

A E E T

ASOCIACIÓN ESPAÑOLA
DE ECOLOGÍA TERRESTREEcosistemas 23(1):27-36 [Enero-Abril 2014]
Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-1.05Artículo publicado en Open Access bajo los términos
de Creative Commons attribution Non Comercial License 3.0.

MONOGRÁFICO:

**Perspectivas en Macroecología: teoría y métodos para
la exploración de patrones y procesos ecogeográficos**

ecosistemas

REVISTA CIENTÍFICA DE ECOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE

ISSN 1697-2473 / Open access
disponible en www.revistaecosistemas.net

Una aproximación filogenética al estudio del dimorfismo sexual de tamaño en Felidae y la evaluación de la regla de Rensch

P.A. Martínez^{1,*}, T. Ferreira Amado¹, C.J. Bidau²

(1) Departamento de Botánica, Ecología e Zoología, Centro de Biociencias, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, Brasil.

(2) Parana y los claveles 3304, Garupa, Misiones, Argentina.

* Autor de correspondencia: : P.A. Martínez [pablo_sc82@hotmail.com]

> Recibido el 13 de octubre de 2013, aceptado el 14 de enero de 2014.

Martinez, P.A., Ferreira Amado, T., Bidau, C.J. 2014. Una aproximación filogenética al estudio del dimorfismo sexual de tamaño en Felidae y la evaluación de la regla de Rensch. *Ecosistemas* 23(1):27-36. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-1.05

El dimorfismo sexual de tamaño (SSD) es un fenómeno poco comprendido respecto a sus causas ontogenéticas y evolutivas, y generalizaciones como la regla de Rensch, que interpreta la relación del SSD con el tamaño corporal, no han sido satisfactoriamente fundamentadas. Escogimos la familia Felidae para realizar un estudio comparativo del SSD debido a su homogeneidad morfológica, sus características reproductivas y su rango de tamaños. Planteamos tres hipótesis: 1. la poliginia que ocurre en todas las especies de félidos predice un alto grado de SSD sesgado hacia los machos; 2. como existe una amplia varianza de tamaño corporal, se predice que, si la regla de Rensch se verifica, la sensibilidad de los métodos utilizados podrá detectarla en una muestra abarcando todo el rango de tamaños; 3. como el tamaño en los carnívoros se correlaciona con muchas variables ecológicas y de historia vital, si el SSD escala con el tamaño según la regla de Rensch, debería esperarse que el SSD se correlacionase también con algunas de estas variables. Construimos una base de datos de masa y longitud corporales de machos y hembras a partir del 90 % de las especies de Felidae. Estudiamos el SSD y su relación con el tamaño corporal, y realizamos comparaciones con características de historia vital, variables climáticas y geográficas de las especies usando contrastes filogenéticamente independientes (PICs). Los félidos mostraron niveles altos de SSD para la masa corporal, pudiendo esto ser resultado del comportamiento poliginico y el bajo/nulo cuidado parental masculino generalizados en la familia. El SSD no mostró relación con el tamaño del cuerpo, no corroborando por tanto la regla de Rensch: el SSD y la masa corporal poseen patrones de distribución filogenética absolutamente no coincidentes. Así también, el SSD no mostró relación con ninguna de los predictores analizados. Son necesarios un mayor número de estudios a nivel intraespecífico en las especies de amplia distribución para evaluar la variación geográfica de tamaño y su impacto sobre el SSD, así como para poder comprender los mecanismos que modulan el SSD en la familia.

Palabras clave: estado ancestral; estrategia reproductiva; felinos; señal filogenética**Martinez, P.A., Ferreira Amado, T., Bidau, C.J. 2014. A phylogenetic approach to the study of sexual size dimorphism in Felidae and an assessment of Rensch's rule. *Ecosistemas* 23(1):27-36. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-1.05**

Sexual size dimorphism (SSD) is a poorly understood phenomenon with respect to its ontogenetic and evolutionary causes, and generalizations such as Rensch's rule that interprets the relationship between SSD and body size, have not been satisfactorily supported. We chose the Felidae to perform a comparative study of SSD because of its morphological homogeneity, reproductive characteristics, and range of body sizes. We posed three hypotheses: 1. polygyny that occurs in all felid species predicts a high degree of male-biased SSD; 2. since a great variance in body size occurs, we predicted that, if Rensch's rule is verified, the sensibility of the employed methods will detect it in a sample comprising the whole size range; 3. since in Carnivora size is correlated with many ecological and life-history variables, if SSD scales with size according to Rensch's rule, it would be expected that SSD would be also correlated with some of these variables. We constructed a database of body masses and lengths of males and females of 90 % of the species of Felidae. We studied SSD and its relation to body size and performed comparisons with life-history, climatic, and geographic variables of all species using phylogenetically independent contrasts (PICs). Felids showed high levels of SSD for body mass which could be the result of the polygynic behaviour and low/null male parental care generalized in the family. SSD did not show a relationship with body size thus not supporting Rensch's rule: SSD and body mass have completely non-coincident phylogenetic distribution patterns. Aslo, SSD did not show any correlation with the analyzed predictors. A larger number of studies at the intraspecific level of species with large distributions is needed to evaluate geographic size variation and its impact on SSD and to understand the mechanisms that modulate SSD within the family.

Key words: ancestral state; cats; mating strategy; phylogenetic signal.

Introducción

Numerosas especies de prácticamente todos los grupos animales que incluyen formas dioicas, son sexualmente dimórficas (Darwin 1871; Fairbairn 2013). El dimorfismo sexual se manifiesta de muchas maneras que han sido incluidas en cinco categorías principales (Fairbairn 2013): dimorfismo de tamaño, de forma corporal, de forma y tamaño de los apéndices, de características tegumen-

tarias, y de coloración, a las que deberían agregarse las diferencias sexuales en el comportamiento. De estas categorías, el dimorfismo sexual de tamaño (SSD por las siglas en inglés de sexual size dimorphism) ha sido objeto de muchos estudios científicos que han intentado revelar sus causas próximas y últimas (Darwin 1871; Rensch 1950, 1960; Andersson 1994; Fairbairn 1997, 2013; Fairbairn et al. 2007) aunque en muchos aspectos el problema se mantiene como un enigma biológico (Fairbairn 2007).

El SSD puede estar sesgado hacia los machos (male-biased sexual size dimorphism, MBSSD, desde ahora MB) o las hembras (female-biased sexual size dimorphism, FBSSD, desde ahora FB). Por ejemplo, en mamíferos y aves los machos son usualmente mayores que las hembras aunque un buen número de excepciones ocurre en ambas clases (Ralls 1976; Andersson 1994; Lindenfors et al. 2007; Székely et al. 2007; Webb y Freckleton 2007). En vertebrados ectotérmicos la situación es aún más variable: en anfibios anuros por ejemplo, el SSD es casi siempre FB aunque un pequeño número de especies (< 5 %) exhiben machos mayores (Shine 1979; Kupfer 2007). En reptiles la situación es todavía más compleja (Shine 1994; Cox et al. 2007) y en los invertebrados, el SSD es casi universalmente de tipo FB (Fairbairn et al. 2007).

A partir de la publicación de "The Descent of Man and Selection in Relation to Sex" por Darwin (1871), el SSD ha sido considerado esencialmente como producto de la acción de la selección sexual en el sentido darwiniano de competición intrasexual por el acceso a la pareja en uno de los sexos, y la elección o preferencia por parte del otro (Trivers 1972; Andersson 1994; Isaac 2005; Dale et al. 2007). Sin embargo, la selección natural clásica también puede explicar el SSD si favoreciese diferentes tamaños corporales para adecuar los sexos a diferentes papeles ecológicos o de utilización de nicho, o si competencia alimentaria ocurre entre machos y hembras (Hedrick y Temeles 1989; Shine 1989; Andersson 1994; Mysterud 2000; Isaac 2005). Es importante destacar que la divergencia de nicho o segregación sexual entre hembras y machos probablemente no sea independiente de la diferenciación que ambos sexos experimentan en sus papeles reproductivos (Hedrick y Temeles 1989; Shine 1989, 1991; Fairbairn 2007) y en muchos casos, es muy difícil separar los efectos de uno u otro tipo de selección: ¿es el SSD el que favorece la segregación sexual o viceversa? En este sentido, es importante recordar la definición propuesta.

