

HIPOTESIS SOBRE FACTORES DETERMINANTES DE DIMORFISMO SEXUAL EN *SPHEX LATREILLEI* LEP. (HYMENOPTERA: SPHECIDAE)¹

AN HYPOTHESIS ABOUT DEFINING FACTORS OF SEXUAL DIMORPHISM IN *SPHEX LATREILLEI* LEP. (HYMENOPTERA: SPHECIDAE)

HAROLDO TORO² y ELIZABETH CHIAPPA³

ABSTRACT

Observations made on the external morphology and reproductive behavior of *Sphex latreillei* Lep. point out a sexual dimorphism in size, color of the IV metasomal segment and a number of behavioral characters like the use of perchs by the males, chasing of flying objects, patrolling a limited area and sleeping in close groups on the tops of trees. It is hypothesized that the larger males are selected mainly by intrasexual selection. There is a high correlation between size and number of copulations in males; the smaller specimens are chased away from the nesting area, but they are always present in the population, which is probably due to an alternative pairing strategy in the marginal zone of the reproductive area. They may result from inadequate nutrition at the larval stage or the haplo-diploid mechanism of sex determination. The haplo-diploid system suggests an hypothesis on the origin of sexual reproduction.

KEY WORDS: Sexual dimorphism, Hymenoptera, Sphecidae, *Sphex*.

INTRODUCCION

Es un hecho conocido que en la mayoría de los invertebrados gonocóristicos, vertebrados inferiores y vertebrados de temperatura variable, las hembras son de mayor tamaño que los machos; sin embargo esta situación se revierte en casi todos los vertebrados superiores de temperatura constante: aves y mamíferos (Darwin 1871). Todo este panorama general y sobretodo los numerosos casos particulares parecen indicar que, en muchos casos, los factores determinantes del dimorfismo son variados y actúan dentro de una constelación de circunstancias válidas sólo para algunos taxa.

En los insectos se ha indicado la diferencia de tamaño de los gametos como factor selectivo primario de la mayor talla de las hembras (Bateman, 1946; Otte 1979). Los óvulos inmóviles, de mucho mayor tamaño, con abundante material nutritivo incorporado, requieren de un alto costo energético. Mientras que para los machos, de gametos pequeños, no hay premio especial en el aumento de tamaño, sino más bien al revés, ya que una disminución puede aumentar las posibilidades de locomoción, facilitando el acceso a un mayor número de hembras. Esta situación dista mucho de ser general en adultos e incluso en juveniles (Mangan 1994), determinándose a veces el mayor tamaño de los machos en relación a adquisición de territorios (Moore 1990) o sitios de oviposición (Zeh *et al.* 1992)

De manera semejante, se ha planteado el efecto selectivo de la inversión parental (Williams 1966), que siendo mayor en las hembras, por el tamaño de los gametos, se hace cada vez más grande mientras mayor sea el tiempo en que el huevo se mantenga dentro del cuerpo. Este

¹ Financiado por Proyecto FONDECYT 1930122

² Zoología, Universidad Católica de Valparaíso, Casilla 4059, Valparaíso, Chile

³ Biología, Universidad de Playa Ancha, Casilla 34-V, Valparaíso

tiempo generalmente corresponde también a un mayor desarrollo del embrión en condiciones internas, con nutrición y protección dada por la hembra. Para los machos, en cambio, y salvo pocas excepciones, la inversión parental es limitada sólo al aporte de gametos que ellos realizan. Esta diferente inversión también significa una presión, significativamente distinta para el tamaño de los adultos (Trivers 1972; Winquist y Lemon 1994).

Dentro de los animales más evolucionados, particularmente mamíferos, el mayor desarrollo de los machos se ha asociado a una fuerte competencia, que alcanza en muchos casos a la agresión física, lo que selecciona positivamente el mayor tamaño de los ejemplares, que logran dentro de esta competencia la fecundación de un mayor número de hembras (Darwin 1871).

