

**PROPORCIÓN SEXUAL Y MORFOMETRÍA PARA DOS POBLACIONES
DE *CEROGLOSSUS CHILENSIS* (COLEOPTERA: CARABIDAE)
EN LA REGION DEL BIOBIO, CHILE**

**SEX RATIO AND MORPHOMETRIC FOR TWO POPULATIONS
OF *CEROGLOSSUS CHILENSIS* (COLEOPTERA: CARABIDAE)
IN THE BIOBIO REGION, CHILE**

HUGO BENÍTEZ DE LA FUENTE¹, VIVIANE JEREZ¹ Y RAÚL BRIONES²

RESUMEN

Se realizó un estudio de proporción sexual y morfometría tradicional en poblaciones de *Ceroglossus chilensis* presentes en plantaciones de *Pinus radiata* de diferentes edades y tipos de manejo, ubicadas en la Cordillera de la Costa y precordillera andina de la Región del Biobío, Chile. El objetivo de este trabajo es cuantificar la presencia del dimorfismo sexual ligada a la proporción de sexos en *C. chilensis* y justificarlo con las diferencias métricas en longitud. Se consideraron 116 individuos (53 machos y 63 hembras) de *C. chilensis* obtenidas entre diciembre de 2004 y enero de 2005. Nuestros resultados indican una proporción sexual equitativa 1:1 lo que explicaría las pocas diferencias morfológicas entre individuos en ambas poblaciones. La morfometría clásica mediante los análisis de ordenación de Escalamiento Multidimensional no-métrico (nMDS) y los ajustes de gráficos de envolventes convexas indican que la variación morfológica se encuentra estructurada interpoblacionalmente para hembras, y una pequeña estructuración para machos. Se discute que una proporción sexual de 1:1 generalmente indicaría roles igualmente importantes entre machos y hembras, dado que la selección podría minimizar al sexo menos productivo.

Palabras clave: Proporción sexual, Morfometría, *Ceroglossus*.

ABSTRACT

Has conducted a study of sex ratio and traditional morphometry in populations of *Ceroglossus chilensis* present in plantations of *Pinus radiata* of different ages and management types, located in the Coastal mountain range and the Andes foothill of Chile. The objective of this work is to quantify the presence of sexual dimorphism linked to the sex ratio in *C. chilensis* and justify it with differences in length metric. Were was considered 116 individuals (53 males and 63 females) of *C. chilensis* obtained between December 2004 and January 2005. The results indicate a fair sex ratio of 1:1 that would explain the few morphological differences among individuals in both populations. Through the Analysis of Management of non-metric Multidimensional Scaling (nMDS) and graphic adjustments of convex hulls, the classic morphometry indicate that the morphological variation is structured interpopulational for females and for males poorly structure. It is argued that a sex ratio of 1:1 generally indicate equally important roles between males and females, because the selection should minimize the sex less productive.

Key words: Sex ratio, Morphometrics, *Ceroglossus*.

¹ Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile. E-mail: hugobenitez@udec.cl.

² Centro Iberoamericano de la Biodiversidad (CIBIO), Universidad de Alicante, Alicante, España.

INTRODUCCIÓN

Dentro de una comunidad la proporción sexual indica el potencial reproductivo de una población. Un patrón usual dentro de las especies, que presentan un alto dimorfismo sexual, es presentar una proporción sexual equitativa (Johnson, 1982; Smith, 1999), desviaciones de este patrón, se deberían a variaciones ecológicas, genéticas o ambientales (Adams y Greenwood, 1983; Forrest, 1987; Wiklund y Forsberg, 1991; García, 2004). La proporción sexual, también refleja el número de “rastros” de historias de vida, como son la reproducción sexual, el sistema de entrecruzamiento y la habilidad de explotar hábitats (Pianka, 1974), siendo estas características afectadas por diversos factores ambientales (Daly, 1985).

