

68



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

SELECCION SEXUAL EN PROCESO Y LA EVOLUCION DEL DIMORFISMO SEXUAL EN EL TAMAÑO CORPORAL EN Sphenarium purpurascens (Orthoptera: Pyrgomorphidae).

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

T E S I S QUE PARA OBTENER EL TITULO DE: B I O L O G A P R E E N T A : DALIA ISLETTE GALICIA MENDOZA



DIRECTOR DE TESIS:

DR. RAUL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR

2 0 0 2



FACULTAD DE CIENCIAS UNAM



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA

Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

**Selección sexual en proceso y la evolución del dimorfismo sexual en el tamaño corporal en
Sphenarium purpurascens (Orthoptera: Pyrgomorphidae).**

realizado por **Dalia Ivette Galicia Mendoza**

con número de cuenta **8918990-4**, quién cubrió los créditos de la carrera de **Biología**

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza.

Propietario

Dr. Juan Servando Nuñez Farfán.

Propietario

Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo.

Suplente

Dr. Eduardo Morales Guillaumin

Suplente

Dr. Rogelio Macías Ordoñez

Consejo Departamental de Biología

FACULTAD DE CIENCIAS
U N A M.

Dr. Eberto Novelo Maldonado.



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

**SELECCIÓN SEXUAL EN PROCESO Y LA EVOLUCIÓN DEL DIMORFISMO
SEXUAL EN EL TAMAÑO CORPORAL EN *Sphenarium purpurascens*
(ORTHOPTERA: PYRGOMORPHIDAE).**

El presente trabajo esta dedicado a toda mi familia por el apoyo que siempre me han dado en especial

**A mi abuelita:
Guadalupe Ramos Zaragoza**

**A mi madre:
María Luisa Mendoza Ramos**

**A mis hermanas:
Leslie
Hilda
Lorena
Jaqueline
Cynthia**

**A mis sobrinos:
Julian
Andrés
Odette
Jade**

**A mi compañero
Carlos Alberto**

Con cariño especial para: Candy, Canito, Bonito, Gris, Boshie, Melucho, Barsino, Flaca e hijos, Lasky, Chaparra, Chico, Greta Samantha, Cirilo, Yana, Tehua, Frida, Negra, Blanco, Estrellita, Muñeca, y demás que escapan a la memoria, por enseñarme a vivir.

AGRADECIMIENTOS.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por formarme profesionalmente y como ser humano.

Al Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza, por su valioso e incondicional apoyo para la realización de esta tesis.

Al Dr. Juan Núñez-Farfán, Dr. Eduardo Morales Guillaumin, Dr. Carlos Cordero Macedo y al Dr. Rogelio Macias Ordóñez por las sugerencias y corrección de la tesis, gracias.

A la Dra. Julieta Ramos-Elorduy, Dr. José Manuel Pino y Víctor Hugo Martínez, por su apoyo incondicional, gracias

A Miguel Ángel Moreno, Horacio Medina, Armando López y Guadalupe Andraca, por su valioso apoyo en la realización de esta tesis, gracias.

A los miembros del Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución: María Borbolla, Sandra Cuartas, Encida Montesinos, Paloma Neuman, Judith Zamudio, Pedro Luis Valverde, Jesús Vargas y Juan Fornoni, por su apoyo, gracias.

A los miembros del Laboratorio del Dr. Alfonso Valiente, por su gran ayuda en todos los momentos, gracias.

A mis amigas: Ana Elisa, Lugi, María Fernanda, Gaby, Rocío y Tamara, por estar en todo momento a mi lado, las quiero.

A "La Banda": Isaac, José Miguel, Peter, Armando, Iván, Raúl, Popoca, Andrew, Rafas, Lulú, Ernestina, Marcela, Patricia, Jazmín, Jorge, Botello y a "Los Padrinos", por aquellas viejas aventuras.

Contenido

1. RESUMEN.....	1
2. INTRODUCCIÓN.....	2
3. OBJETIVOS.....	8
4. ESPECIE DE ESTUDIO.....	9
5. MÉTODOS.....	11
5.1. Magnitud del dimorfismo sexual entre poblaciones.....	12
5.2. Análisis de selección.....	12
5.3. Proporción sexual.....	13
5.4. Selección sexual y dimorfismo sexual.....	13
6. RESULTADOS.....	15
6.1 Magnitud del dimorfismo sexual entre las poblaciones.....	15
6.2 Análisis de selección.....	15
6.3 Proporción sexual.....	15
6.4 Selección sexual y dimorfismo sexual.....	15
7. DISCUSIÓN.....	31
8. LITERATURA CITADA.....	36

1. RESUMEN.

En este trabajo se analizó el impacto de la selección sexual en el tamaño corporal y su repercusión en la evolución del dimorfismo sexual en 17 poblaciones de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae). Se consideraron cuatro características morfométricas en los organismos de ambos sexos (largo y ancho de Tórax, largo de Fémur III y ancho de Fémur I), y se exploró: si la selección sexual está actuando en esas poblaciones, si existe una relación entre la magnitud de la selección sexual y el promedio, varianza y nivel de dimorfismo sexual en las características medidas.

Se encontró que existen diferencias significativas en los niveles de dimorfismo sexual entre poblaciones. La selección sexual (direccional) fue significativa en 11 de las 17 poblaciones analizadas. Se encontró una asociación directa entre la magnitud de la selección sexual y el promedio en tamaño para largo de Fémur III y largo de Tórax, al mismo tiempo se detectó una relación lineal negativa entre la magnitud de selección y la varianza fenotípica para largo de Fémur III, largo de Tórax y ancho de Fémur I que podrían indicar selección en proceso (eliminando la varianza). Sin embargo, los patrones alométricos esperados (de hiperlometría para el ancho de Fémur I e hipolometría para ancho de Tórax) para dimorfismo sexual no se cumplieron en todas las poblaciones, mientras que algunas presentan claramente los niveles de dimorfismo esperados, otras exhiben un comportamiento totalmente opuesto. Estos resultados podrían estar reflejando el efecto de otra u otras fuerzas evolutivas (flujo génico, deriva génica, mutaciones, etc.), factores ambientales o altas correlaciones genéticas entre los sexos actuando en las poblaciones.

2. INTRODUCCIÓN.

Las diferencias morfológicas, fisiológicas y de comportamiento de machos y hembras de la misma especie se denominan en su conjunto dimorfismo sexual (Pucciarelli *et al.*, 1996). Se sabe que la diferenciación de roles reproductivos puede conducir directamente a la diferenciación morfológica de órganos y estructuras asociados con la reproducción (Fairbairn, 1997), sin embargo, muchas de las diferencias entre los sexos no pueden ser explicadas de las simples necesidades fisiológicas de éxito en la reproducción (Thornhill y Alcock, 1983). Características que no tienen una relación directa con la reproducción como el tamaño corporal, también muestran diferencias entre los sexos (Pucciarelli *et al.*, 1996; Fairbairn, 1997).

Se han planteado una serie de hipótesis para tratar de explicar el dimorfismo sexual en el tamaño corporal. Una de ellas considera que las diferencias en el tamaño corporal 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 (diferencias en proporciones correlacionadas con cambios en la magnitud absoluta del organismo completo) (Cheveraud *et al.*, 1985; Fairbairn, 1990, 1997). Alternativamente, algunos estudios apoyan que el dimorfismo sexual en tamaño corporal es resultado de las presiones selectivas actuando en el tamaño corporal en uno o ambos sexos (Price, 1984; Moore, 1990). Existen dos hipótesis adaptativas para explicar el dimorfismo sexual: una es la evolución por selección sexual, la cual adquiere especial importancia en el presente trabajo debido a que en éste se analizó el dimorfismo sexual en tamaño de *Speranium purpurascens* y su relación con la selección sexual y la otra es la evolución por "divergencia intersexual de nicho". La primera considera que el dimorfismo sexual puede evolucionar cuando caracteres que confieren una ventaja ya sea en la competencia por obtener pareja o al ser elegidos son seleccionados por un sexo (Hedrick y Temeles, 1989), mientras que la segunda establece que las diferencias entre los sexos se deben a que ambos se encuentran adaptados a diferentes nichos ecológicos (Darwin, 1871).

La Teoría de Selección Sexual (Darwin, 1859, 1871) trata de explicar caracteres que tienen los machos de algunas especies que no incrementan la sobrevivencia de sus portadores, no obstante, incrementan el éxito de apareamiento de los organismos que los tienen y, consecuentemente, estos caracteres se seleccionan a favor.

Según algunos autores como Shine (1989), la selección sexual se basa en las diferencias que presentan los sexos con respecto al cuidado parental y la inversión de los padres en la producción de gametos generalmente más alta en hembras que en machos (Trivers, 1972 en: Thornhill y Alcock, 1983), y la relación entre frecuencia de apareamiento y éxito reproductivo, que en machos presenta mayor varianza puesto que depende directamente del número de apareamientos que puedan obtener (Bateman, 1948 en: Thornhill y Alcock, 1983). Como consecuencia de estas diferencias, la selección sexual puede descomponerse en dos formas: Una de ellas es la competencia intrasexual, la cual generalmente toma la forma de competencia entre machos por la posesión de hembras y explica la existencia de ornamentos y estructuras para combate que ostentan los machos; y la competencia intersexual, dada generalmente por las hembras que eligen a los machos con los cuales se aparearán.

Lande y Arnold (1983, 1985) desarrollaron un modelo para explicar la evolución del dimorfismo sexual en el tamaño corporal. Este modelo, basado en genética cuantitativa, sugiere que el dimorfismo sexual en el tamaño puede evolucionar si se cumplen tres supuestos:

- a) Que los sexos experimenten presiones de selección diferentes. El dimorfismo sexual puede originarse de un estado inicial monomórfico si la selección actúa en los dos sexos en direcciones opuestas a través de selección intersexual, intrasexual o factores ecológicos (nichos dimórficos, competencia alimenticia).
- b) Que el tamaño corporal sea heredable.
- c) Que la correlación genética entre los sexos sea menor de $b=1$ (b es el coeficiente de correlación genética entre los sexos, conforme se acerca a 1 las diferencias entre los sexos disminuyen).

