



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

Tiempo de desarrollo, tamaño corporal y dimorfismo sexual en tres poblaciones de *Sphenarium histrio* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) de diferentes altitudes.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

VÍCTOR HUGO RAMÍREZ DELGADO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA
UNAM, FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

COMITÉ TUTOR: DR. JUAN FARFÁN NÚÑEZ

UNAM, INSTITUTO DE ECOLOGIA

DR. EFRAÍN TOVAR SÁNCHEZ

UAEM, CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

LOS REYES, IZTACALA NOVIEMBRE, 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

Tiempo de desarrollo, tamaño corporal y dimorfismo sexual en tres poblaciones de *Sphenarium histrio* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) de diferentes altitudes.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

VÍCTOR HUGO RAMÍREZ DELGADO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA
UNAM, FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

COMITÉ TUTOR: DR. JUAN FARFÁN NÚÑEZ
UNAM, INSTITUTO DE ECOLOGIA

DR. EFRAÍN TOVAR SÁNCHEZ

UAEM, CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN
MÉXICO, CIUDAD DE MÉXICO. NOVIEMBRE, 2016

Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 10 de octubre de 2016, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **RAMÍREZ DELGADO VÍCTOR HUGO**, con número de cuenta 307154615, con la tesis titulada "**Tiempo de desarrollo, tamaño corporal y dimorfismo sexual en tres poblaciones de *Sphenarium histrio* (Orthoptera: Pyrgomorphidae) de diferentes altitudes**", realizada bajo la dirección del **DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA**:

Presidente: DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO MENESES
Vocal: DRA. LETICIA RÍOS CASANOVA
Secretario: DR. JUAN SERVANDO NUÑEZ FARFAN
Suplente: DR. ROBERTO EDMUNDO MUNGUÍA STEYER
Suplente: DR. EFRAÍN TOVAR SÁNCHEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 27 de octubre de 2016.

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

Agradecimientos

1. Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por la estupenda educación y formación que recibí durante estos dos años.
2. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca que me fue otorgada: CVU: 631413, No beca: 385795. Sin esta beca no hubiera sido posible realizar este trabajo.
3. Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica, PAPIIT: IN220214; Análisis de la Diversificación, distribución y evolución de historias de vida del género de chapulines *Sphenarium* (Orthoptera, Pyrgomorhidae).
4. Debo agradecer de especial manera a mi tutor, Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza por permitirme realizar este trabajo, por compartir su conocimiento, por su paciencia, y su asesoría en la realización de esta tesis.
5. A mi comité tutor, Dr. Efraín Tovar Sánchez y Dr. Juan Núñez Farfán, por toda la retroalimentación y ayuda que me otorgaron en cada tutorial. Estoy muy agradecido.

6. Agradecimientos a título personal

1. A la Universidad Nacional Autónoma de México, la máxima casa de estudios, por darme la oportunidad de ser parte de ella.
2. A la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, por ser un pilar fundamental durante mi formación profesional.
3. A mis sinodales, Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses, Dra. Leticia Ríos Casanova y al Dr. Roberto Edmundo Munguía Steyer, por sus observaciones, ayuda y atenciones. Enriquecieron mucho este trabajo. Muchas gracias.

ÍNDICE

RESUMEN	5
ABSTRACT	6
INTRODUCCIÓN.....	7
JUSTIFICACIÓN.....	10
OBJETIVOS.....	11
ANTECEDENTES	11
HIPÓTESIS	11
METODOLOGÍA GENERAL.....	12
RESULTADOS	16
DISCUSIÓN.....	26
CONCLUSIONES.....	32
LITERATURA CITADA.....	33

RESUMEN

Un tamaño corporal grande favorece la adecuación de los organismos. Alcanzar un tamaño corporal grande puede deberse a un mayor tiempo de desarrollo. En ambientes estacionales los organismos deben de madurar y reproducirse en poco tiempo, por lo que podría favorecerse un desarrollo rápido a costa de alcanzar un tamaño corporal pequeño en la madurez. Debido a las diferencias en las presiones selectivas entre organismos de diferentes sexos, hembras y machos pueden adoptar distintas estrategias que generen patrones de dimorfismo sexual en tamaño y en tiempos de desarrollo. En este trabajo se evaluó las diferencias en caracteres de historia de vida y dimorfismo sexual, en un jardín común, de tres poblaciones de distintas altitudes y ambientes contrastantes del chapulín *Sphenarium histrio*. Los organismos asociados a sitios con menor altitud tienen un tamaño corporal mayor, tardan más en desarrollarse y pasan por un estadio ninfal extra como consecuencia de la menor estacionalidad. En ninguna población hubo diferencias en los tiempos de desarrollo entre sexos. Sin embargo, los machos de una población son protándricos, lo que sugiere que en ésta la selección actúa directamente en este atributo y no es un resultado correlativo de la selección en el tamaño corporal. Las hembras pertenecientes al sitio con menor altitud son más fecundas, asociado a que también tienen un tamaño corporal mayor. La heredabilidad en tamaño corporal es mayor en machos, lo que sugiere que hay una presión de selección en los rasgos usados para estimar el tamaño corporal o estos rasgos están ligados al cromosoma determinante del sexo.

ABSTRACT

Large body size is correlated with high fitness. A larger body size could be consequence of longer development time. In seasonal environments organisms must mature and produce offspring on a short period of time. In that condition, a fast development could be favored by selection. Because the differences in pressures selection between sexes, females and males could adopt different strategies, and produce sexual size dimorphism and development time differences. I evaluated the traits of history life and sexual dimorphism in three populations of the grasshopper *Sphenarium histrio* from different altitudinal sites and environments in a common garden experiment. Due to the lower seasonality, grasshoppers from low lands are bigger, have longer developing times and have more ninphal instars. There were not differences between populations in development time. Nonetheless, males from the midland population are protandrus, which suggest that protandry is adaptive and not a byproduct of selection on male's body size. Bigger females produce more eggs and offspring than smaller. High heritability in males suggests a greater selection pressure in males than females in traits used for estimate body size or these traits are linked to sexual determination chromosome.

INTRODUCCIÓN

Un tamaño corporal grande en los organismos puede ser favorecido por selección natural debido a que se correlaciona con la fecundidad de las hembras y machos más grandes aumentan sus posibilidades de acceder a las hembras, vía elección o competencia por pareja (Wiklund & Fagerström, 1977; Cueva del Castillo & Núñez-Farfán, 1999; Whitman, 2008). Sin embargo, la dirección y magnitud de la selección natural puede diferir entre sexos, debido a los compromisos asociados a un tamaño grande, difieran en costo para machos y hembras, provocando que el tiempo de desarrollo, tasas de crecimiento y el tamaño corporal, difieran entre sexos (Wiklund & Forsberg 1991; Blanckenhorn 2007).

Muchos artrópodos muestran una relación inversa entre su tamaño corporal y su distribución altitudinal y/o latitudinal (Roff, 1980; Blanckenhorn & Demont, 2004; Berner & Blanckenhorn, 2006; Ramírez-Delgado *et al.*, 2016). En ectotermos este patrón se debe a que, en sitios con mayor altitud o lejanos al ecuador, el tiempo para completar el desarrollo es menor debido a la marcada estacionalidad, por lo que se ha sugerido que la selección natural favorece un desarrollo rápido para que los organismos maduren y se reproduzcan en menos tiempo que otros organismos que habitan en sitios menos estacionales (Roff, 1980). Esto se logra teniendo un menor número de estadios juveniles y un intervalo de tiempo más corto entre estadios. Como resultado de esto, los organismos adultos alcanzan un menor tamaño corporal, lo que impacta negativamente la fecundidad y la longevidad (Berner, Körner, & Blanckenhorn, 2004; Blanckenhorn & Demont, 2004; Chown & Gaston, 2010).

Aunque en ambos sexos un tamaño corporal grande es favorecido por la selección natural, en artrópodos y otros invertebrados las hembras tienden a ser más grandes que los machos (Berner & Blanckenhorn 2006; Blanckenhorn *et al.* 2007), lo que sugiere que la selección sobre la fecundidad de las hembras ha sido más intensa que la selección sobre el

tamaño corporal de los machos (Berner & Blanckenhorn 2006; Blanckenhorn et al. 2007). Debido a las diferencias en el tamaño corporal entre hembras y machos, se ha planteado que los machos pueden alcanzar en menor tiempo que las hembras la etapa adulta; fenómeno denominado como protandria (Wiklund & Fagerström, 1977). Aunque esto no siempre ocurre, las tasas de crecimiento de los machos pueden ser mayores que las de las hembras por lo que pueden alcanzar tamaños similares a las hembras en menos tiempo, amortiguando las diferencias de tamaño corporal entre hembras y machos (Ayres & Scriber, 1994).

En ambientes con un alta estacionalidad, se ha sugerido que el dimorfismo corporal entre sexos se puede incrementar debido a las restricciones que imponen la selección natural y la selección sexual, actuando sobre el tiempo de crecimiento y el tamaño corporal de los machos (Berner & Blanckenhorn, 2006). Al acortar el tiempo de desarrollo se disminuye la posibilidad de una muerte pre reproductiva, pero también disminuyen las posibilidades de apareamiento, ya que los machos protándricos con frecuencias son más pequeños que los machos que maduran sincrónicamente con las hembras (Wiklund & Fagerström, 1977; Thornhill & Alcock, 1983).

Las especies distribuidas en un amplio intervalo geográfico enfrentan diversos ambientes. Las presiones de la selección natural pueden diferir en dirección y/o magnitud, de tal forma que las poblaciones de una especie pueden diferir en su composición genética (Blanckenhorn, 2007; Olvido & Mousseau, 2012) y estar adaptadas al ambiente en el que habitan. Sin embargo, esta diferencia de fenotipos también puede ser resultado de plasticidad fenotípica (Roff, 1980), cabe aclarar que éstas son alternativas no excluyentes y que la plasticidad fenotípica también puede ser un rasgo sujeto a la selección natural (Olvido & Mousseau, 2012)

Si la selección natural ha moldeado la varianza genética de las poblaciones de diferente manera, al exponer organismos provenientes de ambientes contrastantes a un ambiente común durante su desarrollo, se esperaría que, en términos relativos, las diferencias fenotípicas entre poblaciones se mantuvieran. Por otro lado, si la respuesta de los fenotipos es plástica, se esperaría que las diferencias fenotípicas entre los individuos disminuyeran al haberse desarrollado en un mismo ambiente (Olvido & Mousseau, 2012).

En este estudio se analiza el tamaño corporal, tiempo de desarrollo, fecundidad y dimorfismo sexual de tres poblaciones de *Sphenarium histrio* establecidas en un ambiente común.

S. histrio es un pyrgomórfido univoltino, distribuido geográficamente en el centro de México hasta el norte de Guatemala. Su distribución altitudinal va desde el nivel del mar a más de 2000 m (Kevan, 1977), comprendiendo diversos tipos de clima y vegetación. El gradiente altitudinal en el que habita esta especie provee la oportunidad de estudiar la evolución del tamaño corporal, tiempos de desarrollo y el dimorfismo sexual como resultado de diferencias ambientales.

La fenología del género *Sphenarium* se encuentra estrechamente relacionado con la estacionalidad (Sanabria-Urbán *et al.*, 2015). Las ninfas emergen al inicio de la temporada de lluvias y los adultos mueren al principio del invierno (Castellanos-Vargas & Cano-Santana, 2009). Estos chapulines prefieren espacios abiertos y con gran insolación, son forrajeadores generalistas y oportunistas que se alimentan de vegetación nativa e introducida (Kevan, 1977). Las hembras son más grandes en el tórax, cabeza y fémur III, mientras que los machos tienen más ancho el fémur I (Sanabria-Urbán *et al.*, 2015). En este género el ancho fémur I se relaciona con la capacidad de los machos para obtener pareja (Cueva del Castillo, Núñez-Farfán, & Cano-Santana, 1999). Las especies más pequeñas

tienen un mayor dimorfismo sexual en el tamaño corporal (Sanabria-Urbán *et al.*, 2015) y se sabe que *Sphenarium purpurascens* es protándrico (Cueva del Castillo & Núñez-Farfán, 1999). Las precisiones selectivas asociadas a la estacionalidad podrían explicar la gran variación morfológica y fenológica intra específica observada en estos chapulines (Sanabria-Urbán *et al.*, 2015).

JUSTIFICACIÓN

El género *Sphenarium* es un grupo de chapulines altamente diversificado que muestra una gran variación en sus patrones de tamaño corporal y atributos de historia de vida a lo largo de su distribución geográfica (Kevan, 1977; Sanabria-Urbán *et al.*, 2015), estos atributos están estrechamente correlacionados a la adecuación de los organismos (Roff, 2000), lo que sugiere que este género tiene una gran adaptabilidad. Utilizando a 3 poblaciones no diferenciadas en genes neutrales de la especie *S. histrio* distribuidas en gradiente altitudinal de más de 1800 m, es posible detectar esas diferencias en tamaño corporal y atributos de historia de vida y encontrar evidencia que nos ayude a determinar cuándo la variación es debida a adaptaciones en rasgos genéticos o es consecuencia de la plasticidad fenotípica y las implicaciones que tiene la selección natural y selección sexual en la varianza de esos atributos.

OBJETIVOS

General:

Evaluar diferencias en historia de vida de tres poblaciones de distintas altitudes de *S. histrio*

Particulares

Para tres poblaciones estimar:

Tiempo para llegar a ser adulto.

Tamaño corporal de las ninfas y adultos.

Tasa de crecimiento (tamaño corporal de los adultos / tiempo de desarrollo).

Fecundidad de las hembras a lo largo de su vida.

Magnitud del dimorfismo sexual en el tiempo para llegar a la madurez sexual

ANTECEDENTES

Los artículos y trabajos que se encuentran referidos en la introducción (página 4). Este apartado fue incluido como requisito de la estructura de tesis, pero la introducción considera los antecedentes pertinentes para este trabajo.

HIPÓTESIS

Se esperaba que las poblaciones de *S. histrio* distribuidas en un gradiente altitudinal difirieran en su tamaño corporal, tiempos de desarrollo, fecundidad, dimorfismo sexual y tiempo de desarrollo entre hembras y machos.

Predicciones

Se esperaba que los organismos de las poblaciones originarias de sitios menos altos fueran más grandes, tengan tiempos de desarrollo más largos, las hembras tuvieran mayor fecundidad y tengan menor fecundidad.

METODOLOGÍA GENERAL

Sitios de colecta

Se colectaron chapulines pertenecientes a tres poblaciones de *S. histrio* los días 19, 20 y 21 de octubre de 2014 en tres localidades del estado de Chiapas (Tabla 1).

Las localidades fueron elegidas debido a que muestran una importante diferencia altitudinal entre ellas (>1800 m), se encuentran a relativamente poca distancia entre ellas y a que se sabe que las poblaciones en estas localidades no difieren en su composición genética, en un análisis realizado a genes neutrales (subunidad 12 de ADN ribosomal y transcrito interno espaciador entre 5.8S rRNA and 28S rRNA) indicó que las poblaciones utilizadas en este estudio no están diferenciadas genéticamente (Sanabria-Urbán *et al.*, 2015), por lo que las diferencias fenotípicas entre ellas podrían ser atribuidas a diferencias en el impacto de la selección natural en ellas (Olvido & Mousseau, 2012).

Los organismos fueron atrapados manualmente y con redes de golpeo. Después fueron transportados en recipientes de plástico al laboratorio.

Manejo de los chapulines en el laboratorio

En el laboratorio se separaron hembras y machos de cada población. La mayoría de las hembras se colocaron con uno o dos machos en recipientes de un litro de capacidad, el resto se colocó en recipientes de 7 litros, manteniéndose alrededor de 30 chapulines por cada recipiente, en una temperatura de $29^{\circ}\text{C} \pm 3^{\circ}\text{C}$ para que las hembras opositaran, se utilizó estas temperaturas ya que se encuentran en el intervalo de temperaturas aproximadas que experimentan estos chapulines en sus sitios de origen durante el verano.

Los recipientes fueron llenados a dos tercios de su capacidad con tierra comercial para macetas, esta tierra está libre de pesticidas, por lo que no fue necesario someterla a algún tratamiento.

Los chapulines se alimentaron cada dos días con hojas de apio (*Apium graveolens*) y agua *ad libitum* hasta que murieron. Cuando un organismo moría se removía inmediatamente del recipiente y se medía el ancho del tórax (AT), el ancho de la cabeza (AC), la longitud del fémur III (LFIII) y el ancho del fémur I (AFI) y II (AFII) (ver Cueva del Castillo & Núñez-Farfán 1999). Concluido el período de ovoposición se procedió a buscar ovotecas en el substrato de ovoposición. Las ovotecas obtenidas fueron colocadas individualmente en recipientes de un litro con tierra a un tercio de su capacidad y fueron regadas diariamente a partir del día 26 de febrero de 2015 con 40 ml de agua. En el caso de las ovotecas removidas de los recipientes de 7 litros, se asumió que cada ovoteca provino de una hembra diferente. En *Sphenarium* este supuesto es robusto debido a que en casos raros las hembras ovopositan más de una vez en su vida (Cueva del Castillo obs pers.). Después de transcurridos 15 días del inicio del riego los recipientes se revisaron diariamente en busca de ninfas que acabaran de emerger. Se registró el día del nacimiento de las ninfas considerando el número de días transcurridos desde el inicio del riego. Las ninfas se colocaron en recipientes individuales con un volumen de 100 ml. Se les aprovisionó con hojas de apio y agua *ad libitum* cada dos días. Se registraron los intervalos de días entre mudas y a cada estadio se le tomó una fotografía digital de su plano dorsal. Empleando el software ImageJ 1.49 (Abràmoff, Magalhães, & Ram, 2004) se midió AT y LFIII a partir de las fotografías digitales de cada uno de los estadios ninfales registrados. Una vez que los chapulines llegaron al último estadio de desarrollo se registró su sexo y se les midió el AT, AC, AFI, AFII y LFIII.

Análisis estadísticos

Tamaño corporal y tiempo de desarrollo

Para determinar si el tamaño corporal de los chapulines adultos está relacionado con su tiempo de desarrollo, se consideró a LFIII como indicador del tamaño corporal y se realizaron análisis de regresión lineal entre LFIII y el tiempo de desarrollo para hembras y machos. Cuando la pendiente de la regresión lineal resultó significativa se compararon las pendientes de hembras y machos mediante un análisis de covarianza considerando la interacción sexo \times tiempo de desarrollo.

Para evaluar las diferencias entre poblaciones y entre sexos en tamaño de los adultos, tiempo de desarrollo y tasa de crecimiento (evaluada como la diferencia de LFIII de los adultos menos el LFIII de los organismos en el estadio 1 (LFIII₁)) se realizaron análisis de varianza de dos vías considerando las poblaciones y sexo de los organismos y la interacción población \times sexo.

Diferencias inter poblacionales en fecundidad

Se realizó un análisis de varianza de una vía para estimar si hubo diferencias en fecundidad en hembras de las distintas poblaciones. Se consideró como medida de fecundidad el número huevos por hembra (número de ninfas sumado al número de huevos sin eclosionar) y el éxito de eclosión (número de ninfas que eclosionaron dividido entre el número de huevos totales) Para el anova del éxito de eclosión respecto a las poblaciones, únicamente se consideraron los datos cuando hubo al menos una eclosión por hembra. En los casos en los que los análisis de varianza resultaron significativos, se llevó a cabo una prueba de diferencia significativa honesta de Tukey para determinar las diferencias entre los grupos.

Diferencias inter poblacionales en el número de estadios

Para determinar si el número de estadios que experimentaron los organismos difirió entre poblaciones y sexos, se realizó una prueba ordinal logística considerando las poblaciones y sexo de los organismos y la interacción población \times sexo. Para evaluar si el tiempo de maduración de machos y hembras de la misma población difirió, se hizo una prueba de t de muestras independientes del número de días que tardaron en llegar a ser adultos a partir del día que llegó a la adultez el primer individuo dentro de la población.

Heredabilidad del tamaño corporal

Se calculó los coeficientes de correlación intraclase (ICC) como medida para estimar la heredabilidad, se utilizó como factor la familia y como variable de respuesta el LFIII, debido a que los grupos (familias) están desbalanceadas se utilizó el ajuste propuesto por Thomas & Hultquist (1978), posteriormente el ICC calculado se multiplicó por dos debido a que los chapulines tienen muy altas posibilidades de ser hermanos completos. Debido al reducido número de familias en las localidades de Chiapa de Corzo (ChdC) y Teopisca, sólo se llevó a cabo en los organismos de Arriaga.

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software estadístico JMP 10.0.0 (SAS Institute Inc. 2012) y R 3.2.5 (R Core Team 2016)

RESULTADOS

Se obtuvieron 151 ovotecas de las cuales emergieron 1425 ninfas y 337 llegaron al estado adulto (Tabla 2). El tiempo de crecimiento de hembras y machos de *S. histrio* está positivamente relacionado con el tamaño corporal que alcanzaron los chapulines adultos (Fig. 1); machos: ($F_{(1,161)} = 5.43$, $\beta = 0.038$, $P = 0.021$, $r^2 = 0.038$), hembras: ($F_{(1,172)} = 30.54$, $\beta = 0.0797$, $P < 0.0001$, $r^2 = 0.15$). Al comparar las pendientes de las regresiones lineales de machos y hembras no difirieron ($F_{(1)} = 3.60$, $P = 0.058$; Fig. 1).

Sin embargo, cuando se consideran por separado las poblaciones, la relación tiempo de crecimiento tamaño de los adultos dejan de ser significativas para machos y hembras de Arriaga, machos: ($F_{(1,161)} = 2.64$, $\beta = -0.030$, $P = 0.10$, $r^2 = 0.018$), hembras: ($F_{(1,172)} = 1.83$, $\beta = -0.013$, $P = 0.18$, $r^2 = 0.012$). Hembras y machos de ChdC y Teopisca tampoco muestran una relación entre LFIII y los días que tardaron en llegar a ser adultos cuando se analizan por separado, ChdC: hembras: $F_{(1,9)} = 1.80$, $\beta = 0.06$, $P = 0.21$, $r^2 = 0.16$, machos $F_{(1,11)} = 0.64$, $\beta = 0.05$, $P = 0.44$, $r^2 = 0.05$; Teopisca: hembras: $F_{(1,13)} = 0.92$, $\beta = -0.03$, $P = 0.36$, $r^2 = 0.06$, machos $F_{(1,5)} = 0.49$, $\beta = -0.46$, $P = 0.51$, $r^2 = 0.09$.

De acuerdo a las pruebas de anova, las poblaciones difieren en el tiempo que les toma llegar a la madurez ($F_{(5, 329)} = 27.20$, $P < 0.0001$; Fig. 2A) y en sus tasas de desarrollo ($F_{(5,329)} = 4.33$, $P < 0.0001$; Fig. 2B). Las hembras de *S. histrio* son más grandes en el AC y en el AT (Fig. 4A, B, C, D) mientras que los machos son mayores en el AFI y AFII (Fig. 4E, F, G, H). Este patrón se mantiene para los organismos colectado en el campo y organismos criados en el laboratorio, lo cual sugiere diferencias genéticas entre poblaciones. No hubo diferencias significativas entre LFIII de hembras y machos (Fig. 4I, J) excepto los criados en el laboratorio de la población de Arriaga (Fig. 4J). La interacción Población \times Sexo fue significativa en los organismos del campo en AFI y AFII (Fig.5a, b),

mientras que en el laboratorio fue significativa para AT y LFIII (Fig.5c, d). En los cuatro casos Arriaga es la localidad que tiene mayor dimorfismo en tamaño entre machos y hembras.

Hay diferencias en el número de estadios entre poblaciones, pero no entre sexos, Arriaga y ChdC tienen más estadios que Teopisca (prueba logística ordinal: modelo completo: $\chi_{(5)} = 138.56$, $P < 0.0001$; poblaciones: $\chi_{(2)} = 107.62$, $P < 0.0001$; sexos: $\chi_{(1)} = 0.29$, $P = 0.6$; Fig. 3)

La fecundidad de las hembras mostró diferencias significativas entre el número de huevos por hembra, Arriaga difirió de las otras dos poblaciones ($F_{(2,147)} = 25.38$, $P < 0.0001$; Fig. 6A). Sin embargo, no hubo diferencias significativas en el éxito de eclosión entre las poblaciones ($F_{(2,45)} = 0.91$, $P = 0.41$; Fig.6B). Asimismo, las poblaciones de Teopisca ($t = 1.54$, g.l.= 20, $P = 0.10$; Fig. 7a) y Arriaga ($t = 1.06$, g.l.= 287, $P = 0.14$; Fig. 7c) no resultaron protándricas. No obstante, los machos de ChdC fueron protándricos ($t = 2.34$, g.l.= 22, $P = 0.013$; Fig.7b).

La heredabilidad estimada es mayor en los machos ($h^2 = 0.26$) que en las hembras ($h^2 = 0.096$) (machos: ICC $_{(40,101)} = 0.13$, intervalos de confianza del 95% = -0.01, 0.32; hembras: ICC $_{(38,109)} = 0.048$, intervalos de confianza del 95% = - 0.07, 0.22).

Tabla 1. Coordenadas geográficas, altitud, temperatura media anual, precipitación anual y tipo de vegetación para las tres localidades de colecta de chapulines *S. histrio*. Se incluye el número de chapulines colectados.

Localidad	Coordenadas geográficas			Temperatura media anual °C*	Precipitación anual mm*	Vegetación	Número de organismos colectados	
	Latitud N	Longitud O	Altitud m				Hembras	Machos
Arriaga	16.2114	94.0424	20	28.5	1501	Selva mediana	110	150
Chiapa de Corzo	16.7554	92.9715	645	26.1	997	Selva mediana	72	80
Teopisca	16.5708	92.5002	1841	16.5	1351	Bosque de coníferas	51	70

*Datos obtenidos de la Comisión Nacional del Agua, Servicio Meteorológico Nacional (2016), observaciones del año 1951 a 2010.

Tabla 2. Número de ovotecas, ninfas y adultos obtenidos en el laboratorio por población *S. histrio*.

Localidad	Ovotecas	Ninfas	Adultos	Hembras	Machos
Arriaga	78	1179	291	149	142
ChdC	50	141	24	11	13
Teopisca	23	105	22	15	7
Totales	151	1425	337	175	162

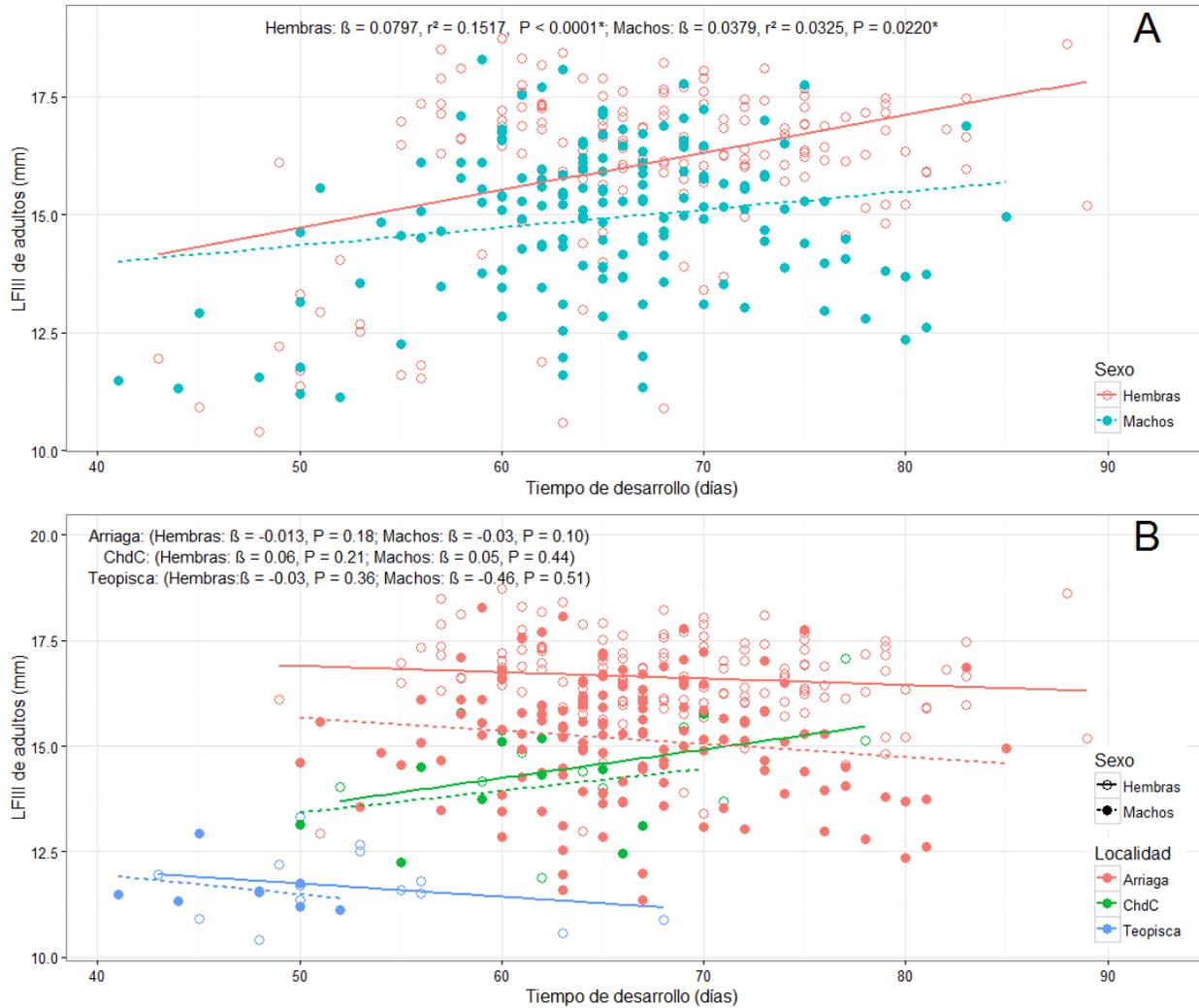


Figura 1. Relación entre LFIII de los sexos y los días que los chapulines *S. histrio* tardaron en llegar al estadio adulto. A) Las líneas corresponden a las funciones cuando se consideran los datos de las tres poblaciones para la regresión lineal. En rosa, círculos vacíos y línea continua para hembras y verde, círculos sólidos y línea discontinua para machos. Valores de pendiente (β), r^2 y P se indican para ambos sexos. B) Las líneas corresponden a las funciones cuando se consideran los datos de las tres poblaciones y de los sexos independientemente. Línea rosa para Arriaga, verde para ChdC y azul para Teopisca. Círculos para hembras y triángulos para machos. Se indica los valores de la pendiente (β) y P , para cada sexo en cada población.

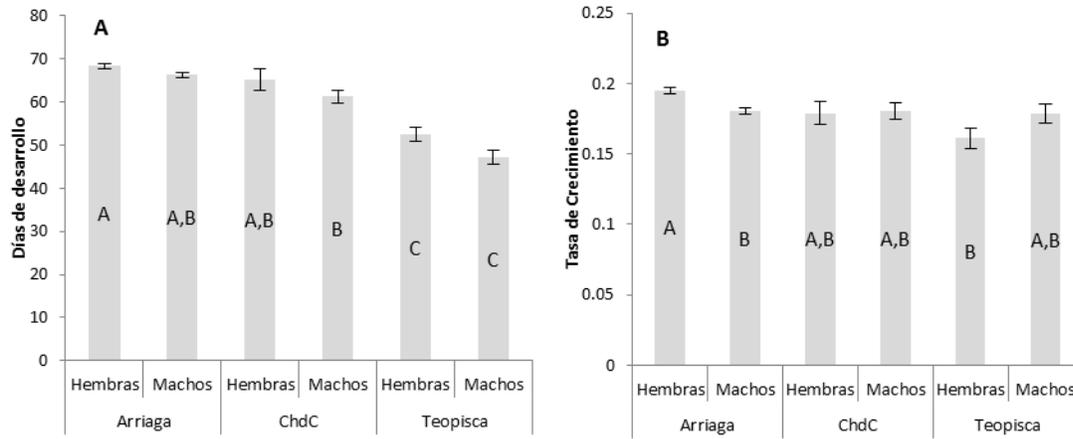


Figura 2. A) Medias \pm error estándar de días de desarrollo de cada población de *S. histrio*, B) medias \pm error estándar de la tasa de crecimiento evaluada por $(LF_{III} - LF_{III_1}) \times \text{Días}^{-1}$. Las barras conectadas por letras iguales indican que no hay diferencias significativas de acuerdo a las pruebas de Tukey ($P < 0.05$), barras de A y B son independientes.

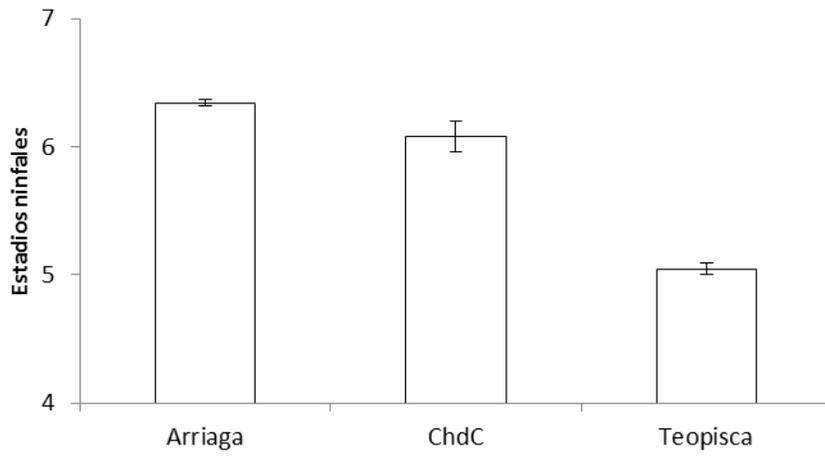


Figura 3. Medias \pm error estándar del número de estadios ninfales por población de *S. histrio*.

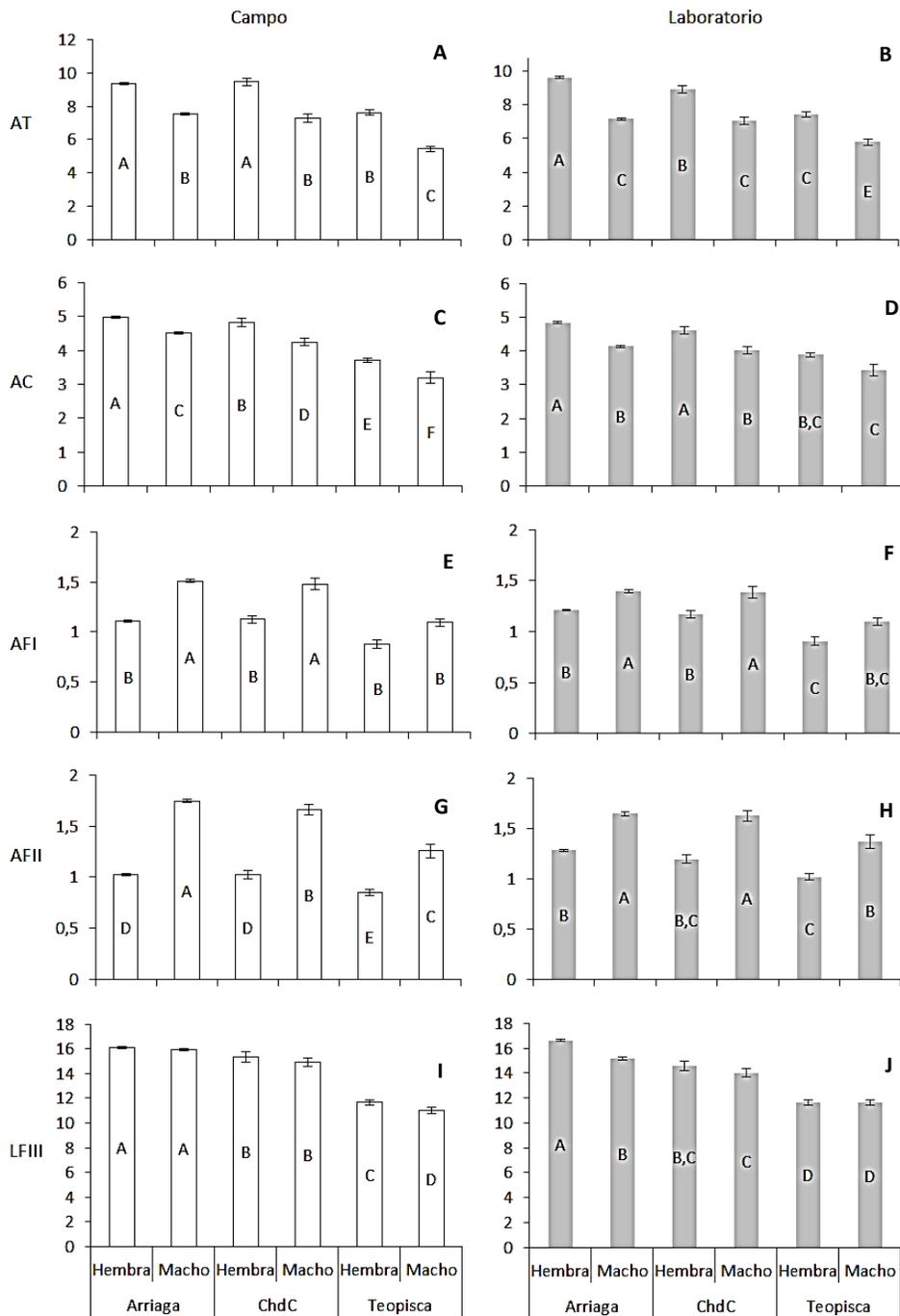


Figura 4. Medias (mm) \pm error estándar de (A, B) Ancho del Tórax (AT), (C, D) Ancho de la Cabeza (AC), (E, F) Ancho del Fémur I (AT), (G, H) Ancho del Fémur II y (I, J) Longitud del Fémur III (LFIII) para las tres poblaciones de *S. histrio* analizadas. Las gráficas del extremo izquierdo (A, C, E, G, I) corresponden a los organismos colectados en campo y las del extremo derecho (B, D, F, H, J) corresponden a los criados en laboratorio. Las barras conectadas por letras iguales indican que no hay diferencias significativas de acuerdo a las pruebas de Tukey ($P < 0.05$). Las barras de cada gráfica son independientes.

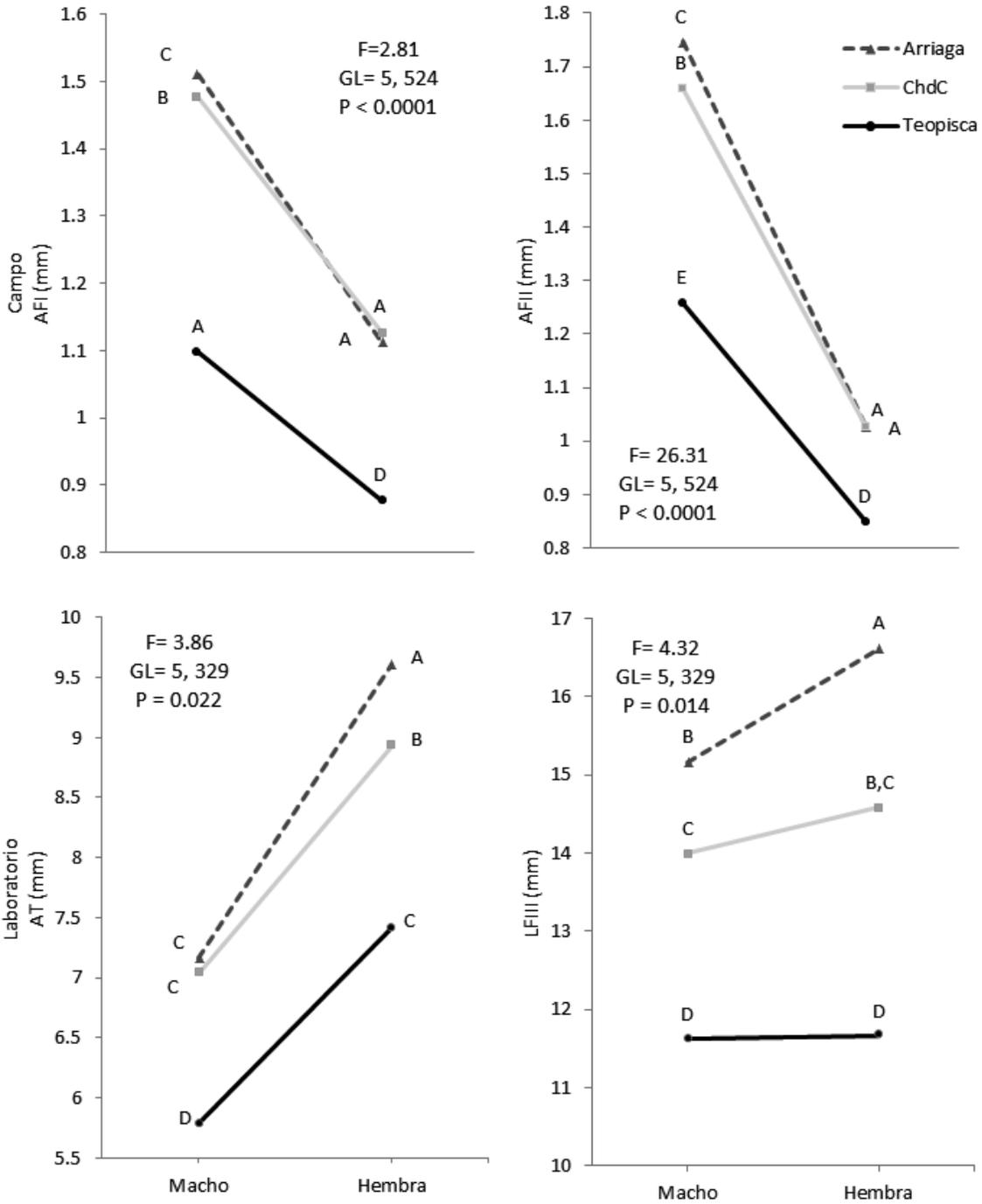


Figura 5. Medias de hembras y machos de (a) Ancho del Fémur I (AFI), (b) Ancho del Fémur II (AFII), (c) Ancho de Tórax (AT) y (d) Longitud del Fémur III (LFIII) para las tres poblaciones de *S. histrio* analizadas. La línea punteada corresponde a Arriaga, la línea gris sólida corresponde a ChdC y la línea negra sólida corresponde a Teopisca. Se muestran valores de F, grados de libertad (gl) y P.

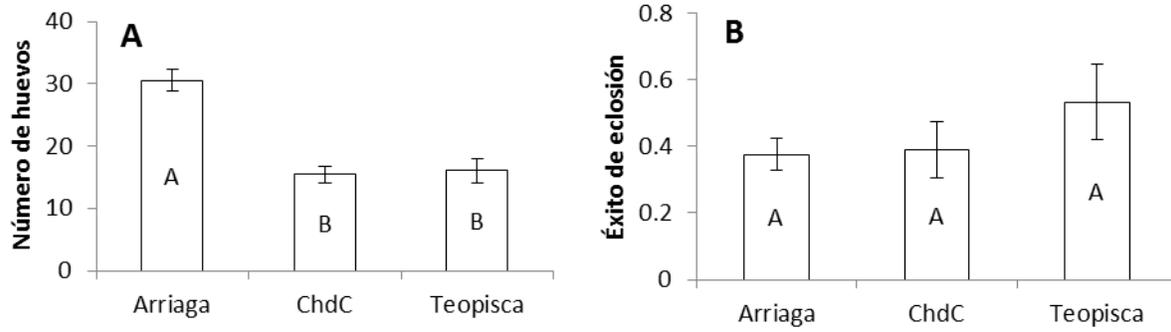


Figura 6. Medias \pm error estándar de A) el número de huevos que tuvo cada hembra por población y B) el éxito de eclosión (ninfas que eclosionaron/total de huevos). Las barras conectadas por letras iguales indican que no hay diferencias significativas de acuerdo a las pruebas de Tukey ($P < 0.05$), barras de A y B son independientes.

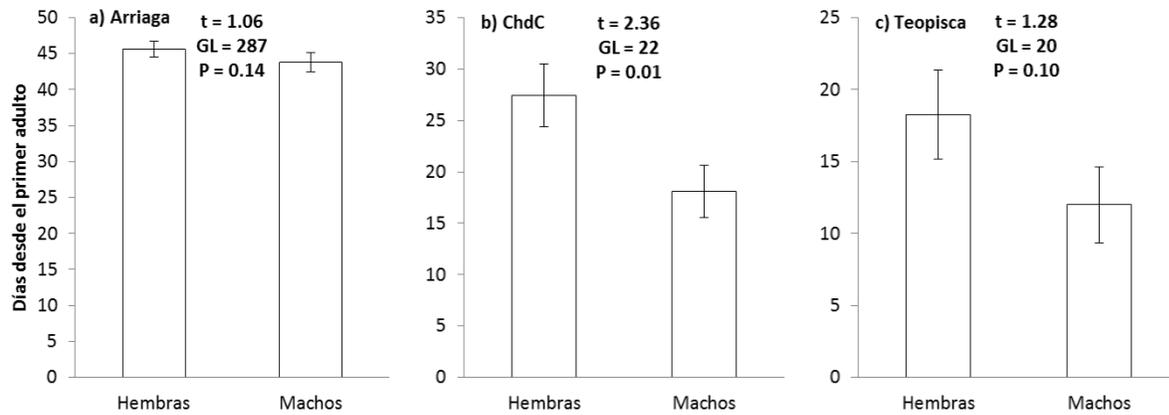


Figura 7. Medias \pm error estándar del número de días que tardaron en madurar los chapulines de *S. histrio*, considerando como día uno el día que llegó a la madurez el primer organismo en la población. Se señala el valor de t , grados de libertad (GL) y valor de P .

DISCUSIÓN

Relación tamaño corporal – tiempo de desarrollo intra e inter poblacional

Cuando se considera a las tres poblaciones estudiadas de chapulines *Sphenarium histrio*, se encuentra que exhiben una disyuntiva entre tiempo de desarrollo y tamaño corporal, como ocurre en otros insectos (Blanckenhorn, 1998; Plaistow *et al.*, 2005; Berner & Blanckenhorn, 2006) (Fig. 1A). Esta disyuntiva ocurre como respuesta a la estacionalidad (Roff, 1980, 2000), ya que los chapulines de localidades con mayor altitud y mayor estacionalidad tienen un tiempo menor de desarrollo (Fig. 2A), número menor de estadios (Fig. 3) y alcanzan tamaños corporales más pequeños (Fig. 4I, J), pero con tasas de crecimiento similares a las de otras poblaciones (Fig. 2B).

En el género *Sphenarium* se ha detectado que el tamaño corporal de los organismos es sensible a la temperatura en invierno, los organismos más grandes están asociados a inviernos más cálidos (Sanabria-Urbán *et al.* 2015), por lo que quizá la temperatura experimentada por los chapulines de Arriaga sea mayor durante el invierno, lo que favorezca que tengan más tiempo para concluir su ciclo de vida, para probar lo anterior se consultó en la base datos bioclimate (Hijmans *et al.*, 2005) las temperaturas experimentadas por los organismos durante el trimestre más frío del año y se encontró que en Arriaga este trimestre es 4.9°C y 10.7°C más cálido que ChdC y Teopisca, respectivamente.

La variación ambiental en temperatura y precipitación puede mantener la variación genética en caracteres como los patrones de eclosión y maduración dentro de las poblaciones. Lo anterior, explica porque se mantiene una gran variación en los tiempos de desarrollo de las poblaciones (Fig. 1B), pero la adaptación a las condiciones locales de cada población podría estar limitando la variación genética en tamaño corporal dentro de las poblaciones, por lo que no se encuentra ninguna relación, al menos con el número de muestra que se utilizó para los análisis, entre tiempo de desarrollo y tamaño corporal dentro de las poblaciones (Fig. 1B).

También podría ser que la selección esté actuando sobre la tasa de crecimiento favoreciendo que, organismos que maduren en menos tiempo, alcancen tamaños corporales similares a aquellos que demoran más en madurar, lo que diluiría la relación tamaño corporal y tiempo de desarrollo. Hay evidencia que apoya esta idea ya que en poblaciones de saltamontes (*Omocestus viridulus*) tienen una correlación inversa entre tiempo de desarrollo y tamaño corporal (Berner & Blanckenhorn, 2006), es decir, la tasa de crecimiento acelerada en organismos que maduran rápido favorece que los organismos más grandes sean aquellos que tardan menos en madurar y en el género *Sphenarium* hay selección favoreciendo a los organismos que maduran rápido y con un gran tamaño corporal (Cueva del Castillo & Núñez-Farfán, 1999; Cueva del Castillo *et al.*, 1999).

La selección puede actuar de forma diferencial en hembras y machos, favoreciendo que uno de los sexos maximice su tamaño respecto al tiempo de desarrollo (Blanckenhorn, 2007). Sin embargo, en *S. histrio* no se encontró evidencia para respaldar esta hipótesis (Fig. 1). En el género *Sphenarium* ambos sexos son beneficiados por alcanzar tamaños corporales grandes (Cueva del Castillo & Núñez-Farfán, 1999; Cueva del Castillo *et al.*, 1999), por lo que el tamaño corporal tanto de machos como de hembras puede responder de manera similar a la selección o quizá no haya suficiente variación genética entre sexos para que sea evidente la acción de la selección (Mousseau & Roff, 1989; Price & Schluter, 1991).

Atributos de tamaño corporal en laboratorio y campo

Las diferencias genéticas observadas entre las poblaciones en los rasgos de tamaño corporal (Fig. 4), pueden ser consecuencia de las diferentes presiones selectivas a las que se enfrenta los organismos de cada población (Olvido & Mousseau, 2012). La estacionalidad puede estar moldeando el tamaño corporal de *S. histrio* ya que en los sitios donde la estacionalidad es menor

los organismos alcanzan los tamaños mayores y viceversa (Roff, 1980; Davidowitz, Roff, & Nijhout, 2005).

El dimorfismo sexual en tamaño corporal se puede explicar como consecuencia de diferencias en tiempo de desarrollo entre sexos (Roff, 2000; Blanckenhorn *et al.*, 2007). Sin embargo, hembras y machos de las tres poblaciones no difirieron en sus tiempos de desarrollo (Fig. 2A), por lo que el mayor dimorfismo sexual en la población de Arriaga (Fig. 5) puede ser mediado por la tasa de crecimiento (Fig. 2B). Quizá en sitios menos estacionales, hay más tiempo para desarrollarse y más alimento, lo que favorece caracteres asociados con competencia por pareja (ejemplo: los fémures), lo que favorecería el dimorfismo sexual. En contraste, en sitios estacionales, la selección natural actuaría sobre caracteres asociados a la falta de tiempo para desarrollarse o alimento, como puede ser alcanzar la madurez rápidamente, dichas presiones afectarían a los dos sexos de igual forma por lo que el dimorfismo sexual se amortiguaría. A continuación, se explican las posibles razones de un mayor dimorfismo en cada uno de los rasgos.

El AFI en machos de *S. purpuracens* se correlaciona con su capacidad de competir por el acceso a las hembras (Cueva del Castillo & Núñez-Farfán, 1999; Cueva del Castillo *et al.*, 1999), por lo que la interacción en el anova entre machos y hembras colectados en el campo para AFI y AFII (Fig. 5a, b) es indicio que hay una mayor presión de selección sexual sobre los machos de Arriaga respecto a las otras poblaciones. En el laboratorio la interacción en el anova en los rasgos de AT y LFIII (Fig. 5c, d), puede ser señal de una mayor presión de selección en el tamaño corporal de las hembras de Arriaga respecto a las otras poblaciones, esto quizá debido a que AT y LFIII están estrechamente correlacionados con la fecundidad de las hembras (Cueva del Castillo *et al.*, 1999). Las interacciones del anova (Fig. 5) de los organismos del campo y del laboratorio no ocurren en los mismos rasgos debido a que hay efectos de plasticidad fenotípica que provocan

respuestas diferentes en el laboratorio, en el caso de AFI y AFII amortiguando las diferencias entre sexos en el laboratorio y exacerbando esas diferencias en AT y LFIII.

Fecundidad y protandria

La fecundidad suele estar estrechamente correlacionada al tamaño corporal (Honek 1993; Cueva del Castillo et al. 1999). Debido a la menor estacionalidad de los sitios cercanos al mar (Chown & Klok, 2003; Hodkinson, 2005), es plausible suponer que en Arriaga hay una menor presión de selección en el tiempo de desarrollo, por lo que los chapulines tengan más tiempo para alcanzar tamaños mayores (Fig. 4I), asociados a una mayor fecundidad de las hembras (Fig. 6A), sobre todo porque el éxito de eclosión no difirió entre las poblaciones (Fig. 6B).

Una de las hipótesis propuestas para la protandria supone que ésta ocurre como producto del dimorfismo sexual en tamaño corporal en organismos en los que hay una correlación entre tamaño y tiempo de desarrollo. En insectos las hembras son generalmente más grandes de machos, lo que conlleva indirectamente a que machos maduren antes que las hembras (Wiklund & Solbreck, 1982; Nylin *et al.*, 1993). Bajo esta argumentación, Arriaga debería ser la población con mayor protandria, debido a que es el sitio con mayor dimorfismo sexual (Fig. 5) pero el único sitio que presentó protandria fue ChdC (Fig. 7b). Además, en las poblaciones de *S. histrio* de este estudio no hay diferencias en los tiempos de desarrollo de machos y hembras (Fig. 2A).

Lo anterior implicaría que la selección natural actúa directamente sobre el nacimiento temprano de los machos y no es consecuencia indirecta de selección actuando en el tamaño corporal (Nylin et al. 1993). Los mecanismos detrás de la protandria observada en las poblaciones de ChdC, pueden ser que machos rompan la diapausa antes que las hembras (Tauber & Tauber, 1976) o que las hembras tengan un desarrollo embrionario más lento que los machos (Berner *et al.*, 2004).

En Chiapa de Corzo la temporada de lluvias puede ser más corta y es menos intensa que en las otras poblaciones (Tabla 1). La precipitación puede ser indicador de la disponibilidad de alimento en insectos herbívoros (Hodkinson, 2005; Laiolo, Illera, & Obeso, 2013). Climas altamente estacionales tienden a favorecer la protandria ya que permiten que se sincronicen los tiempos reproductivos de hembras y machos, para que los machos maximicen sus oportunidades de apareamiento (Wiklund & Fagerström, 1977; Morbey & Ydenberg, 2001) y disminuya el riesgo de muerte pre reproductiva (Morbey, 2013).

Teniendo en cuenta lo anterior, la precipitación y estacionalidad de ChdC podría favorecer la evolución de la protandria (Fig. 7b). Análogamente la menor precipitación y marcada estacionalidad en Chiapa de Corzo podría provocar que la fecundidad disminuyera en esta localidad, ya que la cantidad de huevos puede estar correlacionada con la calidad y cantidad de alimento disponible.

Heredabilidad

Una mayor heredabilidad de un atributo en uno de los sexos, puede ser consecuencia de una alta determinación de dicho atributo, por uno de los cromosomas relacionados con la determinación del sexo (Cowley & Atchley, 1988). La mayoría de los chapulines tienen una determinación del sexo XX y X0, es decir las hembras son determinadas por dos cromosomas X mientras que los machos sólo poseen uno de éstos (Carbonell, Mesa, & Conduzza, 1980). Esto puede indicar que en el cromosoma X hay una alta determinación del tamaño corporal y debido a que los machos sólo tienen uno de estos cromosomas, habría mucha menor variación para este rasgo y por ende los altos niveles de correlación intra clase respecto a las hembras.

Otra posibilidad es que haya un importante componente de selección en el LFIII de los machos. El LFIII se encuentra correlacionado con la fecundidad (Cueva del Castillo & Núñez-Farfán, 1999), sin embargo, es posible que en los machos este atributo se encuentre sometido a

una fuerte selección sexual. El LFIII al igual que el ancho de fémures I y II, quizá también esté relacionado con la competencia por pareja, ya que machos que estaban juntos durante el experimento solían golpear con el tercer par de apéndices a machos que estaban posados sobre hembras para, aparentemente, impedir el apareamiento. Quizá esto sea indicio que en machos hay una mayor presión de selección en el LFIII respecto a hembras. Por esta razón el ICC del atributo sea mucho menor en machos y tenga una mayor heredabilidad (Bakker, 1993).

CONCLUSIONES

La variación en el tamaño corporal y tiempo de desarrollo en las poblaciones de *S. histrio* sugiere adaptación local ocasionada por diferencias en la estacionalidad de las distintas poblaciones estudiadas. Probablemente la variación ambiental de cada sitio ha moldeado diferencias genéticas en las poblaciones y a su vez mantenido la varianza genética dentro de las mismas.

Dado que no hubo diferencias en los tiempos de desarrollo entre sexos, el mayor dimorfismo sexual en los organismos de Arriaga puede ser explicado como consecuencia de una mayor presión de selección en rasgos relacionados con la selección sexual, mediado por la tasa de crecimiento.

Las hembras de Arriaga mostraron una mayor fecundidad que las hembras de las otras poblaciones. Esto se puede explicar porque cerca del nivel del mar las condiciones son más favorables con respecto a las poblaciones de sitios más altos, como un mayor tiempo para desarrollarse, más precipitación y potencialmente más alimento.

En Chiapa de Corzo la selección parece estar favoreciendo directamente la protandria y no ser consecuencia indirecta de selección en tiempos de desarrollo y tamaño corporal de hembras y machos, probablemente esto solo ocurre en esta población por la estacionalidad asociada a la menor precipitación que hay en esta localidad.

A pesar de los modestos niveles de heredabilidad, los machos tienen una mayor heredabilidad que las hembras en rasgos de tamaño corporal. Esto quizá debido a que gran parte de la variación de este rasgo esté determinado por el cromosoma sexual X y, debido a que los machos solo tienen uno, se favorezca una menor variación. Esto también podría deberse a que el rasgo utilizado como indicador de tamaño corporal también esté sometido a selección sexual.

LITERATURA CITADA

Abràmoff MD, Magalhães PJ & Ram SJ. 2004. Image processing with ImageJ. *Biophotonics International* **11**: 36–41.

Ayres MP & Scriber JM. 1994. Local adaptation to regional climates in *Papilio canadensis* (Lepidoptera: Papilionidae). *Ecological Monographs* **64**: 465–482.

Bakker TCM. 1993. Positive genetic correlation between female preference and preferred male ornament in sticklebacks. *Nature* **363**: 255–257.

Berner D & Blanckenhorn WU. 2006. Grasshopper ontogeny in relation to time constraints: Adaptive divergence and stasis. *Journal of Animal Ecology* **75**: 130–139.

Berner D, Körner C & Blanckenhorn WU. 2004. Grasshopper populations across 2000 m of altitude: Is there life history adaptation? *Ecography* **27**: 733–740.

Blanckenhorn WU. 1998. Adaptive Phenotypic Plasticity in Growth, Development, and Body Size in the Yellow Dung Fly. *Evolution* **52**: 1394–1407.

Blanckenhorn WU. 2007. Case studies of the differential-equilibrium hypothesis of sexual size dimorphism in two dung fly species. In: Fairbain DJ, Blanckenhorn WU, Székely T, eds. *Sex, size & gender roles: evolutionary studies of sexual size*. Great Britain: Oxford University Press, 106–114.

Blanckenhorn WU, Dixon AFG, Fairbairn DJ, et al. 2007. Proximate causes of Rensch's rule: does sexual size dimorphism in arthropods result from sex differences in development time? *The American Naturalist* **169**: 245–257.

Blanckenhorn WU & Demont M. 2004. Bergmann and converse bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? *Integrative and comparative biology* **44**: 413–424.

Carbonell CS, Mesa A & Conduzza VL. 1980. Systematics and Karyotype of the Grasshopper Genera *Omalotettix* and *Abracris*. *Proceedings of the Academy of Natural Science of*

Philadelphia **132**: 279–284.

Castellanos-Vargas I & Cano-Santana Z. 2009. Historia natural y ecología de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae). *Biodiversidad del Ecosistema del Pedregal de San Ángel*: 337–346.

Chown SL & Gaston KJ. 2010. Body size variation in insects: A macroecological perspective. *Biological Reviews* **85**: 139–169.

Chown SL & Klok CJ. 2003. Altitudinal body size clines: latitudinal effects associated with changing seasonality. *Ecography* **26**: 445–455.

Cowley DE & Atchley WR. 1988. Quantitative genetics of *Drosophila melanogaster*. II. Heritabilities and Genetic Correlations Between Sexes for Head and Thorax Traits. *Genetics Society of America* **119**: 421–433.

Cueva del Castillo R & 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 & Cano-Santana Z. 1999. The role of body size in mating success of *Sphenarium purpurascens* in Central Mexico. *Ecological Entomology* **24**: 146–155.

Davidowitz G, Roff DA & Nijhout HF. 2005. A Physiological Perspective on the Response of Body Size and Development Time to Simultaneous Directional Selection. *Integrative and comparative biology* **45**: 525–531.

Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, et al. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965–1978.

Hodkinson ID. 2005. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. *Biological Reviews* **80**: 489–513.

- Honek A. 1993.** Intraspecific variation in body size and fecundity in insects : a general relationship. *Oikos* **66**: 483–492.
- Kevan DK. 1977.** The American *Pyrgomorphidae* (Orthoptera). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* **36**: 3–28.
- Laiolo P, Illera JC & Obeso JR. 2013.** Local climate determines intra- and interspecific variation in sexual size dimorphism in mountain grasshopper communities. *Journal of Evolutionary Biology* **26**: 2171–2183.
- Morbey YE. 2013.** Protandry, sexual size dimorphism, and adaptive growth. *Journal of Theoretical Biology* **339**: 93–99.
- Morbey YE & Ydenberg RC. 2001.** Protandrous arrival timing to breeding areas: A review. *Ecology Letters* **4**: 663–673.
- Mousseau TA & Roff DA. 1989.** Adaptation to Seasonality in a Cricket: Patterns of Phenotypic and Genotypic Variation in Body Size and Diapause Expression Along a Cline in Season Length. *Evolution* **43**: 1483–1496.
- Nylin S, Wiklund C, Wiklund P, et al. 1993.** Absence of trade-off between sexual size dimorphism and early emergence in a butterfly. *Ecology* **74**: 1414–1427.
- Olvido AE & Mousseau TA. 2012.** Geographical Variation. *eLS*.
- Plaistow SJ, Tsuchida K, Tsubaki Y, et al. 2005.** The effect of a seasonal time constraint on development time, body size, condition, and morph determination in the horned beetle *Allomyrina dichotoma* L. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecological Entomology* **30**: 692–699.
- Price T & Schluter D. 1991.** On the Low Heritability of Life-History Traits. *Evolution* **45**: 853–861.
- Ramírez-Delgado VH, Sanabria-Urbán S, Serrano-Meneses MA, et al. 2016.** The converse to Bergmann’s rule in bumblebees, a phylogenetic approach. *Ecology and Evolution*.

- Roff DA. 1980.** Optimizing Development Time in a Seasonal Environment : The ' Ups and Downs ' of Clinal Variation. *International Association for Ecology* **45**: 202–208.
- Roff DA. 2000.** Trade-offs between growth and reproduction: an analysis of the quantitative genetic evidence. *Journal of Evolutionary Biology* **13**: 434–445.
- Sanabria-Urbán S, Song H, Oyama K, et al. 2015.** Body Size Adaptations to Altitudinal Climatic Variation in Neotropical Grasshoppers of the Genus *Sphenarium* (Orthoptera: Pyrgomorphidae). *Plos One* **10**: e0145248.
- Tauber MJ & Tauber CA. 1976.** Insect seasonality: diapause maintenance, termination, and postdiapause development. *Annual Review of Entomology* **21**: 81–107.
- Thomas JD. & Hultquist RA. 1978.** Interval estimation for the unbalanced case of the one-way random effects model. *The Annals of Statistics* **6**: 582–587.
- Thornhill R & Alcock J. 1983.** *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press.
- Whitman DW. 2008.** The Significance of Body Size in the Orthoptera : A Review. *Journal of Orthoptera Research* **17**: 117–134.
- Wiklund C & Fagerström T. 1977.** Why do males emerge before females? *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 butterfly , *Leptidea sinapis* L. *Evolution* **36**: 56–62.