La mayoría de las variaciones morfológicas que presentan los insectos, se deberían a efectos asociados al ambiente, ya sean respuestas fenotípicas (plasticidad) o particularmente a aquellas que actúan durante el desarrollo ontogenético (Pianka, 1974; Cepeda-Pizarro *et al.*, 2003). En estudios entomológicos el dimorfismo sexual es de interés puesto que pueden existir diferencias entre dos sexos poco apreciables o individuos de tamaños reducidos; de forma que fijados los caracteres discriminantes, se puedan separar los sexos con facilidad.

En la mayoría de los insectos, los machos son de menor tamaño (Arrow, 1951; Otte y Stayman, 1979; Johnson, 1982; Adams y Greenwood, 1983; Forrest, 1987; Wiklund y Forsberg, 1991) y presentan un evidente dimorfismo en la forma (Farbain, 1997; Bertin *et al.*, 2002), además de presentar estructuras que posibilitan una selección intersexual, la cual estaría determinada por diferencias morfológicas expresadas en la longitud, ancho y forma de los segmentos antenales, tarsos dilatados, tibias y fémures con espinas y adicionalmente, pueden existir estructuras accesorias en los machos como son espinas tibiales más desarrolladas y cavidades en el último segmento abdominal (*e.g.* Jerez, 1999; Cepeda-Pizarro, 2003). Sin embargo y debido a que el tamaño del cuerpo

está relacionado a muchos aspectos de la vida de un organismo (Peters, 1983), es difícil interpretar de un modo funcional tales diferencias.

Las presiones ambientales y las distancias geográficas según su intensidad son capaces de modelar localmente los microambientes geográficos y por ende su flora y fauna asociada (Alibert *et al.*, 2001; Cepeda-Pizarro *et al.*, 2003; Benítez *et al.*, 2008), debiéndose este a un resultado de adaptación en el tiempo a un ambiente determinado.

Ceroglossus es un género endémico de los bosques de *Nothofagus* del extremo sur de Sudamérica y está constituido por ocho especies: *C. chilensis* (Eschscholtz, 1829), *C. darwini* (Hope, 1837), *C. speciosus* Gerstaecker, 1858, *C. magellanicus* Géhin, 1885, *C. buqueti* (Laporte, 1834), *C. suturalis* (Fabricius, 1775), *C. ochsenii* (Germain, 1895) y *C. guerini* (Germain, 1895). De ellas *C. chilensis* presenta 26 subespecies distribuidas entre la Región del Maule y el extremo sur de la Región de Aisén, y áreas argentinas adyacentes (Jiroux, 2006). Depredador de organismos más pequeños y de hábitos nocturnos, esta especie presenta el mayor rango de distribución latitudinal y altitudinal del género. En esta especie, el dimorfismo sexual estaría determinado por la presencia en los machos de carenas poco conspicuas ubicadas en la cara ventral de los antenitos 5, 6 y 7 y por élitros aparentemente más aguzados en las hembras (Jiroux, 2006; Benítez, 2008; Benítez *et al.*, 2008). Ambos caracteres son difíciles de observar a simple vista y no existe información sobre su variabilidad en las poblaciones y menos de explicaciones en cuanto a su valor adaptativo como respuesta a factores de selección.

Okamoto *et al.* (2001) realizó una construcción filogenética utilizando genes mitocondriales (ND5) para el género *Ceroglossus*. Sus resultados son consistentes con la clasificación de Jiroux (1996, 2006), los autores concluyen que el notable polimorfismo en el color son patrones que están vinculados geográficamente y no son específicos de la especie, lo que sugiere que existen factores ecológicos o medioambientales

que participan en la determinación de esta variabilidad de colores.

El objetivo de este trabajo es cuantificar la presencia del dimorfismo sexual ligada a la proporción de sexos en *C. chilensis* y justificarlo con las diferencias métricas en longitud en dos poblaciones separadas geográficamente y que correspondientes a la misma subespecie (*C. chilensis chilensis sensu* Jiroux 1996, 2006), sometidas al mismo agroecosistema. Se estima que las diferencias entre machos y hembras de *C. chilensis*, estarían expresadas por diferencias métricas en la longitud y ancho de las regiones corporales en estructuras que determinan un mayor fitness en la elección de pareja, como son antenas (órganos olfativos) y fémur (órganos locomotores) y segmentos abdominales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Análisis y obtención de muestras

Los muestreos se realizaron entre diciembre de 2004 y enero de 2005 desde dos plantaciones de *P. radiata* D. Don; estos se llevaron a cabo mediante 100 trampas de intercepción ("pit fall traps"; Gist y Crossley, 1973) y operaron durante 15 días consecutivos (ver metodología en Moreno, 2000; Briones y Jerez, 2007). Se considero un pequeño tamaño muestral de 116 individuos debido al daño en las muestras (perdida de extremidades, antenas y élitros rotos, tamaño óptimo para pequeños análisis comparativos pero no ideal) de los cuales se tomaron 58 individuos al azar por localidad (53 machos y 63 hembras) de *C. chilensis* obtenidas de localidades ubicadas en: (1) Santa Juana en la Cordillera de Nahuelbuta (CC) (37°10'S, 72°57'W) y (2) San Fabián de Alicó en la precordillera de Chillán (PC) (36°37'S, 71°50'W) (Briones y Jerez, 2007). Para los análisis de morfometría clásica se tomaron 19 variables morfológicas (Tabla 1), bajo microscopio estereoscópico y reglilla milimetrada.

Análisis estadísticos

Para los cálculos de proporción sexual se utilizaron los índices descritos por Smith (1999): $\ln M/H$; $(M-H)/[(M+H)/2]$ (Storer,

1966); $(M-H)/M$ y $(M-H)/2M$ (Tabla 2). Se trabajó con el Software PAST versión 1.82 (Hammer *et al.*, 2001). Se realizó un análisis discriminante, para determinar cuales de las variables morfométricas son significativas dentro de los análisis, conjunto con una ANDEVA de dos vías en donde se evaluaron las variables entre localidades, entre sexos y su interacción (Tabla 3).

El grado de estructuración morfológica de sexo por localidad se determino mediante un análisis de ordenación de Escalamiento Multidimensional no métrico (nMDS) (Field *et al.*, 1982; Clarke, 1993) sobre el cálculo de la matriz de disimilitud de Manhattan (Magurran, 1998) basado en los registros de las variables morfométricas calculadas. En este análisis, se determinaron los agrupamientos, ajustando gráficos de envolventes convexas o cierre convexo (*i.e.* Convex Hull) y el cálculo del valor de Stress de Kruskal (1964), el cual en general cuando es menor que 0,01 se considera adecuado para definir agrupamientos (Johnson y Wichern, 1992). El error de medición se descarto al repetir las mediciones y los análisis. Para evaluar la significancia estadística se realizo un Análisis de Similitud de una vía (ANO-SIM) con el cual se determinaron las diferencias significativas entre poblaciones utilizando valores de probabilidad (p) de Bonferroni corregidos, para no sobre estimar la significancia de las diferencias y poder corroborar la existencia de estructuración sexo por localidad.

RESULTADOS

Variación Macho/Hembra

Para determinar la proporción de sexos en ambas poblaciones se identificó mediante microscopia estereoscópica las carenas antenales y espinas tarsales pronunciadas presentes solo en machos (Figs. 1A y 1B) determinando así el número de individuos de cada sexo (M/H): CC 27/32 y PC 26/31 posterior a esto se calcularon los índices de proporción sexual según Smith (1999) (Tabla 2), la proporción fue equitativa con una tendencia a encontrarse más hembras que machos en ambas poblaciones lo que mantuvo los índices con valores negativos que fluctúan entre -2 y 2.

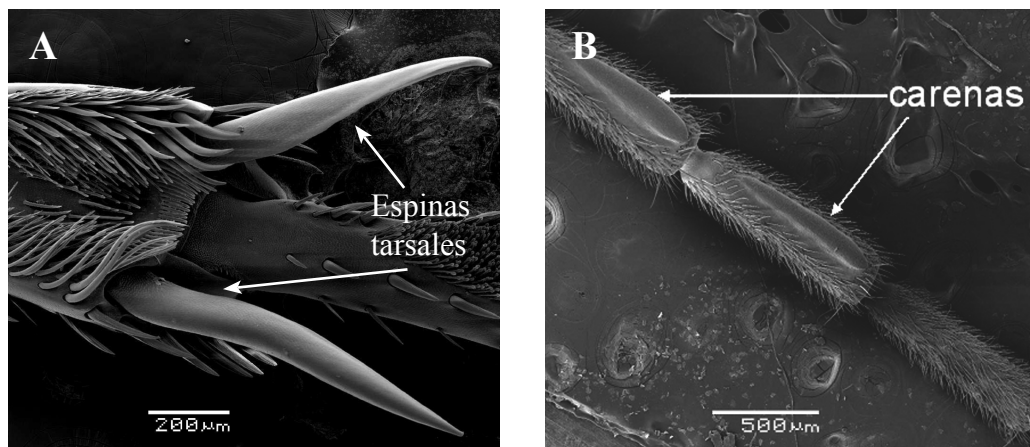


Figura 1: Imagen a microscopia electrónica de barrido. A: Espinas del primer segmento tarsal de *C. chilensis*. B: Carenas antenales entre los segmentos antenales 6-7 presentes en machos de *C. chilensis*.

Tabla 1: Variables morfométricas y abreviaciones utilizadas en la descripción morfológica de *C. chilensis* (Eschscholtz, 1829).

Variable Morfológica	Abreviación
Ancho del cuerpo	AC
Largo de la cabeza	LC
Ancho de la cabeza	ANC
Distancia entre base antenal	DBA
Ancho del pronoto	AP
Media del pronoto	MP
Largo elitral	LE
Ancho elitral	AE
Largo del fémur anterior	LFA
Largo tibia anterior	LTA
Largo tarso anterior	LTAA
Largo fémur medio	LFM
Largo tibia medio	LTM
Largo tarso medio	LTAM
Largo fémur posterior	LFP
Largo tibia posterior	LTP
Largo tarso posterior	LTAP
Tamaño corporal	TC
Tamaño antena	TAN

Tabla 2: Índices de dimorfismo sexual (M/H) según Storer, 1966 y Smith, 1999.

Abreviación	Entre localidades (d.f 1, 2,76)	Entre sexos (d.f 1, 7,78)	Interacción (d.f 2, 116)
AC	ns	ns	***
LC	ns	ns	***
ANC	*	**	***
DBA	*	*	ns
AP	ns	*	ns
MP	**	*	***
LE	***	***	*
AE	***	***	**
LFA	ns	**	***
LTA	ns	*	*
LTAA	**	***	*
LFM	ns	*	*
LTM	ns	ns	*
LTAM	ns	**	***
LFP	ns	ns	ns
LTP	*	***	ns
LTAP	*	***	ns
TC	ns	***	ns
TAN	**	***	**

* Los valores de las hembras al ser mayores que los machos transforman los datos de la matriz a valores negativos entre -2 y 2.

Variación morfológica (sexo/localidad)

Los variables morfológicas seleccionadas (19) fueron sometidas a pruebas estadísticas para determinar cuales eran significativamente informativas para detectar diferencias de dimorfismo y alometría, para esto se evaluaron mediante Análisis de Varianza de dos vías las variables entre localidades y sexos, donde solo los hitos morfológicos 9 y 10 fueron informativamente significativos (Tabla 3).

Estructuración morfológica (sexo/localidad)

Los análisis de ordenación de Escalamiento Multidimensional no-métrico (nMDS) y los ajustes de gráficos de envolventes convexas in-

dican que la variación morfológica se encuentra estructurada interpoblacionalmente para hembras y una mínima estructuración para machos (Figs. 2A y 2B) para ambos sexos en cambio existió una alta superposición para las variables morfológicas superpuestas de sexo y ambas localidades (Fig. 2C). El valor de Stress de Kruskal indica en general baja estructuración. Sin embargo el ANOSIM indico diferencias significativas para hembras interlocalidades ($R = 0,7846$ $p < 0,0001$) y machos interlocalidades ($R = 0,1328$ $p = 0,0004$) en cambio para determinar posibles diferencias intralocalidades de dimorfismo sexual no se pudieron detectar diferencias significativas CC ($R = -0,1739$ $p = 0,785$) y PC ($R = 0,03504$ $p = 0,0988$).

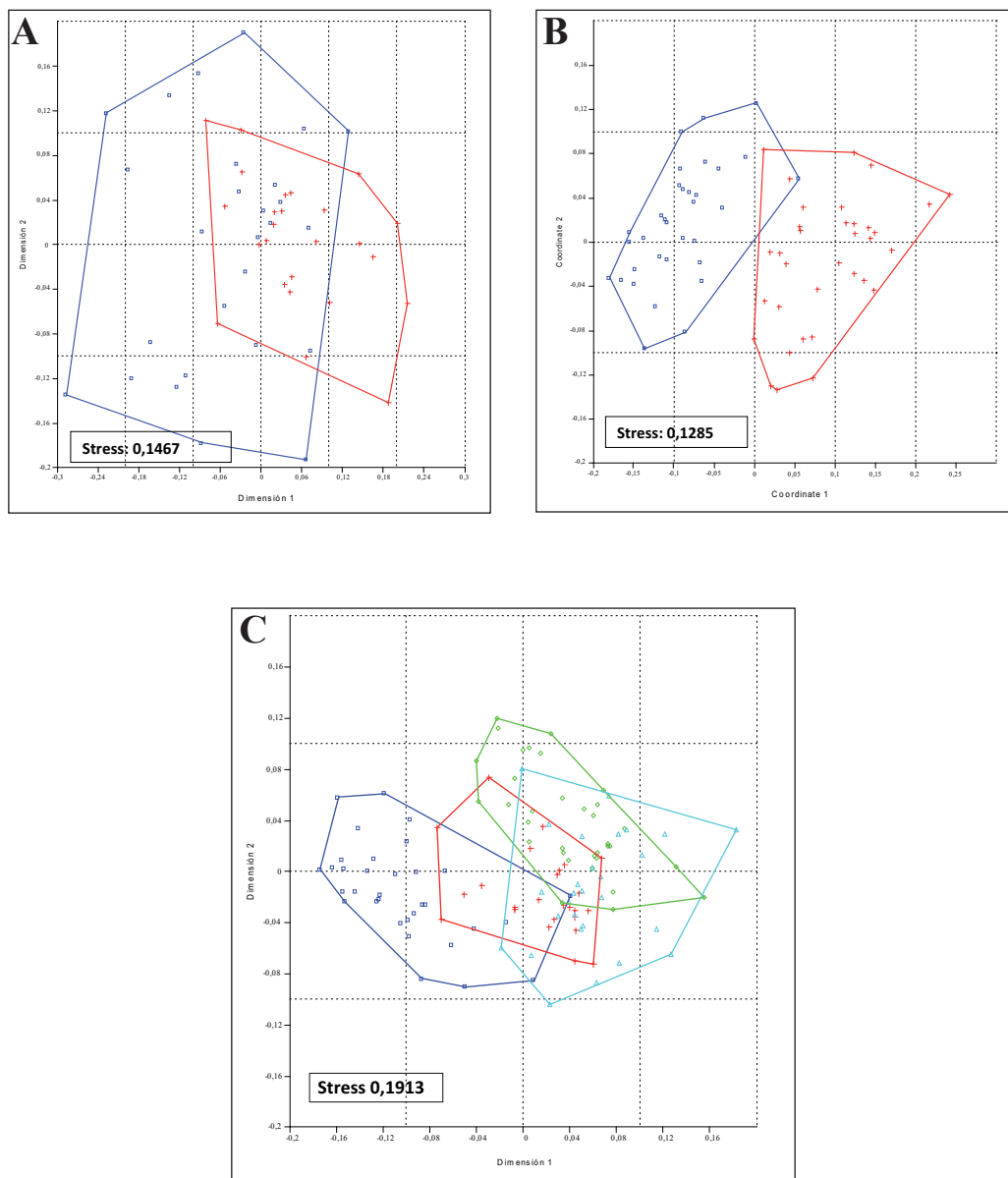


Figura 2: Análisis de ordenación (nMDS) y valor de Stress de Kruskal basados en la matriz de disimilitud de Manhattan para sexo por localidad. A: Hembras entre localidades, cruces rojas; Hembras PC (Precordillera), cuadrados azules; Hembras CC (Cordillera de la Costa). B: Machos entre localidades cruces rojas; Machos PC, cuadrados azules; Machos CC. C: Machos y Hembras entre localidades, cruces rojas; Hembras PC, cuadrados azules; Machos PC, rombos verdes; Hembras CC y triángulos calipso; Machos CC. En los gráficos las líneas que encierran a cada grupo son las curvas de envolventes convexas.

Tabla 3: Resumen ANDEVA de dos vías, test para la evaluación de sexo y localidad para 19 variables morfológicas seleccionadas para machos y hembras en precordillera andina y Cordillera de la Costa (*C. chilensis*) ns: no significativo ($p > 0,05$); *: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Índice/localidad	Ln M/F	(M-H)/[(M+H)/2]	(M-H)/M	(M-H)/2M
Cordillera de la Costa	-0,1698	-0,169	-0,185	-0,0925
Precordillera Andina	-0,1759	-0,1754	-0,1923	-0,0961

DISCUSIÓN

Una proporción sexual de 1:1 generalmente indica roles igualmente importantes entre machos y hembras, dado que la selección podría minimizar al sexo menos productivo (Smith, 1999). La proporción sexual alcanza una proporción sexual 1:1 en especies donde los machos eligen recursos, protegen o alimentan a las hembras, o contribuyen con la variabilidad genética necesaria.

Las semejanzas morfológicas que presentan los individuos de *C. chilensis* se infiere que se podrían deber al aprovechamiento y optimización de la energía en la selección sexual, por lo que la probabilidad de que un macho encuentre a una hembra en la población tendría casi una relación de 1:1. Por otro lado, las causas del dimorfismo sexual pueden tener significancia etológica como las relacionadas al cortejo y defensa del espacio en machos y por la lucha relacionada a la elección de sitios de puesta en las hembras, cuando el espacio es reducido (Stebbins *et al.*, 1967; Stamps, 1977).

La alta estructuración morfológica encontrada en hembras, se podría deber a las escasas presiones de selección en caracteres secundarios y su relación con la proporción sexual en la población. Debido a que estas presiones afectan en general la selección sexual en machos, podría ser normal encontrar esta diferenciación morfológica, pero aun así, pocas son las diferencias que denotan diferencias entre localidades y estas pequeñas variaciones morfométricas intrapoblacionales observadas podrían deberse tanto al efecto de la

proporción de sexos como a las variaciones fenotípicas en respuesta a características ambientales.

Briones y Jerez (2007) y Benítez *et al.* (2008), señalan que en plantaciones de pino ubicadas tanto en la Cordillera de la Costa, como en precordillera andina de la Región del Biobío son sometidas a distintos tipos de tratamientos forestales, variables que podrían estar afectando a los estados del desarrollo en algunas especies influyendo en el nivel de asimetría fluctuante, siendo estas expresadas en diferente estadios larvarios y estado adulto (Piscart *et al.*, 2005). Existen algunas hipótesis que pueden explicar las diferencias morfológicas entre hembras y machos. De acuerdo a la hipótesis de la tolerancia al estrés hídrico, el tamaño más grande de la hembra podría estar relacionado a una mayor tolerancia a la falta de agua que el macho. Esta tolerancia facilitaría la búsqueda de alimento y sitios favorables de ovoposición (Prange y Pinshow, 1994).

De acuerdo a la hipótesis de fecundidad el mayor tamaño de la hembra podría estar dirigido a acumular reservas energéticas tendientes a lograr oviposuras elevadas (Higgins, 2000). Para explicar el menor tamaño del macho algunos autores han sugerido que el macho estaría destinado a asegurar la fertilización de la hembra (Prince, 1997; Arnqvist y Danielson, 1999).

Otra posible explicación a la existencia de dimorfismo sexual en esta especie, puede encontrarse en factores de selección sexual, ya que las hembras grandes presentan una mayor

fecundidad, un mejor cuidado parental, dominancia en enfrentamientos por recursos y existe una preferencia de los machos hacia este tipo de hembras (Moller y Zamora-Muños, 1997). Por otro lado, los machos de tamaño pequeño presentan dominancia en enfrentamientos que requieren de una mayor maniobrabilidad en lugar de fuerza, una mayor disponibilidad de energía en la búsqueda de pareja y existe una preferencia de las hembras hacia este tipo de machos (Krebs y Clutton-Brock, 1994).

Por lo tanto se discute, que las diferencias encontradas entre sitios podrían deberse a plasticidad de los individuos y a las características del entorno en que se desenvuelven, así mismo, a las diferencias del acervo genético propio de cada población. Es por esto que mejores estudios a nivel intraespecífico con herramientas moleculares y herramientas morfométricas geométricas nos estarían despejando todas las incógnitas presentes para esta especie (Krebs y Clutton-Brock, 1994; Benítez, 2008).

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a Forestal Biobío por permitir el muestreo en sus predios. A Daniel Gutiérrez y María Jesús Gálvez por su ayuda en la toma de mediciones y al proyecto DIUC N° 205.113.066-1.0 de la Dirección de Investigación de la Universidad de Concepción.

LITERATURA CITADA

- ADAMS, J. Y P.J. GREENWOOD, 1983. Why are males bigger than females in precopula pairs of *Gammarus pulex*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 13: 239-241.
- ALIBERT, P.; B. MOUREAU, J.L. DOMMERGUES Y B. DAVID, 2001. Differentiation at a microgeographical scale within two species of ground beetle, *Carabus auronitens* and *C. nemoralis* (Coleoptera: Carabidae): a geometrical morphometric approach. *Zoologica Scripta*, 30: 299-311.
- ARNQVIST, G. Y I. DANIELSON, 1999. Copulatory behavior, genital morphology, and male fertilization success in ater striders. *Evolution*, 53: 147-156.
- ARROW, G.J. 1951. Horned beetles. Dr. W. Junk, The Hague, Netherland. 154 pp.
- BENÍTEZ, H. 2008. Variación de la forma y talla en poblaciones de *Ceroglossus chilensis* en la cuenca del río Baker (Región Aysén, Chile)°. Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas de la Universidad de Concepción para optar al título de Biólogo. Concepción. Chile. 52 pp.
- BENÍTEZ, H.; R. BRIONES Y V. JEREZ, 2008. Asimetría fluctuante en dos poblaciones de *Ceroglossus chilensis* (Coleoptera: Carabidae) en el agroecosistema *Pinus radiata*, Región del Biobío. *Gayana*, 72(2): 131-139.
- BERTIN, A.; B. DAVID, F. CÉZILLY Y P. ALIBERT, 2002. Quantification of sexual dimorphism in *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda) using outline approaches. *Biological Journal of the Linnean Society*, 77: 523-533.
- BRIONES, R. Y V. JEREZ, 2007. Efecto de la edad de la plantación de *Pinus radiata* en la abundancia de *Ceroglossus chilensis* (Coleoptera: Carabidae) en la Región del Biobío, Chile. *Bosque*, 28(3): 207-214.
- CLARKE, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117-143.
- CEPEDA-PIZARRO, J.; S. VEGA, H. VÁSQUEZ Y M. ELGUETA, 2003. Morfometría y dimorfismo sexual de *Elasmoderus wagenknechti* (Liebermann) (Orthoptera: Tristiridae) en dos eventos de irrupción poblacional. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 417-435.
- DALY, H.V. 1985. Insect morphometrics. *Annual Review of Entomology*, 30: 415-448.
- 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.

- FIELD, J.; K. CLARKE Y R. WARWICK, 1982. A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 8: 37-52.
- FORREST, T.G. 1987. Insect size tactics and developmental strategies. *Oecologia* (Berl.), 73: 178-184.
- GARCÍA, A. 2004. Dimorfismo sexual en imagos del coleóptero cerambícido *Xylotrechus arvicola* Olivier. *Boletín de Sanidad Vegetal-Plagas*, 30: 19-24.
- HAMMER, O.; D.A.T. HARPER Y P.D. RYAN, 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología electrónica*, 4(1): 9.
- HIGGINS, L. 2000. Female gigantism in a New Guinea population of the spider *Nephila maculate*. *Oikos*, 99: 377-385.
- JEREZ, J. 1999. Filogenia y biogeografía del género *Procalus* Clark, 1865 (Coleoptera: Chrysomelidae) y su relación con Anacardiaceae. Tesis presentada a la Escuela de Graduados de la Universidad de Concepción para optar al grado de Doctor en Ciencias con Mención en Zoología. Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 300 pp.
- JIROUX, E. 1996. Revision du genre *Ceroglossus*. Collection Systématique. Ed. Magellanes, Francia. 151 pp.
- JIROUX, E. 2006. Le genre *Ceroglossus*. Collection Systématique. Ed. Magellanes, Francia. 174 pp.
- JOHNSON, L.K. 1982. Sexual selection in a brentiid weevil. *Evolution*, 36: 251-262.
- JOHNSON, R.A. Y D.W. WICHERN, 1992. Applied multivariate statistical analysis. 3rd. Ed. Chapman and Hall, London. 642 pp.
- KREBS, J.R. Y T. CLUTTON-BROCK, 1994. Sexual selection. Princeton University Press. New Jersey. 599 pp.
- KRUSKAL, J.B. 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika*, 29: 1-27.
- MAGURRAN, A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press.
- MOLLER, A.P. Y C. ZAMORA-MUÑOZ, 1997. Antennal asymmetry and sexual selection in a cerambycid beetle. *Animal Behaviors*, 54: 1509-1515.
- MORENO, C.E. 2000. Diversidad de quirópteros en un paisaje del centro de Veracruz, México. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, A.C, Xalapa, Veracruz, México. 150 pp.
- OKAMOTO, M.; N. KASHIWAI, Z.H. SU Y S. OSAWA, 2001. Sympatric convergence of the colour pattern in the Chilean *Ceroglossus* ground beetles inferred from sequence comparisons of the mitochondrial ND5 gene. *Journal of Molecular Evolution*, 53: 530-538.
- OTTE, D. Y K. STAYMAN, 1979. Beetle horns: some patterns in assortative mating in two meloid beetles. *Evolution*, 39: 1123-1131.
- PETERS, R.H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- PIANKA, E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 71: 2141-2145.
- PISCART, C.; J.C. MORETEAU Y J.N. BEISEL, 2005. Decrease of fluctuating asymmetry during ontogeny in an aquatic holometabolous insect. *Comptes Rendus de Biologie*, 328(10-11): 912-917.
- PRANGE, H.D. Y B. PINSHOW, 1994. Thermoregulation of an unusual grasshopper in a desert environment: the importance of food source and body size. *Journal of Thermal Biology*, 19(1): 75-78.
- PRINCE, P.W. 1997. Insect ecology. Third edition. John Wiley and Sons Inc., New York, USA. 398 pp.
- SMITH, R.J. 1999. Statistics of sexual size dimorphism. *Journal of Human Evolution*, 36: 423-459.
- STAMPS, J.A. 1977. The relationship between resource competition, risk, and aggression in a tropical territorial lizard. *Ecology*, 58(2): 349-358.
- STEBBINS, R.C.; J.M. LOWENSTEIN Y N.W. COHEN, 1967. A field study of the lava lizard (*Tropidurus albemarlensis*) in the Galápagos Island. *Ecology*, 48(5): 839-851.

SORER, R.W. 1966. Sexual size dimorphism and food habits in three North American accipiters. *Auk*, 83: 423-436.

WIKLUND, C. Y J. FORSBERG, 1991. Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae. *Oikos*, 60: 373-381.

(Recibido: 23 diciembre 2008; Aceptado: 11 enero 2010).