La correlación genética indica que las características de machos y hembras no evolucionaron independientemente; es decir, la selección actuando en una característica de un sexo, produce respuesta evolutiva correlativa en el sexo opuesto. Cuando la correlación entre los sexos es alta para una característica particular ($b=1$) la evolución de dimorfismo sexual en esa característica puede ser muy lenta; pero cuando la correlación es <1 , un carácter que es encontrado en ambos sexos puede eventualmente llegar a ser confinado a un sexo (Preziosi y Fairbairn, 2000; Lande, 1980; Lande y Arnold, 1983, 1985).

Alternativamente, Slatkin (1984) desarrolló otro modelo para explicar el dimorfismo sexual, asumiendo una base poligénica para el dimorfismo sexual y una correlación genética entre los sexos <1 . Slatkin reconoce tres clases de supuestos acerca de selección por factores ecológicos:

- a) Presiones de selección divergente entre los sexos, tal que, cada sexo tiene un valor óptimo propio para una determinada característica.
- b) Dos o más valores óptimos para una característica en ambos sexos (cada sexo tiene los mismos requerimientos y los mismos dos óptimos), así un sexo pudo evolucionar a un óptimo y el sexo contrario a otro. Slatkin considera que una correlación genética grande restringe la posibilidad de la evolución del dimorfismo sexual.
- c) Competencia entre machos y hembras por un recurso limitante.

Slatkin trata de demostrar con este modelo que el dimorfismo sexual puede evolucionar solamente por competencia alimenticia, aun cuando la correlación genética para una característica entre los sexos es alta (Hedrick y Temeles, 1989).

El dimorfismo sexual en el tamaño ha sido ampliamente reportado en especies animales (Preziosi y Fairbairn, 2000; Hedrick y Temeles, 1989; Arak, 1988; Blanckenhorn *et al.*, 1998, 1999; Lande, 1980; Fairbairn, 1997; Slatkin, 1984; Badyaev y Hill, 2000; Badyaev *et al.*, 2000; Shine, 1989); sin embargo, su magnitud varía ampliamente tanto dentro como entre taxa (Arak, 1988; Blanckenhorn *et al.*, 1999). Comúnmente los machos son más grandes que las hembras en aves y mamíferos (Arnqvist, 1992; Fairbairn y Preziosi, 1994; Preziosi y Fairbairn, 2000; Arak, 1988), mientras que las hembras son el sexo más

grande en invertebrados y vertebrados ectotermos (Arak, 1988; Shine, 1988; Weatherhead *et al.*, 1995). Darwin (1871) propuso para explicar esa tendencia general que, por un lado, la selección favoreciendo la fecundidad podría explicar el que las hembras sean el sexo más grande debido a la relación que generalmente se presenta como positiva entre fecundidad y tamaño corporal. Esta teoría se ha demostrado en trabajos en trajes hechos en zooplancton, insectos, peces, anfibios, reptiles y algunas especies de aves (Shine, 1988; Carothers, 1984; Thornhill y Alcock, 1983); sin embargo, el que las hembras sean más grandes también puede ser explicado por selección intersexual cuando los machos son el sexo que invierte más en reproducción, ya que, de acuerdo con Trivers (1972), el sexo con la menor inversión reproductiva en especies sexualmente dimórficas debería ser el más competitivo, con elaborada exhibición de cortejo y armas. (Cabana *et al.*, 1982; Thornhill y Alcock, 1983). Esto se ha encontrado en algunas especies de aves e insectos (Shine, 1988; Thornhill y Alcock, 1983), algunas especies de peces, ranas y sapos donde los machos presentan cuidado parental (Clutton-Brock y Vincent en: Short y Balaban, 1994). Por otro lado la selección sexual puede explicar el que los machos sean los más grandes por competencia, elección o ambas (Blanckenhorn *et al.*, 1995; Arak, 1988; Ferguson y Fairbairn, 2000; Preziosi y Fairbairn, 2000; Weatherhead *et al.*, 1995), pues los machos más grandes dominarán sobre sus rivales en las contiendas por posesión de hembras. Al mismo tiempo, las hembras preferirán a los machos más grandes porque de ellos obtendrán mayores beneficios genéticos, materiales o ambos (Greenfield, 1997 en: Choe y Crespi, 1997; Short y Balaban, 1994). Al mismo tiempo, se ha encontrado una fuerte correlación entre dimorfismo sexual y tamaño corporal, que resulta en un patrón alométrico que establece que el dimorfismo sexual se incrementa conforme se incrementa el tamaño corporal cuando los machos son el sexo más grande (hiperalometría) y decrece cuando las hembras son más grandes (hipoalometría); (Fairbairn, 1990, 1997; Fairbairn y Preziosi, 1994).

Algunos trabajos sugieren que el tamaño corporal y la magnitud del dimorfismo sexual tienden a estar positivamente correlacionados con la intensidad de la selección sexual, en aquellos taxa en los cuales los machos son más grandes que las hembras (Fairbairn y Preziosi, 1994). Sin embargo, la selección sexual favoreciendo machos grandes también

ocurre en taxa en los cuales las hembras son el sexo más grande (Fairbairn y Preziosi, 1994; Ferguson y Fairbairn, 2000; Weatherhead *et al.*, 1995). La selección sexual en machos muchas veces no sólo favorece el incremento de tamaño del cuerpo general, sino también el incremento en tamaño de aquellos caracteres relacionados directamente con el combate (Darwin, 1871). Igualmente se ha observado que existe una tendencia evolutiva a incrementar el dimorfismo sexual en el tamaño corporal en especies poligínicas (Arak, 1988; Shine, 1988; Rising, 1987). Darwin apreció que el dimorfismo sexual en especies con sistemas de apareamiento poligínico es mayor que en especies con sistemas monógamos debido a que la competencia entre machos de estos sistemas por posesión de hembras es más intensa, conduciendo a un mayor desarrollo de características relacionadas con el combate (Short y Balaban, 1994), ya que su éxito reproductivo dependerá directamente del número de apareamientos que puedan obtener así como de su eficiencia y resguardo (Arak, 1988; Dunn y Whittingham, 2000).

El dimorfismo sexual en el tamaño corporal no sólo varía entre taxa sino también entre poblaciones de la misma especie. Esta variación ha sido ampliamente estudiada (Rising, 1987; Blanckernhorn *et al.*, 1999; Bradley *et al.*, 2000; Badyaev y Hill, 2000; Badyaev *et al.*, 2000, 2000a; Badyaev y Martin, 2000; Fairbairn, 1994; Congdon *et al.*, 2000) y se cree puede originarse por diferencias en la presión de selección sexual actuando entre ellas (Arak, 1988; Fairbairn y Preziosi, 1994; Blackenhorn *et al.*, 1999), que al mismo tiempo pueden explicarse por los costos (selección natural) en contra de los beneficios (selección sexual) que puede representar el desarrollo de una característica como el tamaño corporal para cada población (Short y Balaban, 1994). El impacto de la selección sexual en cada población puede ser afectado por factores como: la proporción sexual; a altas densidades de machos aumentan la competencia entre ellos por la posesión de hembras (Anderson en: Lauer *et al.*, 1996; Hardy y Mayhew, 1998), edad de las poblaciones, factores evolutivos que se hayan presentado a lo largo de su vida como podrían ser mutaciones, deriva génica o migraciones (Blanckernhorn *et al.*, 1999), los cuales pueden tener efectos homogenizadores o restituir la variación genética presente en las poblaciones, pudiendo conducir las a la adaptación o bien, a la disminución de la adecuación promedio. (Nuñez-Farfán y Eguiarte, 1999).

Se sabe que el tamaño corporal en *Sphenarium purpurascens* esta bajo presiones de selección sexual (Cueva del Castillo *et al.*, 1999). Así se predijo que si la selección sexual está actuando sobre el tamaño corporal en los machos de las poblaciones de *Sphenarium purpurascens* analizadas en este estudio, existiría una relación positiva entre tamaño de cuerpo y éxito de apareamiento. Asimismo se predijo que las poblaciones con niveles más altos de selección tendrían las medias morfométricas más altas asociadas a la menor varianza fenotípica como resultado de la selección direccional favoreciendo mayor tamaño, tanto para caracteres relacionados con la fecundidad en hembras como para caracteres relacionados con la selección sexual en los machos (Blanckenhorn *et al.*, 1995; Arak, 1988; Ferguson y Fairbairn, 2000; Fairbairn, 1990; Preziosi y Fairbairn, 2000; Weatherhead. *et al.*, 1995), y como resultado de la selección natural la varianza fenotípica asociada a una base genética tendería a disminuir.

Si la selección sexual es responsable del dimorfismo sexual en *Sphenarium purpurascens* se espera que en aquellas poblaciones donde la selección ha actuado con mayor intensidad muestren el máximo dimorfismo sexual (hiperalométrico) para caracteres morfológicos más grandes en machos (Fémur I) y la mínima diferencia entre los sexos para caracteres morfológicos más grandes en hembras (ancho de Tórax) (hipoalométricos). Conjuntamente se espera que si la intensidad con que actúa la selección sexual es distinta entre las poblaciones de estudio se presenten diferencias en la magnitud del dimorfismo sexual en las cuatro características analizadas.

3. OBJETIVOS.

- i) Determinar si la selección sexual, estimada con éxito de apareamiento, está actuando en los machos de *Sphenarium purpurascens*.
- ii) Determinar si existen diferencias en el tamaño corporal y en la magnitud del dimorfismo sexual entre poblaciones.
- iii) Determinar si existe una relación entre la intensidad de la selección sexual y la media, varianza y nivel de dimorfismo de los atributos bajo selección.