Dos problemas fundamentales en relación al SSD son su significado en términos adaptativos, y el papel desempeñado por las restricciones genéticas implicadas por el hecho de que ambos sexos compartan los mismos genomas (Fairbairn 1997, 2007). Si bien es importante en una primera aproximación, el verificar la existencia de SSD en un grupo y describir su dirección y magnitud, lo esencial es detectar aquellos factores que pueden estar determinándolo y afectándolo (características ecológicas, geográficas y de historia vital) así como establecer de que forma el grado de SSD puede a su vez influir sobre características de los organismos. (Moors 1980; Leutenegger y Cheverud 1982; Weckerly 1998; Isaac 2005; Blanckenhorn et al. 2006).

Un problema importante y controvertido, es la relación (alométrica o no) entre el SSD y el tamaño corporal. La regla de Rensch (Rensch 1950, 1960) propone que la cantidad de SSD tiende a aumentar con el incremento del tamaño medio en taxa con MB, y decrece si las hembras son mayores (Abouheif y Fairbairn 1997; Fairbairn 1997, 2005; Fairbairn et al. 2007; Bidau y Martí 2008). Se ha propuesto que estos dos patrones conflictivos serían parte de la misma tendencia involucrando un mayor cambio evolutivo en los machos así como fuerte covariación del tamaño entre los sexos debido a correlaciones genéticas (Fairbairn 1997, 2005; Lindenfors et al. 2007). La tendencia alométrica ha sido relativamente bien documentada entre especies de grupos donde los machos tienen mayor tamaño (en especial, vertebrados) aunque presenta numerosas excepciones (Andersson 1994; Colwell 2000; Székely et al. 2004; Webb y Freckleton 2007; Stephens y Wiens 2009). Asimismo, cuando las hembras son el sexo mayor, la verificación de la regla de Rensch casi no ha encontrado evidencia en su favor (Tubaro y Bertelli 2003; Lindenfors et al. 2007; Webb y Freckleton 2007). En el orden Carnívora se han realizado muchos estudios sobre tamaño corporal (p. ej. Gittleman 1985, 1986; Geffen et al. 1996; Webster et al. 2004), aunque estudios de SSD a gran escala involucrando familias son raros o han estado limitado a unas pocas o una única especie (Ej. Oliveira et al. 2005; Rozhnov y Abramov 2006).

Felidae es una familia del Orden Carnívora de distribución mundial que incluye aproximadamente 36 especies (Nowell y Jackson 1996). Constituyen un grupo muy diverso con respecto a características tales como tamaño corporal, aspectos de la historia vital, estrategias reproductivas, hábitat y hábitos alimentarios y muchas de sus especies revisten alto interés desde el punto de vista de su conservación (Nowell y Jackson 1996; Turner 1997; Sunquist y Sunquist 2002). No se ha desarrollado hasta la fecha ningún estudio a gran escala de la familia en relación al SSD, ni han sido hasta ahora analizadas en detalle sus posibles correlaciones con características de historia vital, ecológicas y geográficas, aunque los efectos del tamaño corporal han sido relativamente mejor estudiados (Diniz-Filho 2004; Diniz-Filho y Nabout 2009). En el presente trabajo se testan y discuten tres hipótesis generales: (i) La poliginia que ocurre en todas las especies de félidos predice un alto grado de SSD sesgado hacia los machos, (ii) dado que existe una muy amplia varianza de tamaño corporal en la familia, se predice que si la regla de Rensch se verifica, la sensibilidad de los métodos utilizados para su análisis podrá detectarla en una muestra que abarque todo el rango de tamaño y (iii) considerando que el tamaño corporal está correlacionado en los carnívoros con muchas variables ecológicas y de historia vital, si el SSD escala con el tamaño como predice la regla de Rensch, deberíamos esperar que el SSD se correlacionase también con algunas de estas variables. Siendo así, nuestras objetivos han sido analizar usando una aproximación filogenética, el grado de dimorfismo sexual de tamaño y su escalamiento con el tamaño corporal, la ocurrencia de la regla de Rensch, y las posibles correlaciones del dimorfismo sexual con factores reproductivos y ecológicos a fin aportar nuevos conocimientos al significado del SSD en la familia y los carnívoros en general.

Materiales y métodos

Colecta de datos

Se construyó una base de datos de masas corporales (MC) y longitudes de cabeza y cuerpo (CC) de especies y subespecies de félidos (Tabla 1) basados en datos de Sunquist y Sunquist (2004) y referencias allí citadas. Debido a que puede ocurrir variación geográfica significativa de MC y CC especialmente en especies con grandes distribuciones, se registró la variación subespecífica en algunos casos donde la información estaba disponible (p. ej. *Panthera tigris*; Tabla 1).

El cociente entre las medias aritméticas de los tamaños corporales de machos y hembras, y $\log_{10}[\text{tamaño macho}/\text{tamaño hembra}]$ fue usado para calcular el SSD de ambos estimadores de tamaño (MC y CC) (Fairbairn 2007). Una especie fue considerada dimórfica cuando la diferencia de tamaño fue mayor del 10 % (equivalente a $\log_{10}[\text{tamaño macho}/\text{tamaño hembra}] = \pm 0.0414$ (Lindenfors et al. 2007)). De acuerdo a este criterio, menos del 40 % de las especies fueron dimórficas para CC y por lo tanto no se utilizaron para el análisis de la regla de Rensch ni la correlación con variables de historia de vida y geográficas.

Análisis de la regla de Rensch a partir de PIC

Para testar la regla de Rensch se realizó la regresión entre $\log_{10}(\text{tamaño del macho})$ sobre $\log_{10}(\text{tamaño de la hembra})$ (Abouheif y Fairbairn 1997; Fairbairn 1997); de acuerdo con ello, la regla de Rensch se verifica cuando la pendiente de regresión b es significativamente > 1.0 , mientras que pendientes < 1.0 indican su inversión (Abouheif y Fairbairn 1997; Fairbairn 1997). Asimismo, si la intersección a no se desvía de cero, la relación entre los tamaños de machos y hembras es isométrica, si $a \neq 0$ la relación es alométrica, y - dependiendo del signo de a - las hembras son en promedio mayores o menores que los machos (Ranta et al. 1994). Los modelos de regresión tipo I, como cuadrados mínimos (OLS), son inadecuados para este tipo de análisis, dado que x (aquí, la media del tamaño de la hembra) es estimado con error.

Tabla 1. Especies y subespecies de félidos con sus respectivos nombres vulgares analizadas en el presente trabajo. Se indican los valores medios de masa corporal y longitud de cabeza y cuerpo así como los respectivos índices de dimorfismo sexual de tamaño calculados el cociente de las medias aritméticas del tamaño de machos y hembras.

Table 1. Felid species and subspecies analyzed in this paper with their respective common names. Mean body masses and head plus body lengths are indicated, as well as the respective sexual dimorphism indices calculated as the ratio between the arithmetic means of male and female size.

ESPECIE	NOMBRE VULGAR	MASA CORPORAL (kg)			CABEZA Y CUERPO (mm)		
		MACHO	HEMBRA	M/H MC	MACHO	HEMBRA	M/H CC
<i>Acinonyx jubatus</i>	Cheetah	43	38	1.13	1245	1265	0.98
<i>Caracal aurata</i>	African golden cat	12.5	6.2	2.02	—	—	—
<i>Caracal caracal</i>	Caracal	13	10	1.3	839	819.5	1.02
<i>Felis chaus</i>	Jungle cat	6.1	4.2	1.45	795	700	1.14
<i>Felis margarita</i>	Sand cat	2.75	2.25	1.22	500	455	1.1
<i>Felis nigripes</i>	Black-footed cat	1.85	1.2	1.54	428.5	384	1.12
<i>Felis silvestris bieti</i>	Chinese mountain cat	9	6.5	1.38	—	—	—
<i>Felis silvestris lybica</i>	African wild cat	5	4	1.25	567.5	513	1.11
<i>Felis silvestris ornata</i>	Asiatic wildcat	3.5	2.7	1.3	515	525	0.98
<i>Felis silvestris silvestris</i>	European wildcat	5	3.5	1.43	595	535	1.11
<i>Leopardus geoffroyi</i>	Geoffroy's cat	4.8	4.2	1.14	660	587.5	1.12
<i>Leopardus guigna</i>	Kodkod	2.5	2.2	1.14	454	442	1.03
<i>Leopardus pardalis</i>	Ocelot	10.75	9.1	1.18	827.5	799.5	1.04
<i>Leopardus tigrinus</i>	Oncilla	2.5	2.1	1.19	485.5	457	1.06
<i>Leopardus wiedii</i>	Margay	—	—	—	626	548	1.14
<i>Leptailurus serval</i>	Serval	12	10.4	1.15	835	787.5	1.06
<i>Lynx canadensis</i>	Canada lynx	10.7	8.9	1.2	892	844	1.06
<i>Lynx lynx</i>	Eurasian lynx	21.6	18.1	1.19	1120	1075	1.04
<i>Lynx pardinus</i>	Iberian lynx	12.8	9.3	1.38	783.5	728.5	1.08
<i>Lynx rufus</i>	Bobcat	11.1	7.5	1.48	803	730	1.1
<i>Neofelis nebulosa</i>	Clouded leopard	18.55	13.17	1.41	946.5	813	1.16
<i>Otocolobus manul</i>	Manul	4.4	3	1.47	555	550	1.01
<i>Panthera leo leo</i>	African lion	181	126	1.44	1794.5	1854	0.97
<i>Panthera leo persica</i>	Asiatic lion	175	115	1.52	—	—	—
<i>Panthera onca</i>	Jaguar	57	42	1.36	1402.5	1315	1.07
<i>Panthera pardus</i>	Leopard	58	37.5	1.65	1142.5	1090	1.32
<i>Panthera tigris altaica</i>	Amur tiger	243	133.5	1.82	—	—	—
<i>Panthera tigris amoyensis</i>	South China tiger	95	72.5	1.31	—	—	—
<i>Panthera tigris balica</i>	Bali tiger	155.5	107.5	1.45	—	—	—
<i>Panthera tigris corbetti</i>	Indo-Chinese tiger	172.5	115	1.5	—	—	—
<i>Panthera tigris sondaica</i>	Javan tiger	120.5	95	1.27	—	—	—
<i>Panthera tigris sumatrae</i>	Sumatran tiger	120	92.5	1.3	—	—	—
<i>Panthera tigris tigris</i>	Bengal tiger	219	130	1.68	1965	1615	1.22
<i>Panthera tigris virgata</i>	Caspian tiger	205	110	1.86	—	—	—
<i>Panthera uncia</i>	Snow leopard	50	37.5	1.33	1110	1027.5	1.08
<i>Pardofelis badia</i>	Bornean bay cat	—	—	—	645	533	1.21
<i>Pardofelis marmorata</i>	Marbled cat	5	3.1	1.61	—	—	—
<i>Pardofelis temminckii</i>	Asiatic golden cat	14.9	8.5	1.75	900	835.5	1.08
<i>Prionailurus bengalensis</i>	Leopard cat	3.65	2.75	1.33	590	521.5	1.13
<i>Prionailurus bengalensis iriomotensis</i>	Iriomote cat	4.2	3.2	1.31	—	—	—
<i>Prionailurus planiceps</i>	Flat-headed cat	1.9	1.7	1.12	483.5	470	1.03
<i>Prionailurus rubiginosus</i>	Rusty-spotted cat	1.55	1.1	1.41	—	—	—
<i>Prionailurus viverrinus</i>	Fishing cat	11.5	6.5	1.77	707.5	695.5	1.02
<i>Puma concolor</i>	Puma	62.5	41	1.52	1375	1180	1.17
<i>Puma yaguarondi</i>	Jaguarondi	5.9	4.4	1.34	672.5	632.5	1.06

Por lo tanto, la inclinación de la recta b y su intervalo de confianza son estimados también con error, siendo recomendados los modelos de regresión tipo II (Fairbairn 1997). Siendo así, se utilizó regresión de eje mayor reducido (RMA por sus siglas en inglés, *reduced major axis*) para estimar las pendientes de la relación $\log_{10}(\text{tamaño del macho})/\log_{10}(\text{tamaño de la hembra})$. Se utilizó el estadístico T de Clarke con grados de libertad ajustados, para probar la hipótesis nula de que la pendiente de regresión ($bRMA$)= 1.0 (Clarke 1980; McArdle 1988); se calcularon intervalos de confianza al 95 %. Las regresiones entre $\log_{10}(\text{tamaño macho}/\text{tamaño hembra})$ y $\log_{10}(\text{tamaño hembra})$ se realizaron por el método de cuadrados mínimos ordinarios (ordinary least squares, OLS) debido a que la regresión RMA en este caso, contradice los otros métodos y es estadísticamente inválida (Smith 1999). Para determinar diferencias entre MC y CC de machos y hembras, y entre SSD para MC y CC, se utilizó el test t de muestras pareadas.

Para analizar la relación del SSD con el tamaño corporal con regresión RMA se utilizó el método de contrastes filogenéticamente independientes (Felsenstein 1985), ya que en muchos casos las especies no pueden ser consideradas como extraídas independientemente de la misma distribución debido a su pertenencia a una filogenia jerárquica. El método de contrastes filogenéticamente independientes (PICs por sus siglas en inglés, *phylogenetically independent contrasts*; Felsenstein 1985) fue desarrollado para tomar en consideración la no dependencia filogenética. El método corrige la falta de independencia filogenética entre observaciones haciendo comparaciones de las características bajo estudio (estimadores de tamaño corporal y dimorfismo sexual en nuestro caso) a través de cada bifurcación nodal, transformando los datos en contrastes independientes. Para este propósito, los análisis de contrastes independientes fueron realizados con el paquete *Caper* (Orme et al. 2011) en R 2.15.3 usando la función *crunch*, y se usó el método de Pagel (1992) para estimar los contrastes en las politomías. Se realizaron dos métodos de regresiones diagnósticas para evaluar la robustez de los métodos de contrastes (Garland et al. 1992; Purvis y Rambaut 1995): (i) estimación del valor del nodo y (ii) estimación del desvío estándar del valor nodal. En caso de existir outliers en los contrastes, estos fueron retirados de los modelos.

Cada contraste independiente es una medida estandarizada de la divergencia evolutiva experimentada por dos especies hijas respecto a un ancestro hipotético (Garland 1992); entonces, el uso de pruebas t de muestras pareadas es útil para comparar contrastes independientes de machos y hembras para testear diferencias entre sexos de la mínima cantidad de divergencia evolutiva (Abouheif y Fairbairn 1997). De este modo, diferencias significativas que indiquen que los contrastes masculinos exceden a los femeninos, implican consistencia con la regla de Rensch. Por lo tanto, se usaron tres criterios simultáneos para determinar consistencia con la regla de Rensch: pendiente de la regresión RMA, inclusión o no del valor de $b=1.0$ dentro del 95 % CI, y significación de la prueba t pareada de contrastes masculinos y femeninos.

Fue construido un árbol filogenético, cuya topología fue establecida a partir de la reciente filogenia de Nyakatura y Bininda-Emonds (2012), con la ayuda del software Mesquite (Maddison y Maddison 2011), incluyendo 31 especies y 16 subespecies de félidos (Fig. 1). La longitud de las ramas puede tener un efecto importante en la estimación de contrastes independiente (Garland et al. 2005), dado que idealmente, los caracteres de interés dentro de un árbol filogenético deberían cambiar proporcionalmente a los tiempos de divergencia (Blomberg et al. 2003; Garland et al. 2005). Se usaron los tiempos de divergencia establecidos por Nyakatura y Bininda-Emonds (2012) para los diferentes linajes, como medida de la longitud de rama.

Señal filogenética y reconstrucción de caracteres

La tendencia de organismos relacionados evolutivamente a parecerse entre sí es llamada "señal filogenética" (Blomberg et al. 2003). Para calcular la cantidad de señal filogenética, Blomberg et

al. (2003) desarrollaron un test de aleatorización que introdujo un estadístico descriptivo (K). El parámetro K varía de 0 a infinito, cuando $K=0$ es que no existe señal filogenética en la característica, $K=1$ la característica evoluciona de acuerdo al movimiento browniano, y un $K>1$ significa que las características son más similares entre los taxones filogenéticamente próximos de lo esperado por movimiento browniano. Aplicamos este método usando el paquete *Picante* in R 2.15.3. Los estados ancestrales (Cunningham 1999; Losos 1999; Webster y Purvis 2002; Finarelli y Flynn 2006) de SSD y masa corporal, se reconstruyeron con el método de parsimonia en Mesquite.

Efecto de variables geográficas, ecológicas y historia vital en la MC y SSD a partir de PIC

Se analizó las posibles correlaciones entre MC y SSD con características geográficas, ecológicas y de historia vital, realizamos PICs con un conjunto de variables seleccionadas. Utilizamos las siguientes variables independientes: AE= área de la especie; HR= home range; HRI= home range individual; DP= densidad poblacional; TG= tiempo de gestación; TC= tamaño de camada; LM= longevidad máxima; EMF= edad de maduración femenina; EMM= edad de maduración masculina; ED= edad de destete; PM= precipitación media anual; TM= temperatura media anual; ERM= evapotranspiración real media; y EPM= evapotranspiración potencial media. Las variables fueron obtenidas de la base de datos PANTHERIA (Jones et al. 2009), de Sunquist y Sunquist (2002), Nowell y Jackson (1996) y referencias contenidas en los mismos.

Resultados

Variación de la masa corporal y la longitud en los félidos

Los félidos varían ampliamente en tamaño corporal. La MC media osciló entre 1.1/1.55 kg en hembras y machos de *Pronailurus rubiginosus*, y 133.5/243 kg en *Panthera tigris altaica* (Tabla 1). Las MC de machos y hembras están correlacionadas significativamente ($r^2= 0.992$, $t= 64.93$, $gl=41$, $p< 0.001$). Con respecto a CC, el gato más pequeño es *Felis nigripes*, con medias de 384/428.5 mm para machos y hembras respectivamente, mientras que los machos mayores pertenecen a *Panthera tigris tigris* (1.965 mm) y las hembras más largas, a *Panthera leo* (1.854 mm) (Tabla 1). CC está significativamente correlacionada entre machos y hembras ($r^2= 0.98$, $t= 34.44$, $gl= 30$, $p< 0.001$). Pruebas t de muestras pareadas revelaron diferencias altamente significativas de MC y CC entre machos y hembras (Tabla 2).

Dimorfismo sexual de tamaño

Los félidos mostraron niveles relativamente altos de SSD para MC con un valor medio de 1.44. En todos los casos el dimorfismo fue MBSSD. El taxón más dimórfico fue el gato africano dorado, *Caracal auratus* (SSD= 2.02) y el menos dimórfico, el gato de cabeza plana *Pronailurus planiceps* (SSD= 1.12) (Tabla 1). De todos modos, todos los taxa pueden considerarse sexualmente dimórficos de acuerdo al criterio del 10 % (ver Materiales y Métodos). Con respecto a CC, los valores fueron invariablemente menores que los del SSD para MC (Tabla 1). El SSD medio fue de 1.09 con un máximo de 1.22 en *Panthera tigris tigris*, y un mínimo de 0.97 en el león africano *P. leo* (Tabla 1). De acuerdo al criterio del 10 %, 63 % de las especies no serían consideradas dimórficas respecto a CC. Los índices de SSD para MC y CC son significativamente diferentes como lo demuestra la prueba t para muestras pareadas (Tabla 2). Sin embargo, ambas medidas de dimorfismo están significativamente correlacionadas ($r^2= 0.152$, $t= 2.32$, $df= 30$, $p= 0.027$).

La regla de Rensch

Con el propósito de constatar si los félidos siguen la regla de Rensch, realizamos regresiones RMA a partir de los valores de contrastes obtenidos por PICs de MC de machos versus hembras, y testeamos la hipótesis nula de que $bRMA= 1.0$. Los resultados se muestran en la Tabla 3. Las pendientes RMA no fueron estadísticamente diferentes de 1.0 indicando que los félidos no se ajustan a la regla de Rensch.

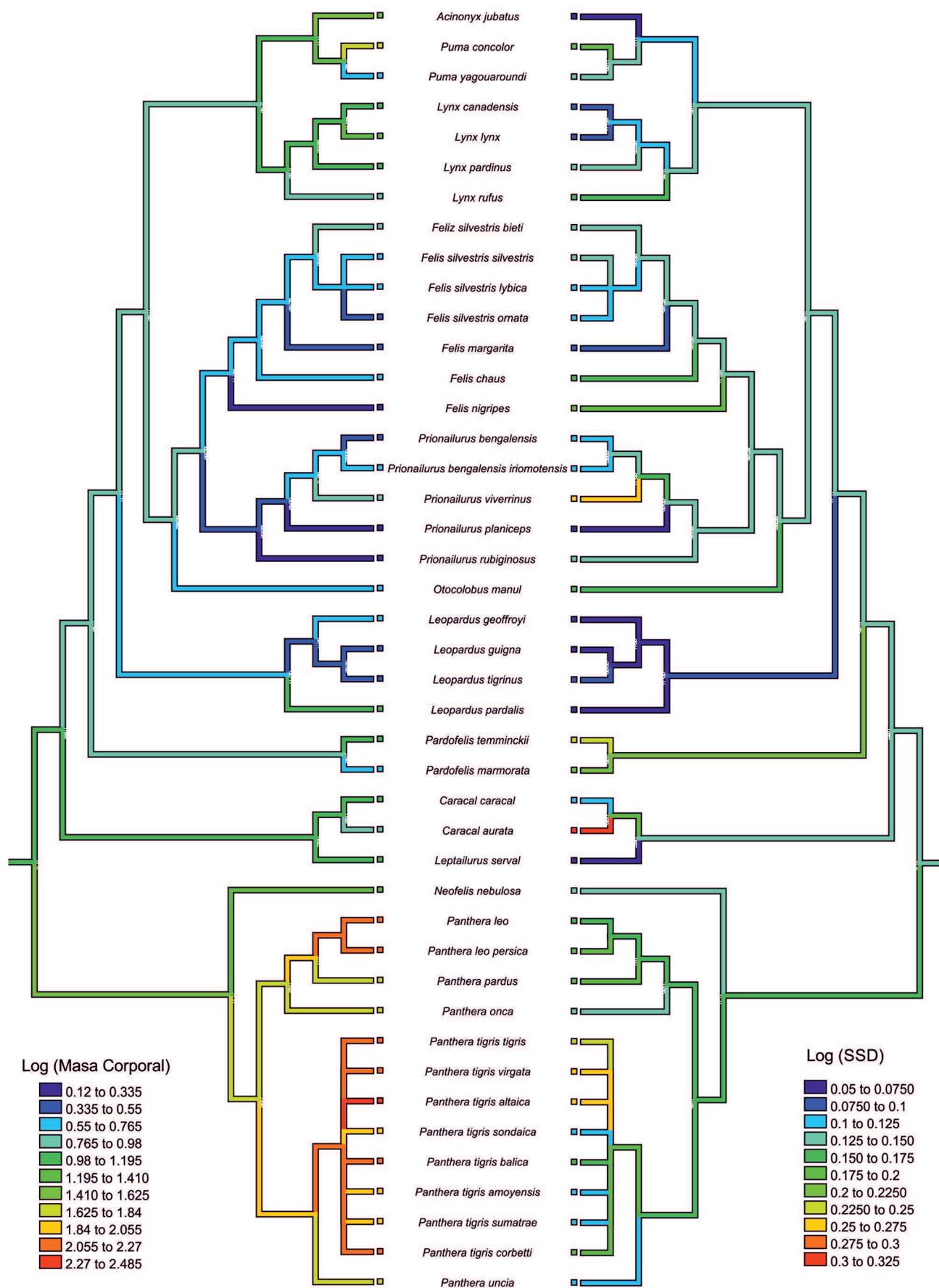


Figura 1. Reconstrucción de los cambios evolutivos en masa corporal y dimorfismo sexual de tamaño (SSD) mapeados en la filogenia de Nyakatura y Bininda-Edmonds (2012). Los colores de las ramas del árbol indican el valor de masa corporal y SSD: en azul se muestran los valores bajos y en rojo los valores altos para cada una de las variables.

Figure 1. Reconstruction of the evolutionary changes in body mass (MC) and sexual size dimorphism (SSD) mapped on the phylogeny of Nyakatura and Bininda-Edmonds (2012). Colors of the tree branches indicate the values of body mass and SSD: low values in blue and high values in red for each variable.

La no consistencia con la regla de Rensch es apoyada por el test t de muestras pareadas entre los contrastes independientes de masa corporal masculinos y femeninos, que no reveló diferencias significativas entre sexos ($t=0.46$; $gl=35$; $p=0.65$). Asimismo, el intervalo de confianza calculado incluye el valor 1.0 (Tabla 3). Por último, las regresiones OLS a partir de los contrastes independientes de \log_{10} (MC machos/MC hembras) vs. \log_{10} (MC hembras) mostraron pendientes no diferentes de 0 (MC, $bOLS=0.031$, $p=0.369$). El mapeamiento de la MC y el SSD en la filogenia construida, mostró una falta de congruencia en los cambios evolutivos de ambas características (Fig. 1) reforzando la idea de que en los félidos, el SSD no se relaciona alométricamente con la masa corporal.

