

03058
7

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO



INSTITUTO DE ECOLOGIA

SELECCION SEXUAL EN *SPHENARIUM*
PURPURASCENS (ORTHOPETERA:
PYRGOMORPHIDAE)

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
DOCTOR EN ECOLOGIA
P R E S E N T A :
RAUL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA

MEXICO, D. F.

274397

2000



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Con gratitud a la U.N.A.M.
La institución a la que le debo mi formación
profesional

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer en primer lugar al Dr. Juan Nuñez por haberme dirigido esta tesis, en un principio un poco alejada de sus principales interés, pero enmarcada dentro de un área común para los dos, la biología evolutiva. Por el apoyo académico y logístico que me brindó durante el tiempo en que convivimos, gracias.

Agradezco también a los otros miembros de mi comité tutorial, la Dra. Betty Benrey, que en el lapso que fue miembro de mi comité aportó valiosas sugerencias a mi trabajo. A los doctores César Domínguez y Constantino Macías, de los cuales recibí una gran retroalimentación durante el desarrollo de mi proyecto de investigación y que en gran medida contribuyeron en mi formación como investigador. Asimismo quisiera agradecerles a los miembros de mi comité evaluador, Dr. Daniel Piñero, Dr. Rodolfo Dirzo, Dr. Hugh Drummond, Dr. Arturo Flores y Dr. Carlos Cordero, por las valiosas aportaciones que realizaron para mejorar esta tesis. En especial quiero reiterar mi agradecimiento a Carlos Cordero, las discusiones que tuve con él durante la realización de mi tesis de licenciatura y a lo largo del posgrado han sido de gran valor para mí y para este trabajo.

A los técnicos Biol. Ruben Pérez Ishiwara, Biol. Aldo Valera y Pas de Biol. Jesús Vargas les agradezco el apoyo logístico y técnico que me brindaron en diferentes etapas del desarrollo de mi proyecto de investigación.

La bióloga Beatriz Contreras y Rafael Torres merecen un reconocimiento especial. Su ayuda en el trabajo de campo y laboratorio fue insustituible e invaluable. Asimismo, quiero agradecer a César González, Alejandro Moyaho, Gumersindo Sánchez, Georgina Jiménez, Raúl Alcalá y Ernesto Vega él haberme ayudado a construir las jaulitas para mis bichos.

Estoy en deuda con Eduardo Rendon, Guadalupe Andraca, Sandra Chediack, Fred Vergara, Eneida Montesinos, Aurora Gamez, Miguel Moreno, Ana Cadena, Horacio Medina, Juan Jesús Hernández, Andrés Montesinos, Armando López y Alejandro Moyaho, quienes fueron de gran ayuda cuando realicé las colectas de chapulines en el centro y sur del país.

También quisiera agradecer los valiosos comentarios que en su momento hicieron al manuscrito Alvaro Chaos, León Martínez, Juan Fornoni y Pedro Luis Valverde.

Finalmente le agradezco al CONACyT el haberme apoyado con una beca crédito durante el tiempo que duraron mis estudios doctorales (agosto de 1995 - julio de 1999) y al Instituto de Ecología de la UNAM por el apoyo otorgado durante los meses de septiembre a noviembre de 1999 para la conclusión de ésta tesis.

Contenido

Resumen

Introducción general

Antecedentes

- Capítulo 1. The role of body size in mating success of *Sphenarium purpurascens* in Central Mexico
- Capítulo 2. Sexual selection on maturation time and body size in *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae): Correlated response to selection
- Capítulo 3. Protandria y el éxito de apareamiento de las hembras en *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae)
- Capítulo 4. Plasticidad fenotípica en el tamaño y el tiempo de desarrollo del chapulín *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae)
- Capítulo 5. Dimorfismo sexual en el tamaño corporal y selección sexual a lo largo del área de distribución del chapulín *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae)
- Discusión general

SELECCION SEXUAL EN *SPHENARIUM PURPURASCENS* (ORTHOPTERA:
PYRGOMORPHIDAE).

Resumen.- Se midió en el campo la intensidad y modo de la selección sexual actuando conjuntamente sobre la fecha de maduración sexual y el tamaño corporal en el chapulín polígamo y univoltino *Sphenarium purpurascens*. Los análisis estadísticos indicaron que las presiones selectivas favorecieron a los machos grandes y/o protándricos, los cuales alcanzaron el mayor éxito de apareamiento. A su vez, la evidencia correlativa indicó que la selección actúa simultáneamente sobre la fecha de maduración y el tamaño corporal. Así, la selección debería fortalecer la relación entre un gran tamaño corporal y una fecha de maduración temprana. Una serie de trabajos teóricos sugieren la existencia de una disyuntiva entre alcanzar un gran tamaño corporal y una fecha temprana de maduración sexual en los insectos. Este trabajo no apoya la existencia de este tipo de disyuntiva. Recientemente una serie de estudios teóricos y empíricos como el reportado aquí, sugieren que la disyuntiva entre alcanzar una maduración temprana y alcanzar un gran tamaño no tiene necesariamente por que ocurrir, si la tasa de crecimiento (frecuentemente considerada como constante) es afectada por factores ambientales y genéticos.

Abstract.—Was measured in the field the intensity and mode (i.e., directional, stabilizing) of sexual selection acting jointly on body size and time of sexual maturity in the univoltine, polygamous, grasshopper *Sphenarium purpurascens*. Statistical analyses indicated that selection favored large and/or protandrous males in terms of a high mating success. At the same time, evidence of correlational selection acting simultaneously on body size and time to sexual maturity was found. Thus, selection should strengthen the relationship between body size and the time of sexual maturity. Theoretical work suggest the existence of a trade-off between reaching a large size and early sexual maturation in insects. The present study does not support the existence of this kind of trade-off. Recent theoretical and empirical work like the one reported here suggests that such a trade-off may not be necessarily expected if growth rates (often assumed to be invariable) are affected by environmental and genetic factors.

Introducción general

La teoría de la selección sexual ha sido propuesta para explicar las estructuras epigámicas de los machos de muchas especies animales (Darwin 1859). Este proceso se origina a partir de los diferentes costos energéticos que implica la producción de los gametos para cada sexo y la imposición de diferentes límites a su éxito reproductivo (Trivers 1972). Los machos invierten menos recursos en la producción de una célula sexual, mientras que las hembras invierten una considerable cantidad de recursos para la formación de un óvulo y en el aprovisionamiento del cigoto una vez que el óvulo es fecundado. De esta forma el éxito reproductivo de los machos no depende de su capacidad para producir células sexuales, sino de su habilidad para fecundar los huevos con estas células. En contraste, el éxito reproductivo de las hembras está limitado por su capacidad de producir huevos viables para ser fertilizados. Como resultado de estas diferencias la selección sexual puede actuar intersexual (elección de pareja) e intrasexualmente (Darwin 1871). La selección intrasexual consiste en la competencia entre los miembros de un mismo sexo, típicamente los machos, por el acceso a las hembras. La competencia entre los machos por el acceso a las hembras es común en la naturaleza (Eberhart 1982, Otronen 1983, Faber y Baylis 1993). Las hembras al aparearse con los vencedores de las contiendas entre los machos o por elegir activamente a su pareja, pueden obtener recursos que pueden utilizar para producir huevos o para la crianza de su progenie (Trivers 1972, Gwynne 1982, Cordero 1995) y o beneficios genéticos, si los atributos que seleccionan son heredables (Charlesworth 1987, Macías García 1993).

Tanto la selección intersexual como la intrasexual pueden explicar el origen así como el mantenimiento de atributos como ornamentos y armas (Eberhart 1982, Otronen 1983, Faber y Baylis 1993), patrones de coloración (Endler 1980), tamaño corporal (Siva-Jothy 1987, Wedell y Sandber 1995) o diferencias en las fecha de maduración sexual de machos y hembras (Thornhill y Alcock 1983).

Debido a la diversidad de sus sistemas de apareamiento y a su abundancia, los insectos facilitan el estudio de los mecanismos de selección sexual. En este trabajo se analizó la acción de la selección natural sobre el tamaño corporal y la protandria (i.e., el hecho de que los machos emergen o alcanzan la madurez sexual antes que las hembras; Thornhill y Alcock 1983) en el chapulín *Sphenarium purpurascens*. En los insectos los individuos de mayor tamaño frecuentemente alcanzan el mayor éxito en el apareamiento. Esto se puede deber a la competencia entre machos (Johnson 1982, McCauley y Wade 1978, Siva-Jothy 1987, Otronen 1988) o a la elección de pareja por parte de las hembras (Capone 1995, Moore 1994, Simmons 1987). Asimismo, la protandria también puede ser el resultado evolutivo de la competencia entre machos por el acceso a las hembras, ya que los machos que maduran antes que el promedio de la población pueden potencialmente alcanzar un mayor número de apareamientos (Hasting 1989, Thornhill y Alcock 1983, Wang *et al* 1990, Wicklund y Fagertröm 1977, Wicklund y Solbreck 1982). El tener un gran tamaño corporal y el ser protándrico pueden ser atributos adaptativos para los machos, sin embargo, se consideraba que ambos atributos podrían ser mutuamente excluyentes. Se planteaba que un macho sólo podría madurar al principio de la temporada de apareamiento a costa de reducir su tiempo de desarrollo y alcanzar un menor tamaño (Thornhill y Alcock 1983). En este trabajo se analiza el valor adaptativo de ambos caracteres para los machos de

S. purpurascens y se plantea la posibilidad de que la protandria pueda ser una característica adaptativa también para las hembras.

Cada capítulo de este trabajo explora un aspecto particular del sistema de apareamiento de *Sphenarium purpurascens*, así como sus implicaciones evolutivas. En el primero se exponen los antecedentes sobre la conducta reproductiva del chapulín *Sphenarium*

purpurascens. En los acrididos los estudios sobre selección sexual se han centrado en el estudio de las señales auditivas involucradas en la localización, identificación y el cortejo de la pareja (Whitman 1990). Sin embargo, varios acrididos no tienen la capacidad de cantar. En estos grupos los mecanismos de cortejo han sido poco estudiados (Riede 1987).

En los chapulines de las subfamilias Cyrtacanthacrininae y Romelinae y de la familia Pyrgomorphidae los machos acosan a las hembras intentando aparearse con ellas. Las hembras responden a los intentos de cópula realizando sacudidas para liberarse del macho (Otte 1970, Whitman y Orzak 1985, Wickler y Seibt 1985, Cueva del Castillo *et al* 1999).

En este capítulo se describe la conducta de apareamiento del chapulín y se exploran las implicaciones del tamaño corporal en la competencia entre machos y en el acceso a las hembras. También se analiza la relación entre el tamaño de las hembras y su fecundidad y se plantea la posibilidad de la ocurrencia de protandria en la población de estudio.

En el capítulo 2 se analiza el efecto del tamaño corporal y la fecha de maduración sexual sobre el éxito de apareamiento de los machos de *S. purpurascens*. Históricamente se ha considerado que la protandria puede ser adaptativa para los machos (Thornhill y Alcock 1983); sin embargo, también podría ser el resultado de las presiones selectivas que

favorecieran la eclosión tardía o períodos de desarrollo más prolongados en las hembras. En el capítulo 3 se exploran las posibles ventajas de la protandria en el éxito de apareamiento de las hembras de *S. purpurascens*. Las hembras podrían reducir el riesgo de morir sin

aparearse si alcanzan la madurez sexual después del pico de reclutamiento de los machos. momento en el cual tienen la mayor probabilidad de ser apareadas (Thornhill y Alcock 1983, Zonneveld y Metz 1991). También es posible que una hembra que madura después del pico de reclutamiento de los machos pueda tener un mayor número de machos entre los cuales elegir una pareja reproductiva (Wiley y Poston 1996).

Se ha demostrado que el éxito de apareamiento de un macho está afectado por su tamaño corporal y el momento en el que alcanza la madurez sexual. Sin embargo, para que exista respuesta evolutiva a la selección natural es necesario que los atributos sobre los que actúa tengan una base genética. Si la varianza genética de la población se ha agotado o la interacción entre el genotipo y el ambiente afecta una gran proporción de la expresión fenotípica, la respuesta evolutiva a la selección natural se reduciría. En el capítulo 4 se explora el impacto de dos factores ambientales en el desarrollo de los chapulines: la humedad y la cantidad de alimento que consumen. También se discuten las implicaciones evolutivas de la interacción entre el genotipo de los organismos y el ambiente.

Finalmente en el capítulo 5 se analiza el impacto de la selección sexual sobre el tamaño corporal en varias poblaciones de *S. purpurascens*. Las presiones selectivas pueden cambiar espacial y temporalmente. *Sphenarium purpurascens* ofrece las condiciones idóneas para analizar el efecto de la selección sexual sobre varias poblaciones y sus repercusiones evolutivas, ya que esta especie tiene una extensa distribución y es localmente abundante. La variación fenotípica podría diferir entre poblaciones por factores históricos, ambientales y/o por la magnitud de las presiones selectivas. En el caso de la selección sexual, ésta puede incrementar la magnitud del dimorfismo sexual en aquellas poblaciones sobre las que actúa con mayor intensidad (Fairbairn y Preziosi 1994).

Literatura Citada

- Arak, A. 1988. Callers and satellites in the natterjack toad: evolutionary stable decisions rules. *Anim. Behav.* 36: 416-432.
- Capone, T.A, 1995. Mutual preference for large mates in green stink bugs. *Acrosterum hilare* (Hemiptera: Pentatomidae). *Anim. Behav.* 49: 1335-1344.
- Charlesworth, B. 1987. The heritability of fitness. In: *Sexual Selection. Testing the alternatives* (Ed. by J.W. Bradbury y M.B. Andersson) pp 21-40 John Wiley and sons. New York.
- Cordero, C. 1995. Ejaculate substances that affect female insect reproductive physiology and behavior: honest or arbitrary traits? - *J. Theor. Biol.* 174: 453-461.
- Cueva del Castillo, R., Núñez-Farfán, J y Cano-Santana, Z. 1999. The role of body size in mating success of *Sphanarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) in Central México. *Ecol. Entomol.* 2: 146-155.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the strunggle for life.* Sarpe. John Murray. London
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex.* John Murray. London
- Eberhard, W.G. 1982. Beetle horn dimorphism: Making the best of a bad job. *Am. Nat.* 119: 420-426.
- Endler, J. A. 1978. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 34: 76-91.
- Faber, D.B. y Baylis, J. 1993. Effect of body size on agonistic encounters between male jumping spider (Araneae: Salticidae). *Anim. Behav.* 45: 289-299.

- Fairbairn D.J. y Preziosi, R.F. 1994. Sexual selection and the evolution of allometry for sexual size dimorphism. *Am. Nat.* 144: 101-118.
- Gwynne, D. 1982. Mate selection by female katydids (Orthoptera: Tettigoniidae, *Conocephalus nigroplerum*). *Anim. Behav.* 30: 734-738.
- Hasting, J. 1989. Protandry in western cicada killer wasps (*Sphecius grandis*, Hymenoptera: Sphecidae): an empirical study of emergence time and mating opportunity. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25: 255-260.
- Johnson, L.K. 1982. Sexual selection in a brentid weevil. *Evolution.* 36. 251-262.
- Macías - García, C. 1993. Una panorámica sobre selección sexual. En: *Tópicos de biología evolutiva. Diversidad y adaptación.* (Ed. Juan Núñez - Farfán y Carlos Cordero), pp 85-95. U.N.A.M. México.
- McCauley, D.E. and Wade, M.J: 1978. Female choice and the mating structure of a natural population of the soldier beetle *Chauliognathus pennsylvanicus*. *Evolution* 32: 771-775.
- Moore, A.J. 1994. Genetic evidence for the "good genes" process of sexual selection. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 235-241
- Otronen, M. 1988. Intra and intersexual interactions at breeding burrows in the horned beetle, *Coprophana euenisifer*. *Anim. Behav.* 36: 741-748.
- Otte, D. 1970. A comparative study of communicative behavior in grasshoppers. *Misc. Pubbl. Mus. Zool. Univ. Mich.* 141: 1-168.
- Riede, K. 1987. A comparative study of mating behaviour in some neotropical grasshoppers (Acridoidea). *Ethology* 76: 265-296.
- Robertson, J.G.M. 1986. Female choice, male strategies and the role of vocalizations in the Australian frog *Uperoleta rugosa*. *Anim. Behav.* 34: 773-784.
- Simmons, L.W. 1991. Female choice and relaydness of mates in the field *cicket Gryllus bimaculatus*. *Anim. Behav.* 41: 493-501.

- Siva-Jothy, M. 1987. Mate securing tactics and the cost of fighting in the Japanese horned beetle, *Allomyrina dichotoma*. *J. Ethol.* 5: 165-172.
- Thornhill, R. and Alcock, J. 1983. *The evolution of insects mating systems*. Harvard University Press, Cambridge M.A. 546 pp.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and descent of man.*, (Ed. by B Campbell), pp 136-179. Aldine, Chicago.
- Wang, G., Greenfield, M.D. y Shelly T.E. 1990. Intermale competition for high quality host-plants: the evolution of protandry in a territorial grasshopper. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 191-198.
- Wedell, N. y Sandberg, T. 1995. Female preference for large males in the bushcricket *Requena* sp. 5 (Orthoptera: Tettigonidae). *J. Insect. Behav.* 8: 513-522.
- Whitman, D.W. and Orsak, L. 1985. Biology of *Taeniopoda eques* (Orthoptera: Acrididae) in southeastern Arizona. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 78: 811-825.
- Wicklund, C. y Fagertröm, T. 1977. Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. *Oecologia* 31: 153-158.
- Wicklund, C. y Solbreck, C. 1982. Adaptive versus incidental explanations for the occurrence of protandry in a butterfly, *Leptidea sinapis* L. *Evolution* 36: 56-62.
- Wickler, W. y Seibt, U. 1985. Reproductive behaviour of *Zonocerus elegans* (Orthoptera: Pyrgomorphyidae) with special reference to nuptial gift guarding. *Zeitschrift für Tierpsychologie.* 69: 203-333.
- Whitman, D.W. 1990. Grasshopper Chemical Communication. In: *Biology of Grasshoppers* (ed. by Chapman, R.F. and Joern, A.). pp. 357-391. John Wiley & Sons, New York.
- Wiley, R. H. y Poston, J. 1996. Indirect mate choice, competition for mates, and coevolution of the sexes. - *Evolution* 50: 1371-1381.

Capítulo 1

Antecedentes

The role of body size in mating success of *Sphenarium purpurascens* in Central
Mexico

The role of body size in mating success of *Sphenarium purpurascens* in Central Mexico

RAÚL CUEVA DEL CASTILLO,¹ JUAN NÚÑEZ-FARFÁN¹ and ZENÓN CANO-SANTANA² ¹Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, UNAM, México; ²Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM, México

Abstract. 1. The effect of body size on the assortative mating and reproductive behaviour of the univoltine grasshopper *Sphenarium purpurascens* (Charpentier) was studied in Central Mexico.

2. Assortative mating by size was observed in the field. Evidence of positive assortative mating in relation to body size was found in laboratory experiments. Female fecundity and male success in contests were also correlated with body size.

3. Larger females had a higher number of eggs per pod. Larger males usually won fights and were able to take over females from other males, and to resist takeovers by other males while guarding.

4. Individuals of both sexes were observed copulating with more than one sexual partner in the field, suggesting polygamy. Male-male contests determined access to females, and males exhibited a postcopulatory prolonged mate-guarding behaviour lasting up to 18 days.

5. In a 2-year study, sex ratio was male-biased at the beginning of the reproductive season and decreased to 1:1 by the end of the season, suggesting that the population is protandrous.

6. The results of this study indicate that assortative mating results from male-male competition and female availability, and suggests that body size is a potential target of natural and sexual selection.

Key words. Assortative mating, body size, guarding behaviour, mating success, Mexico, Orthoptera, protandry, Pyrgomorphidae, sex ratio, *Sphenarium purpurascens*, tropical grasshoppers.

Introduction

The study of mating systems in insects allows an understanding of the evolutionary mechanisms that have moulded the behaviour and morphology of this group (Thornhill & Alcock, 1983; Wiklund & Forsberg, 1991). Studies in grasshoppers have focused on the role of song in courtship (see Whitman, 1990), however, in tropical grasshoppers, singing is reduced or absent and few studies have been made of the role of other types of phenotypic traits on mating success (Wickler & Seibt, 1985; Riede, 1987). For this reason, there is a paucity of information on the mechanisms that affect mating success in these orthopterans. A factor that commonly affects mating

success in orthopterans and many other insects is body size (Thornhill & Alcock, 1983; Wiklund & Forsberg, 1991). In this study, the effect of body size on the mating success of a neotropical grasshopper was tested.

Assortative mating by size is common in insects (Wiklund & Solbreck, 1982; Thornhill & Alcock, 1983; Hastings, 1989; Wang *et al.*, 1990; Baughman, 1991; Wiklund & Forsberg, 1991; Wedell, 1992; Capone, 1995; Wedell & Sandberg, 1995; Arnqvist *et al.*, 1996), and can be generated by mechanisms such as mate choice, mate availability, and mating constraints (Crespi, 1989). Regarding mate choice, Ridley (1983) considers that assortative mating can be explained by male choice, due to the advantages that large males have in the monopolisation of large females; as a consequence, small males are relegated to mating with smaller females. The tendency for larger males to mate preferentially with large females can be related to the fact that larger females generally

Correspondence: Juan Núñez-Farfán, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, UNAM, Apdo. Post 70-275, México 04510, D.F. E-mail: farfan@servidor.unam.mx

produce a greater number of eggs than do small females (Ridley, 1983).

Assortative mating can be caused by mate availability (Crespi, 1989), and protandry (the earlier maturation of males than females; Thornhill & Alcock, 1983) generally produces fluctuations in sex ratios in the population through the reproductive season, and hence changes in mate availability. Protandry is common in insects, and it may be the result of sexual selection to increase the mating success of protandrous males (Wiklund & Fagerström, 1977; Thornhill & Alcock, 1983), or to prevent sperm competition, since the number of virgin females is greater at the beginning of the reproductive season (Wedell, 1992).

Distinguishing the causes of assortative mating in insects is necessary to understand its relation to sexual and natural selection (Crespi, 1989). This study assessed the role of body size and mate availability, as a consequence of protandry, on assortative mating in *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae).

Species studied

Sphenarium purpurascens Charpentier is a member of the tropical family Pyrgomorphidae (Orthoptera) (Uvarov, 1977). In Mexico, this species is known locally as *chapulín* and its geographical distribution encompasses several central (Hidalgo, Mexico, Michoacán, Querétaro, and Puebla) and southern (Veracruz, Guerrero, Oaxaca, and Chiapas) states of Mexico (Kevan, 1977). In contrast to African and Asian species of this family, which are characteristically toxic (see Whitman, 1990), *S. purpurascens* is edible and has been used as a human food source in Central Mexico since pre-Columbian times, especially in the state of Oaxaca.

In the Valley of Mexico, the first instar nymphs emerge at the beginning of the rainy season (early June), and the first adult individuals appear by mid-August (Serrano-Limón & Ramos-Elorduy, 1989; Cano-Santana, 1994).

This species attains maximal densities by mid-October, after which population size begins to decrease. Oviposition occurs from October to December, although egg-laying females have also been observed in January. Females lay eggs once in their lifetime and die afterwards (R. Cueva del Castillo, pers. obs.).

Adult individuals of both sexes show a variability in body size (as estimated by the length of femur III, which ranges from 8.4 to 14 mm). This species is wingless and sexually dimorphic: females have wider thoraxes than males (Fig. 1).

Materials and methods

Study site

This study was carried out in the Pedregal de San Angel Ecological Preserve (19°20'N, 99°08'W), located within the campus of the National Autonomous University of Mexico (UNAM) in southern Mexico City. The site is seasonal, with summer rains (June–November) averaging 800 mm per year,

and a mean annual temperature of 15.5 °C (Nuñez-Farfán & Dirzo, 1994). In order to describe the mating behaviour of *Sphenarium purpurascens* in the field, daily observations were carried out from August to October 1992.

Body size and sex ratio

In order to estimate abundance and operational sex ratio (males/females) throughout the reproductive season, samples of grasshoppers were taken from three trails within the Preserve, which together amounted to 1640 m. The sampling was carried out from September to December 1992 (seven samples, taken every 2 weeks), and October 1993 to January 1994 (14 samples, taken weekly). Sampling was performed by sweeping vegetation on each side of the trails using entomological nets. Captured grasshoppers were transported to the laboratory (3 km from the study site) to record their sex, and to measure body size (length of left femur III). Measurements of body size were also made in 1992.

To compare the patterns of emergence of males and females throughout the reproductive season, an analysis of contingency was performed for each year (Sokal & Rohlf, 1995). A repeated measures ANOVA was used to compare mean body size between sexes throughout the reproductive season, and statistical calculations were performed using SUPERANOVA™ (ver. 1.11, Abacus Concepts, Berkeley, California, U.S.A.) with type III sums of squares.

Assortative mating in the field

In order to investigate the possible existence of assortative mating by size in *S. purpurascens*, mating pairs were sampled in the field. Five samples of mating pairs were taken during the reproductive season of 1992 (one sample every 2 weeks), for a total of 454 pairs. *Sphenarium purpurascens* is a tame species, and mating pairs could be captured by hand. Mating pairs were transported to the laboratory to take measurements on each grasshopper, and later released in the Preserve. The length of left femur III of each grasshopper was measured using a digital caliper (Mitutoyo Corporation, Tokyo, Japan) to the nearest 0.1 mm. Data for each sample were analysed with a Pearson's correlation calculation between male and female size.

Continuous observation plot

In 1993, a 9-m² plot was established in the Pedregal Preserve to permit observations of mating behaviour. The plot was selected randomly and visited daily from 26 September 1993 to 10 January 1994. All grasshoppers within the plot were marked with coloured paint, following the methods outlined by Southwood (1976). From 10.00 to 11.00 hours each day, all newly emerged adults were captured, measured (left femur III), and marked (numbered). Observations were made in order to record the identity of the members of a given mating pair, and to establish the duration of mating. Even though the vagility of

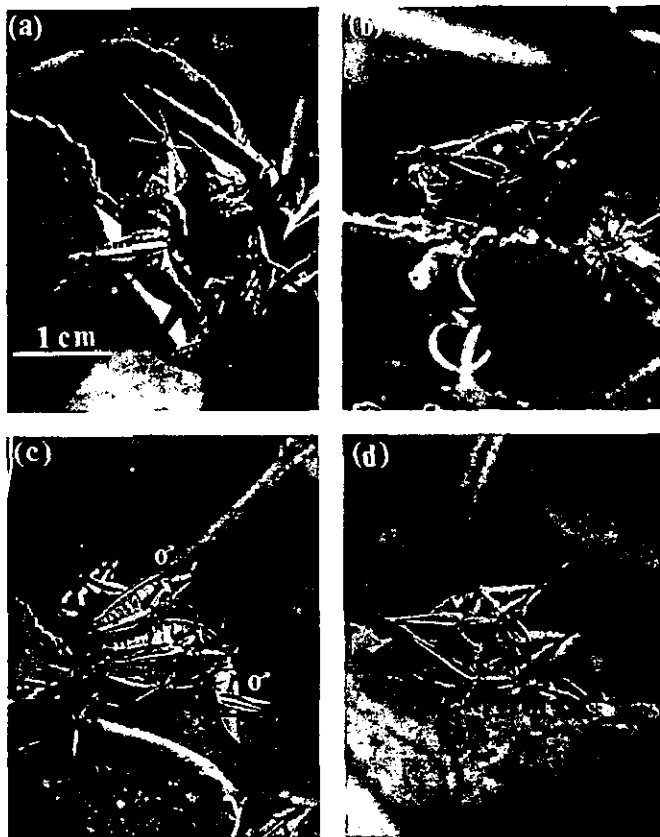


Fig. 1. *Sphenarium purpurascens* from the Pedregal of San Angel Ecological Preserve in Mexico City. (a) Female contracting the abdomen to avoid genital contact with the male. (b) Copulating pair. (c) Two intruder males attempting to displace another male while mounted. (d) Male guarding a female.

this grasshopper is low, observations around the perimeter of the plot were made daily to detect adults that moved away from the marked plot. A total of 301 males and 214 females was marked and followed throughout the reproductive season.

The frequency distribution of mating for females and males was obtained, and a comparison between mean femur III length of mated and unmated females, and mated and unmated males was made using *t*-tests (Sokal & Rohlf, 1995).

Female body size and fecundity

Ovigerous females were collected in the field, measured, and maintained in the laboratory in 600-ml plastic containers with a layer of soil at the bottom to facilitate

oviposition. Once oviposition occurred, individual egg pods were dissected and the number of eggs was determined. No developing eggs were detected by dissection of females after oviposition in the laboratory. A linear regression between female body size and fecundity (number of eggs) was carried out.

Mating success and female size

To explore the mechanisms of assortative mating, two females of contrasting body size (small and large) were introduced into a 600-ml plastic container. One male of known body size was subsequently introduced into the container: assays included small and large males (average length of femur

III <10.27 mm and >12.9 mm, respectively). Once mating occurred, the identity of the mated female was recorded. Twenty replicates were used for each male size. A paired *t*-test between mated and unmated females was performed for each male size assay (Sokal & Rohlf, 1995).

Agonistic encounters: laboratory assays

An experiment was performed to evaluate the effect of body size on the ability of males to withstand takeover by other males while guarding a female. For this, a male and a female of known body size were introduced into a plastic container and provided with food (plant leaves) *ad libitum*. Once the pair initiated mating, another male (*intruder*) was introduced into the container. Thirty assays were performed, with the intruder male selected randomly as larger or smaller than the guarding male, however, the reported data are from only eight assays in which the intruder male was smaller and eight in which the intruder was larger than the guarding male, due to the lack of response in the other assays. In each assay, continuous observations were made for 2 h after the introduction of the second male.

The difference in body size (guarding male – intruder male) for cases where the takeover was successful or unsuccessful was obtained and a *t*-test was used to compare the mean body size for each group.

Results

Mating behaviour and body size

Mating begins when a male mounts a female; the female responds by raising her third pair of legs *avoiding* copula. If this response does not prevent the mount by the male, the female shakes her body repeatedly to *displace* the male. At the same time, the female contracts the abdomen (appearing not to have an abdomen), limiting genital contact with the male (Fig. 1a). If, in spite of these responses, the male remains mounted, copula takes place (Fig. 1b). The mean duration of copula was 5.5 h (SE = 0.62 h; minimum duration = 2 h; maximum duration = 8 h; $n = 19$). After copula, the male remains mounted for a lengthy period, which may be interpreted as a guarding behaviour (Fig. 1d). Field observations indicated that this behaviour lasts about 7 days [6.97 ± 0.36 (SE) days; minimum duration = 1 day, maximum duration = 18 days; $n = 251$], however, the most frequent category was 1 day (or less), indicating that in a large fraction of copulas, guarding was short in duration (Fig. 2). During guarding, copulation can take place repeatedly; a maximum of four copulations (or a given pair was observed in the field. Even though mating is prolonged in this species, males and females were observed copulating up to three times with different consorts during their reproductive lifespan (Fig. 3). Fourteen and nine per cent of females and males, respectively, copulated with more than one consort during their lifespan (Fig. 3), opening the opportunity for sperm competition.

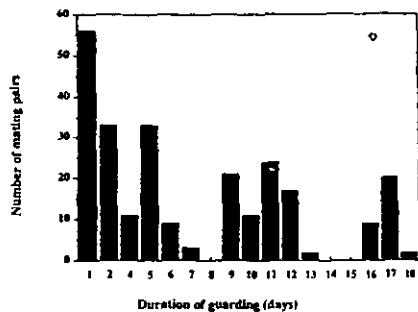


Fig. 2. Frequency distribution of duration of female guarding by males in *Sphenarium purpurascens* ($n = 251$). Pairs in the category 1 were only observed mating once so duration may be shorter than 1 day.

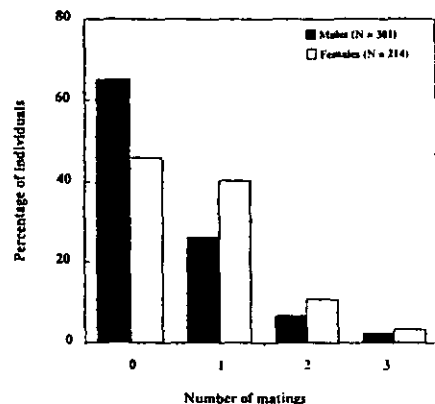


Fig. 3. Proportion of unmated and mated males and females of *Sphenarium purpurascens* in the field during the reproductive season of 1993.

Comparing the mean body size of mated and unmated males and females from Fig. 3, statistically significant differences were found for males but not for females, although the difference was almost significant (Table 1). Mated grasshoppers were larger than unmated grasshoppers.

During the guarding period, the male faces takeover attempts by other males (Fig. 1c). Intruders exhibited two types of behaviour. In one type, the intruder mounted the guarding male, holding it with his first and second pairs of legs, while using his third pair of legs as a lever. In the second type of behaviour, the intruder male approached a mating pair from the back and positioned itself between the male and the female.

Table 1. Mean femur III length (SE) of mated and unmated females and males of *Sphenarium purpurascens* in the Pedregal of San Angel Preserve in 1993 (see Fig. 3). The identities of nine unmated males were lost, and so they were not included in the comparison.

Sex	Mated	Unmated	<i>t</i>	d.f.	<i>P</i>
Female	11.629 (0.089)	11.407 (0.070)	1.959	212	0.051
Male	12.023 (0.0124)	11.696 (0.070)	2.298	290	0.022

In response, the guarding male avoids takeover by holding the female tightly by the thorax (using the first and second pairs of legs), and discourages the intruder male by lateral movements on the female's body.

Fluctuations in abundance, sex ratio, and body size in the field

In the 2 years of the study (1992–93), a higher abundance of males than females was observed at the beginning of the reproductive season and, consequently, there was a statistically significant bias in sex ratio in both 1992 ($\chi^2 = 22.46$, d.f. = 6, $P < 0.001$; Fig. 4a) and 1993 ($\chi^2 = 41.00$, d.f. = 13, $P < 0.001$; Fig. 4b). Late in the season (November–December), an equal number of males and females was reached in both years (Fig. 4a,b), implying that more males than females emerged during the reproductive seasons of 1992 and 1993.

Similar to the pattern of sex ratio, the average body size in the population was larger at the beginning of the reproductive season than at the end in 1992 (Table 2; Fig. 4c). On average there also were no differences between the sexes in body size, but the significant time–sex interaction reveals fluctuations in body size between the sexes through the season. No analysis of body size was carried out in 1993.

Assortative mating in the field

The existence of assortative mating by size was analysed for each of five samples collected during the reproductive season in 1992 (Fig. 5). In four out of five sampling periods there was a positive correlation between the size of the members of a mating pair (Fig. 5), however, using the Bonferroni method to reduce the experiment-wise error rate, only two correlations were statistically significant (Fig. 5a,e) and one was marginally significant (Fig. 5b). No correlation between male and female body sizes occurred at reduced local abundance of *S. purpurascens* (Fig. 5d).

Laboratory assays: female fecundity

A positive relationship was found between female body size and fecundity, as evaluated by the number of eggs laid ($r^2 = 0.72$, $F_{(1,49)} = 125.27$, $P < 0.001$; Fig. 6). Females of

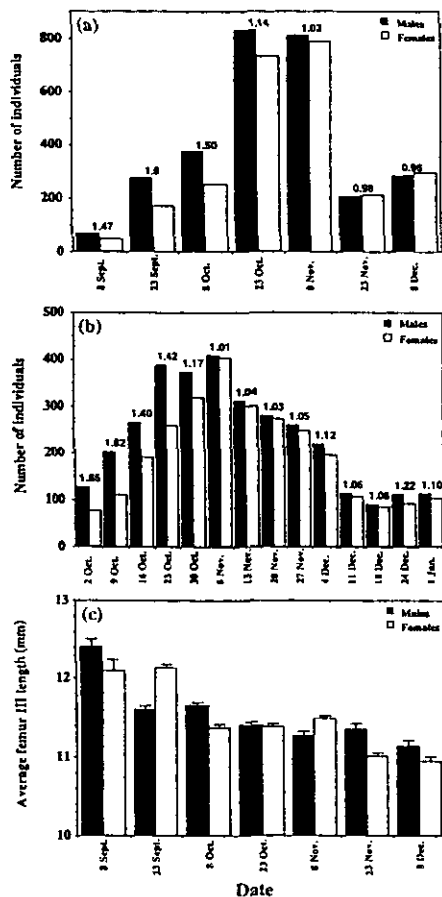


Fig. 4. Frequency of adult individuals of both sexes of *Sphenarium purpurascens* recorded during the reproductive season of (a) 1992, and (b) 1993–94; numbers above bars indicate the sex ratio (males/females). (c) Average body size (± 1 SE) for males and females of *Sphenarium purpurascens* in the southern Mexico City population. Sample sizes: $n_{sd} = 1802$, $n_{f} = 1350$.

Sphenarium purpurascens laid 25.7 eggs on average (± 1.72 SE), although there was high variability in the population (minimum = 2, maximum = 50, CV = 47.81%). Since females die after oviposition, egg hatch size is the lifetime fecundity.

Table 2. Repeated measures ANOVA (for body size (femur III length) in male and female *Sphenarium purpurascens* in the Pedregal de San Angel Preserve for the sampling period during the reproductive season of 1992. Degrees of freedom adjustment for univariate *F* statistic of Geisser & Greenhouse (G-G) and Huynh-Feldt (H-F) is provided (JMP[®] 1995).

Source	d.f.	SS	MS	<i>F</i>	<i>P</i>	G-G	H-F
Sex	1	0.016	0.016	0.012	0.912		
Subject (Group)	113	146.936	1.300				
Time	6	386.315	64.386	185.634	0.0001	0.0001	0.0001
Sex × time	6	152.233	25.372	73.152	0.0001	0.0001	0.0001
Time × subject	678	235.159	0.347				

Mating success and female size

Larger males tended to mate with larger females, as the average body size of preferred females was greater than the body size of unmated females ($\bar{x}_{\text{♀ mated}} = 13.142 \pm 0.065$ (SE) mm, $\bar{x}_{\text{♀ unmated}} = 12.407 \pm 0.158$ (SE) mm; paired *t*-test, *t*-ratio = 4.815, d.f. = 18, $P < 0.001$). Small males tended to mate large females too, but the average body size between mated and unmated females was not statistically significant ($\bar{x}_{\text{♀ mated}} = 11.805 \pm 0.283$ (SE) mm, $\bar{x}_{\text{♀ unmated}} = 11.215 \pm 0.256$ (SE) mm; paired *t*-test, *t*-ratio = 1.397, d.f. = 19, $P = 0.178$), perhaps because large females rejected small males. These results may suggest mechanisms for assortative mating other than male preference for large, fecund females.

Laboratory assays: agonistic encounters

Larger males had a higher probability both to displace other (smaller) males and to avoid being displaced by smaller males, while guarding. Average difference in body size between the guarding and the intruder male was positive for unsuccessful, and negative for successful takeover attempts ($\bar{x}_{\text{unsuccessful takeover}} = 0.611 \pm 0.402$ (SE) mm, $\bar{x}_{\text{successful takeover}} = -0.728 \pm 0.414$ (SE) mm; *t*-test = 2.491, d.f. = 14, $P = 0.026$).

Discussion

The results of this study indicate the relevance of body size in determining assortative mating, both in the field and under laboratory conditions. In addition, the strength of assortative mating varied with female availability through the season. The mating success of males was strongly related to body size. Larger males had advantages in accessing females and resisting takeover attempts from other males. Accordingly, large females were more fecund and mated more frequently than smaller females. Due to the importance of body size in this species, it could be the subject of current sexual selection.

Assortative mating and body size

The results of this study, both from the field and laboratory, indicate that assortative mating in relation to body size occurs in *S. purpurascens*. Positive assortative mating was evident because large males mated preferentially with large females. Small males did not show that tendency. These results are consistent with the large male mating advantage by male competition and choice, although it is possible that female-female competition might explain the results obtained in the laboratory assays.

In addition, data from the field showed that mated males had, on average, a larger femur III than unmated males, suggesting an advantage to being large. This result was similar for females, but the difference did not reach significance. An interpretation of these findings can be made following Ridley (1983), who considered that assortative mating could be a consequence of the advantages of large males. If large males tend to monopolize large females, small males are relegated to mate with small females, or are excluded from reproduction. Furthermore, the tendency of males to mate preferentially with large females may be related to their higher reproductive potential (Ridley, 1983; but see Klingenberg & Spence, 1997). In general, large females are more fecund than small females, and this result was observed in females of *S. purpurascens* (Fig. 6).

Positive assortative mating cannot only be the result of the advantages of large males, however, but it could be closely related to the availability of females (Crespi, 1989). In *S. purpurascens*, changes in the availability of females for mating may result from fluctuations in sex ratio (cf. Fig. 4a,b), and from both prolonged copulation times and guarding durations (cf. Fig. 2). These factors may explain the variation in the occurrence and strength of assortative mating through the reproductive season (cf. Fig. 5).

Courtship

Studies on the reproductive biology of orthopterans have focused mainly on the analysis of auditory signalling for searching, recognition and courtship (Butlin *et al.*, 1985; Laimer & Sippel, 1987; Gwynne & Bailey, 1988; Schatral,

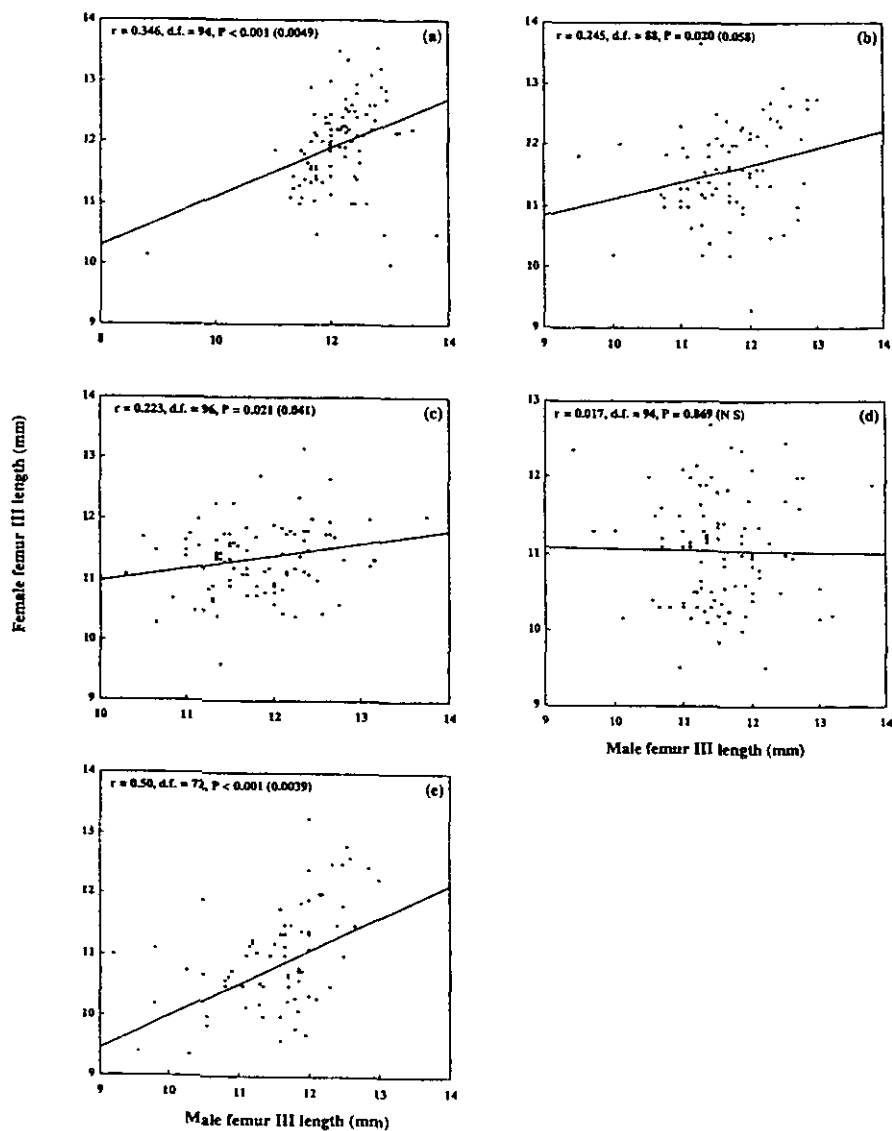


Fig. 5. Relationship between male and female body size of mating pairs of *Sphenorium purpurascens* at five dates in the 1992 season. (a) 10 October (b) 31 October (c) 11 November (d) 30 November, and (e) 15 December. d.f. = degrees of freedom, NS = not significant, P = probability. Numbers in parentheses are the probabilities after a sequential Bonferroni test (Sokal & Rohlf, 1995).

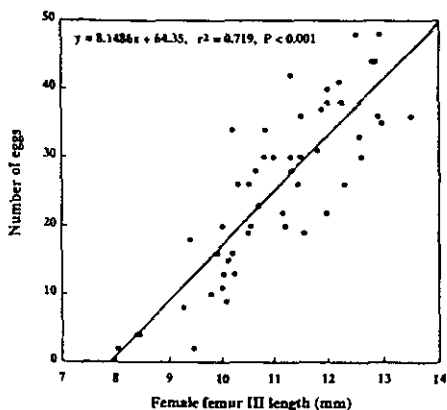


Fig. 6. Relationship between female body size (length of left femur III) and number of eggs contained in the egg pod in *Sphenarium purpurascens* ($n = 51$).

1990; Whitman, 1990; Shelly & Greenfield, 1991; Thorleifur, 1994), however, neotropical Acrididae lack the capacity to sing (Riede, 1987). Instead of auditory signalling, among the members of subfamilies Cyrtacanthacinae and Romelininae and members of the family Pyrgomorphidae (to which *S. purpurascens* belongs), males harass females to attempt to enforce copulation (Otte, 1970; Whitman & Orsak, 1985; Wickler & Seibt, 1985). This behaviour exhibited by *S. purpurascens* was previously found in the grasshopper *Zonocerus elegans* (Wickler & Seibt, 1985), and has been reported for other groups like Coleoptera (McCauley & Wade, 1978; Johnson, 1982), Gerridae (Armqvist, 1989a,b), and Diptera (Kence & Bryant, 1978). It is considered a primitive mechanism of mate choice (Kence & Bryant, 1978).

Mating and guarding behaviour

Like other Orthoptera (Otte, 1970; Whitman & Orsak, 1985; Wickler & Seibt, 1985), *S. purpurascens* spends several hours copulating; a maximum of 8 h was recorded in the field (see Results). After mating, males of *S. purpurascens* remain mounted on the females for prolonged periods (up to 18 days; Fig. 2). This guarding behaviour has also been reported for Coleoptera (Kraus & Lederhouse, 1983; Alcock, 1991), Hemiptera (Armqvist, 1988; McLain, 1989; Carroll, 1991; Wilcox & Stefano, 1991), and Odonata (Alcock, 1982, 1992; Convey, 1989; Conrad & Pritchard, 1990; McMillan, 1991; Tsubaki *et al.*, 1994). The prolonged duration of guarding observed in *S. purpurascens* is, however, only comparable to that found in *Zonocerus elegans* (Orthoptera: Pyrgomorphidae; Wickler &

Seibt, 1985), although guarding behaviour has also been found in other species of the family (Descamps & Wintrebert, 1966; Uvarov, 1977), and this opens the question of whether this behaviour is shared by all or few members of this family (i.e. whether it is an ancestral or derived trait for *S. purpurascens*).

Guarding behaviour has been regarded as a mechanism for preventing sperm competition. Males that spend more time guarding females may sire most of the progeny (reviewed by Alcock, 1994). Since females and males of *S. purpurascens* can copulate with different mates during their lives, and the period between mating and oviposition is 28.96 days on average ($SE = 1.72$, $n = 27$) (in *Zonocerus elegans*, oviposition can take place from 6 to 41 days; Wickler & Seibt, 1985), the conditions for sperm competition exist in this species. In addition to this, female polygamy may cause variance in male mating success. For instance, only 114 out of 301 (34.8%) males mated with at least one female, while 116 out of 214 (54.2%) females mated from one to three times (Fig. 3). The results also suggest that the duration of guarding can be dictated by contests between males, because large males displaced small males while copulating or guarding, and resisted takeover attempts from other, smaller males. Alternatively, females may prefer to mate with large males (Kosal & Niedzlek-Feaver, 1997). It is not clear, however, why a large proportion of females remains unmated. Although a fraction of females, and males, die before reproduction (Cueva del Castillo, 1994), and several females left the permanent plot and were lost from the sample, female-female competition cannot be ruled out as a cause of variance in female mating success.

Finally, during guarding, pairs of *S. purpurascens* mated repeatedly. Since one copula (i.e. one ejaculate) is sufficient to fertilize all oviducts of a female (Wickler & Seibt, 1985; Hunter *et al.*, 1993) (cf. Fig. 6), repeated copulation has been proposed as a mechanism to minimize sperm competition (sperm protection; Wedell, 1992). Remating could be achieved, however, in order to provide a nutritional nuptial gift (Boggs & Gilbert, 1979; Thornhill & Alcock, 1983; Wickler, 1985), or to promote ovulation and oviposition (Cordero, 1995). The adaptive value of guarding and repeated copulations remains to be analysed in this species.

Protandry

The variation in sex ratios observed during the reproductive seasons of 1992 and 1993 can be interpreted as a result of protandry. In the first half of both reproductive seasons, the sex ratio was significantly male-biased, but a 1:1 sex ratio was attained later in the season (Fig. 4a,b). Although differential mortality between the sexes during the nymphal instars can account for the pattern of emergence observed in *S. purpurascens*, the male-biased sex ratio was similar and consistent in both years studied. Thus, protandry seems to be the most parsimonious explanation; it is produced by differences in development and/or in relative growth rate. Interestingly, the time when assortative mating in relation to size occurs (the first half of the season) was the time when the

sex ratio was male biased and the average body size was larger in the population (Fig. 4c). Since both body size and time of emergence are related to mating success, there is potential for conflict between these two traits (Wiklund & Fagerström, 1977; Thornhill & Alcock, 1983). It is possible that protandrous males spend less maturation time at the expense of reaching a smaller body size. The possible existence of a conflict may result in the maintenance of variation in emergence time and body size in the population. The average body size of both sexes is larger early in the reproductive season (cf. Fig. 4c), however, suggesting the absence of a trade-off (see also Klingenberg & Spence, 1997).

The results suggest that some traits of *Sphenarium purpurascens* are the target of current natural and/or sexual selection. These characteristics are: (i) body size, which is important for sexual selection (male-male contests or female choice) that determines mating success, and for female fecundity; (ii) the presence and duration of the guarding behaviour by males, probably related to the avoidance of sperm competition (Fig. 2); and (iii) the earlier emergence of males (protandry) results in a male-biased sex ratio and provides conditions for sexual selection to act (Fig. 4), but is not known, as yet, whether this character is under selection or evolves as a correlated response to selection on another trait.

Acknowledgements

We are very grateful to Carlos Cordero and Rodolfo Dirzo for their thoughtful review and suggestions about the manuscript. Valuable suggestions on the manuscript were made by C. P. Klingenberg, and an anonymous reviewer. Luis F. Jiménez García kindly helped with the pictures. This research was supported by the Instituto de Ecología, UNAM and a grant from CONACYT (no. 0154-N9506) to J. Núñez-Farfán. R. Cueva del Castillo was supported by a Doctoral scholarship provided by CONACYT.

References

- Alcock, J. (1982) Post-copulatory mate guarding by males of the damselfly *Hetaerina vulnerata* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Animal Behaviour*, **30**, 99–107.
- Alcock, J. (1991) Adaptive mate-guarding by males of *Ontholestes cingulatus* (Coleoptera: Staphylinidae). *Journal of Insect Behavior*, **4**, 763–771.
- Alcock, J. (1992) The duration of strong mate-guarding by males of the libellulid dragonfly *Palaethenais lineatipes*: proximate causation. *Journal of Insect Behavior*, **5**, 507–515.
- Alcock, J. (1994) Postinsemination associations between males and females in insects: the mate-guarding hypothesis. *Annual Review of Entomology*, **39**, 1–21.
- Arqvist, G. (1988) Mate guarding and sperm displacement in the water strider *Gerris lateralis* Schumum (Heteroptera: Gerridae). *Freshwater Biology*, **19**, 269–274.
- Arqvist, G. (1989a) Sexual selection in a water strider: the function, mechanism of selection and heritability of a male grasping apparatus. *Oikos*, **56**, 344–350.
- Arqvist, G. (1989b) Multiple mating in a water strider: mutual benefits or intersexual conflict? *Animal Behaviour*, **38**, 749–756.
- Arqvist, G., Rowe, L., Krupa, J.J. & Sih, A. (1996) Assortative mating by size: a meta-analysis of mating patterns in water striders. *Evolutionary Ecology*, **10**, 265–284.
- Baughman, J.F. (1991) Do protandrous males have increased mating success? The case of *Euphydryas editha*. *American Naturalist*, **138**, 536–542.
- Boggs, C.L. & Gilbert, L.E. (1979) Male contribution to egg production in butterflies: evidence for transfer of nutrients at mating. *Science*, **206**, 83–84.
- Butlin, R.K., Hewitt, G.M. & Webb, S.F. (1985) Sexual selection for intermediate optimum in *Chorthippus brunneus* (Orthoptera: Acrididae). *Animal Behaviour*, **33**, 1281–1292.
- Cano-Santana, Z. (1994) *Flujo de energía a través de Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerofita. Unpublished doctoral Dissertation, Centro de Ecología, UNAM, México.
- Capone, T.A. (1995) Mutual preference for large mates in green stink bugs, *Acrosternum hilare* (Hemiptera: Pentatomidae). *Animal Behaviour*, **49**, 1335–1344.
- Carroll, S.P. (1991) The adaptive significance of mate guarding in the soapberry bug, *Jadera haematoloma* (Hemiptera: Rhopalidae). *Journal of Insect Behavior*, **4**, 509–530.
- Conrad, K.F. & Pritchard, G. (1990) Preoviposition mate-guarding and mating behaviour of *Argia vivida* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecological Entomology*, **15**, 363–370.
- Convey, P. (1989) Postcopulatory guarding strategies in the non-territorial dragonfly *Sympetrum sanguineum* (Muller) (Odonata: Libellulidae). *Animal Behaviour*, **37**, 56–63.
- Cordero, C. (1995) Ejaculate substances that affect female insect reproductive physiology and behavior: honest or arbitrary traits? *Journal of Theoretical Biology*, **174**, 453–461.
- Crespi, B.J. (1989) Causes of assortative mating in arthropods. *Animal Behaviour*, **38**, 980–1000.
- Cueva del Castillo, R. (1994) *Protandria y conducta de apareamiento en Sphenarium purpurascens*. B.Sc. thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Descamps, M. & Winareben, D. (1966) Pygmyorthidae et Acrididae de Madagascar. *Revista Española de Entomología (ESO)*, **42**, 41–263.
- Gwynne, D.T. & Bailey, W.J. (1988) Mating system, mate choice and ultrasonic calling in zaprochiline katydid (Orthoptera: Tettigoniidae). *Behaviour*, **105**, 202–223.
- Hastings, J. (1989) Protandry in western cicada killer wasps (*Sphex grandidis*, Hymenoptera: Sphecidae): an empirical study of emergence time and mating opportunity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **25**, 255–260.
- Hunter, F.M., Patrie, M., Örtengren, M., Birkhead, T. & Møller, A.P. (1993) Why do females copulate repeatedly with one mate? *Trends in Ecology and Evolution*, **8**, 21–26.
- JMP® (1995) *Statistics and Graphics Guide, Version 3.1*. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina.
- Johnson, L.K. (1982) Sexual selection in a biennial weed. *Evolution*, **36**, 251–262.
- Kence, A. & Bryant, E.H. (1978) A model of mating behavior in flies. *American Naturalist*, **112**, 1047–1062.
- Kevan, D.K.McE. (1977) The American Pygmyorthidae (Orthoptera). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, **36**, 3–28.
- Klingenberg, C.P. & Spence, J.R. (1997) On the role of body size for life-history evolution. *Ecological Entomology*, **22**, 55–68.
- Koski, E.P. & Niedzlek-Feaver, M. (1997) Female preferences for

- large, heavy mates in *Schistocerca americana* (Orthoptera: acrididae). *Journal of Insect Behavior*, **10**, 711–725.
- Kraus, B. & Ledwithovc, R.C. (1983) Contact guarding during courtship in the tiger beetle *Cicindela marutha* Dow (Coleoptera: Cicindelidae). *American Midland Naturalist*, **110**, 208–211.
- Latimer, W. & Sippel, M. (1987) Acoustic cues for female choice and male competition in *Tettigonia cantans*. *Animal Behaviour*, **35**, 887–910.
- McCauley, D.E. & Wade, M.J. (1978) Female choice and the mating structure of a natural population of the soldier beetle *Hauliognathus pennsylvanicus*. *Evolution*, **32**, 771–775.
- McLain, D.K. (1989) Prolonged copulation as a postinsemination guarding tactic in a natural population of the ragwort seed bug. *Animal Behaviour*, **38**, 659–664.
- McMillan, V.E. (1991) Variable mate-guarding behavior in the dragonfly *Platthemis lydia* (Odonata: Libellulidae). *Animal Behaviour*, **41**, 979–988.
- Núñez-Farfán, J. & Dirzo, R. (1994) Evolutionary ecology of *Datura stramonium* L. in Central Mexico: natural selection for resistance to herbivorous insects. *Evolution*, **48**, 423–436.
- Otte, D. (1970) A comparative study of communicative behavior in grasshoppers. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, **141**, 1–168.
- Ridley, M. (1983) *The Explanation of Organic Diversity: the Comparative Method and Adaptations for Mating*. Clarendon Press, Oxford.
- Riede, K. (1987) A comparative study of mating behaviour in some neotropical grasshoppers (Acridoidea). *Ethology*, **76**, 265–296.
- Schaal, A. (1990) Body size, song frequency and mating success of male bushcrickets *Reguena verticalis* (Orthoptera: Tettigoniidae, Listrocelidinae) in the field. *Animal Behaviour*, **40**, 982–984.
- Serrano-Limón, G.L. & Ramos-Elorduy, J. (1989) Biología de *Sphenarium purpurascens* Charpentier y algunos aspectos de su comportamiento (Orthoptera: acrididae). *Anales Del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*, **58**, 139–152.
- Shelley, T.E. & Greenfield, M.D. (1991) Dominions and desert cickers (Orthoptera: acrididae): influences of resources and male signaling on female settlement patterns. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **28**, 133–140.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1995) *Biometry*, 3rd edn. W. H. Freeman, New York.
- Southwood, T.R.E. (1976) *Ecological Methods*. Chapman & Hall, London.
- Thoresfur, E. (1994) Density dependent song duration in the grasshopper *Omocestus viridulus*. *Behaviour*, **122**, 121–132.
- Thornhill, R. & Alcock, J. (1983) *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Tsubaki, Y., Siva-Jothy, M.T. & Ono, T. (1994) Re-copulation and post-copulation mate-guarding increase immediate female reproductive output in the dragonfly *Nannophya pygmaea* Rambur. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **35**, 219–222.
- Uvarov, B. (1977) *Grasshoppers and Locusts*, Vol. 2. Centre for Overseas Pest Research, London.
- Wang, G., Greenfield, M.D. & Shelley, T.E. (1993) Intra-male competition for high quality host-plants: the evolution of protandry in a territorial grasshopper. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **27**, 191–198.
- Wedell, N. (1992) Protandry and mate assessment in the warbiter *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **31**, 301–308.
- Wedell, N. & Sandberg, T. (1995) Female preference for large males in the bushcricket *Reguena* sp. 5 (Orthoptera: Tettigoniidae). *Journal of Insect Behavior*, **8**, 513–522.
- Whitman, D.W. (1990) Grasshopper chemical communication. *Biology of Grasshoppers* (ed. by R. F. Chapman and A. Joern), pp. 357–391. John Wiley & Sons, New York.
- Whitman, D.W. & Orsak, L. (1985) Biology of *Fornipoda eques* (Orthoptera: acrididae) in southeastern Arizona. *Annals of the Entomological Society of America*, **78**, 811–825.
- Wickler, W. (1985) Stepfathers in insects and their pseudo-parental investment. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **69**, 72–78.
- Wickler, W. & Seibt, U. (1985) Reproductive behaviour in *Zonocerus elegans* (Orthoptera: Pyrgomophidae) with special reference to nuptial gift guarding. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **69**, 203–223.
- Wiklund, C. & Fagerström, T. (1977) Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. *Oecologia*, **31**, 153–158.
- Wiklund, C. & Forsberg, J. (1991) Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae. *Oikos*, **60**, 373–381.
- Wiklund, C. & Solbreck, C. (1982) Adaptive versus incidental explanations for the occurrence of protandry in a butterfly *Lepidea sinapis* L. *Evolution*, **36**, 56–62.
- Wilcox, R.S. & Stefano, J. (1991) Vibratory signals enhance mate-guarding in a water strider (Hemiptera: Gerridae). *Journal of Insect Behavior*, **4**, 43–50.

Accepted 20 September 1998

Capítulo 2

Sexual selection on maturation time and body size in *Sphenarium purpurascens*

(Orthoptera: Pyrgomorphidae): Correlated response to selection

SEXUAL SELECTION ON MATURATION TIME AND BODY SIZE IN *SPHENARIUM PURPURASCENS* (ORTHOPTERA: PYRGOMORPHIDAE): CORRELATED RESPONSE TO SELECTION

RAÚL CUEVA DEL CASTILLO¹ AND J. NÚÑEZ-FARFÁN²

Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México,
Apartado Postal 70-275, México 04510, D.F. México

¹E-mail: rcueva@miranda.ecologia.unam.mx

²E-mail: farfan@servidor.unam.mx

Abstract.—We measured in the field the intensity and mode (i.e., directional, stabilizing) of sexual selection acting jointly on body size and time of sexual maturity in the univoltine, polygamous grasshopper *Sphenarium purpurascens*. Statistical analyses indicated that selection favored large and protandrous males in terms of a higher mating success. At the same time, evidence of correlational selection acting simultaneously on body size and time to sexual maturity was found. Thus, selection should strengthen the relationship between body size and the time of sexual maturity. Theoretical work suggests the existence of a trade-off between reaching a large size and early sexual maturation in insects. The present study does not support the existence of this kind of trade-off. Recent theoretical and empirical work like the one reported here suggests that such a trade-off may not be necessarily expected if growth rates (which are often assumed to be invariable) are affected by environmental and genetic factors.

Key words.—Body size, correlational selection, protandry, selective trade-offs, sexual selection, *Sphenarium purpurascens*.

Received April 21, 1998. Accepted October 7, 1998.

Sexual selection theory has been proposed to explain epigamic structures in males of many animal species (e.g., Darwin 1859). This process originates from the differential cost that the gametes constitute for each sex and the imposition of different limits to their reproductive success and overall fitness (Trivers 1972). The fitness limits for each sex promote intersexual selection (female choice) and intrasexual selection (recognized as male-male competition by Darwin 1871). Male-male competition for the access to females is common in nature (see Eberhard 1982; Otronen 1983; Faber and Baylis 1993). By mating with winners from male-male competition or by actively selecting mates, females can obtain immediate resources to produce eggs or for rearing offspring (Trivers 1972; Boggs and Gilbert 1979; Gwynne 1982; Cordero 1995) and/or genetic benefits, if the traits that enhance competitiveness are heritable (Charlesworth 1987; Macías-García 1993).

Intra- and intersexual selection could explain the origin/maintenance of traits such as ornaments and weapons (Eberhard 1982; Otronen 1988; Norry et al. 1995), coloration patterns (Endler 1980; Borgia 1985), body size (Siva-Jothy 1987; Tsubaki and Ono 1987; Wedell and Sandberg 1995; Alcock and Houston 1996; Hanks et al. 1996), or time to sexual maturation (e.g., protandry) (Wiklund and Fagerström 1977; Thornhill and Alcock 1983; Hastings 1989; Wang et al. 1990).

Numerous studies have shown that large males attain high mating success by monopolizing females, the resources used by them, and by having an advantage in agonistic interactions with other males (Siva-Jothy 1987; Tsubaki and Ono 1987; Otronen 1988; Norry et al. 1995; Wedell and Sandberg 1995; Alcock and Houston 1996; Hanks et al. 1996). Also, protandry can affect mating success (Wiklund and Fagerström 1977; Thornhill and Alcock 1983). Darwin (1871) proposed that early emergence of males could evolve by natural selection

because males that mature before females may have an advantage in mate competition. Protandry produces a male-biased sex ratio early in the season, regardless of sex ratios later in the season (but see Wiklund et al. 1991). This higher abundance of males than females in the population (Eickwort 1977; Hastings 1989; Wang et al. 1990; Wedell 1992) creates the opportunity for sexual selection. Several hypotheses have been proposed to explain its occurrence in nature (see Wiklund and Fagerström 1977; Thornhill and Alcock 1983). Protandry could be adaptive if protandrous males mate with the first sexually mature females that emerge in the season and if protandrous males obtain a higher number of matings than males that mature late (Wiklund and Fagerström 1977; Thornhill and Alcock 1983). Alternatively, protandry could simply be the consequence of differences in developmental time between sexes, because in many insects females are bigger than males and have longer periods of development (Wiklund and Fagerström 1977; Thornhill and Alcock 1983). At any rate, sexual dimorphism of this sort does not exclude the adaptive value of relatively larger body size of males in intrasexual selection.

Because body size and protandry can affect the variance in mating success in the population, there is a potential selective trade-off between these traits if reducing the time of development is attained at the expenses of reaching a small body size (Thornhill and Alcock 1983; Wiklund and Forsberg 1991; Wiklund et al. 1991). In spite of the importance of these two traits for fitness, few studies have analyzed the effect of selection on each character (Wiklund et al. 1991). The paucity of such studies is evident among insects. Protandry is a common trait in many insect species with non-overlapping generations (Thornhill and Alcock 1983), although it has also been reported for some populations of mammals with restricted breeding seasons (Michener 1983; Iason 1989). In this study we analyzed mating success of

males of the grasshopper *Sphenarium purpurascens* as a function of body size and date of sexual maturation. We also estimated the intensity and mode of sexual selection, acting independently and jointly, on both traits.

METHODS

Study Site

The study was carried out in the Pedregal of San Angel Ecological Preserve (19°20'02" N and 99°08'26" W), located in the campus of the National Autonomous University of Mexico (UNAM) in southern Mexico City. The zone has a marked seasonality, with an average annual precipitation of 800 mm, and average annual temperature of 15.5°C. The rainy season begins around the end of May and the beginning of June and lasts up to the end of September. The vegetation is xerophilic shrubland established on rocky hills (Rzedowsky 1954).

The Species

Sphenarium purpurascens Charpentier (Orthoptera: Pyrgomorphidae) is a Neotropical grasshopper that is very abundant in the rainy season in central and southern Mexico (Kevan 1977). Before reaching sexual maturity, the grasshoppers of this species pass through five instars (Serrano and Ramos-Elorduy 1989; Cano-Santana 1994). The first-instar nymphs emerge by mid-May and the first adult organisms appear by August (Serrano and Ramos-Elorduy 1989; Cano-Santana 1994). *Sphenarium purpurascens* is a flightless grasshopper; the wings are vestigial in both sexes. The maximum abundance of mature organisms is reached by mid-October. Then population size begins to decrease, with the final adult population size reached by early January (Cano-Santana 1994). Previous censuses of the population showed a significant bias in sex ratio at the beginning of the reproductive season, which suggested the existence of protandry (Cueva del Castillo et al. 1999).

Considerable individual variation in body size has been observed (as estimated by the length of femur III; sizes range from 8.5 mm to 13.9 mm for both sexes). This species exhibits sexual dimorphism: females have a wider thorax than males. A positive relationship between body size and fecundity (number of eggs) has been found in females (Cueva del Castillo et al. 1999). The species lacks the capacity to sing, and males harass females to mate. Copula lasts 5.54 h (SE \pm 0.62 h; $n = 19$) on average, but mates remain associated after copula for a maximum duration of 18 days (Cueva del Castillo et al. 1999). During this period, copulation may occur several times. The females die after oviposition. Both the duration of copula and postcopula association ("guarding") makes this species an ideal subject to study mating success in the field (Cueva del Castillo et al. 1999).

Sampling

During the first week of August 1996, before maturation of adult individuals, two 36-m² enclosures (2 m in height) were built within the San Angel Preserve, separated one from the other by a distance of 150 m. Each enclosure was subdivided into a 1 \times 1 m grid using wooden stakes (70 cm in

TABLE 1. Principal components analysis of four morphometric characters of females and males of *Sphenarium purpurascens* from the Pedregal of San Angel, Mexico. Eigenvectors of the two first principal components and percent of explained variance are shown ($N = 1182$).

Variable	PC1	PC2
Thorax width	0.569	-0.336
Thorax length	0.628	-0.122
Femur I, width	0.038	0.819
Femur III, length	0.529	0.448
Eigen Value	2.144	1.354
Percent of total variance	53.617	33.866

height), with the aim of facilitating the recording of the position of individuals or pairs in the enclosures.

The enclosures were censused daily from 10:00 h to 19:00 h, from August 30 when the first individuals reached sexual maturity, until December 5, 1996. All newly matured individuals that appeared within the enclosures were marked and measured for body size daily. Individuals were labeled using bee tags (Opalithplättchen mit, Fabrik für Graze Bienenzuchtgeräte, Weinstadt, Germany). The data taken were: number of individuals, day of sexual maturation, sex, and body size measures (width of femur I, width and length of thorax, and length femur III). A digital caliper was used to take the body size measures to the nearest 0.1 mm (Mitutoyo Corp., Tokyo, Japan).

In addition, daily records of reproductive behavior were carried out. First, it was noted if an individual was solitary or associated with a female. If associated with a female, the identity of the partner and the kind of association was recorded (see Cueva del Castillo et al. 1999). The association was categorized as: (1) harassment of females by males; (2) female rejection of the male; (3) copulation; (4) guarding behavior exerted by males; or (5) attempts of takeover of a mounted male by a second male.

Statistical Analysis

Analyses were made on data collected on one of the two enclosures (site 2) due to the destruction of the other enclosure (site 1) by September 1996.

Protandry.—To determine the pattern of maturation of *S. purpurascens*, frequency distributions of daily recruitments of males and females during the whole reproductive season were compared (Kolmogorov-Smirnov two-sample test; Sokal and Rohlf 1995; see Hastings 1989).

Time of Sexual Maturation and Body Size.—To explore the relationship between body size and day of sexual maturity in males and females, an analysis of covariance (ANCOVA; Sokal and Rohlf 1995) was performed using the date of sexual maturation as covariate.

Prior to the ANCOVA, a principal components analysis (PCA) was executed to reduce the number of variables used (width of femur I, width and length of thorax, and length femur III), and to reduce the number of statistical tests performed. PC1 accounted for 54% of the variance (Table 1) and can be considered as a general index of body size for both males and females of *S. purpurascens*. After the PCA, the ANCOVA was performed using the scores of PC1.

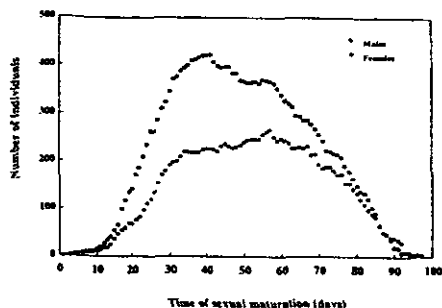


FIG. 1. Pattern of sexual maturation of females and males of *Sphenarium purpurascens* during the reproductive season of 1996 in the Pedregal de San Angel Ecological Preserve, Mexico (males, $N = 710$; females, $N = 472$).

Sexual Selection.—Data on mating success collected during the 1996 reproductive season were used to estimate sexual selection. Mating success was estimated as the number of matings a male carried out with different females. The mode, intensity, and direction of selection on phenotypic variation of body size and date of sexual maturation were estimated for males using multiple regression analysis (Lande and Arnold 1983). To estimate directional (β , coefficients) and curvilinear (stabilizing/disruptive and correlational: γ_{ij} coefficients) selection, we used partial linear regression and quadratic multivariate regression, respectively, of relative fitness against body size and time of sexual maturation (see Lande and Arnold 1983; Mitchell-Olds and Shaw 1987). Relative fitness (w_i) of a given male was estimated as $w_i = \frac{W_i}{\bar{W}}$, where W_i is the number of matings obtained by a male i throughout the whole season and \bar{W} is the mean number of matings of all males in the population. Thus, \bar{w} equals one.

To summarize variation in male body size, another PCA was performed on the four measures of body size recorded. This analysis was aimed to eliminate differences in body size between sexes (sexual dimorphism). The first two PCs explained almost 87% of the variance in male body size. For this, the scores of both PCs were used for the selection analysis. The PC1 can be considered as a general index of body size, whereas PC2 can be considered as the size of femur I relative to body size (see Results). The date of sexual maturation was standardized ($\bar{X} = 0$, $S^2 = 1$) for males and then used in the selection analysis. Residuals were tested for normality and confidence intervals for the partial regression coefficients were estimated through a jackknife procedure (Mitchell-Olds and Shaw 1987), using the program FreeStat.

RESULTS

Proandry

The pattern of recruitment differed between sexes (Fig. 1). On a given date, the frequency of males was higher than that of females. A greater abundance of males than females was observed from the beginning of the reproductive season, and

TABLE 2. Analysis of covariance of body size of females and males of *Sphenarium purpurascens* in relation to the time of sexual maturation during the reproductive season of 1996 in the Pedregal de San Angel, Mexico. Estimates of parameters (a) and ANOVA of the model (b) are depicted.

a					
Term	Estimate	SE	t	P	
Intercept	0.856	0.089	9.61	< 0.001	
Sex	-0.681	0.089	7.65	< 0.001	
Time of sexual maturation	-0.021	0.002	9.15	< 0.001	
Sex \times time of sexual maturation	0.0003	0.002	0.15	0.879	
b					
Source	df	SS	F	P	Adj. R ²
Model	3	571.135	114.319	< 0.001	0.224
Error	1178	1961.745			
Total	1181	2532.880			

the recruitment patterns were significantly different among sexes (Kolmogorov-Smirnov two-sample test; $D = 0.443$, $P < 0.001$). These results show that the population of *S. purpurascens* is protandrous.

Body Size and Date of Sexual Maturation in *Sphenarium purpurascens*

The ANCOVA (Table 2; Fig. 2) showed differences in body size between females and males indicating sexual dimorphism ($F_{1,1181} = 52.066$, $P < 0.0001$). Also, the analysis revealed that the larger individuals, for both sexes, appeared earlier in the season as indicated by the statistically significant covariate, date of sexual maturation ($F_{1,1181} = 90.973$, $P < 0.0001$). However, the interaction between sex and date of sexual maturation was not significant ($F_{1,1181} = 0.0008$, $P = 0.977$) (Table 2; Fig. 2).

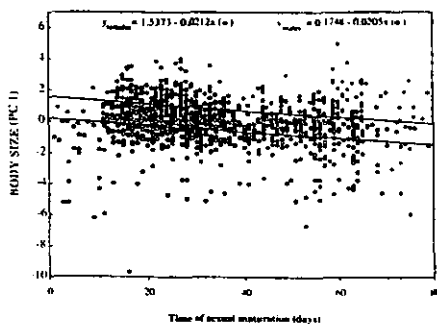


FIG. 2. Body size (PC1) of females and males of *Sphenarium purpurascens* in relation to the time of sexual maturation throughout the reproductive season of 1996. The curves differed in the intercept (sexual dimorphism), but the slopes are similar. See text and Table 2. Sample sizes as in Figure 1.

TABLE 3. Principal components analysis of four morphometric characters of males of *Sphenarium purpurascens* from the Pedregal of San Angel, Mexico, in the reproductive season of 1996. Eigenvalues of the two first principal components and percent of explained variance is provided ($N = 710$).

Variable	PC1	PC2
Thorax width	0.496	-0.337
Thorax length	0.524	-0.294
Femur I, width	0.456	0.880
Femur III, length	0.524	-0.155
Eigen value	2.980	0.483
Percent of total variance	74.520	12.095

Sexual Selection

Variation in body size and date of sexual maturation among males was present in this population of *S. purpurascens*. Variation in body size of males was explained well by PC1 and PC2, which together accounted for 87% of the variance (74.52% and 12.09%, respectively; Table 3). All four characters measured contributed to PC1 (see Table 3), which is interpreted as a general index of body size. In contrast, only the width of femur I contributed to PC2 and is interpreted as the size of femur relative to body size.

The sexual selection analysis, as estimated by differential mating success, detected directional selection on date of sex-

ual maturation and general body size (PC1), but not on the size of femur I (PC2) (Table 4a). The gradient of directional selection (β) for general body size of males was positive and significant ($P < 0.001$), indicating that large males attained higher mating success (Fig. 3a), whereas no selection was detected on PC2 ($P > 0.05$). In contrast, the directional gradient of selection for date of sexual maturity was negative ($P < 0.001$), indicating that the males that matured earlier in the season had higher fitness (Fig. 3b). The gradients of curvilinear selection (γ_{ii}) were not significant except for one (Table 4). The statistically significant correlational selection gradient (γ_{ij}) was negative ($P = 0.026$). Selection on body size and date of sexual maturation appears to be intense. As estimated by the standardized directional gradients, a positive or negative change of one standard deviation would produce a change in fitness of 23% for body size and 27% in the date of sexual maturation.

A Monte Carlo simulation was used to obtain the confidence intervals of the partial regression coefficients because the residuals were not normally distributed (Mitchell-Olds and Shaw 1987). This second analysis supported the previous selection analysis because the significant terms in the first analysis remained significant (Table 4c).

Using the significant coefficients from the selection analysis, a fitness surface (adaptive landscape) was constructed as a function of general body size and date of sexual mat-

TABLE 4. (a) Directional (β), quadratic (γ_{ii}), and correlational (γ_{ij}) selection gradients for body size and time of sexual maturation on mating success in males of *Sphenarium purpurascens*. (b) ANOVA for the models and (c) jackknife on the estimates of selection. Standard errors are indicated in parentheses. * $P = 0.026$; ** $P < 0.0001$; ns, not significant.

a.					
Character		β	γ_{ii}	γ_{ij}	
Body size (PC1)		0.235 (0.051)**	0.023 (0.031) ns		
Time of sexual maturation		-0.277 (0.052)**	-0.069 (0.051) ns		
Femur I (PC2)		0.035 (0.050) ns	0.031 (0.051) ns		
PC1 \times time of sexual maturation				-0.094 (0.042)*	
PC1 \times PC2				-0.050 (0.051) ns	
PC2 \times time of sexual maturation				0.056 (0.05) ns	
b.					
ANOVA of the Linear Model					
Source	df	SS	F	P	Adj. R ²
Model	3	119.226	22.328	< 0.001	0.083
Error	706	1256.592			
ANOVA of the Quadratic Model					
Source	df	SS	F	P	Adj. R ²
Model	9	136.939	8.597	< 0.001	0.099
Error	700	1238.879			
c.					
Jackknife for the Linear Model					
Character		SE	t	P	
Constant		0.050	19.998	< 0.0001	
Body size (PC1)		0.039	5.975	< 0.0001	
Time of sexual maturation		0.042	6.716	< 0.0001	
Jackknife for the Quadratic Model					
Character		SE	t	P	
Constant		0.048	20.163	< 0.0001	
Body size (PC1)		0.045	6.794	< 0.0001	
Time of sexual maturation		0.043	5.919	< 0.0001	
PC1 \times time of sexual maturation		0.028	3.096	0.002	

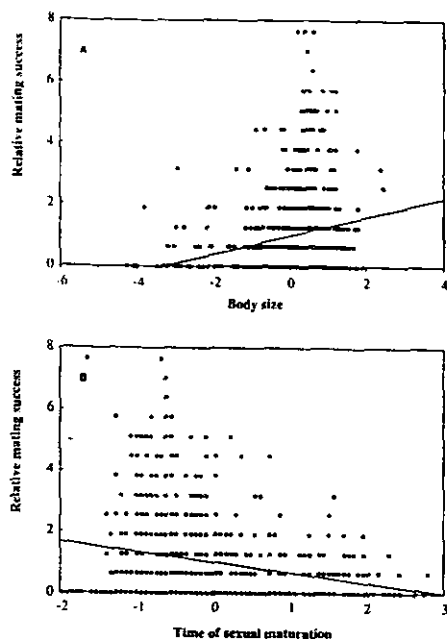


FIG. 3. Relationship between relative mating success with body size (a) and time of sexual maturation (b) in males of *Sphenarium purpurascens* in the 1996 reproductive season (see Table 4).

uration (Fig. 4). Males of large body size and early date of sexual maturation independently reached the highest mating success. However, it can also be noted that the gaining in relative fitness is higher if individuals mature sooner and are larger, which suggests that selection is acting on the correlation of both traits (Fig. 4, cf. Table 4a, and Fig. 2).

DISCUSSION

Intense selection on male body size and date of sexual maturation in *S. purpurascens* was detected because both traits are related to mating success. Larger and more protandrous males had higher relative fitness. Furthermore, even though larger body size might be expected to delay maturation (Thornhill and Alcock 1983; Wiklund and Forsberg 1991; Wiklund et al. 1991), in this grasshopper, selection evidently favored a correlation between these two traits. Large body size and early sexual maturation synergistically enhance individual fitness.

Sphenarium purpurascens inhabits a highly seasonal, heterogeneous environment, and food quality and quantity vary accordingly (Cano-Santana 1994). It is possible that late emerged nymphs face "greater time pressure" (sensu Abrams et al. 1996) to reach sexual maturity and reduced food quality. Decreased food quality can reduce growth rate and perhaps

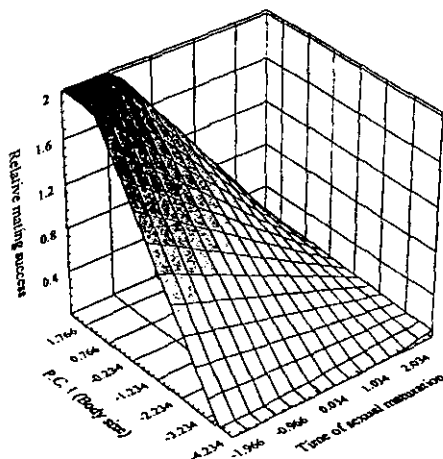


FIG. 4. Response surface of male fitness (relative mating success) as a function of body size and time of sexual maturation in *Sphenarium purpurascens*. The correlational selection gradient (Time of sexual maturation, general body size) was included in the construction of the fitness surface (see Table 4).

cause maturation at smaller size (Berrigan and Charnov 1994). Thus, no trade-off between developmental time and body size to maturity is expected (Berrigan and Charnov 1994; Nylin and Gotthard 1998). The expectation of a trade-off in ectotherms is based on the assumption that size at maturity is determined only by developmental time and temperature. However, evidence from empirical studies does not support this expectation (Wiklund et al. 1991). Furthermore, if growth rate is not constant, both early sexual maturation (protandry) and large body size can be attained simultaneously (see Wiklund et al. 1991; Nylin and Gotthard 1998). This explanation may apply for the studied species, although empirical evidence on relative growth rate is still needed.

Results of this study clearly indicate that the population is protandrous and it produces a sex ratio biased toward males as the season progresses. This observed pattern in the attainment of sexual maturity of females and males of *S. purpurascens* (see Fig. 2) is similar to data obtained from the entire preserve in two previous years (Cueva del Castillo et al. 1999). Thus, the male-biased sex ratio recorded in the enclosure is not unduly overemphasizing the effect of time to maturity on mating success.

Protandry in a species may result from longer developmental time in females than in males (developmental constraints hypothesis; Thornhill and Alcock 1983). Although in *S. purpurascens* females are larger than males, two lines of evidence suggest that protandry could be maintained by sexual selection. First, if protandry is a result of developmental constraints on larger females, female body size would increase as time to maturity increases. However, the larger individuals of both sexes matured early in the season (see Fig. 2). Furthermore, studies in other arthropods have shown

absence of protandry in species in which females are larger than males (Nylin et al. 1993 and references therein).

Second, under the developmental constraints hypothesis, if protandry is the result of sexual dimorphism in body size, no selection would be expected on date of sexual maturation. This is the case in *Euphydryas editha*, where males emerging at different times do not differ in mating success (Baughman 1991). However, in *S. purpurascens* the selection analysis indicated that males with early sexual maturation had high mating success independent of their body size. Thus, protandry seems to be a target of sexual selection per se (see Singer 1982; Wiklund and Solbreck 1982). A similar conclusion was reached by Nylin et al. (1993) in the butterfly *Pararge aegeria* through comparative analyses, but without measuring selection on protandry.

Studies measuring simultaneously the effects of protandry and body size on mating success are scarce (Wiklund et al. 1992). This is relevant because the measurement of selection is a direct way of studying trade-offs (see Reznick 1985). Selection analysis detected a significant correlational selection coefficient, indicating that the combination of protandry and large body size is selected for, due to its synergistic effect on mating success. Thus, the results point to the absence of a reproductive trade-off between date of sexual maturation and body size and that both are adaptive by themselves. If the phenotypic variance in body size and date of sexual maturation observed in *S. purpurascens* is genetically based, it would be expected that selection will maintain a linkage disequilibrium between loci controlling both traits.

In view of the results of the analysis of selection, it may be expected that genetic variance for body size and date of sexual maturation would be eroded in the population. Because antagonistic selection on these traits does not occur, it can be ruled out as a factor maintaining genetic variance. Therefore, other factors must account for the high phenotypic and genetic variance in body size and date of sexual maturation. For instance, the high environmental heterogeneity of this habitat may favor phenotypic plasticity in body size. Also, differences in local density and fluctuations in sex ratio may relax the intensity and even the mode of selection. The reduction in average body size in the population through the season suggests that body size is a plastic character in this grasshopper. Average body size in the grasshopper *Chorthippus brunneus* decreased in high densities, probably as a result of changes in food availability (Wall and Begon 1987). In the highly seasonal habitat of the Pedregal de San Angel, it is possible that food availability decreases by autumn. Studies directed to assess the partitioning of the phenotypic variance of body size and date of sexual maturation into its genetic and environmental components (reaction norms) are underway in *S. purpurascens*.

Finally, if the probability of more matings with virgin females increases as a male is more protandrous, protandry may serve as a mechanism modeled by natural selection to prevent sperm competition (Wiklund and Fagerström 1977; Wiklund and Solbreck 1982; Wedell 1992). However, this hypothesis does not hold for species in which another male can displace sperm or in which sperm precedence occurs (Wedell 1991). Although protandry may contribute to increased reproductive success of males, a high proportion of

females of *S. purpurascens* mate with more than one partner during their reproductive life, thus creating opportunities for sperm competition.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank C. Cordero, C. A. Domínguez, and G. Floater for helpful comments on the manuscript. We are also grateful to R. Dirzo for his thoughtful review of the manuscript and to B. Contreras for her assistance in the field. This research was partly supported by the Institute of Ecology, UNAM, and by a grant from CONACyT to JN-F. RCdC was supported by a CONACyT scholarship for graduate studies.

LITERATURE CITED

- ABRAMS, P. A., O. LEIMAR, S. NYLIN, AND C. WIKLUND. 1996. The effect of flexible growth rates on optimal sizes and developmental times in a seasonal environment. *Am. Nat.* 147:381-395.
- ALCOCK, J., AND T. E. HOUSTON. 1996. Mating systems and male size in Australian Hylaeine bees (Hymenoptera: Colletidae). *Ethology* 102:591-610.
- BAUGHMAN, J. F. 1991. Do protandrous males have increased mating success? the case of *Euphydryas editha*. *Am. Nat.* 138:536-542.
- BERRIGAN, D., AND E. L. CHARNOV. 1994. Reaction norms for age and size at maturity in response to temperature: a puzzle for life historians. *Oikos* 70:474-478.
- BOGGS, C. I., AND L. E. GILBERT. 1979. Male contribution to egg production in butterflies: evidence for transfer of nutrients at mating. *Science* 206:83-84.
- BORGIA, G. 1985. Bower quality, number of decorations and mating success of male satin bowerbirds (*Ptilinorhynchus violaceus*): an experimental analysis. *Anim. Behav.* 33:266-271.
- CANO-SANTANA, Z. 1994. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófila. PhD. diss. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- CHARLESWORTH, B. 1987. The heritability of fitness. Pp. 21-40 in J. W. Bradbury and M. B. Andersson, eds. *Sexual selection: testing the alternatives*. John Wiley and Sons, New York.
- CORDERO, C. 1995. Ejaculate substances that affect female insect reproductive physiology and behavior: honest or arbitrary traits? *J. Theor. Biol.* 174:453-461.
- CUEVA DEL CASTILLO, R., J. NÚÑEZ-FARFÁN, AND Z. CANO-SANTANA. 1999. The role of body size in mating success of *Sphenarium purpurascens* in central Mexico. *Ecol. Entomol.* In press.
- DARWIN, C. R. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.
- . 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. John Murray, London.
- EBERHARD, W. G. 1982. Beetle horn dimorphism: Making the best of a bad job. *Am. Nat.* 119:420-426.
- EICKWORT, G. C. 1977. Male territorial behaviour in the masson bee *Hoplitis anthocarpoides* (Hymenoptera: Megachilidae). *Anim. Behav.* 25:542-554.
- ENDLER, J. A. 1978. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 34:76-91.
- FABER, D. B., AND J. BAYLIS. 1993. Effect of body size on agonistic encounters between male jumping spider (Araneae: Salticidae). *Anim. Behav.* 45:289-299.
- GWYNNE, D. T. 1982. Mite selection by female katydids (Orthoptera: Tettigoniidae). *Conocephalus nigropicturum*. *Anim. Behav.* 30:734-738.
- HANKS, L. M., J. C. MILLAR, AND T. D. PAINE. 1996. Body size influences mating success of the eucalyptus longhorned borer (Coleoptera: Cerambycidae). *J. Insect Behav.* 9:369-382.
- HASTINGS, J. 1989. Protandry in western cicada killer wasp (*Sphex grandis*, Hymenoptera: Sphecidae): an empirical study of

- emergence time and mating opportunity. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25:255-260.
- IASON, G. R. 1989. Growth and mortality in mountain hares: the effect of sex and date of birth. *Oecologia* 81:540-546.
- KEVAN, D. K. M. 1977. The American Pyrgomorphidae (Orthoptera). *Rev. Soc. Entomol. Argentina* 36:3-28.
- LANDE, R., AND S. J. ARNOLD. 1983. The measurement of natural selection on correlated characters. *Evolution* 37:1210-1226.
- MACIAS-GARCIA, C. 1993. Una panorámica sobre selección sexual. Pp. 83-95 in J. Nuñez-Farfán and C. Cordero, eds. *Tópicos de biología evolutiva, diversidad y adaptación*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- MICHENER, G. 1983. Spring emergence schedules and vernal behavior of Richardson's ground squirrels: why do males emerge from hibernation before females? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14: 29-38.
- MITCHELL-OLDS, T., AND R. G. SHAW. 1987. Regression analysis of natural selection: Statistical inference and biological interpretation. *Evolution* 41:1149-1161.
- NORRY, F. M., J. C. VILARDI, J. J. FANARA, AND E. HASSON. 1995. Courtship success and multivariate analysis of sexual selection on morphometric traits in *Drosophila buzzatii* (Diptera: Drosophilidae). *J. Insect Behav.* 8:219-229.
- NYLIN, S., AND K. GOTTHARD. 1988. Plasticity in life-history traits. *Annu. Rev. Entomol.* 43:63-83.
- NYLIN, S., WIKLUND, C., AND P. O. WICKMAN. 1993. Absence of trade-offs between sexual size dimorphism and early male emergence in a butterfly. *Ecology* 74:1414-1427.
- OTRONEN, M. 1988. Intra and intersexual interactions at breeding burrows in the horned beetle, *Coprophana euensifer*. *Anim. Behav.* 36:741-748.
- PARTRIDGE, L., A. HOFFMANN, AND J. S. JONES. 1987. Male size and mating success in *Drosophila melanogaster* and *D. pseudoobscura* under field conditions. *Anim. Behav.* 35:468-476.
- REZNICK, D. 1985. Cost of reproduction: an evaluation of empirical evidence. *Oikos* 44:257-267.
- RZEDOWSKI, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Angel (D.F. México) *An. Esc. Nac. Cienc. Biol., IPN, México* 8:59-129.
- SERRANO, G. L., AND J. RAMOS-ELORDUY. 1989. Biología de *Sphenarium purpurascens* Charpentier y algunos aspectos de su comportamiento (Orthoptera: Acrididae). *Anal. Inst. Biol., UNAM, México* 58:139-152.
- SIVA-JOTHY, M. T. 1987. Mate securing tactics and the cost of fighting in the Japanese Horned Beetle, *Allomyrina dichotoma* L. (Scarabaeidae). *J. Ethol.* 5:165-172.
- SOKAL, R. R., AND F. J. ROHLF. 1995. *Biometry*, 3rd ed. Freeman, New York.
- TIORNHILA, R., AND J. ALLOCK. 1983. The evolution of insects mating systems. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.
- TRIVERS, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. Pp. 136-179 in B. Campbell, ed. *Sexual selection and descent of man*. Aldine, Chicago, IL.
- TSUBAKI, Y., AND T. ONO. 1987. Effects of age and body size on the male territorial system of the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata: Libellulidae). *Anim. Behav.* 35:518-525.
- WALL, R., AND M. BEGON. 1987. Individual variation and the effects of population density in the grasshopper *Chorthippus brunneus*. *Oikos* 49:15-27.
- WANG, G., M. D. GREENFIELD, AND L. E. SHELLY. 1990. Intermale competition for high-quality host plants: the evolution of protandry in a territorial grasshopper. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 191-198.
- WEDELL, N. 1991. Sperm competition selects for nuptial feeding in a bushcricket. *Evolution* 45:1975-1978.
- . 1992. Protandry and mate assessment in the wartbiter *Dec-ticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigonidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 31:301-308.
- WEDELL, N., AND T. SANDBERG. 1995. Female preference for large males in the bushcricket *Requena* sp. 5 (Orthoptera: Tettigonidae). *J. Insect Behav.* 8:513-522.
- WIKLUND, C., AND T. FAGERSTRÖM. 1977. Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. *Oecologia* 31:153-158.
- WIKLUND, C., AND J. FORSBERG. 1991. Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae. *Oikos* 60:373-381.
- WIKLUND, C., AND C. SOLBRECK. 1982. Adaptive versus incidental explanations for the occurrence of protandry in a butterfly, *Leptidea sinapis* L. *Evolution* 36:56-62.
- WIKLUND, C., S. NYLIN, AND J. FORSBERG. 1991. Sex related variation in growth rate as a result of selection for large size and protandry in a bivoltine butterfly, *Pieris napi*. *Oikos* 60:241-250.
- ZAR, J. H. 1974. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ.

Capítulo 3

Protandria y el éxito de apareamiento de las hembras en *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae)

Palabras clave: Selección sexual, proporción sexual, hembras, Pedregal de San Angel, *Sphenarium purpurascens*, Pyrgomorphidae.

Resumen.— En muchos estudios se ha evaluado el valor adaptativo de la protandria para los machos de varias especies de insectos. Sin embargo, no se han explorado a fondo las ventajas de la maduración tardía de las hembras. Numerosos modelos explican el mantenimiento de la protandria en términos del éxito de apareamiento de los machos, considerando que el único beneficio de una maduración tardía para las hembras radica en reducir su riesgo de morir sin aparearse. Estos modelos tienen dos suposiciones poco realistas; consideran que las hembras de una población son iguales y sólo se aparean una vez en su vida. En éste trabajo se analizaron las posibles ventajas de la maduración tardía para las hembras mediante dos aproximaciones. Primero, se evaluó el éxito de las hembras como función del momento de su maduración sexual, sin considerar otras características fenotípicas. Después se realizó un análisis de selección en el que se consideró el tamaño corporal de las hembras y el momento de su maduración sexual, así como las diferencias en el número de apareamientos que tuvieron como función de estos atributos. Las hembras que maduraron a mediados de la temporada de apareamiento tuvieron la mayor probabilidad de aparearse, mientras que las hembras que maduraron primero y fueron más grandes recibieron más apareamientos. Ambos resultados podrían explicar el mantenimiento de la protandria en la población. Las diferencias en las presiones selectivas entre los sexos favorecerían que los machos maduraran al principio de la temporada de apareamiento, y que las hembras lo hicieran después. Por otra parte, si las hembras se benefician por la obtención de múltiples apareamientos, el mantenimiento de la protandria se podría explicar por las diferencias en la ganancia en adecuación entre los sexos, ya que en los machos la combinación de un gran tamaño y una maduración temprana generan una mayor ganancia que en las hembras.

Introducción

La emergencia o maduración sexual del promedio de los machos antes que el promedio de las hembras es conocida como protandria, y es un fenómeno común en insectos con generaciones discretas (Thornhill y Alcock 1983). El mantenimiento de la protandria en una población depende de que se mantengan evolutivamente las diferencias en los patrones de maduración de machos y hembras. Esto puede ocurrir si las presiones selectivas en los tiempos de maduración de machos y hembras difieren. Los machos protándricos pueden aparearse con las primeras hembras que alcanzan la madurez sexual, y potencialmente alcanzar un mayor número de apareamientos que los machos que maduran sincrónicamente con el promedio de las hembras de la población (Wiklund y Fagerström 1977, Wiklund y Solbreck 1982, Hastings 1989, Wiklund y Forsberg 1991, Wedell 1992, Cueva del Castillo y Núñez-Farfán 1999), mientras que las hembras podrían beneficiarse por madurar después del promedio de los machos de la población. No obstante, los beneficios que obtienen las hembras por madurar después que los machos han sido evaluados en pocas ocasiones. La maduración de las hembras puede ser afectada por la disponibilidad de recursos (Parker y Courtney 1983) o de machos. Si las hembras maduran cuando existe una alta disponibilidad de machos, la probabilidad de que sean apareadas es mayor que cuando existe un menor número de ellos (Wiklund y Fagerström 1977, Thornhill y Alcock 1983). Inicialmente Wiklund y Fagerström (1977) consideraron esta ventaja en el caso de las hembras que se aparean inmediatamente después de la eclosión, como ocurre en algunas mariposas e himenópteros (Alcock *et al.* 1976, Gilbert 1976, Hastings 1989); sin embargo, este argumento tiene un menor impacto en especies en las que el período entre la eclosión y la vida reproductiva puede durar varios días (Wickman 1986).

Los patrones de maduración de las hembras como función de su probabilidad de apareamiento sólo se han analizado mediante modelos matemáticos. Este conjunto de modelos en general predice que la ocurrencia o no de protandria y su magnitud depende de la probabilidad de encuentro entre los sexos (Fagerström y Wicklund 1982, Bulmer 1983, Iwasa *et al.* 1983, Zonneveld y Metz 1991). Si la probabilidad de encuentro entre los sexos disminuye, se espera que la proporción de hembras sin aparearse se incremente. De esta forma, el riesgo de una muerte prerreproductiva en las hembras será más alto durante periodos en los que la densidad poblacional sea baja, y/o haya una baja disponibilidad de machos. Esto ocurre al principio y al final de la temporada de apareamiento en los insectos que tienen generaciones discretas. Si la probabilidad de encuentro entre los sexos se mantiene a lo largo de la temporada de apareamiento, la probabilidad de que una hembra se aparee sería siempre igual, por lo que no se espera que la protandria se mantenga en la población. Estos modelos tienen dos suposiciones; consideran que las hembras sólo se aparean una vez en su vida y que no difieren en su calidad. Estas suposiciones son poco realistas y han sido criticadas (Baughman *et al.* 1988). En condiciones naturales las hembras se aparean en repetidas ocasiones y varían en su calidad (ver Wedell 1992), existiendo la posibilidad de que obtengan beneficios por aparearse repetidamente (Thornhill y Alcock 1983, Parker y Patridge 1998). Tal vez una ventaja inmediata sería el asegurar la fecundación de sus huevos, o bien captar recursos que puedan invertir en el desarrollo de su progenie (ver Friedel y Guillot 1976, 1977, Boggs y Gilbert 1979, Cordero 1995).

En este trabajo pusimos a prueba las suposiciones de los modelos que explican la protandria. Primero se analizó la probabilidad de apareamiento de las hembras y su relación con la fecha de maduración, la densidad poblacional y la proporción sexual en ese día (no de machos/no de hembras sexualmente maduras). De acuerdo con las predicciones de los

modelos, se esperaría que las hembras que maduraran en altas densidades poblacionales y sesgos en la proporción sexual hacia los machos tuvieran las probabilidades más altas de aparearse. Asimismo, esto debería de ocurrir a mediados de la temporada de apareamiento. Posteriormente se realizó un análisis de selección en el que además del día de maduración se incorporó el tamaño de las hembras y el número total de apareamientos realizados durante su vida. Estos parámetros no han sido incluidos en los modelos de protandria y pueden afectar sus conclusiones.

Material y Método

Sphenarium purpurascens Charpentier (Orthoptera: Pyrgomorphidae) es un chapulín muy abundante durante la temporada de lluvias en el centro y sur de México (Kevan 1977). Antes de alcanzar la madurez sexual los chapulines de esta especie atraviesan por cinco estadios ninfales. Las ninfas de primer estadio emergen a mediados de mayo y los primeros organismos alcanzan la madurez sexual en agosto, la máxima abundancia de organismos adultos se alcanza a mediados de octubre y después de este momento la población comienza a decrecer hasta extinguirse en enero (Serrano y Ramos - Elorduy 1989, Cano - Santana 1994). La población del Pedregal de San Angel es protándrica (Cueva del Castillo y Núñez - Farfán 1999). Se ha observado una gran variación en el tamaño corporal de los organismos adultos de ambos sexos (el tamaño, estimado por la longitud del fémur III comprende desde 8.5 mm a 13.9 mm en ambos sexos). En las hembras se ha encontrado una relación entre tamaño corporal y fecundidad (no. de huevos: Cueva del castillo *et al.* 1999). La especie es sexualmente dimórfica; las hembras tienen un tórax más ancho que los machos. La conducta de apareamiento de los machos se inicia con la monta e intento de cópula con una hembra. Las hembras rechazan los intentos de cópula de los machos. La

cópula tiene una duración promedio de 5.5 hrs. Los organismos de ambos sexos se pueden aparear en varias ocasiones. Después de la cópula los machos de *S. purpurascens* exhiben una conducta de resguardo postcópula en la que permanecen montados sobre las hembras hasta por 19 días. Las hembras sólo ovipositan una vez y después mueren (Cueva del Castillo *et al.* 1999).

La población de *S. purpurascens* estudiada se ubica dentro de la reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (19° 20'02" N y 99° 08'26" W), localizada dentro del campus de la Ciudad Universitaria al sur de la Ciudad de México.

Durante la primera semana de agosto de 1996, antes de la maduración de los individuos adultos, se construyó dentro de la Reserva del Pedregal de San Ángel un encierro de 36m² x 2 m de altura, que fue subdividido en cuadrantes de un 1 x 1 m usando estacas de madera de 70 cm altura para facilitar el registro de la ubicación de los individuos. El encierro fue censado diariamente de 1000 a 1900 hrs. Las observaciones se realizaron desde el 30 de agosto al 5 de diciembre de 1996 abarcando toda la temporada de apareamiento. Durante este período diariamente, durante la primera hora de observación, todos los organismos que alcanzaban la madurez sexual dentro del encierro eran colectados manualmente, para posteriormente ser trasladados al laboratorio donde eran marcados con etiquetas para identificar abejas (Opalithplättchen. mit Bienenzuchtgeräte. Weinstadt. Alemania), se registraba su sexo y fecha de maduración sexual (día de colecta), y se les medía el ancho y longitud del tórax, longitud del fémur III y ancho del fémur I (mm). Los organismos eran reintroducidos al encierro al día siguiente de su captura. Se realizaron observaciones conductuales de barrido (Martin y Bateson 1993) de los organismos de ambos sexos diariamente cada dos horas, de 1000 a 1900 hrs. por períodos de una hora. Durante este tiempo el observador caminaba alrededor del encierro registrando

la ubicación de cada organismo y si se encontraba solitario o asociado a un chapulín del otro sexo. Cuando un organismo se encontraba asociado a una pareja se registraba la identidad de la misma y el tipo de asociación de acuerdo a las siguientes categorías: (1) acoso de un macho hacia una hembra, (2) rechazo de la hembra hacia el macho; el macho monta a la hembra y esta responde mediante sacudidas, levantando su tercer par de patas y contrayendo su abdomen (lo que previene el contacto genital con el macho), (3) cópula, (4) resguardo; el macho permanece montado sobre la hembra sin que exista contacto genital entre ambos. A diferencia de (2) la hembra tiene expandido su abdomen, no levanta su tercer par de patas y no realiza sacudidas y (5) intentos de desplazamiento entre machos; un segundo macho intenta desplazar al macho en resguardo ocupando su lugar (ver Cueva del Castillo *et al.* 1999). Dada la duración de las cópulas y la frecuencia del muestreo, la posibilidad de subestimar el número de apareamientos (parejas con las que haya tenido contacto sexual un individuo) de un organismo es baja.

Análisis estadístico

Probabilidad de apareamiento, proporción sexual y densidad poblacional. —

Para evaluar si la proporción sexual y la densidad poblacional en el día de maduración están asociadas con la probabilidad de apareamiento de las hembras, en primer término, con el número de hembras y machos sexualmente maduros en el encierro, se estimó la proporción sexual y la densidad poblacional (No. de organismos adultos/ 36 m²) por día durante el período de observación. Se estimó un índice de probabilidad de apareamiento de hembras por día mediante el cociente del número de hembras que se aparearon (sin importar el número de apareamientos que hayan tenido) y las que maduraron un día en

particular, entre el total de hembras que maduraron ese día. Con estos datos se realizó una regresión múltiple con un componente lineal y otro cuadrático de la probabilidad de apareamiento de las hembras sobre la proporción sexual y la densidad poblacional. Dado que en los modelos de protandria se considera que la máxima probabilidad de apareamiento corresponde a períodos intermedios de la temporada de apareamiento, se ajustó una regresión cuadrática a la relación entre el día de maduración sexual y la probabilidad de apareamiento de las hembras, esperándose que el ajuste de la regresión concordara con las predicciones de los modelos.

Análisis de selección sobre el tamaño corporal y el día de maduración sexual.—Para analizar si el tamaño corporal y el día de maduración sexual están relacionados con el éxito de apareamiento de las hembras, se realizó un análisis de selección. Se consideró como estimador de la adecuación de las hembras su éxito de apareamiento, considerado como el número de apareamientos realizado por una hembra con diferentes machos a lo largo de la temporada de reproducción. El modo, la intensidad y la dirección de la selección fenotípica fueron estimados para las hembras usando un análisis de regresión múltiple (Lande y Arnold 1983, ver Cueva del Castillo y Nuñez - Farfán 1999). Para estimar la selección direccional (coeficientes β_i) y curvilínea (coeficientes γ_{ii} : estabilizadora/disruptiva γ_{ii} , y correlativa γ_{ij}) se usó una regresión parcial múltiple con un componente lineal y uno cuadrático de la adecuación relativa sobre el tamaño corporal de las hembras y la fecha de su maduración sexual. El éxito de apareamiento relativo (w_i) fue estimado como W_i/\bar{W} , donde W_i es el número de apareamientos obtenidos por la hembra i durante la temporada de apareamiento y \bar{W} es el promedio del número de apareamientos de todas las hembras de la población. La variación en el tamaño corporal de las hembras fue resumida utilizando un

análisis de componentes principales de los cuatro atributos morfológicos que se les midieron. Al igual que un análisis previo realizado en los machos (Cueva del Castillo y Nuñez-Farfán 1999), se utilizaron los dos primeros componentes del análisis de componentes principales para estimar el impacto de la selección sobre el tamaño de las hembras. En este caso estos dos componentes explicaron el 78% de la varianza del tamaño corporal de las hembras (Tabla 1). Las fechas de maduración de las hembras fueron estandarizadas ($\bar{X} = 0$, $S^2 = 1$). Debido a que los residuales del análisis no se ajustaron a los criterios de normalidad, los intervalos de confianza de las variables que resultaron significativas fueron estimados mediante un procedimiento de "jackknife" utilizando el programa FreeStat (Mitchell-Olds y Shaw 1987).

Resultados

Probabilidad de apareamiento, proporción sexual y densidad poblacional.— El 38% de las hembras de *S. purpurascens* en el encierro no se aparearon (181 de 472 organismos). El promedio de vida fue de 27.64 días; E.E. = 13.1. El análisis de regresión múltiple mostró que existió una asociación positiva y significativa entre la probabilidad de apareamiento y la proporción sexual (Tabla 2, Fig. 1a), pero no con la densidad población (Tabla 2). En estas dos variables los coeficientes no lineales (cuadráticos) no fueron significativos. El coeficiente de la regresión cuadrática sobre la fecha de maduración sexual fue negativo y altamente significativo: las hembras que maduraron a mediados de la temporada de apareamiento tuvieron las más altas probabilidades de apareamiento (Fig. 1b).

Análisis de selección sobre el tamaño corporal y la fecha de maduración sexual.— El análisis de selección detectó selección direccional sobre la fecha de maduración y sobre el

primer componente principal (tamaño corporal), pero no sobre el segundo (Tabla 3a). Las hembras grandes alcanzaron un mayor número de apareamientos (Fig. 2a). También las hembras que maduraron al principio de la temporada de reproducción tuvieron un mayor número de apareamientos (Fig. 2b). No resultó significativo ningún componente cuadrático después de haber estimado los intervalos de confianza con el "jackknife" (Tabla 3d). Usando los coeficientes significativos del análisis de selección se graficó una superficie de adecuación como función del tamaño corporal y el día de maduración sexual (Fig. 3). Las hembras que maduraron primero y las que tuvieron un mayor tamaño alcanzaron el mayor éxito de apareamiento.

Discusión

Si se considera únicamente el éxito de las hembras en términos de su probabilidad de apareamiento, este estudio demuestra una clara relación entre la fecha de su maduración y la probabilidad de apareamiento. Los resultados mostraron que el riesgo de que una hembra no se aparee es más alto cuando la proporción sexual es baja, pero no se encontró relación con la densidad poblacional (Tabla 2). La selección estabilizadora, al actuar sobre el tiempo de maduración de las hembras podría explicar el mantenimiento de la protandria en la población. La maduración temprana es selectivamente ventajosa para los machos de *S. purpurascens* (Cueva del Castillo y Núñez-Farfán 1999), pero su patrón de maduración también puede ser ventajoso para las hembras, si ellas maduran cuando existe la máxima disponibilidad de machos y es alta la probabilidad de aparearse (Thornhill y Alcock 1983, Zonneveld y Metz 1991). Este resultado lleva implícito el supuesto de considerar que las hembras no se benefician por obtener más de un apareamiento. De ser así, las diferencias en las presiones selectivas entre los sexos favorecerían que los machos maduraran al principio

de la temporada de apareamiento y que las hembras lo hicieran después (Fig. 4), permitiendo el mantenimiento de la protandria en la población. Sin embargo, también es necesario considerar que los patrones de maduración de las hembras pueden estar determinados por la acción de la selección natural. La disponibilidad de los recursos en un ambiente estacional también podría afectar los patrones de maduración de las hembras (Parker y Courtney 1983).

El retraso en la maduración de las hembras en comparación con los machos podría implicar la oportunidad para que las hembras realizaran una elección indirecta de sus parejas potenciales (ver Wiley y Poston 1996). En la elección indirecta, las hembras no seleccionan activamente a sus parejas potenciales, pero generan las condiciones para intensificar la competencia entre los machos. Las hembras al madurar después del promedio de los machos podrían intensificar la competencia entre ellos y aparearse con los machos con mayor capacidad competitiva. De ocurrir elección indirecta en *S. purpurascens*, los machos favorecidos por ellas podrían ser aquellos que combinan un mayor tamaño y el ser protándricos, ya que estos son los que obtienen el mayor número de apareamientos (Cueva del Castillo y Núñez - Farfán 1999). La elección indirecta de pareja, por lo tanto, podría ser un factor selectivo que afecte la curva de maduración de las hembras. Sin embargo, si las hembras de *S. purpurascens* discriminan entre sus parejas potenciales, como algunos de sus comportamientos sugieren (ver Cueva del Castillo *et al.* 1999), la elección directa puede ocurrir (Wiley y Poston 1996). Aún así, ambos mecanismos de elección no son excluyentes.

En diferentes modelos se ha planteado que el mantenimiento de la protandria como una estrategia evolutivamente estable depende de que las hembras se apareen una vez en su vida y los machos sean capaces de múltiples apareamientos. Estos modelos tienen la suposición

de que las hembras no varían en su calidad (fecundidad), por lo que todos los apareamientos tienen el mismo peso (Wiklund y Fagerström 1977, Fagerström y Wiklund 1982, Bulmer 1983, Iwasa *et al.* 1983, Zonneveld y Mezt 1991). Si esto no ocurre, la protandria no debería ser una estrategia evolutivamente estable para ambos sexos. En la población de estudio se violan dos suposiciones de los modelos para explicar el mantenimiento de la protandria en una población: (1) las hembras tienen una gran variación en su tamaño corporal, por lo que también varían en su fecundidad (Cueva del Castillo *et al.* 1999) (sin embargo, recientemente se ha demostrado que cuando se incorpora en los modelos la variación en la fecundidad de las hembras, las predicciones teóricas de la protandria se mantienen; Kleckner *et al.* 1995) y (2) la mayoría de las hembras se aparean más de una vez en su vida. Los resultados del análisis de selección indican que las hembras que alcanzan la madurez sexual al principio de la temporada de reproducción y aquellas que son más grandes tuvieron más apareamientos. Las hembras más grandes quizá se aparean más veces por que tienen un mayor número de huevos y los machos las prefieran por ello (ver Ridley 1983). No obstante, las hembras son un recurso limitante para los machos, y esto explicaría por que las hembras que maduran al principio de la temporada de apareamiento tienen también más apareamientos, sin importar su tamaño (Fig. 2b).

El definir las ventajas de aparearse repetidamente para las hembras ha generado un considerable debate (Thornhill y Alcock 1983, Parker y Patridge 1998). Tal vez la ventaja inmediata sería el asegurar la fecundación de sus huevos. Asimismo, el obtener múltiples apareamientos se puede traducir en una mayor captación de recursos que se puedan invertir en el desarrollo de la progenie (ver Friedel y Guillot 1976, 1977, Boggs y Gilbert 1979, Cordero 1995) pero es necesario recabar evidencias en este sentido en *S. purpurascens*.

Si las diferencias en el número de apareamientos de las hembras se pueden traducir en ventajas en la adecuación, también se podría explicar el mantenimiento de la protandria en la población. En los machos la combinación de un gran tamaño y una maduración temprana genera un sinergismo en la ganancia de la adecuación (Cueva del Castillo y Nuñez - Farfán 1999), y esto no ocurre en las hembras. La combinación de un gran tamaño corporal y madurar tempranamente no incrementa sinérgicamente el número de apareamientos que obtienen las hembras. También es necesario considerar las diferencias en la varianza en el éxito reproductivo para los dos sexos. Mientras que para los machos cada nuevo apareamiento se puede traducir en un mayor número de hijos, en las hembras de la población de estudio el máximo número de descendientes posible es de 50, por lo que los beneficios de una maduración temprana pueden ser mayores para los machos. Ciertamente, bajo este escenario la explicación de las ventajas de la protandria en ambos sexos y su mantenimiento en la población puede ser más compleja y requiere de un análisis más detallado.

Literatura Citada.

- Alcock, J., Jones, C. E. y Buchman, S. L. 1976. Location before emergence of the female bee. *Centris pallida*, by its male. - J. Zool. Lond. 179: 189-199.
- Baughman, J.F., Murphy, D.D., Ehrlich, P.R. 1988. Emergence patterns in male checkerspot butterflies: testing theory in the field. - Theor. Popul. Biol. 33: 102-113.
- Boggs, C. I. y Gilbert, L. E. 1979. Male contribution to egg production in butterflies: evidence for transfer of nutrients at mating. - Science 206: 83-84.
- Bulmer, M. G. 1983. Model for the evolution of protandry in insects. - Theor. Popul. Biol. 23: 314-322.
- Burns, J. N. 1968. Mating frequency in natural populations of skippers and butterflies as determined by spermatophore counts. - Proc. Natl. Acad. Sci. USA 61: 852-859.
- Cano - Santana, Z. 1994. Flujo de energía através de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta en una comunidad xérofita. Tesis Doctoral. Centro de ecología. UNAM
- Cordero, C. 1995. Ejaculate substances that affect female insect reproductive physiology and behavior: Honest or arbitrary traits? - J. Theor. Biol. 174: 453-461.
- Cueva del Castillo, R. y Nuñez-Farfán, J. 1999. Sexual selection on maturation time and body size in *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae): correlated response to selection. - Evolution 53: 209-215 .
- Cueva del Castillo, R., Núñez-Farfán, J. y Cano-Santana, Z. 1999. The role of body size in mating success of *Sphenarium purpurascens* in central Mexico. - Ecol. Entomol. 24: 146-155.

- Fagerström, T. y Wiklund, C. 1982. Why do males emerge before females? protandry as a mating strategy in male and female butterflies. - *Oecologia* 52: 164-166.
- Friedel, T. y Guillot, C. 1976. Male accessory gland substance of *Melanoplus sanguinipes*: an oviposition stimulant under the control of the corpus allatum. - *J. Insect Physiol.* 22: 489-495.
- Friedel, T. y Guillot, C. 1977. Contribution of male-produced protein to vitellogenesis in *Melanoplus sanguinipes*. - *J. Insect Physiol.* 23:145-151.
- Gilbert, L. E. 1976. Postmating female odour in *Heliconius* butterflies: a male-contributed antiaphrodisiac? - *Science* 193: 419-420.
- Hastings, J. 1989. Protandry in western cicada killer wasp, (*Sphecius grandis*, Hymenoptera: Sphecidae): an empirical study of emergence time and mating opportunity. - *Behav. Ecol. Sociobiol.* - 25: 255-260.
- Iwasa, Y., Odendal, F. J., Murphy, D. D., Ehrlich, P. R. y Launer, A. E. 1983. Emergence patterns in male butterflies: a hypothesis and a test. - *Theor. Pop. Biol.* 23: 363-379.
- Kevan, D. K. McE. 1977. The American Pyrgomorphidae (Orthoptera). - *Rev. Soc. Entomol. Argentina* 36: 3-28.
- Kleckner, C.A; Hawley, W.A; Bradshaw, W.E; Holzapfel, C.M. y Fisher, I.J. 1995. Protandry in *Aedes sierrensis*: the significance of temporal variation in female fecundity. - *Ecology* 74: 1414-1427.
- Lande, T., y Arnold, S. J. 1983. The measurement of natural selection on correlated characters. - *Evolution* 37: 1210-1226.
- Martin, P. y Bateson P. 1983. *Measuring Behaviour*. Cambridge. Univ. Press. Cambridge
- Mitchell-Olds, T y Shaw, R.G. 1987. Regression analysis of natural selection: Statistical inference and biological interpretation. - *Evolution* 41: 1149-1161.

- Parker, G. A. y Courtney, S. P. 1983. Seasonal incidence: adaptive variation in the timing of life history stages. - J. Theor. Biol. 105: 147-155.
- Parker, G.A. y Patridge, L. 1998. Sexual conflict and speciation. - Phil.Trans. R. Soc. Lond. B. 355: 261-274.
- Ridley, M. 1983. *The Explanation of Organic Diversity: The Comparative Method and adaptations for Mating*. Clarendon Press., Oxford, UK.
- Serrano, G.L. y Ramos - Elorduy, J. 1989. Biología de *Sphenarium purpurascens* Charpentier y algunos aspectos de su comportamiento (Orthoptera: Acrididae) - Anal. Inst. Biol. UNAM. México58: 139-152.
- Sokal, R. R. y Rohlf, R. R. 1995. Biometry. - Third ed. W. H. Freeman and Company: New York.
- Thornhill, R. y Alcock, J. 1983. The evolution of insect mating systems. Cambridge: Harvard University Press.
- Wedell, N. 1992. Protandry and mate assessment in the wartbiter *Decticus verrucivorus* (Orthoptera: Tettigonidae). - Behav. Ecol. Sociobiol. 31: 301-308.
- Wickman, P. O. 1986. Courtship solicitation by females of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (L.) (Lepidoptera: Satyridae) and their behaviour in relation to male territories before and after copulation. - Anim. Behav. 34: 153-157.
- Wiklund, C. y Fagerström, T. 1977. Why do males emerge before females? a hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. - Oecologia 31: 153-158.
- Wiklund, C. y Forsberg, J. 1991. Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pierididae and Satyridae. - Oikos 60: 373-381.

- Wiklund, C. y Solbreck, C. 1982. Adaptive versus incidental explanations for the occurrence of protandry in a butterfly, *Leptidea sinapis* L. - *Evolution* 36: 56-62.
- Wiley, R. H. y Poston, J. 1996. Indirect mate choice, competition for mates, and coevolution of the sexes. - *Evolution* 50: 1371-1381.
- Zonneveld, C. y Metz, J. A. J. 1991. Models on butterfly protandry: virgin females are at risk to die. - *Theor. Pop. Biol.* 40: 308-321.

Tabla 1. Análisis de componentes principales de los cuatro atributos morfométricos de las hembras de *Sphenarium purpurascens* del Pedregal de San Angel, México, en la temporada de reproducción de 1996. Se exponen los autovectores de los dos primeros componentes principales y su porcentaje de varianza explicada (N=472).

Atributo	C.P. 1	C.P.2
Ancho del tórax	0.476	-0.219
Longitud del tórax	0.528	-0.319
Ancho del fémur I	0.431	0.899
Longitud del fémur III	0.556	-0.205
Porcentaje de varianza explicada	53.750	24.250

Tabla 2. (a) Coeficientes y (b) ANDEVA del análisis de regresión múltiple de la probabilidad de apareamiento de hembras de *S. purpurascens* como función de la proporción sexual y la densidad poblacional. EE = error estándar; g.l.= grados de libertad, R²= varianza explicada. Ver Fig. 1.

A					
Variable	Estimado	E.E.	<i>t</i>	<i>P</i>	
Constante	-0.169	0.185	-0.91	0.366	
Densidad poblacional	0.010	0.005	1.79	0.078	
Proporción sexual	0.410	0.112	3.65	0.0005	
B					
Fuente de variación	g.l.	S.C	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>R</i> ²
Modelo	2	1.714	9.204	0.0003	0.198
Error	74	6.905			

Tabla 3 (a). Gradientes de selección lineal (β_i), cuadráticos (γ_{ii}) y correlativos (γ_{ij}) para el tamaño corporal y el día de maduración sexual en hembras de *Sphenarium purpurascens* (b) ANDEVA del modelo lineal; (c) ANDEVA del modelo cuadrático y (d) jackknife de los estimadores de selección. El error estándar está indicado entre paréntesis * $P=0.050$; ** $P = 0.005$; *** $P = 0.002$; **** $P = 0.015$; NS= no significativo.

Atributo	β_i	γ_{ii}	γ_{ij}
Tamaño corporal (C.P. 1)	0.107 (0.053)**	-0.017 (0.017)NS	
Fémur I (C.P. 2)	0.092 (0.037)NS	0.008 (0.037)NS	
Día de maduración sexual	-0.175(0.057)***	-0.114 (0.058)*	
C.P. 1 * C.P. 2			-0.030 (0.039) NS
Día de maduración sexual * C.P. 1			-0.089 (0.036)****
Día de maduración sexual * C.P. 2			-0.075 (0.073)NS

b. ANDEVA del Modelo Lineal

Fuente de variación	g.l.	S.C.	F	P
Modelo	3	39.110	9.51	<0.0001
Error	469	642.803		

c. ANDEVA del Modelo Cuadrático

Fuente de variación	g.l.	S.C.	F	P
Modelo	9	52.108	4.256	<0.0001
Error	463	629.804		

d. Jackknife del modelo lineal

Atributo	E.E.	t	P
Constante	0.054	18.537	<0.001
Tamaño Corporal (C.P. 1)	0.034	3.089	0.002
Día de maduración sexual	0.042	3.436	<0.001

Jackknife del modelo cuadrático

Atributo	E.E.	t	P
Constante	0.063	16.876	<0.001
Día de maduración sexual* Día de maduración sexual	0.048	1.801	0.070
C.P.1 * Día de maduración sexual	0.032	-1.876	0.060

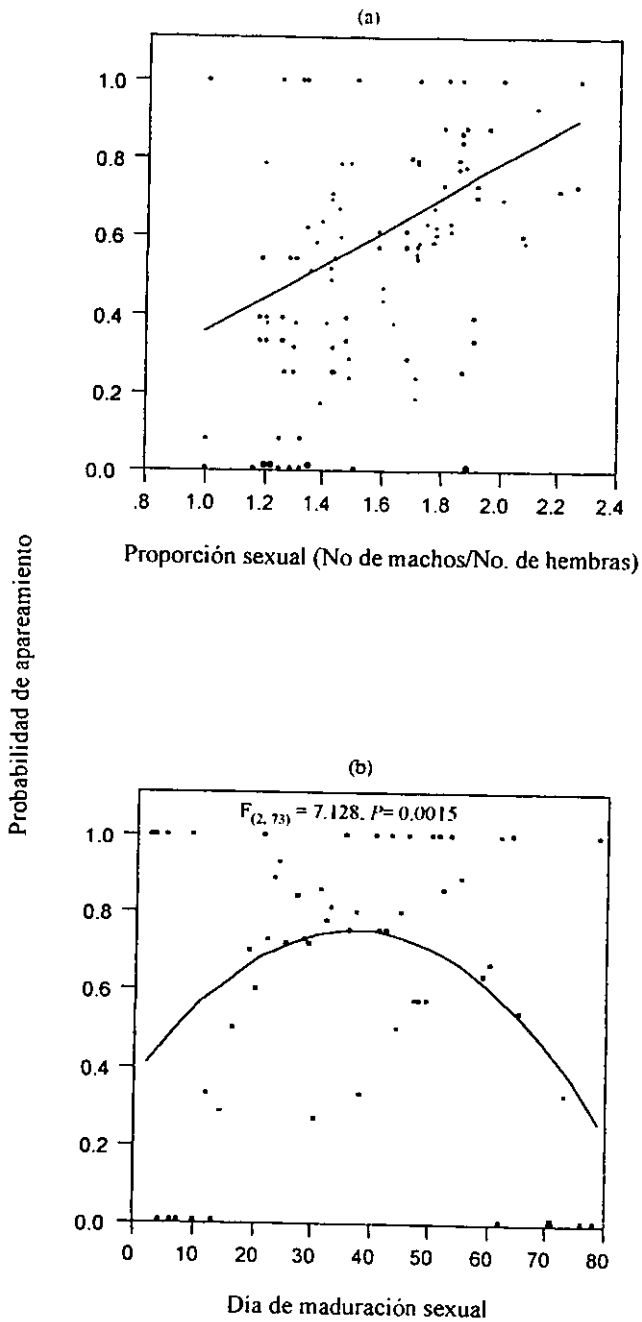


Fig. 1. Relación entre la probabilidad de que sean apareadas las hembras de *S. purpurascens* con (a) la proporción sexual y (b) el día de su maduración sexual.

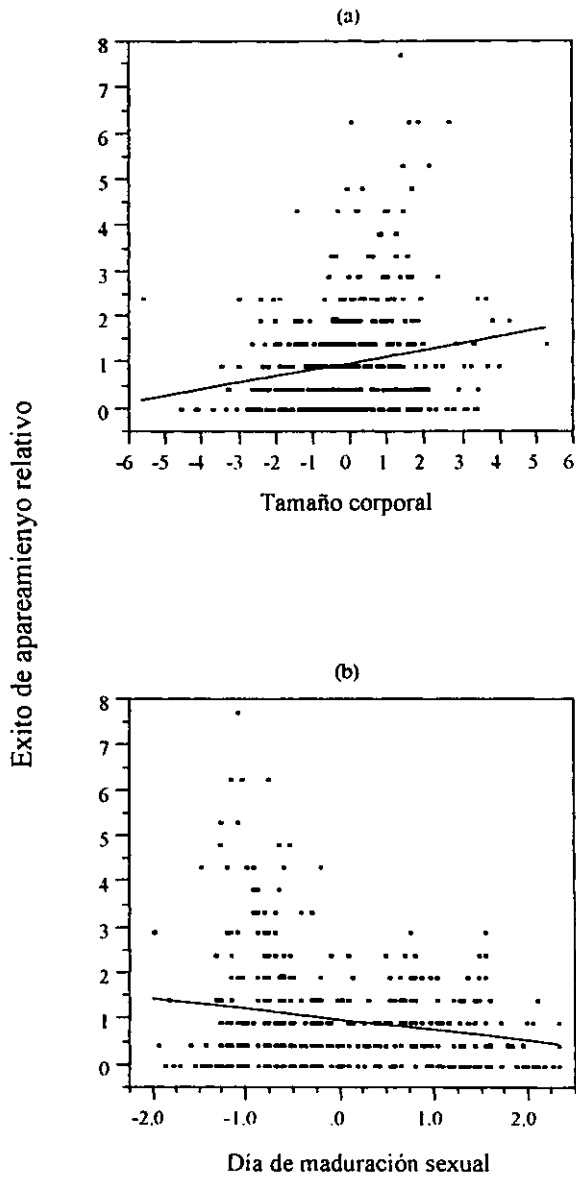


Fig. 2. Relación entre el éxito de apareamiento de las hembras de *S. purpurascens* con (a) su tamaño corporal y (b) el día de su maduración sexual.

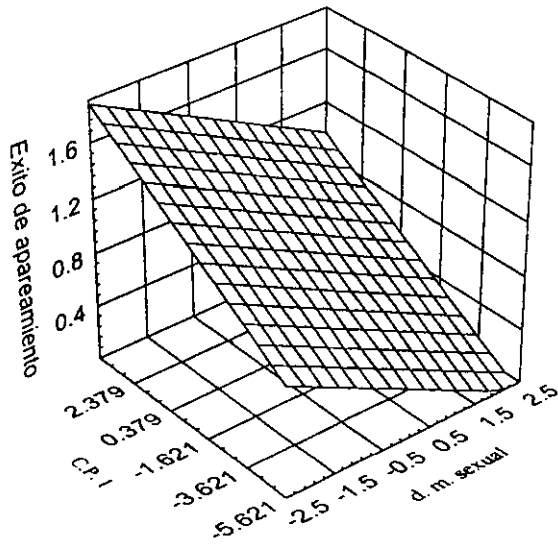


Fig. 3. Superficie de respuesta de la adecuación de las hembras (éxito de apareamiento relativo) como función del tamaño corporal (C.P.1) y el día de maduración sexual en *Sphenarium purpurascens*. Las variables están estandarizadas a $\bar{X} = 0$ y $S^2 = 1$.

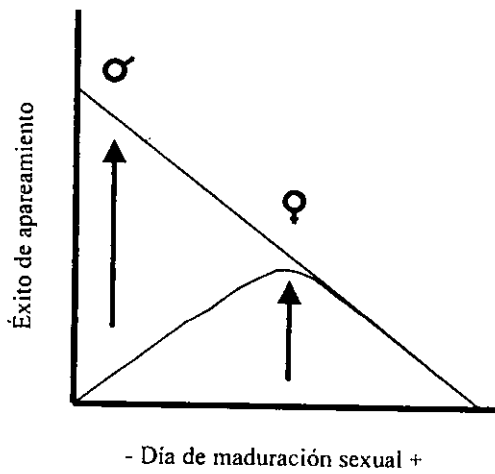


Fig. 4. Modelo gráfico para el tiempo de maduración óptimo de machos y hembras de *S. purpurascens*. Las flechas indican los momentos de maduración favorecidos por selección para cada sexo.

Capítulo 4

Plasticidad fenotípica en el tamaño y el tiempo de desarrollo del chapulín *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae).

Palabras clave: Plasticidad fenotípica, tamaño corporal, eclosión, selección sexual.

Sphenarium purpurascens, Orthoptera.

Resumen. En el chapulín *Sphenarium purpurascens* el tamaño corporal y la fecha de maduración son caracteres potencialmente sujetos a la selección sexual: los machos más grandes y que maduran primero obtienen el mayor éxito en el apareamiento. Como consecuencia de la selección sexual, se podría esperar que la variación genética sobre el tamaño corporal y el momento de la maduración sexual se redujeran; sin embargo estos atributos muestran una gran variación fenotípica. Esto podría explicarse por la plasticidad fenotípica (interacción genotipo* ambiente), ya que esta desacopla la relación entre el genotipo y el fenotipo de los organismos.

El momento en que un organismo alcance la madurez sexual podría depender del momento en el que nace, el tamaño que alcance y el tiempo que tarde en desarrollarse. Estos atributos podrían ser afectados por variables ambientales. En este trabajo se analizó, en condiciones controladas, el efecto de la humedad ambiental sobre la eclosión de los huevos y del consumo del alimento en el tamaño corporal y la duración del desarrollo post embrionario de la progenie (familias) de madres conocidas del chapulín *Sphenarium purpurascens*. Los huevos eclosionaron sincrónicamente y no se observaron diferencias genéticas (familias) en los chapulines por la interacción entre el genotipo de los organismos y el ambiente (cantidad de alimento consumido) en el tamaño que alcanzaron los chapulines y el tiempo de desarrollo post embrionario. El tamaño que alcanzaron los organismos dependió de la cantidad de alimento que consumieron y no se encontró ninguna relación entre las familias y el consumo de alimento con el tiempo de desarrollo post embrionario. Este conjunto de resultados puede contribuir a explicar el mantenimiento de la variación fenotípica en el tamaño corporal y el momento de la maduración sexual, ya que no se espera una respuesta evolutiva a la selección en atributos que no muestran variación genética.

Introducción

En los machos del chapulín *Sphenarium purpurascens* se ha demostrado que el tamaño corporal y el momento de la maduración sexual son atributos bajo selección sexual. Los machos que alcanzan la madurez sexual al principio de la temporada de apareamiento y tienen un mayor tamaño corporal que el resto de la población alcanzan el mayor éxito de apareamiento (Cueva del Castillo y Núñez - Farfán 1999). Como resultado de las presiones selectivas actuando a largo plazo se esperaría que la varianza genética del tamaño corporal y el momento de la maduración sexual se agotaran (ver Fisher 1958, Roff y Mousseau 1987, Falconer y Mackay 1997); sin embargo en ambos atributos se mantiene una gran variación fenotípica (Cueva del Castillo y Núñez-Farfán 1999, Cueva del Castillo *et al.* 1999). El mantenimiento de la variación fenotípica en el tamaño corporal y el momento de la maduración sexual se podría deber a la plasticidad fenotípica. La respuesta evolutiva a la selección sobre estos atributos podría ser frenada o restringida debido a que la plasticidad fenotípica desacopla la relación entre el genotipo y el fenotipo, reduciendo el impacto de la selección sobre la varianza genética de la población (ver Roff 1992, Stearns 1992, Thompson 1999). El término de plasticidad fenotípica se aplica en aquellos casos en los que un mismo genotipo puede producir fenotipos alternativos, dependiendo de las condiciones ambientales durante la ontogenia (West-Eberhart 1989). Este conjunto de fenotipos alternativos producto de diferentes ambientes se denominan la norma de reacción del genotipo (la norma de reacción se determina mediante la cría aleatoria de clones o familias en ambientes diferentes) (Stearns y Koella 1986).

En los insectos el tiempo de la eclosión de los huevos, el tiempo de desarrollo post embrionario y el tamaño corporal que alcanza un organismo adulto son afectados por el

ambiente (Nylin y Gotthard 1998). En los acrídidos la humedad ambiental dispara el desarrollo embrionario después de que los huevos atraviesan por un período de sequía (Moriarty 1969; 1970, Wardhaugh 1980, Gehrken y Doumbia 1995, Colvin 1996) y en los insectos en general una dieta de mayor cantidad y/o calidad frecuentemente se traduce en mayores tasas de crecimiento durante el desarrollo post embrionario y en un mayor tamaño como adulto, mientras que una dieta de menor cantidad y/o calidad tiene el efecto contrario (Janz *et al.* 1994, Leclaire y Brandl 1994, Nylin y Gotthard 1998).

En *S. purpurascens* hipotéticamente, el que un organismo alcance la madurez sexual al principio de la temporada de apareamiento y tenga un gran tamaño corporal podría depender de que naciera antes que los demás organismos de su población, o bien, por que se desarrollara más rápido y con un mayor tamaño que los demás organismos de su población. La eclosión de los huevos podría ser afectada por las diferencias en los tiempos en que estos son puestos (los huevos que son puestos antes podrían eclosionar antes que los que son puestos después) y/o por diferencias inter individuales en el umbral de humedad que dispare su desarrollo. Si la duración del desarrollo de los chapulines fuera constante, el que un chapulín alcanzara la madurez sexual antes que otros individuos de su población dependería de que naciera antes que ellos. En *S. purpurascens* la eclosión de los huevos depende de que la tierra donde se encuentran esté húmeda (obs. pers). Sin embargo, podría existir variación entre las familias en el umbral de humedad que induce la eclosión y sobre la cual podría actuar la selección natural. Alternativamente, la eclosión de los huevos podría ocurrir ante un mismo umbral de humedad, sin importar el momento de la oviposición. En cualquiera de estos dos escenarios, el momento en que nazca un organismo afectara sus posibilidades de conseguir alimento en un ambiente estacional. El tamaño corporal de los adultos y la duración de su desarrollo post embrionario podrían ser

afectados por la disponibilidad del alimento. En este punto podrían existir dos posibilidades. Las diferencias en el tamaño corporal y en los tiempos de desarrollo post embrionario podrían deberse únicamente a diferencias en la calidad y/o cantidad de alimento que consuman los organismos y no por diferencias genéticas; o bien, podría ocurrir una interacción entre los genotipos y el alimento consumido (norma de reacción), modificándose la duración del desarrollo y el tamaño que alcanza un organismo adulto. Bajo la primera alternativa no se esperaría una respuesta evolutiva a la selección; la varianza en el tamaño corporal y en el tiempo del desarrollo se mantendrían, mientras que en la segunda, se podría esperar una respuesta evolutiva a la selección sobre ambos atributos (ver Fig. 1).

Los objetivos de este trabajo consistieron en (1) determinar si existía variación en el umbral de eclosión de los huevos como función de la variación en la humedad ambiental y en función de su relación de parentesco y (2) determinar si existía plasticidad fenotípica en el tamaño corporal y en la duración del desarrollo post embrionario de los chapulines, como producto de la interacción genotipo - cantidad de alimento consumido.

Materiales y Métodos

Sphenarium purpurascens Charpentier (Orthoptera: Pyrgomorphidae) es un chapulín abundante durante la temporada de lluvias en el centro y sur de México (Kevan 1977). Las hembras de esta especie sólo ovipositan una vez en su vida y después mueren (Cueva del Castillo *et al.* 1999). La oviposición ocurre entre mediados de octubre y principios de enero (Cueva del Castillo obs. pers.). Las ninfas de primer estadio emergen a mediados de mayo,

al principio de la temporada de lluvias. Antes de alcanzar la madurez sexual los chapulines de esta especie atraviesan por cinco estadios ninfales durante su desarrollo post embrionario, antes de alcanzar la madurez sexual. Los primeros organismos alcanzan la madurez sexual en agosto, y la máxima abundancia de organismos adultos se alcanza a mediados de octubre: después de este momento la población comienza a decrecer hasta extinguirse en enero (Serrano y Ramos - Elorduy 1989, Cano - Santana 1994). La población del Pedregal de San Angel es protándrica (Cueva del Castillo y Núñez - Farfán 1999) y se ha observado una gran variación en el tamaño corporal de los adultos de ambos sexos (el tamaño, estimado por la longitud del fémur III comprende desde 8.5 mm a 13.9 mm en ambos sexos).

La humedad y el umbral de la eclosión.— Para determinar si existía variación en la eclosión de los huevos como función de la humedad, se indujo la eclosión de estos mediante un experimento de riego artificial con el que se modificaron gradualmente los niveles de humedad en el suelo.

Durante la temporada de reproducción de 1997 se colectaron 240 hembras grávidas que fueron colocadas individualmente en macetas de 250 ml llenas con tierra hasta dos tercios de su volumen. Las hembras fueron mantenidas en las macetas hasta que ovipositaron. La oviposición ocurrió entre el 17 de octubre de 1997 y el 8 de enero del siguiente año, cubriendo un intervalo de 82 días (\bar{X} = 42; C.V. = 88.095; n = 240). Después de la oviposición las hembras fueron retiradas y almacenadas en refrigeración, mientras que en las macetas se anotó la fecha de oviposición. Las macetas se mantuvieron en un cuarto con fotoperíodo de 12 horas de luz a $21^{\circ}\text{C} \pm 0.75$ E.E. Al comienzo de la temporada de

lluvias (9 de junio) se inició un riego simultáneo de 10 ml de agua/día por maceta, que se mantuvo hasta inducir la eclosión de los huevos. Para determinar la fecha de eclosión de los huevos se realizaban dos inspecciones diarias. La primera se realizaba a las 11 horas después del riego de las macetas y otra a las 18 horas. Una vez ocurrida la eclosión de los huevos se registraba la fecha. El volumen de agua suministrado a las macetas se determinó previamente a partir de una curva de acumulación de humedad obtenida bajo las mismas condiciones experimentales (después de 28 días de riego las macetas se saturaron y a partir de ese momento la humedad se mantuvo constante).

Con los datos obtenidos de las ovotecas que eclosionaron (10 de 240 ovotecas) se realizó una regresión entre el día de oviposición de las hembras (acotado entre el primero y el enésimo día de oviposición) y el total de días transcurridos hasta la eclosión de los huevos, (considerados a partir del día en que fueron ovipuestos). Si los huevos de todas las hembras respondieran a un mismo umbral de humedad se esperaría que eclosionaran sincrónicamente, sin importar las diferencias en los tiempos en que fueron puestos. La existencia de variación en el tiempo de eclosión de los huevos entre ovotecas podría sugerir la existencia de varianza genética sobre el umbral de humedad que dispara la eclosión. Debido a que los huevos de algunas ovotecas eclosionaron en diferentes días, los datos de las eclosiones se analizaron con una regresión para múltiples valores de y correspondientes a un mismo valor de x (ver Sokal & Rohlf 1995).

Plasticidad fenotípica del tamaño corporal y de la duración del desarrollo post embrionario.— Se realizó un experimento para estimar la proporción de plasticidad fenotípica en el tamaño corporal y el tiempo de desarrollo post embrionario de los chapulines, como función de su relación de parentesco y la cantidad de alimento que

consumieron durante su vida. Los análisis de este experimento se realizaron sobre organismo tanto adultos como de fases ninfales (para justificación ver métodos).

A las ninfas obtenidas del experimento de eclosión se les midió la longitud del fémur III derecho con un vernier (0.1mm Mitutoyo Corp. Tokyo, Japón). Posteriormente las ninfas de cada familia se dividieron aleatoriamente en dos grupos experimentales. Los chapulines fueron colocados individualmente en cajas de petri junto con un algodón húmedo que era cambiado cada tercer día. A uno de los grupos se le proporcionó alimento (2 a 3 hojas de *Medicago sativa*) diariamente, mientras que al otro se le alimentó cada tercer día, retirándole los remanentes de la comida después de 24 hrs. Este último tratamiento simuló la reducción en la disponibilidad de alimento que ocurre cuando la época de secas comienza en un ambiente estacional. Los remanentes eran almacenados en bolsas de papel y se calculó el área foliar consumida por cada chapulín fotografiando las hojas con una videocámara y estimando el área faltante mediante un analizador de imágenes (WinDias Area Meter System, Delta-T. Corp.). Se registró el intervalo de tiempo (en días) entre cada una de las mudas que los chapulines realizaron durante su vida y el tamaño que alcanzaron en cada estadio.

Inicialmente se tenía contemplado realizar los análisis estadísticos de este experimento sobre chapulines adultos; sin embargo, esto no fue posible debido a que hubo una alta mortalidad de ninfas. De las 10 ovotecas de las que eclosionaron huevos, únicamente 5 estuvieron representadas en los dos tratamientos experimentales y en todos los estadios ninfales del desarrollo de los chapulines. Con la finalidad de utilizar la mayor cantidad posible de datos, se optó por un análisis en el que se consideró el tamaño alcanzado por un organismo hasta la última etapa del desarrollo que alcanzó (ninfal o adulta) y la cantidad de alimento que consumió hasta alcanzar dicha etapa. Se consideró

que esta aproximación es posible debido a que todos los estadios de desarrollo estuvieron representados en todas las familias y tratamientos experimentales analizados. Este análisis aún permite determinar: (1) si existen diferencias en el tamaño corporal de las crías de diferentes madres experimentales, y (2) si el tamaño corporal que alcanza un organismo es afectado por la cantidad de alimento que consume.

Al final del experimento, para corroborar que los organismos que fueron expuestos diariamente al alimento comieron más en total que aquellos que fueron expuestos a él cada tercer día, se comparó el área foliar total consumida por los chapulines de ambos tratamientos experimentales mediante un análisis de varianza. Después de esto, se analizó el máximo tamaño que alcanzó un organismo durante su vida y el tiempo que tardó en llegar a dicho tamaño (ya sea cuando alcanzó la madurez sexual o en la etapa ninfal en la que murió); para esto se utilizaron análisis de covarianza (ANDECOVAs), siendo las variables experimentales las familias y la cantidad de alimento consumido por un organismo (covariable). Asimismo, se analizaron las normas de reacción de los genotipos; Interacción genotipo (Madre)* ambiente (alimento consumido).

Resultados

La humedad y el umbral de la eclosión.— De las 240 ovotecas únicamente eclosionaron los huevos de 10. El intervalo de tiempo transcurrido entre la primera y la última oviposición de estas 10 ovotecas fue de 18 días ($\bar{X} = 9$; C.V.= 55.55; n= 25). La eclosión ocurrió entre 171 y 193 días después de que los huevos fueron puestos ($\bar{X} = 183.88$; C.V.= 3.04; n= 25) y el intervalo de tiempo transcurrido entre la primera y la

última eclosión fue de 10 días ($\bar{X} = 4.76$; C.V.= 61.033; n= 25). La eclosión ocurrió después de 33 días de haber comenzado el riego de las macetas. El análisis de regresión para múltiples valores de y, indicó que existieron diferencias en el tiempo promedio (días) de eclosión entre las ovotecas (Tabla 1; Fig. 2) y que los huevos puestos al final de la temporada de reproducción pasaron menos tiempo en el suelo que aquellos que fueron puestos al principio de esta. Este resultado se tradujo en una relación negativa y altamente significativa entre el día de oviposición y el número de días transcurridos hasta la eclosión. Esta tendencia es indicada por la pendiente del ajuste lineal (desviación de la regresión, ver Sokal & Rohlf 1995; Tabla 1; Fig. 2).

Plasticidad fenotípica del tamaño corporal y de la duración del desarrollo post embrionario.— Los chapulines que fueron expuestos diariamente al alimento consumieron más que aquellos que fueron expuestos a él cada tercer día (Fig. 3; $F_{(1, 41)}=12.017$, $P < 0.001$). El tamaño de los chapulines dependió únicamente de la cantidad de alimento que consumieron (covariable) (Tabla 2; Fig. 4). No existieron diferencias en el tamaño de los chapulines como función de sus familias y la interacción entre los genotipos y el alimento consumido (norma de reacción) tampoco fue significativa, lo que indica que un mismo genotipo se comporta de la misma manera ante las diferencias en el consumo de alimento. En el caso del tiempo de desarrollo el análisis no fue significativo para ninguna de las variables (Tabla 3).

Discusión

Los resultados de este trabajo indican que las condiciones ambientales afectan el momento de la eclosión y el tamaño corporal que alcanzan los organismos. La eclosión de los huevos fue sincrónica, mientras que la variación fenotípica en el tamaño corporal es resultado del consumo del alimento, ya que ni la familia ni la interacción entre el genotipo (familia) y la cantidad de alimento consumido fue significativa (Tabla 2). Este conjunto de resultados podría sugerir que la selección natural pudo actuar intensamente sobre los mecanismos que inducen la eclosión de los huevos y los que determinan el tamaño corporal de los chapulines.

La sincronía en la eclosión de los huevos podría ser el resultado de la acción de la selección estabilizadora actuando sobre el momento de la eclosión de los huevos. La población de estudio se encuentra en un ambiente estacional caracterizado por una época de lluvias y otra de sequía. Si los huevos eclosionaran ante un umbral de humedad menor, las crías nacerían en un momento en el que las condiciones ambientales no fueran favorables. Por otro lado, una eclosión tardía significaría que las ninfas no completarían su desarrollo antes del término de la temporada de lluvias. Sin embargo existieron diferencias entre las ovotecas en el tiempo promedio de eclosión de sus huevos. Este resultado podría sugerir la existencia de varianza genética sobre el umbral de eclosión de los huevos, y/o la existencia de efectos maternos que se podrían traducir en diferencias en los tiempos de eclosión entre hermanos.

En los chapulines el 23% de la varianza fenotípica del tamaño corporal se debe a las diferencias en el consumo del alimento, mientras que ni la familia ni la interacción entre el genotipo (familia) y la cantidad de alimento afectaron el tamaño corporal (Tabla 3). El

componente de varianza genética en este atributo no existe o es muy bajo y no se alcanzó a detectar con el tamaño de muestra utilizado, mientras que ninguna variable afectó el tiempo de desarrollo. En ausencia de otras fuerzas evolutivas la varianza genética pudo agotarse en pocas generaciones ante la intensidad de selección sexual detectada sobre ambos atributos (Cueva del Castillo y Núñez -Farfán 1999).

En los insectos protándricos se consideraba que existía una disyuntiva entre el éxito de apareamiento que se podría alcanzar por tener un mayor tamaño y el obtenido por una maduración temprana (Wiklund y Fagerström 1977, Wiklund y Solbreck 1982, Thornhill y Alcock 1983). El madurar primero sólo se podría lograr a costa de reducir el tiempo de desarrollo y por consecuencia alcanzar un menor tamaño como adulto. Este argumento supone que existe una correlación genética en ambos atributos (Roff 1992, Stearns 1992). Sin embargo, se ha demostrado que esta disyuntiva no ocurre en insectos en los que el desarrollo es afectado por la dieta, ya que los organismos que consumen más alimento crecen más rápido y alcanzan un mayor tamaño (Stearns y Koella 1986, Nylin *et al.* 1989, Kawecki 1993). En *S. purpurascens* la dieta fue responsable de explicar aproximadamente la cuarta parte de la varianza en el tamaño corporal y no se detectó ningún efecto sobre la duración del desarrollo de los chapulines.

En condiciones naturales se observan ninfas de los primeros estadios durante toda la temporada de reproducción (obs. pers.) y se mantiene una gran variación fenotípica en el tamaño corporal. La variación en el tiempo de eclosión de los huevos podría depender de la cantidad de suelo, su capacidad para retener la humedad y el grado de insolación que exista en la zona donde una hembra ponga sus huevos y debido a que no se detectaron diferencias en el tamaño asociadas a una base genética, no se esperaría una respuesta evolutiva a la selección sobre el tamaño corporal. La variación fenotípica en este atributo se podría deber

a las diferencias espaciales y temporales en la disponibilidad del alimento, que resultan de la heterogeneidad ambiental y de la estacionalidad del Pedregal de San Angel (Cano-Santana 1994). El alcanzar un gran tamaño corporal al principio de la temporada de reproducción se podría atribuir al haber consumido una mayor cantidad de alimento. Las ninfas que nacen a principio de junio (al comienzo de la temporada de lluvias) completan su desarrollo a mediados de agosto, antes del comienzo de la sequía, mientras que los organismos que son reclutados posteriormente cada vez tienen una menor disposición de alimento para consumir. Ante este escenario, las decisiones de las hembras sobre el lugar en que ponen sus huevos podrían tener un gran impacto sobre las expectativas de vida de su progenie (ver Nylin 1988, Nylin y Janz 1993, Janz *et al.* 1994) y podrían ser blanco de la selección natural.

Literatura citada.

- Cano-Santana, Z. 1994. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xérofito. Tesis Doctoral. Centro de Ecología. UNAM. México, México.
- Colvin, J. 1996. Diapause duration, survival in relation to desiccation and egg-pod morphology of the Senegalese grasshopper *Oedaleus senegalensis*. *Physiol Entomol.* 21: 173-178.
- Cueva del Castillo, R. y Núñez-Farfán, J. 1999. Sexual selection on maturation time and body size in *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae): Correlated response to selection. *Evolution* 53: 209-215.
- Cueva del Castillo, R., Núñez-Farfán, J y Cano-Santana, Z. 1999. The role of body size in mating success of *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) in Central México. *Ecol. Entomol.* 2: 146-155.
- Falconer, D.S. y Mackay, T.F.C. 1997. *Introduction to Quantitative Genetics*. Longman. Essex.
- Fisher, R.A. 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Dover, N.Y.
- Gehrken, U. y Dombia, Y.O. 1995. Diapause and quiescence in eggs of a tropical grasshopper *Oedaleus segalensis* (Kraus) J. *Insect Physiol.* 42: 483-491.
- Janz, N., Nylin, S., Wedell, N. 1994. Host plant utilization in the comma butterfly: sources of variation and evolutionary implications. *Oecologia* 99:132-140.
- Kawecki, T.J. 1993. Age and size at maturity in a patchy environment-fitness maximization versus evolutionary stability. *Oikos* 66: 309-317.

- Kevan, D. K. McE. 1977. The American Pyrgomorphidae (Orthoptera). - Rev. Soc. Entomol. Argentina 36: 3-28.
- Leclaire, M. y Brandl, R. 1994. Phenotypic plasticity and nutrition in a phytophagous insect: consequences of colonizing a new host. *Oecologia*. 99: 379-385
- Moriarty, F. 1969. Water uptake and embryonic development in eggs of *Chorthippus brunneus*. Thunberg (Saltatoria: Acrididae). *Jour. Exp. Biol.* 50: 327-333.
- Moriarty, F. 1970. The significance of water absorption by the developing eggs of five British Acrididae (Saltatoria). *Compar. Bioch and Physiol* 34: 657-669.
- Nylin, S 1988. Host plant utilization and seasonality in a polyphagous butterfly. *Oikos* 53: 381-386.
- Nylin, S. y Janz, N. 1993. Oviposition preference and larval performance in *Polygonia c-album* (Lepidoptera: Nymphalidae): the choice bad and worse. *Ecol. Entomol.* 18: 394-398.
- Nylin, S. y Gotthard, K. 1998. Plasticity in life-history traits. *Ann. Rev. Entomol.* 43: 63-83.
- Roff, D.A. 1992. *The Evolution of the Life Histories: Theory and Analysis*. New York. Chapman & Hall.
- Roff, D.A. y Mousseau, T.A. 1987. Quantitative genetics and fitness: lessons fit. *Heredity* 58: 103-118.
- Serrano, G.L. y Ramos - Elorduy, J. 1989. Biología de *Sphenarium purpurascens* Charpentier y algunos aspectos de su comportamiento (Orthoptera: Acrididae) - *Anal. Inst. Biol. UNAM. México* 58: 139-152.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1995. *Biometry*. 3ed. Freeman, New York.
- Stearns, S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford Univ. Press. Oxford.

- Stearns, S.C. y Koella, J.C. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reactions norms for age and size at maturity. *Evolution*. 48: 1438-1450.
- Thompson, D.B. 1999. Genotype-environment interaction and the ontogeny of diet-induced phenotypic plasticity in size and shape of *Melanoplus femurrubrum* (Orthoptera: Acrididae). *J. Evol. Biol.* 12: 38-48.
- Thornhill, R. y Alcock, J. 1983. *The evolution of insect mating systems*. Cambridge: Harvard University Press.
- Wardhaugh, K.G. 1980. The effect of temperature and moisture on the interruption of diapause in eggs of the Australian plague locust. *Chortoicetes terminifera* Wakker. *Aust. J. Ecol.* 5: 187-191.
- West-Eberhart, M.J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20: 249-278.
- Wiklund, C. y Fagerström, T. 1977. Why do males emerge before females? a hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. *Oecologia* 31: 153-158.
- Wiklund, C. y Solbreck, C. 1982. Adaptive versus incidental explanations for the occurrence of protandry in a butterfly, *Leptidea sinapsis* L. *Evolution* 36: 56-62.

Tabla 1. ANDEVA de la regresión del número de días transcurridos a la eclosión como función del día de oviposición en *Sphenarium purpurascens*.

FUENTE	g.l.	SC	CM	F	P
Ovotecas	9	665.723	73.969	13.066	<0.001
Modelo	1	522.360	522.360	29.149	<0.001
Desviación de la regresión.	8	143.363	17.920	3.166	0.026
Error	15	84.916	5.6611		
Total	24	607.276			

Tabla 2. ANDECOVA del efecto de la familia y el consumo de alimento sobre el tamaño corporal del chapulín *Sphenarium purpurascens*.

Fuente	g.l.	S.C.	C.M.	F	P
Familia	4	22.990	5.748	2.246	0.103
Area foliar consumida	1	37.665	37.665	14.716	<0.001
Familia * Area foliar consumida	4	17.837	4.459	1.742	0.190
Error	33	84.460	2.559		

Tabla 3. ANDECOVA del efecto de la familia y el consumo de alimento sobre el tiempo de desarrollo del chapulín *Sphenarium purpurascens*.

Fuente	g.l.	S.C.	C.M.	F	P
Familia	4	5699.62	1424.905	0.828	0.515
Area foliar consumida	1	209.265	209.265	0.122	0.972
Familia * Area foliar consumida	4	17373.658	4343.415	2.523	0.085
Error	33	56803.365	1721.314		

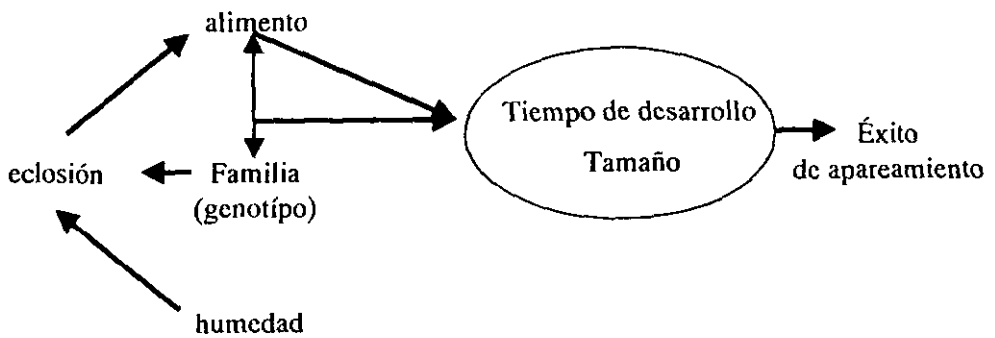


Figura 1. En este trabajo se analizó el impacto de la humedad en la eclosión de los huevos y del alimento consumido en el tiempo y el tamaño que alcanzan los chapulines de *Sphenarium purpurascens*. Las flechas establecen relaciones hipotéticas entre las variables analizadas (ver texto).

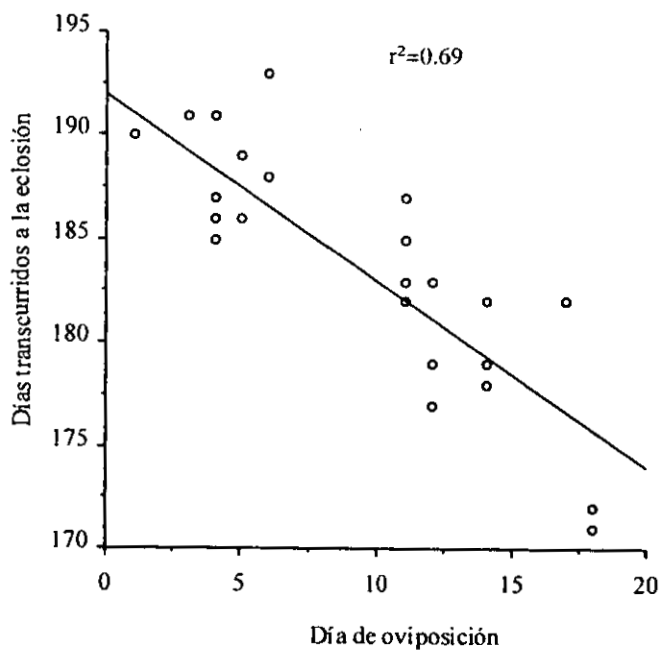


Fig. 2. Regresión para múltiples y's del día de la eclosión de los huevos de *Sphenarium purpurascens* como función del día de su oviposición.

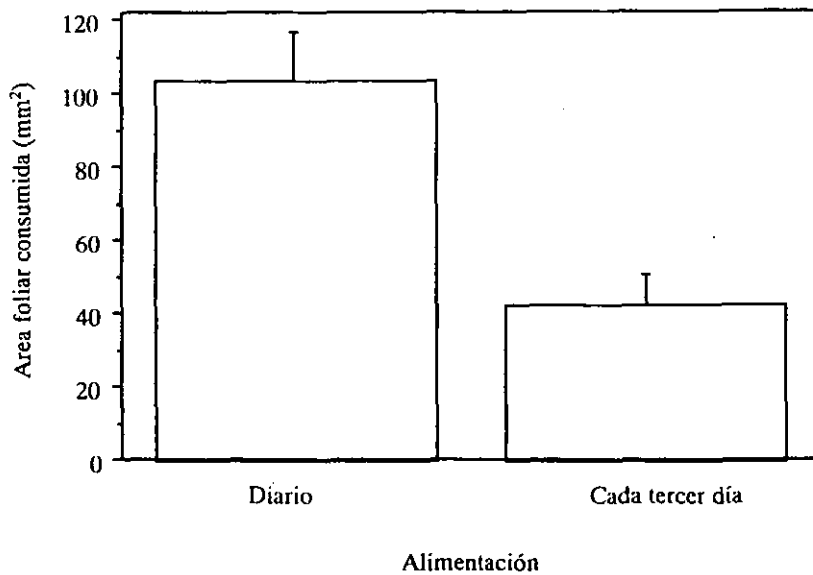


Fig. 3. Diferencias en el área foliar total consumida por *Sphenarium purpurascens* en relación a los tratamientos experimentales. $F_{(1,41)}=12.017$, $P < 0.001$. Las barras indican los errores estándar.

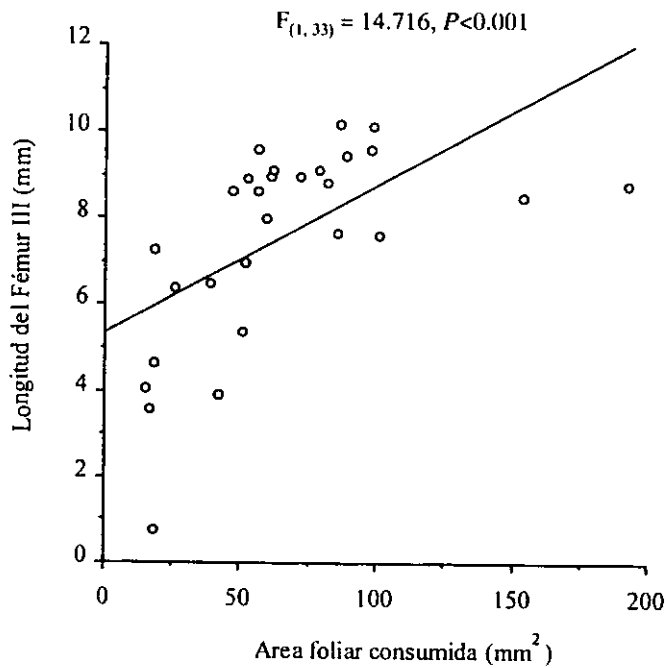


Fig. 4. Relación entre el área foliar consumida (covariable) y el tamaño que alcanzaron los chapulines *Sphenarium purpurascens*.

Capítulo 5

Dimorfismo sexual en el tamaño corporal y selección sexual a lo largo del área de distribución del chapulín *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae)

Palabras clave: Selección sexual, dimorfismo sexual, proporción sexual, alometría, *Sphenarium purpurascens*, Orthoptera, Pyrgomorphidae.

Resumen.— La variación espacial en las presiones selectivas afecta los patrones de adaptación y evolución de los caracteres y debe ser documentada. En el caso de la selección sexual, esta puede explicar parte del dimorfismo en el tamaño corporal y generar diferencias interpoblacionales en los atributos bajo selección. En este trabajo se exponen para el chapulín *Sphenarium purpurascens* patrones de variación en las presiones de selección sexual en el tamaño corporal y diferencias interpoblacionales en el tamaño corporal y en la magnitud del dimorfismo sexual en nueve poblaciones del centro de México. En todas las poblaciones analizadas la selección sexual actuó direccional y positivamente. Los machos de mayor tamaño tuvieron el mayor éxito de apareamiento. Como resultado de la erosión de la varianza genética de los atributos bajo selección, se esperaría que las poblaciones con altas intensidades de selección deberían tener un mayor grado de dimorfismo sexual y bajos niveles de variación fenotípica. En las poblaciones analizadas el nivel de dimorfismo sexual en caracteres relacionados con el éxito en el apareamiento difirió entre ellas. Sin embargo al comparar la intensidad de la selección contra la magnitud del dimorfismo sexual y la varianza fenotípica de los atributos bajo selección no se encontró ninguna relación. No obstante, una vez eliminadas las diferencias interpoblacionales generadas por factores alométricos, parte de la diferenciación interpoblacional en la magnitud del dimorfismo sexual se podría atribuir a la acción de la selección sexual.

Introducción

Muchas de las diferencias entre los sexos no se pueden explicar simplemente por los aspectos fisiológicos asociados a la reproducción. Las causas del dimorfismo sexual en el tamaño corporal de los animales han atraído considerable atención por parte de los biólogos evolucionistas (Darwin 1871, Lande 1980, Shine 1989, Fairbairn y Preziosi 1994, Winqvist y Lemon 1994, Magurran 1999). Existen dos hipótesis para explicar el dimorfismo sexual: una es la evolución por selección sexual y la otra es la diferenciación intraespecífica del nicho. La primera considera que las diferencias en el tamaño corporal entre los sexos se originan por presiones de selección sexual, mientras que la segunda plantea que las diferencias entre los sexos son producto de que ambos sexos se encuentran adaptados a diferentes nichos ecológicos (Darwin 1871). En este trabajo explora la relación entre el dimorfismo sexual en el tamaño corporal y la selección sexual en el chapulín *Sphenarium purpurascens*.

La variación en atributos de los organismos a lo largo de su distribución geográfica ha sido demostrada en un sinnúmero de especies animales (Mayr 1963). Sin embargo es necesario separar el componente de variación en el tamaño corporal que es producto de la selección sexual y el que es resultado de la acción de otras fuerzas evolutivas y del ambiente. En la mayoría de las especies animales, los machos y las hembras difieren en su tamaño corporal, pero la dirección y la magnitud de estas diferencias varían dentro y entre taxa. Las diferencias entre los sexos pueden originarse por mecanismos no adaptativos y ser el resultado del cambio en las relaciones alométricas asociadas a la variación en el tamaño corporal (Leutenegger 1978, Cheveraud *et al.* 1985). Sin embargo, si las diferencias entre los sexos son

resultado de la selección sexual, se espera que existan desviaciones en las relaciones alométricas en el tamaño corporal que no puedan explicarse por las diferencias en el tamaño de los organismos. Como resultado de la selección sexual el dimorfismo tiende a incrementarse cuando el tamaño está sesgado hacia los machos (hiperalometría) y a decrecer cuando los machos son de menor tamaño que las hembras (hipoalometría) (Fairbairn 1990). Generalmente en los artrópodos las hembras son más grandes que los machos, debido probablemente a que en ellas se ve favorecido un mayor tamaño, ya que éste está relacionado con el número de huevos que tienen (Ridley 1983). Este patrón general no excluye que las estructuras utilizadas por los machos en el combate estén más desarrolladas que en las hembras. En los animales polígamos estas diferencias son aún más exageradas. Esto se puede deber a que la competencia por parejas puede ser más intensa en estas especies, que en las especies monógamas (Darwin 1871, Otte y Stayman 1979, Ridley 1983, West-Eberhard 1983).

Las diferencias en la magnitud del dimorfismo sexual entre poblaciones de una misma especie pueden originarse por diferencias en la presión de selección sexual entre ellas (West-Eberhart 1983, Arak 1988, Shine 1989, Fairbairn y Preziosi 1994, Blanckenhorn *et al.* 1999). La varianza genética es eliminada más rápidamente en aquellas poblaciones en las que la selección actúa de manera más intensa (Roff 1998). No obstante, la intensidad de la selección sexual puede ser afectada a su vez por factores como la cantidad de variación fenotípica de cada población (Fairbairn 1990, Blanckenhorn *et al.* 1999), la proporción sexual (Amqvist 1992), y la variación temporal en las presiones selectivas asociada a un moderado flujo génico, que restituya la variación genética eliminada por la selección natural (Felsestein 1976,

Hedrick *et al.* 1976, Endler 1977, Hedrick 1978). En todo caso, la selección sexual puede ser un factor de diferenciación fenotípica. En este trabajo se analiza su acción sobre el tamaño corporal en nueve poblaciones del chapulín *Sphenarium purpurascens* y se explora su impacto como factor de diferenciación sexual en estas poblaciones. Se esperaría que las poblaciones en las que la selección sexual ha actuado más intensamente mostraran los niveles de dimorfismo sexual más grandes.

Sphenarium purpurascens es una especie sexualmente dimórfica; las hembras tienen el tórax más ancho que los machos, mientras que el primer y segundo fémures de los machos son más anchos que los de las hembras. La conducta de apareamiento de los machos se inicia con la monta e intento de cópula con una hembra. Las hembras generalmente rechazan los intentos de cópula de los machos, la cópula tiene una duración promedio de 5.5 hrs. Los organismos de ambos sexos se pueden aparear en múltiples ocasiones durante su vida. Después de la cópula los machos de *S. purpurascens* exhiben una conducta de resguardo postcópula, en la que el macho puede permanecer montado sobre la hembra hasta 19 días. La duración del resguardo esta relacionada con el tamaño de los organismos, los machos más grandes resguardan a las hembras por más tiempo (dat. no public.). Las hembras sólo ovipositan una vez en su vida y después mueren (Cueva del Castillo *et al.* 1999). La longevidad promedio en el área del pedregal de San Angel es de 28.58 días; E.E. = 0.524. La especie es univoltina y tiene una amplia distribución en el centro y el sur de México durante la época de lluvias (Kevan 1977).

Materiales y método

En el otoño de 1998 se colectaron organismos adultos de *Sphenarium purpurascens* en 9 localidades del centro de México. Las colectas se realizaron entre el 5 de noviembre y el 19 de diciembre de 1998. Ocho de las nueve poblaciones muestreadas fueron áreas de cultivo distribuidas de la siguiente manera: dos correspondientes al estado de Tlaxcala, dos en el estado de Puebla, dos en el estado de Oaxaca, una en el Estado de México, una en Morelos, y la población de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel en el D.F. En cada población se colectaron los organismos con el mismo criterio de muestreo: tres personas caminando sobre transectos de 30 m de longitud y a una distancia aproximada de 4 metros entre si, registraron y colectaron todos los organismos adultos de ambos sexos que encontraban a su paso, tanto apareados como solitarios. La duración de las colectas fue de aproximadamente 1.5 hrs. en cada población y 8 de las 9 colectas fueron realizadas entre las 15 y 17 hrs. La colecta de la población de Nepantla (Morelos) se realizó a las 11 hrs. Durante la colecta cada pareja era depositada en una bolsa de plástico, mientras que los organismos solitarios eran depositados en una sola bolsa. Una vez en el laboratorio a los organismos de ambos sexos, apareados y solitarios, se les midió con un vernier (Mitutoyo Corp. Japón) el ancho y largo del tórax, la longitud del fémur III, y el ancho del fémur I. En estudios previos se ha determinado que estos atributos están relacionados con el éxito de apareamiento de los machos (ver Cueva del Castillo y Núñez-Farfán 1999).

Estimación de los gradientes de selección.— A partir de los datos de los organismos colectados libres y apareados, mediante análisis puntuales (cross-sectional analysis; Lande y Arnold 1983, Endler 1986) se estimó el efecto de la selección sexual sobre el tamaño corporal de los machos de *S. purpurascens* en las poblaciones analizadas. Un estudio de éxito de apareamiento durante toda la temporada de apareamiento siempre es lo ideal, pero esta aproximación no es logísticamente factible cuando se estudian poblaciones distantes entre sí. El éxito de apareamiento de un organismo fue definido como 1 cuando un macho se encontraba apareando ó 0 cuando fue encontrado solitario. Este criterio se ha sido utilizado en otros estudios (Jones y Culver 1988, Arnqvist 1992, Fairbairn y Preziosi 1994, Blanckenhorn *et al.* 1999) y tiene el supuesto fundamental de considerar que la muestra colectada es representativa de la relación entre el fenotipo de los organismos y su éxito de apareamiento a lo largo de toda su vida reproductiva. En el caso de *S. purpurascens* este supuesto puede ser válido debido a que la cópula es prolongada (5.5 hrs.) y la asociación postcópula se pueden prolongar por 19 días (Cueva del Castillo *et al.* 1999). Se utilizaron dos parámetros para estimar la selección natural sobre los atributos analizados. Primeramente, el modo, intensidad y dirección de la selección sobre la variación fenotípica se estimó mediante un análisis de regresión múltiple (Lande y Arnold 1983). El análisis de selección consta de un componente lineal (coeficientes β_i) y uno cuadrático (coeficiente estabilizador/diversificador; γ_{ii} y correlativo; γ_{ij}) de la adecuación relativa (w_i) como función de los atributos que se analizan y consideran blanco de la selección. En este caso, para resumir la variación en el tamaño corporal de los machos, se realizó un análisis de componentes principales (CP) sobre las

características medidas en los machos. Para el análisis de selección se utilizaron los “scores” del primer y segundo componente principal (Tabla 1). En conjunto ambos explicaron el 91.23 % de la varianza en el tamaño corporal de los machos. El C.P. 1 es un índice del tamaño general de un organismo, mientras que el C.P. 2 puede ser considerado como el tamaño relativo del fémur I (Cueva del Castillo y Núñez-Farfán 1999). El éxito de apareamiento relativo se estimó por separado para cada población a partir de W_i/\bar{W} , donde W_i es el éxito en el apareamiento de un macho (1 ó 0) y \bar{W} es el número promedio de apareamientos en una población. El modelo general de selección sobre todas las poblaciones se estimó utilizando un ANDECOVA con la finalidad de determinar si los gradientes de selección (pendientes) diferían en su intensidad (Sokal y Rohlf 1995) entre poblaciones. Después de realizar el análisis global de selección se analizaron todos los gradientes de selección (pendientes) por pares de poblaciones mediante ANDECOVAs (ver Sokal y Rohlf 1995) para determinar en cuales de ellas la magnitud de la selección difirió. Así, por ejemplo, se comparó el gradiente de selección de la población del Pedregal de San Angel con el gradiente de Puebla, el de Oaxaca, etc. Posteriormente, sobre los atributos en los que se detectó la acción de la selección natural, se estimó la intensidad de la selección, i , es el diferencial de selección estandarizado y describe el cambio en la media de un atributo después del evento selectivo, en términos de desviaciones estándar, y se estima por la ecuación

$$i = \frac{\bar{X}_s - \bar{X}_t}{\sqrt{v_s}}$$

Donde \bar{X}_t es el valor promedio del atributo después del evento selectivo, \bar{X}_0 es el valor promedio del atributo antes del evento selectivo y $\sqrt{v_0}$ es la desviación estándar del atributo antes del evento selectivo (Eñdler 1986).

Proporción sexual de las poblaciones colectadas.— Dado que la proporción sexual (nº de machos: nº de hembras) puede afectar la magnitud de las presiones selectivas, se estimó, en cada una de las poblaciones si, existieron desviaciones significativas en la proporción sexual con respecto a una relación esperada de un macho por hembra mediante pruebas de χ^2 (ver Sokal y Rohlf 1995).

Variación geográfica en la magnitud del dimorfismo sexual.— Como resultado de la acción de la selección sexual, pueden existir diferencias en el tamaño corporal y en la magnitud del dimorfismo sexual entre las poblaciones analizadas. Por este motivo se compararon los promedios de los cuatro atributos morfométricos de machos y hembras de las nueve poblaciones analizadas mediante un análisis multivariado de varianza (AMDEVA). Debido a que las relaciones alométricas se modifican exponencialmente conforme se incrementa el tamaño corporal, antes de realizar el AMDEVA sobre las características morfométricas, estas fueron transformadas utilizando logaritmos naturales. Posteriormente se realizaron análisis de varianza univariados (ANDEVAs) sobre los atributos morfológicos para determinar cuales de ellos eran significativos. Si la selección sexual ha actuado sobre las estructuras analizadas, las diferencias morfológicas entre machos y hembras deberían ser mayores en aquellos atributos que estuvieran relacionados con el éxito de apareamiento. En los casos en que las estructuras son más grandes en los machos se

esperaría que las diferencias se incrementaran en las poblaciones en las que el tamaño de los organismos fuera mayor (hiperalometría), mientras que cuando las estructuras son mayores en las hembras se espera el efecto contrario (hipoalometría) (Fairbairn y Preziosi 1994).

Relación entre la magnitud del dimorfismo sexual y la intensidad de la selección

sexual.— La selección sexual genera diferencias fenotípicas entre los sexos. Por este motivo se realizaron regresiones entre los gradientes de selección y las diferencias en los promedios de los atributos de machos y hembras que resultaron significativos en el análisis de variación geográfica. Estos análisis se realizaron sobre los atributos estandarizados ($\bar{X}=0$; $S^2=1$). La estandarización se realizó por separado para cada población. Al quedar todas las poblaciones acotadas a media 0 y varianza 1 se eliminan las diferencias interpoblacionales que se pudieran deber a factores ambientales, y esto hace posible comparar directamente los cambios en el promedio de los atributos que se pueden atribuir a la selección sexual. Otra consecuencia de la selección natural es la erosión de la variación fenotípica que tiene base genética, por lo que se esperaría que, en aquellas poblaciones en las que la selección ha operado más intensamente la varianza fenotípica de los caracteres bajo selección fuera menor, que en aquellas que han tenido presiones selectivas menores. Por este motivo también se realizaron regresiones entre los gradientes de selección y la varianza fenotípica de las poblaciones. Esperándose que los menores niveles de variación fenotípica se encontraran asociados a los gradientes de selección más elevados.

Resultados

Estimación de los gradientes de selección.— En todas las poblaciones únicamente resultó significativo el componente lineal del análisis selección (β) sobre el tamaño corporal de los machos (C.P. 1, Tabla 2). Asimismo, se encontraron diferencias en el tamaño corporal entre las poblaciones y en la magnitud de la selección sobre el tamaño corporal (interacción población x tamaño corporal) (Tabla 3a, Fig. 1). Sin embargo, al comparar todas las poblaciones entre sí, únicamente la muestra colectada en el km 133 de la carretera México- Oaxaca difirió de las demás poblaciones, con excepción de la muestra de Morelos (Nepantla) (Tabla 3b).

Los resultados del análisis multivariado de la selección fueron corroborados por el estimador de la intensidad de selección, i . La intensidad de la selección en el tamaño corporal fue significativa para las muestras de todas las poblaciones analizadas (Tabla 2).

Proporción sexual de las poblaciones colectadas.— De las nueve poblaciones estudiadas tres localidades, Techachalco (Tlaxcala), Oaxaca (km 133) y Pedregal de San Angel mostraron desviaciones significativas en la proporción sexual hacia los machos. El máximo sesgo en la proporción sexual correspondió a la muestra del Pedregal de San Angel (Tabla 4).

Variación geográfica en la magnitud del dimorfismo sexual.— El análisis multivariado de varianza (AMDEVA) de los cuatro atributos morfológicos medidos,

indicó la existencia de dimorfismo sexual (Lambda de Wilks = 0.146; $F_{(4, 923)}=1350.006$; $P < 0.0001$), diferencias interpoblacionales en el tamaño corporal (Lambda de Wilks = 0.486; $F_{(32, 926)} = 22.974$; $P < 0.0001$), y diferencias en la magnitud del dimorfismo entre poblaciones (Interacción población x sexo) (Lambda de Wilks = 0.879; $F_{(32, 926)} = 3.780$; $P < 0.0001$). Los análisis de varianza univariados indicaron que las diferencias interpoblacionales en el dimorfismo sexual fueron generadas por el ancho del fémur I, la longitud del fémur III y la longitud del tórax (Tabla 5; Fig. 2a, b, c).

Relación entre la magnitud del dimorfismo sexual y la intensidad de la selección sexual.— Los análisis de regresión no revelaron una asociación significativa entre los gradientes de selección y la magnitud del dimorfismo sexual en los tres atributos del tamaño corporal: fémur III, ancho del fémur I y longitud del tórax. Tampoco se encontró relación entre los gradientes de selección y los niveles de variación de estos atributos (Fig. 3).

Discusión

Los resultados de este estudio indican que el éxito de apareamiento de los machos de *S. purpurascens* estuvo relacionado con su tamaño corporal en todas las poblaciones analizadas. La selección sexual operó del mismo modo en las nueve poblaciones, aunque varió en su intensidad. Se esperaba que en aquellas poblaciones en las que la proporción sexual se desviara significativamente hacia los machos mostrarán

intensidades de selección más altas (Crespi 1989). Sin embargo, de las tres poblaciones de *S. purpurascens* que tuvieron sesgos en la proporción sexual sólo la muestra colectada en el estado de Oaxaca (km 133) tuvo una intensidad de selección superior a las demás poblaciones y contrario a lo esperado, mostró el menor sesgo en la proporción sexual. Dado que el criterio de muestreo de los chapulines fue el mismo en todas las poblaciones, los sesgos que resultaron significativos en la proporción sexual podrían indicar: (1) que la protandria podría ser un atributo compartido por varias poblaciones y de ser así, (2) pueden existir diferencias interpopulacionales en el inicio y término de la temporada de apareamiento. Cuando se realizaron las colectas algunas poblaciones pudieron encontrarse en el momento en que la proporción sexual estaba sesgada hacia los machos y otras podrían haber alcanzado la relación de un macho por hembra. En este sentido, unas poblaciones que fueron muestreadas en un mismo día tuvieron sesgos en la proporción sexual, mientras que otras no (ver tabla 4). Asimismo, si el tamaño promedio de los organismos reclutados cambia conforme avanza la temporada de apareamiento en todas las poblaciones, como ocurre en el Pedregal de San Angel (Cueva del Castillo y Núñez - Farfán 1999), parte de las diferencias interpopulacionales en el tamaño corporal podrían deberse al haber muestreado dichas poblaciones en diferentes etapas de su temporada de apareamiento. El tamaño corporal en esta especie es afectado en gran medida por la cantidad de alimento que consume un organismo (Cap 5) y las diferencias interpopulacionales también podrían estar relacionadas con diferencias geográficas en la calidad y/o disponibilidad del alimento (ver Wall y Begon 1987).

La variación geográfica en atributos de los organismos ha sido demostrada en numerosas especies animales (Mayr 1963) y puede ser el resultado del aislamiento

genético, selección natural y/o la deriva génica, por lo que no toda la diferenciación interpoblacional en la magnitud del dimorfismo sexual en *S. purpurascens* se puede atribuir a factores ambientales. De los cuatro atributos medidos a machos y hembras, tres (la longitud del fémur III, el ancho del fémur I y la longitud del tórax) mostraron diferencias en la magnitud del dimorfismo a nivel interpoblacional (interacción población * sexo), mientras que el nivel del dimorfismo en el ancho del tórax se mantuvo constante en las nueve poblaciones analizadas. Los machos tienen los fémures I y III más grandes que las hembras, mientras que esta relación se invierte en el caso de la longitud del tórax. En las poblaciones donde existen los organismos más grandes las diferencias entre los machos y las hembras se incrementan para el caso de los fémures y se reducen para la longitud del tórax. La dirección en la que ocurren estos cambios es acorde con los patrones morfológicos que se esperarían por selección sexual. Estas relaciones hiper e hipoalométricas podrían asociarse con diferencias en las presiones de selección sexual actuando entre las poblaciones (Fairbairn y Preziosi 1994). La longitud del fémur III y el ancho del tórax son indicadores del tamaño general en ambos sexos, mientras que el fémur I está estrechamente relacionado con el combate entre machos y la monta de las hembras (Cueva del Castillo *et al.* 1999). Por otro lado, la interacción entre el sexo y las poblaciones para el caso del ancho del tórax no fue significativa, sugiriendo que las diferencias interpoblacionales en este atributo se pueden atribuir a factores alométricos (ver Leutenegger 1978, Cheveraud *et al.* 1985).

La selección natural puede cambiar la media y la varianza de los atributos bajo selección (Grant y Price 1981, Endler 1986). Por este motivo, se ha considerado que aquellas poblaciones en las que la selección sexual ha actuado más intensamente

podrían mostrar niveles de dimorfismo sexual más grandes y menores niveles de varianza fenotípica, en comparación con aquellas en las que la selección no ha actuado o lo ha hecho con menor intensidad. Así, por un lado, se esperaba que la longitud del fémur III y el ancho del fémur I fueran comparativamente más grandes en las poblaciones con presiones selectivas más altas, mientras que por resultado de estas mismas presiones, las diferencias en la longitud de tórax; que es más grande en las hembras, se redujeran. Los niveles de dimorfismo y variación en las longitudes del fémur III y del tórax son sugerentes. El no detectar una relación entre el dimorfismo sexual y la varianza fenotípica con los gradientes de selección poblacionales podría ser el resultado de tener tamaños de muestra insuficientes. Sería necesario un tamaño de muestra de 20 poblaciones para detectar diferencias en la magnitud del dimorfismo sexual y los gradientes de selección para el caso de la longitud del fémur III, mientras que para la varianza serían necesarias 9.31 poblaciones. Para los mismos parámetros de la longitud del tórax, serían necesarias 15 y 64 poblaciones respectivamente.

En todo caso se necesita una mayor cantidad de trabajo empírico para comprender las causas de las diferencias en la magnitud del dimorfismo sexual entre las poblaciones de esta especie, así como un análisis genético para poder separar el efecto de la selección sexual del de otras fuerzas evolutivas (i.e. deriva génica; migración) que pueden afectar la diferenciación interpoblacional en los atributos fenotípicos de estos organismos.

Literatura Citada

- Arak, A. 1989. Sexual dimorphism in body size: A model and a test. *Evolution* 42: 820-825.
- Arnqvist G. 1992. Spatial variation in selective regimes: Sexual selection in the water strider, *Gerris odontogaster*. *Evolution* 46: 914-929.
- Blanckenhorn, W.U., Morf, C. Mühlhäuser, C. y Reusch, T. 1999. Spatiotemporal variation in selection on body size in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *J. Evol. Biol.* 12: 563-576.
- Cheveraud, J.M., Dow, M.M., y Leutenegger, W. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution* 39: 1335-1341.
- Crespi, B.J. 1989. Causes of assortative mating in arthropods. *Anim. Behav.* 38: 980-1000.
- Cueva del Castillo, R. y Núñez-Farfán, J. 1999. Sexual selection on maturation time and body size in *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae): Correlated response to selection. *Evolution* 53: 209-215.
- Cueva del Castillo, R., Núñez-Farfán, J y Cano-Santana, Z. 1999. The role of body size in mating success of *Sphanariun purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) in Central México. *Ecol. Entomol.* 2: 146-155.
- Darwin, C. 1871: *The descent of Man and Selection in relation to Sex.* 2nd-ed. John Murray London.

- Endler, J. 1977. Geographic variation. Speciation and clines. Princeton. Univ. Press., Princeton, N.J., USA.
- Endler, J. 1986. Natural Selection in the Wild. Princeton Univ. Press., Princeton, N.J., USA.
- Fairbairn D.J. 1990. Factors influencing sexual size dimorphism in temperate waterstriders. Am. Nat. 136: 61- 86.
- Fairbairn D.J. y Preziosi, R.F. 1994. Sexual selection and the evolution of allometry for sexual size dimorphism. Am. Nat. 144: 101-118.
- Falconer, D.S. 1981. Introduction to Quantitative Genetics. John Wiley & Sons, N.Y., USA.
- Felsestein, J. 1976. The theoretical population genetics of variable selection and migration. Annu. Rev. Genet. 10: 253-280.
- Hedrick, A. 1986. Genetic polymorphism in heterogeneous environments: a decade later. Annu. Rev. Ecol. Syst. 17: 535-566.
- Jones, R. y Culver, D.C. 1989. Evidence for selection on sensory structures in a cave population of *Gammarus minus* (Amphipoda). Evolution 43: 688-693.
- Kevan, D.K.M. 1977. The American Pyrgomorphidae (Orthoptera) Rev. Soc. Entomol. Argentina 36: 3-28.
- Lande, R. 1980. Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in phylogenetic characters. Evolution 37: 1210-1226.
- Lande, T., y Arnold, S. J. 1983. The measurement of natural selection on correlated characters. Evolution 37: 1210-1226.
- Leutenegger, W. 1978. Scaling of sexual dimorphism in body size and breeding systems in primates. Nature. 272: 610-611.

- Magurran, A.E. 1999. Population differentiation without speciation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 353:275-286.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., USA.
- Nevo, E. 1978. Genetic variation in natural populations: Patterns and theory. *Theor. Pop. Biol.* 13: 121-177.
- Otte, D. y Stayman, K. 1979. Beetle horns: Some patterns in functional morphology. In M.S. Blum y N.A. Blum eds. *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. pp 1-18. Academic Press., New York, USA.
- Ridley, M. 1983. *The Explanation of Organic Diversity: The Comparative Method and adaptations for Mating*. Clarendon Press., Oxford, UK.
- Roff, D.A. 1998. Evolution of threshold traits: The balance between directional selection, drift and mutation. *Heredity.* 80: 25-32.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. *Quart. Rev. Biol.* 64: 419-461.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1995. *Biometry*. Freeman and Company 3rd. ed., New York, USA.
- Wall, R. y Begon, M. 1987. Individual variation and the effects of population density in the grasshopper *Chorthippus brunneus*. *Oikos* 49: 15-27.
- West-Eberhart, M.J. 1983. Sexual Selection, Social Competition, and Speciation. *Quart. Rev. Biol.* 58: 156-183.
- Winquist, T. y Lemon, R.E. 1994. Sexual selection and exaggerated male tail length in birds. *Am. Nat.* 143: 95-116.

Tabla 1. Análisis de componentes principales de cuatro atributos morfométricos de los machos de *S. purpurascens* colectados en nueve poblaciones del centro de México.

Variable	C.P. 1	C.P. 2
Ancho del tórax	0.514	-0.118
Longitud del tórax	0.499	-0.533
Ancho del fémur I	0.482	0.852
Longitud del fémur III	0.503	-0.141
Eigen Valor	3.346	0.303
Varianza explicada (%)	83.654	7.573

Tabla 2. Gradientes de selección lineal (β) e intensidades de selección (i) para el tamaño corporal (C.P. l) en los machos de *S. purpurascens* de nueve poblaciones del centro de México. El gradiente de selección direccional es la tasa de cambio en adecuación (éxito de apareamiento) por una desviación estándar del atributo bajo selección y la intensidad de selección es el cambio en la media del atributo después del evento selectivo.

Población	β (C.P. l)	E.E.	g.l.	P	i	t	P
Oaxaca (Oaxaca)	0.547	0.217	70	0.014	0.391	2.379	0.020
Km 133 México – Oaxaca (Oaxaca)	1.800	0.531	50	0.001	0.710	3.386	0.001
Puebla (Puebla)	0.911	0.407	26	0.034	0.755	2.240	0.034
Cholula (Puebla)	0.197	0.139	64	0.05	0.149	2.566	0.012
Atotonilco (Tlaxcala)	0.254	0.121	80	0.040	0.196	2.088	0.040
Techachalco (Tlaxcala)	0.472	0.105	68	<0.001	0.501	4.474	<0.001
Nepantla (Morelos)	0.789	0.285	20	0.012	0.387	2.761	0.012
Otumba (Edo. de México)	0.445	0.180	40	0.044	0.324	2.397	0.021
Pedregal de San Angel (D.F)	0.481	0.121	98	0.001	0.543	4.043	<0.001

Tabla 3a. ANDECOVA del modelo de selección sobre el tamaño corporal de los machos de *S. purpurascens*. Se presentan únicamente los componentes lineales del análisis de selección para las nueve poblaciones estudiadas del centro de México.

Fuente	g.l.	S.C.	C.M.	F	P
Población	8	25.745	3.218	2.495	0.011
Tamaño corporal (C.P. 1)	1	60.596	60.596	46.988	<0.001
Fémur I (C.P. 2)	1	1.307	1.307	1.013	0.314
Tamaño corporal x población	8	23.700	2.962	2.297	0.020
Fémur I x población	8	18.828	2.353	1.825	0.070
Error	505	651.240	1.289		

Tabla 3b. Comparación de los gradientes de selección poblacionales de *S. purpurascens*. Únicamente se muestran los resultados de las poblaciones que difirieron entre sí.

Poblaciones	F	g.l.	P
Oaxaca (km 133) -Oaxaca (Oaxaca)	5.261	1, 120	0.0234
Oaxaca (km 133) - Puebla (Puebla)	16.064	1, 76	<0.0001
Oaxaca (km 133) - Cholula (Puebla)	10.734	1, 114	0.0014
Oaxaca (km 133) - Atotonilcoco (Tlaxcala)	12.405	1, 130	0.0006
Oaxaca (km 133) -Techachalco (Tlaxcala)	25.605	1, 118	0.0001
Oaxaca (km 133) - Otumba (Edo. de México)	6.702	1, 88	0.0113
Oaxaca (km 133) - Pedregal de San Angel (D.F.)	7.410	1, 148	0.0073

Tabla 4. Proporción sexual para nueve poblaciones de *S. purpurascens* del centro de México. El número de machos y hembras de cada población se compararon contra una proporción esperada 1:1 macho por hembra (g.l. = 1).

Población	No. Machos	No. Hembras	χ^2	P	Fecha de colecta
Oaxaca (Oaxaca)	72	77	0.168	>0.05	28/11/98
km 133 México – Oaxaca (Oaxaca)	52	31	5.313	0.021	28/11/98
Puebla (Puebla)	28	29	0.018	>0.05	07/12/98
Cholula (Puebla)	66	54	1.200	>0.05	12/12/98
Atotonilco (Tlaxcala)	82	75	0.312	>0.05	14/11/98
Techachalco (Tlaxcala)	70	28	18.000	<0.001	14/11/98
Nepantla (Morelos)	22	16	0.947	>0.05	05/11/98
Otumba (Edo. de México)	40	33	0.500	>0.05	19/12/98
Pedregal de San Angel (D.F)	97	38	27.564	<0.001	07/11/98

Tabla 5a. ANDEVA de la longitud del Fémur III entre sexos y poblaciones de *S. purpurascens*

Fuente	g.l.	S.C.	C.M.	F	P
Población	8	2.449	0.306	21.866	<0.0001
Sexo	1	0.110	0.110	7.857	0.0116
Población x Sexo	8	0.112	0.014	1.707	0.0163
Error	926	7.733	0.008		

Tabla 5b. ANDEVA del ancho del Fémur I entre sexos y poblaciones de *S. purpurascens*.

Fuente	g.l.	S.C.	C.M.	F	P
Población	8	6.487	0.810	11.947	0.001
Sexo	1	32.515	32.515	479.042	<0.0001
Población x Sexo	8	0.543	0.067	3.816	0.0002
Error	926	16.470	0.017		

Tabla 5c. ANDEVA de la longitud del tórax entre sexos y poblaciones de *S. purpurascens*.

Fuente	g.l.	S.C.	C.M.	F	P
Población	8	3.098	0.387	15.567	0.0004
Sexo	1	2.004	2.004	80.562	<0.0001
Población x Sexo	8	0.199	0.025	1.997	0.043
Error	926	11.531	0.013		

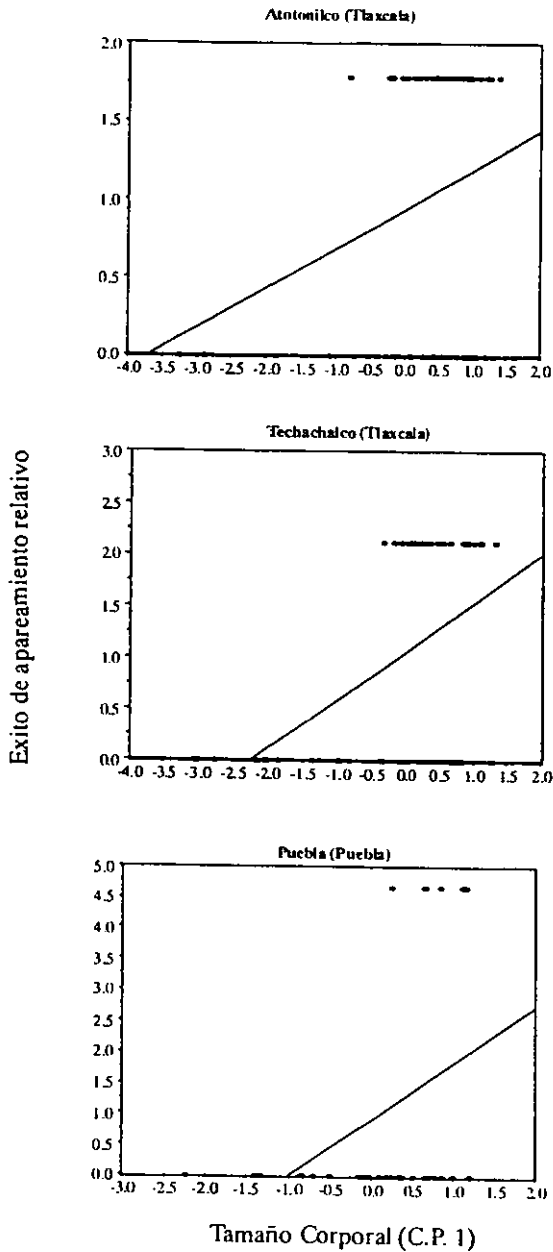


Fig. 1. Relación entre el tamaño corporal de los machos de *S. purpurascens* y su éxito de apareamiento en nueve poblaciones del centro de México.

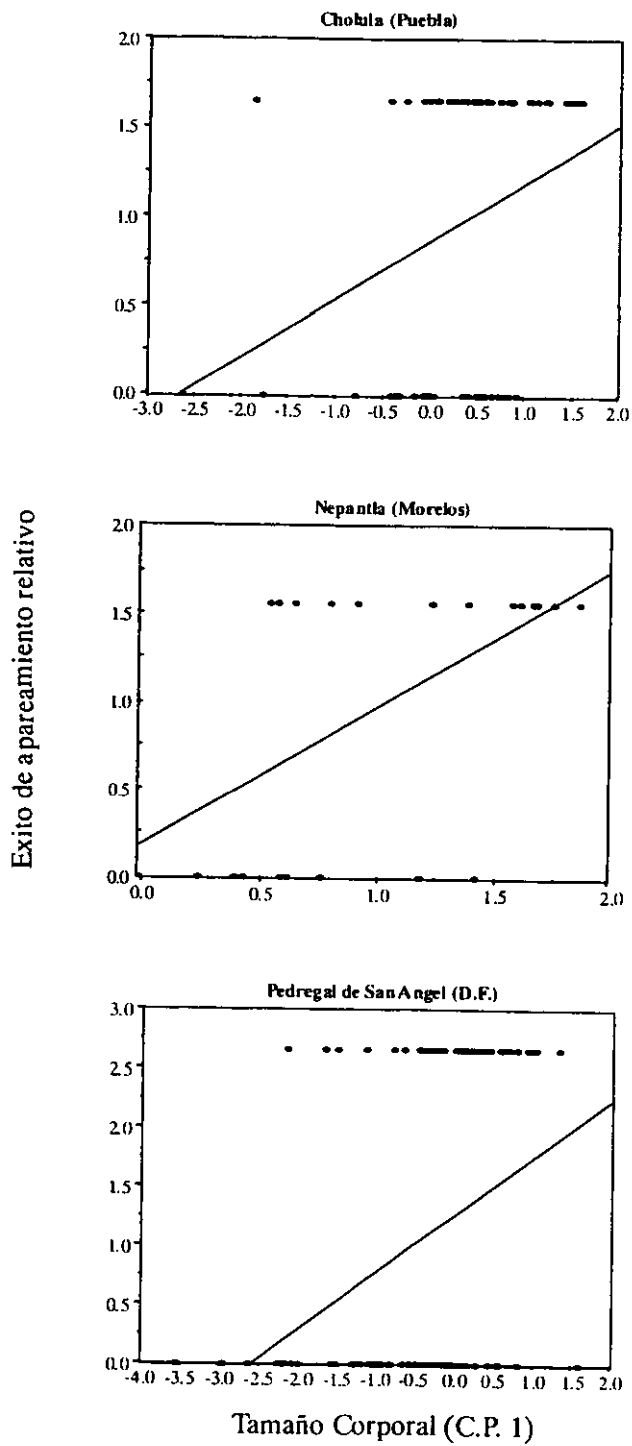


Fig. 1. Continúa.

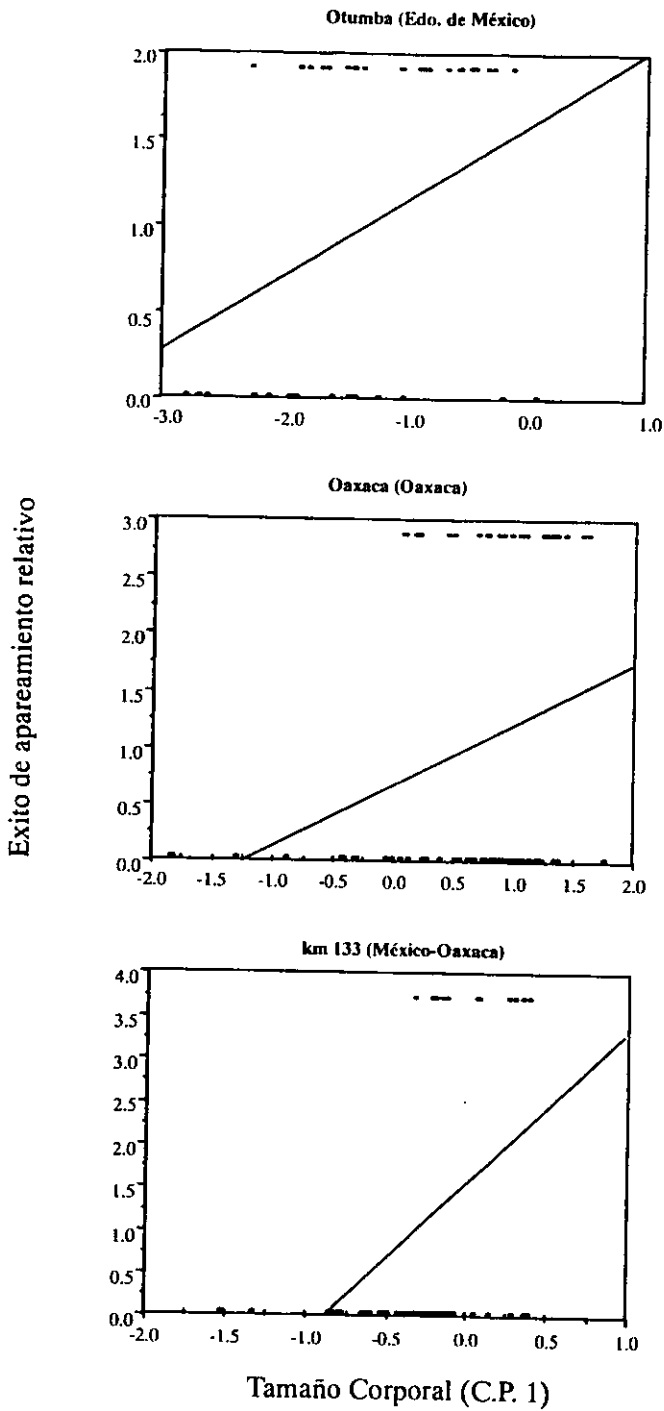


Fig. 1. Continúa.

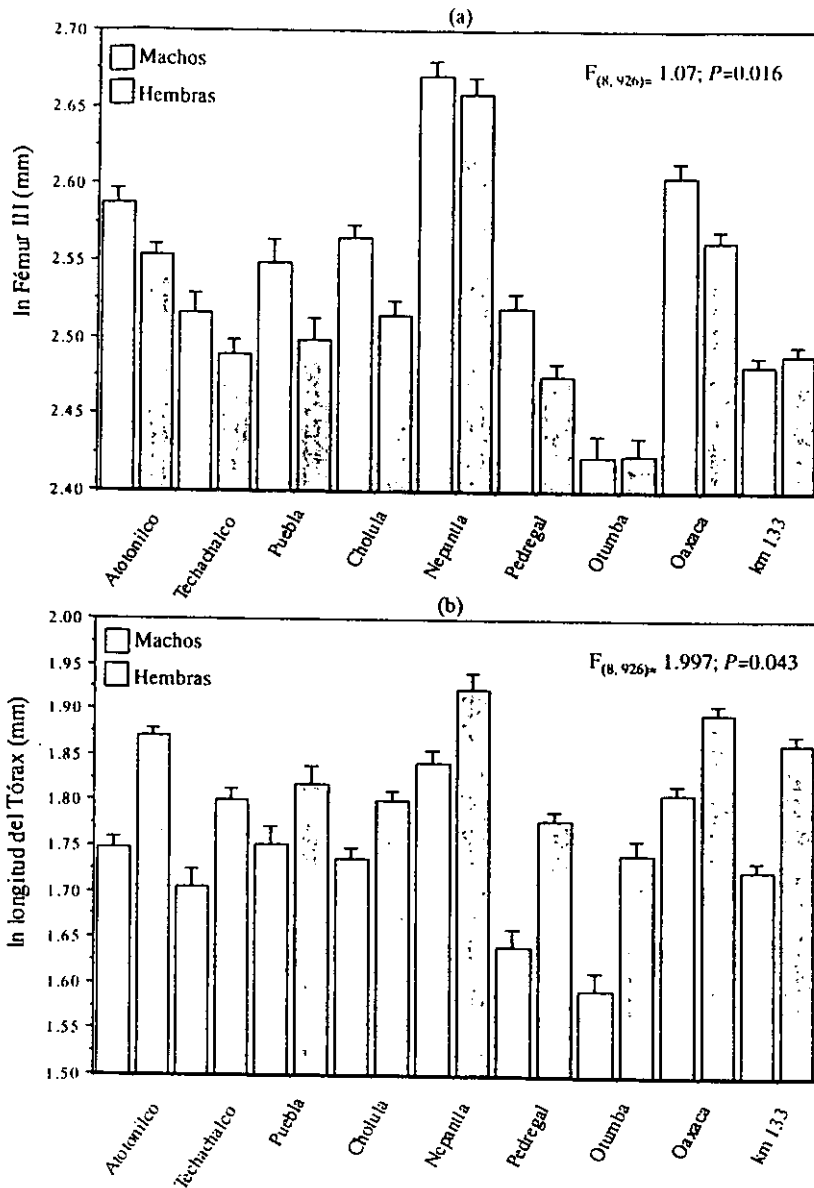


Fig. 2. Variación geográfica en el dimorfismo sexual (interacción población * sexo) en (a) la longitud del fémur III y (b) longitud del tórax, en nueve poblaciones de *S. purpurascens* en el centro de México. Las barras indican los errores estándar.

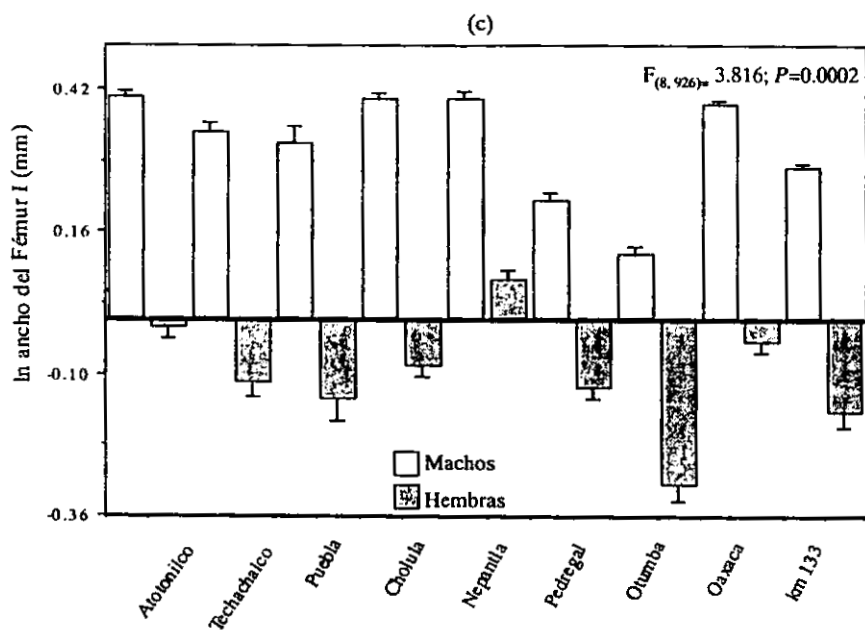


Fig. 2 Continúa. Variación geográfica en el dimorfismo sexual (interacción población * sexo) en (c) el ancho del fémur I en nueve poblaciones de *S. purpurascens* en el centro de México.

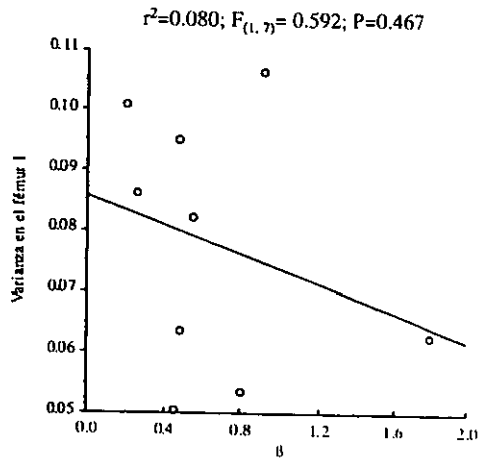
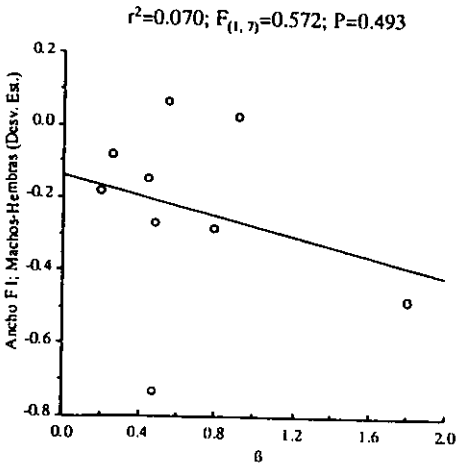
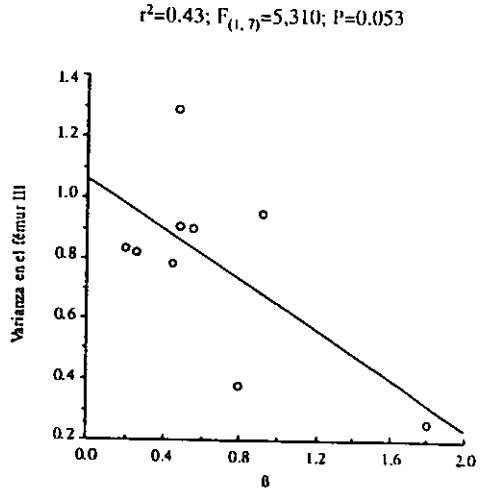
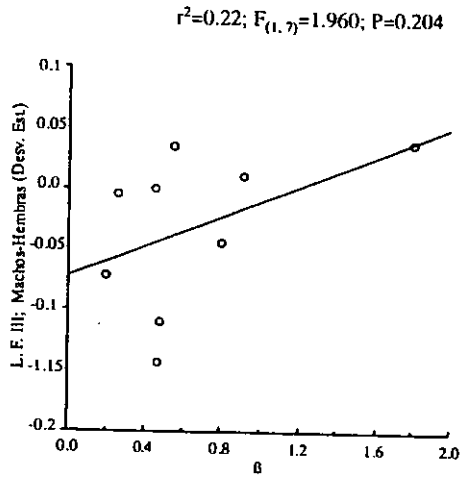


Fig. 3. Relación entre los gradientes de selección y la magnitud del dimorfismo sexual (atributo de los machos - atributo de las hembras) y la varianza fenotípica de los atributos en las poblaciones estudiadas de *S. Purpurascens*. (β = gradiente de selección; Desv. Est. = unidades de Desviación Estandart).

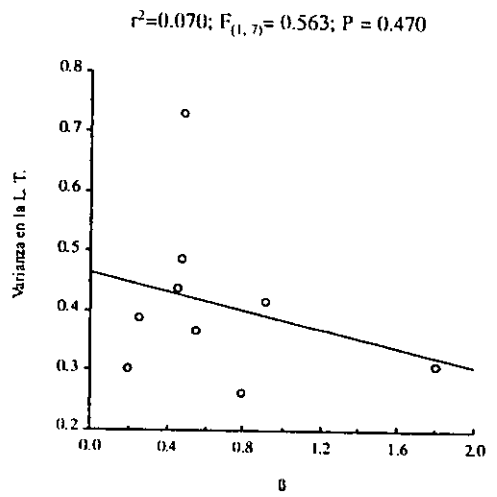
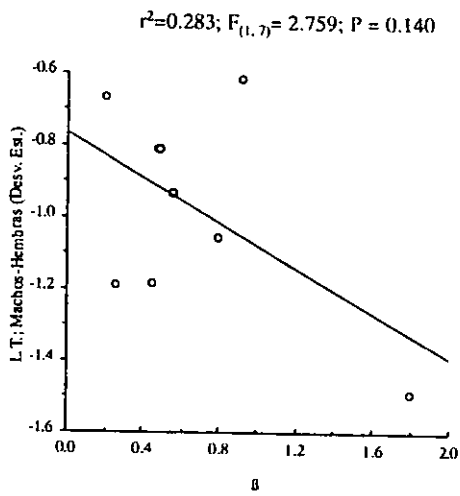


Fig. 3. Continúa.

Discusión general

En este trabajo se analizó la acción de la selección sexual sobre el tamaño corporal y la protandria (i.e., los machos emergen o alcanzan la madurez sexual antes que las hembras) (Thornhill y Alcock 1983). Ambos atributos son blanco de la selección, siendo favorecidos los machos más grandes y protándricos. La selección también actuó sobre el momento de la maduración sexual de las hembras de la especie. Cuando se consideró el éxito de apareamiento de las hembras en función del día de su maduración sexual se encontró que las hembras que maduraron a mediados de la temporada de apareamiento tuvieron mayores posibilidades de aparearse. Este resultado es acorde con los modelos que explican el mantenimiento de la protandria en una población. Mientras los machos son favorecidos al madurar antes que las hembras, las hembras incrementan sus posibilidades de aparearse si maduran después de ellos (Iwasa *et al.* 1983, Zonneveld y Metz 1991). Sin embargo, cuando se consideran las diferencias en el tamaño corporal de las hembras (diferencias en fecundidad); las hembras más grandes y aquéllas que maduraron al principio de la temporada de reproducción tuvieron el mayor número de apareamientos. Si las hembras reciben beneficios en su adecuación por tener múltiples apareamientos la protandria también podría mantenerse en la población ya que, a diferencia de los machos, el madurar tempranamente y el tener un gran tamaño no incrementa sinérgicamente el número de apareamientos que puede captar una hembra, mientras que sí lo hace en los machos. Además, es necesario recordar que la varianza en el éxito reproductivo de los machos es mayor que en las hembras. En el caso de la población estudiada la fecundidad de las hembras oscila entre 2 y 49 huevos (Cueva del Castillo *et al.* 1999), mientras que los

machos podrían alcanzar un máximo de 49 hijos por cada apareamiento que realizan o no obtener ninguno.

Para que un chapulín alcance el máximo éxito en el apareamiento debería llegar a la madurez sexual al principio de la temporada de reproducción y alcanzar un gran tamaño. Esto se podría lograr (i) naciendo antes que otros organismos de la población, (ii) desarrollándose más rápido que otros organismos de su población y (iii) alcanzando la madurez sexual con un gran tamaño corporal.

Al analizar el efecto del componente genético y ambiental sobre la eclosión de los huevos, el tamaño corporal y el tiempo invertido en el crecimiento se encontró que: (i) La eclosión de los huevos resultó sincrónica, lo cual sugiere que estos responden a un mismo umbral de humedad. Sin embargo, existió variación entre las ovotecas de las diferentes madres en el tiempo promedio en el que ocurre la eclosión de sus huevos. Esto podría sugerir que existe varianza genética sobre este atributo. El mantenimiento de la varianza genética en el umbral de eclosión se podría explicar por la variación de las presiones selectivas sobre el momento de la eclosión; resultado de las fluctuaciones interanuales en el comienzo, duración e intensidad de la temporada de lluvias. (ii) Los resultados de los análisis de plasticidad fenotípica indicaron que no hubo ningún efecto ni genético ni ambiental (consumo de alimento) en la duración del desarrollo de los chapulines. Mientras que el tamaño corporal (iii) sólo fue afectado por las diferencias interindividuales en el consumo del alimento, alcanzando un mayor tamaño aquellos organismos que comieron más. Este conjunto de evidencias sugiere que la respuesta evolutiva a la selección sexual sobre el tamaño corporal y el día de maduración sexual en la población de *S. purpurascens* del Pedregal de San Angel podría ser muy limitada o no existir. No obstante, es necesario considerar que el tamaño de muestra utilizado en los análisis de plasticidad fenotípica fue

pequeño ($n = 42$) debido a una alta mortalidad en los huevos y en las primeras etapas ninfales.

A pesar de que el tamaño corporal es afectado por la cantidad de alimento que consume un organismo, al analizar varias poblaciones de *S. purpurascens*, en todas se detectó la acción de la selección sexual y diferencias en la magnitud del dimorfismo sexual en el tamaño corporal. Las diferencias fenotípicas en el tamaño corporal podrían ser el resultado de la acción de la selección sexual (Darwin 1859, Fairbairn 1990), por lo que se mantiene abierta la posibilidad de que en las poblaciones de esta especie éste ocurriendo una respuesta evolutiva a la selección, que puede estar contribuyendo a la diferenciación interpoblacional.

El tamaño corporal también puede ser blanco de la selección natural, por lo que se esperaría que características como el número de mudas y el tiempo total de desarrollo cambiarán dependiendo de las condiciones ambientales a las que se enfrenten las poblaciones de esta especie. Queda por analizar si la protandria es una característica de *S. purpurascens*, o si sólo ocurre en una o algunas poblaciones. La protandria podría ser resultado de que algunas hembras sesgaran la proporción sexual de su progeñie hacia los machos para incrementar su éxito de apareamiento. Actualmente esta posibilidad se está analizando.

La selección sexual puede ocurrir antes, durante y/o después de la cópula, y moldear diferentes atributos de hembras y machos. En esta especie la selección sexual podría actuar después de la cópula. La conducta de resguardo podría ser un mecanismo para evitar la competencia espermática, desde la perspectiva de los machos, o bien podría ser un mecanismo de cuidado paterno. Durante el resguardo los machos copulan con las hembras en varias ocasiones, por lo cual, podrían estar donando recursos que podrían ser utilizados

por las hembras para el desarrollo de sus huevos (Friedel y Guillot 1976, 1977, Boggs y Gilbert 1979). Actualmente se realizan experimentos para determinar si ambos escenarios ocurren. También es posible que los resguardos tan prolongados en *S. purpurascens* permitan el estudio de posibles conflictos de intereses entre los sexos, ya que la duración del resguardo que le convenga a un macho no tiene por que ser el que le convenga a una hembra (en este sentido, se ha observado que en ocasiones las asociaciones las termina la hembra y en otras los machos) (Arnqvist 1992a).

Conductas como la selectividad de las hembras o la duración del resguardo podrían ser afectadas por fluctuaciones en la proporción sexual asociadas a la protandria (Arnqvist 1992b). Este podría ser otro factor que permitiera el mantenimiento de la variación fenotípica en la población de estudio y es un aspecto del sistema de apareamiento que espera para ser analizado en el futuro.

En el país se encuentran representados una gran cantidad de grupos de acrídidos de origen holártico y tropical. Esto hace posible realizar estudios comparativos sobre la evolución de los sistemas de apareamiento de este grupo de insectos. Una característica que aparentemente comparten los acrídidos originarios del neotrópico es la ausencia del canto (Riede 1987). ¿Es una característica ancestral o derivada? ¿Por qué los machos no cantan para atraer a su pareja? ¿Las probabilidades de encuentro entre los sexos son tan altas que no es rentable la inversión en el canto? ¿El riesgo de depredación es extremadamente alto y esto lo hace incosteable? ¿El azar?, es posible que el canto se pudiera perder por la acción de la deriva génica.

Los trabajos encaminados al estudio de la biología reproductiva de los insectos permiten comprender el contexto evolutivo de los mecanismos que han moldeado la conducta y la morfología de este grupo de organismos. Este trabajo representa un paso en el

conocimiento de los sistemas de apareamiento de los acrididos tropicales y lo que se espera sea el punto de partida de una línea de investigación en el país. El continuar recabando esta información nos permitirá ampliar nuestros conocimientos sobre la biología de un grupo de insectos que tiene una gran importancia en términos económicos y que ha sido poco estudiado.

Literatura Citada

- Arnqvist, G. 1992a. Precopulatory fighting in a water strider: Intersexual conflict or mate assessment? *Anim. Behav.* 43: 559-567.
- Arnqvist, G. 1992b. The effects of operational sex ratio on the relative mating success of extreme male phenotypes in the water strider *Gerris odontogaster* (Zett.) (Heteroptera: Gerridae). *Anim. Behav.* 43: 681-683.
- Boggs, C. I. y Gilbert, L. E. 1979. Male contribution to egg production in butterflies: evidence for transfer of nutrients at mating. *Science* 206: 83-84.
- Cueva del Castillo, R., Núñez-Farfán, J. y Cano-Santana, Z. 1999. The role of body size in mating success of *Sphenarium purpurascens* in central Mexico. - *Ecol. Entomol.* 24: 146-155.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life*. Sarpe. (1983) Madrid 639 pp.
- Friedel, T. y Guillot, C. 1976. Male accessory gland substance of *Melanoplus sanguinipes*: an oviposition stimulant under the control of the corpus allatum. *J. Insect Physiol.* 22: 489-495.
- Fairbairn D.J. 1990. Factors influencing sexual size dimorphism in temperate waterstriders. *Am. Nat.* 136: 61- 86.
- Friedel, T. y Guillot, C. 1977. Contribution of male-produced protein to vitellogenesis in *Melanoplus sanguinipes*. - *J. Insect Physiol.* 23:145-151.
- Iwasa, Y., Odendal, F. J., Murphy, D. D., Ehrlich, P. R. y Launer, A. E. 1983. Emergence patterns in male butterflies: a hypothesis and a test. *Theor. Pop. Biol.* 23: 363-379.

- Riede, K. 1987. A comparative study of mating behaviour in some neotropical grasshoppers (Acridoidea). *Ethology* 76: 265-296.
- Thornhill, R. y Alcock, J. 1983. The evolution of insect mating systems. Cambridge: Harvard University Press.
- Zonneveld, C. y Metz, J. A. J. 1991. Models on butterfly protandry: virgin females are at risk to die. - *Theor. Pop. Biol.* 40: 308-321.