4. ESPECIE DE ESTUDIO.

Sphenarium purpurascens (Orthoptera: Phygomorphidae) es una especie univoltina, neotropical, muy abundante en la temporada de lluvias. En México su distribución geográfica comprende estados del centro (Hidalgo, México, Michoacán, Querétaro y Puebla) y del sur (Veracruz, Guerrero, Oaxaca y Chiapas) (Kevan, 1997). En el Valle de México su ciclo de vida se lleva a cabo en 252.4 +/- 7.7 días. Antes de alcanzar la madurez sexual esta especie atraviesa por 5 estadios ninfales. Las ninfas del primer estadio emergen a mediados del mes de mayo y los primeros organismos adultos alcanzan la madurez sexual en el mes de agosto; la máxima abundancia en organismos adultos se alcanza a mediados del mes de octubre y es después de este momento cuando la población empieza a decrecer hasta extinguirse en enero. Se trata de un insecto polífago, se le encuentra sobre una gran diversidad de plantas y pastos silvestres (Serrano-Limón y Ramos-Elorduy, 1989). La especie es sexualmente dimórfica, las hembras tienen el Tórax más ancho que los machos, mientras que el primer Fémur es más ancho en los machos (Fig. 1). El tamaño corporal de los individuos adultos puede ser estimado por el largo de Fémur III (Cueva del Castillo *et al.*, 1999). Los adultos de ambos sexos muestran una gran variación en el tamaño corporal (de 8.5 mm hasta 13.4 mm de longitud en fémur III) (Cueva del Castillo *et al.*, 1999).

La conducta de apareamiento de los machos se inicia con la monta e intento de cópula con una hembra. Las hembras suelen rechazar varios intentos de cópula elevando su tercer par de patas, serpenteando su cuerpo repetidas veces y contrayendo el abdomen. Si a pesar de esa respuesta el macho permanece montado sobre ella la cópula toma lugar. La duración promedio en la Reserva del Pedregal de San Ángel es de aproximadamente 5.5 h. (E.E. = 0.62h; duración mínima 2h; duración máxima 8h. n = 251). Los machos exhiben una conducta de resguardo postcópula durante la cual pueden permanecer montados sobre la hembra hasta 18 días, en este periodo la cópula puede ocurrir en diversas ocasiones. Los organismos de ambos sexos se pueden aparear en múltiples ocasiones durante su vida adulta, la cual en promedio en el área del Pedregal es de 28.58

días; E.E. = 0.524. Las hembras sólo ovipositan una vez en su vida y después mueren (Cueva del Castillo *et al.*, 1999).

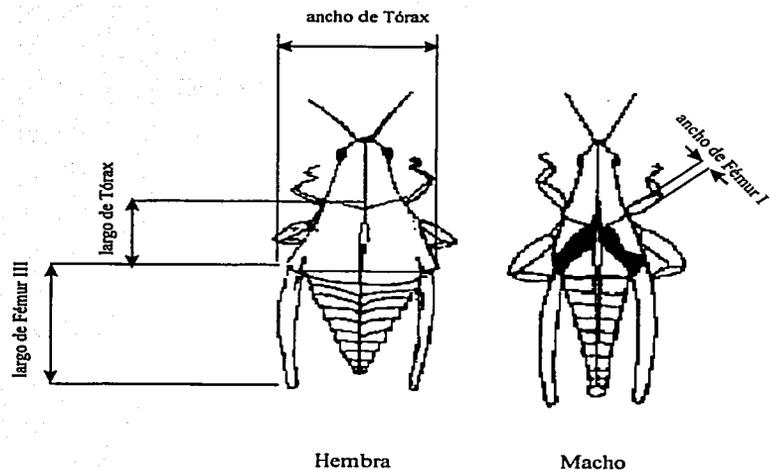


Figura 1. Atributos medidos a las hembras y machos de *Sphenarium purpurascens*.

5. MÉTODOS.

Adultos de ambos sexos del chapulín *Sphenarium purpurascens* fueron colectados en 17 poblaciones entre los meses de octubre y noviembre del año de 1999. Las localidades de colecta se encuentran distribuidas en el centro y sur del país, comprendiendo 4 en el estado de Tlaxcala, 2 en Puebla, 1 en Morelos, 4 en el Estado de México, 2 en Oaxaca, 2 en Guanajuato, 1 Querétaro y 1 en la Ciudad de México (Tabla 1). Las colectas fueron realizadas por cuatro personas en cada población con excepción de dos de ellas, Malinalco y Yecapixtla, en donde intervinieron sólo dos personas.

La mayor parte de las colectas se efectuaron en cultivos de maíz (*Zea mays*), pues son estos lugares en donde suelen agregarse abundantemente para alimentarse; además, sitios donde crecen girasoles silvestres (*Helianthus annuus*), plantas que de igual forma son alimento del insecto. Así, en las zonas de cultivo, se trató de seguir los surcos cultivados capturando a todos los organismos adultos libres que al paso se fueron encontrando, los cuales se colocaron en una bolsa de plástico general; mientras que los organismos que se encontraron apareados fueron colectados en bolsas individuales para así mantener la identidad de las parejas. En sitios con crecimiento de girasoles y pastos silvestres se colectaron los organismos en donde se encontraran agregados, colocándolos de igual manera en bolsas de plástico como se describió anteriormente. La cantidad de organismos colectados en cada uno de los sitios, dependió del tamaño poblacional existente.

En el laboratorio, se midieron 4 características morfométricas para cada uno de los individuos, utilizando para esto un vernier digital (Mitutoyo 6" 0.01-150 mm). Dichas medidas fueron: ancho de Fémur I, longitud de Fémur III, ancho de Tórax y largo de Tórax (Fig. 1). Estas fueron elegidas en base a estudios anteriores, donde se muestra que las mismas se relacionan con el éxito de apareamiento en *S. purpurascens* (Cueva del Castillo y Núñez-Farfán, 1999).

5.1. Magnitud del dimorfismo sexual entre poblaciones.

Para determinar si existían diferencias en los niveles de dimorfismo sexual entre poblaciones, se consideraron conjuntamente los cuatro atributos morfológicos medidos en este estudio, utilizando un análisis multivariado de varianza (AMDEVA). Las fuentes de variación fueron: población, sexo y su interacción. Posteriormente fueron utilizados análisis de varianza univariados (ANDEVA) para estimar si existían diferencias entre las poblaciones en la magnitud del dimorfismo sexual a nivel (sexo x población) considerando de manera individual cada medida morfométrica. Antes de realizar los análisis, las características morfométricas fueron transformadas utilizando logaritmos naturales. La transformación logarítmica se usa frecuentemente debido a que las relaciones entre algunas variables como largo, ancho o peso, pueden simplificarse a funciones lineales (Fairbairn, 1997; LaBarbera, 1989).

5.2. Análisis de selección.

Para estimar el efecto de la selección sexual sobre tamaño corporal de los machos se relaciono su tamaño corporal (mismo que se obtuvo mediante una previa simplificación de las cuatro medidas morfométricas utilizando un análisis de componentes principales) y el éxito de apareamiento de los mismos, el cual fue asignado en adecuación absoluta de 1 cuando los machos se encontraban apareados y de 0 cuando se encontraban solitarios. Este criterio ya ha sido utilizado en otros estudios (Fairbairn y Preziosi, 1999; Cueva del Castillo, 2000; Arnqvist, 1992; Blanckenhorn *et al.*, 1999), y tiene el supuesto de que las muestras colectadas son representativas de la relación que existe entre el tamaño de los organismos y su éxito de apareamiento a lo largo de toda su vida reproductiva (Endler, 1986). El modo, dirección e intensidad de la selección sobre la variación fenotípica fue estimado mediante un análisis de selección utilizando una regresión múltiple, entre el tamaño y la adecuación relativa. El análisis de selección consta de un componente lineal β (selección direccional); uno cuadrático γ (selección estabilizadora o disruptiva) y un componente correlativo γ_{ij} de la adecuación relativa sobre las medidas analizadas (Lande y Arnold, 1983; Brodie *et al.*, 1995). Para dicho análisis fue utilizado el componente

principal 1 (C.P.1), el cual explicó el 87.24% de la variación total de las cuatro características morfométricas, mientras el componente principal 2 (C.P.2) explicó el 6.44% de la variación. 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 1 (Cueva del Castillo y Núñez-Farfán, 1999). Medidas individuales de adecuación absoluta (w_i) considerada como 0 (organismos solitarios) ó 1 (organismos apareados) fueron transformadas en adecuación relativa (\bar{w}), dividiendo la adecuación individual (w_i) entre la adecuación promedio de cada población (\bar{w}) que representa el número de apareamientos promedio por individuo a partir de la fórmula w relativa = w_i/\bar{w} (Lande y Arnold, 1983).

Un análisis de covarianza (ANDECOVA) fue utilizado para determinar si los gradientes de selección (pendientes) diferían en intensidad (Sokal y Rohlf, 1995) entre poblaciones.

5.3. Proporción sexual.

Dado que desviaciones en la proporción sexual pueden influir en la magnitud con que actúa la selección sexual se hicieron pruebas de χ^2 para estimar si existía alguna desviación de la proporción esperada de 1:1 en cada una de las poblaciones. La proporción esperada se basa en el supuesto de que los costos para producir hijos hembras ó machos son los mismos, lo cual, es lo más común en la naturaleza (Fisher en: Choe y Crespi, 1997).

5.4. Selección sexual y dimorfismo sexual.

Para estimar la relación entre la magnitud del dimorfismo sexual y la intensidad con la que está actuando la selección, los gradientes de selección que resultaron significativos fueron relacionados con los promedios, varianzas fenotípicas e índices de dimorfismo sexual presentes en las poblaciones para cada característica morfométrica analizada. El dimorfismo sexual fue estimado mediante las diferencias de los promedios de los caracteres medidos en machos y hembras en cada una de las poblaciones, dichas diferencias fueron previamente estandarizadas a $\bar{X}=0$ y $S^2=1$.

Por último se efectuaron análisis de agrupamiento (cluster) para saber si existía una relación entre la media, varianza y nivel de dimorfismo de las características evaluadas y la ubicación geográfica de las localidades de muestreo.

6. RESULTADOS.

6.1 Magnitud del dimorfismo sexual entre las poblaciones.

El análisis AMDEVA detectó diferencias significativas a nivel poblacional, sexo, y en la interacción sexo x población (Tabla 2). Posteriormente se llevaron a cabo análisis de varianza univariados (ANDEVAs) detectándose diferencias significativas en el nivel de dimorfismo para cada medida morfométrica analizada (largo y ancho de Tórax, ancho de Fémur I y largo de Fémur III) (Fig. 2).

6.2 Análisis de selección.

El componente lineal de la selección fenotípica sobre el tamaño corporal (C.P.1) fue significativo en 11 de las 17 poblaciones de estudio (Monte Albán, Malinalco, Salida de Oaxaca, Zacualpan, Pedregal, Acámbaro, Cacaxtla, Yecapixtla, Cholula Guanajuato y Desviación Amealco) mientras que el C.P.2 tuvo significancia en 7 poblaciones (Chapingo, Cholula, Cacaxtla, Malinalco, Ozumba, Pedregal y Zacualpan) (Tabla 3).

El análisis de covarianza (ANDECOVA) muestra que existen diferencias significativas en los gradientes de selección actuando en la poblaciones.

6.3 Proporción sexual.

De las 17 localidades analizadas las poblaciones de Cacaxtla, Carretera 119 y Ozumba mostraron desviaciones significativas en la proporción sexual hacia hembras, mientras que las poblaciones de Montealban y Salida de Puebla mostraron desviaciones significativas hacia machos (Tabla 4).

6.4 Selección sexual y dimorfismo sexual.

Se encontró una relación directa significativa entre el gradiente de selección y la media para largo de Fémur III y largo de Tórax (Fig 3a y 4 a).

Cuando se relacionaron los gradientes de selección y la varianza fenotípica se encontró una relación negativa y significativa para largo de Fémur III, largo de Tórax y ancho de Fémur I (Fig. 3b, 4b, y 6b).

Al analizar la relación entre los gradientes de selección y el dimorfismo sexual para cada característica morfológica encontramos que una relación de tipo cuadrática negativa fue significativa para largo de Tórax y una relación de tipo cuadrática positiva fue significativa para ancho de Fémur I (Fig. 4c y 6c).

Los agrupamientos (clusters) obtenidos entre poblaciones para el promedio, varianza y nivel de dimorfismo sexual en las cuatro características analizadas, no muestran un patrón que pueda relacionarse con las distancias geográficas (Fig. 7-11).

Tabla 1. Muestra la ubicación geográfica de las 17 poblaciones de *Sphenarium purpurascens*.

LOCALIDAD	ESTADO	UBICACIÓN
Pedregal	Distrito Federal	19° 20' 00'' N 99° 08' 00'' O
Ozumba	Estado de México	18° 58' 00'' N 98° 46' 30'' O
Teotihuacan	Estado de México	19° 41' 01'' N 98° 51' 59'' O
Chapingo	Estado de México	19° 31' 25'' N 98° 51' 50'' O
Malinalco	Estado de México	18° 57' 05'' N 99° 30' 06'' O
Papalotla	Estado de Tlaxcala	19° 14' 16'' N 98° 15' 30'' O
Carretera 119	Estado de Tlaxcala	19° 15' 36'' N 98° 13' 55'' O
Zacualpan	Estado de Tlaxcala	19° 14' 15'' N 98° 15' 29'' O
Cacaxtla	Estado de Tlaxcala	19° 14' 66'' N 98° 20' 71'' O
Cholula	Estado de Puebla	19° 01' 30'' N 98° 15' 06'' O
Salida de Puebla	Estado de Puebla	18° 59' 42'' N 97° 52' 06'' O
Desviación Amealco	Estado de Querétaro	20° 06' 49'' N 99° 42' 11'' O
Yecapixtla	Estado de Morelos	18° 51' 35'' N 98° 50' 40'' O
Guanajuato	Estado de Guanajuato	19° 56' 49'' N 100° 46' 08'' O
Acámbaro	Estado de Guanajuato	19° 59' 04'' N 100° 31' 29'' O
Monte Albán	Estado de Oaxaca	17° 03' 26'' N 96° 46' 02'' O
Salida de Oaxaca	Estado de Oaxaca	17° 08' 37'' N 96° 48' 57'' O

Tabla 2. AMDEVA para cuatro atributos morfológicos medidos en hembras y machos de 17 poblaciones de *Sphenarium purpurascens* distribuidas en el centro y sur de México.

Fuente	λ	g.l. Num	g.l. Den	F	P
Población	0.305	64	19388	107.325	<0.0001
Sexo	0.119	4	4952	9150.186	<0.0001
Población x Sexo	0.816	64	19388	16.147	<0.0001

Tabla 3. Gradientes de selección para tamaño (C.P.1 y C.P.2) en los machos de *Sphenarium purpurascens* de 17 poblaciones del centro y sur de México. ANDECOVA $F_{(30,2605)} = 16.342$; $P < 0.0001$.

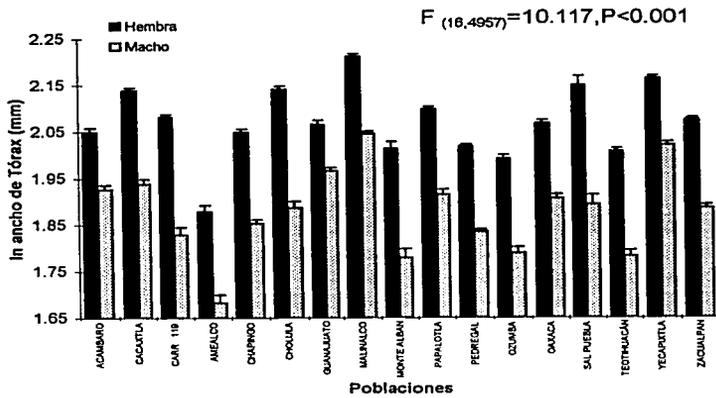
Población	β CP1	E.E.	P	β CP2	E.E.	P	F	P
Acámbaro	0.244	0.057	<0.0001	-0.403	0.296	0.1753	(1,125)=16.98	< 0.0001
Carretera. 119	0.0195	0.047	0.6800	0.311	0.338	0.3597	(1,125)=0.17	0.68
Chapingo	-0.127	0.205	0.5400	1.458	0.693	0.0380	(1,101)=0.38	0.54
Cholula	0.256	0.109	0.0200	1.241	0.581	0.0349	(1,113)=5.51	0.02
Cacaxtla	0.149	0.066	0.0260	0.935	0.331	0.0053	(1,168)=4.99	0.027
Desv. Amealco	0.222	0.112	0.0518	0.529	0.552	0.3418	(1,55)=3.95	0.05
Guanajuato	0.251	0.062	<0.0001	0.557	0.314	0.0783	(1,115)=15.93	0.0001
Malinalco	0.717	0.094	<0.0001	1.246	0.206	<0.0001	(1,173)=57.91	< 0.0001
Monte Albán	0.336	0.125	0.0092	-1.225	0.692	0.0823	(1,57)=7.27	0.009
Ozumba	0.793	0.051	0.1202	-1.095	0.233	<0.0001	(1,162)=2.44	0.1202
Papalotla	0.048	0.098	0.6255	0.306	0.477	0.5216	(1,144)=0.24	0.62
Pedregal	0.536	0.069	<0.0001	0.820	0.167	<0.0001	(1,502)=60.69	0.0001
Sal. de Oaxaca	0.355	0.011	0.0014	-0.184	0.463	0.6916	(1,124)=10.74	0.0014
Sal. de Puebla	0.329	0.302	0.2893	0.450	0.750	0.5550	(1,19)=1.19	0.29
Teotihuacan	0.107	0.082	0.1972	0.242	0.396	0.5434	(1,124)=1.68	0.2
Yecapixtla	0.605	0.128	<0.0001	0.695	0.453	0.1276	(1,150)=22.14	0.0001
Zacaulpan	0.281	0.071	<0.0001	0.759	0.286	0.0084	(1,204)=15.64	< 0.0001

El gradiente de selección direccional (β) es la tasa de cambio en adecuación (éxito de apareamiento).

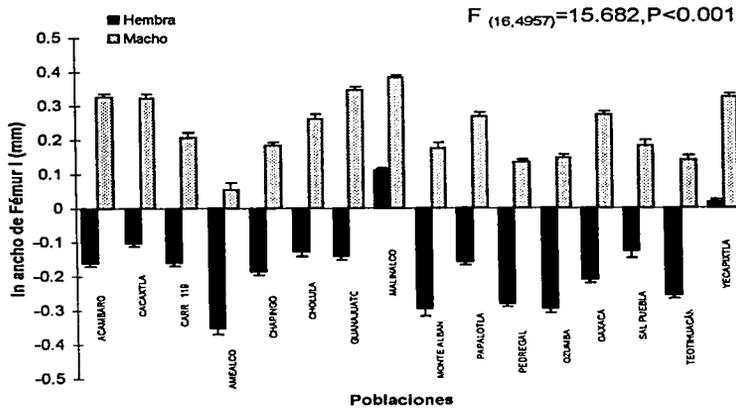
Tabla 4. Proporción sexual para 17 poblaciones de *Sphenarium purpurascens* del centro y sur de México. El número de machos y hembras de cada población se comparó contra una proporción esperada 1:1 macho/ hembra (g.l. = 1)

Población	Núm. de hembras	Núm. de machos	χ^2	P	m/h
Acámbaro	160	191	1.3689459	0.098	1.19375
Cacaxtla	222	161	4.8577023	0.001	0.7252252
Chapingo	95	103	0.1616162	0.572	1.0842105
Cholula	98	115	0.6784038	0.243	1.1734694
Carretera 119	152	113	2.8698113	0.016	0.7434211
Desv. Amealco	58	56	0.0175439	0.862	0.9655172
Guanajuato	112	116	0.0350877	0.791	1.0357143
Malinalco	183	150	1.6351351	0.07	0.8196721
Pedregal	391	438	1.3323281	0.103	1.1202046
Monte Albán	30	61	5.2802198	0.001	2.0333333
Ozumba	151	107	3.751938	0.006	0.7086093
Papalotla	168	176	0.0930233	0.663	1.047619
Salida de Oaxaca	123	124	0.0020243	0.949	1.0081301
Salida de Puebla	14	32	3.5217391	0.008	2.2857143
Teotihuacan	139	129	0.1865672	0.543	0.9280576
Yecapixtla	134	152	0.5664336	0.288	1.1343284
Zacualpan	234	247	0.1756757	0.554	1.0555556

a)



b)