Tabla 2. Pruebas t de muestras pareadas entre la masa corporal (MC) y la longitud de cabeza y cuerpo (CC), y entre los índices de dimorfismo sexual de tamaño para MC (MC SSD) y CC (CC SSD). t, estadístico t de Student; gl, grados de libertad, p, significación estadística.

Table 2. Paired samples t-tests between body mass (MC) and head plus body length (CC), and between the sexual dimorphism indexes for MC (MC SSD) and CC (CC SSD). t, Student's t-statistic; gl, degrees of freedom; p, statistical significance.

COMPARACION	t	gl	p
MC machos vs MC hembras	14.94	42	< 0.001
CC machos vs CC hembras	7.42	30	< 0.001
MC SSD vs CC SSD	8.80	30	< 0.001

Tabla 3. Regresión de eje mayor reducido (RMA) de \log_{10} (masa corporal macho) vs \log_{10} (masa corporal hembra) para las especies de félidos estudiadas en este trabajo. Se presentan los resultados de los análisis aplicados a partir de los datos originales y los datos de contrastes independientes. r^2 , coeficiente de determinación; a, intersección eje y; b, pendiente; 95 % CI, intervalos de confianza del 95 %; p, significación estadística.

Table 3. Reduced major axis regression (RMA) of \log_{10} (male body mass) vs \log_{10} (female body mass), and \log_{10} (male head plus body length) vs \log_{10} (female head plus body length) for the felid species studied in this paper. The results of the analyses performed on original data and independent contrasts, are shown. r^2 , coefficient of determination; a, y-axis intersection; b, slope; 95 %CI, 95 % confidence intervals; p, statistical significance.

Análisis	r^2	a (95 % CI)	b (95 % CI)	gl	p
Datos Originales	0.99	0.111(0.074-0.147)	1.031(1.020-1.060)	30.76	0.350
PIC	0.96	0.002(-0.016-0.013)	1.034(0.961-1.104)	25.63	0.685

Tabla 4. Señal filogenética para estimadores de tamaño corporal y dimorfismo sexual de tamaño calculada según el método de Blomberg et al. (2003). K, estadístico descriptivo; p, significación estadística.

Table 4. Phylogenetic signal for body size and sexual size dimorphism estimators according to the method of Blomberg et al. (2003). K, descriptive statistic; p, statistical significance.

CARÁCTER	K	p
Masa corporal machos	1.78	<0.001
Masa corporal hembras	1.87	<0.001
Masa corporal combinada	1.82	<0.001
SSD para masa corporal	0.30	0.038

Señal filogenética

La masa corporal del macho, la hembra y combinada de ambos sexos mostraron una fuerte señal filogenética, teniendo un $K>1$, siendo las características más similares de lo esperado por evolución browniana en especies próximas filogenéticamente. El SSD también mostró señal filogenética, entretanto esta fue relativamente baja, siendo el $K=0.3$ (Tabla 4).

Correlaciones con variables geográficas, ecológicas y de historia vital

Exploramos la correlaciones de MC y el SSD con las variables descritas en Materiales y Métodos a partir de PICs. La MC combinada de machos y hembras, así como la MC de cada sexo por separado fueron empleadas en los análisis. Sin embargo, como los resultados para las tres variables fueron invariablemente coincidentes desde el punto de vista estadístico, solo los resultados de la primera son mostrados en la Tabla 5. MC se correlacionó significativamente con seis variables de historia vital: HRI, ED, TG, EMF, EMM Y LM, aunque no con predictores geográficos o climáticos (Tabla 5). Contrariamente, el SSD no mostró correlación alguna con las variables analizadas (Tabla 5).

Discusión

La ocurrencia del dimorfismo sexual históricamente ha sido atribuida mayormente a la selección sexual desde la formulación de la teoría por Darwin (1871), aunque hoy día sabemos que en muchos casos la selección natural puede generar dimorfismo en una variedad de situaciones (Mayr 1972; Shine 1991; Isaac 2005). Lo anterior parecería implicar que la selección natural tal y como fue formulada por Darwin (1859) y la selección sexual son procesos básicamente diferentes. En principio, la teoría darwiniana de la selección sexual o "selección en relación al sexo" fue planteada por Darwin (1871) como una consecuencia de la competencia por la reproducción aunque luego la consideró como el resultado de la competencia por la pareja, que es la definición más usual en la actualidad (Carranza 2009, 2010). Así mismo, Darwin (1859) definió a la selección natural en términos de supervivencia y desarrolló el concepto de selección sexual para interpretar la evolución de los llamados "caracteres sexuales secundarios" que no contribuirían obviamente a la supervivencia (Carranza 2009). Usualmente, se divide a la selección sexual en dos procesos aparentemente simples: la selección intrasexual en que individuos del mismo sexo compiten de diferentes modos por el acceso a individuos del sexo opuesto, y la selección intersexual o epigámica que involucra la elección de miembros de un sexo por los del otro (Darwin 1871; Ralls 1977; Andersson 1994; Savalli 2001; Kokko et al. 2006; Clutton-Brock 2007, 2009). Es importante destacar que al discutir la selección intrasexual Darwin (1871) puso más énfasis en los machos que en las hembras, y a la inversa en relación epigámica, en todo momento dejó en claro que ambos procesos podían ocurrir en los dos sexos (Clutton-Brock 2007, 2009, 2010; Carranza 2009). A pesar de ello, la selección sexual es probablemente la teoría más controvertida de todas las formuladas por Darwin (Wallace 1889; Fisher 1930; Huxley 1938; Mayr 1972; Maynard Smith 1991; Andersson 1994; Clutton-Brock 2007; Shuker 2010) con intensos debates en la actualidad que van desde propuestas de reformular la teoría, hasta negar su existencia y proponer teorías sustitutas (Roughgarden et al. 2006; Kavannagh 2006; Carranza 2009, 2010; Clutton-Brock 2010; Roughgarden 2009; Roughgarden y Akçay 2010; Rosvall 2011). De todos modos, la teoría de la selección sexual darwiniana continúa hoy robusta con sus agregados y modificaciones desde su formulación original. Existen sin embargo dificultades de varios tipos al tratar de diferenciar la selección sexual de la natural (ver Introducción) y varios autores han propuesto el abandono de la distinción entre los dos tipos de selección y concentrarse como indica Clutton-Brock (2010) "on contrasts in the components, intensity and targets of selection between males and females". Esta posición es similar a la adoptada por Carranza (2009) como se ha discutido en la Introducción.

Tabla 5. Resultados de los análisis de contrastes independientes de la masa corporal y el Dimorfismo sexual de Tamaño de la masa corporal (MC SSD) con variables geográficas, climáticas y de historia vital. Las correlaciones significativas son mostradas en negrita.

Table 5. Results of the correlation analyses of independent contrasts between body mass (MC) and sexual size dimorphism (SSD) and geographic, climatic, and life-history variables. Significant correlations are shown in bold type.

Característica	Variable	Abreviatura	t	r ²	p
Masa Corporal	Temperatura media anual	TM	-0.58	0.01	0.563
	Precipitación media anual	PM	-0.86	0.02	0.396
	Evapotranspiración Real Media	ERM	-0.42	0.01	0.681
	Evapotranspiración Potencial	EPM	-0.44	0.01	0.666
	Area de la Espécie	AE	0.33	0.08	0.741
	Densidad Poblacional	DP	-1.23	0.13	0.249
	Home Range	HR	0.08	0.00	0.935
	Home Range Individual	HRI	5.92	0.70	<0.001
	Edad de Destete	ED	5.22	0.51	<0.001
	Tiempo de Gestación	TG	5.35	0.52	<0.001
	Tamaño de la Camada	TC	0.22	0.00	0.828
	Edad de Maduración Femenina	EMF	6.20	0.64	<0.001
	Edad de Maduración Masculina	EMM	3.68	0.39	0.001
	Longevidad Máxima	LM	3.45	0.31	0.001
	MC SSD	Temperatura media anual	TM	1.31	0.05
Precipitación media anual		PM	1.83	0.10	0.077
Evapotranspiración Real Media		ERM	1.94	0.11	0.062
Evapotranspiración Potencial		EPM	1.36	0.06	0.183
Area de la Espécie		AE	-1.47	0.07	0.154
Densidad Poblacional		DP	1.46	0.18	0.174
Home Range		HR	-1.48	0.07	0.152
Home Range Individual		HRI	-0.98	0.01	0.344
Edad de Destete		ED	-0.36	0.00	0.723
Tiempo de Gestación		TG	-0.58	0.01	0.557
Tamaño de la Camada		TC	-0.43	0.01	0.671
Edad de Maduración Femenina		EMF	0.91	0.04	0.373
Edad de Maduración Masculina		EMM	0.95	0.04	0.354
Longevidad Máxima		LM	0.31	0.00	0.759

Dos generalizaciones han sido hechas tradicionalmente con respecto al SSD: (1) El SSD aumenta con el grado de poliginia, y (2) Las especies de mayor tamaño son más dimórficas (Reiss 1989; Andersson 1994; Fairbairn 2007). En el caso de los félidos, nuestros resultados mostraron índices de dimorfismo sexual relativamente altos si se los compara con los de otros grupos de carnívoros como la familia Canidae. En estos últimos, los valores de SSD para masa corporal muestran una 1.17 (Bidau y Martínez, datos no publicados) en tanto que en los félidos de nuestra muestra, la media es de 1.41 lo que es comparable con otros grupos de

mamíferos altamente dimórficos y poligínicos en donde el SSD varía principalmente entre 1.20 y 1.80 (Weckerly 1998). Una posible explicación de esta diferencia puede ser el hecho de que todos los cánidos son esencialmente monógamos (Kleiman 1977; Wittenberger y Tislon 1980) mientras que todos los félidos son poligínicos mostrando poliginia social o estrategia multi-macho (Isvaran y Clutton-Brock 2007). La poliginia llevaría a selección sexual de mayor tamaño y armamento en los machos que combaten entre sí por el acceso a las hembras (Ej: Lindford 2002; Plard et al. 2011). En el caso de félidos, realizamos una comparación entre el SSD de 11 especies socialmente poligínicas y 7 con estrategia multi-macho reveló valores medios de dimorfismo sexual de 1.41 y 1.32, respectivamente. Sin embargo, el coeficiente de variación de las primeras fue de CV= 14.4 (1.14-1.77) y el de las segundas, CV= 4.0 (1.25-1.43) siendo las diferencias entre las medias de SSD, no significativa ($t= 0.98$; $gl= 16$; $p= 0.35$). Estos resultados no permiten ninguna conclusión respecto de la influencia de distintos tipos de estrategias de apareamiento sobre el SSD. Asimismo, la influencia de la poliginia en el grado de SSD muestra varias excepciones. Por ejemplo, a nivel de Orden, Lindenfors et al. (2007) solo pudieron demostrar una correlación positiva significativa entre SSD y grado de poliginia en Primates y posiblemente, Artiodactyla. Carnívora, que muestra un amplísimo rango de estrategias de apareamiento, no mostró ninguna asociación significativa en este sentido (Lindenfors et al. 2007). Las causas de estas discrepancias pueden radicar en que la selección sexual per se no puede explicar el SSD sino solo una fracción del mismo (Isaac 2005). Existe la posibilidad de que la selección natural, por ejemplo a través de la selección de fecundidad contrarreste en parte los efectos potenciales de la selección sexual produciendo índices de SSD menores de lo esperado (Lindenfors 2002; Lindenfors et al. 2007) o bien factores ambientales incidan sobre la mortalidad diferencial asociada al tamaño entre machos y hembras (Loison et al. 1999) y, adicionalmente, el papel de la elección femenina en especies poligínicas no ha sido adecuadamente incluido en los distintos modelos existentes (Kirkpatrick 1987; Clutton-Brock 2007, 2009).

La posible relación alométrica (scaling) entre el dimorfismo sexual de tamaño y el tamaño medio del cuerpo, ha sido controvertida desde que dicha asociación fue planteada originalmente por Bernhard Rensch (1950, 1960), no solo respecto de su mecanismo causal sino de la generalidad de su existencia en animales. La relación ha sido llamada regla de Rensch por Abouheif y Fairbairn (1997) y su cumplimiento depende de que exista una mayor variación en dimensiones corporales de los machos con respecto a las hembras. Aún dejando de lado el importante hecho de que casi toda la evidencia disponible no apoya la regla de Rensch cuando las hembras constituyen el sexo de mayor tamaño (Fairbairn 1997; Tubaro y Bertelli 2003; Webb y Freckleton 2007; Stephens y Wiens 2009), la propia validez general de la regla y los mecanismos putativos responsables, en aquellos casos en que esta tendencia se verifica, permanecen en duda. Esto se debe a varios factores entre los que figura en forma prominente el hecho de que ninguno de los mecanismos evolutivos propuestos para explicar el escalamiento de SSD con el tamaño corporal, resulta satisfactorio. Habitualmente, se ha considerado a la selección sexual como el factor predominante detrás del escalamiento entre el SSD y el tamaño corporal (Hedrick y Temeles 1989; Fairbairn 1997, 2005; Székely et al. 2004; Dale et al. 2007; Lindenfors et al. 2007). El SSD puede ser explicado de forma relativamente simple por la selección sexual (Maynard Smith 1982, 1999; Reiss 1989) sin embargo, la relación alométrica entre SSD y tamaño requiere una mayor variabilidad en tamaño en machos, y una respuesta diferencial a la selección de tamaño corporal en machos y hembras aún cuando ambos sexos comparten la mayor parte de los genes responsables por este carácter (Fairbairn 1997). Esta última hipótesis carece de sustento empírico y otros modelos planteados tampoco son convincentes (Reiss 1986, 1989).

Muchos estudios realizados para analizar la regla de Rensch han sido aplicados de un modo tan amplio desde el punto de vista taxonómico que sus resultados, a favor o en contra de la regla, pierden sentido. Por ejemplo, en el caso de los carnívoros, Lindenfors

et al. (2007) determinaron que el orden no sigue la regla de Rensch (como la mayoría de los órdenes de mamíferos) usando regresión RMA de contrastes independientes de masa corporal usando una muestra de 180 especies (66 % del total de especies existentes). El grado medio de SSD es de 1.48 y altamente significativo para el orden sin embargo debe tenerse en cuenta que este último incluye familias muy diversas con una gran variedad de modos de vida y estrategias de apareamiento (Kleiman 1977; Clutton-Brock 1989; Sandell 1989). Nuestros resultados han mostrado claramente que la regla de Rensch no se aplica a los Félidos y que el SSD y la masa corporal muestran patrones de distribución filogenética absolutamente no coincidentes a pesar de ser una familia esencialmente poligínica. Los cánidos, monógamos, tampoco presentan un patrón de escalamiento entre SSD y tamaño corporal consistente con la regla de Rensch a nivel interespecífico (Bidau y Martínez, datos no publicados) aunque las razas del perro doméstico parecen cumplirla según algunos estudios (Frynta et al. 2012) pero no según otros (Sutter et al. 2008). De todos modos, las razas caninas son producto de la selección artificial y por lo tanto estos resultados no son probablemente relevantes al problema de la regla de Rensch en la naturaleza. Otra familia de Carnívora que incluye numerosas especies y variados sistemas de apareamiento es Mustelidae. El grado de dimorfismo sexual es alto con una media = 1.31 aunque con gran variación interespecífica (CV = 22.61 para 23 especies) (Weckerly 1998). Sin embargo es importante notar que si bien existe una correlación significativa entre SSD y masa corporal de machos, la misma es negativa, es decir que se invierte la regla de Rensch (Moors 1980; Weckerly 1998). Moors (1980) concluye que el tamaño óptimo de ambos sexos depende de presiones selectivas diferentes que involucran dieta y estrategia reproductiva, y podrían ser independientes.

El tamaño corporal de los animales está fuertemente relacionado con muchas características de historia vital y ecológicas (La-Barbera 1989; Gittleman 1985, 1986; Carranza 1996). En el caso de Carnívora, Lindenfors et al. (2007) demostraron que muchas características reproductivas están significativamente correlacionadas con la masa corporal de las hembras, a excepción del tamaño de camada y la tasa de nacimientos. Los resultados obtenidos en este trabajo indican que los félidos también se ajustan a estas correlaciones generales (Tabla 5). Considerando que la masa corporal y el SSD no se encuentran correlacionados en esta familia, pudimos realizar la predicción de que el dimorfismo de masa corporal no se encontraría correlacionado con ninguna de las variables de historia vital testeadas. Esta predicción resultó confirmada como lo demuestran los resultados mostrados en la Tabla 5. Un resultado similar fue observado en otras familias de carnívoros tal como Canidae (Bidau y Martínez, resultados no publicados). Los mismos indican que la magnitud de SSD es independiente de las características reproductivas de los organismos. Esto sugiere que las presiones selectivas involucradas en el dimorfismo sexual de tamaño deben estar más influenciadas por factores asociados a la competición por el acceso a las hembras y/o la selección para fecundidad o preferencias ecológicas, que por las características reproductivas.

Un factor que ha sido frecuentemente relacionado con el grado de SSD, es la inversión parental masculina en la crianza y la protección de las crías (Trivers 1972). Aunque existe una correlación negativa entre la inversión paterna y el dimorfismo sexual en algunos grupos de mamíferos, de tal modo que un gran dimorfismo sexual en general permite predecir una baja o nula inversión por parte de los machos en el cuidado de su descendencia, varios grupos de mamíferos (Rodentia, Chiroptera, Insectívora), exhiben muy bajos niveles de SSD junto a inexistente inversión paterna (Ralls 1977). En las especies de Felidae, los machos no participan en la crianza y exhiben un grado elevado de SSD como ocurre en otros carnívoros (p.ej. Mustelidae), pero no en Canidae (monogámicos) donde la inversión paterna es alta y el grado de SSD, moderado o bajo.

De acuerdo a nuestros resultados, podemos concluir que si bien los Felidae poseen un grado relativamente alto de SSD de masa corporal como podría predecirse a partir de su estrategia de apareamiento poligínica y la falta de inversión parental por parte de los

machos, el SSD y la masa corporal se encuentran desacoplados filogenéticamente lo que explica en gran medida su no cumplimiento de la regla de Rensch y la falta de correlación entre el SSD y las variables de historia vital analizadas.

Conclusiones

Consideramos que estudios intraespecíficos detallados del SSD son necesarios para develar las causas próximas y últimas que determinan dicho dimorfismo sexual en félidos, especialmente en especies de muy amplia distribución geográfica, ya que varias especies siguen la regla de Bergmann (Ashton et al. 2000; Meiri et al. 2004) y la variación geográfica del tamaño corporal puede constituirse en un factor importante en la determinación y variación del SSD en la naturaleza (Blanckenhorn et al. 2006); estudios preliminares nuestros en varias especies de Felidae sugieren que esta situación puede ocurrir y merecen nuestra atención.

Agradecimientos

Agradecemos al Dr. Miguel Olalla-Tárraga por invitarnos a participar de esta edición de Macroecología de la revista Ecosistemas. PAM agradece a CNPq por su beca Posdoctoral y TFA a CAPES por su beca de Maestría.

Referencias

- Abouheif, E., Fairbairn, D.J. 1997. A comparative analysis of sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *The American Naturalist* 149: 540-562.
- Andersson, M. 1994. Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton, Estados Unidos.
- Ashton, K.G., Tracy, M.C., de Queiroz, A. 2000. Is Bergmann's Rule Valid for Mammals? *The American Naturalist* 156: 390-415.
- Bidau, C.J., Martí, D.A. 2008. Rensch's rule in *Dichroplus pratensis*, a reply to Wolak. *Annals of the Entomological Society of America* 101: 802-803.
- Blanckenhorn, W.U., Stillwell, R.C., Young, K.A., Fox, C.W., Ashton, K.G. 2006. When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude? *Evolution* 60: 2004-2011.
- Blomberg, S.P., Garland Jr., T., Ives, A.R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717-745.
- Carranza, J. 1996. Sexual selection for male body mass and the evolution of litter size in mammals. *The American Naturalist* 148: 81-100.
- Carranza, J. 2009. Defining sexual selection as sex-dependent selection. *Animal Behaviour* 77: 749-751.
- Carranza, J. 2010. Sexual selection and the evolution of evolutionary theories. *Animal Behaviour* 79: e5-e6.
- Clarke, M.R.B. 1980. The reduced major axis of a bivariate sample. *Biometrika* 67: 441-446.
- Clutton-Brock, T. 2007. Sexual selection in males and females. *Science* 318: 1882-1885.
- Clutton-Brock, T.H. 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London B* 236: 339-372.
- Clutton-Brock, T. 2009. Sexual selection in females. *Animal Behaviour* 77: 2-11.
- Clutton-Brock, T. 2010. We do not need a sexual selection 2.0-nor a theory of genial selection. *Animal Behaviour* 79: e7-e10.
- Colwell, R.K. 2000. Rensch's rule crosses the line, convergent allometry of sexual size dimorphism in hummingbirds and flower mites. *The American Naturalist* 156: 495-510.
- Cox, R.M., Butler, M.A., John-Alder, H.B. 2007. The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. En: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Székely, T. (eds.), *Sex, Size and Gender Roles. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*, pp. 38-49. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Cunningham, C.W. 1999. Some limitations of ancestral character-state reconstruction when testing evolutionary hypotheses. *Systematic Biology* 48: 665-674.
- Dale, J. Dunn, P.O., Figuerola, J., Lislevand, T., Székely, T., Wittingham, L.A. 2007. Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual

- size dimorphism. *Proceedings of the Royal Society of London B* 274: 2971–2979.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. John Murray, Londres, Reino Unido.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. John Murray, Londres, Reino Unido.
- Diniz-Filho, J.A.F. 2004. Phylogenetic autocorrelation analysis of extinction risks and the loss of evolutionary history in Felidae (Carnivora: Mammalia). *Evolutionary Ecology* 18: 273–282.
- Diniz-Filho, J.A.F., Nabout, J.C. 2009. Modeling body size evolution in Felidae under alternative phylogenetic hypotheses. *Genetics and Molecular Biology* 32: 170–176.
- 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: 659–687.
- Fairbairn D.J. 2005. Allometry for sexual size dimorphism: testing two hypotheses for Rensch's rule in the water strider *Aquarius remigis*. *The American Naturalist* 166(S4): S69–S84.
- Fairbairn, D.J. 2007. Introduction: the enigma of sexual size dimorphism. En: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Székely, T. (eds.), *Sex, Size and Gender Roles. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*, pp. 1–12. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Fairbairn, D.J. 2013. *Odd Couples. Extraordinary Differences between the Sexes in the Animal Kingdom*. Princeton University Press, Princeton and Oxford, Estados Unidos y Reino Unido.
- Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Székely, T. (eds.). 2007. *Sex, Size and Gender Roles. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*, Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 125: 1–15.
- Finarelli, J.A., Flynn, J.J. 2006. Ancestral state reconstruction of body size in the Caniformia (Carnivora, Mammalia): the effects of incorporating data from the fossil record. *Systematic Biology* 85: 301–313.
- Fisher, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Frynta, D., Baudyšová, J., Hradcová, P., Faltusová, K., Kratochvíl, L. 2012. Allometry of sexual size dimorphism in domestic dog. *PLoS ONE* 7(9): e46125.
- Garland, T. 1992. Rate tests for phenotypic evolution using phylogenetically independent contrasts. *The American Naturalist* 140: 509–519.
- Garland, T., Harvey, P.H., Ives, A.R. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology* 41(1):18–32.
- Garland, T. Jr., Bennett, A.F., Rezende, E.L. 2005. Phylogenetic approaches in comparative physiology. *Journal of Experimental Biology* 208: 3015–3035.
- Geffen, E., Gomper, M.E., Gittleman, J.L., Luh, H.K., Macdonald, D.W., Wayne, R.K. 1996. Size, life history traits, and social organization in the Canidae: a reevaluation. *The American Naturalist* 147: 140–160.
- Gittleman, J.L. 1985. Carnivore body size: Ecological and taxonomic correlates. *Oecologia* 67: 540–554.
- Gittleman, J.L. 1986. Carnivore life history patterns: allometric, phylogenetic, and ecological associations. *The American Naturalist* 127: 744–771.
- Hedrick, A.V., Temeles, E.J. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 136–138.
- Huxley, J.S. 1938. Darwin's theory of sexual selection and the data subsumed by it, in the light of recent. *The American Naturalist* 72: 416–433.
- Isaac, J.L. 2005. Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. *Mammal Review* 35: 101–115.
- Isvaran, K., Clutton-Brock, T. 2007. Ecological correlates of extra-group paternity in animals. *Proceedings of the Royal Society of London* 274: 219–224.
- Jones, K.J., Bielby, J., Cardillo, M., Fritz, S.A., O'Dell, J., Orme, C.D.I., Safi, K., Sechrest, W., Boakes, E.H., Carbone, C., et al. 2009. PanTHERIA: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecological Archives* E090-184. *Ecology* 90: 2648.
- Kavanagh, E.E. 2006. Debating sexual selection and mating strategies. *Science* 312: 689–697.
- Kirkpatrick, M. 1987. Sexual selection by female choice in polygynous animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 43–70.
- Kleiman, D.V. 1977. Monogamy in mammals. *The Quarterly Review of Biology* 52: 39–69.
- Kokko, K., Jennions, M.D., Brooks, R. 2006. Unifying and testing models of sexual selection. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 37: 43–66.
- Kupfer, A. 2007. Sexual size dimorphism in amphibians: an overview. En: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U. and Székely, T. (eds.), *Sex, Size and Gender Roles. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*, pp. 50–59. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- LaBarbera, M. 1989. Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 97–117.
- Leutenegger, W., Cheverud, J. 1982. Correlates of sexual dimorphism in Primates: ecological and size variables. *International Journal of Primatology* 3: 387–402.
- Lindenfors, P. 2002. Sexually antagonistic selection on primate size. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 595–607.
- Lindenfors, P., Gittleman, J.L., Jones, K.E. 2007. Sexual size dimorphism in mammals. En: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Székely, T. (eds.), *Sex, Size and Gender Roles. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*, pp. 16–26. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Loison, A., Gaillard, J.-M., Pelabon, C., Yoccoz, N.G. 1999. What factors shape sexual size dimorphism in ungulates? *Evolutionary Ecology Research* 1:611–633.
- Losos, J.B. 1999. Uncertainty in the reconstruction of ancestral character states and limitations on the use of phylogenetic comparative methods. *Animal Behaviour* 58: 1319–1324.
- Maddison, W.P., Maddison, D.R. "Wed Sep 21, 2011." *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 2 (2011).
- Maynard-Smith, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Maynard-Smith, J. 1999. *Evolutionary Genetics. 2nd Edit.* Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Mayr, E. 1972. Sexual selection and natural selection. En: Campbell, B. (ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man 1871–1971*, pp. 87–104. Aldine Publishing Co., Chicago, Estados Unidos.
- McArdle, B.H. 1988. The structural relationship: regression in biology. *Canadian Journal of Zoology* 68: 2329–2339.
- Meiri, S., Dayan, T., Simberloff, D. 2004. Carnivores, biases and Bergmann's rule. *Biological Journal of the Linnean Society* 81: 579–588
- Moors, P.J. 1980. Sexual dimorphism in the body size of mustelids (Carnivora): the role of food habits and breeding systems. *Oikos* 34: 147–158.
- Mysterud, A. 2000. The relationship between ecological segregation and sexual body size dimorphism in large herbivores. *Oecologia* 124: 40–54.
- Nowell, C., Jackson, P. (eds.) 1996. *Wild Cats. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Cat Specialist Group, Gland, Suiza.
- Nyakatura, K., Bininda-Emonds, O.R.P. 2012. Updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): a new species-level supertree complete with divergence time estimates. *BMC Biology* 10: 12.
- Oliveira, L.R., Hingst-Zaher, E., Morgante, J.S. 2005. Size and shape sexual dimorphism in the skull of the South American fur seal, *Arctocephalus australis* (Zimmermann 1783) (Carnivora: Otariidae). *Lajam* 4(1):27–40.
- Orme, D., Freckleton, R., Thomas, G., Petzoldt, T., Fritz, S., Isaac, N., Pearce, W. 2011. *Caper: Comparative analyses of phylogenetics and evolution in R*. R package version 0.4. Available: <http://CRAN.R-project.org/package=caper>.
- Pagel, M.D. 1992. A method for the analysis of comparative data. *Journal of Theoretical Biology* 156: 431–442.
- Plard, F., Bonenfant, C., Gaillard, J. 2011. Revisiting the allometry of antlers among deer species: male–male sexual competition as a driver. *Oikos* 120: 601–606.
- Purvis, A., Rambaut, A. 1995. Comparative analysis by independent contrasts (CAIC): an Apple Macintosh application for analysing comparative data. *Computer Applications in the Biosciences* 11(3): 247–251.
- Ralls, K. 1976. Mammals in which females are larger than males. *The Quarterly Review of Biology* 51: 245–276.
- Ralls, K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions. *The American Naturalist* 111: 917–938.
- Ranta, E., Laurila, A., Elmberg, J. 1994. Reinventing the wheel: analysis of sexual dimorphism in body size. *Oikos* 70: 313–321.
- Reiss, M.J. 1986. Sexual dimorphism in body size: are larger species more dimorphic? *Journal of Theoretical Biology* 121: 163–172.
- Reiss, M.J. 1989. *The Allometry of Growth and Reproduction*. Cambridge University Press, London, Reino Unido.

- Rensch, B. 1950. Die Abhängigkeit der Relativen Sexual differenz von der Korpengröße. *Bonner Zoologische Beiträge* 1: 58-69.
- Rensch, B. 1960. *Evolution above the Species Level*. Columbia University Press, New York, Estados Unidos.
- Rosvall, K.A. 2011. Intrasexual competition in females: evidence for sexual selection? *Behavioral Ecology* 22: 1131-1140.
- Roughgarden, J., Akçay, E. 2010. Do we need a sexual selection 2.0? *Animal Behaviour* 79: e1-e4.
- Roughgarden, J. 2009. *The Genial Gene: Deconstructing Darwinian Selfishness*. University of California Press, Berkeley, Estados Unidos.
- Roughgarden, J., Oishi, M., Akçay, E. 2006. Reproductive social behavior: cooperative games to replace sexual selection. *Science* 311: 965-969.
- Rozhnov, V.V., Abramov, A.V. 2006. Sexual dimorphism of marbled polecat *Vormela peregusna* (Carnivora: Mustelidae). *Biology Bulletin* 33(2):144-148.
- Sandell, M. 1989. The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. En: Gittleman, J.L. (ed.) *Carnivore behavior, ecology, and evolution*, pp 164-182. Chapman and Hall, London, Reino Unido.
- Savalli, U. 2001. Sexual selection. En: Fox, C.W., Roff, D.A., Fairvairn, D.J. (eds.), *Evolutionary Ecology. Concepts and Case Studies*, pp. 207-221. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Shine, R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia* 1979: 297-306.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64: 419-461.
- Shine, R. 1991. Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *The American Naturalist* 138: 103-122.
- Shine, R. 1994. Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia* 1994: 326-346.
- Shuker, D.M. 2010. Sexual selection: Endless forms or tangled bank? *Animal Behaviour* 79: e11-e17.
- Smith, R.J. 1999. Statistics of sexual size dimorphism. *Journal of Human Evolution* 36: 423-459.
- Stephens P.R., Wiens J.J. 2009. Evolution of sexual size dimorphisms in emydid turtles, ecological dimorphism, Rensch's rule, and sympatric divergence. *Evolution* 63: 910-925.
- Sunquist, M., Sunquist, F. 2002. *Wild Cats of the World*. The University of Chicago Press, Chicago and London, Estados Unidos y Reino Unido.
- Sutter, N.B., Mosher, D.S., Gray, M.M., Ostrander, E.A. 2008. Morphometrics within dog breeds are highly reproducible and dispute Rensch's rule. *Mammalian Genome* 19: 713-723.
- Székely, T., Freckleton, R.P., Reynolds, J.D. 2004. Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 101: 12224-12227.
- Székely, T., Lislevand, T., Figuerola, T. 2007. En: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U., Székely, T. (eds.), *Sex, Size and Gender Roles. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*, pp. 27-37. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. En: Campbell, B. (ed.), *Sexual selection and the descent of man 1871-1971*, pp. 136-179. Aldine Pub. Co., Chicago, Estados Unidos.
- Tubaro, P.L., Bertelli, S. 2003. Female-biased sexual size dimorphism in tinamous, a comparative test fails to support Rensch's rule. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 519-527.
- Turner, A. 1997. *The Big Cats and their Fossil Relatives*. Columbia University Press, New York, Estados Unidos.
- Wallace, A.R. 1889. *Darwinism. An Exposition of the Theory of Natural Selection, with Some of its Applications*. Macmillan, Londres, Reino Unido.
- Webb, T.J., Freckleton, R.P. 2007. Only half right: species with female-biased sexual size dimorphism consistently break Rensch's rule. *PLoS ONE* 8: e897.
- Webster, A.J., Purvis, A. 2002. Testing the accuracy of methods for reconstructing ancestral states of continuous characters. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 143-149.
- Webster, A.J., Gittleman, J.L., Purvis, A. 2004. The life history legacy of evolutionary body size change in carnivores. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 396-407.
- Weckerly, F.W. 1998. Sexual-size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. *Journal of Mammalogy* 79: 33-52.
- Wittenberger, J.F., Tilson, R.L. 1980. The evolution of monogamy: hypotheses and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 197-232.