

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGIA

ANÁLISIS MORFOLÓGICO Y FUNCIONAL DE LOS PARAMEROS DE LOS GENTALIA MASCULINOS DE *Stenomacra marginella* (HEMIPTERA: LARGIDAE)

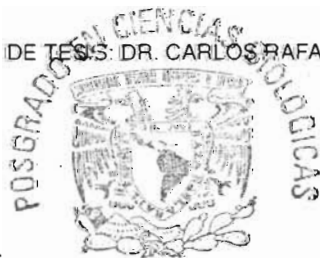
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

MIGUEL ANGEL MORENO GARCIA

DIRECTOR DE TESIS: DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO



MEXICO, D.F.

COORDINACIÓN

MAYO 2005

M344302



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Miguel Ángel Moreno García

FECHA: 20 Mayo 2005

FIRMA: [Firma]

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 28 de febrero del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **Moreno García Miguel Ángel** con número de cuenta **97542737** con la tesis titulada: **"Análisis Morfológico y Funcional de los Parámetros de los Genitalia Masculinos de Stenomacra Marginella (Hemiptera: Largidae)"**, bajo la dirección del(a) **Dr. Carlos Cordero Macedo**.

Presidente:	Dr. Alejandro Córdoba Aguilar
Vocal:	Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza
Secretario:	Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo
Suplente:	Dr. Juan Enrique Fomoni Agnelli
Suplente:	Dra. María Marcela Osorio Beristain

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 13 de mayo del 2005

[Firma]
Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

A MI MADRE Y PADRE

A LOS QUE SIEMPRE ESTARÁN PRESENTES (HHDT)

A N. PEART, G. LEE Y A. LIFESON

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer al Dr. Carlos Cordero por aceptarme como su estudiante y dirigir esta tesis. Agradezco todo lo que me enseñó, el tiempo que dedicó, así como su apoyo en todo momento y sobre todo su amistad. También quiero agradecer el que me haya permitido iniciarme en el ámbito de la enseñanza que tanto disfruto.

Al Dr. Alejandro Córdoba Aguilar por haber aceptado estar dentro del comité tutorial, por las sugerencias, consejos y ratos divertidos. Gracias por ser un gran amigo.

A la Dra. Marcela Osorio por haber accedido a entrar de último momento a ser parte del comité tutorial, por su apoyo y sugerencias y por siempre transmitir un gran entusiasmo hacia el proyecto de investigación.

Al Dr. Raúl Cueva por haber aceptado ser parte del jurado y revisar esta tesis. Gracias por los consejos académicos y personales, que han sido de tanta utilidad a lo largo de estos años.

Al Dr. Juan Fornoni por revisar la tesis y aceptar ser miembro del jurado. Por siempre tener disponibilidad de tiempo para solventar dudas de toda índole y dar consejos que ayudaron para mejorar la calidad de la tesis.

Al Dr. Alfredo Peretti por todas las sugerencias y consejos académicos y personales que me dio durante el tiempo en el que formó parte del comité tutorial.

Al Dr. Eduardo Morales por resolver dudas y al Dr. Juan Núñez por los consejos en los análisis de datos y por permitirme seguir interactuando en las actividades de los estudiantes de su laboratorio.

A los amigos del Lab. de Ecología de la Conducta de Artrópodos: Ceci, Celia, Haydee, Ivette, los Jorges, Karla, Lizeth, Nubia y Víctor. A Vivian Méndez por ser una excelente amiga y por las discusiones académicas.

A los amigos del Instituto: Armando, Adriana, Betsa, Eder, Etzel, Jesús, Paula S., Michael, Aurora, Valentina, Laura Lorena, Bernal, Ragdé, Andrea, María, chicas del taller de J. Núñez y a los amigos del Lab. de Conducta Animal, a todos ellos por evitar la tediosa monotonía. En especial quiero agradecer a Rafael "Cute" Bello por ser un gran amigo y apoyarme en todo momento.

A Sandra Cuartas por su valiosa y sincera amistad, sus consejos, cariño y por los momentos divertidos a lo largo de estos años.

A Paloma Neumann por esas conversaciones que me permitían expresar lo que realmente pensaba y sentía y que no son tan fáciles de tener con cualquiera. Eres una excelente y muy querida amiga por siempre.

A Carolina Espinosa por la ayuda en las dudas y papeleos burocráticos.

A los que me han soportado como profesor.

Agradezco el apoyo económico de PAPIIT/DGAPA, UNAM (IN235802), CONACYT, DGEP e Instituto de Ecología, UNAM.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
<i>ESTUDIO HISTÓRICO-TEÓRICO DE LOS GENITALIA</i>	2
<i>MÉTODOS DE ESTUDIO DE LA FUNCIONALIDAD DE LOS GENITALIA</i>	4
<i>Estudio de la Morfología</i>	4
<i>Morfometría</i>	7
Estimación de la magnitud de la variación morfológica (Coeficientes de Variación).....	7
Estimación de las relaciones alométricas.....	8
Análisis de asimetría.....	9
OBJETIVO	11
<i>GENERAL</i>	11
<i>PARTICULARES</i>	11
LA ESPECIE DE ESTUDIO	12
MÉTODOS	13
<i>DESCRIPCIÓN DE LOS GENITALIA</i>	13
<i>MORFOMETRÍA</i>	13
Magnitud de la variación intrapoblacional.....	14
Análisis alométricos.....	14
<i>MORFOLOGÍA FUNCIONAL</i>	15
Manipulación experimental de parámetros.....	15
<i>ANÁLISIS DE LOS PARÁMEROS Y EL ÉXITO DE CÓPULA DE MACHOS EN CONDICIONES NATURALES</i>	18
Asimetrías.....	18
Éxito de cópula debido a la duración del Tiempo de Toqueteo de los Parámetros.....	19
Éxito de cópula debido a las diferencias en ancho del ápice, largo del contorno, ángulo de abertura y asimetrías de los parámetros.....	19
<i>DURACIÓN DE CÓPULA EN FUNCIÓN DEL ANCHO DEL ÁPICE, LARGO DEL CONTORNO, ÁNGULO DE ABERTURA Y ASIMETRÍAS DE LOS DEL PARÁMEROS</i>	20
RESULTADOS	20
<i>DESCRIPCIÓN DE LOS GENITALIA</i>	20
Machos.....	21
Hembras.....	22
Acoplamiento de los genitalia masculinos y femeninos.....	22
<i>MORFOMETRÍA</i>	23
Magnitud de la variación intrapoblacional.....	23
Análisis alométricos.....	24
<i>MORFOLOGÍA FUNCIONAL</i>	25
MANIPULACIÓN EXPERIMENTAL DE PARÁMEROS.....	26
ANÁLISIS DE LOS PARÁMEROS Y EL ÉXITO DE CÓPULA DE MACHOS EN CONDICIONES NATURALES.....	30

Asimetrías.....	31
Éxito de cópula debido a la duración del Tiempo de Toqueteo de los Parámetros.....	33
Éxito de cópula debido a las diferencias del ancho del ápice, largo del contorno, ángulo de abertura y asimetrías de los parámetros.....	34
<i>DURACIÓN DE LA CÓPULA EN FUNCIÓN DEL ANCHO DEL ÁPICE, LARGO DEL CONTORNO, ÁNGULO DE ABERTURA Y ASIMETRÍAS DE LOS PARÁMEROS.....</i>	<i>36</i>
DISCUSIÓN.....	38
<i>MORFOLOGÍA Y ÉXITO DE CÓPULA.....</i>	<i>38</i>
<i>ALOMETRÍA.....</i>	<i>40</i>
<i>ASIMETRÍA Y DURACIÓN DE CÓPULA.....</i>	<i>41</i>
<i>VARIACIÓN INTRAPOBLACIONAL.....</i>	<i>42</i>
<i>OTRAS HIPÓTESIS Y PERSPECTIVAS DE ESTUDIO EN S. MARGINELLA.....</i>	<i>43</i>
Vellosoidades en parámetros.....	43
Variación de las conductas de cortejo.....	44
Duración de Cópula.....	44
Movimientos de la pareja en cópula.....	45
Fin de cópula.....	46
Perspectivas y métodos para futuros estudios.....	46
BIBLIOGRAFÍA.....	49
APÉNDICES.....	58

RESUMEN

La gran variación y complejidad que presentan los genitalia masculinos de los insectos sugiere que estos no solo tienen la función única de depositar los gametos en la hembra. Es probable que su diversificación y especialización sea debida a diversas presiones selectivas (naturales y/o sexuales).

Se han propuesto diferentes hipótesis para tratar de explicar la diversidad y complejidad de las características de genitalia de insectos, sin embargo las presiones selectivas que están moldeando a estas estructuras aún no son entendidas por completo. En este trabajo se propone que el estudio detallado de la funcionalidad de los genitalia mediante el estudio de la morfología utilizando herramientas morfométricas podría ser el paso inicial para proponer el tipo de presiones selectivas (naturales o sexuales) responsables de su evolución y especialización. El objetivo general de este estudio es analizar la morfología funcional de los parámetros de los genitalia masculinos de la chinche *Stenomacra marginella*.

Se realizó la descripción de la genitalia masculina y femenina de *S. marginella* del Pedregal de San Ángel. Se estimaron las relaciones alométricas de características de tamaño corporal contra propiedades de parámetro (claspers genitales con forma de hoz). Se obtuvo la magnitud de la variación intrapoblacional de cada una de las características de tamaño corporal y de parámetro. Se evaluó experimentalmente el efecto de la reducción en el tamaño de los parámetros en el éxito de cópula. Se analizó cómo afecta el ancho, largo y ángulo de escotadura del parámetro y asimetría entre parámetros, al éxito y duración de cópula de machos sin manipulación.

Los resultados indican que los machos tienen dos parámetros robustos, con vellosidades y con forma de hoz y muestran gran variación morfométrica poblacional en su forma a comparación de otras características corporales. Es necesaria la presencia de ambos parámetros para conseguir la cópula. Al inicio del apareamiento los parámetros tienen contacto constante con las valvas de la hembra. Los parámetros del macho tratan de insertarse jalando el segundo par de valvas de la hembra para después anclarse en la membrana intervalvar de este par de valvas. La ubicación de las valvas por parte del macho es mediante la percepción táctil de los parámetros. Se necesita que la hembra abra ligeramente las valvas para que los parámetros se inserten.

Los análisis alométricos muestran que los genitales no tienen relación con el tamaño corporal lo que indicaría que las presiones de selección sobre tamaño corporal y de genitalia son distintas. Se encontró asimetría direccional para el ángulo de parámetro; el ancho y largo de parámetro presentan asimetrías fluctuantes muy bajas. La variación en el ángulo de parámetro entre individuos generó diferencias en el éxito de cópula, los individuos con mayor abertura de ángulo de parámetro tuvieron mayor éxito de cópula.

La selección sexual está favoreciendo un ángulo obtuso de los parámetros para tener éxito al momento de la cópula; debido a que los individuos con mayor apertura de parámetro les fue más fácil encontrar y terminar de abrir las valvas de la hembra durante el cortejo precopulatorio. El hecho de encontrar que la asimetría direccional del ángulo de parámetro tiene una relación negativa con la duración de cópula podría indicar que la selección sexual está eliminando la asimetría direccional, haciendo que en las siguientes generaciones el parámetro izquierdo presente una abertura cada vez más amplia hasta tener la misma apertura del parámetro derecho aumentando así la duración de cópula. Esto es importante ya que se sabe que aquellos machos con prolongada duración de cópula tienen mayor transferencia de eyaculado, lo que podría incrementar las probabilidades de éxito reproductivo de un macho.

INTRODUCCIÓN

En insectos macho las características de *genitalia* (estructuras intromitentes -penes o edeagos- y estructuras usadas para sujetar a la hembra –claspers o parámetros genitales-, en contacto directo con la zona genital femenina durante la cópula; Eberhard, 1985) presentan una gran complejidad (Eberhard, 1985, 1996; Córdoba-Aguilar, 2000) y en una gran diversidad de grupos son específicos para cada especie (Eberhard, 1985, 1992). Es por esto que tienen un valor taxonómico (sobre todo los genitalia masculinos), son usados para determinar diferencias a nivel de familia y sobre todo en el nivel de especie ya que en algunas ocasiones la única diferencia entre estas radica en las estructuras de los genitalia (Shapiro y Porter, 1989; Porter y Shapiro, 1990; Hosken y Stockley, 2004), lo que indica que esta característica ha tenido una historia evolutiva muy dinámica en comparación del resto de la morfología corporal (Eberhard, 1985; Kamimura y Matsuo, 2001; Rodríguez et al, 2004).

Pocos discuten el valor de los genitalia como característica taxonómica (Shapiro y Porter, 1989; pero ver críticas en Tanabe et al; 2001; Huber, 2003), sin embargo su funcionalidad anatómica y los procesos selectivos que están moldeando estas características no son totalmente comprendidos (Scudder, 1971; Rentz, 1972; Eberhard, 1985, 1996; Shapiro y Porter, 1989; Arnqvist et al, 1997; Hosken et al, 1999; Acebes et al, 2003; Hosken y Stockley, 2004).

El estudio de los genitalia se ha acrecentado durante los últimos años, donde distintos autores han tratado de dar explicaciones y propuesto metodologías para entender las presiones selectivas que los han moldeado. A continuación se exponen las ideas teóricas formuladas (cronológicamente), así como los métodos y herramientas estadísticas utilizadas para el estudio de los genitalia.

ESTUDIO HISTÓRICO-TEÓRICO DE LOS GENITALIA

Dufour (1884; en Dobzhansky, 1975; Shapiro y Porter, 1989; Mikkola, 1992; Arnqvist, 1997) propuso que los genitalia garantizan la identidad de las especies evitando la hibridización entre estas, ya que mecánicamente los genitalia del macho son específicos para los genitalia de la hembra de su especie. La más leve desviación estructural hace imposible la cópula (Shapiro y Porter, 1989), es por esto que a esta hipótesis se le conoce como *Llave-Cerradura*. DeWilde (1964) y Hammond (1981) proponen que la hembra es capaz de diferenciar al macho de su especie con el estímulo genital brindado por este, con la función de evitar la hibridización. En ambos casos la inferioridad de los híbridos es lo que ocasiona la rápida evolución de los genitalia (Arnqvist, 1998).

Darwin en 1871 propuso la existencia de caracteres sexuales primarios y secundarios, en donde los genitalia pertenecían al primer grupo, concluía que su función solo radicaba en la transferencia de células germinales del macho hacia la hembra. Para él los órganos prensiles de genitalia mantenían unida la pareja en cópula ante inclemencias ambientales, sin embargo menciona muy brevemente que la selección sexual podría moldear estas características.

Las ideas de Dufour y Darwin fueron retomadas por autores en investigaciones subsecuentes (Rentz, 1972). Dobzhansky (1975) usa la idea de llave-cerradura como un mecanismo potencial de aislamiento reproductivo precigótico. Pero Mayr (1970) propone que los cambios que ocurren en las especies durante el evento de divergencia o por diversas presiones selectivas sobre características corporales, tienen como resultado incidental cambios en la estructura de las características de genitalia, debido a efectos *pleiotrópicos*, y no como mecanismo de aislamiento reproductivo. Para Dobzhansky y Mayr, los genitalia solo transferían espermatozoides y suponían que las hembras eran sexualmente monógamas y estaban moldeados por selección natural.

Sin embargo, la variación y complejidad de los genitalia masculinos sugiere que estos atributos no solo tienen un valor taxonómico o son un mecanismo o subproducto de aislamiento reproductivo, con la función única de depositar los gametos masculinos en la hembra. Sobre todo si se considera que en insectos existen complejas estructuras de genitalia que no intervienen directamente con la transferencia de espermatozoides (Tadler, 1996; Arnqvist et al, 1997), por ejemplo los *claspers* genitales (parámetros) o estructuras copulatorias secundarias de machos que tienen la función de sujetar a la hembra en el momento de la cópula ya sea del tórax (Freitag, 1974), patas (Eberhard, 2001) y áreas genitales (Rentz, 1972, Tadler et al, 1998).

Richards en 1927 fue el primero en sugerir que presiones de selección sexual pueden estar moldeando la morfología de los genitalia, sin embargo nunca profundizó sus ideas. Es hasta 1970 cuando Parker propone que estructuras de genitalia, sobre todo las que sujetan a la hembra (*claspers* genitales) podrían tener la función de no permitir el desplazamiento del macho en cópula por otros machos. De esta forma se evitaría la *competencia entre espermatozoides* de distintos machos que pueden almacenarse en los tractos reproductivos de la hembra, esto en especies en donde la hembra tiene múltiples cópulas.

Waage (1979) demostró que en algunas especies de libélulas (Odonata), el pene remueve espermatozoides previamente depositado por otro macho, lo que llevó a recalcar que la función de los genitalia era evitar la *competencia espermática*. Estos planteamientos fueron retomados por Thornhill y Alcock (1983) que también consideran que otros atributos de los genitalia masculinos como el largo y ancho de edeago, espinas y estructuras inflables podrían tener la función de evitar la *competencia espermática*.

Con una perspectiva distinta Lloyd (1979) propuso que las estructuras de genitalia masculinos pueden estar siendo moldeadas para colocar el esperma en lugares clave dentro de la hembra, evitando así el rechazo, manipulación del esperma y/o elección por parte de esta, dando como resultado un *conflicto sexual* ocasionando una coevolución de tipo antagonista entre las características de genitalia de ambos sexos. De igual forma el sujetar a la hembra con claspers genitales o morfológicos evitaría el reapareamiento de la hembra forzándola a aceptar el esperma del macho que la sujeta. En 1984, Parker reitera la función de los genitalia es evitar competencia espermática y no forzar a la hembra a aceptar esperma. Thornhill (1984) propone que para tratar de distinguir entre conflicto sexual y competencia entre machos es necesaria la manipulación experimental de las estructuras genitales.

Pero dado que la transferencia de esperma a la hembra no es suficiente para asegurar la fertilización, sino que necesita ser transportado, almacenado y utilizado, Eberhard (1985) propone que es posible que las hembras utilicen estimulación externa e interna ejercida con los genitalia masculinos para la *elección críptica* del padre de sus hijos. Así las hembras pueden tener la capacidad de aceptar y usar selectivamente el esperma para la fertilización de sus huevos de acuerdo al estímulo que reciben por parte de los genitalia de ciertos machos, de igual forma la hembra puede ser capaz de seleccionar los genitalia mediante la *capacidad mecánica* que tengan para sujetarla. De esta forma los genitalia que brinden estímulos, pueden ser considerados caracteres sexuales secundarios. (Eberhard, 1996, 1997)

Actualmente existen (pocos) trabajos que apoyan la hipótesis de llave-cerradura (Shapiro y Porter, 1989; Mikkola, 1992; Sota y Kubota, 1998; Porter y Shapiro 1990; Justus y Mitchell, 1999) y pleiotropía (Bond et al, 2003), sin embargo las pruebas que apoyan a la selección sexual, ya sea por competencia espermática (Parker, 1970, 1998), conflicto sexual (Lloyd, 1979; Holland y Rice, 1998) o elección críptica femenina (Eberhard, 1996), como responsables de la evolución de los genitalia, son contundentes (King-Sirot, 2003; Hosken y Stockley, 2004). Además de que explican de manera más concluyente la funcionalidad y complejidad de los genitalia.

MÉTODOS DE ESTUDIO DE LA FUNCIONALIDAD DE LOS GENITALIA

Estudio de la Morfología

Un paso importante en el estudio de los genitalia es realizar la observación morfológica detallada de las características de genitalia que se piensa están teniendo un papel importante tanto en el inicio como durante la cópula, esto para poder determinar su funcionalidad y su posible interpretación evolutiva (Fritz y Turner, 2002). Bajo esta perspectiva Scudder (1971), con base en observaciones, propuso que los genitalia pueden tener 4 funciones generales:

(1) *Transferencia de células germinales hacia la hembra* mediante espermátóforos o esperma libre. En los grupos donde hay transferencia de espermátóforo es más común la presencia órganos intromitentes bulbosos (ej. ortópteros; aunque en algunos grupos no hay producción de espermátóforo; ver Ono et al, 1989). En aquellos grupos que liberan el esperma libremente los penes o edeagos son alargados (ej. hemípteros, dípteros y neurópteros) y presentan un endofalo (tubo quitinoso dentro del edeago por donde viaja el esperma). Este patrón no es una regla general, ya que en hemípteros hay presencia de espermátóforos aún cuando se presenta un endofalo delgado y alargado (ver revisión de Schuch y Slater, 1995). Además en algunos grupos de insectos los penes y/o edeagos no solo transfieren eyaculado a la hembra sino que pueden tener la segunda función de remover esperma previamente depositado por otros machos (Waage, 1979 y 1984).

(2) *Protección de las distintas estructuras genitales*, en heterópteros el IX segmento del abdomen forma una cápsula genital (o pigóforo) que forma una cámara genital donde se encuentra el falo y puede ser retraído hacia los segmentos anteriores (Dupuis, 1970). Sin embargo esta idea no ha sido estudiada con detalle y no hay evidencia empírica de dicha función

(3) *Funciones sensoriales*, las distintas estructuras pueden servir para la correcta colocación de los genitalia y espermátóforo o esperma en el las estructuras reproductivas (externas o internas) de la hembra. En *Drosophila* se ha encontrado que la ausencia de vellosidades (sensilia) de los parámetros afecta el éxito y la posición correcta del macho en la cópula (Acebes et al, 2003). En estudios con *Gryllus bimaculatus* (Matsumoto y Sakai, 2001; Sakai y Kumashiro, 2004) se ha encontrado que las vellosidades son importantes para asegurar la correcta ejecución de las distintas pautas conductuales que conforman el acoplamiento del macho con la hembra y la inseminación del espermátóforo. En otros grupos de insectos es probable que las vellosidades de estructuras genitales (ej. parámetros) tengan funciones sensitivas y de estimulación al tener contacto con las placas genitales externas de la hembra.

(4) *Eganche para iniciar el apareamiento y sujetar a la hembra durante la cópula* esto mediante estructuras de genitalia (parámetros) que no intervienen directamente con la transferencia de esperma. Dependiendo del grupo, los machos para el inicio de cópula doblan o curvan el abdomen o se colocan en zonas laterales de la hembra para iniciar el contacto entre genitales e iniciar el acoplamiento entre estos (Scudder, 1971).

Este tipo de estructuras están presentes en varios grupos de insectos, sin embargo no todos tiene el mismo origen ontogenético (Tuxen, 1970) y en el apareamiento tienen distinto punto de enganche con la hembra (Scudder, 1971). En *Cimex spp.* (Cimicidae: Heteroptera) el parámetro izquierdo del macho (el derecho es

vestigial) no sujeta a la hembra de las valvas del ovipositor (como ocurre en otros heterópteros), sino que penetra el órgano de Berlese (= órgano de Ribaga = mesoespermalege) situado en el abdomen de la hembra (inseminación traumática) (Schuch y Slater, 1995). Una vez que esto ocurre, el edeago, que se encuentra dentro del parámero, sale de una cavidad, es metido con fuerza (Siva-Jothy y Stutt, 2003) y libera el eyaculado el cual viaja hacia las ovariolas vía la hemolinfa (Stutt y Siva-Jothy, 2001).

Los claspers genitales que sirven para sujetar a la hembra, necesitan que su morfología conceda maniobrabilidad a la pareja en cópula, ya que en algunas ocasiones la pérdida de maniobrabilidad puede influir negativamente en alejarse o esconderse rápidamente de un depredador (Tadler, 1996). Tanto las posiciones para el inicio de cópula y durante la cópula, la forma de inseminación y la maniobrabilidad mecánica para la defensa ante depredadores durante la cópula pudieron haber sido el origen de las modificaciones de los genitalia, en específico de estructuras asimétricas. Aunque también puede ser que la asimetría en ciertos grupos sea una consecuencia estructural de la necesidad de acomodamiento y protección de un largo órgano intromitente (Scudder, 1971).

Aunque actualmente podemos encontrar investigaciones muy detalladas de estructuras de genitalia (sobre todo de estructuras intromitentes), existen otros estudios que no toman en cuenta su funcionalidad o la infieren a partir de datos empíricos y proponen hipótesis (de selección sexual) para tratar de explicar la complejidad y diversidad de los genitalia (ver Arnqvist et al; 1997; Tatsuta y Akimoto, 1998; Palestini et al, 2000; Tatsuta y Akimoto, 2000; Tanabe et al, 2001; Bond et al, 2003; House y Simmons, 2003).

Este hecho puede llevar a interpretaciones erróneas de los resultados. Por ejemplo, en moscas amarillas del estiércol (*Scatophaga stercoraria*) se asumía que el esperma era depositado directamente en la espermateca y que este esperma era capaz de desplazar al esperma de otro macho previamente depositado (Parker y Simmons, 1991; Birkhead y Parker, 1997). Hosken y colaboradores (1999) y Hosken y Ward (2000) en estudios minuciosos de la anatomía reproductiva interna (morfológica e histológica) y de interacciones genitales durante la cópula, llegaron a la conclusión de que el edeago del macho no puede llegar hasta la espermateca, el esperma es depositado en la bursa femenina, y el esperma llega a la espermateca mediante movimientos internos de la hembra. Esto tiene relevancia, ya que la hembra no juega un rol pasivo (como usualmente se maneja bajo el contexto de competencia espermática), sino que tiene la capacidad de elección y/o manipulación del esperma.

Para entender las estructuras de los genitalia (y su evolución) es necesario el conocimiento de su funcionalidad, esto debido a que es probable que la gran diversidad y complejidad encontrada en los genitalia este asociada con dicha funcionalidad (Scudder, 1971; Takami 2002). De igual forma es necesario

describir detalladamente los patrones conductuales de los genitalia masculinos y la interacción que tienen con las estructuras femeninas a lo largo del apareamiento. Sin embargo es importante señalar que en muchas ocasiones las dificultades metodológicas como son la realización de disecciones, la observación de procesos internos (Takami, 2002), manipulación y medición de estructuras microscópicas tridimensionales, o el estrés ocasionado a los organismos debido a la manipulación, hacen difícil la estimación de su funcionalidad.

El estudio de la funcionalidad mediante observaciones permite establecer cuáles son los atributos de genitalia que están directamente correlacionados con éxito de apareamiento y así iniciar el análisis más detallado de estas características. Con herramientas estadísticas (morfométricas), como el coeficiente de variación, relaciones alométricas y análisis de asimetría, es posible estimar cómo los distintos atributos de las características de genitalia están influyendo en el éxito de apareamiento y así proponer distintas interpretaciones teóricas dependiendo de los resultados.

Morfometría

Estimación de la magnitud de la variación morfológica (Coeficientes de Variación)

Una de las formas comúnmente utilizadas para la estimación adimensional relativa de la variación de distintas características morfológicas es el uso del coeficiente de variación (desviación estándar/media) (Houle, 1991).

Se podría esperar que características que se encuentran bajo presiones selectivas (naturales o sexuales), como consecuencia de dichas presiones, tiendan a perder variación, sin embargo en estudios previos se ha encontrado que existe mayor variación fenotípica en características sexuales secundarias en comparación con características somáticas (Cuervo y Möller, 2001). Se ha propuesto que características masculinas bajo elección femenina tenderían a perder variación, sin embargo la variación en dichas características se mantiene, al igual que los beneficios de la elección por parte de las hembras, a este fenómeno se le conoce como la paradoja del lek debido a que es común en especies donde los machos se congregan en leks (Kirkpatrick y Ryan, 1991).

Para explicar el mantenimiento de la variación encontrada en características seleccionadas sexualmente se ha propuesto que dichas características (que pueden mostrar la calidad del macho a la hembra) son dependientes de la condición y que la condición presenta gran variación genética debido a que estas características están controladas por una gran cantidad de loci (Rowe y Houle, 1996; Kotiaho et al, 2001). Otra explicación propone que la selección favorecerá la elección de la pareja más apropiada con la finalidad de producir combinaciones genéticas benéficas expresadas en la descendencia (Trivers, 1972). Así, las

hembras no solo seleccionarán a machos solo por sus características ornamentales, ya que estos machos no necesariamente son los más compatibles genéticamente. Se esperaría que las hembras determinen el grado de compatibilidad utilizando características ornamentales en su pareja (Mays Jr. y Hill, 2004), como resultado se podría mantener variación en las características sexuales de los machos en la población.

En genitalia la variación encontrada es menor en comparación con características somáticas (Eberhard et al, 1998), sin embargo es posible que no se este detectando la variación natural debido a la forma estadística en la cual se analizan los datos. Arnqvist y Thornhill (1998) agrupan coeficientes de variación de distintas características corporales como "somáticas" y los coeficientes de variación de distintos atributos de genitalia como "genitales", realizando la comparación entre estas dos categorías mediante una prueba de *t-student*. El uso de este método estaría tomando a las distintas características corporales y de genitalia como pseudoréplicas lo que podría llevar a la mala interpretación de los resultados y a ignorar la variación natural que las características tienen por separado.

Estimación de relaciones alométricas

El concepto de alometría trata de la variación en el tamaño o forma de características (fisiológicas, ecológicas o conductuales) asociada a la variación del tamaño total de los organismos (Klingerberg, 1998) y si una característica puede evolucionar independientemente o no del resto de la morfología corporal. Harvey y Pagel (1991) proponen que la alometría permite estudiar las consecuencias estructurales y funcionales debidas a cambios en el tamaño o la escala en los individuos.

Las relaciones alométricas están dadas por la función: $y = \alpha x^\beta$ o su equivalente $\log y = \log \alpha + \beta \log x$ (Klingerberg, 1998; Fairbain, 1997), donde x es la medida corporal, y es la medida de la característica de interés, β es el coeficiente alométrico y α es una constante. Si en la estimación de la relación se obtiene que $\beta > 1$ esto indica una relación de hiperalometría, $\beta = 1$ indica isometría, $\beta < 1$ indica hipoalometría y $\beta = 0$ indica alometría nula (Bonduriansky y Day, 2003; Kawano, 2003).

La estimación de relaciones alométricas entre características corporales y características de genitalia permiten hacer inferencias acerca de las presiones selectivas que están actuando en la morfología de los genitalia masculinos. Una relación de hiperalometría indica que los genitales de machos son de gran tamaño (a comparación del resto de su morfología corporal) así las hembras estarían evaluando la habilidad del macho para captar recursos y sobrevivir mediante los genitalia (Eberhard et al, 1998). También se ha considerado que los genitalia funcionan como "arma" en la competencia entre machos (Eberhard et al, 1998) viéndose favorecido un tamaño grande de genitalia.

Una relación de isometría indica que la variación de los genitalia es paralela a la del tamaño corporal. Este efecto puede ser debido a que presiones de selección que afectan a la morfología corporal también afectan a la genitalia por pleiotropía. Desde el punto de vista anatómico, pueden existir restricciones físicas que impiden que una característica varíe en tamaño o forma sin afectar otras estructuras corporales.

Hipoalometría o alometría negativa indica que los genitalia son pequeños en organismos con tamaño corporal grande, la posible interpretación es que la asignación de recursos es sobre características no genitales (Kawano, 2004) y los genitalia probablemente no juegue rol importante bajo el contexto de selección sexual.

Cuando no hay relación alometría ($\beta = 0$) el desarrollo y la variación de los genitalia es independiente del tamaño y variación de otras características corporales. Se podría esperar que presiones selectivas que actúan sobre el tamaño corporal no afecten a los genitalia (y viceversa) (Tatsuta et al, 2001).

Este tipo de relación es la que comúnmente se encuentra entre tamaño corporal y genitalia (Ohno et al. 2003) y se ha sugerido que la selección sexual puede favorecer los valores alométricos bajos (Eberhard et al, 1998). Esta idea se basa en que las hembras generalmente perciben la genitalia masculina mediante percepción táctil (Eberhard et al, 1998; Cuervo y Möller, 2001), así los machos con tamaños intermedios (alrededor de la media poblacional) de genitalia estarían siendo favorecidos para poder copular con la mayor cantidad de hembras (sin importar el tamaño de estas). De igual forma las hembras se verían favorecidas ya que sus hijos también presentarán tamaños intermedios con lo que podrían copular con un gran número de hembras. Además se podría esperar poca variación fenotípica en los genitalia debido a la acción de selección estabilizadora sobre estos (Schmitz et al, 2000).

Análisis de asimetría

Los organismos a lo largo de su ontogenia pueden verse influenciados por factores ambientales y genéticos que afectan su desarrollo y ocasionan variaciones estocásticas en su crecimiento (Polack, 2003), dando como resultado a lo que se conoce como inestabilidad del desarrollo, que se ve reflejada en la morfología de los individuos. La manera de estudiar esta inestabilidad es mediante análisis de asimetría (ausencia de simetría respecto a un eje). La asimetría de un individuo con simetría bilateral es medida como el valor derecho menos el valor izquierdo de una característica pareada (ej., patas, alas, dientes, etc.) (Möller y Swaddle, 1997). A partir de los valores obtenidos se pueden distinguir tres tipos de asimetría: fluctuante, direccional y antisimetría.

La *asimetría fluctuante* presenta desviaciones aleatorias de una simetría bilateral perfecta, donde la media de la diferencia entre el valor derecho y el valor izquierdo es cero y la variación esta distribuida normalmente (es leptokúrtica) alrededor de esta media (Palmer y Strobeck, 1986). Este tipo de asimetría ha sido la más estudiada ya que se ha propuesto que está determinada por la inestabilidad en el desarrollo (Polack, 2003). Se ha planteado que refleja la condición fenotípica y genotípica de los individuos (Watson y Thornhill, 1994), ya que las fluctuaciones en la simetría muestran la capacidad de los organismos para soportar el estrés ambiental y genético en un momento dado o durante el desarrollo (Lens et al, 2002).

En el contexto de la selección sexual la asimetría fluctuante, en características sexuales secundarias, puede actuar como un indicador fenotípico útil para la elección femenina (Tomkins y Simmons, 2003). El desarrollo de las características sexuales secundarias es energéticamente costoso y dependiente de la condición por lo que solo los individuos de buena calidad podrán soportar el estrés ambiental y genético, presentando baja o nula fluctuación en los ornamentos sexuales (Bjorksten et al, 2000).

Los estudios de asimetría fluctuante en genitalia son muy pocos, Arnqvist y colaboradores (1997) y Arnqvist y Thornhill (1998) estimaron los valores de asimetría fluctuante de características de genitalia de una chinche (*Gerris incognitus*) en donde se encuentra baja fluctuación sin ninguna consecuencia en la adecuación, sin embargo el conocimiento de la funcionalidad de los genitalia de esta chinche era poco conocida.

En la *asimetría direccional* consistentemente un lado es mayor que otro, es decir que su media es significativamente mayor o menor que cero (Palmer, 1994). La *antisimetría* se caracteriza por presentar una distribución bimodal (platikúrtica) cuyos picos son equidistantes, con media cero y donde, contrario a asimetría direccional, la dirección no es consistente hacia un lado sino puede tener una predisposición de dirección aleatoria (dirección no heredable; Palmer, 2004) hacia cualquiera de los lados dentro de un mismo conjunto de individuos (Palmer y Strobeck, 2003). Los estudios acerca de asimetría direccional y antisimetría funcional en artrópodos son pocos (Tomkins y Simmons, 2003; ver Huber, 2004 para un estudio en arañas), sin embargo a este tipo de asimetrías se les ha considerado adaptativas (Möller y Swaddle, 1997) ya que los individuos están genética u ontogenéticamente dirigidos a presentar direccionalidad o asimetría (Palmer y Strobeck, 1992).

En varios grupos de insectos (en específico Hemiptera) se puede encontrar diferencias en el tamaño y morfología entre el par de parámetros de los machos (ver Schuch y Slater, 1995). Las distintas posturas que adoptan los machos durante la cópula pudieron haber sido uno de los orígenes de la asimetría de los parámetros (Scudder, 1971), sobretodo de asimetría direccional o antisimetría. El uso de los análisis de

asimetría permitiría establecer si existe alguna tendencia asimétrica y/o si las fluctuaciones asimétricas están influyendo en el éxito de apareamiento de los individuos.

En Hemiptera las características de genitalia, en específico los parámetros, presentan gran variación entre grupos (Apéndice 1), pueden existir especies con ambos parámetros bien desarrollados, en estados intermedios o totalmente ausentes; pueden ser asimétricos (familia Miridae) o con ausencia de un parámetro (derecho en las familias Cimicidae y Anthocoridae) (Tuxen, 1970). En algunos grupos el falo va por dentro del parámetro (por ejemplo familia Cimicidae; Siva-Jothy y Stutt, 2003). Sin embargo son escasos los estudios en donde se explica su funcionalidad durante el apareamiento y el posible valor adaptativo que podrían tener las distintas morfologías de parámetros para cada especie.

Los machos de la chinche *Stenomacra marginella* presentan dos parámetros genitales bien desarrollados los cuales podrían estar siendo utilizados para sujetar a la hembra durante la cópula. Sin embargo el conocimiento taxonómico y funcional de estas estructuras de genitalia en este grupo es nulo, lo que hace que los genitalia de estos hemípteros puedan ser estudiados utilizando los métodos antes descritos.

En este trabajo se propone que el estudio detallado de los parámetros mediante la descripción de la morfología y mediante la morfometría, utilizando los coeficientes de variación, las relaciones alométricas y el análisis de asimetría, es importante para poder establecer su funcionalidad durante el apareamiento. El conocimiento de la funcionalidad de los parámetros de los genitalia de esta chinche podría ser el paso inicial para proponer el tipo de presiones selectivas (naturales o sexuales) responsables de su evolución y especialización.

OBJETIVO

El objetivo general de este trabajo fue estudiar la morfología funcional de los parámetros (claspers con forma de hoz) de los genitalia masculinos de la chinche *Stenomacra marginella*.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir los genitalia masculinos y femeninos de *S. marginella*.
- Estimar la magnitud de la variación intrapoblacional de cada una de las características de tamaño corporal y de parámetros (ancho, largo y ángulo de abertura).
- Estimar las relaciones alométricas entre características de tamaño corporal y atributos de parámetros (ancho, largo y ángulo de abertura).

- Realizar manipulaciones experimentales del tamaño de los parámetros, con la finalidad de determinar su función al inicio y durante la cópula
- Estimar si distintos atributos (ancho, largo, ángulo de abertura y asimetrías) de parámetros derecho e izquierdo covarían positivamente con el inicio y duración de la cópula de machos en condiciones naturales.

LA ESPECIE DE ESTUDIO

Stenomacra marginella Herrich-Schaeffer (Hemiptera: Heteroptera; Largidae) es una chinche cuya distribución va desde el suroeste de los EE.UU.A. hasta Colombia y Brasil (Brailovsky y Mayorga, 1997). Los adultos miden de 12 a 15 mm. La cabeza y las antenas son negras y pueden presentar zonas con coloración amarilla y/o anaranjada (Schaefer, 2000). La mitad posterior del protórax y los márgenes de los hemiélitros presentan líneas anaranjadas. El abdomen presenta una coloración anaranjada o amarilla en su parte ventral (Cibrián et al, 1995). Las coxas, trocánter, tubérculos anteníferos y sutura anal son de color anaranjado y los fémures pueden ser café rojizo o completamente negros, se pueden encontrar fémures con la combinación de estos colores (Brailovsky y Mayorga, 1997). Presenta dimorfismo sexual en talla siendo los machos más pequeños y delgados que las hembras (Cibrián et al, 1995).

La población bajo estudio proviene de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel la cual presenta una generación por año, con un gran número de individuos. Presentan cinco estadios ninfales alcanzando el estadio adulto a principios de abril y la madurez sexual tres o cuatro semanas después (Muñoz, 2003; Caballero, com. per.). La oviposición ocurre desde junio y hasta finales de septiembre (Muñoz, 2003). Los huevos tienen forma de barril y presentan una coloración de naranja a rojo (Oliver, 2004). Las ninfas empiezan a eclosionar desde octubre.

Los adultos de la especie tienen apareamientos múltiples (Cuatiánquiz, 2002 y Cuatiánquiz en preparación) y presentan cortejo sexual previo (Eberhard, 1994; Cuatiánquiz 2002) y durante la cópula (Oliver, 2004), ambos muy elaborados. Oliver (2004) y Cuatiánquiz (en preparación) han determinado que la frecuencia de cortejo tiene relación directa con la duración de cópula y entre mayor es la duración de cópula mayor es la cantidad de transferencia de eyaculado de los machos (Oliver, 2004).

MÉTODOS

DESCRIPCIÓN DE LOS GENITALIA

La descripción de los genitalia masculinos y femeninos de *S. marginella* se obtuvo a partir de disecciones de organismos solitarios y apareados mantenidos en alcohol al 70%, mediante observaciones directas y con fotografías de cámara digital (*Sony CyberShot DSC-P50* y *Olympus C-5050 ZOOM*), en ambos casos se utilizó un microscopio estereoscópico (*Olympus SZH10*, con zoom 2.5-3.0, Objetivo 1.5x).

Los genitalia masculinos y femeninos se retiraron del abdomen y se colocaron en tubos de ensayo con hidróxido de potasio (KOH con 0.88 de pureza, al 10%) donde se calentaron con un mechero durante 45 a 60 seg. Esto con la finalidad de aclarar las estructuras quitinosas y eliminar el exceso de grasa y tejido adjunto a las estructuras de interés. Una vez aclaradas, las estructuras fueron enjuagadas con agua destilada. Después de esto, la parte intromitente (falo) y los parámetros fueron desprendidos de la cápsula genital del macho jalándolos suavemente con una pinza de relojero N° 5. Para las hembras, las estructuras del ovipositor y la espermateca eran retiradas de la misma forma. Las membranas asociadas con los genitalia de la hembra se tiñeron con negro de clorazol. En los organismos apareados, ambas secciones genitales eran separadas conjuntamente y aclaradas. Para evitar el desprendimiento de los genitalia de las parejas apareadas, estas eran previamente fijadas con pegamento (adhesivo de cianoacrilato) que resistía el calentamiento en KOH.

Para observar las vellosidades de los genitalia masculinos y femeninos así como detalles de la espermateca, se obtuvieron fotografías utilizando una cámara (*Olympus C-5050 ZOOM*) montada en un microscopio óptico (*Olympus BX51*, Objetivo 10x y 40x).

MORFOMETRÍA

Para realizar los análisis estadísticos (C.V., relaciones alométricas y análisis de asimetría), se obtuvieron medidas de 10 características corporales (somáticas): largo de fémur izquierdo I, II y III; largo de tibia izquierda I, II y III; largo de antena izquierda; ancho y largo de protórax; y largo de abdomen. Para las mediciones de las características de tamaño corporal fue necesario obtener imágenes de cada una de estas utilizando una cámara de video (*Hitachi DSP Color Video Camera VK-C370*) montada en un microscopio estereoscópico (*Nova Microscopes HSP6521*). La medición de estas imágenes se realizó con el programa *WinDIAS (Colour Image Analysis System, Delta-T Devices Ltd)*.

Se llevó a cabo un análisis de componentes principales (CP) con las diez características corporales. Esta técnica permite reducir la dimensionalidad de un grupo de datos interrelacionados manteniendo la mayor variación original posible (Jolliffe, 2002). De igual forma permite tener un indicador de tamaño corporal que tiene una relación funcional y ontogenética más cercana con otras características corporales que con los genitalia (Ohno et al, 2003), además de que se ha argumentado que el uso de diferentes características corporales de manera independiente podría originar distintos resultados (Green, 1999). Solo se utilizó el CP1 debido a que se ha propuesto que este primer componente refleja el tamaño total de los organismos (Jolliffe, 2002). Los resultados del CP1 fueron estimados a partir de la matriz de covarianza, se usó esta matriz ya que es apropiada para características corporales medidas en unidades similares (milímetros) (Jolliffe, 2002) (ver resultados de CP en Apéndice 2).

Se midieron tres atributos de los parámetros derecho e izquierdo de genitalia de cada individuo: ancho del ápice, largo del contorno externo y ángulo de apertura de la escotadura (Fig. 1a). Los parámetros se colocaban sobre una reglilla graduada a 1 milímetro (*Olympus OB-M: 1/100mm*) para tener un punto de referencia de calibración para la medición. Con el microscopio estereoscópico (*Olympus SZH10*) y la cámara digital (*Sony CyberShot DSC-P50*) se obtenían fotografías de los parámetros para después realizar las mediciones de las imágenes utilizando el programa *Image Tool UTHSCSA* (desarrollado en el Centro de Ciencias de la Salud en la Universidad de Texas, San Antonio, disponible en Internet como un FTP anónimo de *maxrad6.uthscsa.edu*). Los parámetros fueron previamente calentados en KOH para eliminar la grasa y tejido adjunto.

Para todos los análisis estadísticos se utilizaron los paquetes estadísticos *JMP* (SAS Institute Inc., Versión 4.0.4) y *Statistica* (StatSoft Inc., Versión 6.0)

Magnitud de la Variación Intrapoblacional

Para describir la magnitud de la variación intrapoblacional de cada una de las características de tamaño corporal y de los tres atributos de los parámetros (izquierdo y derecho), se obtuvieron los coeficientes de variación (*CV*; desviación estándar dividida entre la media de la característica). Para estimar si existían diferencias entre los coeficientes de variación se utilizó la prueba de *Homogeneidad de Coeficientes de Variación* (Zar, 1999).

Análisis Alométricos

De la función de relación alométrica: $y = \alpha x^\beta$ nos interesa el coeficiente alométrico β , para estimarlo es

necesario hacer una transformación logarítmica de la función con la finalidad de despejar β , de tal forma que $\log y = \log a + \beta \log x$. Así las relaciones alométricas fueron estimadas mediante una regresión lineal, donde β está dada por la pendiente de esta ecuación de regresión.

Para llevar a cabo la regresión lineal se tomó como variable x al primer componente principal de características corporales. En los cálculos de los resultados del CPI, la constante de la ecuación obtenida para la estimación del CP fue fijada a cero, esto para evitar valores negativos y permitir realizar la transformación a logaritmo. Esta transformación es necesaria para llevar a cabo la regresión lineal alométrica. Como variable y se tomaron los tres atributos (largo, ancho y ángulo por separado) de parámetros izquierdo y derecho de cada individuo, transformados a logaritmo. La transformación fue para lograr que los datos se distribuyeran de manera normal.

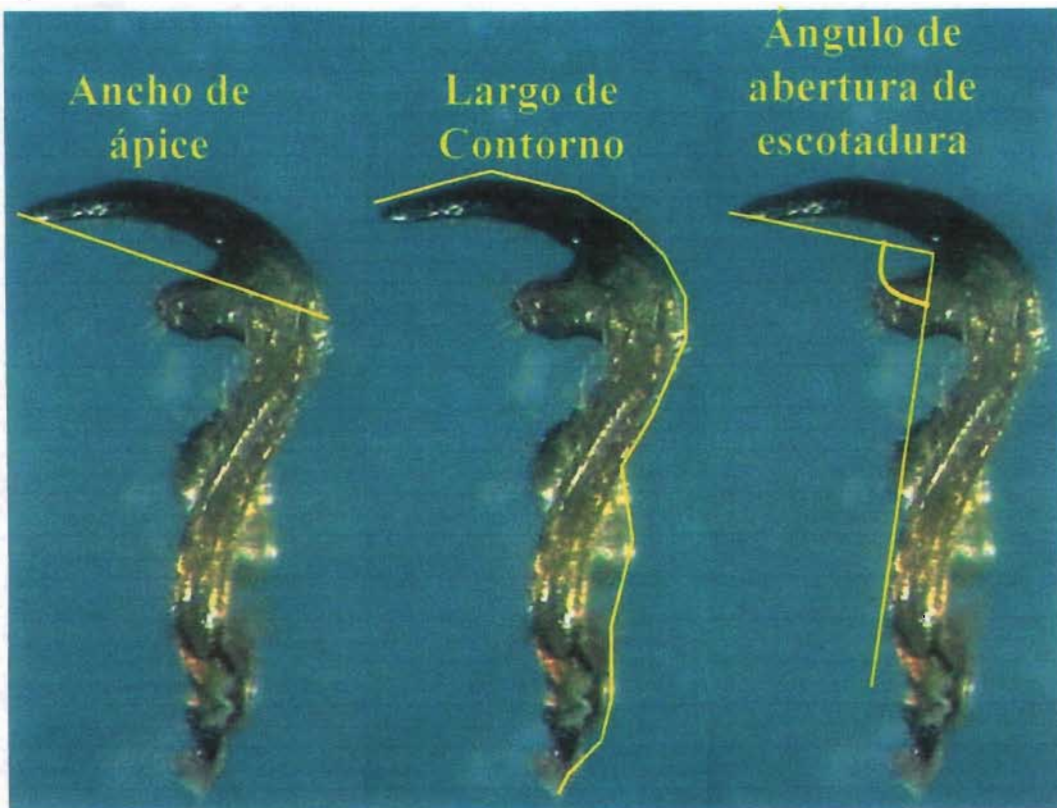
El análisis de *Homogeneidad de Coeficientes de Variación* de los C.V. que se utilizó previamente, permite estimar si hay diferencia entre estos, pero no permite estimar cuales son los CV que originan las diferencias, ya que los coeficientes de variación son solo una medida descriptiva de la variabilidad relativa de las características (Lewontin, 1966). Miller y Burton (2001) utilizan las desviaciones estándar de los residuales no estandarizados, obtenidos de las regresiones alométricas, como otra forma de estimar si existen diferencias en la variación de las características bajo estudio y determinar cuáles son las características que pueden estar difiriendo en variación. Estas desviaciones estándar equivalen a un dato de variación individual para cada característica, de esta forma se puede realizar un análisis para comparar la variación entre características somáticas y de genitalia. Para este estudio se obtuvieron las desviaciones estándar de los residuales no estandarizadas generadas de las relaciones alométricas de cada una de las diez variables corporales y de genitalia contra el CPI (estimador del tamaño corporal). Se realizó un ANDEVA anidado, las desviaciones estándar de los residuales de las diez características corporales se anidaron en "Somáticas" y las desviaciones estándar de los residuales de los tres atributos de parámetros se anidaron en "Genital", y se estimó si existían diferencias en la variación entre características somáticas y de genitalia. Posteriormente se aplicó una prueba Scheffe Post-Hoc para establecer cuales son las variables que originan las diferencias entre características.

MORFOLOGÍA FUNCIONAL

MANIPULACIÓN EXPERIMENTAL DE PARÁMEROS

Experimento 1: consistió en la manipulación del tamaño de los dos parámetros, mediante cortes de su sección terminal (ápice; Fig. 1b). Para llevar a cabo el corte a los machos vírgenes se les bajaba el

a)



b)



c)



d)



Figura 1. a) Atributos de parámetros utilizados en este estudio, b) los dos parámetros completos, c) reducción de los parámetros mediante el corte utilizando pinzas de disección, d) comparación entre un parámetro completo y uno cortado.

metabolismo introduciéndolos en un refrigerador (cerca a 0°C) por un lapso de 30-45 segundos, inmediatamente después de sacarlos eran sostenidos con pinzas de disección anguladas recubiertas de hule espuma para no dañar a los organismos. Bajo el microscopio estereoscópico y utilizando unas pinzas de disección del N° 5, de la cápsula genital del macho los parámetros eran jalados y sujetados mientras que el ápice del parámetro era arrancado utilizando una aguja de disección. Si el corte tardaba mucho y los machos sujetados con las pinzas empezaban a presentar movimientos constantes, de nuevo se les bajaba el metabolismo utilizando cloruro de etilo en aerosol. A los machos manipulados se les daba un tiempo de recuperación (mínimo un día).

Posterior a este tiempo de recuperación se ponía un macho manipulado con una hembra virgen en cajas petri (de 100x15) y se observaba si copulaban. En condiciones naturales durante el intento de cópula (tiempo desde que el macho monta a la hembra hasta que la pareja queda posición cola-cola) los parámetros tienen constante movimiento (ver la descripción de los movimientos en resultados) y contacto con las valvas de la hembra, esta variable fue denominada *tiempo de toqueteo de los parámetros*. Se midió el tiempo de toqueteo de los parámetros (segundos) de machos manipulados durante el intento de cópula.

El grupo control de este experimento eran machos vírgenes sin ningún tipo de manipulación, a estos machos también se les aplicaba frío, esto con la finalidad de controlar la posible repercusión del tratamiento del experimento. Estos machos eran introducidos en una caja de petri con una hembra virgen y se observaba si copulaban y la duración del tiempo de toqueteo de los parámetros.

Las observaciones de los experimentos fueron durante la época reproductiva de la población. Se llevaban a cabo de 10 de la mañana a 2 de la tarde en condiciones de laboratorio, a una temperatura de 22-23°C. Para medir el tiempo de toqueteo se utilizó un cronometro, se cuantificaba desde el primer contacto de los parámetros con la zona genital de la hembra y hasta que los individuos acoplaban sus genitales y la pareja adquiría la posición cola-cola. En el caso en que la pareja no se acoplara, la cuantificación del tiempo se detenía en el momento en el que el macho cesaba el contacto de los parámetros con la hembra y se apartaba de esta.

Por lo general los machos enseguida que eran introducidos a la caja de petri con la hembra la montaban e intentaban engancharse con los genitales de esta. Aquellos machos que durante los primeros diez minutos de observación no intentaban iniciar el apareamiento, eran reemplazados por otros, utilizando a la misma hembra. Los machos reemplazados fueron utilizados en posteriores observaciones.

Con una prueba de *ji-cuadrada* se estimó si existían diferencias en el éxito de cópula entre el grupo control (C) y el grupo experimental (MP).

Se utilizó el módulo *Fit Model* de *JMP* (SAS Institute Inc., 2001) para construir un modelo lineal el cual tenía como respuesta una función logística, la variable de respuesta en este caso es: Éxito de Cópula (respuesta nominal). Se tomó al Tratamiento (C y MP), el tiempo de toqueteo de los parámetros y su interacción como fuentes de variación, esto con la finalidad de estimar si el éxito de cópula se debió a las diferencias en el tiempo de toqueteo de los parámetros y estimar si existían diferencias en el tiempo de toqueteo entre ambos grupos. Para la variable tiempo de toqueteo de los parámetros se utilizó una transformación BoxCox [(Log*Tiempo de Toqueteo) * 113.39808]; la transformación fue para lograr que los datos se distribuyeran de manera normal.

Experimento 2: este experimento se realizó para determinar si con un solo parámetro es suficiente para lograr la cópula. Se manipuló el tamaño (corte del ápice) del parámetro izquierdo. Se utilizó la misma técnica del experimento 1. La intención original era tener otro grupo experimental con el parámetro derecho manipulado y el izquierdo intacto, pero el limitado número de individuos vírgenes mantenidos en laboratorio, no lo permitió.

A los individuos experimentales y control (sin manipulación) se les puso con hembras vírgenes. Con una prueba de *G* se estimó si existían diferencias en el éxito de cópula entre tratamientos. Con un modelo logístico similar al del experimento 1 se estimó si el éxito de cópula estaba en función del tiempo de toqueteo de los parámetros de machos entre tratamientos.

Los organismos que se utilizaban para los experimentos eran mantenidos en cajas con armazón de madera y paredes de tul de 30 X 30 X 50cm. Se alimentaban con hojas de *Buddleia chordata* (tepozán) y se complementaba con una solución basada en: 20 ml. de proteína vegetal hidrolizada (Jugo Maggi) y proteína animal (una clara de huevo) aforados en 100 ml. de solución de sacarosa al 20%. Para más detalles de la dieta ver Cuatiánquiz (2002), Muñoz (2003) y Oliver (2004).

Concluidas las observaciones los individuos que hicieron toqueteos (sin tener éxito de acoplamiento) y los que se aparearon eran sacrificados y colocados en alcohol al 70% para después obtener la medición de las diez características de tamaño corporal y los tres atributos de parámetros. Las mediciones se realizaron utilizando la metodología descrita en el apartado *Morfometría*.

ANÁLISIS DE LOS PARÁMEROS Y EL ÉXITO DE CÓPULA DE MACHOS EN CONDICIONES NATURALES.

Para esta parte se analizaron los machos del grupo control del experimento 1. Dentro de este grupo hubo individuos que no lograron copular, a partir de este hecho se estimó cuales fueron las variables y atributos de parámetros que influyeron en el éxito de cópula de los individuos. De igual forma se estimó cuales fueron las variables que están involucradas en la duración de cópula de los machos exitosos. No se incluyeron los machos control del experimento 2 debido a que estos fueron colectados a finales de la temporada reproductiva de la población y no se tenía la certeza de que fueran vírgenes, esto podía ocasionar interpretaciones erróneas de los resultados.

De todos los machos que se pusieron en cajas petri (con éxito o sin éxito de cópula) se obtuvieron medidas del parámetro derecho e izquierdo para el ancho del ápice, largo del contorno del parámetro y ángulo de la escotadura. Con una prueba de *t* de *Student* se estimó si existían diferencias en el ancho, largo de contorno de parámetro y ángulo de abertura de la escotadura entre el parámetro derecho (con transformación BoxCox: $[(\text{Ángulo D}^2-1)/-1.5497^{e-6}]$) y el izquierdo (transformación BoxCox: $[(\text{Ángulo I}^2-1)/-1.6240^{e-6}]$).

Asimetrías

Palmer (1994) y Pomory (1997) proponen el uso de un ANDEVA de dos vías como método rutinario y necesario en un estudio de asimetría, este análisis permite estimar el tipo de asimetría fluctuante, direccional y antisimetría que se presentan en las características pareadas, tomando en cuenta el error de medición, además de que muestra la magnitud de la asimetría (Palmer y Strobeck, 1986). Para examinar la asimetría en relación al error de medición del ancho del ápice, largo del contorno y ángulo de abertura de los parámetros derecho e izquierdo, se realizó un ANDEVA de dos vías sin réplica donde las fuentes de variación son: individuo (con efectos aleatorios) y lado (derecho/izquierdo; con efectos fijos). Se usó la tabla de ANDEVA para estimar si existía asimetría direccional, antisimetría o variación en las características de parámetro entre individuos. Los estadísticos de prueba *F* fueron calculados como se muestra en Palmer (1994) (ver apéndice 3). La ventaja de este análisis es que muestra si los datos tienen asimetría fluctuante después de remover el error de medición.

Para obtener un estimador del error de medición lo más confiable posible, es necesaria la medición repetida de las características utilizadas en el análisis de asimetría. La repetición debe ser sin referencia con la medida previa y de preferencia dejar pasar un tiempo entre mediciones (Palmer, 1994). El ancho del ápice, largo del contorno y ángulo de abertura de la escotadura del parámetro derecho e izquierdo de cada individuo se midieron dos veces. La segunda medición fue realizada tres meses después y sin tener referencia de la primera medición.

El error utilizado para el análisis de asimetría (CM_{EM} : cuadrado medio del error de medición) se estimó a partir de un ANDEVA de una vía donde se comparó si existían diferencias entre las mediciones 1 y 2 por individuo para el ancho, largo y ángulo de parámero por separado, el error dado por el modelo representa el error de medición.

El modelo con del cual se estima la asimetría no es capaz de discriminar totalmente entre antisimetría y asimetría fluctuante (Palmer, 1994). Para tratar de discriminar entre asimetría fluctuante y antisimetría se estimó si la distribución normal de los valores de asimetría (*Lado Derecho- Lado izquierdo* del parámero para cada atributo por separado) no tenía diferencias respecto a una media igual a cero mediante una prueba de t de dos colas, esta prueba nos dice si los valores obtenidos de la resta entre los valores del lado derecho y lado izquierdo ($D-L$) presentan estadísticamente las características de valores de asimetría fluctuante (variación alrededor de una media de cero) y no antisimetría (distribución bimodal equidistante de cero).

ÉXITO DE CÓPULA DEBIDO A LA DURACIÓN DEL TIEMPO DE TOQUETEO DE LOS PARÁMEROS

Se construyó un modelo de regresión lineal con una función logística, donde el éxito de cópula (Copuló-No copuló) se utilizó como variable de respuesta nominal. Se tomó al Tiempo de toqueteo de los parámetros (con transformación BoxCox: $[(\text{Tiempo de toqueteo}^{0.2}-1)/ 0.00512]$) y el tamaño corporal (CP1) como covariables. De esta manera se pudo estimar si el éxito de cópula se debió a las diferencias en el tiempo de toqueteo de los parámetros y si existían diferencias en el éxito de cópula debido al tamaño corporal de los machos.

ÉXITO DE CÓPULA DEBIDO A LAS DIFERENCIAS EN ANCHO DE ÁPICE, LARGO DE CONTORNO Y ÁNGULO DE PARÁMERO.

Con regresiones logísticas se estimó si el ancho, largo y ángulo de abertura del parámero derecho e izquierdo (por separado) influyeron en que los individuos lograran el éxito de cópula (variable de respuesta).

Se debe considerar que tanto para este análisis como para los del siguiente apartado, las regresiones logísticas (o lineales) no permiten identificar de manera precisa el efecto individual de los parámetros (derecho o izquierdo) sobre la variable dependiente (éxito de cópula), esto debido a que los parámetros están altamente correlacionados entre sí (análisis previamente realizado; Apéndice 5). Sin embargo se puede estimar cuál es el atributo (ancho, largo o ángulo) de parámero que tiene más influencia en el éxito de cópula.

Se estimó si la asimetría (parámero derecho-parámero izquierdo) para el ancho, largo y ángulo de abertura de parámetros (por separado), influyó en que los organismos logaran o no copular. Los datos de asimetría del ángulo de abertura fueron transformados a logaritmo para lograr que se distribuyeran de manera normal.

DURACIÓN DE CÓPULA EN FUNCIÓN DEL ANCHO DEL ÁPICE, LARGO DEL CONTORNO Y ÁNGULO DE ABERTURA Y ASIMETRÍAS DE LOS PARÁMEROS.

El tiempo de la duración de cópula empezaba desde que los organismos adquirían la posición cola-cola hasta que se separaban. En el caso en que los individuos no hubieran acabado el apareamiento, una vez terminado el periodo de observación, se les seguía observando hasta el final.

En aquellos individuos que lograron copular se midió la duración (segundos) (con transformación BoxCox: [Duración Cópula^{-0.8}-1) / -1.271003^{e-7}]) en la cual se mantenían en cópula. Se realizaron regresiones lineales para estimar si la duración de la cópula esta en función de cada una de las mediciones (ancho, largo y ángulo) del parámero derecho e izquierdo por separado.

Mediante regresiones lineales se estimó si las asimetrías de ancho, largo y ángulo de parámero (por separado) tenían relación con la duración de cópula de los organismos. De igual forma se estimó si la duración de cópula tiene relación con el tamaño corporal (CP1) de los individuos.

Se estimó si existía una correlación entre los ángulos del parámero derecho e izquierdo con la asimetría del ángulo de abertura.

RESULTADOS

DESCRIPCIÓN DE LOS GENITALIA

En heterópteros (y en general con todos los insectos) se presenta una dificultad al momento de describir la morfología de la genitalia externa debido a la falta de acuerdo en la terminología empleada (Tuxen, 1970). Para la descripción de la genitalia de *S. marginella* se utilizó la nomenclatura usada por Bonhag y Wick (1953) y Dupuis (1970) por ser estas las más completas y claras.

MACHOS

Cápsula genital

Es una estructura que se encuentra retraída dentro del abdomen cuando no se encuentra en apareamiento. Está cubierta por un gran número de vellosidades y tiene forma de bulbo sumamente quitinoso. Sin embargo muestra zonas menos quitinosas llegando a ser transparente en algunas partes. Esta parte menos quitinosa de la cápsula esta formada por la fusión de los gonocoxopoditos (Fig. 2c), que a su vez es el lugar donde se anclan dos parámetros (=gonostilios¹ =harpogones; ambos a veces llamados claspers² dependiendo el autor de referencia) no unidos entre sí (Fig. 2b y 3a). Los parámetros son robustos, con gran número de vellosidades (Fig. 4), con un lóbulo inferior; escotadura amplia con lo que el parámetro adquiere forma de hoz; ápice robusto, semicurvo y largo hasta rebasar el lóbulo inferior (Fig. 3a). Por dentro de la cápsula se ubica la cámara genital masculina donde se encuentra la parte intromitente o falo del macho (Fig. 2b y 3b).

Falo

Esta estructura se encuentra retraída cuando no se encuentra en apareamiento. Consiste en una región basal o *falobase* que se une directa e internamente con la cápsula genital, a esta región se le denomina *aparato articulador*. Las paredes de la falobase no están esclerotizadas, en las partes laterales presenta dos prolongaciones lobulares, entre estas dos prolongaciones se encuentra una tercera de mayor extensión, las tres prolongaciones³ forman un tipo de apéndices laterales (Fig. 3b). A continuación de la falobase se encuentra el *edeago*, que en la parte más cercana a la falobase, se denomina *conjuntiva* (lugar donde se encuentra el *reservorio de esperma del endofalo*); es seguida por la *vésica*, la parte terminal del edeago, es una estructura alargada no esclerotizada (Fig. 2b y 3b) y es la porción con mayor contacto con la parte interna de la hembra durante la cópula. El *endofalo*, es un tubo quitinoso que se encuentra por dentro de la *vésica* encargado de conducir el esperma a la hembra (Fig. 2b y 3b). Tiene su origen en el *ductífero* (Fig. 3b), región donde acaba el *canalículo dorsal* (por donde fluye el esperma desde los testículos), continúa por dentro de la falobase y se conecta con el reservorio de esperma, sigue por dentro de la *vésica* y en su parte terminal adquiere una forma sinuosa (resorte) finalizando en el *gonoporo* (Fig. 3d).

El *reservorio de esperma del endofalo* es un estructura quitinosa que presenta tres regiones: a) el *cuerpo* que es el lugar donde se almacena esperma, b) el *cuello*, lugar donde se une el reservorio con el endofalo y c)

¹ Según Bonhag y Wick (1953).

² El término "cláspes" es usado para referirse a estructuras genitales y no-genitales utilizadas para sujetar a la hembra durante el acto reproductivo.

³ Snodgrass (1935) denomina a estas estructuras parámetros. NO CONFUNDIR con los que sujetan a la hembra (claspers).

una prolongación lateral denominada “*ala*”, con la función de anclar el reservorio en la conjuntiva. (Fig. 3c).

HEMBRAS

Ovipositor

Esta estructura resulta de la modificación del octavo y noveno segmentos abdominales. Cuando no esta en el apareamiento el ovipositor se retrae hacia el *vestíbulo* o cámara ubicada en el séptimo segmento abdominal. Para la observación de la estructura del ovipositor es necesario sacarlo con fuerza del *vestíbulo*.

Está conformado por dos pares de *valvíferas*, el primer par son estructuras de forma triangular (una en cada parte lateral; Fig. 5a), ambas con un gran número de vellosidades (Fig. 6b y c). Estas estructuras sirven para el anclaje del primer par de *valvas*; la *valvífera* y la *valva* se unen mediante una estructura membranosa llamada *ramus*. Las *valvíferas* del segundo par se encuentran próximas a la abertura anal y se une con el *ramus* del segundo par de *valvas*. El segundo par de *valvas* están unidas entre sí por una membrana *intervalvar* (Fig. 5a), la cual en su parte más externa también presenta vellosidades. Las primeras y segundas *valvas* a su vez se unen entre sí mediante una membrana muy fina que forma un canal por dentro de la hembra que conduce hasta la *cámara vaginal*. Unida a la *cámara vaginal* se halla anclada la *espermateca*. La *espermateca* es una estructura esclerotizada globosa que en su pared interna presenta un gran número de setas. La *espermateca* se une a la membrana de la *cámara vaginal* mediante un tubo espermático sinuoso (presentando variación entre individuos) y esclerotizado (Fig. 5b y c).

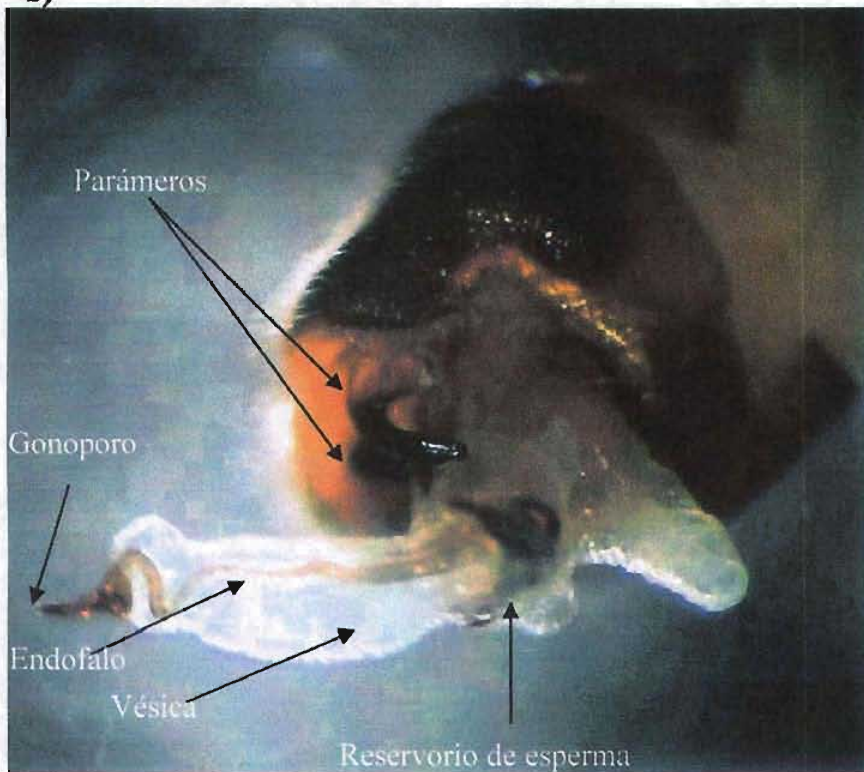
ACOPLAMIENTO DE LOS GENITALES MASCULINOS Y FEMENINOS

En *S. marginella* se presenta cortejo precopulatorio, durante este cortejo se da un abrazo donde la pareja queda viendo hacia el mismo lado (frente). Los machos frotan con sus patas, antenas y estilete distintas estructuras corporales de la hembra (para más detalles ver Oliver, 2004, Cuatíanquiz, 2002 y en preparación). Durante este cortejo precopulatorio la cápsula genital del macho se elonga y da un giro de 180°, con la finalidad de que los parámetros del macho traten de insertarse jalando el segundo par de *valvas* de la hembra para después anclarse en la membrana *intervalvar* de este par de *valvas* (Fig. 6a), esto mediante movimientos verticales (arriba-abajo) de los parámetros. El movimiento vertical puede ser independiente entre cada parámetro (uno baja y otro sube) o sincronizado. Con estos movimientos los parámetros tienen constante contacto con las *valvas* del ovipositor de la hembra. Resulta probable que la ubicación de las *valvas* por parte del macho sea mediante la percepción táctil de las vellosidades de los parámetros (Fig. 4). Es necesario que la hembra abra ligeramente las *valvas* para que los parámetros jalen y abran lo suficiente las *valvas* para insertarse y anclarse adecuadamente.

a)



b)



c)

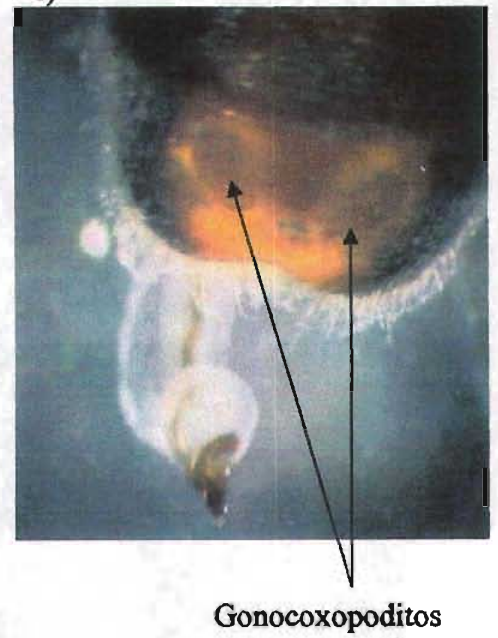


Figura 2. a) Pareja de *S. marginella* en cópula (Foto de Dan Perlman), b) parámetros y partes del edeago, c) gonocoxopoditos de la cápsula genital.

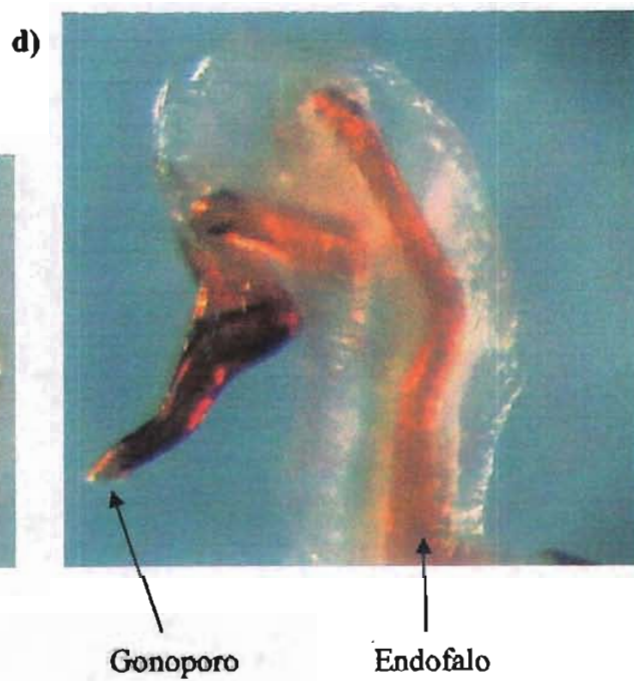
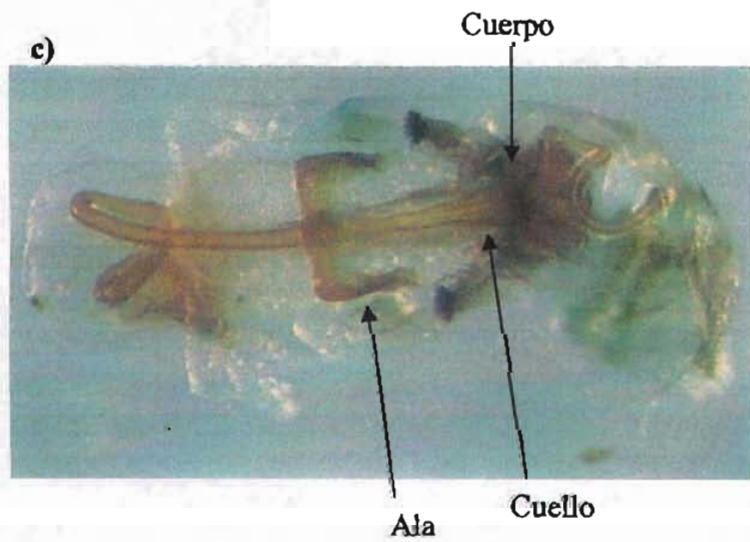
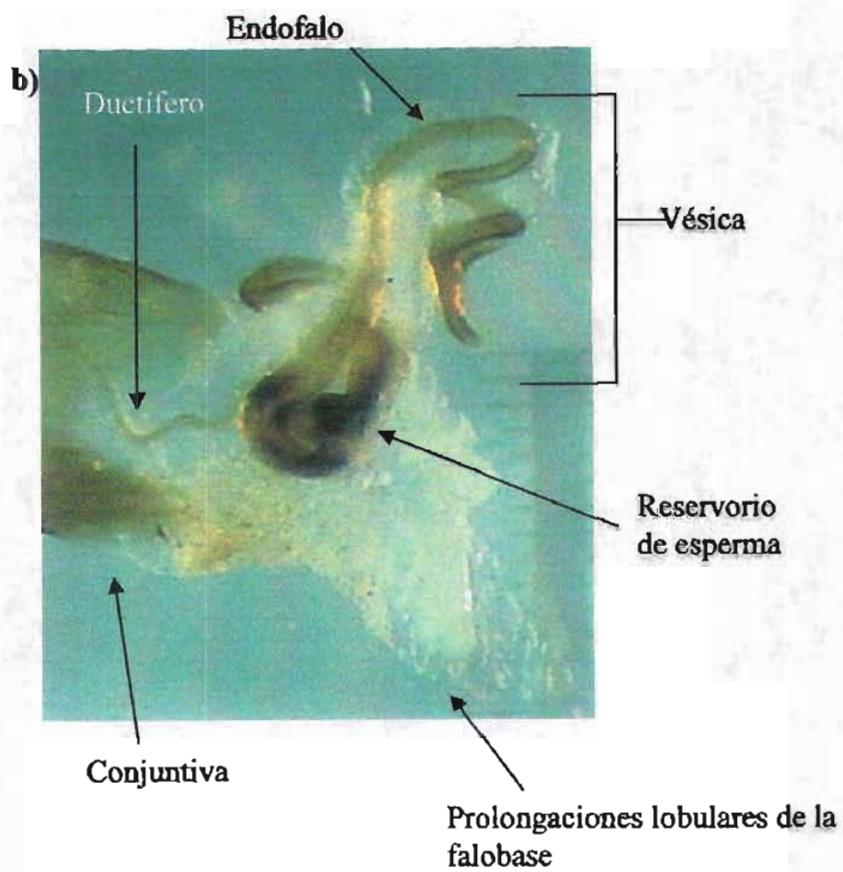
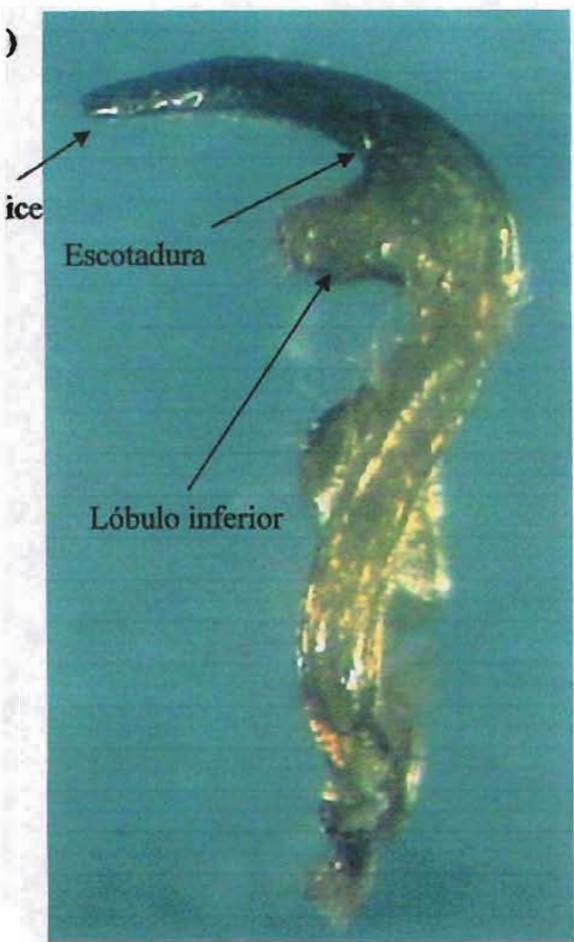


Figura 3. a) Vista longitudinal de un parámero, b) edeago y sus partes, c) reservorio de esperma, d) parte terminal de la vésica del edeago.

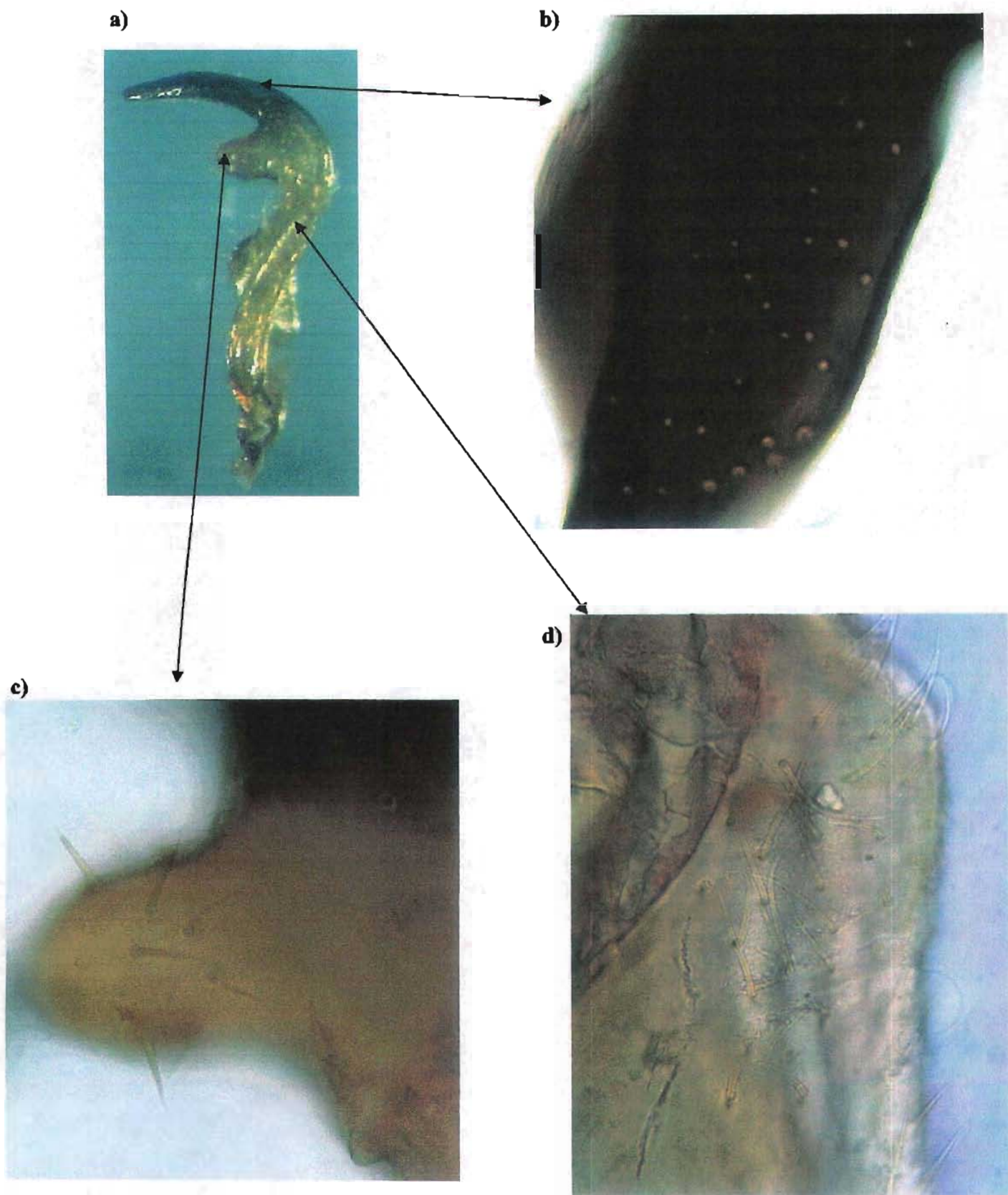
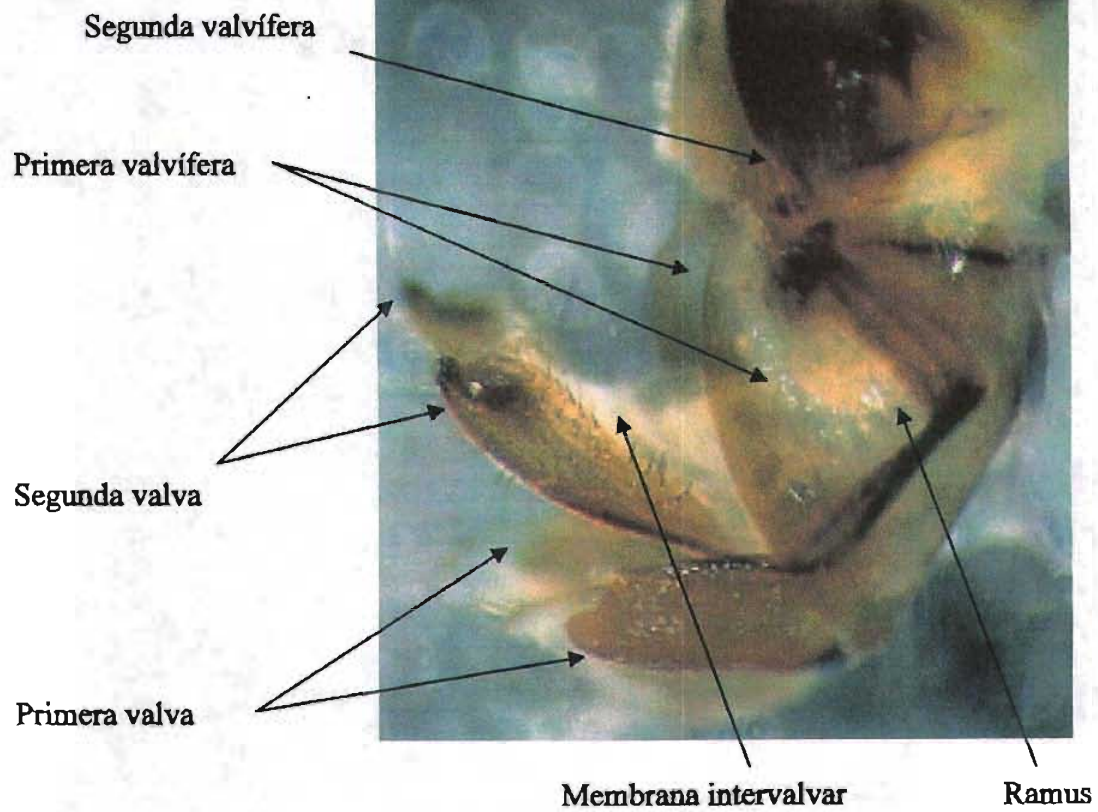
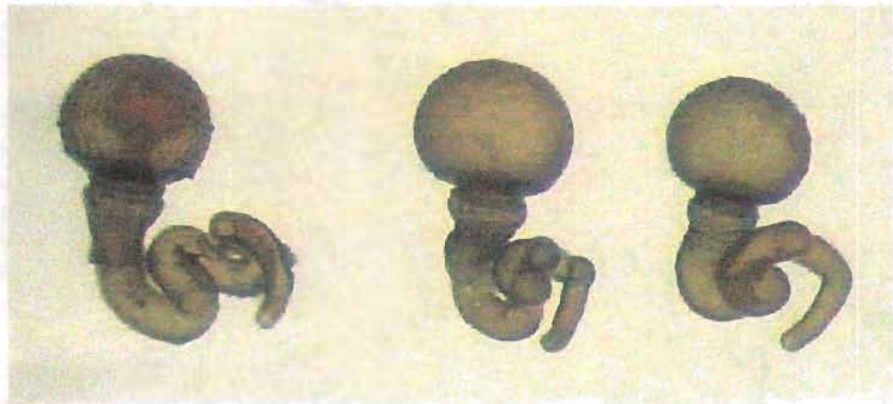


Figura 4. a) Vellos de los parámetros, b) los puntos claros son zonas de nacimiento de los vellos del ápice, c) vellos en la zona del lóbulo inferior, d) vellos ubicados en el cuerpo del parámetro.

a)



b)



c)

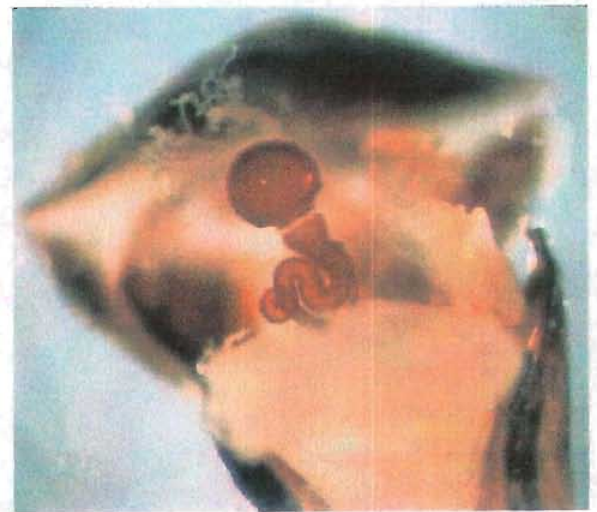


Figura 5. a) Partes del ovipositor, b) variación individual de la morfología de la espermateca, c) espermateca unida a la cámara vaginal.

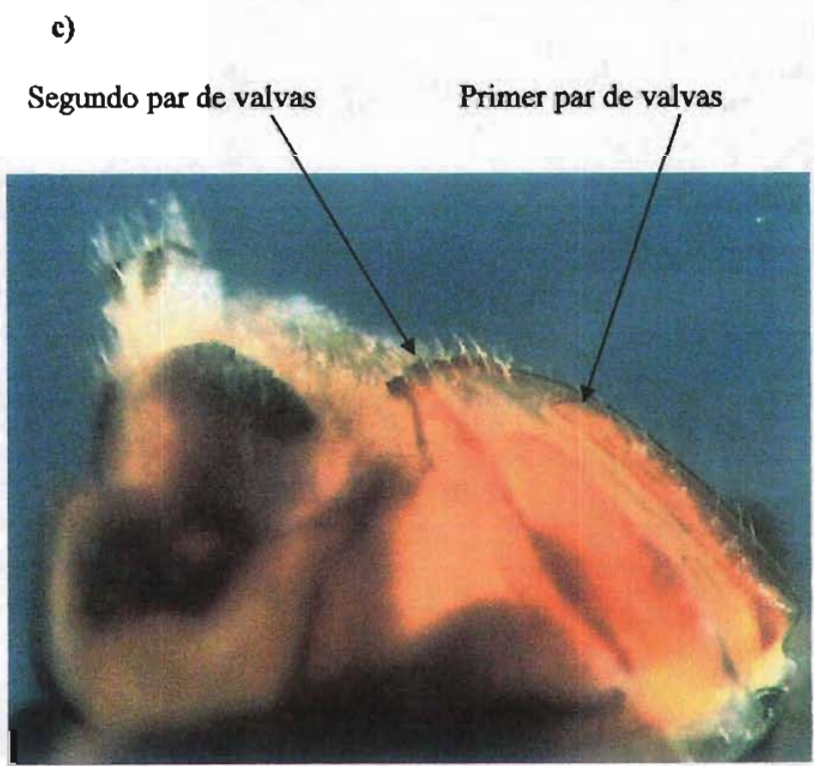
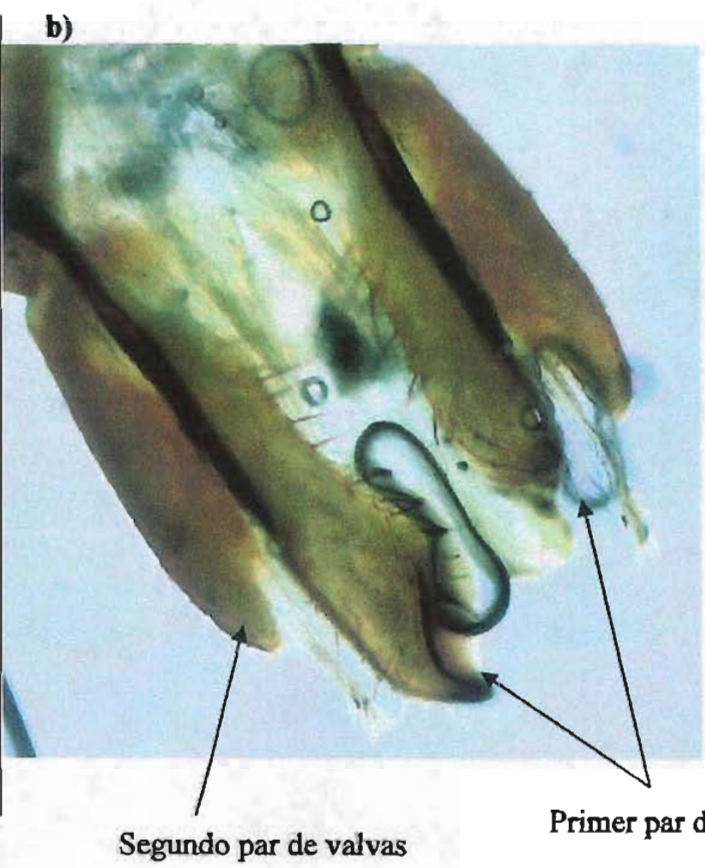
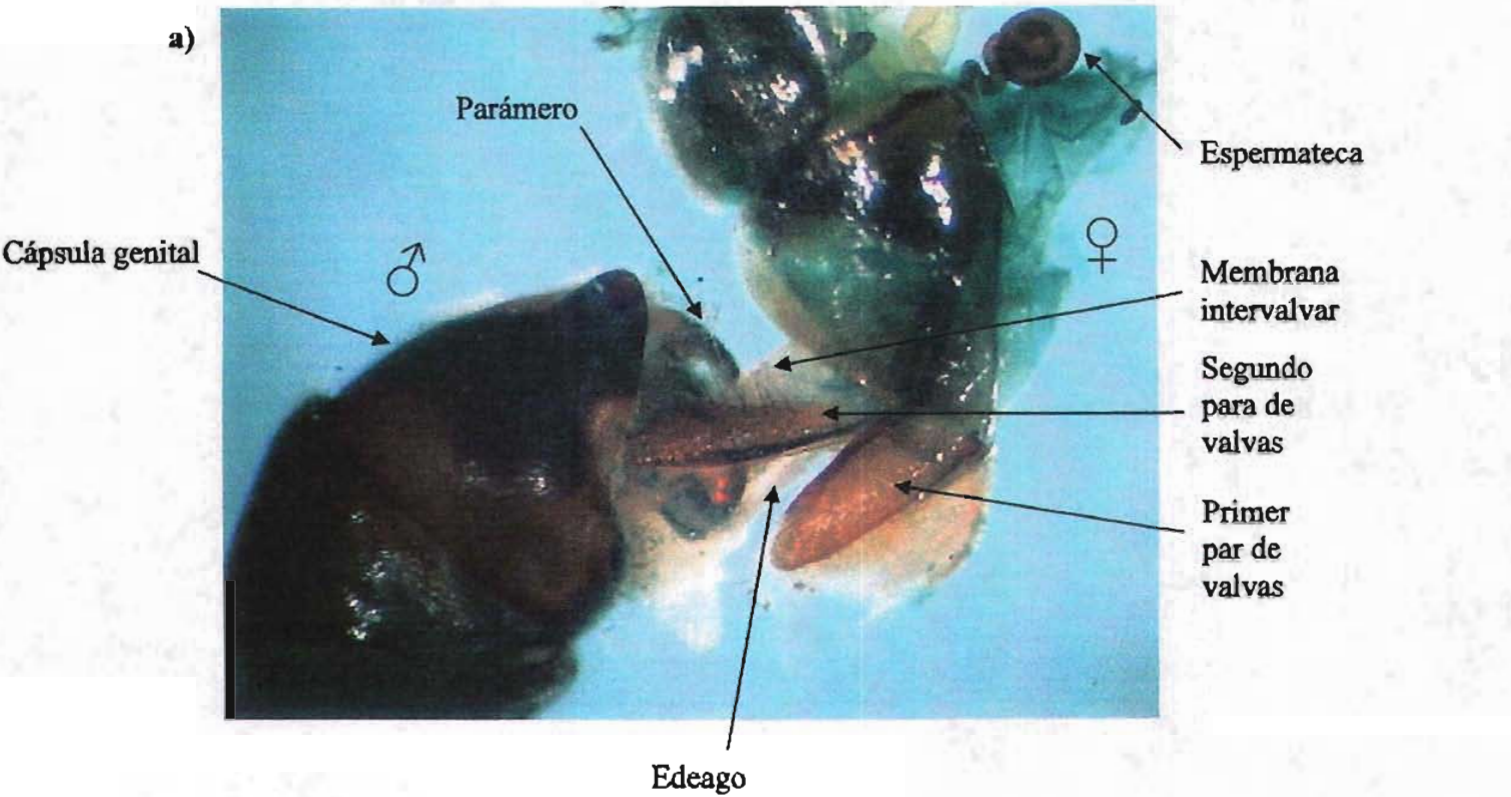


Figura 6. a) Macho y hembra en cópula, b) y c) vellos de las valvas del ovipositor.

Una vez que los parámetros se han anclado, la vésica del edeago erecto del macho debe penetrar a través del canal formado por la membrana que une al primer y segundo par de valvas femeninas (Fig. 6a), hacia la cámara vaginal. Durante este periodo los machos cesan el abrazo y giran 180° respecto a las hembras, quedando en posición cola-cola (Oliver, 2004 y Cuatínquiz, 2002 y en preparación). Durante la cópula no se observaron movimientos conspicuos de los parámetros.

Se detectaron movimientos y rotaciones internas de la vésica del edeago dentro de la cámara vaginal de la hembra, es probable que la finalidad de estos movimientos sea que el macho inserte el gonoporo del endofalo en el ductus receptalus de la hembra que conecta la cámara vaginal con la espermateca (esto se ha visto en chinches del género *Lygaeidae*; Tadler, 1999).

MORFOMETRÍA

Magnitud de la variación intrapoblacional

Se encontraron diferencias entre los coeficientes de variación de las características corporales (somáticas) y de genitalia ($\chi^2 = 100.47$, $P < 0.001$). El ángulo de abertura de la escotadura de los parámetros izquierdo y derecho son los que presentan mayor variación en comparación con otras características de genitalia y somáticas (Fig. 7).

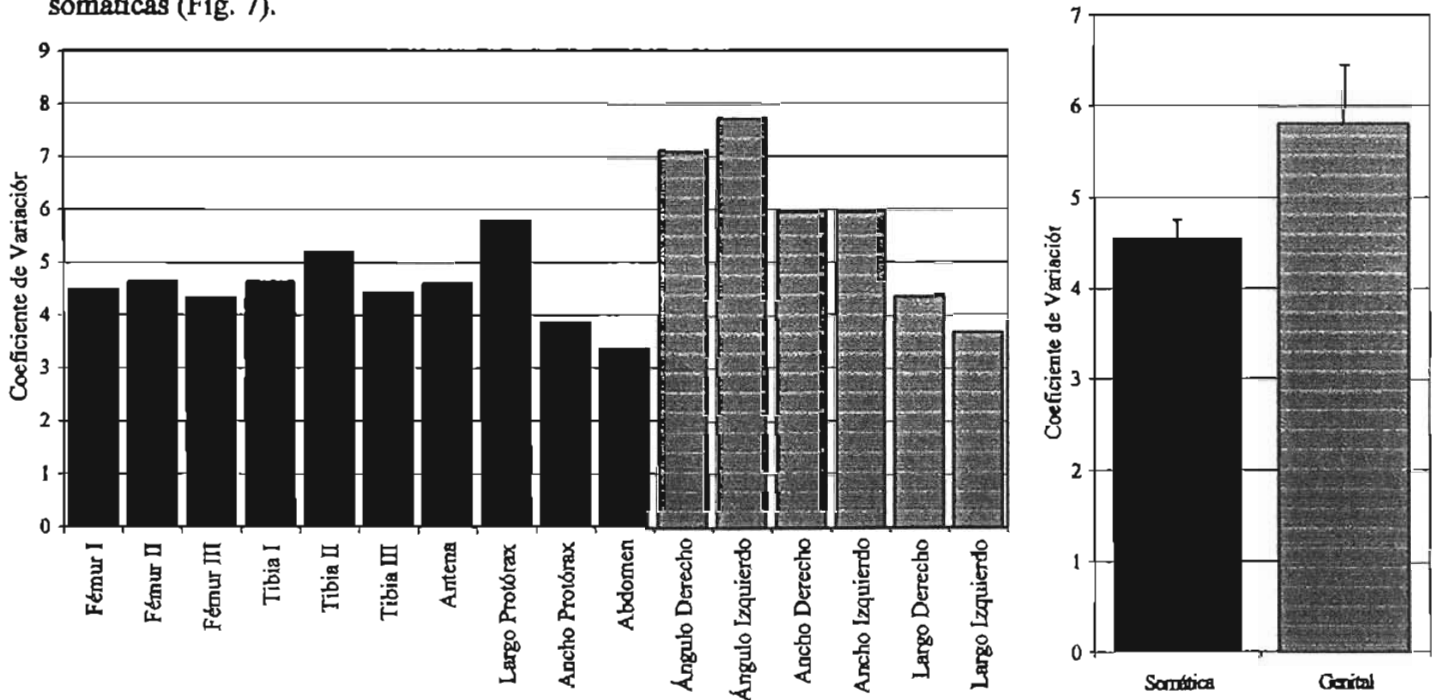


Figura 7. Coeficientes de variación de características corporales (barras en negro) y características de parámetros genitales (barras en gris).

Análisis Alométricos

Existe una relación muy cercana a la alometría nula entre el tamaño corporal (CP1 que explica el 74.14% de la varianza) y las características de parámetros de genitalia, donde el coeficiente alométrico (β) en todas las relaciones es muy cercano a cero e inclusive alcanzando valores negativos. El coeficiente alométrico entre el tamaño corporal y el largo de parámetro derecho es el más alto y estadísticamente significativo (Tabla 1).

Tabla 1. Coeficientes alométricos obtenidos de la relación entre el tamaño corporal (CP1) y características de parámetros de genitalia.

	Tamaño corporal CP1			
	Coef. Alom. (β)	N	R ²	P
Ancho parámetro derecho	-0.206	54	0.0161	0.3600
Ancho parámetro izquierdo	-0.25	51	0.0208	0.3126
Largo parámetro derecho	0.432	53	0.1285	0.0084
Largo parámetro izquierdo	0.275	52	0.0676	0.0628
Ángulo parámetro derecho	0.127	54	0.0042	0.6433
Ángulo parámetro izquierdo	0.052	51	0.0005	0.8756

Medición de la Variación utilizando las Relaciones Alométricas

El ANDEVA anidado indica que existen diferencias entre las características de tamaño corporal (somáticas) y los tres atributos de parámetros (Genital) (Tabla 2). La prueba de Scheffe Post Hoc indica que todas las variables (somáticas y de genitalia) muestran diferencias entre ellas ($P < 0.001$ promedio), solo el abdomen no muestra diferencias con el fémur III ($P = 0.119$) y al ancho de tórax no muestra diferencias con tibia II ($P = 0.989$).

La magnitud de variación observada en las desviaciones estándar de los residuales de las relaciones alométricas de características de tamaño corporal y de genitalia es similar a los coeficientes de variación obtenidos previamente, siendo las características de parámetros de genitalia las que muestran mayor variación (Fig. 8).

Tabla 2. ANDEVA anidado que muestra que existen diferencias en los niveles de variación entre características de tamaño corporal (somáticas) y atributos de parámetros (Genital).

<i>Fuente de Variación</i>	<i>gl</i>	<i>SC</i>	<i>CM</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>R²</i>
Somática/Genital	1	0.215	0.215	457750	0.00	0.998
Característica(Somática/Genital)	14	0.152	0.011	23216	0.00	
Error	959	0.000	0.000			

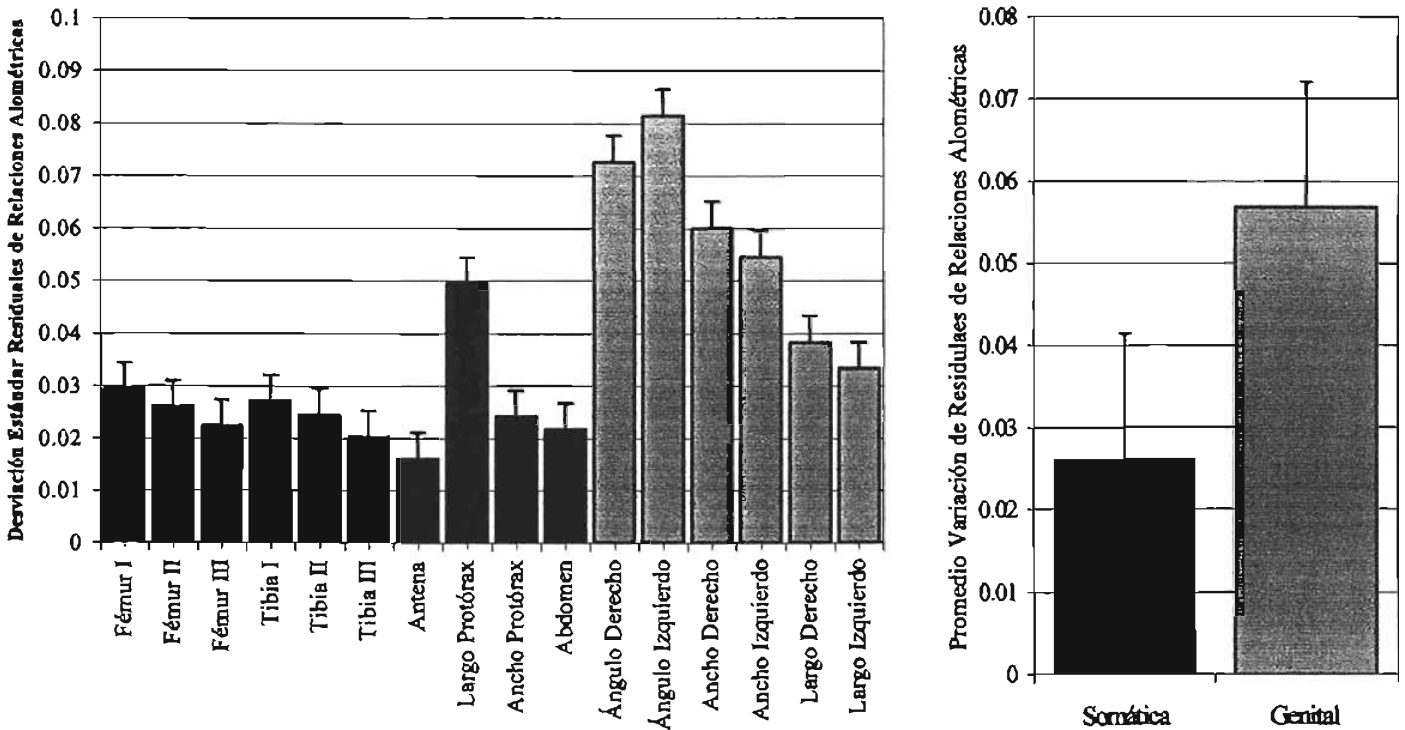


Figura 8. a) Variación de las características corporales (barras en negro) y de características de parámetros genitales (barras en gris) utilizando la desviación estándar de los residuales obtenidos de las relaciones alométricas. b) Promedio de la variación entre características de tamaño corporal y genitalia.

MORFOLOGÍA FUNCIONAL

Los análisis se realizaron considerando el parámetro izquierdo y derecho por separado ya que la proporción de corte experimental para reducir su tamaño no fue similar para todos los individuos y entre lados, debido a que los parámetros son de tamaño milimétrico lo que hacía difícil su manipulación, por lo que se generó

variación no controlada. Algunos individuos, ya manipulados, podían tener el ancho, largo y ángulo de parámetro izquierdo mayor que el derecho o viceversa.

El corte de los parámetros en los machos manipulados experimentalmente produjo diferencias entre el ancho de parámetro izquierdo y derecho; entre el largo del contorno externo izquierdo y derecho; y entre ángulo de escotadura de parámetro derecho y ángulo izquierdo, respecto al grupo control (Tabla 3). El grupo control presenta mayor ancho y largo de contorno y menor ángulo de abertura de parámetro (izquierdo y derecho) en comparación con el grupo experimental.

Tabla 3. Diferencias en el ancho, largo y ángulo de abertura de parámetro derecho e izquierdo entre el grupo control y experimental, generadas por la reducción experimental. Los datos no se distribuyen de manera normal.

	Media (\pm EE) mm		Mann-Whitney	
	Control	Parámetro cortado	Z	P
<i>Ancho</i>				
Derecho	0.427 (0.003)	0.296 (0.01)	-6.286	<0.0001
Izquierdo	0.428 (0.003)	0.291 (0.015)	-5.575	<0.0001
<i>Largo</i>				
Derecho	1.222 (0.008)	1.025 (0.019)	-6.577	<0.0001
Izquierdo	1.234 (0.007)	1.006 (0.021)	-6.477	<0.0001
<i>Ángulo</i>				
	Grados (\pm EE)			
Derecho	109.145 (1.32)	125.712 (3.001)	4.654	<0.0001
Izquierdo	107.559 (1.609)	129.571 (3.215)	4.658	<0.0001

RESULTADOS MANIPULACIÓN EXPERIMENTAL DE PARÁMEROS

Experimento 1. Individuos con ambos parámetros disminuidos

Los resultados del análisis de ji-cuadrada muestran que la proporción de individuos que tuvieron éxito en la cópula (aquellos que lograron insertar sus parámetros en las valvas de la hembra) fueron son aquellos del grupo control en comparación con el grupo en el cual se redujeron ambos parámetros ($\chi^2 = 23.36$, $P < 0.001$; Fig. 9).

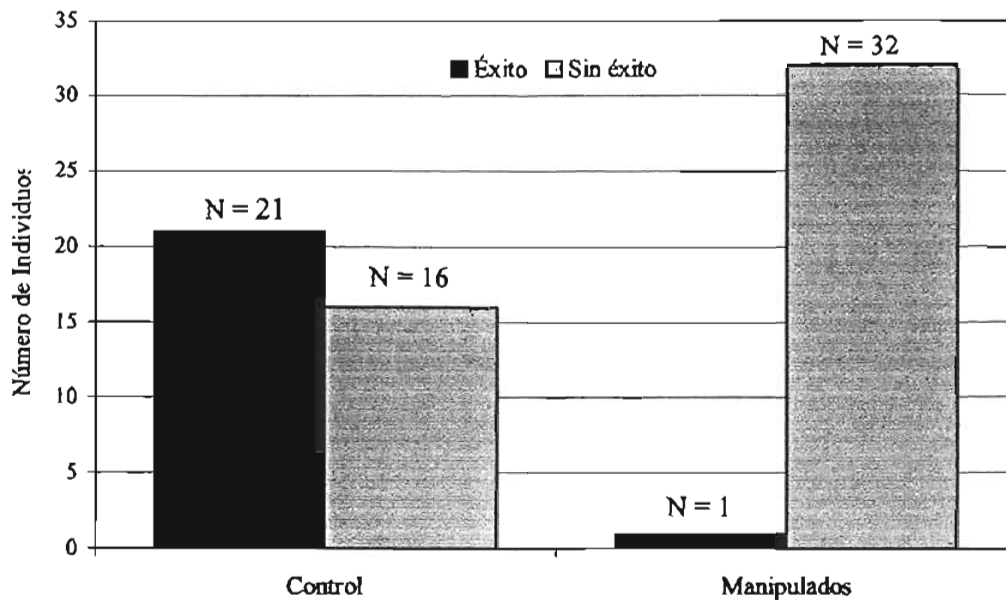


Figura 9. Diferencias en el éxito de cópula entre los individuos del grupo control y el grupo de reducción de ambos parámetros.

El modelo logístico construido para estimar las diferencias en el éxito de cópula debido al tratamiento y tiempo de toqueteo de los parámetros también mostró que existen diferencias en el éxito de cópula (Tabla 4, Fig. 10). El grupo control tienen mayor éxito de cópula en comparación del grupo experimental. De igual forma los individuos que tuvieron mayor tiempo de toqueteo con los parámetros tuvieron mayor éxito de cópula en comparación con aquellos individuos con poco tiempo de toqueteo (Tabla 4, Fig. 10). Tanto en el grupo control como en el grupo experimental existe el hecho de que los individuos que presentaron mayor tiempo de toqueteo con los parámetros hacia las hembras, tuvieron más éxito en conseguir la cópula (Fig. 10). La manipulación experimental no afectó la conducta de movimiento de los parámetros para tratar de insertarse en las valvas de la hembra, ya que se observó que los machos movían constantemente los parámetros y de la misma forma que el grupo control. Se encontraron diferencias en la duración de tiempo de toqueteo de los parámetros, el grupo experimental presenta mayor duración de toqueteo (Tabla 4, Fig. 10).

Tabla 4. Modelo lineal con respuesta logística que muestra las diferencias en el éxito de cópula debido al tratamiento (ambos parámetros disminuidos), tiempo de toqueteo de los parámetros y la interacción entre estas. Se utilizó la Prueba de Verosimilitud de Proporciones (Likelihood Ratio Test).

<i>Fuente de variación</i>	<i>gl</i>	<i>ji-cuadrada</i>	<i>P</i>
Tratamiento (C/MP)	1	53.881	< 0.0001
Tiempo de Toqueteo	1	23.772	< 0.0001
Tratamiento*Tiempo Toqueteo	1	25.546	< 0.0001

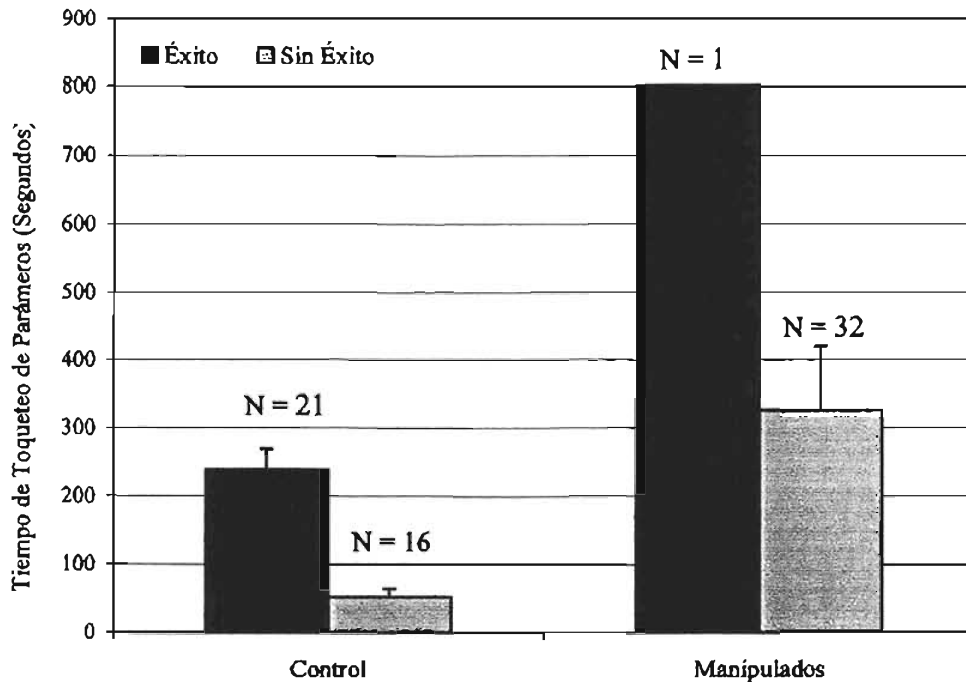


Figura 10. Diferencias promedio (\pm EE) en el tiempo de toqueteo de los parámetros de individuos con y sin éxito de cópula entre tratamientos

No existen diferencias en el tamaño corporal entre los individuos con éxito de cópula y sin éxito ($F_{(1, 66)} = 0.893$, $P = 0.347$). No se encontró ninguna relación entre el tiempo de toqueteo de los parámetros y el tamaño corporal de los individuos ($R^2 = 0.0353$, $F_{(1, 66)} = 2.433$, $P = 0.123$).

Experimento 2. Individuos con un solo parámetro cortado

Los resultados indican que hay diferencias en el éxito de copula entre el grupo control y experimental ($G = 11.43$, $P < 0.001$). Ningún individuo con el parámetro izquierdo disminuido consiguió copular (Fig. 11).

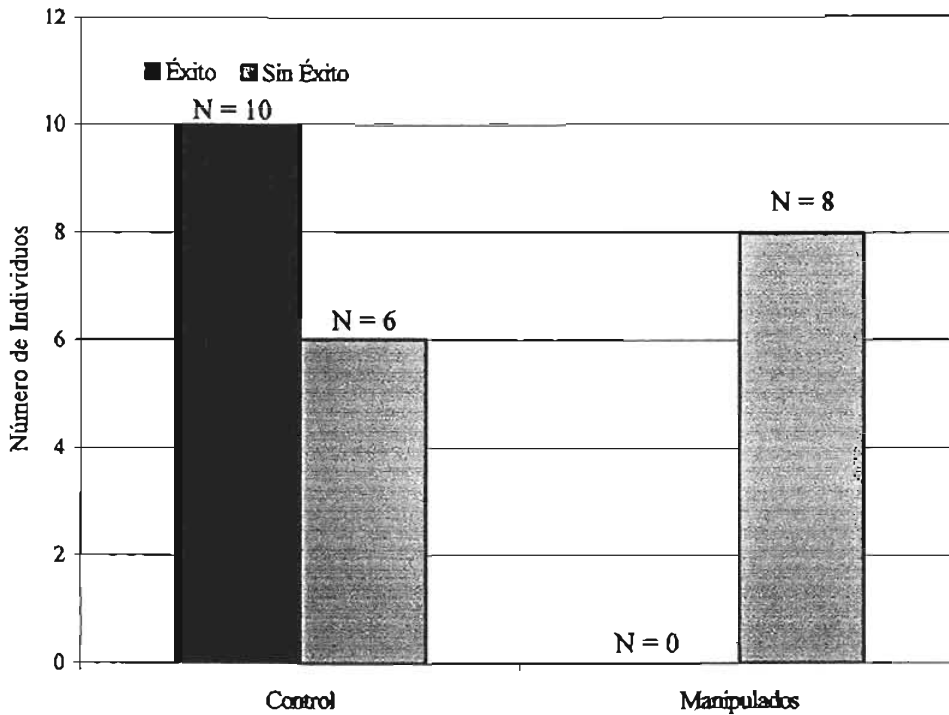


Figura 11. Diferencias en el éxito de cópula entre los individuos del grupo control y el grupo de reducción del parámetro izquierdo.

El modelo logístico muestra que existen diferencias en el éxito de cópula entre tratamientos (Tabla 5, Fig. 12) el grupo control tienen mayor éxito de cópula en comparación con el grupo experimental. No se encontraron diferencias en el éxito de cópula debido al tiempo de toqueteo de los parámetros entre tratamientos (Tabla 5, Fig. 12). La disminución del parámetro izquierdo no afecta la conducta de movimiento de los parámetros para tratar de insertarse en las valvas de la hembra, pero sí afecta el éxito en conseguir la cópula.

Tabla 5. Modelo lineal con respuesta logística que muestra las diferencias en el éxito de cópula debido al tratamiento (parámetro izquierdo disminuido), tiempo de toqueteo de los parámetros y la interacción entre estas. Se utilizó la Prueba de Verosimilitud de Proporciones (Likelihood Ratio Test).

Fuente de variación	<i>gl</i>	<i>ji-cuadrada</i>	<i>P</i>
Tratamiento (C/MP)	1	11.442	0.0007
Tiempo de Toqueteo	1	0.0000	0.9994
Tratamiento*Tiempo Toqueteo	1	0.0000	0.9994

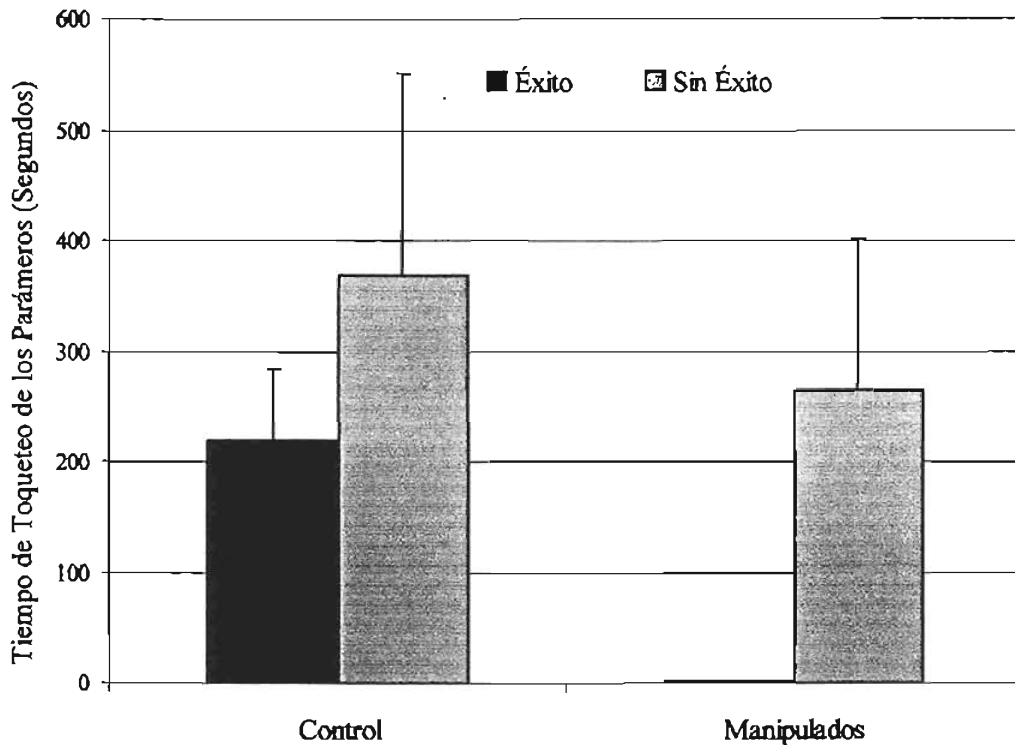


Figura12. Diferencias de tiempo promedio (\pm EE) de toqueteo de los parámetros de individuos con éxito de cópula entre tratamientos.

ANÁLISIS DE LOS PARÁMEROS Y EL ÉXITO DE CÓPULA DE MACHOS EN CONDICIONES NATURALES.

Diferencias entre lados

No se encontraron diferencias entre parámetro derecho e izquierdo en el ancho del ápice, el largo del contorno de los parámetros izquierdo y derecho (Tabla 6). Se encontró que existen diferencias estadísticamente significativas en el ángulo de escotadura entre el parámetro izquierdo y el parámetro derecho (Tabla 6). El ángulo de escotadura del parámetro derecho es más obtuso (más abierto) que el ángulo del parámetro izquierdo.

Tabla 6. Diferencias en el ancho, largo de contorno y ángulo de abertura de la escotadura entre parámetro derecho e izquierdo.

	<i>Media ($\pm EE$) mm</i>	<i>t</i>	<i>gl</i>	<i>P</i>
<i>Ancho</i>				
Derecho	0.4271 (0.0031)	-0.223	67	0.824
Izquierdo	0.4281 (0.0031)			
<i>Largo</i>				
Derecho	1.222 (0.0088)	-0.996	67	0.322
Izquierdo	1.234 (0.0077)			
<i>Ángulo</i>				
	<i>Grados ($\pm EE$)</i>			
Derecho	109.14(1.320)	15027.6	67	<0.0001
Izquierdo	107.56(1.609)			

ASIMETRÍAS

Los resultados obtenidos a partir del ANDEVA, indican que la asimetría del ancho del parámetro es muy baja y las diferencias fueron generadas solamente por la variación entre individuos no por la asimetría entre parámetro izquierdo y derecho. El largo del parámetro muestra una ligera tendencia estadística a la asimetría direccional hacia largo de parámetro izquierdo (Fig. 13) y también hay diferencias entre individuos (Tabla 7). El ángulo del parámetro muestra antisimetría y asimetría direccional siendo el ángulo de abertura del parámetro derecho más abierto que el izquierdo (Tabla 7, Fig. 13). En la estimación del estadístico F para determinar el tipo de asimetría del ángulo de abertura del parámetro, el cuadrado medio entre lados (CM_L) explica mucha más varianza a comparación del cuadrado medio del error del ANDEVA de dos vías (CM_{EA}) y el cuadrado medio del error de medición (CM_{EM}) (Apéndice 4), por esta razón podemos decir que la asimetría direccional tiene más peso que la antisimetría/asimetría fluctuante (a pesar de que estas últimas son estadísticamente significativas). No se detectaron diferencias entre individuos en el ángulo de abertura de parámetros (Tabla 7).

Tabla 7. Resultados de asimetría direccional, antisimetría y asimetría fluctuante en relación con el error de medición estimados a partir de los resultados del ANDEVA de dos vías. Los cuadrados medios para la estimación del estadístico F se muestran en el apéndice 4.

Atributo Parámero	Asimetría								Variación entre individuos			
	Antisimetría / Fluctuante				Direccional				F	$gl\ num$	$gl\ den$	P
	F	$gl\ num$	$gl\ den$	P	F	$gl\ num$	$gl\ den$	P				
Ancho	0.1641	36	74	$P>0.05$	0.0218	1	36	$P>0.05$	20.1669	36	36	$P<0.001$
Largo	0.0861	36	74	$P>0.05$	4.4443	1	36	$P<0.05$	40.9284	36	36	$P<0.001$
Ángulo	40.928	36	36	$P<0.001$	2366.5	1	36	$P<0.001$	0.00002	36	36	$P>0.05$

Los resultados de la prueba del t indican que en el ancho del ápice y el largo del contorno del parámero la media de la asimetría no difiere de cero (este valor representa asimetría entre lados) y presenta una distribución no distante de cero, es decir la asimetría es de tipo fluctuante (Tabla 8). La asimetría direccional previamente encontrada en el largo del parámero es muy baja (Fig. 13) pero estadísticamente significativa, sin embargo el análisis de la prueba de t indica que no hay diferencias de una media de cero, esto puede ser debido a que el cuadrado medio del error de medición para el largo es más alto (CM_{EM}) a comparación del cuadrado medio de los lados (CM_L) y este error tiene tendencias hacia un lado (izquierdo), lo que es detectado por el ANDEVA (Tabla 8, Fig. 13).

Para el ángulo de abertura de escotadura del parámero la distribución es distinta de cero (Tabla 8) y no presenta una distribución simétrica, es decir los ángulos de escotadura difieren entre parámetros, siendo más obtuso el ángulo del parámero derecho (asimetría direccional). La antisimetría encontrada con el ANDEVA para el ángulo de parámero puede ser debida a la variación que existe en los ángulos de abertura de los parámetros izquierdo y derecho entre individuos. Esta variación también se ve reflejada en la gran variación de la asimetría del ángulo de los parámetros (Fig. 13)

Tabla 8. Diferencias respecto a una media de cero en la asimetría del ancho, largo y ángulo de parámero.

Asimetría	t	P
Ancho de ápice	-0.9784	0.335
Largo de contorno	-0.8337	0.410
Angulo de escotadura	2.043	0.049

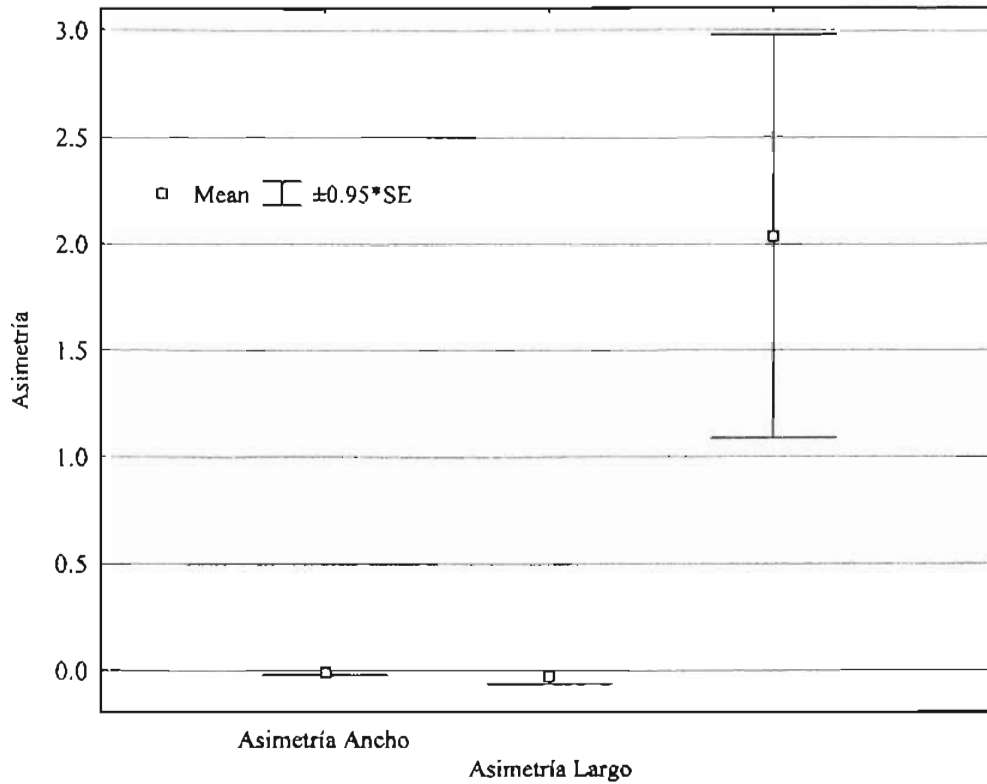


Figura 13. Asimetrías (D-I) del ancho, largo de contorno y Angulo de apertura de escotadura de parámetros.

ÉXITO DE CÓPULA DEBIDO A LA DURACIÓN DEL TIEMPO DE TOQUETEO DE LOS PARÁMEROS

El modelo logístico muestra que existen diferencias en el éxito de cópula entre individuos debido a la duración del toqueteo con los parámetros (Tabla 9), los machos con mayor duración de toqueteo son los que logran copular (Fig. 14). No se encontraron diferencias en el éxito de cópula debido al tamaño corporal (CPI que explica el 66.6% de la varianza, para la estimación de este CP solo se utilizaron 37 individuos) (Tabla 9).

Tabla 9. Modelo lineal con respuesta logística que muestra las diferencias en el éxito de cópula debido al tiempo de toqueteo de los parámetros y tamaño corporal. Se utilizó la Prueba de Verosimilitud de Proporciones (Likelihood Ratio Test).

Fuente de variación	gl	ji-cuadrada	P
Tiempo de Toqueteo	1	33.3932124	< 0.001
Tamaño Corporal	1	0.12736712	0.7212

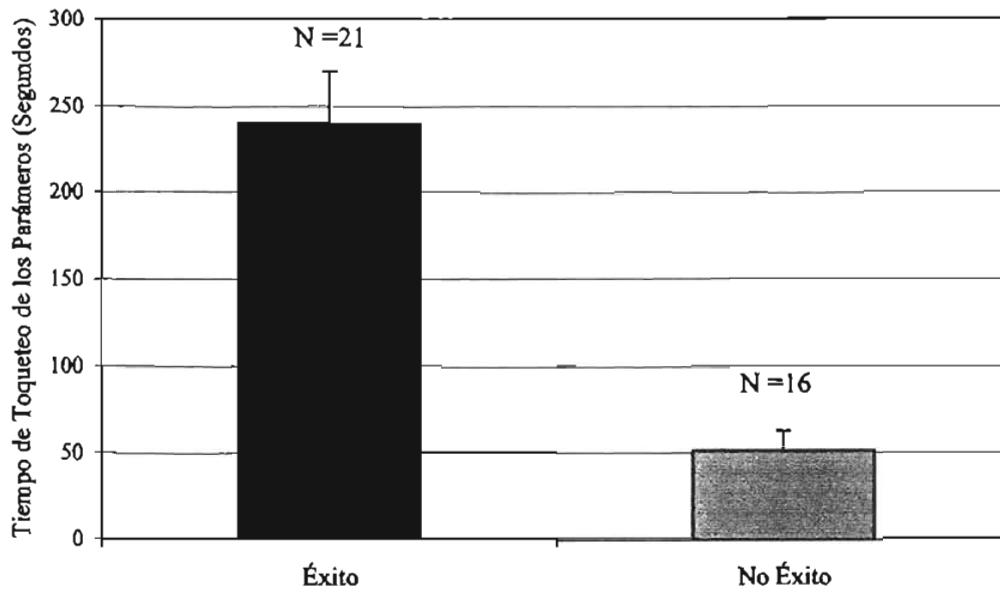


Figura 14. Diferencias de tiempo promedio (\pm EE) de toqueteo (segundos) de los parámetros de individuos con y sin éxito de cópula.

ÉXITO DE CÓPULA DEBIDO A LAS DIFERENCIAS EN ANCHO DEL ÁPICE, LARGO DEL CONTORNO, ÁNGULO DE ABERTURA Y ASIMETRÍAS DE LOS PARÁMEROS

Las regresiones logísticas se estimaron por separado debido a las diferencias entre parámetros izquierdo y derecho encontradas con los análisis de asimetrías, al hacer un modelo tomando en cuenta ambos parámetros al mismo tiempo se podían perder los posibles efectos de las diferencias entre lados sobre el éxito de cópula.

Los resultados muestran que solo existen diferencias en el éxito de cópula debido al ángulo de abertura de los parámetros izquierdo y derecho (Tabla 10, Fig. 15). El ancho del ápice y el largo del parámetro no influyen en que los machos logren o no el éxito de cópula.

Tabla 10. Regresiones logísticas que muestran diferencias en el éxito de cópula debido al ancho, largo y ángulo de abertura de la escotadura de parámetro. β = pendiente de la regresión logística.

	<i>N</i>	<i>ji-cuadrada</i>	<i>R</i> ²	β	<i>P</i>
Ancho Derecho	36	0.413	0.008	-12.08	0.520
Ancho Izquierdo	33	1.283	0.028	23.15	0.257
Largo Derecho	35	0.817	0.017	-6.143	0.365
Largo Izquierdo	34	0.0001	0.00	0.106	0.989
Angulo Derecho	35	8.755	0.183	0.154	0.003
Angulo Izquierdo	32	4.777	0.108	0.098	0.028

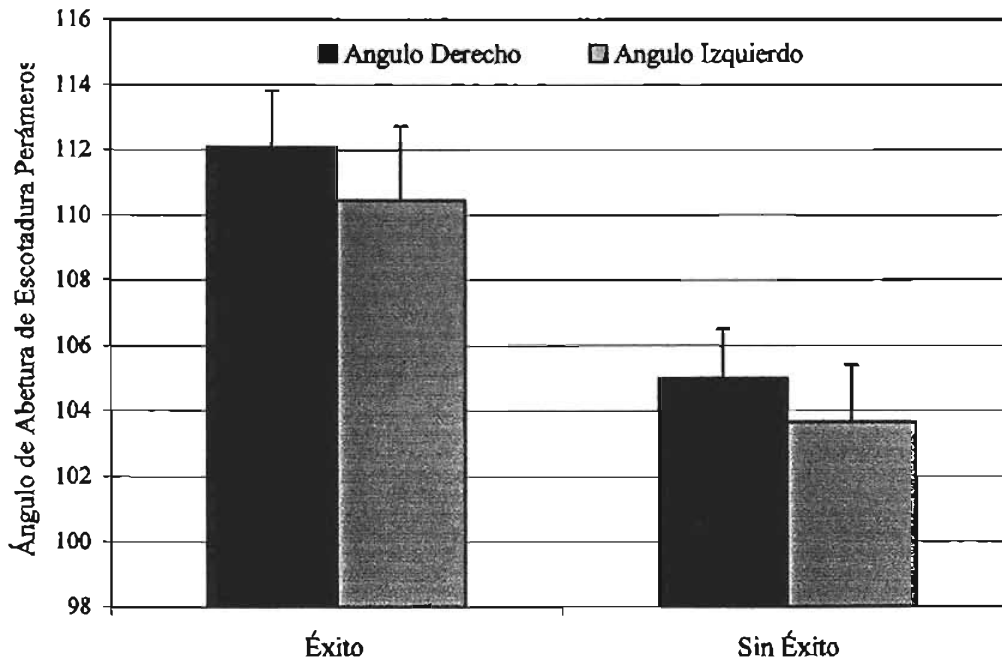


Figura 15. Diferencias en el ángulo de abertura del parámetro izquierdo y derecho de los individuos con y sin éxito de cópula.

No hay diferencias en el éxito de cópula debido a las asimetrías del ancho, largo y ángulo de abertura de los parámetros (Tabla 11).

Tabla 11. Regresiones logísticas que muestran diferencias en el éxito de cópula debido a la asimetría del ancho, largo y ángulo de abertura de la escotadura de parámetro.

	<i>N</i>	<i>ji-cuadrada</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>
Asimetría Ancho	33	0.208143	0.0047	0.6482
Asimetría largo	33	0.523244	0.0118	0.4695
Asimetría Ángulo	21	2.038226	0.0711	0.1534

DURACIÓN DE LA CÓPULA EN FUNCIÓN DEL ANCHO DEL ÁPICE, LARGO DEL CONTORNO, ÁNGULO DE ABERTURA Y ASIMETRÍAS DE LOS PARÁMEROS.

Los resultados indican que la duración de cópula no esta en función del ancho, largo y ángulo de abertura del parámetro derecho e izquierdo (Tabla 12). Se muestra la relación entre el ángulo de abertura de parámetros.

Tabla 12. Resultados de las regresiones entre del ancho, largo y ángulo de abertura de parámetro y la duración de cópula

<i>Medida de parámetro</i>	<i>N</i>	<i>F</i>	<i>R</i> ²	<i>P</i>
Ancho parámetro derecho	31	0.036	0.001	0.851
Ancho parámetro izquierdo	29	0.079	0.003	0.782
Largo parámetro derecho	31	0.344	0.012	0.562
Largo parámetro izquierdo	29	0.715	0.026	0.405
Ángulo parámetro derecho	28	0.835	0.018	0.369
Ángulo parámetro izquierdo	28	1.736	0.063	0.199

Los resultados indican que solo la asimetría direccional del ángulo del parámetro influye en la duración de la cópula (Tabla 13). Los valores asimétricos negativos representan a los individuos que presentan el ángulo del parámetro izquierdo más obtuso (más abierto) que el parámetro derecho. Este resultado indica que la

duración de cópula es menor en aquellos individuos donde la asimetría direccional es mayor. Es decir la asimetría que existe en ángulo de abertura entre el parámero derecho e izquierdo influye negativamente en la duración de cópula (Fig. 16).

Tabla 13. Duración de cópula en relación con el grado de asimetría del ancho, largo y ángulo de parámero.

<i>Asimetrías</i>	<i>F</i>	<i>R²</i>	<i>P</i>
Ancho de Ápice	0.357	0.020	0.557
Largo de Contorno	1.18.	0.064	0.292
Ángulo de escotadura	8.7015	0.352267	0.0094

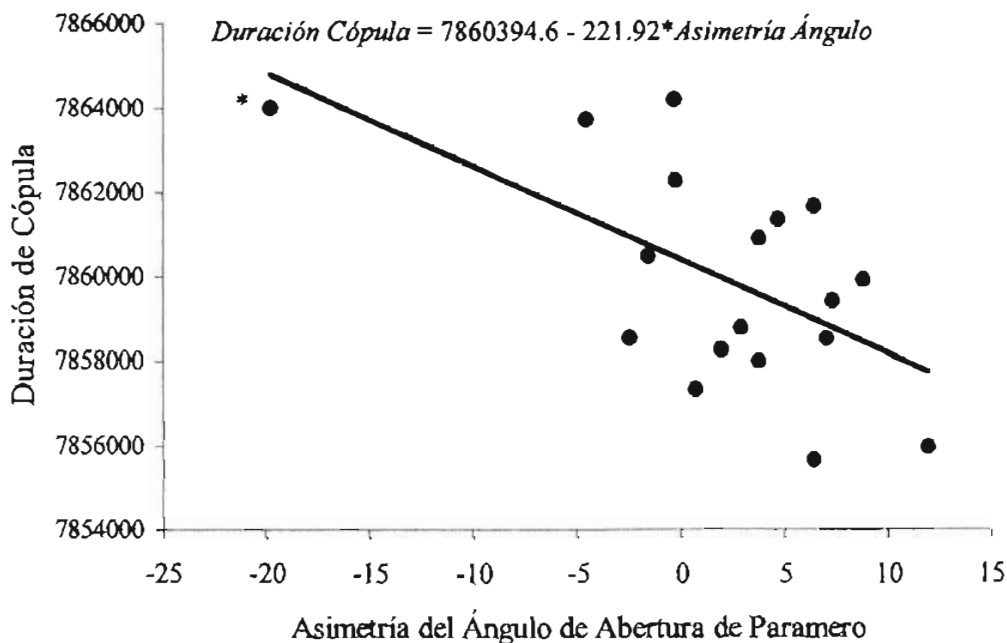


Figura 16. Relación de la duración de cópula y la asimetría direccional del ángulo de parámero. Cuando se quita el dato extremo negativo (*) el análisis muestra la misma tendencia ($F_{(1, 15)} = 5.087$, $\beta = -280.3$, $R^2 = 0.253$, $P = 0.039$).

Se estimó si existía una correlación entre los ángulos del parámero derecho e izquierdo y con la asimetría del ángulo. El análisis muestra que hay una correlación muy alta entre el ángulo del parámero derecho e izquierdo. No hay correlación entre el ángulo de parámero derecho y la asimetría del ángulo. Se encontró una relación negativa estadísticamente significativa entre la asimetría del ángulo y el ángulo de abertura del

parámero izquierdo (Tabla 14). Sin embargo existe una correlación marginalmente significativa entre el ángulo y el largo del parámero izquierdo (ver Apéndice 5 para otras correlaciones).

Tabla 14. Correlaciones entre ángulo de abertura de parámero derecho e izquierdo y entre ángulo y asimetría.

<i>Variable por Variable</i>	<i>Correlación</i>	<i>N</i>	<i>P</i>
Ángulo parámero derecho × Asimetría ángulo	-0.0067	31	0.9715
Ángulo parámero izquierdo × Asimetría ángulo	-0.5527	31	0.0013
Ángulo parámero izquierdo × Ángulo parámero derecho	0.8303	31	< 0.01

No existe relación entre la duración de cópula y el tamaño corporal de los individuos ($F_{(1, 18)} = 0.0037$, $P = 0.95$).

DISCUSIÓN

Los genitalia de *S. marginella* corresponden al plan general de los Heteroptera, que ha sido descrito en Dupuis (1970), por esto la discusión se centrará en los parámetros, los cuales tienen relevancia para el inicio de la cópula y su morfología esta influyendo en el tiempo en el que pueden estar unidos con la hembra, razón por la cual, potencialmente pueden estar bajo fuertes presiones selectivas.

MORFOLOGÍA Y ÉXITO DE CÓPULA

Los resultados de las manipulaciones experimentales de los parámetros, indican que es necesaria la presencia de ambos parámetros y que la morfología que presentan, en específico la escotadura amplia y ápice semicurvo, está involucrada en la forma en que consiguen anclarse a la membrana intervalvar del ovipositor de la hembra para iniciar y mantener la posición de cópula por un tiempo prolongado.

Durante el inicio del apareamiento los machos se montan sobre las hembras llevando a cabo un cortejo precopulatorio con patas y antenas (Oliver, 2004, Cuatíanquiz 2002), los parámetros tienen constante contacto con las valvas del ovipositor tratando de insertarse en el segundo par de valvas de la hembra lo que

parámero izquierdo (Tabla 14). Sin embargo existe una correlación marginalmente significativa entre el ángulo y el largo del parámero izquierdo (ver Apéndice 5 para otras correlaciones).

Tabla 14. Correlaciones entre ángulo de abertura de parámero derecho e izquierdo y entre ángulo y asimetría.

<i>Variable por Variable</i>	<i>Correlación</i>	<i>N</i>	<i>P</i>
Ángulo parámero derecho × Asimetría ángulo	-0.0067	31	0.9715
Ángulo parámero izquierdo × Asimetría ángulo	-0.5527	31	0.0013
Ángulo parámero izquierdo × Ángulo parámero derecho	0.8303	31	< 0.01

No existe relación entre la duración de cópula y el tamaño corporal de los individuos ($F_{(1, 18)} = 0.0037$, $P = 0.95$).

DISCUSIÓN

Los genitalia de *S. marginella* corresponden al plan general de los Heteroptera, que ha sido descrito en Dupuis (1970), por esto la discusión se centrará en los parámetros, los cuales tienen relevancia para el inicio de la cópula y su morfología esta influyendo en el tiempo en el que pueden estar unidos con la hembra, razón por la cual, potencialmente pueden estar bajo fuertes presiones selectivas.

MORFOLOGÍA Y ÉXITO DE CÓPULA

Los resultados de las manipulaciones experimentales de los parámetros, indican que es necesaria la presencia de ambos parámetros y que la morfología que presentan, en específico la escotadura amplia y ápice semicurvo, está involucrada en la forma en que consiguen anclarse a la membrana intervalvar del ovipositor de la hembra para iniciar y mantener la posición de cópula por un tiempo prolongado.

Durante el inicio del apareamiento los machos se montan sobre las hembras llevando a cabo un cortejo precopulatorio con patas y antenas (Oliver, 2004, Cuatíanquiz 2002), los parámetros tienen constante contacto con las valvas del ovipositor tratando de insertarse en el segundo par de valvas de la hembra lo que

generan un continuo "toqueteo", el cual puede tener entre sus funciones indicarle a la hembra que el macho esta en posición correcta para el inicio de la cópula por lo que la hembra abriría las valvas.

Los machos a los cuales se les redujo el parámetro durante el intento de cópula seguían moviendo los parámetros de arriba abajo expresando la conducta normal de movimiento de parámetros, sin embargo el tamaño reducido no les permitía encontrar y tener contacto frecuente con las estructuras femeninas razón por la cual presentan un mayor tiempo de toqueteo en comparación con el grupo control. Un punto importante de destacar es que las hembras no hacían el intento de quitarse a estos machos manipulados sino que adquirían una conducta pasiva (sin ningún movimiento conspicuo; conducta similar a la que presentan las hembras con machos en condiciones naturales). Lo que muestra que la intensidad del cortejo que realizan los machos con otras estructuras corporales forma parte de una serie de procesos necesarios para que el acoplamiento entre hembra y macho se dé (efecto llamado de reacción en cadena; Kumashiro y Sakai, 2001; Sakai y Kumashiro, 2004).

Pero el hecho de haber encontrado que es necesario un tiempo prolongado de toqueteo para tener éxito en conseguir la cópula, no solo indicaría que el macho esta listo para iniciar la cópula sino que, mediante la conducta de toqueteo, está estimulando a la hembra para que abra ligeramente las valvas y el macho logre abrirlas por completo e insertar los parámetros y colocar su vésica en el tracto vaginal de la hembra. Es decir, que es probable que los toqueteos formen parte del cortejo precopulatorio, y que la cantidad, la intensidad y/o ritmo de estos podrían estar siendo evaluados por la hembra. Un toqueteo que brinde un estímulo adecuado podría influir en que la hembra abra las valvas y el macho logre que los parámetros se sujeten y pueda insertar su edeago.

Se podría argumentar que la conducta de toqueteo de los parámetros tiene un patrón de estimulación especie-específico en *S. marginella* y con esto la hembra esté evitando el apareamiento con machos de una especie distinta. Sin embargo, Brailovsky y Mayorga (1997), en la revisión taxonómica que realizaron de especies del género *Stenomacra*, mencionan que *S. marginella* es la única de las 8 especies existentes que se distribuye en México, razón por la cual es poco probable que la conducta que presentan los parámetros de los machos de la población del Pedregal de San Ángel haya estado bajo presiones selectivas para evitar la hibridización entre especies.

El ángulo obtuso (escotadura amplia) que presentan los parámetros podría brindar un mejor estímulo y tener mayor probabilidad de éxito al momento de la cópula. Es posible que los individuos con mayor abertura de parámetros les sea mas fácil encontrar y abrir las valvas de la hembra durante el cortejo precopulatorio, cosa que también podría estar siendo evaluada por las hembras (Eberhard, 1985, 1996).

Desde esta perspectiva, la conducta de cortejo y la morfología de los parámetros podría estar siendo moldeada por elección críptica femenina (como se ha propuesto para otras especies; Eberhard, 1993; Rodríguez y Eberhard, 1994).

Los parámetros son características presentes en la mayoría de los heterópteros y aunque actualmente en algunos grupos ya no son funcionales (Tuxen, 1970; Fairbairn et al; 2003), podemos suponer que en el ancestro pudieron haber sido favorecidas por selección natural para mantener la cópula (Darwin, 1871). En algunas ocasiones las presiones de selección no involucran eventos que tengan que ver con la reproducción, sino con la capacidad de la hembra de sobrevivir y producir el máximo número de hijos sanos (Eberhard, 1997). Indirectamente estas capacidades, en un principio moldeadas por selección natural, podrían incidentalmente servir para catalogar a los machos. El tipo de beneficio que gane la hembra, podría determinar que tipo de selección ha moldeado las características involucradas en el apareamiento así como su mantenimiento y probable evolución.

ALOMETRÍA

Las relaciones alométricas muestran que los parámetros genitales no tienen relación con el tamaño corporal lo que indica que las presiones de selección entre estructuras pueden ser y actuar de distinta forma. Los machos han evolucionado para desarrollar una maquinaria que asegura el tamaño constante de los genitales independiente del tamaño corporal adulto. Un macho con deficiencias en la alimentación durante el desarrollo puede incurrir en costos asociados a un tamaño corporal pequeño, sin embargo estos costos asociados podrían no se verían reflejados en el tamaño de genitales. Sin embargo la nula relación entre tamaño corporal y genitales encontrada en *S. marginella*, también permite establecer que los parámetros, a pesar de poder ser dependientes de la condición, no pueden reflejar por sí solos la calidad y/o compatibilidad genética total del macho a la hembra. Por esta razón, se ha considerado que las hembras “no deberían ponerles atención” a características de genitales (Tomkins et al, 2004) en el sentido que estas características no son costosas, en términos de sobrevivencia, para el macho. Podemos esperar que la hembra estará evaluando, aparte de los genitales, otras características (morfológicas o conductuales) para la elección de pareja.

A pesar de esto, tamaños intermedios de parámetros (alometrías bajas) podrían ser favorecidos, así su morfología y/o estimulación será apropiada para conseguir copular con gran número de hembras independientemente del tamaño de estas e incrementar su éxito reproductivo (Eberhard et al, 1998). Por otro lado las hembras se verían favorecidas ya que sus hijos también presentarán tamaños y conductas para poder

copular con un gran número de hembras, razón por la cual la selección sexual estabilizadora podría estar moldeando estas características.

Konstantinov y Korotyaev (2004) proponen que los bajos valores de alometría son debido a que otras características (antenas y patas) pueden ser utilizadas para sujetar a la hembra durante la cópula. Así los clasps genitales se vuelven menos importantes para esta función, siendo poco ventajoso (evolutivamente hablando) invertir energía en varias estructuras morfológicas con función redundante, razón por lo que características de genitalia tienen disminución en tamaño, presentando bajos valores alométricos. Sin embargo para este estudio, la manipulación experimental y los resultados obtenidos en el éxito y duración de cópula, permite concluir que la morfología y la forma de enganche de los parámetros de *S. marginella* son de vital relevancia para el apareamiento.

La hipótesis de Llave-Cerradura también predice que se pueden encontrar valores alométricos bajos (Eberhard et al, 1998). Debido a que las estructuras de los genitalia evolucionan con la finalidad de excluir la genitalia de especies cercanas pero no aquellas de su propia especie (Eberhard, 1985; Shapiro y Porter, 1989), por lo que la selección estabilizadora favorecerá los tamaño intermedios de genitalia (Arnqvist, 1997). Sin embargo existen factores que sugieren que la hipótesis de llave-cerradura no explica los bajos valores alométricos de los parámetros de *S. marginella*: (1) las valvas de las hembras no tienen sitios específicos de anclaje para los parámetros (i.e. no tienen cerradura), el anclaje de los parámetros es en la membrana intervalvar del segundo par de valvas del ovipositor de la hembra, región no esclerotizada, elástica y maleable. (2) Uno de los supuestos de la teoría de llave-cerradura es que la más leve desviación estructural hace imposible la cópula (Shapiro y Porter, 1989), pero la variación encontrada en los parámetros no avala este supuesto (además recordar que *S. marginella* es la única especie del género en México).

Asimetría y Duración de Cópula

No se encontró asimetría de tipo fluctuante entre los parámetros, lo que indica que los machos están asegurando un tamaño constante de genitalia independientemente (o con muy poco efecto) de factores ambientales y genéticos que afecten el curso normal de su desarrollo. Los resultados concuerdan con los últimos datos obtenidos dentro del estudio de la asimetría, los cuales muestran que en la naturaleza existe poca asimetría de tipo fluctuante y en el caso de existir no tienen repercusión en la adecuación de los individuos (Arnqvist et al, 1997; Clarke, 1998; Simmons et al, 1999; Lens et al, 2002; Hosken, 2001; Blanckenhorn et al, 2003; pero ver Tadler et al, 1999).

Los parámetros en *S. marginella* muestran asimetría de tipo direccional entre ellos. El ángulo de abertura de la escotadura del parámetro derecho es mayor que el parámetro izquierdo. Esta asimetría direccional encontrada tienen una relación negativa con la duración de cópula, de esta forma los individuos que presentan poca diferencia en el ángulo de abertura entre parámetros duran más tiempo en cópula. Esto es importante ya que se sabe que aquellos machos con prolongada duración de cópula tienen mayor transferencia de eyaculado (Oliver, 2004), lo que podría incrementar las posibilidades de éxito reproductivo de un macho.

La correlación negativa encontrada entre el ángulo del parámetro izquierdo con la asimetría entre parámetros para este atributo y si se toma en cuenta el hecho de que el éxito en conseguir la cópula es mayor cuando los parámetros están más abiertos y que la duración de cópula se reduce entre mayor es la asimetría, indica que la selección está favoreciendo a los individuos que presentan simetría en estas características de genitalia, y potencialmente el parámetro izquierdo en las siguientes generaciones presentará el mismo ángulo de abertura del parámetro derecho. Los beneficios que los machos pueden obtener como resultado de una cópula prolongada puede originar que el parámetro izquierdo tenga una mayor tasa de cambio evolutivo (es la característica que más variación presenta).

VARIACIÓN INTRAPOBLACIONAL

Contrario a lo que se ha encontrado en otros estudios con distintos grupos de insectos, en *S. marginella* los dos parámetros muestran mayor variación en comparación con las características somáticas, en específico el ángulo de abertura de estos.

Los valores encontrados con los coeficientes de variación y residuales de las pendientes alométricas indican que la variación, a pesar de ser baja, no ha sido eliminada a la par con la variación en características somáticas. Los análisis alométricos muestran que potencialmente la variación encontrada en los atributos de parámetro no es debida directamente a la interacción con las características somáticas. Además se hubiera esperado que la variación en los atributos de los parámetros fuera muy baja o nula como resultado de la acción de la selección estabilizadora (Eberhard et al, 1998; Tatsuta, et al, 2001). Al no encontrar asimetría fluctuante, la variación encontrada no es debida a factores ambientales que podrían estar afectando en gran proporción la expresión de los parámetros.

La *paradoja del lek* postula que la elección femenina persistente sobre una característica masculina haría que se perdiera la variación genética de esta característica, sin embargo esto no es así (Kirkpatrick y Ryan, 1991). Bajo esta perspectiva resulta difícil explicar la variación encontrada en los parámetros debido a que es

difícil estimar que es lo que está siendo evaluado por la hembra (que pueden ser efectos directos: afectan la sobrevivencia o fecundidad de la hembra; o efectos indirectos: runaway o buenos genes), y si la variación en realidad es algo ventajoso dentro de la población.

Houle (1998) ha propuesto que la expresión de una característica que se expresa al final del desarrollo puede presentar mayor varianza a comparación de otras características debido a que estas características “heredan” variación de estadios de desarrollo tempranos (como consecuencia de efectos acumulativos en los alelos que codificaran a las características), sin embargo empíricamente es difícil de probar.

Por otro lado puede ser probable que la variación encontrada sea debido a que en la población de *S. marginella* del Pedregal de San Ángel la selección no ha actuado el suficiente tiempo y como consecuencia haya eliminado la variación de los parámetros. Además la fuerza con que está actuando la selección y la heredabilidad en los atributos de parámetros deben ser tomados en cuenta, ya que si ambos son bajos la pérdida de variación puede ser muy lenta en estas características (Falconer y Mackay, 1996).

OTRAS HIPÓTESIS Y PERSPECTIVAS DE ESTUDIO EN S. MARGINELLA

Es necesario dejar en claro que el presente estudio no tenía la finalidad de diferenciar directamente entre las distintas hipótesis que tratan de explicar la complejidad y diversidad de los genitalia. Sin embargo con los resultados obtenidos se pueden hacer predicciones y plantear supuestos, además de proponer que la selección sexual es el mecanismo que podría estar moldeando los genitalia de *Stenomacra marginella*.

Vellosidades en parámetros

Los parámetros cuentan con una gran cantidad de vellosidades que pueden servir como mecanoreceptores utilizados para la localización de las valvas femeninas y para conseguir la correcta alineación de los parámetros para insertarse y lograr que la vésica entre en posición correcta en la cámara vaginal, debido a que durante el intento de acoplamiento entre estructuras genitales nunca hay un contacto visual por parte de los individuos.

Las valvas y valvíferas de la hembra también tienen una gran cantidad de vellosidades. Una de las funciones potenciales puede ser la localización de sitios para la oviposición, pero también es posible que estas vellosidades sean las que perciban los estímulos de los parámetros lo que involucraría más características crípticas para el criterio de elección femenina (Eberhard, 2004a y b)

Hay que tomar en consideración que en *S. marginella* el toqueteo de los parámetros hacia las valvas de la hembra forma parte del cortejo precopulatorio que involucran otras estructuras corporales (patas, antenas, estilete; Oliver, 2004), por lo que podría esperarse que las pautas conductuales del cortejo precopulatorio “corporal” y “genital” estén relacionados con el éxito de los machos en iniciar la cópula. La morfología de los parámetros, la frecuencia o magnitud del toqueteo, la conducta de cortejo precopulatorio y otras características (p. ej. esperma, feromonas) y conductas durante la cópula (estímulos internos de la genitalia y cortejo externo) también pueden ser parte de la evaluación en la elección de pareja por parte de las hembras.

El uso de señales múltiples puede reducir los errores en la elección (Neff, 2000) o los costos debidos al apareamiento, al evitar o anular la posible explotación sensorial que puede afectar directa o indirectamente la adecuación de la hembra (Christy 1995; Holland y Rice, 1998). Así mismo, la calidad de una pareja y la compatibilidad genética (Zeh y Zeh, 1996) podrían estar siendo evaluadas con estas claves tanto por hembras como por machos. Es posible que en *S. marginella* el uso de señales múltiples expresadas en condiciones ambientales que varían de una generación a la siguiente, puede tener como consecuencia que la intensidad con la que esta actuando la selección sea muy baja (Candolin, 2003) o no sea constante generación tras generación. Como consecuencia la variación en las características relacionadas con la elección y preferencia de pareja se puede mantener.

Variación de las conductas de cortejo.

En caso de existir una gran variación en las conductas de cortejo, podría existir una correlación con la variación encontrada en las características de los parámetros, lo que también podría contribuir al mantenimiento de la variación en los atributos del parámetro, disminuyendo el efecto de la selección estabilizadora que parece estar actuando sobre estos. Es necesario entender las fuentes de variación en la adecuación total del individuo lo cual nos daría información acerca de las posibles presiones selectivas que están actuando sobre las características conductuales y morfológicas (Hunt et al, 2004). Lo que es un hecho es que al existir variación la selección puede actuar sobre estas características.

Duración de cópula.

Una mayor duración de cópula podría hacer que el esperma llegue a sitios favorables dentro del bulbo de la espermateca en los cuales es difícil la remoción por otro macho (Danielsson y Askenmo, 1999) (la morfología del edeago de *S marginella* indica que es poco probable que el endofalo pase a través del tubo de la espermateca hacia el bulbo, así que en caso de que se dé remoción de esperma ésta estará limitada al esperma ubicado en la cámara vaginal).

Una mayor transferencia de eyaculado podría hacer que la espermateca se llenara, evitando así que otro macho, a pesar de conseguir la cópula e inseminar a la hembra, pueda hacer que su esperma llegue a la espermateca y sea fácil de remover o expulsar otros espermatozoides previamente depositados. Esto podría traer un conflicto sexual entre hembra y macho (Holland y Rice, 1998; Chapman et al, 2003; Pizzari y Snook, 2003), ya que el macho podría evitar la elección de espermatozoides de la hembra para la fertilización de sus huevos, aunque desde la perspectiva de la elección críptica femenina, la capacidad de un macho para llenar o colocar el esperma en sitios estratégicos de la espermateca también puede estar siendo evaluada por la hembra (Eberhard, 1996). Evitar la competencia con espermatozoides de otros machos (Parker, 1970; Simmons, 2001) también debe ser considerada una hipótesis factible.

En *S. marginella* la mayor duración de cópula también daría mayor tiempo para cortejos internos con la vésica del edeago, lo que podría favorecer la elección femenina mediante el cortejo interno (Eberhard, 1985; 1996) y permitiría mayor transferencia de nutrientes de los machos (Thornhill y Alcock, 1983). Las hembras podrían aceptar una cópula larga por conveniencia si aceptar un apareamiento “superfluo” es menos costoso que evitar el acoso de los machos (Rowe et al, 1994; Campbell y Fairbairn, 2001; Rowe y Arnqvist, 2002).

La duración de la cópula es muy variable en esta especie, va desde pocos minutos hasta más de 12 horas (Caballero com. pers.). Podría argumentarse que la larga duración de la cópula también sea una forma de resguardo de pareja (Alcock, 1994), sin embargo en *S. marginella* el periodo que pasa de la cópula a la puesta de huevos puede ser desde pocos días hasta de varias semanas, y se ha observado que la probabilidad de reapareamiento de la hembra es muy grande (Cuatiánquiz, Oliver y Caballero, com. pers.). Las cópulas muy prolongadas (> a 12 hrs.) son comunes en insectos (Simmons, 2001) pero no siempre esto es debido a una conducta adaptativa. Se ha visto que una mutación en el gen *lingere* en *Drosophila* afecta la conducta de término de cópula, haciendo que el macho no relaje los parámetros pero si ejecuta la conducta de desmonta de la hembra, lo que ocasiona que el macho y la hembra tiren hacia lados opuestos, este jaloneo puede durar hasta diez minutos (Huniyoshi et al, 2002).

Movimientos de la pareja en cópula

En el evento reproductivo, después de que los parámetros se han anclado en la membrana intervalvar de la hembra y el edeago penetra a través del tracto vaginal hacia la cámara vaginal, los machos cesan el cortejo y adquieren la posición cola-cola. Durante la cópula hay momentos en que los machos, sin que los parámetros se desenganchen de la membrana intervalvar, giran hacia la hembra y efectúan un acto de cortejo copulatorio con patas y antenas, para posteriormente regresar a la posición cola-cola (Oliver, 2004; Cuatiánquiz, en preparación). Esta conducta es frecuente a lo largo de la cópula, sin embargo en algunas

ocasiones la hembra no acepta el intento de cortejo copulatorio del macho y con el último par de patas evita que el macho logre darse la vuelta completa. Los constantes giros, unidos al caminar que presenta la hembra durante la cópula, pueden hacer que los parámetros poco a poco se desenganchen de la membrana intervalvar. El par de parámetros al tener distinto ángulo de abertura entre sí (asimetría direccional), podrían limitar la cantidad de giros y el sentido (hacia derecha o hacia izquierda) que un macho pueda hacer, debido a la limitación morfológica originada por la asimetría direccional, lo que podría reducir la cantidad de cortejo copulatorio y como consecuencia disminuir la duración de cópula de los machos.

Fin de cópula

En este trabajo no se evaluó el papel que desempeñan los parámetros en el fin de cópula, sin embargo en otros trabajos con hemípteros se ha propuesto que el macho podría estar determinando la duración de cópula (Tadler et al, 1999, Takami, 2003). Oliver (2004) reporta que el término de la cópula puede seguir tres patrones generales: (1) separación súbita de la pareja, el macho podría relajar los parámetros permitiendo que la hembra pueda abrir las valvas y se acabe la cópula. (2) Mediante "patadas" de la hembra, donde el tercer par de patas de la hembra golpea y empuja la cápsula genital del macho para tratar que se desacoplen de la membrana intervalvar. (3) Mediante "tirones", aquí las hembras giran y se colocan encima del macho, agarrando con sus patas el tórax de este, inmovilizándolos y aplastándolos

En el caso del fin de cópula donde hay patadas y tirones, puede ocurrir que alguno de los sexos no este permitiendo el fin de cópula. Podría darse el caso de que el macho no relajase los parámetros y siguiera sujetando firmemente la membrana intervalvar de la hembra evitando que esta termine la cópula. Esto podría ocasionar que los parámetros lastimen la membrana intervalvar de la hembra, lo que ocasionaría que la hembra se viera afectada en cópulas futuras. Esto podría interpretarse como conflicto sexual, ya que existen especies en las cuales las hembras han evolucionado respuestas en contra de características masculinas que potencialmente podrían estar decrementando su adecuación (Arnqvist, 1989; Arnqvist y Rowe, 1995; Andersen, 1997; Arnqvist y Rowe, 2002). Sin embargo la observación de una conducta o morfología no es suficiente para llegar a una conclusión, para esto es necesario hacer un balance entre los efectos directos en la hembra y efectos indirectos, estos sobre la adecuación de la descendencia (Cordero y Eberhard, 2003; Eberhard y Cordero, 2003; Córdoba-Aguilar y Contreras-Garduño, 2003).

Perspectivas y métodos para futuros estudios

En este apartado se mencionan, a grandes rasgos, cuatro puntos que podrían ser utilizados para comprobar las distintas hipótesis antes propuestas.

(1) El estudio minucioso del toqueteo de los parámetros es necesario para determinar si hay un patrón conductual estereotipado, si existen diferencias entre individuos en los movimientos, en el ritmo, frecuencia o intensidad. Esto se podría hacer con grabaciones de video para poder hacer comparaciones entre individuos, sobre todo ahora que se sabe que esta conducta es importante para que se lleve a cabo el inicio de cópula.

Para poder establecer si el parámetro izquierdo, derecho o ambos tienen la misma relevancia en el apareamiento, es necesario realizar manipulaciones muy finas de los parámetros. Se podrían crear tres grupos experimentales: grupo con parámetros simétricos, grupo con el parámetro derecho reducido y grupo con el parámetro izquierdo reducido. La reducción tiene que ser sin llegar a un corte total del ápice, sino solo una pequeña reducción sin hacerles perder la capacidad de engancharse. Cuantificar las diferencias en el tiempo de toqueteo, éxito de acoplamiento entre genitales masculinos y femeninos, y duración de cópula.

Existen atributos de los parámetros que no fueron analizados y no se sabe si tienen relevancia antes y durante la cópula. Los parámetros son estructuras tridimensionales, debido a la dificultad de manipulación solo se midió el ancho, largo y ángulo, sin embargo visto ventralmente el parámetro puede tener características o atributos relevantes para el éxito de cópula. Goulson (1993) ha encontrado que la fuerza de estructuras genitales masculinas son las que determinan la duración de cópula. El edeago también es un componente importante, que debe ser analizado. Aunque la manipulación experimental de este es complicada, se pueden hacer extrapolaciones a partir de un análisis morfométrico detallado. De igual forma sería acertado realizar un estudio longitudinal para estimar si en realidad las variaciones y diferencias encontradas en los parámetros son constantes.

(2) Uno de los problemas que se ha encontrado en *S. marginella* es la dificultad en su crianza en condiciones de laboratorio (Cuatánquiz, 2002). La crianza de individuos permitiría realizar estimaciones de la heredabilidad de los caracteres de genitalia y conductuales, hacer líneas para realizar estudios comparativos entre genotipos, de esta forma estimar el valor real e intensidad de selección, así como evaluar cómo están respondiendo estas características a distintas presiones selectivas. Sobre todo poder realizar una cuantificación de los efectos directos e indirectos que es la forma en la cual podría distinguirse entre conflicto sexual y elección femenina.

(3) La selección sexual es considerada una fuerza importante en la generación de nuevas especies (Panhuis et al, 2001), ya que puede generar un cambio evolutivo rápido en las características reproductivas (Lande, 1981; Eberhard, 1985). Si estos cambios ocurren en poblaciones en alopatria podrían ocasionar divergencia entre estas, promoviendo la evolución del aislamiento reproductivo (Nilsson et al, 2002; Polak

et al, 2004). Una forma de estudiar el papel de la selección sexual en la generación de nuevas especies es estudiando la forma y función de los genitalia en diferentes poblaciones de la misma especie y realizando comparaciones entre especies (Córdoba-Aguilar, 2003; Córdoba-Aguilar et al 2003; Cordero-Rivera et al, 2004). Los patrones de movimientos de parámetros y su morfología podrían variar entre poblaciones de *S. marginella* (Eberhard, com. per.) por lo que un estudio interpoblacional podría decirnos si los genitalia pueden estar generando diferencias entre poblaciones.

(4) Por último y tal vez el punto de mayor relevancia, es necesario el estudio detallado de la morfología femenina interna y externa, así como de las conductas que presentan en el evento reproductivo. La mayoría de los estudios de genitalia se centran en características masculinas, esto debido en parte a que son los genitalia masculinos los que mayor complejidad y variación presentan. Sin embargo esta variación y complejidad esta debida enormemente a su interacción con estructuras de la hembra. Efectos fisiológicos dentro de la hembra, inducidos ya sea por el semen o por la estimulación mecánica necesitan ser estudiados para poder llegar a entender los efectos que tienen los genitalia en la respuesta de la hembra. Los estudios interpoblacionales también necesitan del estudio detallado de las posibles diferencias que se pueden encontrar en las hembras.

BIBLIOGRAFÍA

- Acebes, A., M. Cobb y J. F. Ferveur. 2003. Species-specific effects of single sensillum ablation on mating position in *Drosophila*. *The Journal of Experimental Biology* 206: 3095-100.
- Alcock, J. 1994. Postinsemination associations between males and females in insects: The mate-guarding hypothesis. *Annual Review of Entomology* 39: 3-21.
- Andersen, N. M. 1997. A phylogenetic analysis of the evolution of sexual dimorphism and mating systems in water striders (Hemiptera: Gerridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 61: 345-68.
- Arnqvist, G. 1989. Sexual selection in a water strider: the function, mechanism of selection and heritability of a male grasping apparatus. *Oikos* 56: 344-50.
- Arnqvist, G. 1997. The evolution of animal genitalia: distinguishing between hypotheses by single species study. *Biological Journal of the Linnean Society* 60: 365-79.
- Arnqvist, G. 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature* 393: 784-86.
- Arnqvist, G y L. Rowe. 1995. Sexual conflict and arms races between the sexes: a morphological adaptation for control of mating in a female insect. *Proceedings of the Royal Society of London B* 261: 123-27.
- Arnqvist, G y L. Rowe. 2002. Antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects. *Nature* 415: 787-89.
- Arnqvist, G y R. Thornhill. 1998. Evolution of animal genitalia: patterns of phenotypic and genotypic variation and condition dependence of genital and non-genital morphology in a water strider (Heteroptera; Gerridae: Insecta). *Genetical Research* 71: 193-212.
- Arnqvist, G., R. Thornhill y L. Rowe. 1997. Evolution of animal genitalia: morphological correlates of fitness components in a water strider. *Journal of Evolutionary Biology* 10: 613-40.
- Birkhead, T. R. y G. A. Parker. 1997. Sperm competition and mating systems. In J. R. Krebs and N. B. Davies (Eds). *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. Fourth Edition. Blackwell Science, UK. Pp: 121-48.
- Bjorksten, T. A., K. Fowler y A. Pomiankowski . 2000. What does sexual trait FA tell us about stress? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 163-65.
- Blanckenhorn, W. U., U. Kraushaar y C. Reim. 2003. Sexual selection on morphological and physiological traits and fluctuating asymmetry in the yellow dung fly. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 903-13.
- Bond, J. E., D. A. Beamer, M. C. Hedin y P. Sierwald. 2003. Gradual evolution of male genitalia in a sibling species complex of millipedes (Diplopoda: Spirobolida: Rhinocricidae: *Anadenobalus*). *Invertebrate Systematics* 17: 711-17.
- Bonduriansky, R., y T. Day. 2003. The evolution of static allometry in sexually selected traits. *Evolution* 57: 2450-58.
- Bonhag, P. F, y J. R. Wick. 1953. The functional anatomy of the male and female reproductive systems of the milkweed bug, *Oncopeltus Fascinatus* (Dallas) (Heteroptera: Lygaeidae). *Journal of Morphology* 93: 177-

283.

- Brailovsky, H. y C. Mayorga. 1997. An analysis of the genus *Stenomacra* Stal with descriptions of four new species, and some taxonomic rearrangements (Hemiptera: Heteroptera: Largidae). *Journal of the New York Entomological Society* 105: 1-14.
- Campbell, V. y D. J. Fairbairn. 2001. Prolonged copulation and the internal dynamics of sperm transfer in the water strider *Aquarius remigis*. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1801-12.
- Candolin, U. 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews* 78: 575-95.
- Chapman, T., G. Arnqvist, J. Bangham y L. Rowe. 2003. Sexual conflict. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 41-47.
- Christy, J. H. 1995. Mimicry, mate choice, and the sensory trap hypothesis. *American Naturalist* 146: 171-81.
- Cibrián Tovar, D., J. Montiel, R. Campos, H. Yates y J. Flores. 1995. *Insectos Forestales de México*. UACH, México.
- Clarke, G. M. 1998. Developmental stability and fitness: the evidence is not quite so clear. *American Naturalist* 152: 762-66.
- Cordero, C. y W. G. Eberhard. 2003. Female choice of sexually antagonistic male adaptations: a critical review of some current research. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 1-6.
- Cordero-Rivera, A., J. A. Andrés, A. Córdoba-Aguilar y C. Utzeri. 2004. Postmating sexual selection: allopatric evolution of sperm competition mechanisms and genital morphology in Calopterygid damselflies (Insecta: Odonata). *Evolution* 58: 349-59.
- Córdoba-Aguilar, A. 2000. Evolución y diversidad de la morfología de los genitales masculinos en insectos. *Folia Entomológica Mexicana* 110: 95-111.
- Córdoba-Aguilar, A. 2003. Predicting mechanisms of sperm displacement based on genital morphometrics in calopterygids (Odonata). *Journal of Insect Behavior* 16: 153-67.
- Córdoba-Aguilar, A. y J. Contreras-Garduño. Sexual Conflict. *Trends in Ecology and Evolution* 18:439-40
- Córdoba-Aguilar, A., E. Uhía-Castro y A. Cordero-Rivera. 2003. Sperm competition in Odonata (Insecta): the evolution of female multiple mating and rivals' sperm displacement. *Journal of Zoology* 261: 381-98.
- Cuatianquiz, C. 2002. *Aspectos Conductuales de la Biología Reproductiva de la Chinche Stenomacra marginella (Hemiptera: Heteroptera: Largidae)*. Tesis de Licenciatura en Biología Agropecuaria. UAT
- Cuervo, J. J. y A. P. Möller. 2001. Components of phenotypic variation in avian ornamental and non-ornamental feathers. *Evolutionary Ecology* 15: 53-72.
- Danielsson, I. y C. Anskén. 1999. Male genital traits and mating interval affect male fertilization success in the water strider *Gerris lacustris*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 149-56.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Harvard University Press, Harvard.

- DeWild, J. 1964. Reproduction. In M. Rockstein (Ed.). *The Physiology Of Insecta*. Academic Press, San Diego.
- Dobzhansky, T. 1975. *Genética del Proceso Evolutivo*. Extemporáneos, México.
- Dupuis, C. L. 1970. Heteroptera. In S. L. Tuxen (Ed.). *Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects*. 2 ed. Munskgaard, Copenhagen, Denmark.
- Eberhard, W. G. 1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Harvard University Press.
- Eberhard, W. G. 1992. Species isolation, genital mechanics, and the evolution of species-specific genitalia in three species of *Macroductylus* beetles (Coleoptera, Scarabidae, Melolonthinae). *Evolution* 46: 1774-83.
- Eberhard, W. G. 1993. Copulatory courtship and genital mechanics of three species of *Macroductylus* (Coleoptera, Scarabaeidae, Melolonthinae). *Ethology, Ecology and Evolution* 5: 19-63.
- Eberhard, W. G. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution* 48: 711-33.
- Eberhard, W. G. 1996. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Eberhard, W. G. 1997. Females' roles in sperm competition. In Birkhead, T.R. y A.P.Möller (Eds.). *Sperm Competition and Sexual Selection*. Academic Press, San Diego. Pp: 91-116.
- Eberhard, W. G. 2001. The functional morphology of species-specific clasping structures on the front legs of male *Archiseptis* and *Palaeoseptis* flies (Diptera, Sepsidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 133: 335-68.
- Eberhard, W. G. 2004a. Male-female conflict and genitalia: failure to confirm predictions in insects and spiders. *Biological Reviews* 79: 121-86.
- Eberhard, W. G. 2004b. Rapid divergent evolution of sexual morphology: comparative tests of antagonistic coevolution and traditional female choice. *Evolution* 58: 1947-70.
- Eberhard, W. G. y C. Cordero. 2003. Sexual conflict and female choice. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 438-39.
- Eberhard, W. G., B. A. Huber y R. L. Rodriguez. 1998. One size fits all? Relationship between the size and degree of variation in genitalia and other body parts in twenty species of insects and spider. *Evolution* 52: 415-31.
- Fairbairn, D. J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 659-97.
- Fairbairn, D. J., R. Vermette, N. N. Kapoor y N. Zahiri. 2003. Functional morphology of sexually selected genitalia in the water strider *Aquarius remigis*. *Canadian Journal of Zoology* 81 : 400-13.

- Falconer, D. S. y T. F. C. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Fourth Edition. Dover, New York.
- Freitag, R. 1974. Selection for a non-genitalic mating structure in female tiger beetle of the genus *Cicindela* (Coleoptera: Cicindelidae). *Canadian Entomologist* 106: 561-68.
- Fritz, A. H. y F. R. Turner. 2002. A light and electron microscopical study of the spermathecae and ventral receptacle of *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae) and implications in female influence of sperm storage. *Arthropod Structure and Development* 30: 293-313.
- Goulson, D. 1993. Variation in the genitalia of the butterfly *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Satyrinae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 107: 65-71.
- Green, A. J. 1999. Allometry of genitalia in insects and spiders: one size does not fit all. *Evolution* 53:1621-24.
- Hammond, D. M. 1981. The origin and development of reproductive barriers. In: *The Evolution Biosphere*. Cambridge, Massachusetts.
- Harvey, P. H. y M. D. Pagel. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Holland, B., y W. R. Rice. 1998. Chase-away sexual selection: antagonistic seduction versus resistance. *Evolution* 52: 1-7.
- Hosken, D. J. 2001. Size and fluctuating asymmetry in sexually selected traits. *Animal Behaviour* 62: 603-5.
- Hosken, D. J., E. P. Meyer y P. I. Ward. 1999. Internal female reproductive anatomy and genital interactions during copula in the yellow dung fly, *Scathophaga stercoraria* (Diptera: Scathophagidae). *Canadian Journal of Zoology* 77: 1975-83.
- Hosken, D. J. y P. I. Ward. 2000. Copula in yellow dung flies (*Scathophaga stercoraria*): investigating sperm competition models by histological observation. *Journal of Insect Physiology* 46: 1355-63.
- Hosken, D. J., y P. Stockley. 2004. Sexual selection and genital evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 87-93.
- Houle, D. 1992. Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics* 130: 195-204.
- Houle, D. 1998. How should we explain variation in the genetics variance of traits? *Genetica* 102/103: 241-53.
- House, C. M. y L. W. Simmons. 2003. Genital morphology and fertilization success in the dung beetle *Onthophagus taurus*: an example of sexually selected male genitalia. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 447-55.
- Huber, B. A. 2003. Rapid evolution and species-specificity of arthropod genitalia: fact or artifact? *Organisms Diversity and Evolution* 3: 63-71.
- Huber, B. A. 2004. Evidence for functional segregation in the directionally asymmetric male genitalia of the spider *Metagonia mariguitarensis* (González-Sponga) (Pholcidae: Araneae). *Journal of Zoology* 262: 317-

26.

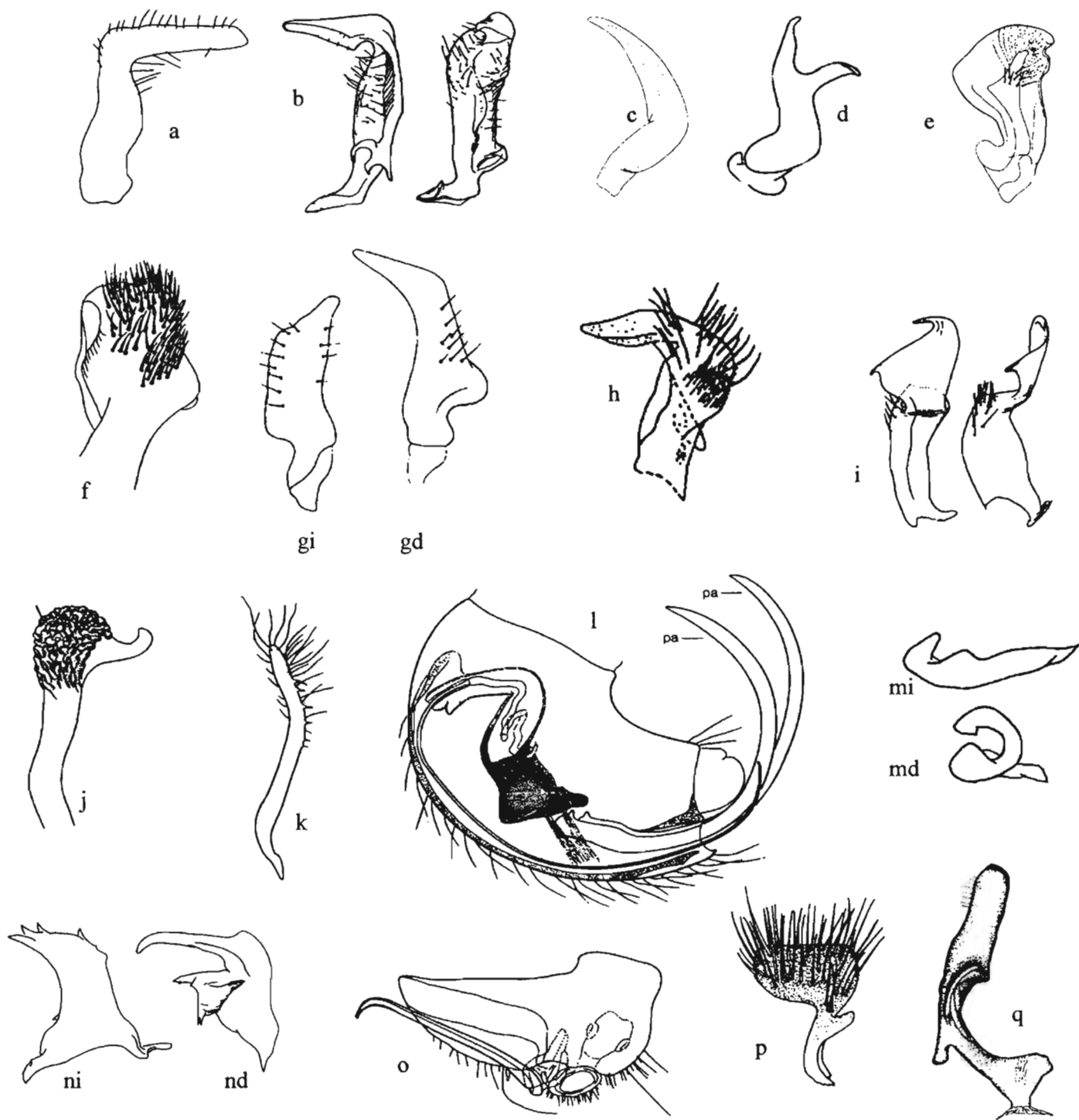
- Hunt, J., L. F. Bussiere, M. D. Jennions y R. Brooks. 2004. What is genetic quality? *Trends in Ecology and Evolution* 19: 329-33.
- Jolliffe, I.T. 2002. *Principal Component Analysis*. Second Edition. Springer-Verlag, New York.
- Justus, K. A., y B. K. Mitchell. 1999. Reproductive morphology, copulation, and inter-populational variation in the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 28: 231-44.
- Kamimura, Y. y Y. Matsuo. 2001. A "spare" compensates for the risk of destruction of the elongated penis of earwigs (Insecta: Dermaptera). *Naturwissenschaften* 88: 468-71.
- Kawano, K. 2003. Character displacement in stag beetles (Coleoptera: Lucanidae). *Annals of the Entomological Society of America* 96: 503-11.
- Kawano, K. 2004. Developmental stability and adaptive variability of male genitalia in sexually dimorphic beetles. *American Naturalist* 163: 1-15.
- King-Sirot, L. 2003. The evolution of insect mating structures through sexual selection. *Florida Entomologist* 86: 124-33.
- Kirkpatrick, M., y M. J. Ryan. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of lek. *Nature* 350: 33-38.
- Klingenberg, C. P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews* 73: 79-123.
- Konstantinov, A. S. y B. A. Koratyaev. 2004. Sexual dimorphism and size of aedeagi in apionid weevils (Coleoptera: Apionidae) and flea beetles (Coleoptera: Chrysomelidae): why some masculine males have small aedeagi. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 106: 324-38.
- Kotiaho, J. S, L. W. Simmons y J. L. Tomkins. 2001. Towards a resolution of the lek paradox. *Nature* 410: 684-86.
- Kumashiro, M. y M. Sakai. 2001. Reproductive behaviour in the male cricket *Gryllus bimaculatus* DeGeer. II. Neural control of the genitalia. *The Journal of Experimental Biology* 204: 1139-52.
- Kuniyoshi, H., K. Baba, R. Ueda, S. Kondo, W. Awano, N. Juni y D. Yamamoto. 2002. *lingerer*, a *Drosophila* gene involved in initiation and termination of copulation, encodes a set of novel cytoplasmic proteins. *Genetics* 162: 1775-89.
- Lande, R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Science* 78: 3721-25.
- Lens, L., S. van Dongen, S. Kark y E. Matthysen. 2002. Fluctuating asymmetry as an indicator of fitness: can we bridge the gap between studies? *Biological Reviews* 77: 27-38.
- Lewontin, R. C. 1966. On the measurement of relative variability. *Systematic Zoology* 15: 141-42.

- Lloyd, J. E. 1979. Mating behavior and natural selection. *Florida Entomologist* 62: 17-34.
- Matsumoto, Y. y M. Sakai. 2001. Brain control of mating behavior in the male cricket *Gryllus bimaculatus* DeGeer: Excitatory control of copulatory actions. *Zoological Science* 18: 659-669
- Mays Jr., H. L. y G. E. Hill. 2004. Choosing mates: good genes versus genes that are a good fit. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 554-59.
- Mayr, E. 1970. *Populations, Species and Evolution*. Cambridge, Massachusetts
- Mikkola, K. 1992. Evidence for lock-and-key mechanisms in the internal genitalia of the *Apamea* moths (Lepidoptera, Noctuidae). *Systematic Entomology* 17: 145-53.
- Miller, E. H., y L. E. Burton. 2001. It's all relative allometry and variation in the baculum (os penis) of the harp seal, *Pagophilus groenlandicus* (Carnivora: Phocidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 72: 345-55.
- Möller, A. P. y J. P. Swaddle. 1997. *Asymmetry, Developmental Stability and Evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Muñoz, L. J. 2003. *Biología de la Oviposición de la Chinche Stenomacra marginella (Hemiptera: Heteroptera: Largidae)*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Neff, B. D. 2000. Females aren't perfect: maintaining genetic variation and the lek paradox. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 395.
- Nilsson, T., C. Fricke y G. Arnqvist. 2002. Patterns of divergence en the effects of mating on female reproductive performance in flour beetles. *Evolution* 56: 111-20.
- Ohno, S., S. Hoshizaki, Y. Ishikawa , y S. Tatsuki. 2003. Allometry of male genitalia in a lepidopteran species, *Ostrinia latipennis* (Lepidoptera: Crambidae). *Applied Entomology* 38: 313-19.
- Oliver M., C. 2004. *Selección Sexual Pre y Postcopulatoria en la Chinche Stenomacra marginella (Heteroptera: Largidae)*. Tesis de Maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología, UNAM.
- Ono, T., M. T. Siva-Jothy y A. Kato. 1989. Removal and subsequent ingestion of rival's semen during copulation in a tree cricket. *Physiological Entomology* 14:195-202
- Palestrini C., A. Rolando y P. Laiolo. 2000. Allometric relationships and character evolution in *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Canadian Journal of Zoology* 78: 1199-206.
- Palmer, A. R. 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In T. A. Marokow (Ed.). *Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications*. Kluwer, Dordecht, Netherlands. Pp: 335-64
- Palmer, A. R. y C. Strobeck. 1986. Fluctuating asymmetry: measurements, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 391-421.
- Palmer, A. R. y C. Strobeck. 2003. Fluctuating asymmetry analyses: revisited. In M. Polak (Ed.). *Developmental Instability. Causes and Consequences*. Oxford University Press, Oxford. Pp:

- Panhuis, T.M, R. Butin, M. Zuk y T. Tregenza. 2001. Sexual selection and speciation. *Trends in Ecology and evolution* 16: 364-371.
- Parker, G. A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews* 45: 525-67.
- Parker, G. A. 1984. Sperm competition and the evolution of animal mating strategies. In R. L. Smith (Ed.). *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Strategies*. Academic Press, San Diego. Pp: 1-60.
- Parker, G.A. 1998. Sperm competition and the evolution of ejaculates: towards a theory base. In Birkhead, T.R. and A.P.Möller (Eds.). *Sperm Competition and Sexual Selection*. Academic Press, San Diego. Pp: 3-54.
- Parker, G. A. y L. W. Simmons. 1991. A model of constant random sperm displacement during mating: evidence from Scatophaga. *Proceedings of the Royal Society of London B* 246: 107-15.
- Polak, M. (Ed). 2003. *Developmental Instability. Causes and Consequences*. Oxford University Press, Oxford.
- Polak, M. W.T. Starmer y L. L. Wolf. 2004. Sexual selection for size and asymmetry in a diversifying secondary sexual character in *Drosophila bipectinata* Duda (Diptera: Drosophilidae). *Evolution* 58: 597-607.
- Pomory, C. M. 1997. Fluctuating asymmetry: biological relevance or statistical noise? *Animal Behaviour* 53: 225-27.
- Porter, A. H. y A. M. Shapiro. 1990. Lock-and-key hypothesis: lack of mechanical isolation in a butterfly (Lepidoptera: Pieridae) hybrid zone. *Annals of the Entomological Society of America* 83: 107-14.
- Pizzari, T. y R.R. Snook. 2003. Sexual conflict and sexual selection: chasing away paradigm shifts. *Evolution* 57: 1223-36
- Rentz, D. C. 1972. The lock and key as an isolating mechanism in katydid. *American Scientist* 60: 750-55.
- Richards, O. W. 1927. Sexual selection and allied problems in the insects. *Biological Reviews* 2: 298-360
- Rodríguez S., R. L. y W. G. Eberhard. 1994. Male courtship before and during copulations in two species of *Xyonyssius* bugs (Hemiptera, Lygaeidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 67: 37-45.
- Rodríguez, V., D. M. Windsor y W. G. Eberhard. 2004. Tortoise beetle genitalia and demonstrations of a sexually selected advantage for flagellum length in *Chelymorpha alternans* (Chrysomelidae, Cassidini, Stolaini). In P. Jolivet, J. A. Santiago-Blay, y M. Schmitt (Eds.). *New Developments in the Biology of Chrysomelidae*. Academic Publishing, The Hague, The Netherlands Pp: 739-48.
- Rowe, L. y D. Houle. 1996. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependence traits. *Proceedings of the Royal Society of London* 263: 1415-21.
- Rowe, L. y G. Arnqvist. 2002. Sexually antagonistic coevolution in a mating system: combining experimental and comparative approaches to address evolutionary process. *Evolution* 56: 754-67.
- Rowe, L., G. Arnqvist, A. Sih y J. J. Krupa. 1994. Sexual conflict and the evolutionary ecology of mating patterns: water strider as a model system. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 289-93.

- Sakai, M y M. Kumashiro. 2004. Copulation in the cricket is performed by chain reaction. *Zoological Science* 21: 705-18.
- Schaefer, C. W. 2000. Systematic notes on Largidae (Hemiptera: Largidae). *Journal of the New York Entomological Society* 108: 130-45.
- Schmitz, G., K. Beinhold y P. Wagner. 2000. Allometric relationship between genitalic size and body size in two species of mordellid beetles (Coleoptera: Mordellidae) . *Annals of the Entomological Society of America* 93: 637-39.
- Schuh, R. T y J. A. Slater. 1995. *True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera)*. Cornell University Press, New York.
- Scudder, G. G. E. 1971. Comparative morphology of insect genitalia. *Annual Review of Entomology* 16: 379-406.
- Shapiro, M. A. y A. H. Porter. 1989. The lock-and-key hypothesis: evolutionary and biosystematic interpretation of insect genitalia. *Annual Review of Entomology* 34: 231-45.
- Simmons, L. W. 2001. *Sperm Competition and its Evolutionary Consequences in the Insects*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Simmons, L. W., J. L. Tomkins, J. S. Kotiaho y J. Hunt. 1999. Fluctuating paradigm. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 539-95.
- Siva-Jothy, M. T. y A. D. Stutt. 2003. A matter of taste: direct detection of female mating status in the bedbug. *Proceedings of the Royal Society of London* 270: 649-52.
- Snodgrass, R. E. 1935. *Principles of Insect Morphology*. McGraw-Hill. New York.
- Sota, T y K. Kubota. 1998. Genital lock-and-key as a selective agent against hybridization. *Evolution* 52: 1507-13.
- Stutt, A. D. y M. T. Siva-Jothy. 2001. Traumatic insemination and sexual conflict in the bed bug *Cimex lectularius*. *Proceedings of the National Academy of Science* 98: 5683-87.
- Tadler, A. 1996. Functional morphology of genitalia of four species of julidan millipedes (Diplopoda: Nemasomatidae; Julidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 118: 83-97.
- Tadler, A. 1999. Selection of a conspicuous male genitalic trait in the seedbug *Lygaeus simulans*. *Proceedings of the Royal Society of London B* 266: 1773-77.
- Tadler, A., H. L. Nemesckal y G. Pass. 1999. Selection of male traits during and after copulation in the seedbug *Lygaeus simulans* (Heteroptera, Lygaeidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 471-83.
- Takami, Y. 2002. Mating Behavior, insemination and sperm transfer in the ground beetle *Carabus insulicola*. *Zoological Science* 19: 1067-79.
- Takami, Y. 2003. Experimental analysis of the effect of genital morphology on insemination success in the ground beetle *Carabus insulicola* (Coleoptera: Carabidae). *Ethology, Ecology and Evolution* 15: 51-61.
- Tanabe, T., H. Katakura y S. Mawatari. 2001. Morphological difference and reproductive isolation:

- morphometrics in the millipede *Parafontaria tonominea* and its allied forms. *Biological Journal of the Linnean Society* 72: 249-64.
- Tatsuta, H. y S. Akimoto. 1998. Sexual differences in the pattern of spatial variation in the brachypterous grasshopper *Podisma sapporensis* (Orthoptera: Podisminae). *Canadian Journal of Zoology* 76: 1450-1455.
- Tatsuta, H. y S.-I. Akimoto. 2000. Variability in phenotypic covariance structure of female genitalia in the brachypterous grasshopper *Podisma sapporensis* (Orthoptera: Acrididae: Podisminae). *Annals of the Entomological Society of America* 93: 127-32.
- Tatsuta, H., K. Mizota y S.-I. Akimoto. 2001. Allometric patterns of head and genitalia in the stag beetle *Lucanus maculifemoratus* (Coleoptera: Lucanidae). *Annals of the Entomological Society of America* 94: 462-66.
- Thornhill, R. 1984. Alternative hypotheses for traits believed to have evolved by sperm competition. In R. L. Smith (Ed.). *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Strategies*. Academic Press, San Diego. Pp: 151-78.
- Thornhill, R. y J. Alcock. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press, Harvard.
- Tomkins, J. L. y L. W. Simmons. 2003. Fluctuating asymmetry and sexual selection: paradigm shifts, publication bias, and observer expectation. In M. Polak (Ed.). *Developmental Instability. Causes and Consequences*. Oxford University Press, Oxford. Pp: 231-61.
- Tomkins, J. L., J. Radwan, J. S. Kotiaho y T. Tregenza. 2004. Genic capture and resolving the lek paradox. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 323-28.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. *Sexual Selection and the Descent of Man*. Aldine, Chicago. P.p. 136-79.
- Tuxen, S. L. (Ed.). 1970. *Taxonomist's Glossary of Genitalia in Insects*. Second Edition. Munskgaard, Copenhagen, Denmark.
- Waage, J. K. 1979. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science* 203: 916-17.
- Waage, J. K. 1984. Sperm competition and the evolution of odonate mating systems. In R. L. Smith (Ed.). *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Strategies*. Academic Press, San Diego. Pp: 251-90.
- Watson, P. J. y R. Thornhill. 1994. Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 21-5.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth Edition. Prentice Hall, New Jersey.
- Zeh, J. A. y D. W. Zeh. 1996. The evolution of polyandry I: intragenomic conflict and genetic incompatibility. *Proceedings of the Royal Society of London* 263: 1711-17.



Clave: a) *Anasa alforoi*; b) *Acinocris calidus* vista lateral y vista frontal; c) *Aphelonotus fuscus*; d) *Arbela carayoni*; e) *Arbela maboeki*; f) *Asterocoris australis*; g) *Caracalhomea malcolmae* (izq-der); h) *Dicranocephalus albipes*; i) *Dysdercus blotei*; j) *Elasmodema erichsoni*; k) *Erianotus lanosus*; l) *Lipokophila chinai*; m) *Mertila malayensis*; n) *Oaxacacoris guadalajara* (izq-der); o) *Xylocoris cacti*; p) *Sciocoris microphthalmus*; q) *Paradindymus madagascariensis*.

Apéndice 2. Tabla de componentes principales para el tamaño corporal

<i>Eigenvectores</i>	<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>
Fémur I	0.212	0.048	0.123	0.305	0.098	0.374	0.433	-0.244	-0.669	-0.005
Fémur II	0.277	-0.049	0.221	0.328	0.059	-0.341	-0.148	0.699	-0.260	0.260
Fémur III	0.335	0.069	0.314	0.559	-0.456	-0.013	-0.124	-0.307	0.382	-0.094
Tibia I	0.197	-0.006	0.157	-0.208	0.006	0.231	0.463	0.073	0.394	0.682
Tibia II	0.260	0.030	0.314	-0.285	-0.007	0.074	0.385	0.362	0.174	-0.660
Tibia III	0.377	-0.036	0.420	-0.568	-0.097	-0.059	-0.417	-0.276	-0.283	0.118
Antena	0.553	-0.637	-0.525	-0.007	0.036	-0.011	0.006	-0.055	0.054	-0.073
Largo Protórax	0.125	0.034	0.154	0.169	0.709	0.457	-0.392	0.019	0.247	-0.060
Ancho Protórax	0.154	0.169	0.060	0.044	0.508	-0.683	0.274	-0.364	0.095	-0.019
Abdomen	0.416	0.744	-0.484	-0.091	-0.082	0.076	-0.097	0.098	-0.014	0.009
<i>Eigen valor</i>	0.294	0.035	0.033	0.013	0.008	0.004	0.003	0.003	0.003	0.001
<i>Porcentaje</i>	74.14	8.74	8.39	3.17	1.90	1.02	0.84	0.76	0.69	0.36
<i>Porcent. Acum.</i>	74.14	82.88	91.27	94.44	96.34	97.36	98.20	98.95	99.64	100

Apéndice 3. Estimación de los estadísticos F para probar la significancia de asimetría fluctuante, antisimetría y asimetría direccional (según Palmer, 1994)

		<u>Grados de Libertad</u>	
		numerador	denominador
Antisimetría/Asimetría Fluctuante	CM_{EA}/CM_{EM}	$(L-1)(I-1)$	$L*I(M-1)$
Asimetría Direccional	CM_L/CM_{EA}	$(L-1)$	$(L-1)(I-1)$
Variación entre Individuos	CM_I/CM_{EA}	$(I-1)$	$(L-1)(I-1)$

Donde

EA= Error de la ANOVA de dos vías

EM= Error de Medición

L= Lados(izquierdo/Derecho)

I= Individuos

M= Número de mediciones

CM= Cuadrados Medios

Apéndice 4. Cuadrados Medios utilizados para estimar los valores de F y su significancia P (abreviaciones similares a las del apéndice 3).

<u>CM utilizados</u>		
Ancho de Parámetro	Largo de Parámetro	Angulo de Parámetro
$CM_{EA}= 0.000054018$	$CM_{EA}=0.0001935$	$CM_{EA}=9407973.0335$
$CM_{EM}=0.000329$	$CM_{EM}= 0.002246$	$CM_{EM}= 178634465$
$CM_L=0.00000118$	$CM_L= 0.0008603$	$CM_L= 22264332505.193$
$CM_I=0.0010894$	$CM_I= 0.00792$	$CM_I= 229.2975$
M=2	M=2	M=2
L=2	L=2	L=2
I=37	I=37	I=37

Apéndice 5. Correlaciones entre asimetrías y atributos de parámetro.

<i>Variable x Variable</i>		<i>Correlación</i>	<i>N</i>	<i>P</i>
Asimetría Ancho	Asimetría Ángulo	-0.0842	31	0.6526
Asimetría Largo	Asimetría Ángulo	0.0921	31	0.622
Asimetría Largo	Asimetría Ancho	0.2562	32	0.1569
Ancho D	Asimetría Ancho	0.1859	33	0.3002
Ancho I	Asimetría Ancho	0.2881	32	0.1098
Ancho I	Ancho D	0.7839	32	< 0.01
Largo D	Asimetría Largo	0.1162	33	0.5195
Largo D	Ancho D	0.2842	35	0.098
Largo I	Asimetría Largo	0.0727	32	0.6925
Largo I	Ancho I	0.2532	33	0.1551
Largo I	Largo D	0.8858	32	< 0.01
Ángulo D	Asimetría Ángulo	-0.0067	31	0.9715
Ángulo D	Ancho D	0.2499	35	0.1477
Ángulo D	Largo D	-0.2073	34	0.2394
Ángulo I	Asimetría Ángulo	-0.5527	31	0.0013
Ángulo I	Ancho I	0.3319	32	0.0635
Ángulo I	Largo I	-0.3477	32	0.0512
Ángulo I	Ángulo D	0.8303	31	< 0.01