

MORFOMETRÍA Y RELACIONES DE ESCALAMIENTO EN EL ESCARABAJO *Strategus aloeus* L. (COLEOPTERA: SCARABAEOIDEA)

Hortensia Carrillo-Ruiz¹, Hugo Alejandro Álvarez² y María Soledad Carrillo Torres¹, ¹Laboratorio de Entomología, Escuela de Biología Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Blvd. Valsequillo y Av. San Claudio, Ciudad Universitaria, Col. Jardines de San Manuel C. P. 72570, Puebla, México; ² Álvarez Lab. Ecología Evolutiva, Instituto de Investigación en Ciencias-Naturales y Humanidades A. C. Justo Sierra #29-1 Col. Maestro Federal C. P. 72080, Puebla, México, hortensia.carrillo@gmail.com; hugoalvarez01@gmail.com

RESUMEN: Se realizó un análisis morfométrico con especímenes machos y hembras de *Strategus aloeus* de la Colección Entomológica IEXA. Los escarabajos del género *Strategus* se caracterizan por presentar dimorfismo sexual, por lo cual son modelos útiles para estudiar caracteres sexuales secundarios a través de la alometría. Se realizó un análisis morfométrico, empleando 7 variables morfométricas para llevar a cabo un análisis alométrico. Se encontró que la longitud de la tibia trasera (metatibia) y el alto del mesonoto resultan estar negativamente correlacionados, esto sugiere una posible relación directa con la condición en el desarrollo de estos caracteres. Los cuernos en los machos, los cuales se usan para combatir entre ellos por el acceso a las hembras son alométricos positivos. Los resultados obtenidos también sugieren que los cuernos de *S. aloeus* pudieran estar bajo diferentes presiones de selección sexual.

Palabras clave: Morfometría, *Strategus aloeus*, Selección sexual.

Morphometry and scaling relationships in the Beetle *Strategus aloeus* L. (Coleoptera: Scarabaeoidea)

ABSTRACT: A morphometric analysis of male and female specimens *Strategus aloeus* of the Entomological Collection IEXA was performed. The genus *Strategus* are characterized by sexual dimorphism and therefore are important as models in allometry research. A morphometric analysis was performed using seven morphometric variables to perform an allometric analysis. It was found that the length of the hind tibia and height of the mesonotum are being negatively correlated this suggests that the development of these characters could be directly related to the condition of individuals. Males horns, which are used to fight for access to females are positive allometric. The results also suggest that *S. aloeus* horns could be under different pressures of sexual selection.

Key words: Morphometry, *Strategus aloeus*, Sexual selection.

Introducción

Desde los tiempos de Darwin (1871), el hecho de que las especies desarrollen estructuras exageradas que no son ventajosas en términos de supervivencia ha sido una de las interrogantes centrales en la teoría de la evolución por selección natural. Los escarabajos con cuernos son importantes como modelos animales de investigación, ya que son modelos que permiten responder preguntas acerca del desarrollo de caracteres sexuales secundarios y su evolución (ver Emlen 2001, Emlen *et al.*, 2007, Boundriansky 2007, Tomkins *et al.*, 2005 y Tomkins y Moczek 2009). Los escarabajos del género *Strategus* (Orictyni de la subfamilia Dynastinae), se caracterizan por tener el cuerpo robusto, generalmente las especies presentan tubérculos en el pronoto así como una foseta, características que permiten diferencias a las especies (Morón *et al.*, 1997). Dentro de este género se encuentra la especie *Strategus aloeus* L. la cual, presenta dimorfismo sexual, los machos tiene tres proyecciones en el pronoto alrededor de una cavidad central: una proyección en forma de cuerno en posición central y dos tubérculos laterales redondeados. Las hembras presentan protuberancias en lugar de los cuernos (Fig. 1). Además, en

los machos se presenta una variación en la forma y longitud de los cuernos entre individuos de una misma población y entre poblaciones.

Recientemente se ha retomado el estudio de la exageración de caracteres sexuales secundarios a través de la alometría la cual fue presentada por Huxley (1932) en el siglo pasado, pero que recientemente ha generado grandes avances. La alometría, es una relación de escalamiento entre dos variables dadas. Para explicar la exageración de ciertas estructuras en animales sexuales la alometría está basada en la relación que se encuentra entre el tamaño de un carácter y el tamaño corporal de los individuos. Se pueden tener tres tipos de relaciones de escalamiento, alometría positiva lo que significa que individuos grandes tienen caracteres desproporcionadamente más grandes que los individuos más pequeños (reflejado en una pendiente mayor a 1); la alometría negativa lo que significa que individuos grandes presentan caracteres proporcionalmente más pequeños que individuos pequeños (reflejado en una pendiente menor a 1); e isometría lo que significa que individuos grandes tienen proporcionalmente el mismo tamaño que individuos pequeños (reflejado en una pendiente igual a 1) (Álvarez *et al* 2013; Bonduriansky 2007). Para comprender mejor las relaciones alométricas en los animales es necesario un entendimiento adecuado de la forma de los animales y la función de sus características. Como un primer paso para resolver esto en *Strategus aloeus* nos propusimos describir la relación entre variables morfológicas y su comportamiento por medio de un análisis morfométrico.

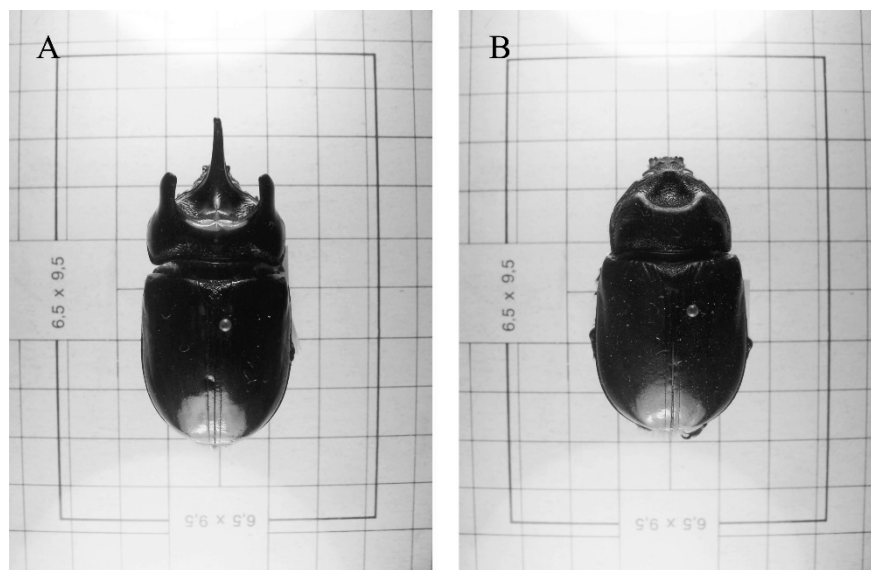


Figura 1. Especímenes de *Strategus aloeus*. Vista dorsal, macho (A), hembra (B).

Materiales y Método

Para el análisis morfométrico se utilizaron especímenes machos y hembras de *Strategus aloeus* resguardados en la Colección Entomológica del Instituto de Ecología A.C. Xalapa, México (IEXA) (Fig. 1), estos especímenes provienen de diferentes localidades de todo México. Se midió la longitud corporal (LC) a partir del borde anterior del pronoto hasta la punta del pigidio, el ancho del pronoto (AnP) del borde izquierdo al borde derecho del pronoto y el ancho humeral (AnHu) a partir del borde izquierdo al borde derecho del humero, el alto del mesonoto (AlMe) del borde ventral del mesotórax al borde dorsal de los élitros, la longitud de la tibia trasera izquierda (LTiT) de la articulación del fémur a la articulación del tarso; solo para machos se midió la longitud del cuerno medio (LCu) a partir de la articulación de la cabeza a la punta del cuerno medio y la longitud del cuerno lateral (LCI) a partir de la base del pronoto a la punta del cuerno

lateral, dado que los dos cuernos laterales tienen una distribución no normal y tienen el mismo tamaño (Wilcoxon-test: $w = 4286$, $p = 0.7245$), solo utilizamos las medidas del cuerno lateral izquierdo.

Para probar qué relación existe entre las variables morfométricas y cómo se comportan, primero investigamos la distribución de las variables. Segundo, realizamos una correlación de pares, para ver cuáles variables están altamente correlacionadas y cuáles no. Después, se realizaron regresiones lineales MA (ejes mayores) entre las medidas transformadas a logaritmo de los caracteres sexuales secundarios y el tamaño corporal en los machos. Utilizamos regresiones MA en lugar de OLS (mínimos cuadrados ordinarios), debido a que la regresión OLS comúnmente subestima la pendiente entre dos variables, dado a que asume que x es medida sin error (Sokal & Rohlf, 2003). Las medidas en fotografía se realizaron con ayuda del programa TpsDig (versión 2.12), todos los análisis se hicieron en el programa R, las regresiones lineales se hicieron con ayuda del paquete “lmodel2”.

Resultados y Discusión

Todas las variables se comportaron normalmente, excepto LCu, LTiT, LCl, AlMe en machos (Shapiro-Wilk test: LCu, $W = 0.9442$, $p < 0.001$; LTiT, $W = 0.8845$, $p < 0.001$; LCl, $W = 0.9246$, $p < 0.001$; AlMe, $W = 0.844$, $p < 0.001$). La variable LCu se comporta de manera no normal con una tendencia bimodal al igual que LTiT y AlMe. Sin embargo para LCu y LCl, los datos transformados a logaritmo y los residuos sugieren una tendencia normal y lineal (Cuadro 1).

Cuadro 1. Relaciones de pares de las variables morfométricas en machos y hembras de *Strategus aloeus*. Se muestran los coeficientes de correlación debajo de la diagonal, así como los valores de p por arriba de la diagonal.

	Machos							Hembras				
	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5
	LC	AnP	AnHu	AlMe	LTiT	LCu	LCl	LC	AnP	AnHu	AlMe	LTiT
1 Longitud corporal		0.001	0.001	0.77	0.001	0.001	0.001		0.001	0.001	0.001	0.001
2 Ancho del pronoto	0.92		0.001	0.86	0.001	0.001	0.001	0.9		0.001	0.001	0.001
3 Ancho humeral	0.92	0.94		0.88	0.001	0.001	0.001	0.97	0.91		0.001	0.001
4 Alto del mesonoto	0.031	-0.018	0.015		0.001	1	0.6	0.93	0.82	0.91		0.001
5 Longitud de la tibia tracara	0.46	0.5	0.48	-0.75		0.001	0.001	0.87	0.81	0.86	0.83	
6 Longitud del Cuerno Medio	0.83	0.88	0.85	-2.4e-06	0.47		0.001	Na	Na	Na	Na	Na
7 Longitud del Cuerno Lateral	0.77	0.85	0.83	-0.054	0.48	0.92		Na	Na	Na	Na	Na

Las correlaciones de pares muestran que en los machos AlMe no mantiene ninguna relación con alguna otra variable morfométrica a excepción de LTiT, la cual es una correlación negativa. LTiT está medianamente correlacionada con el resto de las variables. LC, AnP, AnHu, LCu y LCl se encuentran altamente correlacionadas con valores positivos. Para las hembras todas las variables están altamente correlacionadas con valores positivos (Cuadro 1). Nuestros resultados sugieren que en los machos de *S. aloeus* las variables morfométricas tienen comportamientos menos estables que en las hembras, muchos de ellos bimodales. La tendencia bimodal en el cuerno podría estar reflejando alternativas reproductivas en su comportamiento (Moczek 2005), sin embargo no se tienen datos en esta especie que sugieran el caso (Morón 1976). De todas las variables, el comportamiento de LTiT es interesante, en las hembras la tendencia es muy estable y lineal, sin embargo en los machos no; al parecer existen machos de tamaño chico con tibias muy chicas. El alto del mesonoto al contrario que en la tibia muestra a pocos machos grandes con mesonotos realmente grandes, es interesante que LTiT y AlMe estén negativamente correlacionados, es posible que el desarrollo de estos caracteres tengan relación directa con la condición de los individuos (Emlen *et al.*, 2007), puesto que los machos desarrollan

caracteres como los cuernos para combatir entre ellos por el acceso a las hembras, lo cual tendría algún efecto en estos caracteres, como sucede en otras especies de escarabajos con cuernos (Nijhout y Emlen, 1998); esto se sugiere dado que las hembras no desarrollan cuernos y notablemente las variables morfométricas en las hembras se comportan de manera estable.

Las regresiones MA muestran una alometría positiva y extrema en los cuernos de *S. aloeus* (Cuerno medio: pendiente = 6.12, IC = 5.385 - 7.086, $p = 0.001$; Cuerno lateral: pendiente = 3.16, IC = 2.713 - 3.778, $p = 0.001$); la pendiente en el cuerno medio es más elevada que en los cuernos laterales. Esto sugiere en primer lugar que los machos tienen cuernos grandes y desproporcionados, siendo así, que los machos grandes tienen cuernos extremadamente más grandes que machos chicos. En segundo lugar, es posible que los machos de *S. aloeus* estén invirtiendo recursos en desarrollar más el cuerno medio que el cuerno lateral (Fig. 2).

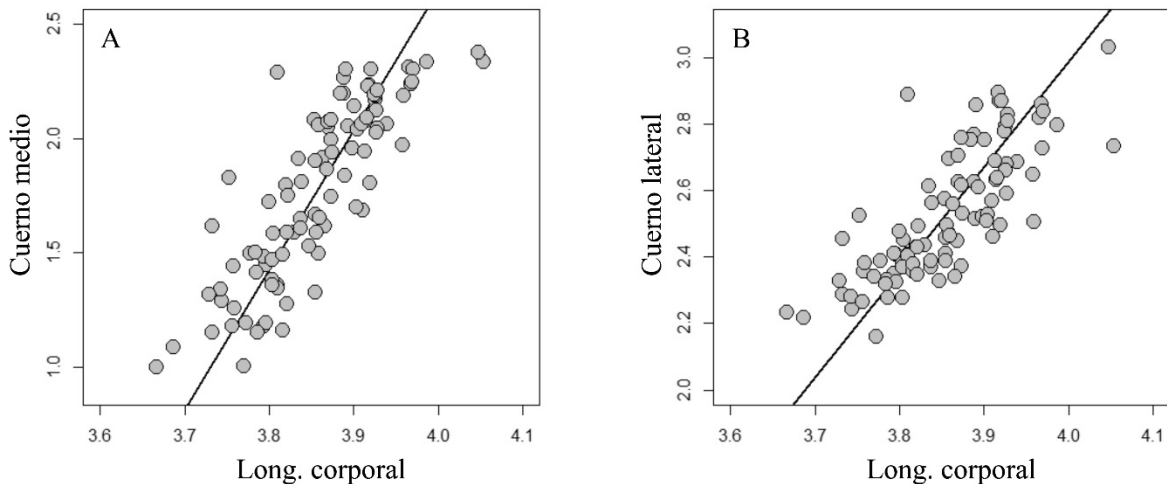


Figura 2. Se muestran las relaciones de escalamiento entre los caracteres sexuales secundarios: cuerno medio (A) y cuerno lateral (B) y el tamaño corporal (longitud corporal) en machos de *Strategus aloeus*.

Si aceptamos la idea de que la alometría refleja las presiones de selección sexual (Petrie, 1992), entonces las diferentes pendientes en los cuernos de *S. aloeus* estarían teniendo diferentes presiones de selección sexual, en donde sería más fuerte la presión sobre el cuerno medio que sobre los cuernos laterales. El patrón alométrico se puede explicar por medio del “modelo de norma de reacción alométrico positiva” el cual sugiere que las tendencias extremas en los caracteres sexuales secundarios (al menos en escarabajos) se deben a una extrema norma de reacción continua (Tomkins y Moczek, 2009).

Conclusiones

1. Los resultados obtenidos en este trabajo muestran que las variables medidas en las hembras presentan un comportamiento estable y lineal, probablemente debido a que no desarrollan estructuras como los cuernos en donde deba sacrificarse el tamaño de alguna otra característica durante el desarrollo, no así para los machos, en donde la longitud de la tibia trasera (metatibia) y el alto del mesonoto resultan estar negativamente correlacionados, esto puede ser evidencia de que el desarrollo de estos caracteres están en relación directa con la condición de los individuos.

2. La alometría positiva en los cuernos de *S. aloeus* sugiere que los machos pudieran estar teniendo diferentes presiones de selección sexual, en donde sería más fuerte la presión sobre el cuerno medio que sobre los cuernos laterales.

3. Este trabajo representa el primer paso para el entendimiento de las relaciones morfométricas y alométricas en *Strategus aloeus*.

Agradecimientos

Agradecemos las facilidades otorgadas por el doctor Miguel Ángel Morón Ríos para la medición de los ejemplares de *S. aloeus* depositados en la Colección Entomológica IEXA. Los resultados presentados en este trabajo son derivados del proyecto: Análisis de la Morfología en relación a la distribución y ciclo de vida en México de *Strategus aloeus* (L.) (Coleoptera: Scarabaeoidea), financiado por la Vicerrectoría de Investigación y Estudios de Posgrado de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (VIEP 2014; Proyecto 00207).

Literatura Citada

- Álvarez H.A., Serrano-Meneses MA, Reyes- Márquez I, Jiménez-Cortés JG, Córdoba- Aguilar A. 2013. Allometry of a sexual trait in relation to diet experience and alternative mating tactics in two rubyspot damselflies (Calopterygidae: *Hetaerina*). *Biological Journal of the Linnean Society* 108: 521-533.
- Bonduriansky R. 2007. Sexual selection and allometry: a critical reappraisal of the evidence and ideas. *Evolution* 61: 838-849.
- Darwin C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Emlen, D. J. 2001. Costs and the diversification of exaggerated animal structures. *Science* 291: 1534- 1536.
- Emlen, D. J., Lavine, L. C., Ewen-Campen B. 2007. On the origin and evolutionary diversification of beetle horns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 8661-8668.
- Huxley, J.S. 1932. *Problems of Relative Growth*. Methuen, London. 276 p.
- Moczek, A.P. 2005. The evolution and development of novel traits, or how beetles got their horns. *BioScience* 11: 935-951.
- Morón, M.A. 1976. Notas sobre la conducta combativa de *Strategus julianus* Burmeister (Coleoptera, Melolonthidae, Dynastinae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología* 47: 135-142.
- Morón, M.A, Ratcliffe BC, Deloya C. 1997. Atlas de los escarabajos de México, Coleóptera: Lamellicornia. Vol. 1. Familia Melolonthidae. Comisión Nacional para el Conocimiento de la Biodiversidad (CONABIO) y Sociedad Entomológica Mexicana: Xalapa, Veracruz, México. p. 81-83.
- Nijhout, H. F. and Emlen, D. J. 1998. Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95, 3685-3689.
- Petrie, M. 1992. Are all secondary sexual display structures positively allometric and, if so, why?. *Animal Behavior* 43: 173-175.
- Sokal, R. R., and Rohlf F. J. 2003. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. Freeman. San Francisco, CA. 880 pp.
- Tomkins, J. L. and Moczek, A. P. 2009. Patterns of threshold evolution in polyphenic insects under different developmental models. *Evolution* 63: 459-468.
- Tomkins, J. L, Kotiaho, J. S, LeBas, N. R. 2005. Matters of scale: positive allometry and the evolution of male dimorphisms. *The American Naturalist* 165: 389- 402.