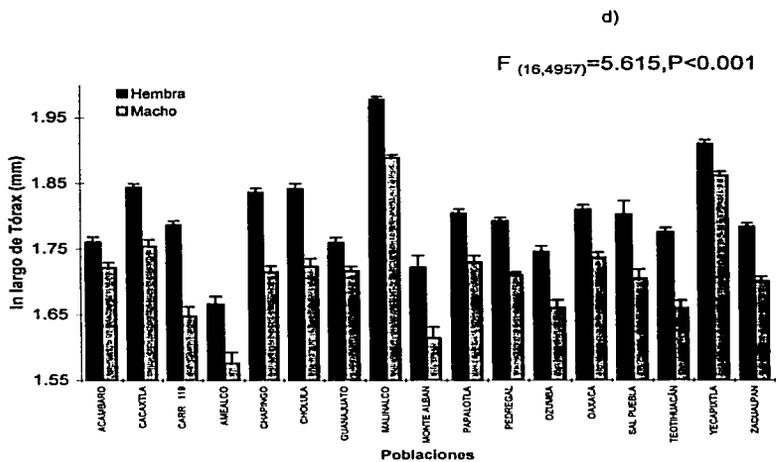
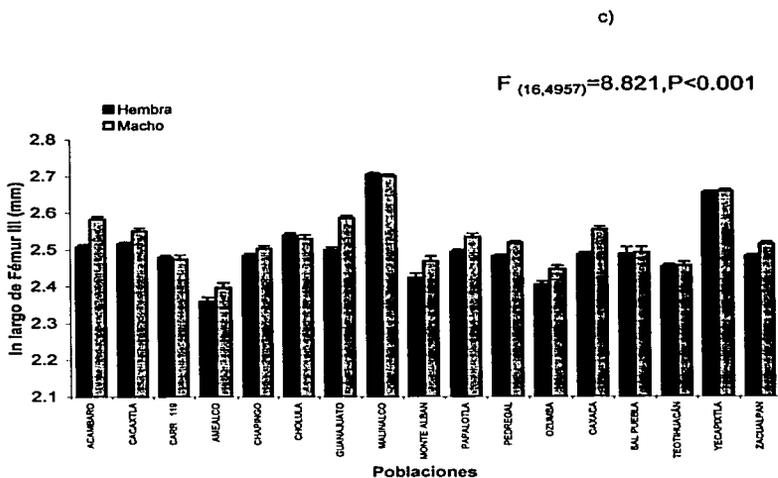


Figura 2. Variación geográfica en el dimorfismo sexual (interacción población*sexo) a) ancho de Torax, b) ancho de Fémur I, c) largo de Fémur III y d) Largo de Tórax. para 17 poblaciones de *S. purpurascens* (Las barras indican los errores estándar).

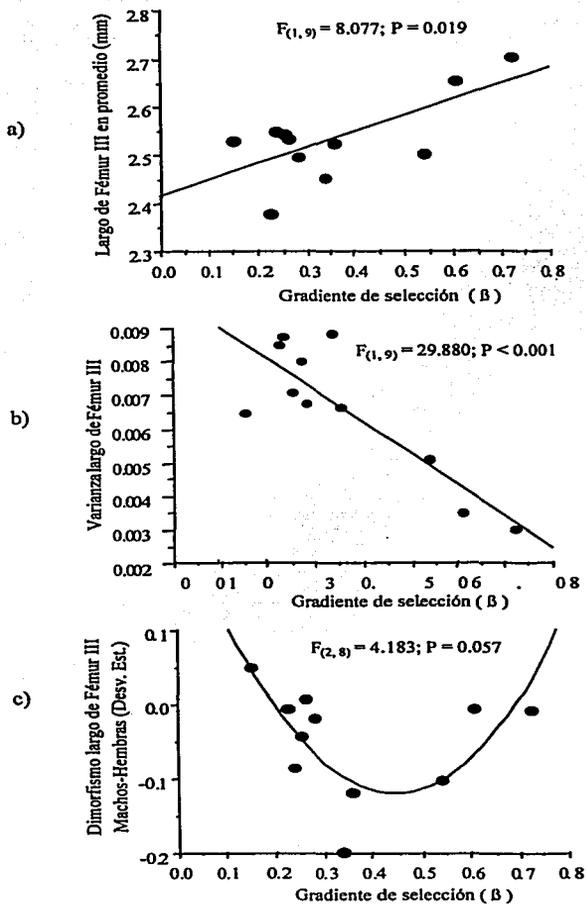


Figura 3. Relación entre los gradientes de selección y: a) promedio largo de Fémur III, b) varianza fenotípica largo de Fémur III y c) magnitud de dimorfismo sexual en largo de Fémur III (atributo de machos-atributo de hembras estandarizados).

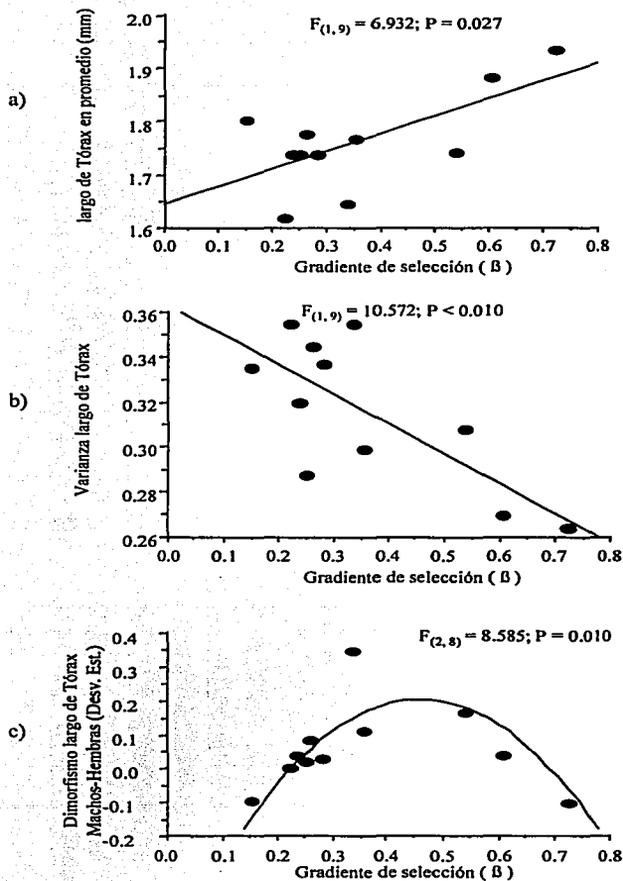


Figura 4. Relación entre los gradientes de selección y a) promedio de largo de Tórax b) varianza fenotípica largo de Tórax y c) magnitud de dimorfismo sexual en largo de Tórax (atributo de machos-atributo de hembras estandarizados).

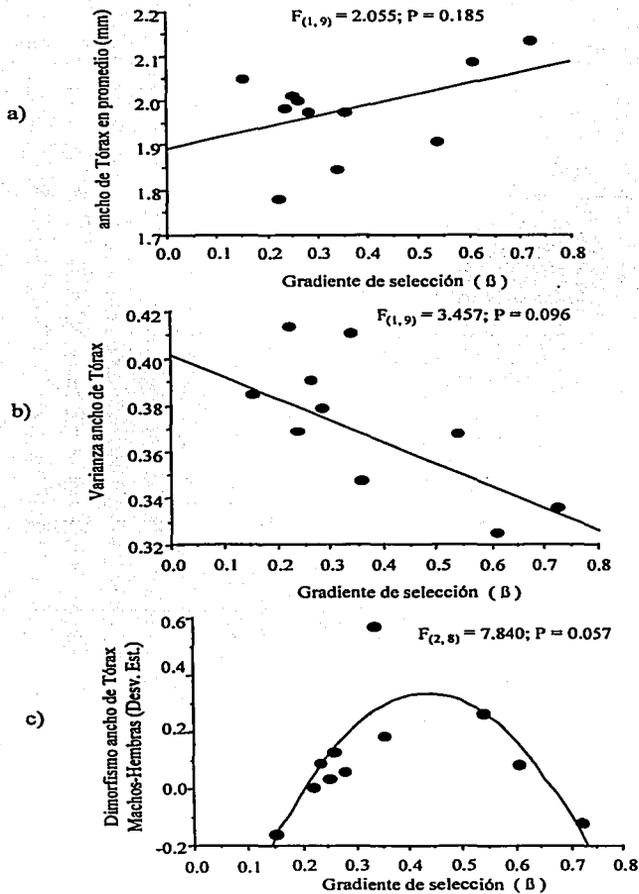


Figura 5. Relación entre los gradientes de selección y: a) promedio de ancho de Tórax b) varianza fenotípica ancho de Tórax y c) magnitud del dimorfismo sexual en ancho de Tórax (atributo de machos-atributos de hembras estandarizados).

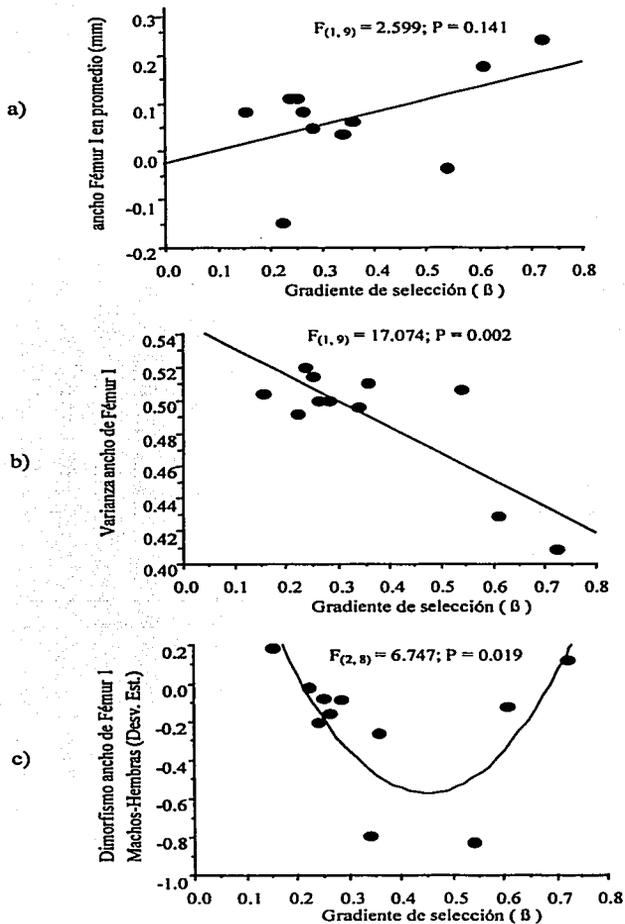


Figura 6. Relación entre los gradientes de selección y: a) promedio ancho de Fémur I b) varianza fenotípica ancho de Fémur I y c) magnitud de dimorfismo sexual en ancho de Fémur I (atributo de machos-atributo de hembras estandarizados).

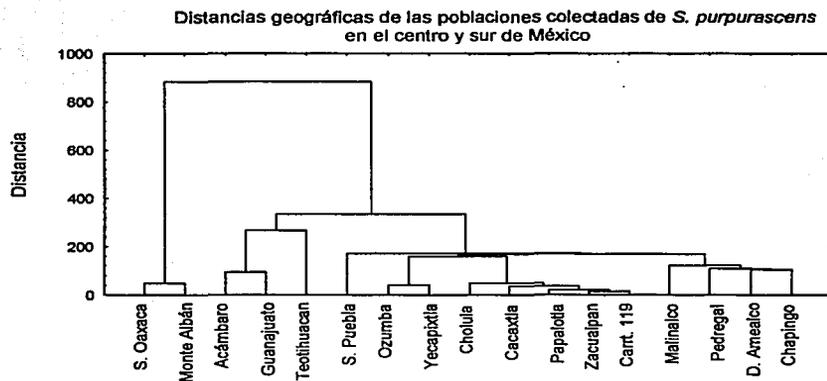


Figura 7. Análisis de agrupamiento (cluster). Muestra los grupos correlacionados en 17 poblaciones de *Sphenarium purpurascens* de acuerdo a la magnitud e interrelación de sus distancias geográficas.

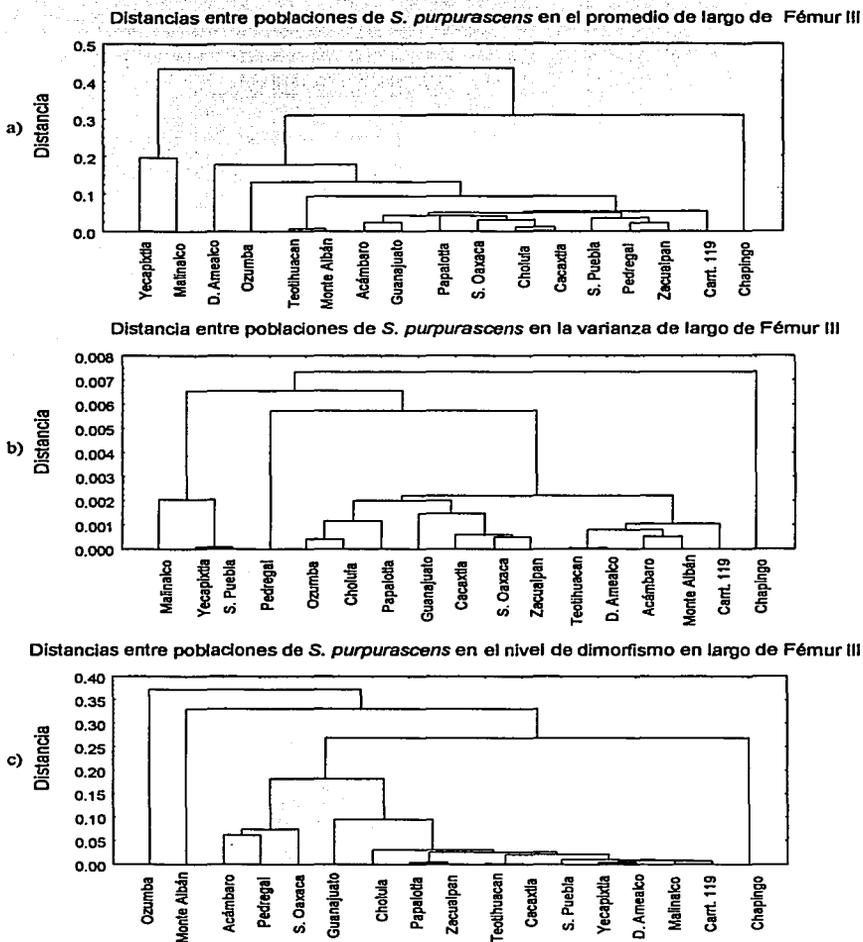


Figura 8. Análisis de agrupamiento (cluster). Muestra los grupos correlacionados en 17 poblaciones de *Sphenarium purpurascens* de acuerdo a la magnitud e interrelación de: a) tamaño promedio de largo de Fémur III, b) varianza de largo de Fémur III y c) nivel de dimorfismo en largo de Fémur III.

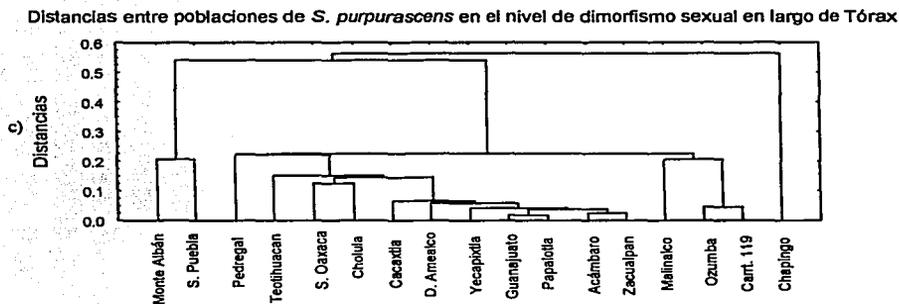
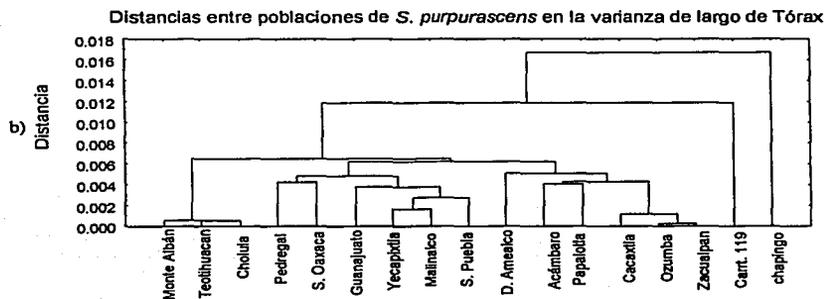
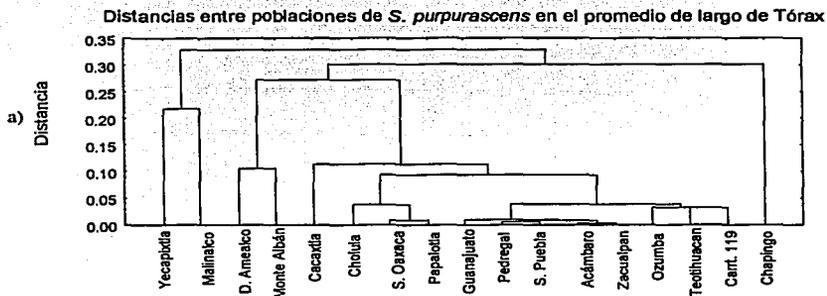


Figura 9. Análisis de agrupamiento (cluster). Muestra los grupos correlacionados en 17 poblaciones de *Sphenarium purpurascens* de acuerdo a la magnitud e interrelación de: a) promedio de largo de Tórax, b) varianza de largo de Tórax y c) nivel de dimorfismo sexual en largo de Tórax.

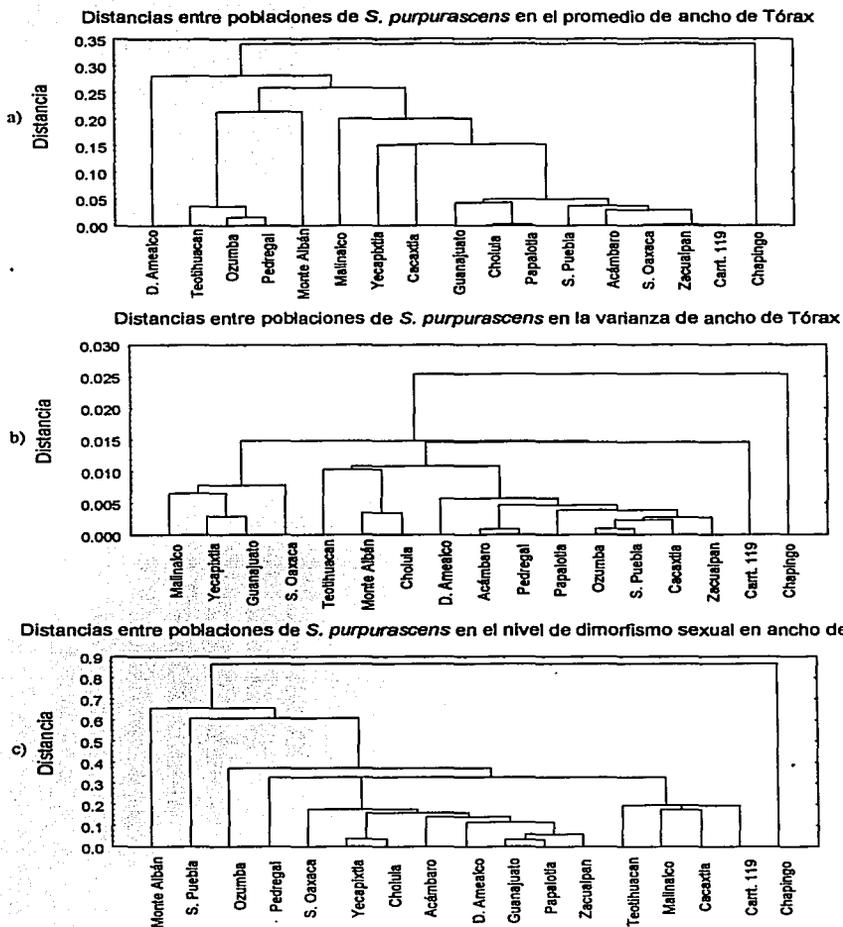
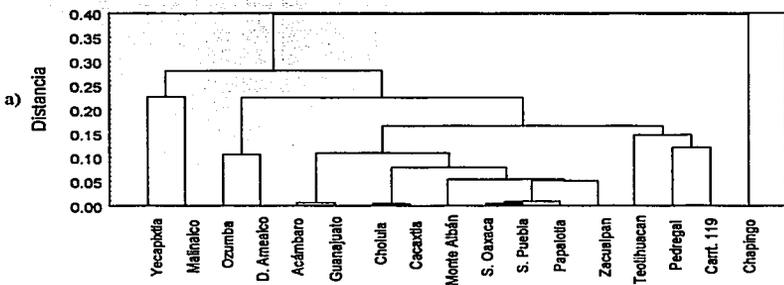
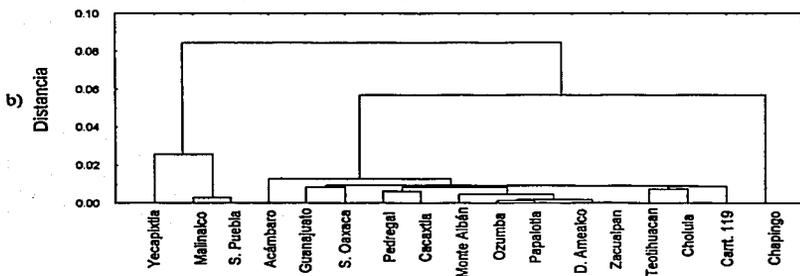


Figura 10. Análisis de agrupamiento (cluster). Muestra los grupos correlacionados en 17 poblaciones de *Sphenarium purpurascens* de acuerdo a la magnitud e interrelación de: a) tamaño promedio de largo de ancho de Tórax, b) varianza de largo de ancho de Tórax y c) nivel de dimorfismo en ancho de Tórax.

Distancias entre poblaciones de *S. purpurascens* en el promedio de ancho de Fémur I



Distancias entre poblaciones de *S. purpurascens* en la varianza de ancho de Fémur I



Distancias entre poblaciones de *S. purpurascens* en el nivel de dimorfismo sexual en ancho de Fémur I

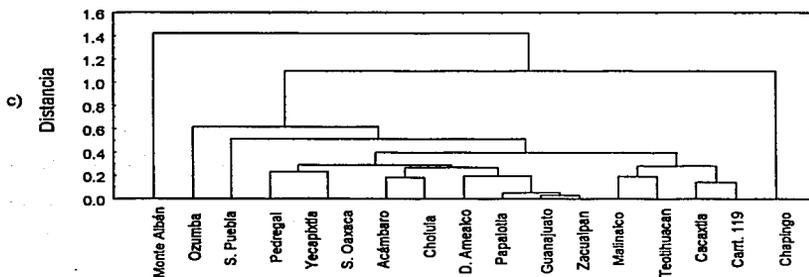


Figura 11. Análisis de agrupamiento (cluster). Muestra los grupos correlacionados en 17 poblaciones de *Sphenarium purpurascens* de acuerdo a la magnitud e interrelación de: a) tamaño promedio de ancho de Fémur I, b) varianza de ancho de Fémur I y c) nivel de dimorfismo en ancho de Fémur I.

7. DISCUSIÓN.

Los resultados de este estudio indicaron que existen diferencias poblacionales en tamaño y magnitud del dimorfismo sexual. La selección sexual actúa de manera direccional favoreciendo a los machos más grandes pues estos alcanzan el mayor éxito reproductivo en 11 de 17 poblaciones analizadas. Al mismo tiempo, nuestros resultados sugieren que la selección sexual está generando las diferencias interpopulacionales en las medidas analizadas, debido a que se detectaron cambios en la media y varianza fenotípica asociados a diferencias en la intensidad de la selección.

En este estudio se hace evidente que la selección está actuando de la misma manera en todas las poblaciones. Sin embargo, la intensidad con la que lo hace varía entre ellas, pudiéndose explicar por las diferencias relacionadas con los costos (selección natural) en contra de los beneficios (selección sexual) que pueda representar el desarrollo de tamaño corporal grande en cada una de las poblaciones (Short y Balaban, 1994), pues aunque la selección favorezca tamaño grande otras fuerzas selectivas pudieran estar oponiéndose a ella (disponibilidad de recurso, clima, interacción con otras especies). Así, el tamaño corporal en cada una de las poblaciones, sólo alcanzará una media óptima para cada ambiente. De esta forma, la variación en intensidad de selección actuando en tamaño corporal, explica las diferencias en la magnitud del dimorfismo sexual encontrada entre poblaciones.

Se conoce que la varianza genética es eliminada más rápidamente en aquellas poblaciones en las que la selección actúa de manera más intensa (Roff, 1998). A pesar de que no sabemos qué tanta de la varianza fenotípica encontrada en los atributos esté asociada a una base genética, se puede decir que encontramos un patrón consistente que muestra selección sexual en proceso (eliminando varianza), ya que las intensidades de selección más altas estuvieron asociadas a los niveles más bajos de varianza fenotípica y las intensidades de selección más bajas asociadas a los niveles de varianza más altos. De acuerdo a estos resultados se podría considerar que al menos cualitativamente las

diferencias en las intensidades de selección sexual actuando entre poblaciones se han mantenido a través del tiempo.

Dado que la proporción sexual puede afectar la magnitud de las presiones selectivas actuando en las poblaciones (Anderson en: Lauer *et al.*, 1996; Hardy y Mayhew, 1998), esperábamos que estas se incrementaran cuando existieran desviaciones (de la proporción esperada 1:1) hacia machos, dado que a altas densidades aumentan la competencia entre ellos por la posesión de las hembras y disminuyeran cuando estuvieran sesgadas hacia hembras (Anderson en: Lauer *et al* 1996), sin embargo, las poblaciones con desviaciones hacia machos no se encuentran relacionadas con los niveles mas altos de selección encontrados en este estudio. Mientras que 3 de las 4 poblaciones que presentan desviaciones hacia hembras sí están relacionadas con las menores intensidades de selección aunque no son las únicas, pues la población de Papalotla que no presenta desviación también presenta un nivel de selección bajo. Sin embargo, no podemos descartar que en estas tres poblaciones la proporción sexual este determinando los niveles de dimorfismo que estamos encontrando para ellas.

Se sabe que la población de *Sphenarium purpurascens* ubicada en el Pedregal de San Ángel es protándrica (Cueva del Castillo y Núñez-Farfán, 1999), así, si las poblaciones analizadas en este estudio comparten este atributo, no podemos descartar la posibilidad de que los sesgos que resultaron significativos en la proporción sexual podrían ser explicados por esta condición, existiendo diferencias entre poblaciones en el inicio y término de la temporada de apareamiento pues las colectas se llevaron a cabo en las mismas fechas, por lo que algunas poblaciones pudieron encontrarse en un momento en que las proporciones sexuales estuvieran sesgadas hacia machos y otras pudieron haber alcanzado otra proporción lo que podría explicar que poblaciones sesgadas hacia machos no se encuentren relacionadas con altas niveles de selección como se esperaba.

Dado que la selección sexual favorece machos grandes, se esperaba que las diferencias entre machos y hembras tendieran a aumentar como resultado de la selección sexual en estructuras que son más grandes en machos (hiperalometría) y disminuyeran en estructuras más grandes en las hembras (hipoalometría). Sin embargo, sólo parte de las poblaciones se comportaron de acuerdo a

estos patrones alométricos para dimorfismo sexual. Así, en el Fémur I (estructura más grande en los machos) encontramos los mayores niveles de dimorfismo relacionados con los gradientes de selección más altos para un reducido número de poblaciones las cuales a la vez resultan ser las mismas que cumplen con el patrón alométrico esperado para el ancho de Tórax (estructura más grande en hembras) pues en éstas se encontró el menor dimorfismo asociado a altas intensidades de selección. Sin embargo, en otras poblaciones los patrones obtenidos fueron totalmente contrarios a lo esperado, pues para Fémur I se encontraron los menores niveles de dimorfismo sexual asociados a los mayores gradientes de selección y para ancho de tórax el menor dimorfismo asociado a baja intensidad de selección. El que los patrones de dimorfismo sexual esperados no se cumplieran en todas las poblaciones pudiera ser resultado de las diferencias relacionadas con el tiempo en que se llevaron a cabo las colectas, pues si el tamaño promedio de los organismos colectados cambia conforme avanza la temporada de apareamiento como ocurre en el Pedregal de San Ángel (Cueva del Castillo y Núñez-Farfán, 1999), parte de las diferencias en tamaño encontradas en las poblaciones podrían deberse a que las poblaciones estuvieran siendo colectadas en diferentes etapas de la temporada de apareamiento.

En algunos casos diferentes genotipos responden a los cambios ambientales de distinta manera. Un solo genotipo puede tener la capacidad de producir varios fenotipos alternativos como resultado de su interacción con diferentes ambientes. A esto se le conoce como plasticidad fenotípica (Moreno, 2002). Estudios previos realizados en la población natural de la Reserva del Pedregal de San Ángel indican que existen respuestas plásticas en función al ambiente que pueden explicar parte de la variación fenotípica encontrada en los organismos (Cueva del Castillo, 2000; Moreno, 2002). Estos estudios encontraron que los organismos sin deficiencias en la alimentación alcanzaron el mayor tamaño corporal y tiempo de desarrollo corto (Moreno, 2002).

Las condiciones medioambientales presentes en las poblaciones colectadas en este estudio, presentan una notable heterogeneidad ambiental, con lo referente a el clima se presentan variaciones que van de semisecos a subhúmedos y de semicálidos a cálidos, condiciones que aunadas a otras pueden generar diferencias en la disponibilidad de alimento que a la vez sea un factor que pueda estar generando respuestas plásticas en los organismos de las diferentes poblaciones analizadas, sin embargo, la mayoría de las colectas se realizaron en cultivos de maíz donde esta planta servía de alimento, lo cual

hace suponer que al menos en la obtención del recurso alimenticio las poblaciones no son muy diferentes, lo que no descarta la posibilidad de que otros factores como la acción de otras especies, entre otros puedan estar afectando el tamaño corporal ya que en cada una sólo alcanzará la medida óptima acorde a el ambiente, así la plasticidad fenotípica podría estar atenuando a la selección sexual detectada en las poblaciones desviando los patrones de dimorfismo de lo esperado.

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 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 (Cueva del Castillo, 2000). Los análisis de agrupamiento hechos en este estudio muestran que no existe ningún tipo de asociación entre las distancias geográficas y las medias, varianzas y niveles de dimorfismo sexual encontrados en las características analizadas. De esta manera poblaciones que presentan distancias geográficas muy grandes se encuentran relacionadas en una determinada característica y poblaciones geográficamente cercanas no lo están, tampoco existe un patrón que muestre semejanzas en el agrupamiento de las poblaciones comparando entre si las características morfométricas analizadas. Por lo que pese a no contar con un análisis genético para determinar la posible existencia de flujo génico entre poblaciones, puede deducirse que es poco probable que esté homogenizando o restituyendo la varianza genética de las poblaciones y así estar desviando los patrones de dimorfismo sexual de lo esperado.

Debido a que la selección actuando en una característica de un sexo produce no solo respuesta evolutiva en ese sexo sino también una correlativa en el sexo opuesto (Preziosi y Fairbairn, 2000; Lande, 1980; Lande y Arnold, 1983; Lande y Arnold, 1985). La correlación genética presente entre los sexos es otro de los factores que podría estar influyendo en los patrones de dimorfismo sexual encontrados. De acuerdo a el modelo de Lande y Arnold (1983, 1985), si la correlación entre los sexos es alta, los sexos presentarán pocas diferencias. De esta manera diferencias en los niveles de correlación genética entre poblaciones, podrían estar generando las diferencias encontradas en la magnitud del dimorfismo sexual. Así, en las poblaciones donde las correlaciones

genéticas entre los sexos sean altas, aún cuando la selección sexual este conduciendo a diferencias sexuales y esto se refleje en una reducción de la varianza fenotípica, el dimorfismo sexual se verá disminuido y no podremos encontrar los patrones alométricos para dimorfismo sexual que esperábamos.

Los resultados de este estudio indican que la selección sexual esta generando diferencias interpopulacionales en tamaño y magnitud de dimorfismo sexual. Sin embargo, para poder entender los patrones de dimorfismo sexual que estamos obteniendo en las poblaciones es necesario evaluar el papel que estan desempeñando otras fuerzas evolutivas como mutaciones, deriva génica, o flujo génico así como el medio ambiente o niveles de correlaciones genéticas actuando en ellas.

8. LITERATURA CITADA.

- Arak, A. 1988. 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.
- Badyaev, A. V. y Hill, G. E. 2000. The evolution of sexual dimorphism in the house finch. I. Population divergence in morphological covariance structure. *Evolution*. 54: 1784-1794.
- Badyaev, A. V., G. E. Hill, A. M. Stoehr, P. M. Nolan y K. J. McGraw. 2000. The evolution of sexual dimorphism in the house finch. II. Population divergence in relation to local selection. *Evolution*. 54:2134-2144.
- Badyaev, A. V., G. E. Hill y L. A. Whittingham 2000a. The evolution of sexual size dimorphism in the house finch. III. Developmental basis. *Evolution*. 55:176-189.
- Badyaev, A. V. y Martin, T. E. 2000. Sexual dimorphism in relation to current selection in the house finch. *Evolution*. 54:987-997.
- Blanckenhorn, W. V., C. Morr, C. Mühlhäuser y T. Reusch. 1999. Spatiotemporal variation in selection on body size in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *J. Evol. Biol.* 12:563-576.
- Blanckenhorn, W. V., R. F. Preziosi y D. J. Fairbairn. 1995. Time and energy constraints and the evolution of sexual size dimorphism-to eat or to mate?. *Evol. Ecol.* 9:369-381.
- Blanckenhorn, W. V., T. Reusch y C. Mühlhäuser. 1998. Fluctuating asymmetry, body size and sexual selection in the dung fly *Sepsis cynipsea* -testing the good genes assumptions and predictions. *J. Evol. Biol.* 11:735-753.
- Bradley, C. C., J. F. Piatt, K. Martin y V.L. Friesen. 2000. Mechanism of population differentiation in marbled murrelets: historical versus contemporary processes. *Evolution*. 54: 974-986.
- Brodie III, E. D., A. J. Moore y F. J. Janzen. 1995. Visualizing and quantifying natural selection. *Tree*. 10:313-318.
- Cabana, G., A. Frewin, R. H. Peters y L. Randall. 1982. The effect of sexual size dimorphism on variations in reproductive effort of birds and mammals. *Am. Nat.* 120:17-25.
- Carothers, J. H. 1984. Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *Am. Nat.* 124:244-254.

Cheverud, J. M., M. M. Dow y W. Leutenegger. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution*. 39:1335-1341.

Choe, J. C. y Crespi, B. J. 1997. **The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids**. Cambridge Univ. Press, Cambridge, United Kingdom. pp.75-88.

Congdon, B. C., J. F. Piatt, K. Martin y V. L. Friesen. 2000. Mechanism of population differentiation in marbled murrelets: historical versus contemporary process. *Evolution*. 54:974-986.

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., J. Nuñez-Farfán y Z. Cano Santana. 1999. The role of body size in mating success of *Sphenarium purpurascens* in central México. *Ecol. Entomol.* 24: 146-155.

Cueva del Castillo, R. 2000. Selección sexual en *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae). Tesis Doctoral, Instituto de Ecología, UNAM, México.

Darwin, C. R. 1859. **The Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life**. John Murray. London.

Darwin, C. R. 1871. **The Descent of Man and Selection in Relation to Sex**. John Murray. London.

Dunn, O. P. y Whittingham, L. A. 2000. Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution*. 55:161-175.

Endler, J. A. 1986. **Natural selection in the wild**. Princenton Univ. Press, Princenton, N. J., USA.

Fairbairn, D. J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28:659-687.

Fairbairn, D. J. 1990. Factors influencing 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 in the waterstrider, *Aquarius remigis*. *Am. Nat.* 144:101-118.

Ferguson, I. M. y Fairbairn, D. J. 2000. Sex-specific selection and sexual size dimorphism in the waterstrider *Aquarius remigis*. *J. Evol. Biol.* 13:160-170.

Hardy, I. C. W. y Mayhew, P. J. 1998. Sex ratio, sexual dimorphism and mating structure in bethylid wasp. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42:383-395.

Hedrick, A. V. y Temeles, E. J. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Tree.* 4:136-138.

Kevan, D.K. 1977. The american Pyrgomorphidae. *Rev. Soc. Ent. Argentina* 36:3-28.

La Barbera, M. 1989. Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20:97-117.

Lande, R. 1980. Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. *Evolution.* 4:292-305.

Lande, R. y Arnold, S. J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37:1210-1226.

Lande, R. y Arnold, S. J. 1985 Evolution in mating preference and sexual dimorphism. *Journal of Theoretical Biology.* 117:651-664.

Lauer, M. J., A. Sih y J. J. Krupa. 1996. Male density, female density and inter-sexual conflict in a stream-dwelling insect. *Animal Behaviour.* 52:929-939.

Moore, A. J. 1990. The evolution of sexual dimorphism by sexual selection: the separate effects of intrasexual selection and intersexual selection. *Evolution.* 44:315-331.

Moreno García, M. A. 2002. Plasticidad fenotípica en el tamaño corporal y tiempo de desarrollo en *Sphenarium purpurascens*. (Ortóptera: Pyrgomorphidae). Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. México.

Núñez Farfán, J. y Eguarte, L. E. 1999. **La Evolución Biológica.** UNAM., México D.F. México.

Preziosi, R. F. y Fairbairn, D. J. 2000. Lifetime selection on adult body size and components size in a waterstrider: opposing selection and maintenance of a sexual size dimorphism. *Evolution.* 54:558-566.

Price, T. D. 1984. the evolution of sexual size dimorphism in darwin's finches. *Am. Nat.* 123:500-518.

Pucciarelli, H. M., F. R. Carnese, and L. M. Guimarey. 1996. Desnutrición y dimorfismo sexual. *Revista de Divulgación Científica de la Asociación Ciencia Hoy.* 6(34).

Rising, J. D. 1987. Geographic variation of sexual dimorphism in size of savannah sparrows (*Passerculus sandwichensis*): a test hypotheses. *Evolution.* 41:514-524.

Roff, D. A. 1998. Evolution of threshold traits: The balance between directional selection, drift and mutation. *Heredity*. 80:25-32.

Serrano-Limón, G. L. y 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 Zoología*, 58:139-152.

Shine, R. 1988. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "Fecundity advantage" model. *Am. Nat.* 131:125-131.

Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*.64:419-461.

Short, R.V. y Balaban, E. 1994. **The differences between the sexes.** Cambridge University Press. U.K.

Slatkin, M. 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution*. 38:622-630.

Sokal R. R. y Rohlf, F. J.1995. **Biometry.** W. H. Freeman and Company. New York. USA.

Thornhill, R. y Alcock, J. 1983. **The evolution of insect mating systems.** Cambridge, Massachusetts. Harvard University.

Weatherhead, P. J., F. E. Barry, G. P. Brown y M. R. L. Forbes. 1995. Sex ratios, mating behavior and sexual size dimorphism of the northern water snake, *Nerodia sipedon*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36:310-311.

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA