288. Academic Press, San Diego.
- Wall, R. y Begon, M. 1986. Population density, phenotype and mortality in the grasshopper *Chorthippus brunneus*. **Ecol. Entomol.** **11**:445-456.
- Wall, R. y Begon, M. 1987. Individual variation and the effects of population density in the grasshopper *Chorthippus brunneus*. **Oikos** **49**:15-27.
- Wallace, A.R. 1889. *Darwinism*. Macmillan, London.
- Wallace, B. 1970. *Genetic load: its biological and conceptual aspects*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Wang, G. Greenfield M.D. y Shelly t.E. 1990. Inter-male competition for high-quality host-plants: the evolution of protandry in a territorial grasshopper. **Behav. Ecol. Sociobiol.** **27**:191-198.

- Ward, P.I. 1988. Sexual dichromatism and parasitism in British and Irish freshwater fish. **Anim. Behav.** **36**:1210-1215.
- Wedell, N. 1992. Protandry mate assement in the wartbiter *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae). **Behav. Ecol. Sociobiol.** **31**:301-308.
- Wiklund, C. and Fagerstom, T. 1977. Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. **Oecologia** **31**:153-158
- Wiklund, C. and Solbreck C. 1982. Adaptative versus incidental explanations for the ocurrence of protandry in a butterfly, *Leptidea sinapis* L. **Evolution** **36**:56-62.
- Wiklund, C., Sören N. y Forsberg, J. 1991. Sex-related in growth rate as a result of selection for large size and protandry in a butterfly, *Pieris napi*. **Oikos** **60**:241-250
- Wiklund, C. y Fagerström, T. 1991. Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pierididae and Satyridae. **Oikos** **60**:373-381.
- Wiklund, C., Wickman, P. y Sören N. 1992. A sex diference in the propensity to enter direct/diapause development: a result of selection for protandry. **Evolution** **46**:519-528.
- Zar, J.H. 1974. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs.