



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA**

**TENDENCIAS EVOLUTIVAS EN EL DIMORFISMO SEXUAL OCULAR Y  
ÓTICO EN EL GÉNERO SPHENARIUM (ORTHOPTERA:  
PYRGOMORPHIDAE)**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
LICENCIADO EN BIOLOGIA**

**PRESENTA:**

**OMAR SANTIAGO CLMENTE**

**TUTOR PRINCIPAL:**

**RAUL CUEVA DEL CASTILLO MENDIZA  
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM**

**COMITÉ TUTOR:**

**LETICIA RIOS CASANOVA  
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM**

**HÉCTOR OCTAVIO GODINEZ ALVARES  
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM**

**OSCAR SALOMÓN SANABRIAN URBAN  
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM**

**VICTOR HUGO JIMENEZ ARCOS  
Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM**



**MEXICO, CDMX, MAYO, 2023**



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.

## Tendencias evolutivas en el dimorfismo sexual ocular y ótico en el género *Sphenarium* (Orthoptera: Pyrgomorphidae)

Omar Santiago Clemente.

UBIPRO, Laboratorio de Ecología, FES Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 314, Tlalnepantla, Estado de México, CP 54090, México.

### Introducción

Las disyuntivas evolutivas representan un costo en la adecuación de los organismos cuando un cambio favorable en un atributo está ligado a un cambio desfavorable en otro atributo (Stearns 1989; Roff & Fairbairn, 2007), restringiendo la evolución adaptativa en caracteres que incrementan la adecuación (Roff & Fairbairn 2007; Kingsolver & Diamond 2011). En diversos estudios se han demostrado disyuntivas evolutivas entre atributos de historia de vida, como fecundidad y supervivencia (Gustafsson *et al.*, 1994; Sinervo & DeNardo 1996; Berger *et. al.*, 2008; Saglam *et al.*, 2008; Cox *et al.* 2010; Gilbert & Manica 2010), entre la estabilidad y la funcionalidad de proteínas (Bigman & Levy, 2020) y en la adquisición de información (e.g. visión vs tacto; Niven & Laughlin, 2008).

Las disyuntivas evolutivas en la adquisición de información pueden presentarse tanto en la corteza cerebral como en órganos sensoriales. Estos últimos están relacionados con la obtención de información que los organismos emplean para alimentarse, reproducirse o evitar depredadores (Keeseey *et al.*, 2019; Beston & Walsh, 2019; Brandon & Dudycha, 2014). Como resultado de cambios en un ambiente lumínico la selección natural puede favorecer cambios morfo-fisiológicos y conductuales (Tierney *et al.*, 2017; Speight *et al.*, 2008). Así en abejas del género *Xylocopa* el tamaño de los ojos,

número y diámetro de las omatidias es relativamente mayor en las especies que forrajean en horas con menor intensidad de luz (Somanathan et al., 2007), mientras que en el género *Bombus* un aumento en el tamaño de los ojos está relacionado con un aumento en la sensibilidad visual, que podría favorecer en los machos la detección de las hembras en un ambiente con una alta intensidad lumínica (Streinzer & Spaethe, 2014), mientras que en peces del género *Rivulu* el incremento en el tamaño de los ojos puede aumentar la capacidad visual y eficientizar la captura del alimento (Beston & Walsh, 2019). No obstante, la selección en una vía sensorial puede generar el detrimento en otra. De esta forma, en las moscas del género *Drosophila*, las especies con ojos grandes tiene un menor tamaño de los funículos (órgano olfatorio) y viceversa. La adecuación en estas especies esta mediada por su capacidad para detectar parejas con las cuales aparearse y su capacidad para detectar objetos (alimento o depredadores). Las moscas con ojos grandes tienen una mayor capacidad para aparearse y reconocer objetos en presencia de luz que aquellas con funículos grandes, por su parte las especies con funículos grandes reconocen mejor a su pareja y objetos en ausencia de luz (Keeseey et al., 2019).

La mayoría de las disyuntivas evolutivas entre los ojos y otros órganos sensoriales están relacionados con las diferencias lumínicas asociadas a las horas del día y la transición entre ambientes superficiales y subterráneos (Duval & Campo, 2017). Aunque también las características de la vegetación (la cobertura, el cierre del dosel, altura de los árboles, área foliar, etc) y factores abióticos (ángulo del sol, nubes, topografía, etc) pueden llegar a generar diferencias lumínicas entre el estrato del dosel y el suelo de la vegetación, tales diferencias pueden llevar a que las especies tengan una alta adaptación local (Zellweger et al., 2019; Fotis & Curtis, 2017). La densidad de la vegetación disminuye la dispersión de señales sonoras (Römer, 2020; Do Nascimento et al., 2020), de esta forma pueden llegar a existir

diferencias acústicas entre las diferentes capas o estratos vegetales que influyan en la adaptación de las especies que habitan estos estratos (Rodríguez *et al.*, 2014).

En una misma especie, hembras y machos pueden ocupar nichos diferentes debido a su rol y las distintas estrategias de vida (hipótesis de la segregación de nicho; Hochkirch & Gröning, 2008). La existencia de diferentes presiones selectivas asociadas a diferentes nichos puede generar que las presiones de selección no tengan la misma intensidad sobre los caracteres, pudiendo conllevar que exista una tasa de cambio diferente entre atributos (desviaciones de la isometría) y ocasionando así la evolución del dimorfismo sexual en caracteres tróficos, el tamaño corporal, la coloración, comportamiento, etc. (Shingleton, 2010; (Fryxell *et al.*, 2019; Shine, 1989). Sumado a lo anterior, en hembras la asignación de recursos entre sus órganos puede ser más crítica que en los machos, debido a la limitación de recursos y a los costos energéticos que conlleva la reproducción para ellas, por lo que se podría esperar que la magnitud de la disyuntiva evolutiva fuera más intensa en las hembras que en los machos (Trivers, 1972).

En este proyecto se utilizó como modelo de estudio el género *Sphenarium*. Las especies del género *Sphenarium* habitan desde matorrales hasta bosques templados, son especies univoltinas, en el periodo de enero a mayo ocurre el desarrollo embrionario, entre mayo y junio las ninfas eclosionan, en agosto los chapulines alcanzan la etapa adulta y finalmente mueren con la caída de temperatura en diciembre. El periodo de reproducción va de septiembre a diciembre y el pico de reproducción (periodo donde se puede observar a la mayor cantidad de individuos en proceso de copula) se presenta en octubre (Sanabria-Urban *et al.*, 2015; Cueva del Castillo & Cano-Santana, 2001). Las hembras y machos de las especies de este género tienen diferentes comportamientos y potencialmente ocupan diferentes nichos, las hembras se les encuentra con mayor frecuencia

inmóviles en las partes media o en el suelo de la vegetación, mientras que los machos se les encuentra con mayor frecuencia moviéndose en las partes altas de la vegetación, esta diferencia de hábitats desencadena que exista un dimorfismo cromático, donde las hembras tienen una coloración que se asemeja al fondo del suelo, mientras que los machos tienen una coloración disruptiva que les permite desvanecerse entre la vegetación, en ambos sexos estas estrategias crípticas reducen el riesgo de depredación (Ramírez-Delgado & Cueva del Castillo, 2019; Hochkirch *et al.*, 2007; Ramírez-Delgado & Cueva del Castillo, 2023). Al igual que la divergencia cromática, igualmente puede existir una divergencia en las repuestas de las vías sensoriales de hembras y machos debido a que ocupan diferentes nichos (Ramírez Delgado & Cueva del Castillo, 2023).

En ortópteros los ojos y tímpanos están relacionados con la evasión de depredadores (Tiede *et al.*, 2018; Ducan *et al.*, 2021). Durante la temporada de lluvias las especies de *Sphenarium* son una fuente de alimento para tlacuaches, cacomixtles, roedores, aves, lagartijas y dos especies de arañas (Castellanos-Vargas & Cano-Santana, 2009). Las especies de *Sphenarium* son herbívoros generalistas por lo que no ocupan sus ojos para la búsqueda de alimento, además, son especies que no cantan para encontrar pareja por lo que sus tímpanos se relacionan con la detección de depredadores. Los machos se encuentran activamente buscando hembras por lo que su capacidad visual además de estar relacionada con la evasión de depredadores igualmente puede ser crítica para encontrar y aparearse con el mayor número de hembras, especialmente cuando hay un mayor número de rivales potenciales debido a que puede llegar a existir un mayor número de machos que de hembras. El éxito reproductivo en los dos sexos está dado por su tamaño corporal, sin embargo, la agudeza visual y auditiva puede llegar a ser crítica para el éxito reproductivo en hembras, ya que les permitiría sobrevivir hasta la

ovoposición, asegurando así que puedan pasar sus genes a la siguiente generación (Cueva del Castillo *et al.*, 1999; Cueva del Castillo, 2003).

En este trabajo evalúe si en hembras y machos de las especies del género *Sphenarium* existen disyuntivas evolutivas entre diferentes atributos visuales y auditivos, así mismo revise si existen diferentes tasas de evolución debido a presiones de selección más fuertes en alguno de los dos sexos, además, evalúe si existe un dimorfismo sexual y si este al igual que los atributos sensoriales están determinados por las características de la vegetación. Para ello utilice variables climáticas como indicadores de las características de la vegetación y métodos comparativos filogenéticos. Los métodos comparativos filogenéticos, son métodos estadísticos que consideran las relaciones filogenéticas de los linajes a evaluar, por lo que asumen que la respuesta entre las especies no es independiente, esto me permitió evaluar la evolución adaptativa de los atributos visuales dentro de un contexto histórico (Paradis, 2014).

### Hipótesis

Dentro de este trabajo puse a prueba las siguientes hipótesis:

El aumento de la cobertura vegetal dado por trimestres con mayor precipitación disminuirá el tamaño de los tímpanos y aumentará el tamaño de los atributos visuales en machos.

*Los machos habitan partes altas de la vegetación y están más expuestos a la luz, por lo que se esperaría que el tamaño de ojos y número de omatidias incrementen con la disminución de cobertura vegetal y se esperaría que el tamaño de los tímpanos disminuya con el aumento de cobertura vegetal*

El aumento de la cobertura vegetal dado por trimestres con mayor precipitación aumentará el tamaño de los tímpanos y disminuirá el tamaño de los atributos visuales en hembras.

*Las hembras habitan partes medias de la vegetación o en el suelo y están menos expuestas a la luz, por lo que se esperaría que el tamaño de ojos y número de omatidias disminuya con el aumento de cobertura vegetal y se esperaría que el tamaño de los tímpanos incremente con el aumento de cobertura vegetal*

Existirá un dimorfismo en los atributos sensoriales que tenderá a las hembras y podrá ser explicado por cambios en la vegetación dados por trimestres con mayor precipitación.

*Se esperaría que las hembras al ser más grandes tendrán atributos sensoriales más grandes y que los machos al ser más pequeños los atributos sensoriales serán más pequeños*

Existirá una desviación hacia hembras o machos en las relaciones alométricas.

*Se esperaría que las relaciones alométricas de los atributos sensoriales tienda hacia un sexo sugiriendo que existen diferentes tasas de cambio evolutivo debido a presiones selectivas más intensa en alguno de los sexos.*

Existirá un trade-off entre los atributos visuales y auditivos en ambos sexos

*Se esperaría que los machos tengan ojos grandes y tímpanos pequeños debido a que se encuentran en zonas elevadas de la vegetación con mucha luz, mientras que en hembras se espera que tengan tímpanos grandes y ojos más pequeños debido a que se encuentran cerca del suelo donde la luz es poca.*

La magnitud del trade-off será más alta en las hembras debido a los costos energéticos de la reproducción.

### Objetivo general

Analizar las tendencias evolutivas en el dimorfismo sexual ocular y ótico del género *Sphenarium*.

### Objetivos particulares.

- Medir el tamaño de ojos y tímpanos, así como el número de omatidias de las especies de *Sphenarium*
- Evaluar si existe una relación entre los atributos sensoriales con diversas variables climáticas
- Evaluar si existe un dimorfismo sexual en los atributos sensoriales y si es explicado por variables climáticas
- Determinar si existen disyuntivas evolutivas entre los atributos visuales y óticos de las especies de *Sphenarium*
- Determinar si existen la evolución de los atributos sensoriales se produce a la misma tasa en hembras y machos de las especies de *Sphenarium*

## Métodos

### Adquisición de datos morfológicos

A ejemplares machos y hembras de las 17 especies del género *Sphenarium* disponibles en la colección entomológica de la UNAM FES Iztacala les midió el tamaño de ojos (definido como el área de una elipse que ocupa el ojo derecho), el número de omatidias (definido como el número de omatidias visibles en un área del ojo derecho) y tamaño de los tímpanos (definido como el área de una elipse de ocupa el tímpano derecho), a todos los individuos se les tomo las medias del ojos y tímpano derecho para estandarizar las mediciones y evitar sesgos. Utilice una cámara Motic adaptada a un microscopio estereoscópico, las imágenes se visualizaron en el programa del fabricante de la cámara. Para cada espécimen tome fotografías de la vista lateral y frontal del ojo derecho, la cabeza de los individuos de *Sphenarium* es triangular, así que las fotografías laterales las tome cuando los individuos tenían las antenas en paralelo y el fatigum igual en paralelo; las fotografías frontales se tomaron cuando el fatigum estaba recto con la parte dorsal de la cabeza y por encima de ellos se notaba la parte dorsal del pronotum. En cada fotografía medi el largo y el ancho del ojo. Los datos de cada fotografía los registre en una hoja de Excel. El tamaño del ojo se estimó calculando una elipse, para ello se obtuvo el promedio del largo y alto de las perspectivas lateral y frontal de cada individuo. Se utilizó la fórmula  $4 \times p \times r^2$ , donde  $r$  es el producto de multiplicar la mitad del largo y alto, el resultado se dividió entre dos para estimar la superficie del área del ojo para obtener la mitad de una elipse (Keeseey *et al.*, 2019). Para el conteo de las omatidias, se seleccionaron al azar 10 especímenes por sexo de cada especie a los cuales se les tomo fotografías dorsales y frontales del ojo derecho, los ojos en estas especies son globulares por lo que para tomar las fotografías acomode al individuo en vista dorsal o frontal (siguiendo los criterios para medir el tamaño de los ojos) y enfoque las omatidias que estuviesen en el centro, al enfocar las omatidias del centro se desenfocan las omatidias de la periferia por lo que las

omatidias viables para ser contadas fueron aquellas que se encontraban dentro de una elipse formada por la incidencia de luz, el conteo de las omatidias se realizó con la herramienta “Multi-point” del software ImagenJ. Una vez contado el número de omatidias, se obtuvo la media por sexo y esta se multiplicó por el valor de la elipse estimada para el tamaño de los ojos. En el caso del tamaño de los tímpanos, se tomaron fotografías del tímpano derecho empleando la cámara y microscopio estereoscópico previamente descritos y se empleó la fórmula  $4 \times p \times r^2$  (Keesey *et al.*, 2019) para estimar el área timpánica. A los atributos sensoriales de hembras y machos de cada especie se les transformo empleando un logaritmo base 10 con el fin de preservar la normalidad de los datos. Posteriormente se obtuvieron las medias de los atributos sensoriales para hembras y machos de cada especie, las medias se anexaron a una base de datos en Excel para los posteriores análisis comparativos.