En Hymenoptera, las diferencias de tamaño de sexos son ampliamente variables: hay especies en que las hembras son similares a los machos, posiblemente la situación más general sea de hembras mayores y, por último, hay varias en que los machos son más grandes, lo que demuestra distintos orígenes en el dimorfismo, incluso en especies con relaciones filogenéticas estrechas. Este dimorfismo es el resultado de presiones selectivas diferentes que actúan sobre ambos sexos (Gauld y Bolton 1988).

Entre las especies chilenas de Sphecidae hemos podido realizar algunas observaciones en *Sphex latreillei*, que permiten plantear una primera explicación sobre el marcado dimorfismo sexual que presenta. La especie es común en Chile central, su gran tamaño y su color rojo facilitan su ubicación. Las hembras construyen sus nidos en áreas de nidificación, donde también ocurre el apareamiento. La actividad reproductiva se realiza entre diciembre y febrero; las hembras excavan nidos en el suelo, los que son aprovisionados con langostas de antenas largas, principalmente *Cosmophyllum* sp. (Tettigoniidae). Ellas son fecundadas en cópulas múltiples, por machos que patrullan el área o que determinan áreas con fijación de perchas.

Teniendo en cuenta la importancia que tiene, para una teoría de selección sexual, una adecuada explicación de los caracteres dimórficos (Halliday 1978), el presente trabajo plantea una hipótesis que explica la existencia de dimorfismo en esta

especie, en especial lo relacionado a las diferencias de tamaño entre machos y hembras, tomando en cuenta principalmente algunos aspectos de su biología reproductiva.

MATERIALES Y METODOS

Las observaciones se realizaron en un ambiente poco intervenido y con vegetación natural, en área precordillerana de la VII Región, en una zona de nidificación que ocupaba más de 2000 m², con abundancia de nidos, que alcanzaban hasta 6 por m² en las áreas de mayor densidad.

Para comparación del tamaño de los sexos, se midió la longitud de 34 ejemplares machos y 31 hembras, de distintas localidades y fechas, de la Colección de la Universidad Católica de Valparaíso, usando un pie de metro digital de 0,03 mm de precisión. No se tomó en cuenta el grado de distensión del abdomen o la mayor o menor curvatura que presentara, excepto cuando se apreciaba claramente que estaba doblado en ángulo, en cuyo caso no se medía. El distinto grado de curvatura o distensión, introduce un factor ajeno a la longitud propia del ejemplar, que usualmente es solucionado midiendo el largo del ala o ancho de la cabeza. Estas medidas, sin embargo, tampoco pueden indicar el tamaño real de cada individuo por lo que, en conjunto y como apreciación comparativa, hemos considerado más conveniente tomar el largo completo, tal cual se presentaba en los ejemplares. Para la estimación de tamaños en relación a número de apareamientos se midieron 13 ejemplares tomados en cópula en la zona de estudio.

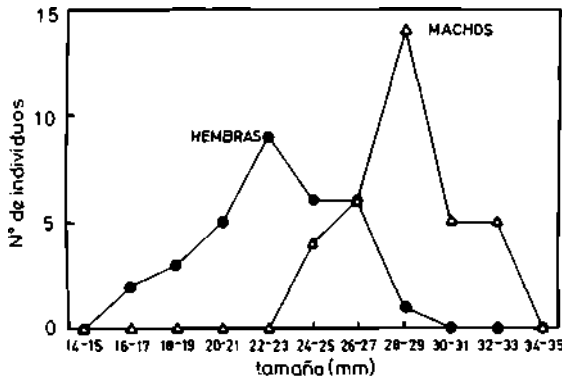
Los otros caracteres dimórficos que se mencionan en los resultados no pudieron ser cuantificados, como es el caso del mayor o menor contraste de la banda negra en el abdomen de las hembras o de algunas situaciones conductuales observadas en terreno.

La marcación de ejemplares, cuando fué necesario, se hizo colocando una mancha blanca de papel líquido "tipex" en el escudo del mesotórax o en alguno de los tergos abdominales. La individualización de especímenes se hacía por la forma de la mancha (un punto o una línea), el tamaño o su ubicación. El mismo material fué utilizado, en situaciones experimentales, para ocultar la banda metasómica de las hembras.

RESULTADOS Y DISCUSION

Dimorfismo observado:

- Las hembras presentaban en el IV tergo una ancha banda negra proximal, que no alcanza al margen lateral; ventralmente el esterno IV tenía una mancha oscura a cada lado, unidas proximalmente. En los machos no existían manchas oscuras.
- El dimorfismo más apreciable se refiere al tamaño. Los machos son claramente mayores que las hembras (Toro y Gallardo 1966). En los ejemplares medidos se observó para los machos una media de: $X = 28.47$ mm ($ds=2.38$; $r=24-33$); para hembras $X = 22.75$ ($ds=2.8$; $r=16-28$), $p < 0.0001$ (Figura 1)

Figura 1. Dimorfismo sexual en *S. latreillei*

Existe, por lo demás, un marcado dimorfismo conductual, que en líneas generales se puede definir porque el comportamiento en los machos guarda relación, en su mayor parte, con conseguir apareamientos (Bateman 1946). El dimorfismo se manifestaba, en los machos, en los siguientes aspectos:

- Comportamiento pseudoterritorial, en cuanto a que patrullaban un área puntual, que se mantenía durante algunas horas, era abandonada posteriormente y vuelta a retornar. El comportamiento se repetía por algunos días en el mismo sitio;
- Establecimiento de perchas sobre piedras, matorrales o árboles, a distinta altura sobre el suelo;
- Escasa marcha sobre el substrato, aunque frecuentes vuelos cortos;
- Vuelo en general por sobre los 20 cm por encima del terreno, que podía alcanzar a mucha altura cuando las perchas estaban ubicadas en

las copas de los árboles que sobrepasaban los 10 m;

- Marcado instinto de persecución de objetos que se desplazan en el aire; los ejemplares perseguían otros insectos e incluso piedras lanzadas dentro de su campo de visión;
- Reunión en las ramas de los árboles para dormir en la noche

Opuestamente las hembras: no tenían comportamiento pseudoterritorial, aunque se mantenían cerca del punto donde se encuentra su nido durante todo un día o a veces parte del día siguiente; la mayor parte de su desplazamiento lo realizaban caminando sobre el substrato, excepto para la búsqueda de alimento o provisiones para el nido; cuando efectuaban vuelos cortos ellas lo hacían a menos de 20 cm del terreno; carecían de instinto de persecución y, en las noches permanecen aisladas dentro de un túnel de nidificación.

Existía bastante sincronía en la aparición estacional de machos y hembras en el área de nidificación (o una ligera protandria), situación que no favorece la tendencia a la poligamia. Sin embargo, la distribución algo heterogénea de los nidos o la persistencia de hembras receptivas por largo tiempo, pueden ser responsables de la competencia intrasexual que se desarrolla entre los machos (Emlen y Oring 1977).

Las manchas oscuras del IV segmento de las hembras, no parecieron tener relación con el comportamiento reproductivo y no han podido ser interpretadas por nosotros en términos selectivos. En las pruebas experimentales donde la mancha oscura era cubierta, con papel líquido blanco, los ejemplares fueron igualmente atractivos para los machos y no sufrieron alteraciones evidentes en sus labores de nidificación. Este hecho se ajusta por lo demás, a situaciones naturales frecuentes, en las cuales las hembras que excavaban sus nidos aparecían cubiertas con material de color claro, proveniente de capas inferiores del terreno.

Una hipótesis de colorido semático tampoco parece sostenible, dada la ausencia de vertebrados de tamaño suficiente o de comportamiento adecuado que les permita ser depredadores de *S. latreillei* en la zona. Por otra parte, la posibilidad de diferenciar un sexo protegido, del otro que no lo es, sería altamente desfavorable para los machos, cuya condición de inermes podría ser

reconocida por la ausencia de las manchas y por lo tanto dañados por el agente depredador.

El mayor tamaño de los machos resultó ser el carácter más interesante y parece explicarse por selección intrasexual o eventualmente, en parte, por selección intersexual.

Competencia intrasexual:

Se realizaba en parte como producto de la conducta pseudoterritorial de dos formas distintas:

a) Por persecución de otros ejemplares que se desplazan en el aire dentro del rango de visión. Si el ejemplar es hembra había un intento de apareamiento que podía o no ser exitoso. Este parece ser el sentido primario de la persecución y no la exclusión de otros machos, ya que era frecuente encontrar dos perchas vecinas sin que existiera agresión por parte de los ejemplares. La interacción corresponde a la llamada "competencia poligínica desordenada" (= scramble competition polygyny), donde no se producen ventajas en defender una zona poblada con gran cantidad de machos. El gasto que existe en rechazar a otros competidores, tanto en energía como en tiempo, no proporciona más apareamientos que el de una situación de convivencia más o menos pacífica (Thornhill y Alcock 1983).

Si el ejemplar perseguido era macho ocurría alguno de los siguientes eventos:

- Cuando el ejemplar era de gran tamaño enfrentaba al perseguidor y la persecución cesaba.
- Si el ejemplar perseguidor no disminuía la velocidad o no cambiaba la dirección, se podía producir una violenta colisión, que llegaba a ser audible e incluso, ocasionalmente, significar la caída al suelo de alguno de los ejemplares.
- Cuando el ejemplar perseguido era más pequeño, giraba sobre sí mismo exponiendo las patas, lo que fué interpretado como señal de rechazo, ya que la persecución cesaba. Este tipo de señal era igualmente usada por machos que por hembras.

De lo anterior resultaba que ejemplares pequeños, de tamaño semejante al de una hembra, parecían ser confundidos con ellas y eran frecuentemente acosados, dentro de toda la zona de nidificación. Ellos hacían frecuentemente señales de rechazo ante las persecuciones de los otros machos y sus posibilidades de aparearse se reducían considerablemente, de acuerdo a la fre-

cuencia de tallas encontradas en los individuos en cópula como se muestra en la figura 2. Este comportamiento se puede considerar, en cierta forma, como una capacidad de monopolización de áreas con alta densidad de nidos de parte de los machos más grandes, con resultados positivos en la cantidad de apareamientos (Zeh *et al.* 1992)

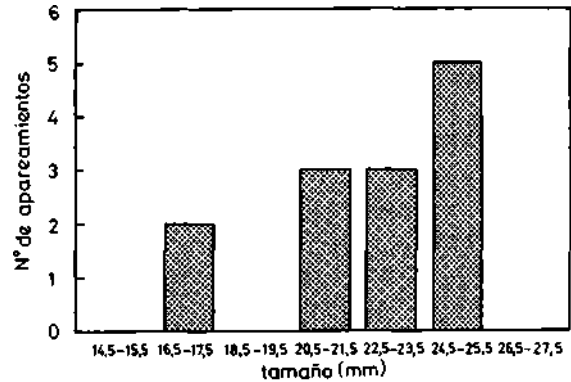


Figura 2. Número de apareamientos vs tamaño.

La alta correlación que existe entre el aumento de tamaño con el número de apareamientos en la figura ($r = 0.892$), muestra también una tendencia al aumento de tallas dentro de la población, al extremo de no parecer todavía un carácter estabilizado.

b) La competencia produce también la exclusión de ejemplares pequeños de las perchas de calentamiento; éstas corresponden a piedras o a maderas de superficie lisa y son utilizadas para aumentar la temperatura temprano en la mañana o al atardecer. En estas circunstancias los machos apegaban la zona esternal al substrato y se desplazaban algunos centímetros, agrediendo a cualquier ejemplar de menor tamaño que se encontrara dentro de los próximos 8 a 10 cm. Si el ejemplar era de tamaño semejante o mayor, aunque podía haber un intento de agresión, éste generalmente no era exitoso y la distancia se mantenía, hasta que uno de los ejemplares o ambos iniciaban algún vuelo; sin embargo los vuelos de persecución eran menos frecuentes y alcanzaban distancias más cortas.

La distancia entre los machos ubicados en perchas variaba muchísimo a lo largo del día, haciéndose mayor a medida que avanzaba la mañana, junto con el aumento de temperatura, hasta que el substrato cambiaba su función de calentador y servía sólo de percha de observación. La nueva

función era evidenciable, porque los ejemplares separaban su cuerpo del substrato elevándose sobre sus patas y hacían frecuentes vuelos de persecución. Al caer la tarde disminuía de nuevo la agresividad y la distancia sobre las perchas. El substrato a esta hora estaba comparativamente caliente y se podía observar numerosos machos sobre una misma piedra o tronco, pudiendo reducirse la distancia a sólo unos pocos centímetros.

Selección intersexual:

Se observó una tendencia a seleccionar machos de mayor tamaño que ellas, por parte de las hembras, de donde resulta que las hembras pequeñas lograban un mayor número de cópulas que los ejemplares más grandes. En 30 apareamientos observados el 50%, correspondiente a hembras de menor tamaño, logró un 61% de apareamientos, mientras que el 25% de los tamaños superiores logró sólo un 13%. En las hembras que estaban construyendo nidos o que buscaban un terreno apropiado para iniciar una excavación, los ejemplares mayores resistían mejor el asedio de los machos y podían realizar más exitosamente un comportamiento de rechazo.

Desde otro punto de vista, en caso de no existir selección de parte de las hembras, sería necesario interpretar que los machos se aparean más con hembras más pequeñas que ellos, las que parecen ser tomadas con mayor facilidad, sin poder resistir el asalto. Lo anterior significa también, un mayor número de apareamientos para machos más grandes, los que se pueden unir con todo el rango de tamaño de hembras.

A pesar de las desventajas selectivas de los machos pequeños, los que de acuerdo a la figura 2 debieran mostrar tendencias a desaparecer, la curva de tamaños se observa muy semejante a una curva normal (Figura 1). Varias circunstancias pueden explicar la persistencia de los tamaños pequeños, limitando el efecto selectivo que se ha señalado:

- Factores no hereditarios que intervienen en la determinación del tamaño, como falta de alimento en la fase larvaria, ya sea por aprovisionamiento escaso o por acción cleptoparasítica efectuada por una especie de *Sarcophagidae* abundante en la zona.
- Una estrategia alternativa que desarrollaban los ejemplares pequeños, ubicándose en situación

marginal dentro del área de nidificación y estableciendo una percha justo por encima de la salida del túnel de una hembra, con la cual lograban constantes apareamientos, realizando un comportamiento prácticamente monogámico durante la mañana o la tarde, mientras la hembra trabajaba.

La situación de marginalidad determinaba escasez de machos competidores de tamaño grande que les hubieran impedido o dificultado el apareamiento, al mismo tiempo que la proximidad de la percha a la salida del túnel, hacía innecesario un vuelo de persecución que los hubiera puesto en evidencia.

- Las características del macho, dentro del sistema haplodiploide de los himenópteros, no pasan a sus hijos machos, sino que solamente a las hijas, lo que tiene un cierto efecto diluyente en la descendencia, ya que podrían reaparecer sólo en la segunda generación.

En el sistema haplo-diploide es especialmente interesante el rol de los machos, que actúan como si fueran portadores de los genes maternos para multiplicarlos en otras hembras. Tal interpretación puede ser importante desde el punto de vista evolutivo, ya que sugiere una idea distinta en la comprensión de la reproducción sexual de los seres vivos.

En esta idea y considerando una situación ancestral isogámica, la aparición de machos o gametos pequeños, de bajo costo (descendientes de otro ejemplar), tiene ventajas porque permite la multiplicación de un genotipo a costa de otros ejemplares que actúan como hembras, es decir aquellos otros ejemplares con las cuales se va a aparear el macho posteriormente. Así el sistema sexuado pudo haber sido seleccionado por presentar ventajas a corto plazo, debido a la multiplicación diferenciada de genotipos. El ejemplar descendiente necesariamente debió haber sido diploide con respecto al que funcionaba como macho. Esta interpretación al mismo tiempo, acepta las ventajas de la variabilidad y podría explicar varias características de los machos actuales como:

- una tendencia poligámica generalizada,
- el rol más activo de los machos en la reproducción,
- su baja inversión parental o
- situaciones de conflicto genómico (Hurst y Hamilton 1992).

Interpretaciones que ponen énfasis en el aumento de variabilidad en la descendencia presentan dificultades por su selección a largo plazo.

En *S. latreillei* el número de cópulas en la fase de construcción de nidos puede no tener ventajas reproductivas, sino al revés, ya que interrumpe la construcción y toma parte del tiempo que la hembra podría ocupar haciendo, limpiando el túnel o trabajando en la celdilla; sin embargo la polianidria puede tener un efecto importante para los machos, favoreciendo la selección de tamaños mayores (Wiklund y Forsberg 1991). Es posible que, desde el punto de vista energético, a las hembras pequeñas les sea más conveniente ceder al asalto del macho que resistirlo (Thornhill y Alcock 1983).

El mayor éxito reproductivo del apareamiento lo consigue probablemente el último macho que copula, cuando las hembras vienen cargadas con una presa, ya que es sólo en esta condición cuando se realiza la oviposición. Tal situación se produciría si no hay mezcla de espermios y los últimos aportados tuvieran una mejor opción para fecundar el huevo (Parker, 1970).

El tamaño puede tener importancia en el apareamiento de hembras que vienen cargadas con presa. En este caso las hembras parecen tener menores posibilidades de movilidad (Fairbairn, 1993) y de selección, ya que las patas ocupadas les impiden hacer señales de rechazo y el peso de la langosta obliga a un vuelo lento y dificultoso. Este mismo exceso de peso hace posible el eventual apareamiento de un macho pequeño, de situación marginal, en un lugar alejado del nido, lo que da posibilidades posteriores de una segunda y tercera cópula a machos de mayor tamaño, de mejor ubicación con respecto al nido los que, por ser últimos, pueden tener mejores posibilidades de fecundar el huevo que la hembra colocará sobre la presa.

A pesar de que se observaron ocasionales intentos de exclusión de machos en cópula, por otros ejemplares de tamaño grande, estos generalmente no fueron exitosos en cuanto a desplazar al ejemplar que ya había logrado contacto genital. El recién llegado lograba realizar un ajuste mandíbulo-protorácico con la hembra, lo que lo dejaba en buena posición para la cópula, pero no lograba desalojar al ejemplar que ya estaba apareado, porque sólo podía empujar ligeramente

con su abdomen, utilizando la débil musculatura intertergal dorsal, sin poder tomar un punto fijo desde donde ejercer mayor fuerza. La única ganancia en este caso, que no está correlacionada con el mayor tamaño, es que dada su buena ubicación podía entrar inmediatamente en cópula cuando el otro macho abandonaba a la hembra.

El tamaño de las hembras parece estar seleccionado por el tamaño de las presas (langostas) que utilizan para aprovisionar sus nidos y por los problemas que origina la excavación en terrenos duros. Las conductas en general, se observaron relacionadas con la nidificación: las hembras ocupan todo el día en el mismo sitio; casi siempre la mañana es dedicada a excavación, mientras que durante la tarde se realiza el aprovisionamiento de las celdillas. De lo anterior resulta que el desplazamiento se hace preferentemente por marcha sobre el substrato, en la búsqueda de un sitio adecuado para la excavación o para eliminación de materiales extraídos desde el túnel. Ocasionalmente realizan vuelos bajos, cortos, de reconocimiento o más largos en busca de alimento en las flores.

La mejor opción de selección de machos se podía manifestar durante la construcción del nido, ya que a las hembras les resulta posible hacer señales de rechazo subiendo ligeramente la altura de vuelo u oponiendo las patas al macho que se acerca. Ninguna de estas actitudes de rechazo se produjeron en las hembras que venían cargadas con presas para el nido, ya que debido al peso adicional no pueden subir el vuelo y no pueden tampoco mostrar las patas que están ocupadas en tomar la langosta.

El comportamiento de los machos que dormían agrupados en las ramas más altas de los árboles, no se estimó directamente relacionado con algún mecanismo de selección sexual. En la zona no observamos ganancia de apareamientos debida a esta ubicación, opuestamente, las hembras son las primeras que se veían activas en el terreno, posiblemente favorecidas por su situación protegida dentro de los túneles de nidificación. Los machos estaban más expuestos a los factores climáticos, como bajas temperaturas, llegaban al área posteriormente a los rayos del sol y necesitaban calentarse por un tiempo considerable antes de entrar en actividades reproductivas. Una lluvia de sólo un día de duración, produjo una mortalidad impor-

tante, por lo que se pudo recolectar, al pié de los "árboles dormitorio", en la mañana siguiente, un número apreciable de ejemplares muertos.

AGRADECIMIENTOS

A las Srtas. Claudia Alfaro, Milena Lizama y Adriana Parraguez de la Universidad de Playa Ancha que colaboraron eficientemente en las observaciones de terreno.

REFERENCIAS

- BATEMAN, A.J. 1948. Intrasexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2:349-368.
- DARWIN, C. 1871. *The descent of man and Selection in Relation to Sex*. Murray, London.
- EMLEN, S.T. y L. ORING. 1977. Ecology, Sexual Selection and the Evolution of mating systems. *Science* 197 (4300):215-222.
- HALLIDAY, T. 1978. Sexual selection and mate choice. En: Krebs, J.R. y N.B. Davies, *Behavioral Ecology, an evolutionary approach*. Sinauer, Massachusetts.
- HURST, L. y W.D. HAMILTON. 1992. Cytoplasmic Fusion and the Nature of the Sexes. *Proceedings of the Royal Society, Series B* 247: 189.
- FAIRBAIRN, D.J. 1993. Cost of loading associated with mate-carrying in the waterstrider, *Aquarius remigis*. *Behavioral Ecology*, 4 (3): 224-231.
- GAULD, I y B. BOLTON. 1988. *The Hymenoptera*. Oxford University Press. London.
- MANGAN, B.P. 1994. Pupation Ecology of the Dobson fly *Corydalis cornutus* (Megaloptera: Corydalidae) along a large river. *Journal of Fresh Water Ecology*, 9 (1): 57-62.
- MOORE, A.J. 1990. The evolution of sexual dimorphism by sexual selection: The separate effects of intrasexual selection and intersexual selection. *Evolution*, 44 (2): 315-331.
- OTTE, D. 1979. Historical development of sexual selection theory. En: Blum, M y N. Blum eds. *Sexual selection and reproductive competition in Insects* pgs. 1-17. Academic Press New York.
- PARKER, G.A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews*, 45:525-567.
- THORNHILL, R. y J. ALCOCK. 1983. *The evolution of Mating Systems*. Harvard University Press, Cambridge Massachusetts.
- TORO, H. y S. Gallardo. 1966. Variación en *Chlorion latreillei*. *Publicaciones del Centro Estudios Entomológicos*, 8: 45-60.
- TRIVERS, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. En: Campbell, B. (eds), *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971*. Aldine, Chicago.
- WILLIAMS, G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- WIKLUND, C y FORSBERG, J. 1991. Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: A comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae. *Oikos*, 60(3): 373-381.
- WINQUIST, T. y R.E. LEMON. 1994. Sexual selection and exaggerated male tail length in birds. *American Naturalist*, 143 (1): 95-116.
- ZEH, D.W., J.A. ZEH y G. TAVAKILIAN. 1992. Sexual selection and sexual dimorphism in the harlequin beetle *Acrocis longimanus*. *Biotrópica*, 24 (1): 86-96