



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA

División de Ciencias Biológicas

“Apareamientos múltiples en *Stenomacra marginella*
(Heteroptera: Largidae): ¿poliandria adaptativa o
beneficios de apareamientos repetidos?”

Tesis

para obtener el grado de:

Maestra en Ciencias Biológicas

Presenta:

CECILIA CUATIANQUIZ LIMA

Director de tesis:

Dr. Carlos Cordero Macedo



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
Secretaría de Investigación Científica y de Posgrado
Coordinación de la División de Ciencias Biológicas
Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Maestría en Ciencias Biológicas

DRA. MARGARITA MARTÍNEZ GÓMEZ
COORDINADORA DE LA MAESTRÍA
Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Universidad Autónoma de Tlaxcala
PRESENTE

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Proyecto de tesis que la **C. BIOL. CECILIA CUATIANQUIZ LIMA** realiza para la obtención del grado de Maestro en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es: **“Apareamientos múltiples en *Stenomacra marginella* (Heteroptera: Largidae): ¿poliandria adaptativa o beneficios de apareamientos repetidos?”**.

Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.


ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., JUNIO 11 DE 2005


Dr. Rogelio Macías Ordoñez


Dr. Amando Bautista Ortega


Dr. Arturo Estrada Torres


Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo


Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez


Dra. Robyn Hudson

Este trabajo se realizó bajo la tutoría del Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo en el Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta (CTBC) de la Universidad Autónoma de Tlaxcala – Unidad Periférica del Instituto de Investigaciones Biomédicas UNAM. Se tuvo el apoyo técnico de Laura García y Carolina Rojas.

Para el desarrollo del proyecto se contó con el financiamiento de PAPIIT-UNAM (ES235802) y PIFOP-UAT (2002-30-03).

A Paulino y Lucila, por ser mis pilares

A Eduardo y Octavio por ser los mejores hermanos

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Carlos Cordero Macedo por brindarme nuevamente su tiempo en asesorar y corregir este trabajo, así como a Mariel y Blanca por brindarme su hogar durante las fases de tensión que requería el trabajo.

A la Dra. Margarita Martínez Gómez por su incansable entusiasmo e interés en formar recursos humanos de calidad y en especial por darme la oportunidad de desempeñarme en el mundo de la investigación.

Al comité tutorial: Dr. Rogelio Macias, Dr. Carlos Lara, Dra. Robyn Hudson, Dr. Alejandro Córdoba y Dr. Arturo Estrada por su valioso tiempo invertido en esta tesis, tanto en sugerencias y correcciones, como en incansables discusiones por hacerme entender que la formación de un criterio es la parte más importante que debo considerar de todo trabajo.

Al Dr. Amando Bautista, una extraña mezcla de profesor, colega, amigo y enemigo, por sus atinados comentarios.

Al M. en C. Jorge Rodríguez Antolín por su excelente desempeño como director del CTBC que ha ayudado a consolidar el grupo.

Al laboratorio de Conducta de los Artrópodos del Instituto de Ecología UNAM por aquellas interminables charlas tratando de entender a "*Stenomacra marginella*" y discutiéndolas en agradables sitios como "In the Tentation". En especial a Vivian Méndez y Miguel Moreno.

A la Dra. Rosa Angélica, Lourdes Arteaga, Sra. Fabris, Laura García y Rebeca Sánchez por todo el apoyo brindado en distintas fases de este trabajo.

A todos los integrantes del CTBC el cual cada día son más, por su calidez y compañerismo.

A Edith, Victor (fajo), Dora y Margaritita por su amistad y tiempo compartido en los cuales inventamos ser personas normales.

Con el riesgo de haber olvidado nombres importantes, agradezco a todos aquellos que directa e indirectamente han colaborado en mi formación académica y enriquecido con comentarios y sugerencias este proyecto.

Por supuesto no puedo olvidar agradecerle a mis niños (son tantos que lo resumiré a decir, gatos y perros), ya que cada que los observo no deja de sorprenderme tanta diversidad conductual y cuestionarme si lo mismo pasa con otras especies.

GRACIAS MIL.

ÍNDICE

Pág.

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	3
3. JUSTIFICACIÓN.....	8
4. HIPÓTESIS.....	8
5. OBJETIVO.....	8
5.1 Objetivo general.....	8
5.2 Objetivos específicos.....	9
6. METODOLOGÍA.....	9
6.1 Especie estudiada	9
6.2 Mantenimiento de los animales en el laboratorio.....	12
6.3 Método experimental.....	13
6.4 Análisis estadístico.....	15
7. RESULTADOS	18
8. DISCUSIÓN.....	23
9. CONCLUSIONES.....	27
10. PERSPECTIVAS.....	28
11. REFERENCIAS.....	29
12. PUBLICACIONES.....	33

ÍNDICE DE CUADROS

	Pág.
Cuadro 1. Síntesis de estudios experimentales en los que se ha evaluado el efecto de las cópulas múltiples sobre varios componentes de la adecuación de hembras de Heteroptera (datos tomados de Arnqvist y Nilsson, 2000).....	7
Cuadro 2. Resumen estadístico de las variables medidas en el experimento 2. Se muestra el promedio \pm error estándar y el tamaño de muestra (n); en el caso del porcentaje de eyaculado también se presentan los valores mínimo y máximo.....	24

ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Conducta de cortejo durante la cópula de <i>Stenomacra marginella</i> (Heteroptera: Largidae). A) Pareja en la posición típica de cópula. B) Macho toqueteando a la hembra, la flecha señala la pata posterior del macho toqueteando el dorso de la hembra. C) Macho abrazando a la hembra. En todas las fotos el macho es el más pequeño.....	11
Figura 2. Sistema reproductor de la hembra. (A) Se muestra con un círculo la cámara vaginal y las valvas por donde entra el pene del macho. (B) Espermateca llena, (C) Espermateca vacía.....	16
Figura 3. Comparación del éxito reproductivo de las hembras de los cuatro tratamientos. (A) Número de ninfas producidas. (B) Número total de huevos puestos (suma de huevos de todas las puestas). Se muestra la mediana, el cuartil inferior (25%) y el cuartil superior (75%)	19
Figura 4. Porcentaje de hembras de cada tratamiento que puso al menos una puesta de huevos (barras grises) o más de una puesta de huevos (barras blancas).....	20
Figura 5. Comparación del éxito reproductivo de las hembras de los cuatro tratamientos. (A) Porcentaje de eclosión total. (B) Longevidad de las hembras (número de días entre la fecha de su captura y muerte). Se muestra la mediana, el cuartil inferior (25%) y el cuartil superior (75%).....	21

1. INTRODUCCIÓN

En la mayoría de las especies animales estudiadas las hembras se aparean múltiples veces, en la mayoría de los casos con más de un macho (es decir que son poliándricas; Thornhill y Alcock 1983, Eberhard 1985, 1996, Choe y Crespi 1997, Birkhead y Møller 1998, Arnqvist y Nilsson 2000, Jennions y Petrie 2000, Simmons 2001) y en muchos casos con un mismo macho (es decir que tienen “cópulas repetidas”; Hunter y cols. 1993). En los animales y particularmente en los insectos, las cópulas repetidas y la poliandria plantean un problema teórico interesante por dos razones. Primero, en general una hembra puede obtener suficientes espermatozoides para fertilizar todos sus huevos en una o unas pocas cópulas, que no necesariamente tienen que ser con distintos machos (Thornhill y Alcock 1983, Eberhard 1996). Segundo, existen varios tipos de costos asociados a la cópula, la mayoría de los cuales se acumulan al copular varias veces con el mismo o con distintos machos (Thornhill y Alcock 1983, Arnqvist y Nilsson 2000, Jennions y Petrie 2000). Entre estos costos se encuentran: (1) la reducción en la fertilidad o la longevidad de la hembra debido a la acción acumulativa de algunos compuestos seminales (Chapman y cols. 1995, Orsetti y Rutowski 2003); (2) el gasto de tiempo y energía invertidos en las cópulas (Arnqvist 1989); (3) el incremento en el riesgo de depredación durante la cópula (Arnqvist 1989, Rowe 1994); (4) el riesgo de sufrir daños físicos por los machos (Thornhill y Alcock 1983, Crudginton y Siva-Jothy 2000), y (5) el riesgo de contraer enfermedades transmitidas sexualmente (Thornhill y Alcock 1983). Estos costos nos llevan a esperar que, contrario a lo que ocurre en la naturaleza, las hembras tiendan a aparearse una o unas pocas veces con un solo macho, es decir, que tiendan a ser monándricas (Thornhill y Alcock 1983, Arnqvist y Nilsson 2000).

La existencia de cópulas repetidas (CR) y poliandria ha sido explicada con tres tipos de hipótesis. Primero, las CR y la poliandria son perjudiciales para las hembras pero los machos las obligan a copular múltiples veces porque es benéfico para ellos (Clutton-Brock y Parker 1995). Segundo, las CR y la poliandria son perjudiciales para las hembras pero ellas aceptan cópulas múltiples a fin de reducir los costos de resistir a los machos; a esto se le denomina “poliandria por conveniencia” y se basa en la idea de que puede resultar menos costoso aceptar una cópula no deseada que tratar de evitarla (Thornhill y Alcock 1983, Arnqvist 1989, Rowe y cols. 1994). Tercero, las hembras obtienen beneficios de las CR y la poliandria que

son mayores que los costos involucrados (Thornhill y Alcock 1983, Hunter y cols. 1993, Tregenza y Wedell 1998, 2002, Arnqvist y Nilsson 2000, Jennions y Petrie 2000, Hosken y Stockley 2003, Zeh y Zeh 2001, 2003).

En relación al último tipo de hipótesis se reconocen dos clases de beneficios que podrían obtener las hembras, no necesariamente excluyentes. La primera categoría se aplica principalmente al caso de la poliandria y son los “beneficios genéticos”. Estos se refieren a los incrementos en la variabilidad en la calidad genética de los descendientes que pueden resultar de aparearse con varios machos, lo cual puede representar una ventaja para la madre si su prole enfrentará ambientes espacial y/o temporalmente heterogéneos debido a que incrementa la probabilidad de que al menos una porción de los descendientes tenga un genotipo adecuado al ambiente que van a experimentar (Thornhill y Alcock 1983, Arnqvist y Nilsson 2000, Byrne y Roberts 2000, Jennions y Petrie 2000). Otro caso de beneficio genético es el que pueden obtener las hembras al incrementar la probabilidad de adquirir genes de buena calidad (por ejemplo, genes para la resistencia a enfermedades o para el desarrollo de ornamentos sexuales atractivos) o complementarios (por ejemplo, genes diferentes a los que ella posee que anulen los efectos negativos de la endogamia) para sus hijos si es que su capacidad de elección precopulatoria de pareja se encuentra limitada (Thornhill y Alcock 1983, Arnqvist y Nilsson 2000, Jennions y Petrie 2000, Zeh y Zeh 2001, 2003, Tregenza y Wedell 2002). Las CR también podrían brindar beneficios genéticos si las hembras las utilizan para sesgar la paternidad de sus hijos a favor de los machos de mayor calidad genética, por ejemplo, si una hembra “percibe” que un macho es de mayor calidad que sus parejas previas, ella podría copular varias veces con él a fin de diluir el esperma de los machos con los que copuló previamente (Jennions y Petrie 2000).

Por otro lado, los “beneficios materiales” son recursos que se transfieren en cada cópula y que producen un incremento en el número de descendientes producidos (Orsetti y Rutowski 2003). Entre los recursos que se pueden obtener con las CR y la poliandria están los espermatozoides (por ejemplo, si la fertilidad de las hembras está limitada por espermatozoides o si éstos se deterioran a medida que “envejecen” (Thornhill y Alcock 1983, Siva-Jothy 2000), regalos nupciales nutricionales o defensivos (por ejemplo, presas o

compuestos seminales; Vahed 1998), sustancias seminales similares a hormonas que estimulan la ovogénesis y la oviposición (Cordero 1995), estimulación sensorial producto de la cópula o cortejo copulatorio que podría estimular la ovogénesis y la oviposición, ya que hembras de una variedad de animales, utilizan los estímulos del macho por medio de la cópula para iniciar la ovulación (Eberhard 1996), cuidado paternal (Andersson 2005) o protección contra acoso de otros machos o depredadores durante la puesta o cuidado maternal (Thornhill y Alcock 1983). Hay algunos casos en que los beneficios materiales se pueden obtener únicamente mediante la poliandria y no con CR. Por ejemplo, si el recurso limitante obtenido por las hembras es cuidado paternal de los críos, una vez que un macho exhibe el máximo cuidado posible, la única forma en que la hembra puede obtener más cuidado para sus hijos es copulando con otros machos (por ejemplo, esto ocurre en las chinches acuáticas gigantes; (Heteroptera: Belostomatidae) Smith 1997). Otro ejemplo de beneficio material que únicamente se puede obtener mediante poliandria es la reducción en el riesgo de que algunos de los huevos de las hembras permanezcan sin fertilizar debido a apareamientos con machos parcial o completamente estériles (Thornhill y Alcock 1983).

En este estudio se evaluó la posibilidad de que las hembras de la chinche *Stenomacra marginella* Herrich-Shaeffer (Heteroptera: Largidae), una especie que presenta cópulas repetidas y poliandria (Cuatianquiz y Cordero, en revisión), obtengan beneficios materiales de los apareamientos múltiples y si éstos son otorgados por efecto de cópulas repetidas o poliandria.

2. ANTECEDENTES

En varias especies de insectos se ha evaluado el efecto de apareamientos múltiples sobre diversos componentes del éxito reproductor de las hembras (una revisión reciente se encuentra en Arnqvist y Nilsson 2000). En esta sección se presenta un resumen de los resultados encontrados por Arnqvist y Nilsson (2000), poniendo énfasis en los estudios sobre Heterópteros. Posteriormente se describen tres trabajos posteriores a la revisión de Arnqvist y Nilsson (2000) en los que se utilizaron diseños experimentales similares al diseño empleado en el presente trabajo.

Arnqvist y Nilsson (2000) analizaron 122 estudios experimentales con insectos sobre el efecto de los apareamientos múltiples en componentes de la adecuación de las hembras. Desgraciadamente estos autores no distinguen si los apareamientos fueron con uno o con varios machos, aunque estamos seguros que en muchos de los trabajos revisados las hembras que se aparearon múltiples veces lo hicieron con varios machos. Estos autores encontraron que, en general, las hembras con apareamientos múltiples se benefician directamente al incrementar su producción total de críos en comparación con hembras que se aparean una o pocas veces, y que, en promedio, el porcentaje de incremento en la adecuación está entre un 30 y un 70%. También observaron una diferencia entre especies en las que los machos proveen a las hembras de un regalo nupcial nutricional (por ejemplo, eyaculados que contienen proteínas y otros recursos limitantes) y las que no lo hacen, ya que encontraron que en estas últimas los apareamientos múltiples tienen un efecto negativo sobre la longevidad de las hembras. Sin embargo, a pesar del efecto negativo, Arnqvist y Nilsson (2000) concluyen que incluso en estas especies los efectos positivos directos (incremento en la fertilidad y la tasa de producción de huevos) son mayores que las desventajas.

En el caso de los Heteróptera (Cuadro 1), estos autores revisaron estudios sobre 10 especies de seis familias (ninguna de la familia Largidae, a la que pertenece la especie estudiada en este trabajo), en las cuales se considera que no existe regalo nupcial. A diferencia del estudio presentado en esta tesis (ver Metodología), en 9 de los 10 estudios, las hembras que tuvieron apareamientos múltiples cohabitaron continuamente con los machos (es decir que probablemente no se sepa con exactitud cuantas veces copularon). En 9 de los 10 trabajos los tamaños de muestra son menores (en algunos casos mucho menores) a los de los experimentos reportados en esta tesis (Cuadro 1). En los 10 estudios se cuantificaron los huevos, en ocho la tasa de eclosión, en cuatro el número de ninfas y en cinco la longevidad de las hembras (Cuadro 1). Considerando únicamente los valores promedio se encontró que en 9 de las 10 especies, las hembras que se aparearon múltiples veces (HM) pusieron más huevos que las que se aparearon una vez (HP); en 6 de 8 especies (75%) las HM tuvieron una mayor tasa de eclosión que las HP; en 3 de 4 especies (75%) las HM tuvieron un mayor número de ninfas que las HP, y en 3 de 5 especies (60%) las HP tuvieron una mayor longevidad que las HM. En términos generales, los resultados de este estudio comparativo sugieren que en los

Heteroptera es benéfico para las hembras el aparearse múltiples veces. Sin embargo, Arnqvist y Nilsson (2000) señalan que, en comparación con los demás órdenes de insectos, la magnitud del efecto del apareamiento múltiple sobre la tasa de eclosión tuvo su menor valor en los Heteróptera.

Con respecto a estudios posteriores a la revisión de Arnqvist y Nilsson, hay tres trabajos que son particularmente relevantes para esta tesis. En el primero, Orsetti y Rutowski (2003) realizaron dos experimentos con el escarabajo de la familia Chrysomelidae *Leptinotarsa decemlineata*: en uno variaron el número de machos con el que se apareaban las hembras (es decir, el nivel de poliandria) y en otro variaron el número de veces que las hembras se aparearon con un mismo macho (es decir, el nivel de cópulas repetidas). En ninguno de los experimentos encontraron evidencia de beneficios directos o materiales de la poliandria o de las cópulas repetidas, ya que no encontraron una relación positiva entre el número de apareamientos y la fecundidad de las hembras (medida en términos de número de huevos puestos, proporción de huevos eclosionados y número de larvas producidas). Estos autores también cuantificaron las cantidades de espermatozoides almacenados en las hembras de los distintos tratamientos y en el primer experimento encontraron una relación positiva entre la cantidad de espermatozoides y el número de machos con el que se aparearon las hembras (a pesar de los cuales no encontraron diferencias en la proporción de huevos eclosionados); sin embargo, en el segundo experimento no hubo una relación positiva entre la cantidad de espermatozoides almacenados por la hembra y el número de apareamientos con el mismo macho. Finalmente, no solo no se encontraron beneficios de la poliandria y de las cópulas repetidas, sino que en ambos experimentos, Orsetti y Rutowski (2003) encontraron una disminución en la tasa de eclosión de los huevos como resultado de un incremento en el número de apareamientos con el mismo o con distintos machos; los autores especulan acerca de la existencia de sustancias en el semen que podrían afectar la tasa de éxito de los espermatozoides de otros eyaculados.

En el segundo estudio, Kamimura (2003) realizó una serie de experimentos con el dermáptero *Euborellia plebeya*: en uno de sus experimentos varió el número de veces que las hembras se aparearon con un mismo macho (es decir, el nivel de cópulas repetidas) y encontró que las cópulas repetidas incrementaban el número de puestas de huevos y, por lo tanto, el

Cuadro 1. Síntesis de estudios experimentales en los que se ha evaluado el efecto de las cópulas múltiples sobre varios componentes de la adecuación de hembras de Heteroptera (datos tomados de Arnqvist y Nilsson, 2000). Clave: Trat., tratamiento; HP, hembras que copularon una o pocas veces; HM, hembras que copularon múltiples veces; Longevidad, longevidad de la hembra en días. * Promedio \pm Desviación estándar. [¶] Promedio.

Especie (Familia)	Trat.	n	# huevos *	% eclosión [¶]	# críos *	Longevidad *
<i>Reptortus clavatus</i> (Alydidae)	HP	25	215.7 \pm 84.3	48.4	104.4 \pm 62.9	77.4 \pm 520.3
	HM	11	372.6 \pm 133.4	47.3	176.4 \pm 116.4	89.1 \pm 14.7
<i>Aquarius remigis</i> (Gerridae)	HP	10	51.8 \pm 13.6	88.5	45.8 \pm 4.4	
	HM	10	57.5 \pm 10.8	89.4	51.4 \pm 5.0	
<i>Gerris odontogaster</i> (Gerridae)	HP	11	35.3 \pm 11.3	94.0		
	HM	11	44.9 \pm 24.8	96.0		
<i>Antestiopsis lineaticollis</i> (Miridae)	HP	12	66.2 \pm 109.0	67.8		60.5 \pm 40.9
	HM	13	95.1 \pm 107.0	69.9		80.3 \pm 23.1
<i>Nezara viridula</i> (Pentatomidae)	HP	175	632.0 \pm 451.4			
	HM	59	724.3 \pm 355.1			
<i>Oebalus ugnax</i> (Pentatomidae)	HP	8	742.5	386.4	92.2	48.8 \pm 13.3
	HM	12	884.7 \pm 94.8	68.2		48.2 \pm 13.3
<i>Plautia stali</i> (Pentatomidae)	HP	26	140.0 \pm 41.0	47.0	65.8 \pm 19.2	
	HM	4	221.0 \pm 6.0	57.0	125.9 \pm 3.4	
<i>Dysdercus koenigil</i> (Pyrrhocoridae)	HP	6	101.5 \pm 41.4	86.3		
	HM	6	103.8 \pm 38.8	95.0		
<i>Dysdercus cardinales</i> (Pyrrhocoridae)	HP	26	390.3 \pm 35.5			26.5 \pm 5.8
	HM	27	381.1 \pm 29.7			19.2 \pm 3.9
<i>Triatoma brasiliensis</i> (Reduviidae)	HP	15	138.3 \pm 144.0	93.3		201.4 \pm 247.0
	HM	15	292.9 \pm 285.0	59.9		164.1 \pm 139.0

3. JUSTIFICACIÓN

El estudio de la selección sexual es una de las áreas de investigación más importantes de la biología evolutiva moderna y el desarrollo de especies que sirvan como modelos experimentales para el estudio de la diversidad de aspectos que comprende es de gran importancia. *Stenomacra marginella* ha demostrado ser un excelente candidato para modelo experimental en esta área debido a que su estudio presenta ventajas prácticas (e.g., grandes números poblacionales; relativa facilidad de mantenimiento en cautiverio; se aparean fácilmente en el laboratorio) y su biología incluye una serie de fenómenos de gran relevancia conceptual (por ejemplo, cortejo durante la cópula muy complejo—y susceptible de manipulación experimental; cópulas múltiples en machos y hembras; capacidad limitada para almacenar espermatozoides). En esta tesis se estudia uno de los aspectos de la selección sexual que más controversia han generado en años recientes, la posible función de la poliandria, en una especie que tiene buenas posibilidades de convertirse en un sistema modelo del estudio de la selección sexual.

4. HIPÓTESIS

1. Hembras con cópulas repetidas (dos cópulas con un mismo macho) y hembras poliándricas (dos cópulas con machos distintos cada una) tendrán un éxito reproductivo similar (= número de ninfas), pero mayor que las hembras monándricas (una sola cópula).
2. Hembras con cópulas repetidas (dos cópulas con un mismo macho) y hembras poliándricas (dos cópulas con machos distintos cada una) tendrán una cantidad similar de eyaculado almacenado en su espermateca inmediatamente después de su última cópula, y una cantidad mayor que las hembras monándricas (una sola cópula).

5. OBJETIVO

5.1 Objetivo general

Evaluar si las hembras de la chinche *Stenomacra marginella* obtienen beneficios materiales al copular múltiples veces con el mismo macho o con diferentes machos.

5.1 Objetivos específicos

1. Evaluar el éxito reproductivo (= número de ninfas producidas) de hembras monándricas (una sola cópula), monándricas con cópulas repetidas (dos cópulas con un mismo macho) y poliándricas (dos cópulas con machos distintos cada una).
2. Evaluar la cantidad de eyaculado almacenado en la espermateca por hembras monándricas (una sola cópula), monándricas con cópulas repetidas (dos cópulas con un mismo macho) y poliándricas (dos cópulas con machos distintos cada una), inmediatamente después de su última cópula.

6. METODOLOGÍA

6.1 Especie estudiada

La chinche *Stenomacra marginella* es una especie muy abundante que se distribuye desde los EUA hasta Brasil (Brailovsky y Mayorga 1997). En México se reporta principalmente en la zona centro del país (Cibrián-Tovar y cols. 1995), en Tlaxcala se le encuentra principalmente en jardines y zonas perturbadas (Cibrián-Tovar y cols. 1995, Cuatianquiz 2002, Muñoz 2003). Sin embargo, tiene una gran diversidad de árboles hospederos (ornato, frutales, arbustos), entre los que se encuentra el tepozán (*Buddleia ssp.*). Presenta una sola generación por año. Los individuos inmaduros pasan por cinco estadios antes de convertirse en adultos (Cibrián-Tovar y cols. 1995, Silvestre-Monroy 2001, Cuatianquiz 2002, Muñoz 2003). No existe cuidado materno o paterno (sin embargo, ver Cibrián-Tovar y cols. 1995) y las ninfas presentan una conducta gregaria: las ninfas de una misma puesta se mantienen unidas por unos días y conforme se van desarrollando se unen con otros grupos familiares hasta formar grandes agregaciones de varios cientos de individuos y presentan esta conducta hasta que son adultos. Las chinches adultas son activas durante el día y se desplazan de un árbol a otro cuando éstos están cerca (Cibrián-Tovar y cols. 1995). Los únicos depredadores que se han encontrado son otros miembros de la misma especie (ninfas que canibalizan las puestas de huevos y adultos que atacan ninfas y adultos moribundos); existen parasitoides de los huevos (avispa de una o más especies no identificadas) y adultos (moscas de la familia Tachinidae y avispa del género *Hexacladia* perteneciente a la familia Encyrtidae—P. Hanson, Univ. de Costa Rica, comunicación personal). *S. marginella* es una especie omnívora que se alimenta de tejidos de

plantas vivas, excremento de aves, algunos alimentos desechados por los humanos (por ejemplo, papas fritas) y cadáveres de artrópodos (Cibrián-Tovar y cols. 1995, Silvestre-Monroy 2001, Cuatianquiz 2002, Muñoz 2003).

La temporada reproductiva comienza en el mes de mayo, cuando machos y hembras adultas, después de convivir más o menos un mes sin mostrar ninguna conducta sexual, se empiezan a desplazar en busca de parejas sexuales (Cuatianquiz y cols. 2003). El sistema de apareamiento de esta especie se denomina “poliginia de competencia por acaparamiento” (“scramble competition polygyny”; Thornhill y Alcock 1983) y se caracteriza por una ausencia de interacciones agresivas entre los machos y una búsqueda activa de hembras (Cuatianquiz 2002). Las interacciones sexuales incluyen un cortejo previo a la cópula (cortejo precopulatorio) que es más o menos simple (el macho persigue y “salta” sobre la hembra, tratando de estimularla con antenas y patas) y un cortejo durante la cópula, denominado “cortejo copulatorio”, bastante complejo que incluye varias pautas conductuales que involucran estimulación de la hembra por parte del macho mediante el uso de antenas, patas y cuerpo; (Cuatianquiz 2002, Oliver 2004, Lima 2004, Fig. 1). La duración de las cópulas es muy variable (10-280 min en laboratorio) y en promedio dura 118.05 ± 35.59 (Cuatianquiz 2002). Las hembras llegan a rechazar el cortejo realizado por los machos previo a la cópula, lo cual sugiere la existencia de preferencias femeninas por ciertos machos (Cuatianquiz y cols. 2003) y probablemente los machos no pueden obligar a las hembras a copular con ellos, debido a que ellas son de mayor tamaño y hemos observado que fácilmente pueden deshacerse de ellos (Fig. 1). El pico de frecuencias de cópulas es de junio a julio (Cuatianquiz y cols. 2003) y las primeras puestas se encuentran a mediados de junio, en promedio tienen 40 huevos por puesta y el porcentaje de eclosión es mayor al 90% (Cuatianquiz y cols. 2002).

Observaciones realizadas en el laboratorio y en campo muestran que las hembras aceptan copular varias veces con un mismo macho y con más de un macho durante la temporada reproductiva, incluso inmediatamente después de haber terminado una cópula (Cuatianquiz y Cordero, en revisión). Por ejemplo, en los dos experimentos que constituyen esta tesis la gran mayoría de las hembras que se intentaron aparear dos veces con el mismo macho en días consecutivos aceptaron hacerlo (experimento 1: 23 de 24 hembras; experimento

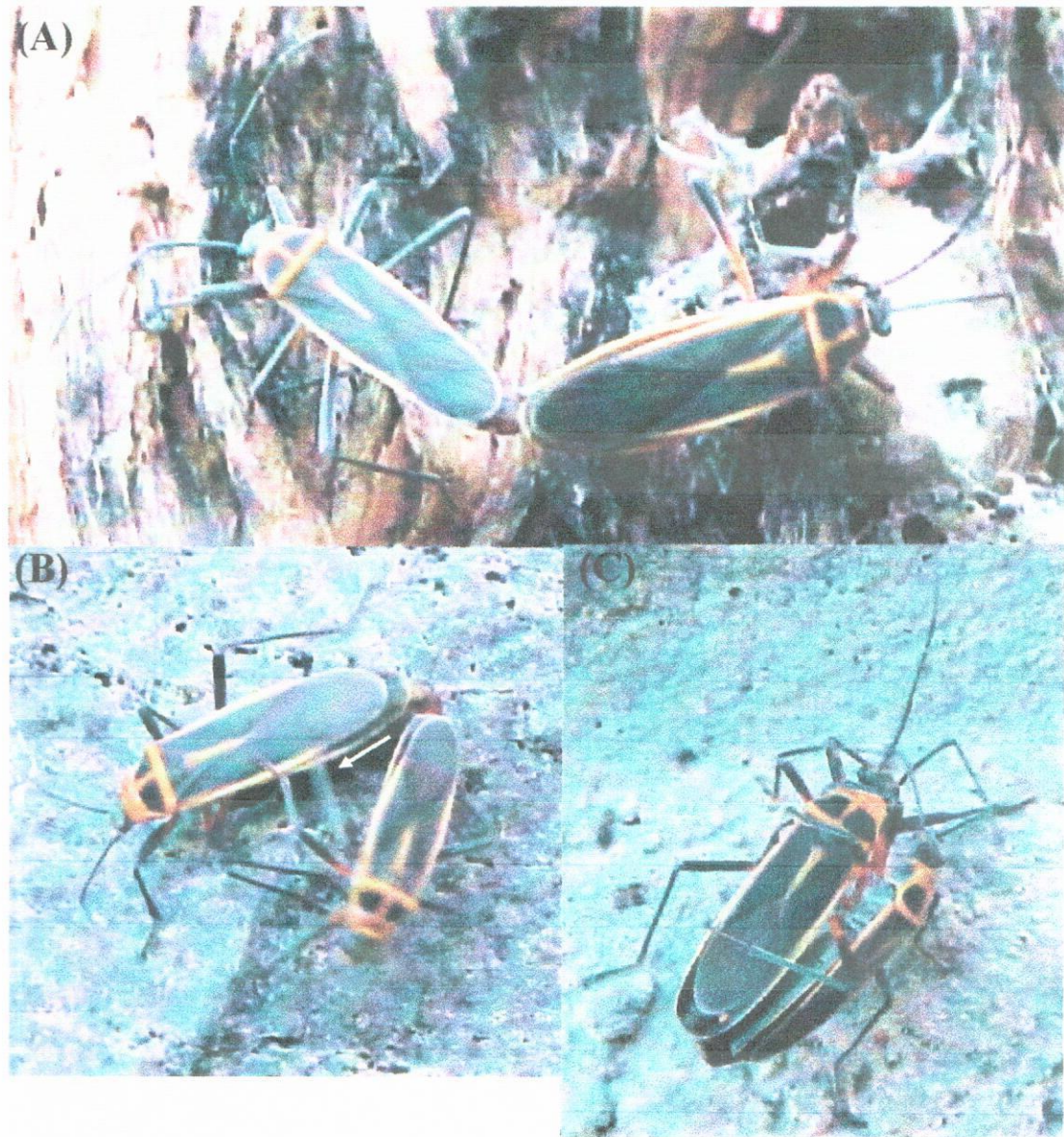


Figura 1. Conducta de cortejo durante la cópula de *Stenomacra marginella* (Heteroptera: Largidae). A) Pareja en la posición típica de cópula. B) Macho toqueteando a la hembra, la flecha señala la pata posterior del macho toqueteando el dorso de la hembra. C) Macho abrazando a la hembra. En todas las fotos el macho es el más pequeño.

2: 29 de 31 hembras) y lo mismo ocurrió al intentar aparearlas con dos machos diferentes en días consecutivos (experimento 1: 49 de 52 hembras; experimento 2: 58 de 64 hembras); se han encontrado resultados muy similares en experimentos con hembras de una población en el Pedregal de San Ángel al sur del Distrito Federal (N. Caballero, comunicación personal).

Con respecto a la situación en el campo, en un estudio piloto realizado en el Campus Rectoría de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, en dos árboles aislados se marcaron individualmente 792 hembras y 792 machos en el año 2002 y 396 hembras y 396 machos en el 2003, posteriormente se realizaron, una o varias veces al día durante 45 días en 2002 y 45 días en 2003, muestreos de barrido (Martin y Bateson 1999) en busca de hembras marcadas que estuvieran copulando (los muestreos, fueron menos frecuente en 2003 que en 2002). En 2002 se encontraron copulando al menos una vez a 206 hembras (26%) y en el 2003 a 56 hembras (14.1%), de estas 46 (22.3% de las hembras que copularon) se encontraron copulando más de una vez en 2002 y 5 (8.9% de las hembras que copularon) en 2003. En ambos años, la mayoría de las hembras que se encontraron copulando múltiples veces lo hicieron con machos no marcados (45/50) por lo que sólo se pudo corroborar que cinco hembras fueron poliándricas; también se encontró que al menos una hembra copuló más de una vez (tres) con el mismo macho. Por varias razones, es muy probable que en este trabajo se hayan subestimado las frecuencias de hembras que copularon y de las que lo hicieron múltiples veces con el mismo o con diferentes machos: (1) la mayor parte de los muestreos los realizó una sola persona (C. Cuatianquiz) que no podía dedicar todo su tiempo a este trabajo; (2) no se tuvo acceso a la parte superior de la copa de los árboles donde se encuentran muchas chinches y hacia donde se vio que subían muchas de las marcadas abajo; (3) la población de estas chinches tiene una enorme número de individuos, los cuales aparentemente se mueven mucho (al menos dentro de cada árbol), lo cual provocó que, a pesar de que la muestra de individuos marcados era bastante grande, la frecuencia con que se volvieron a observar fue bastante baja.

6.2 Mantenimiento de los animales en el laboratorio

En el mes de abril de ambos años de estudio (2002 y 2003) se colectaron 150 hembras y 150 machos sexualmente inactivos de diez árboles de tepozán (*Buddleia*) ubicados en San Matías Tepetomatitlán, Tlaxcala, los cuales fueron llevados al laboratorio y separados de acuerdo con

el sexo hasta que se volvieron sexualmente activos (esto ocurre de manera sincrónica con la población natural, lo que se determinó mediante el monitoreo diario de la actividad de los individuos silvestres, datos no publicados), momento en que iniciaron los experimentos descritos más adelante. Las hembras se colocaron en una caja de vidrio de 25 x 55.5 x 30 cm dividida en dos partes y los machos en botes de plástico de tres litros cuya boca estaba cubierta con tul. Se mantuvieron con un fotoperiodo de 12:12 L:O a temperatura ambiente y se alimentaron (de acuerdo a los estudios de Cibrián-Tovar y cols. 1995, Silvestre-monroy 2001, Cuatianquiz 2002, Muñoz 2003, acerca de su alimentación) con hojas de tepozán y una solución elaborada con 20 g de azúcar, ocho gotas de Jugo Maggi^{MR} y la albúmina de un huevo (aproximadamente 37 ml), aforados a 100 ml de agua, la cual se les dio embebida en un pedazo de algodón- El alimento se cambiaba cada tercer día.

Todos los experimentos se realizaron a las 11:00 AM, hora a la que empieza la actividad de apareamiento en el campo. El método que se empleo para elegir a los individuos y asignarlos a cada uno de los tratamientos fue de el muestreo "haphazard", de acuerdo con las definiciones de Martin y Bateson (1999), ya que, aunque se trato de evitar "elegir" individuos con alguna característica en particular (por ejemplo, de tamaño, tipo y cantidad de actividad), no se utilizó ningún método para aleatorizar la muestra de individuos experimentales. Las parejas elegidas se colocaron dentro de cajas petri de vidrio de 100 x 20 mm, se observaron hasta que inició la cópula y se registró la duración de la misma. Al terminar la cópula las hembras se mantuvieron aisladas en cajas petri. Al día siguiente se repitió el mismo procedimiento con las hembras pertenecientes a los tratamientos que implicaban dos cópulas (cópulas repetidas y poliandria).

6.3 Método experimental

Experimento 1: Éxito reproductivo de hembras con distintos patrones de apareamiento

Con el fin de cumplir con el primer objetivo específico de esta investigación se realizó un experimento en el que un grupo de hembras fue asignado a cada uno de los siguientes tratamientos: (1) "Monándria" (M, n = 34 hembras): hembras que copularon una sola vez en su vida con un macho virgen; (2); "Cópulas Repetidas" (CR, n = 23 hembras): hembras que copularon dos veces en su vida con el mismo macho, el cual era virgen en su primera cópula.

(3) "Poliandria 1" (P1, n = 25 hembras): hembras que copularon dos veces en su vida con distintos machos vírgenes y (4) "Poliandria 2" (P2, n = 24 hembras): hembras que copularon dos veces en su vida con distintos machos, el primero de los cuales era virgen, mientras que el segundo había copulado el día anterior con otra hembra. Entre la primera y la segunda cópula de las hembras CR, P1 y P2 transcurrieron aproximadamente 24 horas. Después de su última cópula (única en el caso del tratamiento M), las hembras se mantuvieron aisladas en cajas petri de plástico de 100 x 10 mm con alimento. Estas hembras fueron revisadas diariamente con el fin de registrar si ponían huevos o si morían. Si ponía huevos, la hembra se transfería a una caja de Petri limpia y a la puesta se le contaba el número de huevos y se monitoreaba durante los siguientes días a fin de determinar la fecha y número de huevos que eclosionaron (= número de ninfas producidas).

Experimento 2: Contenido de eyaculado en la espermateca de hembras con distintos patrones de apareamiento

Los resultados esperados en el Experimento 1 sobre un incremento en el número de ninfas en hembras con cópulas múltiples sugieren que las hembras podrían estar obteniendo diferentes cantidades de eyaculado dependiendo de la condición de los machos (vírgenes vs. previamente apareados) con los que se apareaban, por lo que en un segundo experimento se comparó la cantidad de eyaculado almacenado en la espermateca (único órgano de almacenamiento de eyaculado conocido en esta chinche, Fig. 2) inmediatamente después de la última cópula de hembras sometidas a los mismos cuatro tratamientos que en el Experimento 1 (M, n = 30; CR, n = 29; P1, n = 29; P2, n = 29). Inmediatamente después de su última cópula, a las hembras fueron sacrificadas y preservadas en alcohol al 70% dentro de tubos Eppendorf de 1.5 ml hasta el momento de su disección.

Una vez que se terminó el experimento, se tomaron fotos digitales del dorso de las hembras (con una cámara digital Sony modelo Cybershot DSC-P50) bajo el microscopio estereoscópico (Olympus SZH10), utilizando un aumento de 7 y objetivo 1.5x, con el fin de medir posteriormente su tamaño. Después se extrajeron las espermatecas mediante una disección también bajo el estereoscopio. Para eliminar grasa y aclarar las espermatecas se les introdujo en un tubo de ensayo con KOH calentado a fuego lento durante un minuto y medio.

Posteriormente, las espermatecas se pusieron sobre un portaobjetos (graduado con una reglilla de 1 mm) y se fotografiaron a través del microscopio estereoscópico, utilizando un aumento 30X. Finalmente, con el programa Image Tool 3.00 (que se puede obtener de manera gratuita en la siguiente dirección: <http://ddsdx.uthscsa.edu/dig/itdesc.html>) se midió en las fotos digitales el área ocupada (en mm²) por el cuerpo de las hembras, las espermatecas y el eyaculado dentro de éstas; estas áreas fueron utilizadas como medidas del tamaño de las hembras, de sus espermatecas y de los eyaculados que almacenaban.

6.4 Análisis estadístico

Experimento 1: Éxito reproductivo de hembras con distintos patrones de apareamiento

Las variables dependientes no se distribuyeron normalmente de acuerdo con pruebas de Kolmogorov-Smirnov y las transformaciones más comúnmente utilizadas no permitieron su normalización, por lo que las comparaciones entre los cuatro tratamientos se realizaron mediante análisis no paramétricos de Kruskal-Wallis realizados con el programa STATISTICA 6. Cuando los análisis resultaron significativos, se evaluaron las diferencias entre tratamientos mediante la prueba post-hoc de Dunn utilizando el programa GraphPad InStat 3. Se compararon las proporciones de hembras de los distintos tratamientos que no pusieron huevos utilizando una prueba de Chi-cuadrada. En este trabajo se consideró que una diferencia era significativa cuando la p calculada era menor o igual a 0.05; y siguiendo los criterios de varios autores (por ejemplo, Eberhard 1996, Edvarsson y Arnqvist 2000, 2005, Andrés y Arnqvist 2001, Kamimura 2003) se consideraron diferencias marginalmente significativas cuando la p calculada era mayor que 0.05 y menor a 0.1.

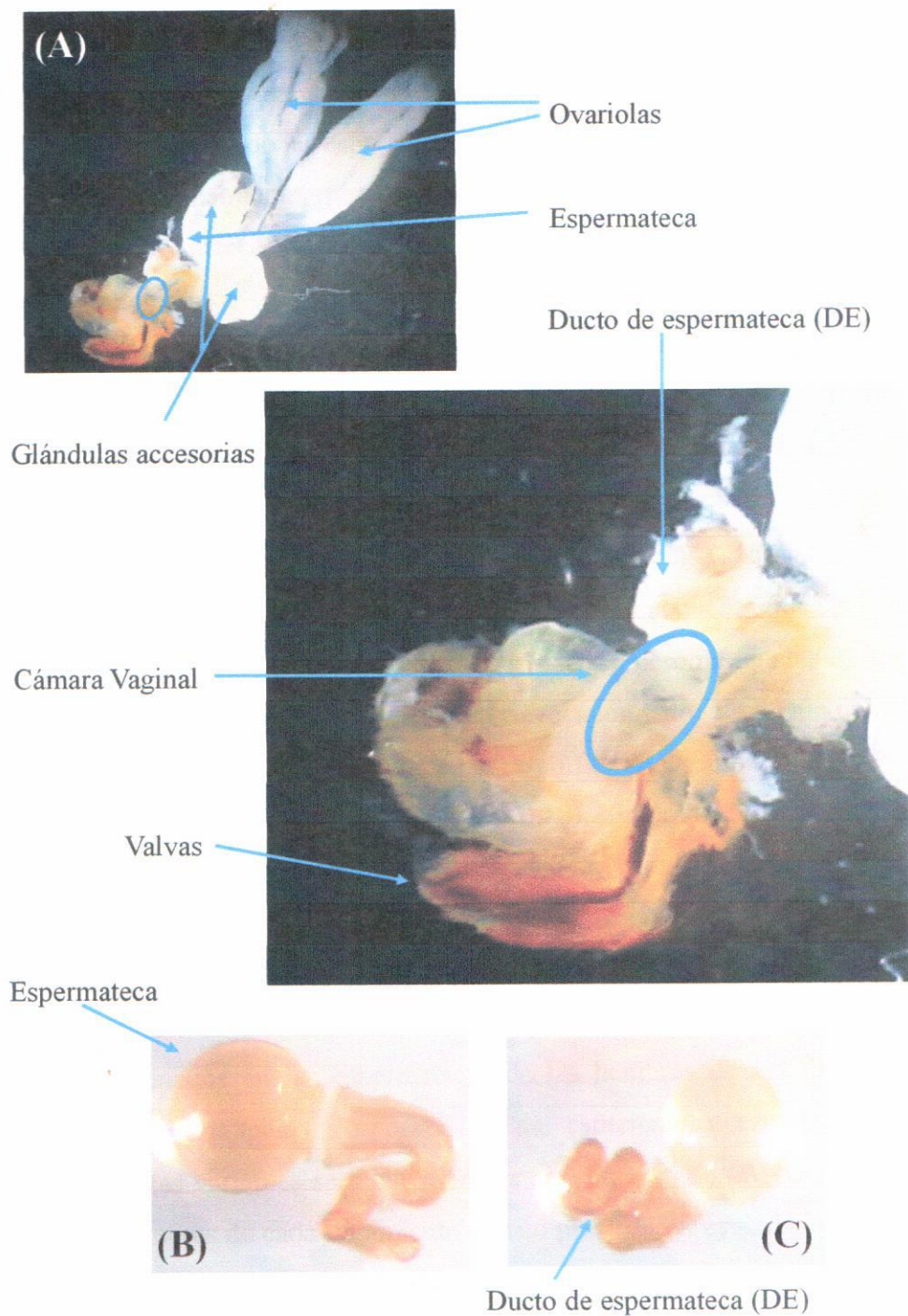


Figura 2. Sistema reproductor de la hembra. (A) Se muestra con un círculo la cámara vaginal y las valvas por donde entra el pene del macho. (B) Espermateca llena. (C) Espermateca vacía.

Experimento 2: Contenido de eyaculado en la espermateca de hembras con distintos patrones de apareamiento

El tamaño de las hembras, de las espermatecas y de los eyaculados contenidos en estas últimas se distribuyeron normalmente, por lo que se analizaron utilizando análisis de varianza (ANDEVA) y covarianza (ANCOVA) paramétricos. Al comparar el tamaño de las hembras de los distintos tratamientos de este experimento se encontró que, a pesar de que todas las hembras se encontraban en un mismo recipiente antes de seleccionarlas para el experimento y fueron elegidas de manera “haphazard” (ver sección 4.2), las hembras M eran significativamente más pequeñas que las de los otros tres tratamientos (ANDEVA: $F_{3, 114} = 58.4$, $p = 6.2 \times 10^{-23}$; pruebas *post hoc* de Scheffe: M vs. CR, $p = 8.3 \times 10^{-13}$; M vs. P1, $p = 1.5 \times 10^{-18}$; M vs. P2, $p = 9.5 \times 10^{-19}$). Al comparar el tamaño de las espermatecas se encontró que las hembras M tenían espermatecas significativamente más pequeñas que las hembras CR ($F_{3, 114} = 3.4$, $p = 0.02$; prueba *post hoc* de Scheffe: $p = 0.02$), pero no que las P1 y P2 (ambas $p > 0.36$). Estos resultados sugieren que existe una correlación entre el tamaño de las hembras y el tamaño de sus espermatecas. Estas correlaciones no fueron significativas dentro de cada uno de los tratamientos (todas las $r < 0.25$ y las $p > 0.18$). Sin embargo, al agrupar a las hembras de todos los tratamientos la correlación resultó positiva y significativa ($r = 0.25$, $p = 0.008$, $n = 113$), aunque esto probablemente se debió principalmente a las hembras M. Debido a las diferencias en el tamaño corporal y de espermateca de las hembras M con respecto a las de los demás tratamientos, se utilizaron ANCOVAs para la comparación de las cantidades de eyaculado almacenados en las espermatecas de las hembras de los distintos tratamientos. Debido a que los tamaños corporales y de espermateca estuvieron correlacionados positivamente, estas variables se incluyeron por separado en dos ANCOVAs. Se comparó la proporción de hembras de cada tratamiento que no presentaron eyaculado en sus espermatecas mediante una prueba de G debido a que algunas frecuencias esperadas eran menores a 5. Los ANDEVAs y ANCOVAs fueron realizados con el programa STATISTICA 6.

7. RESULTADOS

Experimento 1: Éxito reproductivo de hembras con distintos patrones de apareamiento

Los resultados de este experimento sugieren la existencia de beneficios materiales transferidos por el macho a la hembra durante la cópula en *S. marginella*, ya que el análisis de varianza mostró diferencias significativas en la cantidad de ninfas producidas por las hembras de los distintos tratamientos (*Kruskal-Wallis*: $H = 8.63$, $gl = 3$, $n = 106$, $p = 0.035$; Fig. 3A). Las pruebas *post-hoc* indican que las hembras que se aparearon con dos machos vírgenes (P1) produjeron más ninfas que las que se aparearon con un macho virgen y uno previamente apareado (P2) ($Q = 2.77$, $gl = 4$, $0.02 < p < 0.05$), mientras que no se encontraron diferencias significativas con las hembras que se aparearon dos veces con el mismo macho (CR) ($Q = 2.18$, $gl = 4$, $0.1 < p < 0.2$) ni con las que copularon una sola vez (M) ($Q = 1.98$, $gl = 4$, $0.2 < p < 0.5$). Tampoco se encontraron diferencias significativas en el número de ninfas producidas al comparar entre sí a las hembras M, CR y P2 (todas las $Q \leq 1$; todas las $p > 0.5$).

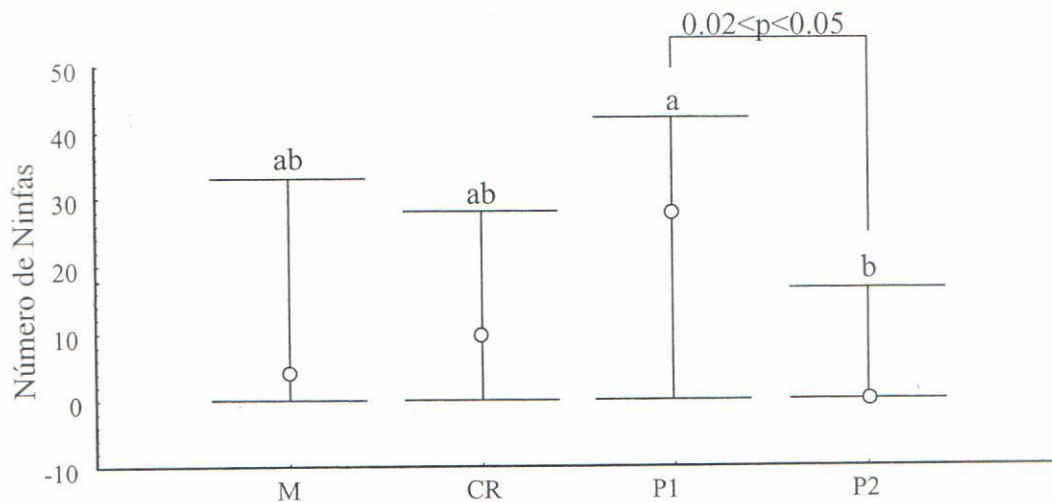
Aunque se encontró un efecto significativo del tratamiento sobre el número total de huevos puestos ($H = 7.89$, $gl. = 3$, $n = 106$, $p = 0.048$; Fig. 3B), las pruebas *post hoc* sólo mostraron una diferencia marginalmente significativa entre P1 y P2 ($Q = 2.59$, $gl = 4$, $0.05 < p < 0.1$) y ninguna diferencia con las M ($Q = 2.17$, $gl = 4$, $0.1 < p < 0.2$) y las CR ($Q = 2.02$, $gl = 4$, $0.2 < p < 0.5$); tampoco se encontraron diferencias significativas al comparar entre sí a las hembras M, CR y P2 (todas las $Q \leq 0.63$; todas las $p > 0.5$). Estos resultados sugieren que las diferencias encontradas en el número de ninfas podrían estar asociadas con diferencias en el número de huevos puestos.

No se encontraron diferencias entre los tratamientos en el porcentaje de hembras que no pusieron huevos (*Chi-cuadrada* = 3.56, $gl. = 6$, $p > 0.3$; Fig. 4), en el porcentaje de huevos que eclosionaron ($H = 2.68$, $gl. = 3$, $n = 66$, $p = 0.44$; Fig. 5A), ni en la longevidad de las hembras ($H = 1.96$, $gl. = 3$, $n = 89$, $p = 0.57$; Fig. 5B).

La mayor producción de ninfas y huevos de las hembras P1 podría deberse a que estas experimentaron una mayor cantidad de estimulación durante la cópula. Para evaluar esta idea se comparó la duración de la cópula y la cantidad de cortejo durante la cópula recibido por las hembras de los distintos tratamientos. No se encontraron diferencias significativas entre los cuatro tratamientos en las duraciones de la primera cópula ($H = 3.02$, $gl. = 3$, $n = 106$, $p =$

(A)

$H = 8.63$, $gl. = 3$, $n = 106$, $p = 0.035$



(B)

$H = 7.89$, $gl. = 3$, $n = 106$, $p = 0.048$

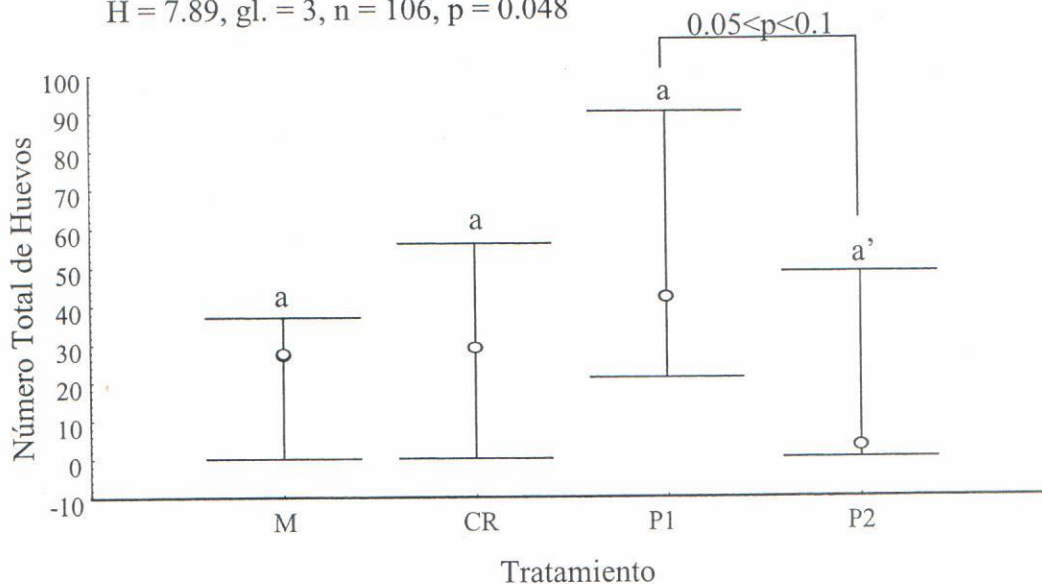


Figura 3. Comparación del éxito reproductivo de las hembras de los cuatro tratamientos. (A) Número de ninfas producidas. (B) Número total de huevos puestos (suma de huevos de todas las puestas). M: hembras que copularon una vez, $n = 34$; CR: hembras que copularon dos veces con el mismo macho, $n = 23$; P1: hembras que copularon con dos machos vírgenes, $n = 25$; P2: hembras que copularon con un macho virgen y uno con una cópula previa, $n = 24$. Se muestra la mediana, el cuartil inferior (25%) y el cuartil superior (75%). Las comparaciones múltiples se hicieron con la prueba *post-hoc* de Dunn y las diferencias marginalmente significativas se muestran con letras primas.

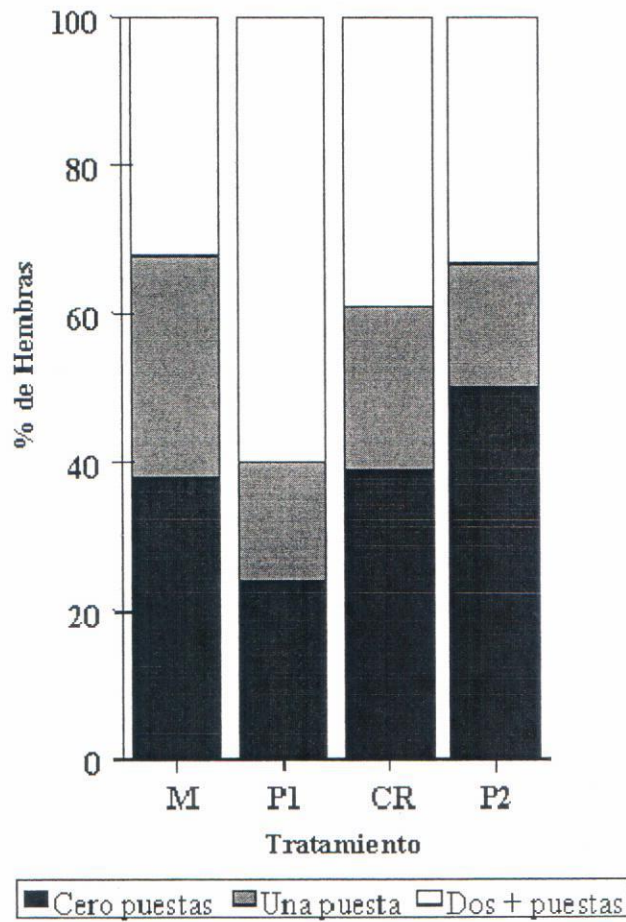
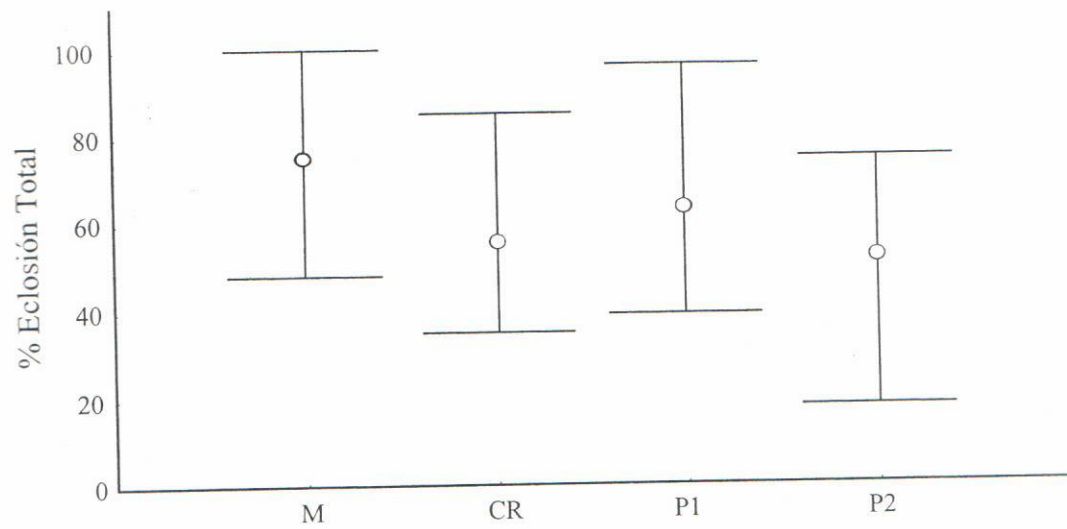


Figura 4. Porcentaje de hembras de cada tratamiento que puso al menos una puesta de huevos (barras grises) o más de una puesta de huevos (barras blancas). M: hembras que copularon una vez, n = 34; P1: hembras que copularon con dos machos vírgenes, n = 25; CR: hembras que copularon dos veces con el mismo macho, n = 24; P2: hembras que copularon con un macho virgen y uno previamente apareado, n = 23.

(A)

$H = 4.16, gl. = 3, n = 66, p = 0.244$



(B)

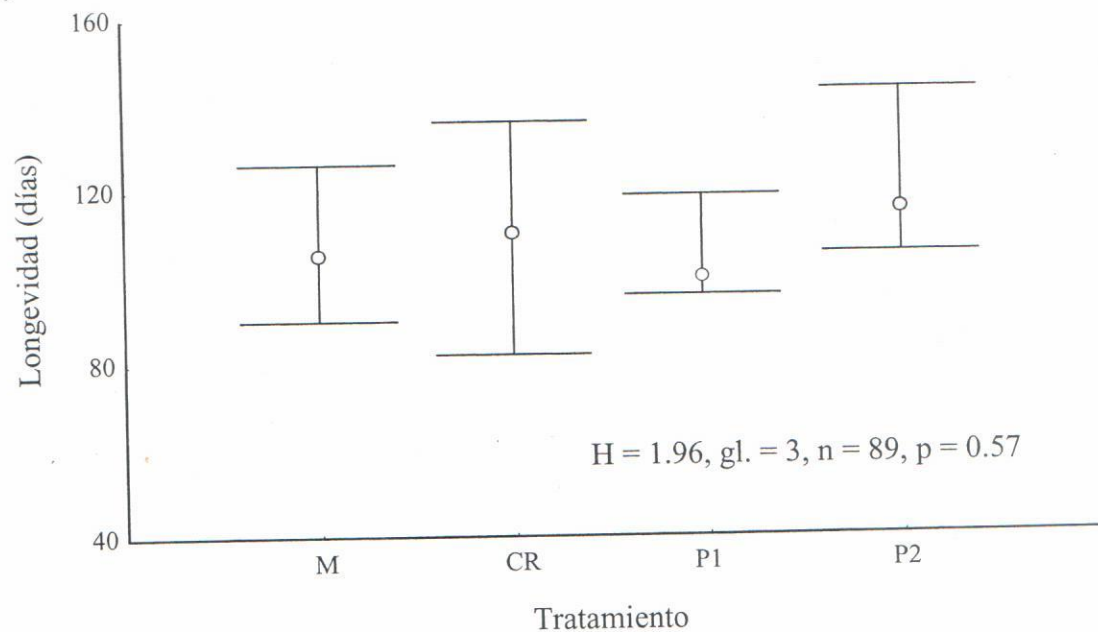


Figura 5. Comparación del éxito reproductivo de las hembras de los cuatro tratamientos. (a) Porcentaje de eclosión total. (b) Longevidad de las hembras (número de días entre la fecha de su captura y muerte). M: hembras que copularon una vez $n = 34$; CR: hembras que copularon dos veces con el mismo macho, $n = 23$; P1: hembras que copularon con dos machos vírgenes, $n = 25$; P2: hembras que copularon con un macho virgen y uno con una cópula previa, $n = 24$. Se muestra la mediana, el cuartil inferior (25%) y el cuartil superior (75%).

0.38), ni tampoco en la duración de la segunda cópula al comparar CR, P1 y P2 ($H = 3.55$, $gl. = 2$, $n = 71$, $p = 0.16$). Se encontró un efecto significativo del tratamiento sobre el número de actos de cortejo copulatorio recibidos durante de la primera cópula ($H = 9.86$, $gl. = 3$, $n = 102$, $p = 0.02$); las pruebas post-hoc sólo mostraron que las hembras M recibieron una menor cantidad de cortejo que las P1 ($Q = 2.7$, $gl = 4$, $0.02 < p < 0.05$; en todas las demás comparaciones pareadas $p > 0.05$), por lo que no ayudan a explicar las diferencias observadas en la producción de ninfas. No se encontró un efecto significativo del tratamiento sobre el número de actos de cortejo copulatorio recibidos durante la segunda cópula ($H = 1$, $gl. = 2$, $n = 72$, $p = 0.61$). Debido a que un trabajo previo sugiere la existencia de un efecto aditivo del cortejo copulatorio sobre la probabilidad de poner huevos (Cuatianquiz, Caballero y Cordero, en revisión), se comparó la suma del número de actos de cortejo copulatorio recibidos durante ambas cópulas por las hembras CR, P1 y P2, y no se encontró un efecto significativo ($H = 1.48$, $gl. = 2$, $n = 72$, $p = 0.47$).

Experimento 2: Contenido de eyaculado en la espermateca de hembras con distintos patrones de apareamiento

En ocho de las 113 hembras (7.1%) la espermateca no contenía eyaculado (Fig. 2B,C). A pesar de que cinco de estas hembras pertenecían al tratamiento P2 y sólo se encontró una hembra sin eyaculado en cada uno de los otros tres tratamientos, no se detectó un efecto significativo ($G = 5.69$, $0.1 < p < 0.2$).

Para evaluar el efecto del tratamiento sobre el área del eyaculado almacenado en la espermateca y el porcentaje de la espermateca que estaba ocupado por el eyaculado se realizaron ANCOVAS en los que se incluyeron únicamente las hembras que recibieron eyaculado y las covariables fueron el tamaño de la espermateca y el tamaño de la hembra. No se encontró un efecto significativo del tratamiento sobre el área del eyaculado cuando se incluyó como covariable el tamaño de la espermateca ($F_{3, 100} = 1.47$, $p = 0.23$), ni cuando se utilizó el tamaño de la hembra como covariable ($F_{3, 100} = 0.99$, $p = 0.4$). Tampoco se encontró un efecto significativo del tratamiento sobre el porcentaje de la espermateca ocupado por el eyaculado cuando se incluyó como covariable el tamaño de la espermateca ($F_{3, 100} = 1.55$, $p = 0.21$), ni cuando se utilizó el tamaño de la hembra como covariable ($F_{3, 100} = 1.5$, $p = 0.22$). En

términos generales, los eyaculados ocuparon un gran porcentaje de la espermateca (los promedios de los cuatro tratamientos, excluyendo a las hembras con espermatecas vacías, variaron entre 81.6% en CR y 87.9% en P2; Cuadro 2).

8. DISCUSIÓN

En el primer experimento de este trabajo encontramos evidencia de que las hembras de *Stenomacra marginella* obtienen “beneficios materiales” (= recursos limitantes) durante las cópulas (Thornhill y Alcock 1983, Hunter y cols. 1993, Tregenza y Wedell 1998, 2002, Arnqvist y Nilsson 2000, Jennions y Petrie 2000, Hosken y Stockley 2003, Zeh y Zeh 2001, 2003), ya que las hembras que copularon con dos machos vírgenes (P1) produjeron una mayor cantidad de ninfas que las que se aparearon con un macho virgen y con uno previamente apareado (P2). Los “beneficios materiales” pueden ser recursos presentes en áreas cuyo acceso es controlado por los machos (por ejemplo, territorios), “regalos” que el macho da a la hembra y ella consume (por ejemplo, presas) o “servicios” que el macho presta a la hembra (por ejemplo, protección o cuidado de críos). Sin embargo, la historia natural de *S. marginella* nos indica que ninguno de estos beneficios existe en esta especie (Cuatianquiz y cols. 2003). En muchas especies de insectos los “beneficios materiales” que los machos brindan a las hembras están contenidos en los eyaculados (por lo que se les denomina “regalos nupciales seminales”) e incluyen sustancias tales como nutrientes, compuestos defensivos, antibióticos y sustancias que estimulan la ovogénesis y la oviposición (Cordero 1995, 1996, Vahed 1998). Lo anterior nos lleva a proponer que en *S. marginella* los machos brindan “regalos nupciales seminales” a las hembras. Además, debido a que en el segundo experimento no encontramos diferencias en la cantidad de eyaculado contenido en las espermatecas de las hembras de los distintos tratamientos (Cuadro 2), también proponemos que las diferencias en los eyaculados transferidos por los machos de los distintos tratamientos son de tipo cualitativo.

La idea de que los machos proporcionan “regalos nupciales seminales” nos permite proponer una hipótesis para explicar los resultados de nuestros experimentos. Nuestra hipótesis se basa en dos hechos (**a** y **b**) y dos suposiciones (**c** y **d**): (**a**) el eyaculado producido por un macho virgen es suficiente para llenar la mayor parte de la espermateca (el promedio del porcentaje de la espermateca cubierto por el eyaculado en las hembras que se aparearon

Cuadro 2. Resumen estadístico de las variables medidas en el experimento 2. Se muestra el promedio \pm error estándar y el tamaño de muestra (n); en el caso del Porcentaje de eyaculado también se presentan los valores mínimo y máximo. Clave: M, hembras que copularon una vez con un macho virgen; CR, hembras que copularon dos veces con el mismo macho (que en su primera cópula era virgen); P1, hembras que copularon dos veces, cada una con un macho virgen; P2, hembras que copularon dos veces, la primera de ellas con un macho virgen y la segunda con un macho con una cópula previa; los tamaños se refieren a las áreas (micras al cuadrado) cubiertas por el dorso de la hembra, su espermateca y el (los) eyaculado(s) recibido(s); el porcentaje de la espermateca se refiere al porcentaje de esta estructura que estaba ocupado por eyaculado. C/0: Análisis en donde se incluyeron los ceros, S/0: Análisis en donde no se incluyeron los ceros.

Variable	M	CR	P1	P2
Tamaño de la hembra	38.6 \pm 2.5 n = 30	63.43 \pm 1.8 n = 29	70.8 \pm 1.6 n = 29	71.0 \pm 2 n = 29
Tamaño de la espermateca	629.2 \pm 24.2 n = 30	759.3 \pm 31.3 n = 29	702.1 \pm 33 n = 29	699 \pm 28.5 n = 29
Tamaño del eyaculado (C/0)	502.5 \pm 29.8 n = 30	602.6 \pm 36.5 n = 29	563.3 \pm 32.2 n = 29	490.4 \pm 53 n = 29
Tamaño del eyaculado (S/0)	519.9 \pm 25 n = 29	624.1 \pm 30.6 n = 28	583.4 \pm 26 n = 28	613 \pm 21.1 n = 20
Porcentaje de la espermateca (C/0)	79.7 \pm 3.8 0 - 98.1 n = 30	78.8 \pm 3.5 0 - 95.1 n = 29	80.9 \pm 3.9 0 - 95.3 n = 29	70.3 \pm 7.3 0 - 99.6 n = 28
Porcentaje de la espermateca (S/0)	82.5 \pm 27 32.47 - 98.1 n = 29	81.6 \pm 2.2 39.2 - 95.1 n = 28	83.7 \pm 1.1 74.7 - 95.3 n = 28	87.9 \pm 1.6 77.1 - 99.6 n = 20

una sola vez (M) fue de 79.7%, Cuartil 25%—Cuartil 75%: 76.8—92.6%); (b) la espermateca no es elástica sino muy quitinizada y rígida, por lo que sólo puede almacenar un poco más de un eyaculado completo (Moreno 2005); (c) es posible que al aparearse una hembra con dos machos el segundo desplace el eyaculado del primero total o parcialmente, como ocurre en muchas otras especies de insectos (Thornhill y Alcock, 1983; Simmons y Siva-Jothy, 1998; Simmons, 2001), y (d) es posible que el eyaculado de los machos recientemente apareados sea de menor calidad que el de los machos vírgenes, como ocurre en otras especies de insectos (Cordero 1995, 1996, Vahed 1998, ver discusión de las posibles causas más adelante).

Antes de proceder a dar nuestra explicación, discutiremos brevemente las suposiciones c y d. La suposición c (al aparearse con una hembra el macho desplaza, parcial o totalmente, el eyaculado de los machos previos) es razonable, ya que en la espermateca no cabe mucho más de un eyaculado (ver b) y se encuentra conectada a una cámara vaginal, mucho más amplia que la espermateca, por un conducto relativamente corto (DE), aunque no recto (Fig. 2). Debido a que el pene del macho penetra bastante en la cámara vaginal, es factible que eyacule cerca de la entrada del DE y que por presión pueda sacar el eyaculado del primer macho hacia DE y depositar el suyo en la espermateca. El eyaculado desplazado podría salir de DE hacia la amplia cámara vaginal donde podrían ocurrir una o varias cosas que disminuirían la probabilidad de que fertilizara huevos. Por ejemplo, podría salir del cuerpo de la hembra a través de la apertura genital (M. Moreno nos informa que ha observado en un par de ocasiones pequeñas gotas que al parecer salieron de la apertura genital de las hembras mientras estas se acicalaban la parte posterior del cuerpo con las valvas semiabiertas). Otra posibilidad es que el medio de la cámara genital sea poco propicio para la movilidad o la supervivencia de los espermatozoides (por ejemplo, podrían ser atacados por el sistema inmune de la hembra). También es posible que, aunque no sean eliminados de la cámara vaginal y puedan sobrevivir dentro de ella, simplemente por el hecho de que esta es muy amplia sus probabilidades de fertilizar huevos sean menores que las de los espermatozoides almacenados en la espermateca que serán expulsados por la hembra en sincronía con el paso de los huevos sin fecundar y que se encontrarán con estos en la posición ventajosa que les da la ubicación de la entrada del DE (Fig. 2).

La suposición **d** (los machos recientemente apareados producen eyaculados de menor calidad que los machos vírgenes) podría deberse a que los machos recientemente apareados no son capaces de producir un eyaculado de la misma calidad que el primero que produjeron en su vida ya a que los recursos utilizados para su producción no son "renovables" (por ejemplo, en los lepidópteros los recursos necesarios para producir espermátóforos nutritivos sólo se obtienen cuando son larvas) y se van agotando después de cada cópula, o a que los machos necesitan más tiempo para reabastecer los recursos necesarios para la producción de un eyaculado de óptima calidad (Boggs, 1995). También podría ser que los machos recientemente apareados sí sean capaces de producir un eyaculado de la misma calidad que el primero que produjeron pero que no les resulte conveniente (Boggs, 1995). Es decir que la selección natural podría haber favorecido que estos machos produjeran eyaculados más pequeños que los de los machos vírgenes, por ejemplo, si el costo de elaborar un segundo eyaculado de óptima calidad fuera tan alto que produjera una disminución en la longevidad del macho (Cordero, 2000) y ésta disminución, a su vez, resultara en un decremento en el número de apareamientos que él podría tener en el futuro.

La explicación que proponemos es la siguiente: En las hembras P2 la calidad del eyaculado almacenado disminuye (y, consecuentemente, los "beneficios materiales" también) después del segundo apareamiento debido a que el segundo macho desplazó (ver **c** arriba) el eyaculado del primero con su eyaculado de menor calidad (ver **d** arriba), mientras que en las hembras P1 la calidad del eyaculado almacenado se mantiene debido a que el eyaculado del primer macho fue desplazado por el de otro macho virgen. Como las hembras que se aparearon una sola vez (M) lo hicieron con un macho virgen, el eyaculado que almacenan es más similar al de P1 que al de P2. La falta de diferencia en la producción de ninfas de las hembras P1 y las CR podría deberse a que los machos son capaces de reconocer a las hembras con las que se aparearon recientemente y al volver a copular con ellas no eyaculan, evitando así disminuir la calidad del eyaculado almacenado por la hembra. Los machos podrían volver a aparearse con las hembras principalmente para evitar que copulen con otros machos o para estimularlas más mediante el cortejo copulatorio (Eberhard, 1985, 1996). [Un estudio previo sugiere la existencia de un efecto aditivo del cortejo durante la cópula efectuado por el macho sobre la probabilidad de poner huevos de las hembras de *S. marginella* (Cuatianquiz,

Caballero y Cordero, en revisión), por lo que un macho podría beneficiarse de las cópulas repetidas sin inseminación—sobre todo si recordamos que el tiempo que pasa entre la inseminación y la puesta de huevos es de varios días]. Esto también podría explicar la falta de diferencia entre las hembras CR y M, ya que en ambos casos habrían recibido un solo eyaculado de un macho virgen [sin embargo, no es posible explicar porque las CR no produjeron más descendientes a pesar de haber recibido más cortejo copulatorio].

9. CONCLUSIONES

1. Se encontró evidencia de “beneficios materiales” de las cópulas múltiples para las hembras de *Stenomacra marginella*. Las hembras que se aparean con dos machos vírgenes produjeron mayor cantidad de ninfas que las hembras que se aparean primero con un macho virgen y después con uno previamente apareado y, marginalmente, por las que se aparean dos veces con un mismo macho.
2. La similitud en la tasa de eclosión de los huevos y las diferencias encontradas en la producción de huevos sugieren que en *S. marginella* los “beneficios materiales” son resultado de la transferencia de recursos limitantes, tales como nutrientes o sustancias estimulantes de la ovogénesis, en el eyaculado, lo cual implica que en esta especie existen regalos nupciales en el semen.
3. No se encontraron diferencias en la cantidad de eyaculado contenido en las espermatecas de las hembras de los distintos tratamientos. Ello sugiere que los machos recientemente apareados producen eyaculados de menor calidad que los machos vírgenes y que existe desplazamiento parcial o total de los eyaculados previos por el eyaculado del último macho.

10. PERSPECTIVAS

Los resultados de este trabajo nos permiten pensar en muchas investigaciones futuras de gran interés teórico. Por ejemplo, sería interesante estudiar el tipo específico de “beneficios materiales” (nutrientes, estimulantes de la maduración de huevos, etc.) y los compuestos químicos responsables de los mismos. Por otra parte, ya que la magnitud del efecto positivo que provocan en las hembras los “beneficios materiales” sugiere que su producción podría ser costosa para los machos, por lo que estudiar los posibles efectos negativos de la cópula y la producción de eyaculado para los machos podría ser de gran interés.

11. REFERENCIAS

- Andersson M. 2005. Evolution of classical polyandry: three steps to female emancipation. *Ethology* 111: 1-23.
- Andrés JA y Arnqvist G. 2001. Genetic divergence of the seminal signal-receptor system in houseflies: the footprints of sexually antagonistic coevolution? *Proc R Soc Lond B* 268: 399-405.
- Arnqvist G. 1989. Multiple mating in a water strider: mutual benefits or intersexual conflict? *Anim Behav* 38: 749-756.
- Arnqvist G y Nilsson T. 2000. The Evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Anim Behav* 60: 145-164.
- Byrne PG y Roberts JD. 2000. Does multiple paternity improve fitness of the frog *Crinia georgiana*? *Evolution* 54: 968-973.
- Birkhead TR y Møller AP. 1998. *Sperm Competition and Sexual Selection*. Academic Press. San Diego.
- Brailovsky H y Mayorga C. 1997. An analysis of the genus *Stenomacra* Stal with description of four new species, and some taxonomic rearrangements (Hemiptera: Heteroptera: Largidae). *J New York Entomol Soc* 105: 1-14.
- Boggs CL. 1995. Male nuptial gifts: phenotypic consequences and evolutionary implications. En: *Insect Reproduction*. Eláter SR y Hardie RJ. (eds.) CRC Press. Nueva Cork. pp. 215-242.
- Chapman T, Liddle LF, Kalb JM, Wolfner MF y Partridge L. 1995. Cost of mating in *Drosophila melanogaster* females is mediated by male accessory gland products. *Nature* 373: 241-244.
- Choe JC y Crespi BJ. 1997. *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Cibrián-Tovar D, Méndez-Montiel JT, Campos-Bolaños R, Yates III HO, Flores-Lara JE. 1995. *Insectos Forestales de México/ Forest Insects of Mexico*. Publicación # 6. Universidad Autónoma de Chapingo. México.
- Clutton-Brock TH y Parker GA. 1995. Sexual coercion in animal societies. *Anim Behav* 49: 1345-1365.

- Cordero C. 1995. Ejaculate substances that affect female insect reproductive physiology and behavior: honest or arbitrary traits? *J Theor Biol* 174: 453-461.
- Cordero C. 1996. On the evolutionary origin of nuptial seminal gifts in insects. *J Insect Behav* 9: 969-974.
- Cordero C. 2000. Trade-off between fitness components in males of the polygynous butterfly *Callophrys xami* (Lycaenidae): the effect of multiple mating on longevity. *Behav Ecol Sociobiol* 48: 458-462.
- Cuatianquiz C. 2002. Aspectos conductuales de la biología reproductiva de la chinche *Stenomacra marginella* (Hemiptera: Heteroptera: Largidae). Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Tlaxcala.
- Cuatianquiz C, Muñoz L y Cordero C. 2002. Comportamiento de oviposición de *Stenomacra marginella* Herrich-Schaeffer (Hemiptera: Heteroptera: Largidae) y su importancia para entender la ausencia de cuidado maternal. En: *Entomología Mexicana*. Romero-Nápoles J, Estrada-Venegas E y Equihua-Martínez A. (eds.) Sociedad Mexicana de Entomología/Colegio de Postgraduados, México. Vol. 1, pp. 76-78.
- Cuatianquiz C, Muñoz L, Oliver C, Moreno M y Cordero C. 2003. *Stenomacra marginella* (Heteroptera: Largidae): Un modelo para estudiar la evolución de la poliandria, el cortejo durante la cópula y la conducta de oviposición. En: *Fisiología, Ecología y Comportamiento: Una Propuesta Multidisciplinaria*. Martínez-Gómez M, Cruz Y, Hudson R y Lucio RA. (eds.) Universidad Autónoma de Tlaxcala. pp. 125-131.
- Crudginton HS y Siva-Jothy MT. 2000. Genital damage, kicking and early death. *Nature* 407: 855-856.
- Eberhard WG. 1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Cambridge: Harvard University Press. Crambridge.
- Eberhard WG. 1996. *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton University Press. Princeton.
- Edvardsson M y Arnqvist G. 2000. Copulatory courtship and cryptic female choice in red flour beetles. *Proc R Soc Lond B* 267: 559-563.
- Edvardsson M y Arnqvist G. 2005. The effects of copulatory courtship on differential allocation in the red flour beetle *Tribolium castaneum*. *J Insect Behav* 18: 313-321.

- Hosken DJ y Stockley P. 2003. Benefits of polyandry: a life history perspective. *Evol Biol* 33: 173-194.
- Hunter FM, Petrie M, Otronen M, Birkhead T y Møller AP. 1993. Why do females copulate repeatedly with one male? *Trends Ecol Evol* 8: 21-26.
- Ivy TM y Sakaluk SK. 2005 Polyandry promotes enhanced offspring survival in decorated crickets. *Evolution* 39: 152-159.
- Jennions MD y Petrie M. 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biol Rev* 75: 21-64.
- Kamimura Y. 2003. Effects of repeated mating and polyandry on the fecundity, fertility and maternal behaviour of female earwigs, *Euborellia plebeja*. *Anim Behav* 65: 205-214.
- Lima A. 2004. Cortejo durante la cópula en la chinche *Stenomacra marginella* (Heteroptera: Largidae) en el pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Xochimilco.
- Martin P y Bateson P. 1999. *Measuring Behaviour. An Introductory Guide*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Moreno M. 2005. Morfología del tracto reproductor del macho de *Stenomacra marginella* (Hemiptera: Heteroptera: Largidae). Tesis de Maestría. UNAM.
- Muñoz LJ. 2003. Biología de la ovoposición de la chinche *Stenomacra marginella* (Hemiptera: Heteroptera: Largidae). Tesis de Licenciatura. UNAM.
- Oliver C. 2004. Selección sexual pre y postcopulatoria en la chinche *Stenomacra marginella* (Heteroptera: Largidae). Tesis de Maestría. UNAM.
- Orsetti DM y Rutowski RL. 2003. No material benefits, and a fertilization cost, for multiple mating by female leaf beetles. *Anim Behav* 66: 477-484.
- Rowe L. 1994. The cost of mating and mate choice in water striders. *Anim Behav* 48: 1049-1056.
- Rowe L, Arnqvist G, Sih A y Krupa JJ. 1994. Sexual conflict and the evolutionary ecology of mating patterns: water striders as a model system. *Trends Ecol Evol* 9: 289-293.
- Silvestre-Monroy JM. 2001. Contribución al conocimiento bioecológico de la chinche roja *Stenomacra marginella* Herrich-Schaeffer (Hemiptera: Largidae) en tres especies del

- arbolado del campus Iztacala, México: *Acer negundo* L., *Eritrina coralloides* D.C. y *Fraxinus uhdei* (Wenz.) Ling. Tesis de Licenciatura. F.E.S. Iztacala, UNAM.
- Simmons LW. 2001. Sperm Competition and its Evolutionary Consequences in the Insects. Princeton University Press. Princeton.
- Simmons LW y Siva-Jothy MT. 1998. Sperm competition in insects: mechanisms and the potencial for selection. En: Sperm Competition and Sexual Selection. Birkhead TR y Møller AP. (eds.) Academic Press. San Diego. pp. 341-434.
- Siva-Jothy MT. 2000. The young sperm gambit. *Ecol Lett* 3: 172-174.
- Smith RL. 1997. Evolution of parental care in the giant water bugs (Heteroptera: Belostomatidae). En: The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids. Choe JC y Crespi BJ. (eds) Cambridge University Press. Cambridge. pp. 116-149.
- Thornhill R y Alcock J. 1983. The Evolution of Insect Mating Systems. Harvard University Press. Cambridge.
- Tregenza T y Wedell N. 1998. Benefits of multiple mates in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Evolution* 52: 1726-1730.
- Tregenza T y Wedell N. 2002. Polyandrus females avoid costs of inbreeding. *Nature* 415: 71-73.
- Vahed K. 1998. The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. *Biol Rev* 73: 47-78.
- Wedell N, Gage, MJG y Parker GA. 2002. Sperm competition, male prudence and sperm limited females. *Trends Ecol Evol* 17: 313-320.
- Zeh JA y Zeh DW. 2001. Reproductive mode and the genetic benefits of polyandry. *Anim Behav* 61: 1051-1063.
- Zeh JA y Zeh DW. 2003. Toward a new sexual selection paradigm: polyandry, conflict and incompatibility. *Ethology* 109: 929-950.

12. PUBLICACIONES

ESTUDIOS SOBRE LA FUNCIÓN DE LA POLIANDRIA EN LA CHINCHE *Stenomacra Marginella* (HETEROPTERA: LARGIDAE)

Cecilia Cuatianquiz^{1,2} y Carlos Cordero³

¹Centro de Investigaciones Fisiológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala; ²Maestría en Neuroetología, Universidad Veracruzana; ³Instituto de Ecología, UNAM

La poliandria es cuando una hembra se aparea con más de un macho durante una temporada reproductiva. Existe controversia acerca de las ventajas que podrían obtener las hembras al aparearse con varios machos y, de hecho, en algunas especies las hembras se comportan como si trataran de evitar aparearse con otros machos. En otras especies, sin embargo, las hembras parecen aceptar e incluso solicitar apareamientos de dos o más machos. Por lo tanto, las hembras podrían obtener beneficios al aparearse voluntariamente con más de un macho. Los beneficios que podrían obtener las hembras pueden ser de dos tipos: genéticos o materiales, aunque estos no son mutuamente excluyentes. En este trabajo se pretende poner a prueba experimentalmente algunas de las hipótesis sobre los beneficios de la poliandria en las hembras de la chinche *Stenomacra marginella*. Esta chinche es un buen sujeto para este tipo de estudio, ya que es sumamente abundante en muchas de sus poblaciones; su periodo reproductivo dura desde la segunda semana de mayo hasta la tercera semana de septiembre y el tiempo pico de la reproducción se encuentra desde la primera semana de junio hasta la segunda semana de agosto; la actividad sexual ocurre principalmente durante la mañana y se ha observado que tanto hembras como machos se aparean con más de un individuo durante la temporada reproductiva. Además, contamos con información detallada acerca de su conducta sexual. Se llevarán a cabo tres experimentos de laboratorio y un estudio observacional de campo. En el estudio de campo se evaluarán las tasas de apareamiento de machos y hembras con distintos parejas (es decir, el grado de poliginia y poliandria). En el experimento 1 se compararán hembras vírgenes apareadas una sola vez con un macho virgen con hembras vírgenes apareadas dos veces cada una pero con distinto macho virgen. En el experimento 2 se compararán hembras vírgenes apareadas dos veces con el mismo macho con hembras vírgenes apareadas dos veces, cada una con un macho distinto. En el experimento 3 se evaluará si los apareamientos entre hermanos tienen un efecto negativo sobre varios componentes del éxito reproductivo de las hembras, y si este efecto negativo se ve reducido como consecuencia de la poliandria en hembras poliándricas apareadas tanto con un hermano como con un macho no emparentado. Para este experimento se necesitarán hembras y machos que sean hermanos por lo que en el año 2002 se criarán familias de hermanos de padre y madre (obtenidos en el laboratorio a partir de algunas las hembras de los experimentos 1 y 2). En los tres experimentos se realizarán comparaciones entre tratamientos en cada una de las siguientes variables: longevidad de la hembra, número de puestas de huevos, número de huevos por puesta y porcentaje de fertilidad de los huevos.

**BENEFITS OF MULTIPLE MATING IN *STENOMACRA MARGINELLA*
(HETEROPTERA: LARGIDAE)**

Cecilia Cuatianquiz¹ and Carlos Cordero²

¹Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala; ²Instituto de Ecología, UNAM

Until relatively recently biologists believed that females of most animal species mated with just one male in a reproductive season. However, recent empirical evidence indicates that, in most cases studied, females mate with and have offspring from multiple males (*i.e.* they are polyandrous). Since females in general obtain enough sperm from one copulation to fertilize all of their eggs and pay costs for each additional mating (time and energy invested, risks, etc.), the evolution of polyandry poses an interesting problem. There are two general hypotheses: (1) a female obtains, besides sperm, additional material or genetic benefits from mating with multiple males; and (2) a male induces a female to mate multiply against her own interests.

The objective of this study is to test some specific hypotheses on the benefits of polyandry in females of the hemipteran *Stenomacra marginella*. This insect is a good study subject because field observations of marked individuals, performed as a part of this study, show that a substantial fraction of females mate with more than one male and detailed behavioural observations suggest that males are physically unable to force females to mate.

In the two experiments performed we compared several components of reproductive success (female longevity, number of egg clutches, number of eggs per clutch and egg "hatchability") of two groups of females that were virgin previous to the experiment. In the first experiment we compared females mated once with a virgin male with females mated twice (each mating with a virgin male); we found that polyandrous females lay more egg clutches with more eggs than monandrous females. In the second experiment we compared females mated twice with the same male with females mated twice with two different males; no differences were found between these females. These results suggest the existence of material benefits of multiple mating for females. This year we will perform a third experiment, in which we will manipulate male and female nutritional state, to test this idea.

Supported by CIF-UAT budget; PAPIIT-DGAPA IN235802; Instituto de Ecología, UNAM; CONACYT 191906



ANIMAL BEHAVIOR SOCIETY
XLI MEETING
OAXACA, MÉXICO 2004

ABSTRACT BOOK



Animal Behavior Society Abstracts, Oaxaca, Mexico, 12-16 June 2004

POSTER SESSION 5

TUES: Mating

MULTIPLE PATERNITY IN MARBLED SALAMANDERS (*AMBYSTOMA OPACUM*) REVEALED BY NOVEL POLYMORPHIC MICROSATELLITE DNA LOCI

Dean A Croshaw*, Maureen B Peters, Nancy A Schable, Travis C. Glenn.

Savannah River Ecology Laboratory and Dept. Biological Sciences, Univ. of New Orleans; Savannah River Ecology Laboratory; Savannah River Ecology Laboratory; Savannah River Ecology Laboratory.

Mating system evolution can be fully understood only by using polymorphic genetic markers to assign parentage in natural populations. To that end, we used an enrichment technique to isolate and sequence microsatellite DNA from two species of ambystomatid salamanders, *Ambystoma talpoideum* and *A. opacum*. We designed and optimized primer pairs for six and seven polymorphic loci for the two species, respectively. Additionally, we report successful cross-amplification of microsatellite primers developed for congeneric species at six loci in *A. opacum* and two loci in *A. talpoideum*. We used some of these loci to investigate the extent and frequency of multiple paternity in unmanipulated *A. opacum* populations. We located egg clutches and their attendant mothers at two Carolina bays in South Carolina and allowed the eggs to develop in the laboratory before hatching. We genotyped 32 hatchlings from each of 15 clutches at four microsatellite loci. Multiple paternity occurred at a high frequency; most clutches were fathered by at least two different males. However, statistical analyses showed that few clutches, if any, were sired by more than two males. Our study shows that polyandry is common in marbled salamanders and invites further investigation of mating systems in ambystomatids.

POSTER SESSION 5

TUES: Mating

EXPERIMENTAL EVIDENCE FOR DIRECT BENEFITS OF MATING FOR FEMALES OF THE *STENOMARCA MARGINELLA* (HETEROPTERA: LARGIDAE)

Cecilia Cuatianquiz Lima*, Carlos Cordero.

Maestría en Ciencias Biológicas, CTBC-UAT/UNAM; Instituto de Ecología, UNAM.

Females of many species are polyandrous. Since females pay costs for each additional mating, the evolution of polyandry poses an intriguing problem. If polyandry is adaptive for females, they should obtain material or genetic benefits that exceed the costs of multiple mating. Material benefits are particularly interesting because they can be obtained in the absence of polyandry by mating repeatedly with one male. The objective of this study was to determine if polyandry and/or repeated matings are beneficial to females of *Stenomacra marginella*. In a first experiment we compared several fitness components of females mated once (monandrous) and females mated twice (polyandrous); we found that polyandrous females lay more egg clutches and more eggs than monandrous females. In a second experiment we compared females mated twice with the same male with females mated twice with two different males; we found no differences between these females. The results suggest the existence of material (i.e. direct) benefits of repeated mating for females, but not from polyandry per se. CONACyT:CC 177851; CTBC-UAT & PAPIIT/DGAPA (IN235802) UNAM.

POSTER SESSION 3

MON: Cognition, Learning, Development

PHENOTYPIC PLASTICITY ON SEXUALLY DIMORPHIC TRAITS OF *ACHETA DOMESTICUS* (ORTHOPTERA: GRILLIDAE). ARE FEMALES MORE PLASTIC THAN MALES?

Lourdes Juárez, Denisse Monterrubio-Pasapera, Raúl Cueva del Castillo*.

Lab. de Ecología; UBIPRO; FES Iztacala, UNAM; Lab. de Ecología; UBIPRO; FES Iztacala, UNAM; Lab. de Ecología; UBIPRO; FES Iztacala, UNAM.

High levels of genetic variation have been found in sexually selected traits. Phenotypic plasticity can explain how the genetic variation is maintained in these traits. We analyzed the effect of the genotype, the environment (high and low nutrient diets) and their interaction (reaction norm) in the phenotypic expression of three sexually dimorphic traits (pronotum width, left hind tibia length, and left forewing width), and in females ovipositor length of the cricket *Acheta domesticus*. The forewing of *A. domesticus* and the ovipositor of other crickets species are target of selection. Because generally, sexual selection is stronger in males than females, we expected lower levels of genetic variance and plasticity in males than females, and in traits strongly related to fitness. We found a significant effect of the genotype, environment and their interaction in the expression of the four morphological traits. However, genotype and genotype*diet interaction had the lowest effect on the forewing width, and in the female's ovipositor. Phenotypic plasticity can explain why sexually selected traits are associated with high levels of genetic variation, but our results suggest that phenotypic plasticity can evolve by natural and sexual selection.

PROCEEDINGS of

THE XIXTH INTERNATIONAL CONGRESS OF ZOOLOGY

AUGUST 23-27, 2004, BEIJING, CHINA



CONVENING ORGANIZATIONS

Chinese Zoological Society - www.czs.ioz.ac.cn

Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences - www.ioz.ac.cn

Wildlife Conservation Association - www.cwca.org.cn

International Conference Centre for Science and Technology

SPONSORING ORGANIZATIONS

China Association for Science and Technology - www.cast.org.cn

Chinese Academy of Sciences - www.cas.ac.cn

Department of Wild Fauna & Flora Conservation, State Forestry
Administration - www.forestry.gov.cn

National Natural Science Foundation of China - www.nsf.gov.cn

International Fund for Animal Welfare - www.ifaw.org

Wildlife Conservation Society - www.wcs.org

Beijing Zoological Society

Chinese Committee for International Union of Biological Sciences

CLASSIFICATION TREES AS A METHOD FOR CONSTRUCTING IDENTIFICATION KEYS FOR ERIOPHYOID MITES (ACARI: ERIOPHYOIDEA)

A. Skoracka¹ and L. Kuczynski²

¹Department of Animal Taxonomy and Ecology, Institute of Environmental Biology, Adam Mickiewicz University, Szamarzewskiego 91 A, 60-569 Poznan, Poland; skoracka@amu.edu.pl

²Department of Animal Morphology, Institute of Environmental Biology, Adam Mickiewicz University, 28 Czerwca 198, 61-485 Poznan, Poland; lechu@amu.edu.pl

Eriophyoid mites are obligatory phytophages and have a significant economic importance as pests. The identification of organisms, especially such minute as eriophyoid mites, can be difficult and time consuming, even for highly specialized researchers. We decided to test whether the taxonomic identification of eriophyoid species can be more effective when applying the methodology of classification trees. The aim of our study was to classify eriophyoid species using classification trees and then to compare these results with the conventional method. The classification was based on 13 qualitative and 89 morphometric traits taken for each of the 485 specimens from 6 genera and 28 species. The first step was to construct the key traditionally regarding between-species relationships. Then, classification trees method was used to construct keys, for genera and species separately. Several op-

tions, answering the various levels of difficulty and scientific experience, were applied: using a "blind" approach with all traits, traits diagnostic for genera, traits diagnostic for species, qualitative traits only, etc. The results obtained by applying the classification trees were not in agreement with those obtained by the conventional method, except the key for genera made using traits diagnostic for genera, and the key for *Abacarus* sp. made using traits thought to be significant for species. Therefore, the classification trees cannot be used for providing keys reflecting phylogenetic relationships. However, this method has the advantage that it easily gives a graphical presentation of the structure of the key and can be used as a supplementary tool in constructing keys for large datasets.

MULTIPLE MATING IN *STENOMACRA MARGINELLA* (HETEROPTERA: LARGIDAE): ADAPTIVE POLYANDRY OR BENEFITS OF REPEATED MATING?

C. Cuatlanquiz¹ and C. Cordero²

¹Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala, México

²Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal # 262, Tlaxcala 90000 México
cecylicl@hotmail.com

Until relatively recently biologists believed that females of most animal species mated with just one male in a reproductive season. However, recent empirical evidence indicates that in many species females mate, and have offspring from, multiple males (*i. e.* they are polyandrous). Since females in general pay costs for each additional mating, the evolution of polyandry poses an interesting problem. If polyandry is adaptive for females, they should obtain material or genetic benefits that exceed the costs of multiple mating.

Our aim was to test if females of the heteropteran *Stenomacra marginella* obtain benefits from multiple mating and to distinguish if such benefits result from polyandry or repeated mating. This insect is a good

study subject because a substantial fraction of females mate repeatedly and the males are physically unable to force females.

In the two experiments performed we compared several components of reproductive success of two groups of females that were virgin prior to the experiment. In the first experiment we compared females mated once with a virgin male (monandrous) with females mated twice, each time with a virgin male (polyandrous); we found that polyandrous females laid more clutches and with more eggs than monandrous females. In the second experiment we compared females mated twice with the same male with females mated twice with two different males; no differences

were found between these females. These results suggest the existence of material benefits of multiple mating for females, but not from polyandry *per se*.

(Supported by CTBC-UAT & PAPIIT/DGAPA (IN235802) UNAM.)

639

STUDY OF SELECTIVE FEEDING BY THE MARINE CLADOCERAN *PENILIA AVIROSTRIS* USING HPLC ANALYSIS OF PHYTOPLANKTON MARKER PIGMENTS

C. K. Wong and Y. Y. Siu

Department of Biology, The Chinese University of Hong Kong, Shatin, Hong Kong, China
chongkimwong@cuhk.edu.hk

The marine cladoceran *Penilia avirostris* has a sporadic, but almost year-round occurrence in Tolo Harbour, Hong Kong. Information on the feeding ecology of this abundant grazer is of central importance to the understanding of the phytoplankton dynamics in Tolo Harbour. The work described here concerns the used phytoplankton pigments as markers to estimate spatial and temporal changes in the food selectivity of *P. avirostris*. Samples were collected at roughly monthly intervals at two stations in the inner part of Tolo Harbour from Feb. 2003 to Jan. 2004. The phytoplankton pigments chlorophyll *c3*, peridinin, fucoxanthin, alloxanthin and lutein were used as markers for prymnesiophytes, dinoflagellates, diatoms, cryptomonads and green algae, respectively. Composition of marker pigments in *P. avirostris* was compared to that in phytoplankton samples collected at the time of zooplankton sampling. *P. avirostris*

showed positive selection for diatoms, cryptomonads and green algae, but selected against dinoflagellates and prymnesiophytes. Selection on diatoms was strong regardless of their abundance in the water column. In comparison, the amount of cryptomonads, green algae and dinoflagellates ingested by *P. avirostris* appeared to change with the composition of the phytoplankton community. *P. avirostris* exhibited positive selection for dinoflagellates only when the dinoflagellate population was dominated by *Prorocentrum* spp. Selectivity on dinoflagellates was negative when the dinoflagellate population was dominated by *Scrippsiella* spp. and *Noctiluca scintillans*. Selectivity pattern exhibited by *P. avirostris* was supported by laboratory grazing experiments. Grazing rates on diatoms, cryptomonads and green algae were higher than those on dinoflagellates and prymnesiophytes.

640

MONGOLIAN FISH BIODIVERSITY AND ECOLOGY

Dulmaa Ayuriin

Institute of Biology, Mongolian Academy of Sciences Ulaanbaatar-51, Mongolia
ecolab@maginet.mn

The origins of Mongolia's present day hydrogeology can be traced back to the Cretaceous period. In the lower Cretaceous, an enormous inland lake filled the Altai and Hangai drainage area, and formed large basins without external drainage of the type presently found around the Aral and Caspian Seas. This great Central Asian basin is thought to have broken up by the end of the Cretaceous. The modern topography of the region was shaped by alpine uplifts at the end of the Pleistocene. The enormous Baikal system, including Lake Hovsgol and the Darhad basin, was formed in a geologically rapid series of events perhaps

25 million years ago. To the west, during the same geologic period, the Great Lakes Hollow was formed as a large independent water system. Mongolia has over 50000 km of large rivers suitable for fisheries, and thousands of lakes, the total area of which is about 15.995 km². The largest, Lake Hovsgol in the Arctic Ocean catchment, has a fishery potential of 2000 - 4000 t/yr. Lake Buyr in the Pacific Ocean catchment, shared by Mongolia and China, has the most productive and popular sites for fishing. Lakes in the endorheic Central Asian Internal Basin have promise both from the point of view of commer-

Historia de una chinche

Cecilia Cuatianquiz Lima



Es posible que algún día, sentado bajo la sombra de un árbol o caminando por los jardines de tu ciudad, hayas encontrado algunos insectos de color café con franjas rojizas. Tal vez te hayas preguntado ¿qué cosa son? o bien ¿qué tipo de vida llevan dado que están todo el tiempo encima de un árbol?

Resulta que lo que acabas de ver es un tipo de insecto que pertenece al orden de los Heterópteros, comúnmente conocidos como chinches (curiosamente en el sur del DF las conocen como "Willis"). En realidad estos insectos se llaman, desde el criterio de la ciencia, *Stenomacra marginella* y tienen una vida muy interesante.

Un poco de antecedentes

Estas chinches se encuentran desde Estados Unidos hasta Brasil. En México están prácticamente a lo largo de toda la zona centro y sur del país, y no porque se desplacen cientos de kilómetros para poder habitar todas estas áreas como lo harían otros insectos, por ejemplo la mariposa monarca. Las chinches nacen en un sólo lugar y la mayoría se quedan ahí durante toda su vida, pero algunas se desplazan de un lugar a otro por medio del viento o viajando en nuestra ropa, ya que no vuelan. Estos pequeños movimientos son la causa de que habiten en muchas regiones.

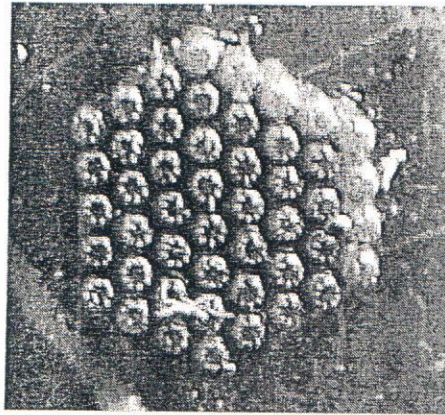
Las chinches se encuentran en árboles de distintas especies como el tepozán, el colorín, el álamo blanco, el sauce, el pirul y el trueno, ubicados principalmente en zonas perturbadas, transitadas

o rodeadas de basura. ¿Cómo sabemos esto? ¡Ah, tú mismo lo puedes corroborar! Búscalas en el parque de tu ciudad o en el jardín de tu casa y seguro encontrarás alguna. Sin embargo, cuando las buscas dentro de un bosque o donde no haya perturbación, raramente las verás.

¿Y la historia?

Les contaré lo que pasa con las chinches, al menos con las del Distrito Federal y Tlaxcala. Cuando las hembras ponen sus huevos, generalmente en zonas muy expuestas (hojas, troncos, las ramas más delgadas del árbol e incluso sobre piedras, alambres, basura o bardas), los colocan con mucho orden y en grupos de entre 35 y 40 huevos. A este grupo se le denomina "puesta". Una vez que los han terminado de poner (oviposición) se alejan y no vuelven. Este comportamiento es poco común, pues otros insectos que ponen puestas con un menor número de huevos, los entierran en el suelo, los ponen de uno en uno y a diferentes distancias o por lo menos se quedan a cuidarlos para reducir el número de huevos perdidos por depredación o parasitismo y protegerlos de las inclemencias del ambiente.

En estas chinches el nulo cuidado a la puesta es debido probablemente a que no tienen depredadores, a pesar de que ésta es muy llamativa (por el número de huevos y la coloración anaranjada). Sin embargo, los huevos son parasitados por una avispa. El color anaranjado puede tener dos funciones: atraer enemigos naturales o ser indicador de que son tóxicos y peligrosos (la coloración de



Puesta de huevos.

advertencia es llamada aposemática). Por lo tanto, el número de huevos perdidos es mínimo y las hembras no necesitan invertir su tiempo en cuidarlos.

Después de 18 días las chinches salen de los huevos midiendo unos dos milímetros de largo, a estas chinches se les conoce como ninfas. Generalmente el primer estadio ocurre entre julio y agosto. En esta primera etapa de su desarrollo la parte del cuerpo de la ninfa que corresponde a la cabeza y el tórax es negra, mientras que la que corresponde al abdomen es roja. Pasado este tiempo, crecen un milímetro más y su cuerpo ahora es esencialmente negro con una mancha roja a la altura del abdomen. De septiembre a marzo lo único que varía es su tamaño; de acuerdo con los milímetros que crezcan se dirá que las ninfas están en tercer,



1er. Estadio Ninfal.

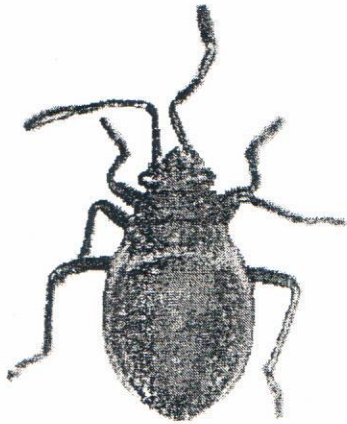
cuarto o quinto estadio. Hasta este momento no se puede distinguir entre el macho y la hembra. Las ninfas son gregarias y los grupos de hermanos (as) se mantienen juntos durante los primeros días; a medida que crecen, estos se fusionan con otros grupos para formar grandes agrupaciones de cientos de individuos, que se encuentran sobre la corteza del árbol. A pesar de ser casi un ejército de ninfas, la mayoría de las veces no las vemos, ya que podemos confundirlas con la coloración del árbol, debido a que las chinches no tienen mucha movilidad. Esto último es muy interesante, pues no sabemos de qué se alimentan durante todo este tiempo. Las chinches tienen un aparato bucal chupador y con éste succionan el alimento. También podríamos pensar que succionan la corteza, sin embargo, no hemos visto que los árboles sufran daños notables.

La gran transformación

En marzo sucede algo extraordinario: las ninfas que eran negras y con una sola mancha roja en el abdomen, ahora son color café oscuro con franjas rojizas en los costados del abdomen y el perímetro del tórax. Su medida también ha cambiado, son más alargadas y pueden alcanzar longitudes entre 9 y 12 milímetros. Han llegado al estadio adulto y ya se pueden diferenciar las hembras de los machos. Las hembras tienen un cuerpo ligeramente más grande y ancho que los machos, y la parte final del abdomen es redondo. Los machos, a diferencia de las hembras, tienen la parte final del abdomen plano y está rodeado por una franja rojiza.

Durante las siguientes seis semanas las chinches siguen sin involucrarse en muchas actividades.

Por la mañana bajan de los árboles al suelo o a las banquetas a buscar alimento. Las chinches se alimentan principalmente de excremento de aves e insectos muertos, incluyendo a los de su propia especie. Cuando hay huevos de su misma especie algunos adultos llegan a succionarlos. También podemos verlas alimentándose de secreciones de basura, pero rara vez se les encuentra succionando las hojas de sus hospederos. Esto podría explicar por qué la distribución de las chinches está restringida a las zonas



2do. Estadío Ninfal.

perturbadas, pues su dieta les permite desarrollarse en zonas donde encuentran grandes cantidades de desperdicios alimenticios producidos por los humanos.

La hora de buscar pareja

En mayo comienzan las lluvias y todo se vuelve una locura: tanto hembras como machos caminan por todo el árbol, arbustos y pastos cercanos en busca de pareja. Cuando el macho encuentra a una hembra realiza una serie de conductas complejas, denominadas "cortejo precopulatorio". Si la hembra no acepta copular con ese macho, su mayor tamaño le permite escapar fácilmente y seguir su camino. En cambio, si la hembra acepta al macho, sus genitales se acoplan y quedan en posición vertical cola-cola. Pero ahí no termina todo, pues el macho ahora realiza una serie de conductas denominadas "cortejo copulatorio". No se sabe

quién decide terminar la cópula, algunas veces ésta termina espontáneamente, otras veces la hembra ejerce presión sobre el macho hasta que se separan. También se pueden ver machos copulando con hembras muertas o hembras copulando con machos muertos.

En otros insectos el macho se queda acompañando a la hembra hasta que pone huevos (a ello se le denomina "resguardo de pareja") para evitar que copule con otro macho y de este modo asegurar su paternidad. Con estas chinches no sucede eso, pues una vez que termina la cópula tanto el macho como la hembra toman rumbos diferentes y cada uno puede copular con una nueva pareja casi inmediatamente. A las hembras que copulan con más de un macho durante la temporada reproductiva se les conoce como hembras poliándricas y a los machos que copulan con más de una hembra se les llama poligínicos.

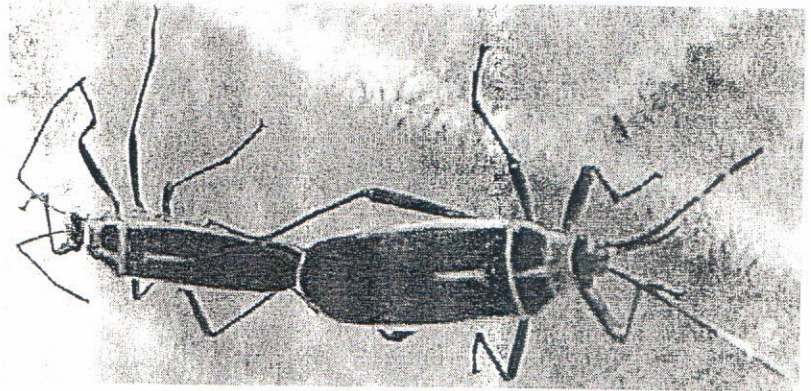
Las hembras ponen sus huevos entre 15 y 30 días después de la primera cópula. Sin embargo, no todas las chinches que copulan podrán tener hijos, ya que tanto la hembra como el macho son parasitados por una mosca, posiblemente cuando son adultos sin actividad sexual, la cual se aloja en su abdomen y se los va comiendo poco a poco. Por tanto las hembras no producen huevos.

La temporada reproductiva dura cuatro meses, de mayo a septiembre. Durante el

segundo y tercer meses podrás encontrar muchas parejas de chinches copulando, pero conforme pasa el tiempo irás viendo menos. Después de la temporada reproductiva todos los adultos se mueren. Es por eso que sólo aparecen durante un corto periodo de tiempo.

Finalmente

Las chinches *Stenomacra marginella* son una especie que en los últimos años ha llamado la atención por el incremento explosivo de su población en la zona centro de nuestro país. Puede ser que la escasa selectividad de sitios de oviposición, la dieta omnívora y la poca abundancia de enemigos naturales (posiblemente provocado por el uso indiscriminado de insecticidas), les permitan sobrevivir y



Cortejo copulatorio.

desarrollarse adecuadamente en condiciones muy diversas y favorezcan un incremento poblacional excesivo. Por otro lado, es importante señalar que no se sabe si las chinches son dañinas para el ser humano.

Los insectos son actualmente el grupo de animales con el mayor número de especies que habitan el planeta. De la mayoría de ellas se desconoce su historia de vida. *Stenomacra marginella* es sólo un ejemplo de lo interesante y compleja que puede ser la historia de los insectos.