#### Parámetros climáticos

Para este trabajo utilicé diversos parámetros climáticos como indicadores indirectos de las características vegetales, los cuales determinan las condiciones lumínicas y sonoras de los ambientes que ocupan los chapulines. Para estimar los parámetros climáticos se obtuvieron las coordenadas geográficas de las localidades donde fueron colectados cada uno de los especímenes. A partir de estas coordenadas se obtuvieron los parámetros climáticos asociados a las localidades de colecta descargando los archivos de 19 variables climáticas de la base de datos WorldClim. La información climática de esta base de datos tiene una resolución de 2.5' (Fick & Hijmans, 2017). Se utilizó el paquete “raster” para convertir los archivos de las variables climáticas en capas raster. A partir de ellas se obtuvieron los valores climáticos correspondientes para cada punto de muestreo. Una vez que estimada la información climática, se obtuvo el promedio de cada uno de los parámetros climáticos

asociados a cada especie. Debido a que los regímenes de lluvia y temperatura son determinantes en el tipo de vegetación que se puede encontrar en una localidad, solo se consideraron las variables de los promedios trimestrales de la temperatura y precipitación: temperatura media del trimestre más húmedo (TTH), temperatura media del trimestre más seco (TTS), temperatura media del trimestre más cálido (TTC), temperatura media del trimestre más frío (TTF), precipitación del trimestre más húmedo (PTH), precipitación del trimestre más seco (PTS), precipitación del trimestre más cálido (PTC), precipitación del trimestre más frío (PTF). Estas variables nos reflejan patrones estacionales que impactan la estructura de la comunidad vegetal durante las etapas de crecimiento y reproducción de los chapulines del género *Sphenarium*.

#### Estudio comparativo

Para este trabajo se utilizó la filogenia propuesta por Sanabria Urban *et al.* (2017). Para integrar la filogenia dentro de los análisis, primero se convirtió el árbol consenso del género *Sphenarium* en un árbol ultramétrico utilizando la función “chronopl” del paquete “ape” del software estadístico R. El árbol filogenético se guardó como archivo nexus. El archivo nexus es un tipo de formato universal para leer y almacenar información filogenética. Por último, se utilizó la función “corBrownian” para definir una estructura de varianza-covarianza basada en un modelo de evolución browniano, para simular la evolución de los atributos en la filogenia asumiendo un modelo Browniano (Paradis *et al.*, 2004).

#### Trade-offs entre el tamaño de ojos y número de omatidias y tamaño de los tímpanos

Para evaluar si existe una disyuntiva evolutiva entre la visión y la audición, primero realicé regresiones filogenéticas por mínimos cuadrados (con la función “gls” del paquete “nlme”) de los valores promedio de las especies para el tamaño de los ojos y tímpanos y el número de omatidias sobre la longitud promedio del fémur III de hembras y machos de las especies de *Sphenarium* reportados por Sanabria

Urban et al. (2015). Una vez realizadas las regresiones, se obtuvieron los residuales de los atributos sensoriales para cada sexo, eliminando el efecto del tamaño corporal de los organismos en el tamaño de ojos y tímpanos, se procedió a realizar regresiones para machos y hembras entre los residuales de tamaño de los ojos sobre el número de omatidias y tamaño del tímpano. Las regresiones entre los atributos sensoriales se realizaron con la función “gls” (Pinheiro et al., 2017).

#### Regresiones alométricas entre los órganos sensoriales de machos y hembras

Realice relaciones alométricas entre los atributos sensoriales de machos y hembras de *Sphenarium* para evaluar en que sexo la selección ha sido más intensa sobre los atributos sensoriales. Para ello, primero se obtuvo el logaritmo base 10 del tamaño de los ojos, número de omatidias y tamaño de los tímpanos de ambos sexos. Esta transformación ajusta las relaciones alométricas entre los atributos a un modelo lineal y ocasiona que la varianza sea similar para las dos variables que se analizarán (suposición necesaria para la regresión de eje mayor; ver más adelante). Posteriormente a la transformación logarítmica, realice un análisis filogenético de contrastes independientes (función “pic” del paquete “caper”) de los atributos. Los contrastes independientes remueven el componente filogenético asociado a los atributos analizados (Martins, 2000). Obtenidos los contrastes independientes se realizaron regresiones de eje mayor, de los tres atributos sensoriales de los machos sobre sus homólogos en las hembras. Las regresiones fueron forzadas hacia el origen debido que los contrastes independientes carecen de significado biológico y la media de los contrastes independientes tiende a cero. Para evaluar potenciales desviaciones alométricas se consideró como hipótesis nula una pendiente  $\beta = 1$  (relación isométrica). Una pendiente  $> 1$  significaría una relación hiperalométrica, lo cual implicaría que la divergencia evolutiva ha sido mayor en machos que en hembras, mientras que una  $\beta < 1$  indicaría una relación hipoalométrica, que implicaría que la divergencia en la evolución de un

atributo ha sido mayor en las hembras. Las regresiones de eje mayor se realizaron con la función “sma” del paquete “smatr” (Legendre & Oksanen, 2018; Orme *et al.*, 2013; Warton *et al.*, 2012).

Relación entre tamaño de ojos, numero de omitidlas y tamaño de los tímpanos con las variables climáticas

Realicé regresiones filogenéticas para machos y hembras (utilizando la función “gls” del paquete “nlme”) de los residuales de tamaño de ojos, número de omatidias y tamaño de los tímpanos contra las variables climáticas para evaluar que variables climáticas determinan el tamaño de ojos y tímpanos, así como el número de omatidias en los machos y hembras de las especies de *Sphenarium* . Las regresiones se realizaron empleando los residuales previamente obtenidos para hembras y machos con el fin de identificar si existían tendencias diferentes en ambos sexos. Para cada sexo en la regresión se adicionaron todas las variables climáticas, la regresión se guardó en un vector el cual sirvió para seleccionar el mejor modelo que explique la varianza en los datos, se utilizó el Criterio de Información de Akaike (AIC) para la selección del modelo, para obtener el modelo utilicé la función “stepAIC” (nos permite obtener y comparar los AIC de todos los modelos posibles) del paquete “MASS”, el modelo con el AIC más bajo se utilizó para realizar la segunda regresión filogenética (Ripley *et al.*, 2013; Pinheiro *et al.*, 2017).

Regresión del Índice de Dimorfismo Sexual de los atributos sobre las variables climáticas.

Se realizó una regresión del índice de dimorfismo sexual (IDS) contra las variables climáticas con el fin de evaluar la influencia ambiental en la magnitud y dirección del dimorfismo sexual en los atributos sensoriales de las especies de *Sphenarium*. El IDS se obtuvo al dividir el tamaño del carácter del sexo grande entre el tamaño del carácter del sexo pequeño, el producto resultante se le restó a uno, en este caso considere como el sexo de mayor tamaño a las hembras y el pequeño a los machos. Los valores

positivos indican un sesgo en el tamaño hacia las hembras y los negativos hacia los machos (Lovich & Gibbons, 1992). De igual forma se realizó dos regresiones filogenéticas, la primera regresión se realizó para crear un objeto que contenga todas las variables climáticas, esta regresión nos sirvió para seleccionar el mejor modelo a partir del menor AIC y la segunda regresión la utilicé para obtener los resultados (Ripley *et al.*, 2013).

### Resultados.

Trade-offs entre el tamaño de los ojos, número de omatidias y tamaño de los tímpanos

Se encontró que no existe una correlación negativa entre los atributos visuales y el tímpano lo cual

indica que no hay un trade-off entre ambos atributos. A diferencia de los machos y contrario a la

hipótesis propuesta en las hembras se encontró una correlación positiva entre el tamaño de los ojos y

el número de omatidias (Tabla 2)

Regresiones alométricas entre los órganos sensoriales de machos y hembras

Solo la regresión entre el tamaño de los tímpanos mostró una pendiente significativamente menor a 1

( $\beta = 0.48 (0.59 - 1.09)$ ,  $p = 0.0004$ ), lo que indica una relación hipoalométrica, que sugiere que la

selección natural sobre el tamaño de los tímpanos de las hembras ha sido mayor que en los machos

(Tabla 1).

Relación entre las variables climáticas y atributos sensoriales.

Tras la selección de modelos se determinó que ningún parámetro climático tuvo relación significativa

con el tamaño de los ojos de los machos (Tabla 3). Sin embargo, en el caso de las hembras, el modelo

explicó 98 % de la varianza. El tamaño de los ojos no mostró restricciones filogenéticas en su evolución

( $\lambda = 0$ ; Tabla 2). y se correlacionó positivamente con la temperatura del trimestre más seco (TTS,  $\beta = 0.23$

$\pm 0.07$ ,  $t = 2.98$ ,  $p = 0.012$ ) y con la precipitación del trimestre más cálido (PTC,  $\beta = 0.002 \pm 0$ ,  $t = 2.44$ ,

$p=0.032$ ), mientras que con la precipitación del trimestre más seco se correlaciono negativamente (PTS,  $\beta=-0.006 \pm 0$ ,  $t=-2.691$ ,  $p=0.021$ ; Tabla 4).

Los modelos con los AIC más bajo para la regresión del número de omatidias en machos y hembras explican 98 % de la varianza, aunque la inercia filogenética difiere sustancialmente entre ambos sexos (machos  $\lambda= 0.41$ ; hembras  $\lambda= 0$ ; Tabla 3). El número de omatidias en los machos tuvo una correlación positiva con la temperatura media del trimestre más frio (TTF,  $\beta= 0.27 \pm 0.1$ ,  $t=2.69$ ,  $p=0.017$ ) y una correlación negativa con la temperatura del trimestre más húmedo (TTH,  $\beta= -0.42 \pm 0.12$ ,  $t=3.47$ ,  $p=0.003$ ). En hembras, la temperatura del trimestre más húmedo se correlaciono negativamente con el número de omatidias (TTH,  $\beta= -0.90 \pm 0.028$ ,  $t=-3.12$ ,  $p=0.01$ ) y con la precipitación del trimestre más seco (PTS,  $\beta= -0.036 \pm 0.014$ ,  $t=-2.56$ ,  $p=0.027$ ), la temperatura media del trimestre más cálido (TTC,  $\beta= 1.07 \pm 0.43$ ,  $t=2.5$ ,  $p=0.031$ ) y la precipitación del trimestre más cálido se correlacionaron positivamente (PTC,  $\beta= 0.0085 \pm 0$ ,  $t=3.04$ ,  $p=0.012$ ; Tabla 4).

En el caso del tamaño de los tímpanos, los modelos lineares con con los mejores ajustes con las variables climáticas fueron similares para ambos sexos. En los dos modelos no existieron restricciones filogenéticas (Tabla 3). Para ambos sexos la temperatura promedio del trimestre más húmedo tuvo una correlación negativa para machos y hembras (TTH machos:  $\beta= -0.59 \pm 0.11$ ,  $t=-5.23$ ,  $p=0.0003$ ; TTH hembras:  $\beta= -0.46 \pm 0.14$ ,  $t=-3.15$ ,  $p=0.0084$ ). El mismo patrón ocurrió para la precipitación del trimestre más húmedo (PTH machos:  $\beta= -0.004 \pm 0$ ,  $t=-5.56$ ,  $p=0.0002$ ; PTH hembras:  $\beta= -0.002 \pm 0$ ,  $t=-2.13$ ,  $p=0.05$ ). Por otro lado, el tamaño de los tímpanos de los machos se correlaciono positivamente con la temperatura media del trimestre más seco (TTS  $\beta= 0.53 \pm 0.09$ ,  $t=5.59$ ,  $p=0.0002$ ) y la precipitación en el trimestre más cálido (PTC  $\beta= 0.008 \pm 0$ ,  $t=4.41$ ,  $p=0.001$ ). En el caso de las hembras

solamente la temperatura media del trimestre más seco tuvo una correlación positiva (TTS  $\beta = 0.4 \pm 0.12$ ,  $t = 3.14$ ,  $p = 0.0084$ ).

#### Regresión del Índice de Dimorfismo Sexual y variables climáticas

Para el IDS del tamaño de los ojos *S. minimum* obtuvo el valor más bajo (-0.03) y *S. totonacum* tuvo el más alto (0.32). El IDS para el número de omatidias más bajo lo tuvo *S. occidentalis* (-0.17) y el más alto *S. infernalis* (0.55). El IDS en los tímpanos, *S. occidentalis* (-0.39) tuvo el valor más bajo y el más alto lo tuvo *S. crypticum* (9.093). Ninguno de los IDS de los atributos sensoriales estuvo una correlación con las variables climáticas (Tabla 4).

## Discusión.

Los trade-offs representan un costo en la adecuación de los organismos cuando un cambio favorable en un atributo está ligado a un cambio desfavorable en otro atributo (Stearns, 1989; Roff & Fairbairn, 2007). Los resultados obtenidos indican que no existen trade-offs entre el tamaño de los ojos y número de omatidias, ni entre el tamaño de los ojos y el tamaño de los tímpanos de las hembras y machos en las especies de *Sphenarium*, por lo que a este nivel la evolución adaptativa las vías sensoriales no ha sido restringida y cada una a evolucionado de forma independiente. La ausencia de trade-off entre la vista y el tímpano se podría deber a que las especies de *Sphenarium* no están sujetas a restricciones en la canalización de recursos hacia ambas vías sensoriales y/o que no existen correlaciones genéticas entre ambos atributos sensoriales (Futuyma & Kirkpatrick, 2017).

No existió una desviación de la isometría entre los ojos de machos y hembras, esto sugeriría que sus atributos visuales han evolucionado a la misma tasa, tal vez porque machos y hembras están expuestos a los mismos depredadores. No obstante, en las especies que habitan ambientes templados semifríos (temperaturas bajas en trimestres húmedos y altas en trimestres fríos) el número de omatidias en los machos es mayor, mientras que el tamaño de los ojos no estuvo correlación con los parámetros climáticos. Existe evidencia que el tamaño de los ojos disminuye con la elevación (son más pequeños en climas templados) debido a que la cantidad de los depredadores disminuye con la temperatura, sin embargo, en los trópicos la abundancia de aves y arañas es relativamente alta en ambientes templados (Santillan *et al.*, 2020; Röder *et al.*, 2017; Tiede *et al.*, 2018). Los ambientes templados son energéticamente demandantes debido a su poca disponibilidad de alimento y una estación de crecimiento corta, de esta forma, la evolución en los atributos visuales en machos no sigue una tendencia hacia incrementar el tamaño de los ojos como principal factor determinante de la agudeza

visual, sino que la tendencia va hacia incrementar el número de omatidias, esto sería adaptativo ya que optar por cambios en el número (y tal vez el diámetro de las omatidias) sea menos costoso que aumentar el tamaño de los ojos (Duncan *et al.*, 2021).

A diferencia de los machos, en hembras los atributos visuales se asociaron con ambientes muy estacionales. Ojos de tamaño grande se asociaron con ambientes donde existe una marcada distinción entre la temporada de secas (bajas precipitaciones y altas temperaturas en trimestres secos) y la de lluvias (precipitaciones altas en trimestres cálidos). En cuanto a las omatidias, una alta cantidad de omatidias se asoció con ambientes donde existen un marcado contraste de la estacionalidad de lluvia (bajas precipitaciones en trimestres secos y precipitaciones altas en trimestres cálidos) y temperatura (temperaturas altas en trimestres cálidos y temperaturas bajas en trimestres más húmedos). Esto nos indica que existe una tendencia a incrementar de tamaño los atributos visuales en ambientes estacionales, explicando así la correlación positiva entre caracteres. En ambientes muy estacionales, las especies vegetales tienden a aumentar y pierden su biomasa durante la temporada de lluvias, esto desencadena que a lo largo del estadio adulto de las especies de *Sphenarium* (agosto a diciembre) puedan existir cambios en el ambiente lumínico, y dado que las hembras habitan partes medias o bajas de la vegetación, podríamos suponer que la tendencia a incrementar el tamaño de los ojos y el número de omatidias se haya favorecido como una respuesta para obtener más información ante los cambios de luz a lo largo de la temporada de lluvias (Tierney *et al.*, 2017; Briones *et al.*, 2018; Castrejon-Alfaro *et al.*, 2022). A nivel de suelo las hembras de *Sphenarium* son más susceptibles a depredadores como ratones, lagartijas y arañas, los cuales ocupan diferentes estrategias de caza, de esta forma la selección natural ha favorecido el incremento de los atributos visuales para detectar con mayor precisión a diferentes depredadores (Miller *et al.*, 2013). La diferencia en la respuesta de los

atributos visuales de hembras y machos se puede deber a que el número de omatidias en los machos está sujeto a fuertes restricciones filogenéticas ( $\lambda = 0.48$ ), mientras que los atributos sensoriales de las hembras no ( $\lambda = 0$ ; Münkemüller *et al.*, 2012).

En los machos, tímpanos grandes se asociaron con ambientes secos poco estacionales (la temperatura media del trimestre más seco fue alta, pero baja en el trimestre más húmedo; las precipitaciones fueron altas en el trimestre más cálido, pero bajas en el trimestre más húmedo). En las hembras, los tímpanos grandes se asociaron con ambientes secos poco estacionales (temperaturas altas durante el trimestre más seco, así como bajos niveles de precipitación y temperatura durante el trimestre más húmedo), quizá por ocupar ambientes parcialmente diferentes, la temperatura media del trimestre más cálido no fue relevante en las hembras. En ambientes secos y poco estacionales la vegetación puede presentar características como una biomasa poco abundante, la altura de la vegetación sería baja y cambios en la cobertura de algunas especies durante la temporada de lluvias (Briones *et al.*, 2018; Domínguez Gómez *et al.*, 2013). Las señales sonoras disminuyen su intensidad conforme la vegetación es más densa y los tímpanos al estar relacionados con la evasión de depredadores, podemos inferir que la selección natural ha favorecido tímpanos grandes en ambientes donde la vegetación no es muy densa ya que los sonidos pueden viajar con relativa facilidad, mejorado así la eficiencia con la que se detectan potenciales depredadores (Romer, 2020; Riede, 1989; Strauß & Stumpner, 2015). La evolución del tamaño de los tímpanos en los machos y hembras han estado libres de restricciones ( $\lambda = 0$ ) y a pesar de que los tímpanos grandes sean favorecidos en ambos sexos, la relación hipoalométrica sugiere que la selección ha sido más intensa sobre los tímpanos femeninos que en los masculinos, muy posiblemente se deba a que a nivel de suelo existan más depredadores que en

las partes altas de la vegetación, además, las hembras la mayor parte del tiempo están inmóviles por lo que poder escuchar a los depredadores les permitiría alejarse de ellos (Fairbairn, 1997).

No se detectaron correlaciones significativas entre el índice de dimorfismo sexual y las variables climáticas, esto es relevante ya que el tamaño de los tímpanos de las hembras fue mayor que en los machos y los machos están sujetos a fuertes restricciones filogenéticas en sus atributos visuales.

Existieron varios casos donde los valores de  $p$  estuvieron cerca de ser significativo, por lo que es necesario seguir realizando aproximaciones que nos permitan entender cuáles son los factores que determinan el dimorfismo sexual en las especies de *Sphenarium*.

### Conclusión.

En general, los resultados sugieren que las presiones selectivas asociadas a los diferentes nichos que potencialmente ocupan machos y hembras de las especies de *Sphenarium* han favorecido la divergencia en la respuesta de los atributos sensoriales entre los sexos. La evolución adaptativa de los atributos sensoriales no ha sido limitada por potenciales trade-offs o por restricciones filogenéticas (excepto en el número de omatidias en machos), esto les permitió responder de forma independiente a ambientes con condiciones climáticas diferentes, de esta forma se favoreció la tendencia en los individuos a aumentar sus atributos sensoriales en ambientes donde la fluctuación de temperatura y precipitación es notoria, lo cual nos podría sugerir que tal aumento puede estar relacionado con poder adquirir con mayor precisión información del medio ante los cambios en la vegetación. Una posible causa que influye en el aumento de los atributos sensoriales es la depredación, sin embargo, es necesario seguir explorando las causas de la tendencia a incrementar el tamaño de los atributos sensoriales en ambientes con climas donde la fluctuación de temperatura y precipitación es notoria.

## Literatura Citada

- Beston, S. M., & Walsh, M. R. (2019). Natural selection favours a larger eye in response to increased competition in natural populations of a vertebrate. *Functional Ecology*, 33(7), 1321-1331.
- Berger, D., Walters, R., & Gotthard, K. (2008). What limits insect fecundity? Body size-and temperature-dependent egg maturation and oviposition in a butterfly. *Functional Ecology*, 22(3), 523-529.
- Briones, O., Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., Pavón, N., & Perroni, Y. (2018). Biomasa y productividad en las zonas áridas mexicanas. *Madera y bosques*, 24(SPE).
- Bigman, L. S., & Levy, Y. (2020). Proteins: molecules defined by their trade-offs. *Current opinion in structural biology*, 60, 50-56.
- Brandon, C. S., & Dudycha, J. L. (2014). Ecological constraints on sensory systems: compound eye size in *Daphnia* is reduced by resource limitation. *Journal of Comparative Physiology A*, 200(8), 749-758.
- Castellanos-Vargas, I., & Cano-Santana, Z. (2009). Historia natural y ecología de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae). Lot, A. & Cano-Santana, Z. (Eds). *Biodiversidad del Ecosistema del Pedregal de San Ángel*. Universidad Nacional Autónoma de México, 337-346.
- Castrejon-Alfaro, E. B., Ramos-Robles, M. I., & Aguilar-Dorantes, K. M. (2022). Phenology of the terrestrial fern community in a tropical dry forest of Morelos, Mexico. *American Fern Journal*, 112(4), 269-284.
- Caves, E. M., Sutton, T. T., & Johnsen, S. (2017). Visual acuity in ray-finned fishes correlates with eye size and habitat. *Journal of Experimental Biology*, 220(9), 1586-1596.
- Cox, R. M., Parker, E. U., Cheney, D. M., Liebl, A. L., Martin, L. B., & Calsbeek, R. (2010). Experimental evidence for physiological costs underlying the trade-off between reproduction and survival. *Functional Ecology*, 24(6), 1262-1269.
- Cueva del Castillo, R. (2003). Body size and multiple copulations in a neotropical grasshopper with an extraordinary mate-guarding duration. *Journal of Insect Behavior*, 16, 503-522.
- Cueva Del Castillo, R., González-Zertuche, M., & Ramírez-Delgado, V. H. (2021). Interpopulation variation in sexual dichromatism in the Neotropical grasshopper *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 132(4), 900-911.
- Do Nascimento, L. A., Campos-Cerqueira, M., & Beard, K. H. (2020). Acoustic metrics predict habitat type and vegetation structure in the Amazon. *Ecological Indicators*, 117, 106679.
- Domínguez Gómez, T. G., González Rodríguez, H., Ramírez Lozano, R. G., Estrada Castellón, A. E., Cantú Silva, I., Gómez Meza, M. V., ... & Alanís Flores, G. (2013). Diversidad estructural del matorral

espinoso tamaulipeco durante las épocas seca y húmeda. *Revista Mexicana de ciencias forestales*, 4(17), 106-122.

Duncan, A. B., Salazar, B. A., Garcia, S. R., & Brandley, N. C. (2021). A sexual dimorphism in the spatial vision of North American band-winged grasshoppers. *Integrative Organismal Biology*, 3(1), obab008.

Duval, V. S., & Campo, A. M. (2017). Variaciones microclimáticas en el interior y exterior del bosque de caldén (*Prosopis caldenia*), Argentina. *Cuadernos de geografía: revista Colombiana de geografía*, 26(1), 37-49.

Fairbairn, D. J. (1997). Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual review of ecology and systematics*, 28(1), 659-687.

Fairbairn, D. J., Blanckenhorn, W. U., & Székely, T. (Eds.). (2007). *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press.

Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, 37(12), 4302-4315.

Fotis, A. T., & Curtis, P. S. (2017). Effects of structural complexity on within-canopy light environments and leaf traits in a northern mixed deciduous forest. *Tree Physiology*, 37(10), 1426-1435.

Futuyma, D. J., & Kirkpatrick, M. (2017). *Evolution* (cuarta edición). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.

Fryxell, D. C., Weiler, D. E., Kinnison, M. T., & Palkovacs, E. P. (2019). Eco-evolutionary dynamics of sexual dimorphism. *Trends in Ecology & Evolution*, 34(7), 591-594.

Garamszegi, L. Z. (2014). Uncertainties due to within-species variation in comparative studies: measurement errors and statistical weights. En: Garamszegi, L. Z. (Eds). *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology*, 157-199.

García-Navas, V., Noguerales, V., Cordero, P. J., & Ortego, J. (2017). Ecological drivers of body size evolution and sexual size dimorphism in short-horned grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Journal of evolutionary biology*, 30(8), 1592-1608

Gilbert, J. D., & Manica, A. (2010). Parental care trade-offs and life-history relationships in insects. *The American Naturalist*, 176(2), 212-226.

Gustafsson, L., Nordling, D., Andersson, M. S., Sheldon, B. C., & Qvarnström, A. (1994). Infectious diseases, reproductive effort and the cost of reproduction in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 346(1317), 323-331.

Hochkirch, A., & Gröning, J. (2008) "Sexual size dimorphism in Orthoptera (sens. str.)—a review." *Journal of Orthoptera Research* 17;2. 189-196.

Hochkirch, A., Gröning, J., & Krause, S. (2007). Intersexual niche segregation in Cepero's Ground-hopper, *Tetrix ceperoi*. *Evolutionary Ecology*, 21, 727-738.

Keesey, I. W., Grabe, V., Gruber, L., Koerte, S., Obiero, G. F., Bolton, G., ... & Hansson, B. S. (2019). Inverse resource allocation between vision and olfaction across the genus *Drosophila*. *Nature communications*, 10(1), 1-16.7

Kingsolver, J. G., & Diamond, S. E. (2011). Phenotypic selection in natural populations: what limits directional selection?. *The American Naturalist*, 177(3), 346-357.

Land, M. F., & Nilsson, D. E. (2012). *Animal eyes*. Oxford University Press.

Legendre, P., & Oksanen, M. J. (2018). Package 'lmodel2'. <https://CRAN.R-project.org/package=lmodel2>.

Martins, E. P. (2000). Adaptation and the comparative method. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(7), 296-299.

Miller, J. R., Ament, J. M., & Schmitz, O. J. (2014). Fear on the move: predator hunting mode predicts variation in prey mortality and plasticity in prey spatial response. *Journal of animal ecology*, 83(1), 214-222.

Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffers, K., & Thuiller, W. (2012). How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(4), 743-756

Niven, J. E., & Laughlin, S. B. (2008). Energy limitation as a selective pressure on the evolution of sensory systems. *Journal of Experimental Biology*, 211(11), 1792-1804.

Orme, D., Freckleton, R., Thomas, G., Petzoldt, T., Fritz, S., Isaac, N., & Pearse, W. (2013). The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R. *R package version*, 5(2), 1-36.

Paradis, E., Blomberg, S., Bolker, B., Brown, J., Claude, J., Cuong, H. S., ... & Didier, G. (2019). Package 'ape'. *Analyses of phylogenetics and evolution*, version, 2(4), 47.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., Heisterkamp, S., Van Willigen, B., & Maintainer, R. (2017). Package 'nlme'. *Linear and nonlinear mixed effects models*, version, 3(1), 274.

Ramírez Delgado, V. H., & Cueva del Castillo, R. (2019). Background matching, disruptive coloration, and differential use of microhabitats in two neotropical grasshoppers with sexual dichromatism. *Ecology and evolution*, 10(3), 1401-1412.

Ramírez-Delgado, V. H., & del Castillo, R. C. (2023). Testing background matching and disruptive colouration in a sexually dichromatic grasshopper: a computer detection experiment. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 171(4), 258-267.

Ripley, B., Venables, B., Bates, D. M., Hornik, K., Gebhardt, A., Firth, D., & Ripley, M. B. (2013). Package 'mass'. *Cran r*, 538, 113-120.

Riede, K., Kämper, G., & Höfler, I. (1989). Tympana, auditory thresholds, and projection areas of tympanal nerves in singing and silent grasshoppers (Insecta, Acridoidea). *Zoomorphology*, 109, 223-230.

Roff, D. A., & Fairbairn, D. J. (2007). The evolution of trade-offs: where are we?. *Journal of evolutionary biology*, 20(2), 433-447.

Röder, J., Detsch, F., Otte, I., Appelhans, T., Nauss, T., Peters, M. K., & Brandl, R. (2017). Heterogeneous patterns of abundance of epigeic arthropod taxa along a major elevation gradient. *Biotropica*, 49(2), 217-228.

Rodriguez, A., Gasc, A., Pavoine, S., Grandcolas, P., Gaucher, P., & Sueur, J. (2014). Temporal and spatial variability of animal sound within a neotropical forest. *Ecological Informatics*, 21, 133-143.

Sanabria-Urbán, S., & Cueva del Castillo, R. (2020). The evolution and diversification of Neotropical generalist herbivores: the evolutionary history of the grasshopper genus *Sphenarium* Charpentier, 1842. *Evolutionary ecology of plant-herbivore interaction*, 277-292.

Sanabria Urban, S., Song, H., Oyama, K., Gonzalez-Rodriguez, A., Serrano-Meneses, M. A., & Cueva del Castillo, R. (2015). Body size adaptations to altitudinal climatic variation in neotropical grasshoppers of the genus *Sphenarium* (Orthoptera: Pyrgomorphidae). *PLoS One*, 10(12).

Saglam, I. K., Roff, D. A., & Fairbairn, D. J. (2008). Male sand crickets trade-off flight capability for reproductive potential. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(4), 997-1004.

Santillán, V., Quitián, M., Tinoco, B. A., Zárate, E., Schleuning, M., Böhning-Gaese, K., & Neuschulz, E. L. (2020). Direct and indirect effects of elevation, climate and vegetation structure on bird communities on a tropical mountain. *Acta Oecologica*, 102, 103500.

Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64(4), 419-461.

Sinervo, B., & DeNardo, D. F. (1996). Costs of reproduction in the wild: path analysis of natural selection and experimental tests of causation. *Evolution*, 50(3), 1299-1313.

Somanathan, H., Borges, R. M., Warrant, E. J., & Kelber, A. (2007). Visual ecology of Indian carpenter bees I: light intensities and flight activity. *Journal of Comparative Physiology A*, 194(1), 97-107.

Speight, M. R., Hunter, M. D. & Watt A. D. (2008). *Ecology of Insect*. Blackwell Publishing

Stearns, S. C. (1989). Trade-offs in life-history evolution. *Functional ecology*, 3(3), 259-268.

Streinzer, M., & Spaethe, J. (2014). Functional morphology of the visual system and mating strategies in bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 170(4), 735-747.

Strauß, J., & Stumpner, A. (2015). Selective forces on origin, adaptation and reduction of tympanal ears in insects. *Journal of Comparative Physiology A*, 201, 155-169.

Tiede, Y., Hemp, C., Schmidt, A., Nauss, T., Farwig, N., & Brandl, R. (2018). Beyond body size: consistent decrease of traits within orthopteran assemblages with elevation. *Ecology*, 99(9), 2090-2102.

Tierney, S. M., Friedrich, M., Humphreys, W. F., Jones, T. M., Warrant, E. J., & Wcislo, W. T. (2017). Consequences of evolutionary transitions in changing photic environments. *Austral Entomology*, 56(1), 23-46.

Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In *Sexual Selection and the Descent of Man 1871–1971*, ed. B. Campbell. Chicago: Aldine, 136–179.

Willi, Y., & Van Buskirk, J. (2022). A review on trade-offs at the warm and cold ends of geographical distributions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 377(1848), 20210022.

Warton, D. I., Duursma, R. A., Falster, D. S., & Taskinen, S. (2012). smatr 3—an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in ecology and evolution*, 3(2), 257-259.

Tabla 1. Se muestran los datos obtenidos de los atributos calculados para el tamaño de los ojos, número de omatidias y tamaño de los tímpanos. Los datos están agrupados por sexo y el cálculo para el índice de dimorfismo sexual de los atributos.

| Especie                  | Hembras |           |         | Machos |           |         | Dimorfismo Sexual |           |         |
|--------------------------|---------|-----------|---------|--------|-----------|---------|-------------------|-----------|---------|
|                          | Ojos    | Omatidias | Tímpano | Ojos   | Omatidias | Tímpano | Ojos              | Omatidias | Tímpano |
| <i>S. adelinae</i>       | 1.534   | 1418.863  | 0.536   | 1.711  | 1430.169  | 0.728   | -0.104            | -0.008    | -0.264  |
| <i>S. borrei</i>         | 1.606   | 1626.824  | 0.910   | 1.350  | 1551.462  | 0.832   | 0.190             | 0.049     | 0.093   |
| <i>S. crypticum</i>      | 1.829   | 2161.233  | 1.151   | 1.615  | 1679.951  | 0.695   | 0.132             | 0.286     | 0.655   |
| <i>S. histrio</i>        | 1.400   | 1553.996  | 0.597   | 1.266  | 1447.322  | 0.553   | 0.106             | 0.074     | 0.079   |
| <i>S. infernalis</i>     | 1.535   | 2214.377  | 0.600   | 1.392  | 1424.444  | 0.623   | 0.103             | 0.555     | -0.037  |
| <i>S. macrophallicum</i> | 1.630   | 2110.498  | 0.928   | 1.497  | 1503.250  | 0.931   | 0.088             | 0.404     | -0.003  |
| <i>S. mexicanum</i>      | 1.260   | 1218.239  | 0.418   | 1.414  | 1353.850  | 0.438   | -0.109            | -0.100    | -0.045  |
| <i>S. minimum</i>        | 0.943   | 850.222   | 0.423   | 1.351  | 1372.867  | 0.289   | -0.302            | -0.381    | 0.464   |
| <i>S. miztecum</i>       | 1.214   | 771.816   | 0.474   | 1.023  | 802.987   | 0.351   | 0.186             | -0.039    | 0.351   |
| <i>S. occidentalis</i>   | 1.959   | 2063.707  | 0.526   | 2.232  | 2509.275  | 0.876   | -0.122            | -0.178    | -0.400  |
| <i>S. planum</i>         | 0.897   | 978.783   | 0.395   | 1.085  | 1141.024  | 0.281   | -0.173            | -0.142    | 0.405   |
| <i>S. purpurascens</i>   | 1.631   | 1567.373  | 0.688   | 1.573  | 1499.420  | 0.650   | 0.037             | 0.045     | 0.059   |
| <i>S. rugosum</i>        | 1.148   | 1448.841  | 1.017   | 1.124  | 1343.607  | 0.857   | 0.021             | 0.078     | 0.187   |
| <i>S. tarascum</i>       | 1.511   | 1612.267  | 0.317   | 1.857  | 1907.064  | 0.192   | -0.186            | -0.155    | 0.654   |
| <i>S. totonacum</i>      | 1.637   | 1873.729  | 1.147   | 1.236  | 1362.083  | 0.852   | 0.325             | 0.376     | 0.346   |
| <i>S. variable</i>       | 0.932   | 994.246   | 0.458   | 0.953  | 1047.013  | 0.413   | -0.022            | -0.050    | 0.109   |
| <i>S. zapotecum</i>      | 1.381   | 1061.435  | 0.336   | 1.442  | 1021.691  | 0.396   | -0.043            | 0.039     | -0.152  |

Tabla 2. Regresiones filogenéticas con los AIC más bajos para el tamaño de ojos, número de omatidias y tamaño de tímpanos para machos y hembras. Asimismo, se muestran estos ajustes para los índices de dimorfismo sexual (IDS) de los tres atributos. Se muestra el ajuste de la regresión ( $R^2$ ) y la señal filogenética ( $\lambda$ ). TTH: Temperatura Media Trimestre más Húmedo, TTS: Temperatura Media del Trimestre más Seco, TTC: temperatura media del trimestre más cálido, TTF: temperatura media del trimestre más frío, PTH: precipitación del trimestre más húmedo, PTS: precipitación del trimestre más seco, PTC: precipitación del trimestre más cálido, PTF: precipitación del trimestre más frío.

| Sexo    | Carácter               | VARIABLES CLIMÁTICAS              | AIC   | $R^2$ | $\lambda$ |
|---------|------------------------|-----------------------------------|-------|-------|-----------|
| Machos  | Tamaño de los ojos     | TTC + PTF                         | 4.59  | 0.79  | 0         |
|         | Numero de Omatidias.   | TTH + TTF                         | 16.16 | 0.98  | 0.48      |
|         | Tamaño de los tímpanos | TTH + TTS + PTH + PTC + PTS       | 13.29 | 0.99  | 0         |
| Hembras | Tamaño de los ojos     | TTH + TTS + TTF + PTS + PTC       | 0.06  | 0.98  | 0         |
|         | Número de omatidias    | TTH + TTS + TTC + PTS + PTC + PTF | 21.74 | 0.98  | 0         |
|         | Tamaño de los tímpanos | TTH + TTS + PTH + PTC             | 19.43 | 0.93  | 0         |
| IDS     | Ojos                   | TTH + TTS                         | -7.42 | 0.65  | 0         |
|         | Omatidias              | TTH + TTC                         | 17.7  | 0.77  | 0         |
|         | Tímpanos               | TTH + TTC + PTS + PTC             | 9.96  | 0.82  | 0         |

Tabla 3. Se muestra la pendiente, el valor de  $t$  y  $p$  da cada variable climática seleccionada para las regresiones lineales de los ojos, omatidias y tímpanos en hembras y machos, así como el índice de dimorfismo. Las variables climáticas significativas se muestran en negritas. TTH: Temperatura Media Trimestre más Húmedo, TTS: Temperatura Media del Trimestre más Seco, TTC: temperatura media del trimestre más cálido, TTF: temperatura media del trimestre más frío, PTH: precipitación del trimestre más húmedo, PTS: precipitación del trimestre más seco, PTC: precipitación del trimestre más cálido, PTF: precipitación del trimestre más frío.

| Grupo               | Carácter               | Variabes climáticas | $b \pm SE$         | $t$               | $P$           |
|---------------------|------------------------|---------------------|--------------------|-------------------|---------------|
| Machos              | Tamaño de los ojos     | TTC                 | -0.054 $\pm$ 0.02  | -1.882227         | 0.08          |
|                     |                        | PTF                 | -0.003 $\pm$ 0     | -2.03             | 0.06          |
|                     | Número de omatidias    | TTH                 | -0.42 $\pm$ 0.12   | -3.47             | <b>0.003</b>  |
|                     |                        | TTF                 | 0.27 $\pm$ 0.1     | 2.69              | <b>0.017</b>  |
|                     | Tamaño de los tímpanos | TTH                 | -0.59 $\pm$ 0.11   | -5.23             | <b>0.0003</b> |
|                     |                        | TTS                 | 0.53 $\pm$ 0.09    | 5.59              | <b>0.0002</b> |
|                     |                        | PTH                 | -0.004 $\pm$ 0     | -5.56             | <b>0.0002</b> |
|                     |                        | PTS                 | -0.003 $\pm$ 0     | -1.31             | 0.2148        |
|                     |                        | PTC                 | 0.008 $\pm$ 0      | 4.41              | <b>0.0010</b> |
|                     | Hembras                | Tamaño de los ojos  | TTH                | -0.15 $\pm$ 0.085 | -1.83         |
| TTS                 |                        |                     | 0.21 $\pm$ 0.06    | 3.1               | <b>0.01</b>   |
| TTF                 |                        |                     | -0.13 $\pm$ 0.085  | -1.59             | 0.139         |
| PTS                 |                        |                     | -0.007 $\pm$ 0     | -3.42             | <b>0.0057</b> |
| PTC                 |                        |                     | 0.002 $\pm$ 0      | 2.44              | <b>0.0323</b> |
| Numero de omatidias |                        | TTH                 | -0.90 $\pm$ 0.28   | -3.12             | <b>0.01</b>   |
|                     |                        | TTS                 | -0.26 $\pm$ 0.21   | -1.23             | 0.24          |
|                     |                        | TTC                 | 1.07 $\pm$ 0.43    | 2.50              | <b>0.031</b>  |
|                     |                        | PTS                 | -0.036 $\pm$ 0.014 | -2.56             | <b>0.027</b>  |
|                     |                        | PTC                 | 0.0085 $\pm$ 0     | 3.04              | <b>0.012</b>  |
|                     |                        | PTF                 | 0.02 $\pm$ 0.01    | 2.09              | 0.06          |

|                      |                        |     |                     |       |               |
|----------------------|------------------------|-----|---------------------|-------|---------------|
|                      | Tamaño de los tímpanos | TTH | $-0.46 \pm 0.14$    | -3.15 | <b>0.0084</b> |
|                      |                        | TTS | $0.40 \pm 0.12$     | 3.14  | <b>0.0084</b> |
|                      |                        | PTH | $-0.002 \pm 0$      | -2.13 | <b>0.05</b>   |
|                      |                        | PTC | $0.004 \pm 0$       | 1.94  | 0.071         |
| índice de dimorfismo | Ojos                   | TTH | $-0.06 \pm 0.05$    | -1.33 | 0.2           |
|                      |                        | TTS | $0.06 \pm 0.04$     | 1.36  | 0.19          |
|                      | Omatidias              | TTH | $-0.23 \pm 0.1$     | -2.07 | 0.057         |
|                      |                        | TTC | $0.25 \pm 0.1$      | 2.21  | 0.051         |
|                      | Tímpanos               | TTH | $0.28 \pm 0.2$      | 1.3   | 0.21          |
|                      |                        | TTC | $-0.25 \pm 0.2$     | -1.22 | 0.24          |
|                      |                        | PTS | $0.007 \pm 0.003$   | 2.05  | 0.06          |
|                      |                        | PTC | $-0.0036 \pm 0.002$ | -1.9  | 0.08          |

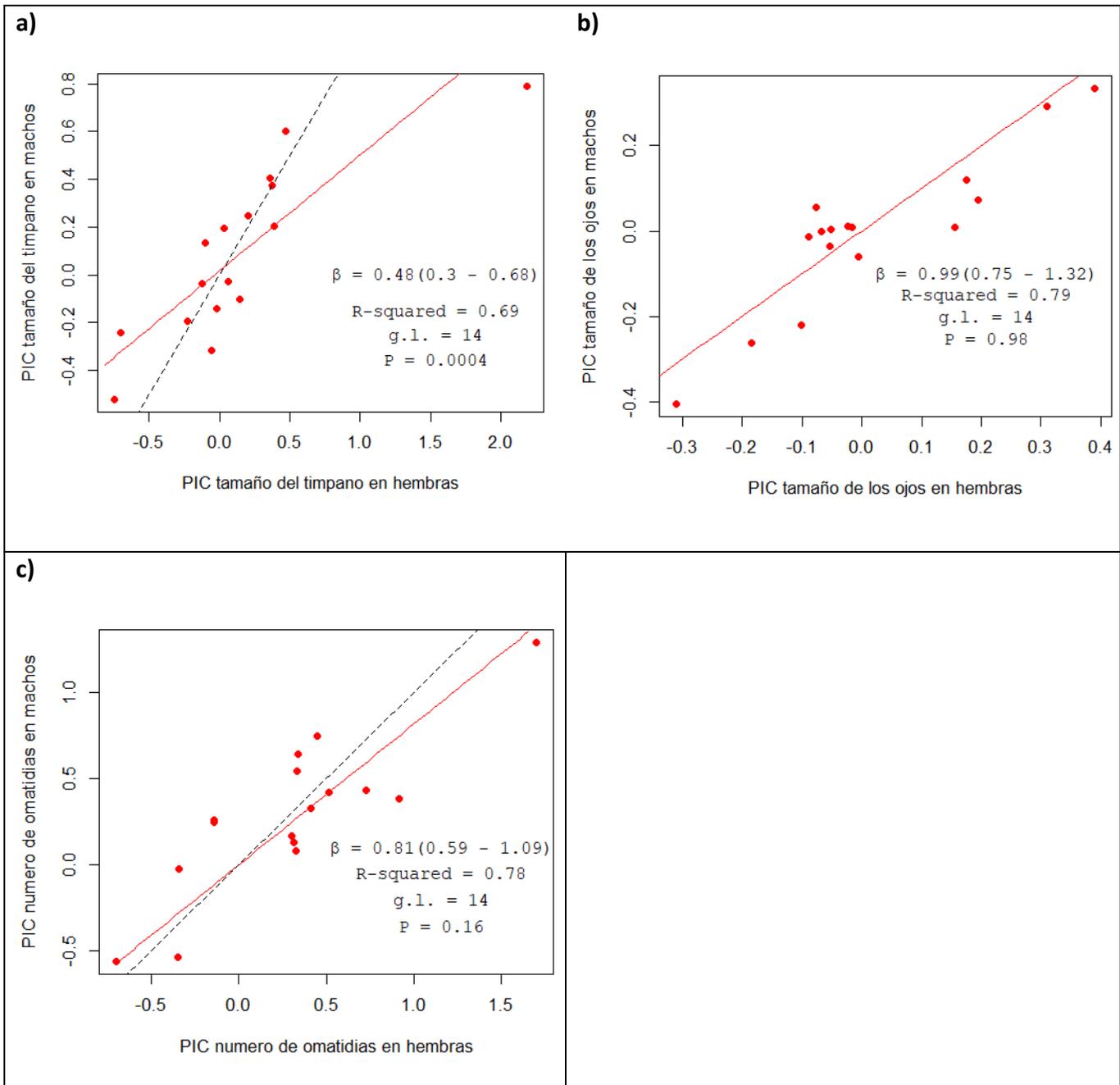


Figura 1. Regresión de eje mayor de los contrastes independientes filogenéticos o PIC del tamaño de los tímpanos a), el tamaño de los ojos b) y el número de omatidias c) de las hembras y machos de *Sphenarium*.  $H_0: \beta = 1$ .  $\beta$  = pendiente. Entre paréntesis se muestran los intervalos de confianza inferior y superior con 95% de probabilidad; R-squared =  $r^2$  y representa la varianza explicada del modelo; g.l. son los grados de libertad.

Tabla anexo 1. Índices de dimorfismo sexual de los atributos de especies del género *Sphenarium*, las especies en negritas tienen valores negativos en todos sus atributos, las especies subrayadas tienen valores positivos en todos sus atributos

| Especie        | Ojos           | Omatidias | Tímpanos | Fémur III |
|----------------|----------------|-----------|----------|-----------|
| adelinae       | <b>-17.001</b> | -1.571    | -0.107   | 0.014     |
| borrei         | <b>-5.244</b>  | -0.834    | -0.222   | 0.021     |
| crypticum      | <b>-3.818</b>  | -2.019    | -3.639   | 0.014     |
| histrío        | <b>-0.434</b>  | -0.010    | -1.584   | 0.013     |
| infernalis     | <b>-1.435</b>  | -0.838    | 0.924    | -0.007    |
| macrophallicum | <b>-0.360</b>  | -0.321    | 0.462    | 0.015     |
| mexicanum      | <b>3.057</b>   | 0.671     | -0.048   | 0.036     |
| minimum        | <b>-0.815</b>  | -1.568    | -1.982   | 0.039     |
| miztecum       | <b>-2.689</b>  | 10.261    | 0.037    | 0.031     |
| occidentalis   | <b>-0.799</b>  | -0.014    | 2.784    | 0.033     |
| planum         | <b>-0.488</b>  | 0.671     | -0.251   | 0.060     |
| purpurascens   | <b>-0.080</b>  | 4.242     | -0.376   | -0.018    |
| rugosum        | 19.282         | -0.913    | -1.398   | 0.006     |
| tarascum       | <b>-1.005</b>  | -0.055    | 0.726    | 0.022     |
| totonacum      | 1.759          | 0.571     | 9.093    | 0.019     |
| variable       | 0.061          | -0.131    | -0.783   | 0.032     |
| zapotecum      | <b>-0.887</b>  | -4.258    | -0.300   | 0.028     |