



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

---

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

AREA ACADEMICA DE BIOLOGIA

LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

**ESTUDIO MORFOLÓGICO DE *Phanaeus adonis* (HAROLD 1863;  
COLEOPTERA: SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE) EN UN  
PAISAJE ÁRIDO EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA BARRANCA  
DE METZTITLÁN, HIDALGO, MÉXICO.**

**TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
LICENCIADO EN BIOLOGÍA**

**PRESENTA:**

**SERGIO RAMOS CORTÉS**

**DIRECTOR:**

**DR. GERARDO SÁNCHEZ ROJAS**

MINERAL DE LA REFORMA, HGO.

2011

<b>Contenido</b>	<b>Pág.</b>
<b>I. RESUMEN</b>	<b>3</b>
<b>II. INTRODUCCIÓN</b>	<b>4</b>
<b>III. JUSTIFICACIÓN</b>	<b>7</b>
<b>IV. OBJETIVOS</b>	<b>8</b>
<b>V. ANTECEDENTES</b>	<b>9</b>
5.1 Morfología y Tamaño	9
5.2 Patrones de alometría y dimorfismo sexual	11
5.3 Color	13
5.4 <i>Phanaeus adonis</i>	14
<b>VI. HIPÓTESIS</b>	<b>17</b>
<b>VII. MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>18</b>
7.1 Área de estudio	18
7.2 Colecta de organismos	20
7.3 Variables morfométricas	21
7.4 Fotografías digitales	24
7.5 Morfometría de <i>Phanaeus adonis</i>	25
7.6 Alometría en <i>Phanaeus adonis</i>	26
7.7 Dimorfismo sexual en <i>Phanaeus adonis</i>	27
7.8 Color en <i>Phanaeus adonis</i>	28
<b>VIII. RESULTADOS</b>	<b>30</b>
8.1 Morfometría de <i>Phanaeus adonis</i>	30
8.2 Alometría en <i>Phanaeus adonis</i>	34
8.3 Dimorfismo sexual en <i>Phanaeus adonis</i>	36
8.4 Color en <i>Phanaeus adonis</i>	40
<b>IX. DISCUSIÓN</b>	<b>42</b>
<b>X. CONCLUSIÓN</b>	<b>45</b>
<b>XI. LITERATURA CITADA</b>	<b>47</b>

## I. RESUMEN

El estudio de la morfología de los organismos ha llamado la atención del hombre desde la época clásica; Aristóteles fue el primero en describir las partes de los animales en su tratado "*De Partibus Animalium*". Actualmente, se sabe que los cambios que ocurren en la morfología de los organismos pueden deberse a factores ambientales, genéticos o a la interacción de ambos. En este trabajo se realizó un estudio morfológico de los escarabajos coprófagos de la especie *Phanaeus adonis*. El estudio consistió en la revisión de la variación morfológica, los patrones alométricos, el dimorfismo sexual, el color y la relación de estas características de los organismos con el tipo de vegetación del cual provenían. La colecta de los organismos se llevó a cabo dentro de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlán en dos tipos de vegetación, el matorral crassicaule y matorral submontano. El estudio se basó en doce estructuras externas del exoesqueleto de las hembras y quince en el caso de los machos. Los organismos fueron medidos digitalmente. Se obtuvieron las estadísticas descriptivas. Mediante análisis de regresión, análisis de varianza y análisis multivariados se estimaron los patrones de alometría, dimorfismo sexual y color. Se encontró una variación morfológica baja en las variables morfométricas de *Phanaeus adonis* (C. V. menores a 1.5%); los machos en las variables: anchura de los derivados cuticulares, longitud de los derivados cuticulares y longitud del cuerno, presentaron los valores más altos (C. V. mayores a 3%); las hembras no tuvieron coeficientes de variación mayores a 1.5%. Se estimaron los patrones alométricos en *Phanaeus adonis*; los machos fueron alométricos en las variables: longitud del élitro izquierdo, longitud del élitro derecho, longitud del pronoto, longitud de la cabeza, anchura de los derivados cuticulares, longitud de los derivados cuticulares y longitud del cuerno; las hembras fueron alométricas en las variables: longitud de la cabeza, longitud del pronoto, longitud tercer par de patas. Se encontró un dimorfismo sexual sesgado hacia las hembras, que son en este caso los organismos más grandes. Se encontraron relaciones en el tamaño de las estructuras de los organismos con el tipo de vegetación del que habían sido colectados, siendo significativamente más pequeños aquellos individuos provenientes del matorral crassicaule en comparación con los organismos del matorral submontano. La variación morfológica encontrada en estos individuos puede deberse a los factores ambientales a los que están sometidos los organismos, en donde el microclima, la alimentación, el suelo, la humedad y la cooperación de los progenitores son cruciales en el crecimiento y buen desarrollo de estos organismos. Además, esta variación puede estar influida por algún proceso de selección sexual como la competencia macho-macho o la elección de pareja por parte de las hembras.

## II. INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre las características morfológicas que muestran los seres vivos han permitido descifrar la historia evolutiva propia de cada taxón (Barbadilla, 1999). Estas características morfológicas se manifiestan por lo general en forma de adaptaciones y son un aspecto importante que permiten el estudio del fenómeno de la selección natural, es por esto que la morfología ha ocupado una posición central en la biología evolutiva (Barbadilla, 1999). La selección natural y sexual, inciden en la evolución de la morfología de los organismos, ya que estos mecanismos pueden otorgar ventajas de adecuación a algunos individuos en particular (Kotiaho, 2002). Lo más frecuente, aunque no universal, es que sean los machos quienes se vean afectados (Kotiaho y Tomkins, 2001).

Los insectos han sido reconocidos como buenos modelos biológicos para probar hipótesis de adaptación, alometría y dimorfismo sexual en tamaño, en estudios morfológicos, ya que presentan morfologías extravagantes, son abundantes, tienen tamaños pequeños, ciclos de vida cortos, son ectotermos, y tienen hábitos alimentarios diversos (Emlen y Nijhout, 2000). Dentro de los insectos, los coleópteros de la familia Scarabaeidae resaltan por tener el mayor número de especies conocidas en el mundo (Morón, 2003) y han sido objeto de diversos estudios ecológicos, conductuales, morfológicos y taxonómicos.

Las especies de escarabeidos comparten la característica particular de la coprofagia, es decir que se alimentan de materia fecal de distintas especies de mamíferos como: bóvidos, equinos, primates y ungulados (Halffter y Matthews, 1966). La coprofagia es una característica fundamental de la biología de los escarabeinos, la cual determina las características de su conducta, distribución, morfología y desarrollo, causa modificaciones en los organismos adultos, estos cambios se consideran adaptaciones morfológicas, las más frecuentes son las modificaciones que sufre el tracto digestivo, las partes bucales, la cabeza, las patas y los órganos reproductivos (Halffter y Matthews, 1966).

En este trabajo se reviso la variación presente en la morfología externa de la especie *Phanaeus adonis*, que es una especie de escarabajos coprófagos de la subfamilia scarabaeinae, y su relación con el tipo de vegetación del que provenían los organismos. Los organismos revisados provenían de una colecta de diversidad realizada en el año 2006 dentro de la reserva de la biosfera Barranca de Metztitlán y que fue llevada a cabo por Verdú y colaboradores y cuyos resultados se presentaron en Verdú *et al.*, (2007).

Para poder revisar la variación de la morfología externa se tuvo que medir la morfología, para esto se eligieron las partes de la morfología externa, además como los machos presentan estructuras secundarias también se eligieron la variación que hay entre machos (cuadro 1, pág. 22). Estos organismos presentan una variación morfológica con varios tamaños modales, lo que puede sugerir que existen factores que están modelando esta variación. Los patrones de variación encontrados indican que los organismos con las características morfológicas más pequeñas provenían del matorral crassicaule.

Según los análisis de alometría se encontró que en los machos el tamaño de los organismos presentan un patrón alométrico con respecto a los caracteres secundarios de los machos, y en donde el tamaño del cuerno puede ser utilizado como un predictor de tamaño corporal de los machos. En cuanto a las hembras no se encontraron patrones alometricos claros. Al revisar el dimorfismo sexual se encontró que las machos son mas pequeños que las hembras para todas las estructuras revisadas en los análisis, con lo que se puede concluir que las hembras de *Phanaeus adonis* son mas grandes que los machos de esta especie, patrón que se repite en otras especies de escarabajos coprófagos.

También se eligió revisar si existía un patrón en el color presente en los individuos, por lo que el color de los individuos se estableció primero visualmente según el criterio del medidor y después fue cuantificado utilizando un instrumento especial para la medición del color. El color revisado en *Phanaeus adonis* no parece seguir algún patrón claro, ya que no tuvo alguna relación con el tipo de

vegetación o con la talla de los organismos. Puede ser que exista otro factor que no se reviso en este trabajo que sea el que controla el color como el que sugiere Davis *et al.*,(2008) de la termorregulación. También puede ser que no exista un patrón en el color y que se presenta al azar en los individuos.

### III. JUSTIFICACION

A pesar de que *Phanaeus adonis* es una especie bien conocida en su distribución y taxonomía, hay una evidente ausencia de información acerca de los aspectos de la variación morfológica de esta especie y en general de este género, así como también las posibles causas que pueden influir a esta variación y los procesos que actúan sobre ella. Por lo que, describir métricamente la morfología externa de *Phanaeus adonis* dentro de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlan (RBBM) permitirá establecer tendencias métricas de variación útiles en la formulación de patrones alométricos para este caso particular. Además, conocer y cuantificar las diferencias morfométricas de machos y hembras es útil para establecer patrones de dimorfismo sexual en tamaño y poder saber la dirección en la que el dimorfismo actúa en estos organismos.

#### IV. OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo es realizar una descripción métrica de la morfología externa de *Phanaeus adonis* y detectar si existen patrones de variación morfológica dentro de dos tipos de vegetación en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán.

En tanto que los objetivos particulares, derivados del anterior, son los siguientes:

1. Realizar la descripción morfométrica de los componentes de la morfología externa de *Phanaeus adonis*.
2. Buscar los patrones alométricos que pueden estar presentes en *Phanaeus adonis*.
3. Calcular el dimorfismo sexual presente en *Phanaeus adonis*.
4. Describir la coloración presente en *Phanaeus adonis*.
5. Determinar si existe una relación entre el tipo de vegetación y los patrones de variación encontrados.

## V. ANTECEDENTES

### 5.1 Morfología y tamaño

La morfología de los organismos es en muchas ocasiones, el resultado de adaptaciones específicas inducidas principalmente por selección natural lo que puede incrementar en los individuos el aprovechamiento óptimo de recursos y, por tanto estas características de los organismos están desarrolladas para realizar eficazmente funciones precisas (Santos-Moreno, 1998). La morfología es formalmente definida como *parte de la biología que trata de la forma y estructura de los seres orgánicos, de las modificaciones que experimentan en su desarrollo y las causas que las producen* (Emlen y Nijhout, 2000), es una cuestión del tamaño del cuerpo. El tamaño al igual que la morfología, es una característica compleja que destaca de entre los atributos de los animales, y que ha recibido considerable atención por parte de ecólogos y evolucionistas (García-Barros, 1999).

La morfología y el tamaño de los organismos pueden verse afectados por diversos factores tanto bióticos como abióticos. Hunt y Simmons (1998) demostraron que la morfología de los adultos de *Onthophagus taurus*, escarabajo coprófago de la tribu Onthophagini, se ve afectada por el cuidado que los progenitores ofrecen a las larvas en su desarrollo. Particularmente este cuidado parental tiene un efecto directo en el microclima en el que se desarrollan las larvas, y este afectara la morfología que tendrán los organismos al llegar a su etapa adulta. Moczek (1998) probó que la calidad del recurso alimentario que utilizan las larvas de *Onthophagus taurus*, afecta al crecimiento y la morfología de los organismos al llegar a la adultez.

El tamaño corporal se considera como un indicativo, al menos en muchas especies de insectos, de la condición física de los individuos (Haarstad, Siemann y Tilmann, 1996). Smith y colaboradores (2000) encontraron que en *Nicrophorus investigator*, un escarabajo enterrador, presenta un tamaño corporal significativamente más grande en altitudes más elevadas que en los lugares donde la altitud es menor. Lo que significa que los factores geográficos, o al

menos la altitud, juegan un papel importante dentro del crecimiento, en las especies de escarabeidos.

El desarrollo de ciertas estructuras de ornamentación en machos afecta a otras estructuras u órganos de los organismos, con lo que puede verse afectada sus capacidades adaptativas, esto fue demostrado por Nijhout y Emlen (1998), ellos encontraron que en *Onthophagus acuminatus*, los individuos que presentan cuernos más largos tiene ojos más pequeños y por el contrario individuos que carecen de cuernos tiene ojos más grandes, a consecuencia de una relación inversa en el desarrollo de ambas estructuras.

La morfología presente en otras estructuras importantes en la reproducción como la genitalia, también favorecen a ciertos individuos si el cambio resulta positivo. House y Simmons (2003) encontraron que la morfología de la genitalia masculina de *Onthophagus taurus* favorece el éxito reproductivo de los individuos que presentan morfologías “modificadas” a la genitalia común, ya que estas modificaciones estimulan “mejor” a la hembra durante la copula, asegurando una mayor tasa de fertilización de los gametos femeninos.

## 5.2 Patrones de alometría y dimorfismo sexual

El término alometría se refiere a tres fenómenos: alometría evolutiva, estática y ontogenética (Stern y Emlen, 1999). La alometría estática, definida por Stern y Emlen (1999), y que es el concepto usado en este trabajo, es *la relación que existe en los individuos de cualquier órgano o parte del cuerpo con el tamaño total del cuerpo en un estado de desarrollo específico*. Dentro de las poblaciones, para poder establecer patrones alométricos, Fairbairn (1997) dice que se tiene que identificar tendencias de relación métrica entre el tamaño de una parte del cuerpo y el tamaño completo del cuerpo, lo que permite distinguir los casos que se desvían notablemente de la tendencia media poblacional. Los órganos y estructuras asociadas con el combate o exhibición de diversos animales incluidos los artrópodos son claros ejemplos de alometría (Fairbairn, 1997).

Las diferencias en el tamaño de ciertas estructuras morfológicas resultan en comportamientos diferentes adoptados por los individuos, como Emlen (1997a) y Moczek y Emlen (2000) encontraron en machos de la especie *Onthophagus acuminatus*, que aquellos individuos que carecen de cuernos adoptan estrategias alternativas de comportamiento para poder aparearse. El tamaño del cuerno presente en escarabajos puede en ocasiones predecir la condición física de los individuos como Lailvaux y colaboradores (2005) encontraron en la especie *Euniticellus intermedius*, en donde machos con cuernos largos resultan ser machos más grandes que aquellos que son de cuernos pequeño o que carecen de dichos cuernos.

Fairbairn (1997) define al dimorfismo sexual como *la diferenciación morfológica en la madurez sexual de hembras y machos*. La mayoría de los animales muestran algún grado de dimorfismo sexual (Fox *et al.*, 2007). Sin embargo, el grado y dirección del dimorfismo varía sustancialmente entre taxones y más aun entre poblaciones de una misma especie (Fox *et al.*, 2007).

Tanto la alometría como el dimorfismo sexual proveen datos útiles para probar hipótesis concernientes al significado adaptativo de la morfología y aportan

evidencia para la importancia de la selección de caracteres reproductivos, particularmente caracteres asociados con selección sexual en machos, selección de fecundidad en hembras y patrones de inversión parental (Fairbairn, 1997).

Una de las herramientas más utilizadas para probar hipótesis de alometría y dimorfismo sexual son los modelos de regresión, principalmente el modelo de regresión II que Fairbairn (1997) propone. Este modelo de regresión devuelve el valor de la pendiente ( $\beta$ ), el cual puede ser mayor menor o cuasi igual a uno. Cuando se tiene valores por debajo de uno se dice que existe alometría negativa; si el valor es mayor se dice que existe alometría positiva; si el valor es igual a uno entonces se dice que existe una isometría.

### 5.3 Color

El color se puede definir como *la sensación producida por los rayos luminosos que impresionan los órganos visuales y que depende de la longitud de onda de la luz* (Montesinos-Azorín, 2003). A partir de las respuestas que proporcionan los órganos visuales, el cerebro recoge las respuestas y las interpreta para proporcionar un código de color al objeto visto. El color de los objetos se puede describir matemáticamente con lo que se puede representar gráficamente y se puede comparar y comprender las diferencias de sensación de color.

Es muy característico en los escarabajos coprófagos el que presenten un color metálico en los élitros y pronoto, este color se debe a la microestructura cuticular presente en el exoesqueleto, ya que es esta microestructura es la que genera el color a través de la refracción selectiva de longitudes de onda de luz particulares (Hariyama *et al.*, 2002). Davis y colaboradores (2008), proponen que el color presente en los escarabajos de la especie *Gymnopleurus humanus* puede ser una respuesta a la temperatura media del hábitat en donde se desarrollan los individuos, lo que implicaría que existe un mecanismo de termorregulación asociado al color que presentan los organismos. Además de esta posible función termorreguladora en el caso de los colores metálicos, Vulinec (1997) propone que el color puede servir como medio de comunicación social, ya que los colores metálicos son demasiado brillantes desde ciertas direcciones y la orientación corporal pudiera ser utilizada para dirigir una señal visual a coespecíficos particulares.

#### **5.4 *Phanaeus adonis***

Los escarabeidos de la especie *Phanaeus adonis* (**Figura 1**) son un grupo de escarabajos que presentan colores metálicos brillantes (Edmonds, 1994), además en esta especie la cabeza y el disco pronotal reflejan la luz visible y ultravioleta, lo que se observa mejor desde una posición de frente al insecto (Vulinec, 1997). Su tamaño corporal es pequeño (menor a 22 milímetros), se distinguen por tener el disco pronotal granulado, en los machos el disco pronotal es muy aplanado con perfil triangular y los ángulos posteriores extendidos como proyecciones agudas, no levantadas; las tibiae anteriores tridentadas, además los machos tienen un cuerno cefálico puntiagudo y erecto (Edmonds, 1994).

Aunque en la mayoría de machos de esta especie estos rasgos son conspicuos, se puede encontrar machos que carecen de estas estructuras (Edmonds 1994; Price y May, 2009). Por su lado las hembras carecen de cuernos ó proyecciones pronotales y presentan surcos muy claros en los élitros. (Edmonds, 1994).

*Phanaeus adonis* habita entre los 350 y 2300m de altitud en lugares abiertos y semi-abiertos del Valle de México, siguiendo las faldas de la Sierra Madre Oriental en Hidalgo, San Luis Potosí, Tamaulipas y Nuevo León; así como en Michoacán, Guanajuato, Querétaro, siguiendo en parte la Altiplanicie Mexicana y teniendo como limite la Sierra Madre Oriental (Edmonds, 1994) (**Figura 2**).

Estos escarabajos localizan y toman excremento para su alimentación, nidificación y cría antes de que este se seque. Con el excremento construyen bolas nido que entierran en cámaras y galerías para facilitar su reproducción (**Figura 3**).

Los individuos de esta especie, por su conducta reproductiva, han sido incluidos en el patrón II de anidación descrito por Halffter y Matthews (1966). Este comportamiento sirve como ritual de exhibición sexual para atraer a individuos con los que se puedan aparear los organismos. Generalmente el compañero activo es

la hembra y es quien comienza a construir la bola nido. Las galerías contienen una o más “bolas nido”, cada una de estas se forma independiente que se depositan en diversas cámaras (Halffter y Matthews, 1966).

La copulación se da antes de que se empiece a construir las galerías de anidación. Después de la copulación el espermatozoide se conserva en la espermateca hasta que la hembra esta lista para ovipositar. La cooperación entre machos y hembras es importante para la nidificación (Hunt *et al.*, 2000; Hunt *et al.*, 2002), sin embargo las hembras ya apareadas se pueden aislar del macho y ser capaces de anidar exitosamente (Halffter y Matthews, 1966).

## **VI. HIPÓTESIS**

Dado las respuestas en la morfología de los organismos a los cambios ambientales, se espera que los individuos presenten diferencias en su tamaño en los dos tipos de vegetación que se colectaron. Se espera que las ornamentaciones de los machos se muestren como un buen indicador de las condiciones del individuo y que estén asociadas a sus dimensiones corporales. También se espera encontrar un dimorfismo sexual en el tamaño de las estructuras morfológicas revisadas. Acerca del color de estos individuos se espera que exista una relación con el tipo de vegetación del que fueron colectados, lo que sugeriría que existe un mecanismo de termorregulación asociado a los factores geográficos.

## VII. MATERIALES Y MÉTODOS

### 7.1 Área de estudio

La Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán (RBBM) es un área natural protegida que se localiza en el estado de Hidalgo (**Figura 4**) entre los 20° 14' 15" y 20° 45' 26" de latitud norte, y los 98° 23' 00" y 98° 57' 08" de longitud oeste, y comprende una superficie total de 96.042,94 ha (CONANP, 2003).

La barranca se caracteriza por un clima extremo y una alta diversidad de flora y fauna, el clima predominante es seco semicálido con lluvias en verano, la temperatura promedio anual oscila entre los 18 y los 22 °C y la precipitación total anual es menor de 600 mm (CONANP, 2003).

Dentro de la reserva se eligieron dos tipos de vegetación para la colecta de organismos, matorral crassicaule y matorral submontano. El matorral crassicaule se localiza en el norte y noreste de la barranca con pendientes que van de 1300 a 1700m snm, la vegetación está dominada por *Isolatocereus dumortieri*, un cactus columnar de tipo candelabro que alcanza los siete metros de alto y es endémico de los ambientes áridos de México, por su parte, los estratos arbóreos y matorrales están representados por especies de los géneros: *Acacia*, *Bursera*, *Celtis*, *Myrtilocactus*, *Prosopis*, *Opuntia* y *Yucca* (CONANP, 2003).

El matorral submontano se localiza en las colinas con pendientes suaves desde los 1600 hasta 1800m snm, se encuentra sobre una capa calcárea de suelo rocoso de origen sedimentario, la vegetación está dominada por especies de matorrales que pertenecen a los géneros: *Cnidoscolus*, *Ipomea*, *Krameria*, *Mimosa*, *Neopringlea*, *Senna* y algunos esporádicos pero conspicuos individuos de *Yucca* (CONANP, 2003).

## 7.2 Colecta de organismos

La colecta de los organismos se realizó en el año 2006 por parte de Verdú y colaboradores (2007) para un estudio de diversidad biológica en un ambiente xérico dentro de RBBM.

El método de muestreo que se empleo dentro de los tipos de vegetación fue el siguiente: se ubicaron seis puntos de muestreo, cada punto de muestreo se ubicó 500 metros a parte uno del otro, en cada punto de muestreo se hicieron cuadrantes de 50 x 50 metros y en cada una de las esquinas se coloco una trampa cebada con una mezcla de excremento de caballo y borrego, todas la trampas contenían etilenglicol al 30% para preservar los insectos.

Los resultados de este muestreo se reportan en (Verdú *et al.*, 2007). Los individuos de *Phanaeus adonis* fueron separados y almacenados en alcohol al 70%. Posteriormente, los especímenes se montaron con alfileres entomológicos, según la metodología descrita por Márquez-Luna (2005), para su preservación en seco dentro de cajas entomológicas (**Figura 5**).

### 7.3 Variables morfométricas

Se eligieron 12 variables del exoesqueleto de *Phanaeus adonis* para este estudio: 1) Longitud total del cuerpo, 2) anchura total del cuerpo, 3) anchura del pronoto, 4) longitud del pronoto, 5) anchura de la cabeza, 6) longitud de la cabeza, 7) anchura del élitro izquierdo, 8) longitud del élitro izquierdo, 9) anchura del élitro derecho, 10) longitud del élitro derecho, 11) longitud del fémur izquierdo del tercer par de patas y 12) longitud del fémur derecho del tercer par de patas.

Además, para los análisis de alometría en machos se eligieron tres variables que son los caracteres secundarios que se desarrollan en ellos: 1) Anchura de los derivados cuticulares del pronoto, 2) longitud de los derivados cuticulares del pronoto y 3) longitud del cuerno.

Las variables se describen en el **Cuadro 1** y se pueden observar en la **Figura 6**.

#### **7.4 Fotografías digitales**

Se fotografiaron a 263 individuos en un formato digital utilizando una cámara Olympus E-500 acoplada a un soporte universal. Como referencia métrica se utilizó un fondo de papel milimétrico, de manera que sirviera de escala. Los individuos fueron fotografiados en dos planos corporales: dorsal y ventral; para el caso de los machos se fotografiaron también en la región de la cabeza (**Figura 7**).

## 7.5 Morfometría de *Phanaeus adonis*

Para obtener las medidas de las variables morfométricas de hembras y machos se utilizó el programa **imageJ** versión 1.6 para Windows (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>). El programa se calibro utilizando como referencia métrica una hoja de papel milimétrico, después de esto se realizaron todas las mediciones. Este método se realizó para cada fotografía tomada de cada individuo (**Figura 7**).

Una vez medidos los individuos, se obtuvieron para cada variable morfométrica las principales medidas de estadística descriptiva: media, intervalo, error estándar y coeficiente de variación, así mismo se probó si los datos seguían o no una distribución normal mediante la prueba de Shapiro-Wilk, para esto se uso el programa *Statsdirect ver 2.7.7*.

Se reviso mediante Análisis de Varianza el tamaño de los organismos y el tipo de vegetación del que provenían, para estimar si existían relaciones significativas Del tipo de vegetación y los organismos. Estas pruebas se realizaron por separado para machos y hembras siguiendo el supuesto de que la morfología y el tamaño responden de manera diferente a los factores ambientales como el tipo de vegetacion, para esto se uso el programa *Statsdirect ver 2.7.7*.

## 7.6 Alometría en *Phanaeus adonis*

Para probar las hipótesis de alometría en *Phanaeus adonis*, se utilizaron regresiones del modelo de regresión II propuesto por Fairbairn (1997), ya que es el método más apropiado para estimar parámetros de alometría.

Debido que al medir características corporales pueden ser estimadas con error, Fairbairn (1997) sugiere convertir los datos morfométricos a escala logarítmica, por lo que las medidas morfométricas se convirtieron a la escala del logaritmo base 10.

Las relaciones alométricas son de la forma:

$$Y = a + b(X)$$

En donde  $b$  es la pendiente de la recta,

$Y$ , es el valor de la ordenada a  $x$ ,

$X$ , es el valor de la abscisa,

$a$ , es el valor donde la pendiente cruza a la ordenada.

Si se encuentra relaciones alométricas, se pueden encontrar relaciones de dos tipos, 1) si el valor de la pendiente resulta ser mayor a uno ( $>1$ ) se dice que existe alometría positiva, 2) pero si el valor resulta menor a uno ( $<1$ ) entonces se tiene alometría negativa.

Las regresiones se hicieron por separado para machos y para hembras. Los datos que se obtuvieron de las regresiones fueron: el valor de la pendiente ( $\beta$ ), el valor de intercepción a la ordenada ( $a$ ) y los intervalos de confianza (al 95% y al 99%). Se utilizó el paquete estadístico R para Windows Vers. 2.9.1, para realizar los análisis de regresión.

## 7.7 Dimorfismo sexual en *Phanaeus adonis*

Para estimar las diferencias morfométricas presentes entre machos y hembras se utilizó un análisis de función discriminante. Esta prueba se realizó utilizando como variable de agregación al sexo y como variable dependiente a las 12 variables morfométricas (Cuadro 1, variables 1 a 12, sin incluir las tres variables extras de machos), con lo que se obtuvo si existía significativamente una variación morfométrica entre ambos sexos.

También se hicieron análisis de regresión para determinar el dimorfismo sexual en tamaño, para eso, se utilizó el modelo de regresión II propuesto por Fairbairn (1997) mediante la regresión de eje mayor. Se tomó el valor promedio de las doce variables morfométricas, tanto para machos como para hembras, sin incluir las variables presentes únicamente en machos. Se realizó la regresión utilizando como variable dependiente a los machos y como variable explicativa a las hembras. Se obtuvo el valor de la pendiente ( $\beta$ ), el valor de intercepción a la ordenada ( $a$ ) y los intervalos de confianza.

El dimorfismo sexual en tamaño ocurre cuando  $\beta \neq 1$ , Si  $\beta > 1$  se dice que los machos son más pequeños que las hembras y  $\beta < 1$  entonces los machos son más grandes que las hembras. También se obtuvo el índice de dimorfismo sexual ó SDI, por sus siglas en ingles para cada variable, y se determino el grado de dimorfismo entre machos y hembras (Lovich *et al.*, 2003).

Se utilizó el paquete estadístico **R** para Windows Vers. 2.9.1, para realizar los análisis de regresión.

## 7.8 Color en *Phanaeus adonis*.

Se estableció el color de todos los individuos colectados, mediante una apreciación visual se identificaron los tres colores principales: azul oscuro, verde y rojo. De esta estimación se obtuvo las frecuencias de abundancia de los tres colores.

Para medir el color del exoesqueleto a los individuos de *Phanaeus adonis* y poder estimar los patrones de color que presentaban, se utilizó un colorímetro portátil Minolta modelo CM-508d (**Figura 8**). Con este equipo se obtienen los valores de CIE (Comisión Internacional De Iluminación y Color, por sus siglas en francés): L (claridad), a (sensación rojo-verde) y b (sensación amarillo-azul) que proveen datos útiles para cuantificar diferencias en color. Se midió el color de los élitros y el pronoto para cada individuo, se hicieron 8 replicas, se sacó un promedio de esas mediciones y así se obtenían los valores L, a y b, para cada individuo.

Después se calculó el parámetro: Tono (**H**):  $H = \tan^{-1} \frac{b}{a}$ . Los resultados obtenidos se revisaron mediante Análisis de Varianza para estimar si existían relaciones significativas del tipo de vegetación y el color.

Además se fotografiaron y midieron las micro-estructuras cuticulares de los élitros para determinar si existía una relación entre los colores de los organismos y el tamaño de las micro-estructuras, como se cree que pasa en los colores metálicos. Se obtuvieron fotos de distintas regiones del élitro que se observaba. La obtención de las fotos se realizó con el equipo de microscopía electrónica de barrido del Centro de Investigaciones en Ciencias de la Tierra (CICT) de la UAEH. Las imágenes obtenidas de las estructuras cuticulares se midieron con el programa IMAGEJ.

## VIII. RESULTADOS

### 8.1 Morfometría de *Phanaeus adonis*

En este estudio se midieron en total 263 individuos de *Phanaeus adonis*, de los cuales 175 fueron hembras y 88 fueron machos. Se obtuvo para cada variable morfométrica las principales medidas de estadística descriptiva: media, intervalo, error estándar y coeficiente de variación (**Cuadro 2**).

Los resultados de la media de cada variable indican que las hembras son en promedio más grandes que los machos. Se aprecia que existe poca variación dentro de las variables, que se refleja en los coeficientes de variación con valores muy pequeños que en su mayoría fueron menores al 2%.

Para los ornamentos secundarios masculinos, los coeficientes de variación fueron: longitud de los derivados cuticulares del pronoto (3.62%), anchura de los derivados cuticulares del pronoto (5.71%) y longitud del cuerno (23.6%), lo que sugiere que estas variables presentan una alta variación lo que puede indicar una tendencia alométrica en la distribución de estas variables.

Las hembras presentaron una distribución normal para todas las variables morfométricas revisadas, excepto la variable longitud de la cabeza (Shapiro-Wilk:  $W=0.98424$ ;  $P=0.0468$ ) (**Cuadro 3**). En el caso de los machos las variables referentes a la ornamentación secundaria no siguen una distribución normal, como la longitud del cuerno (Shapiro-Wilk:  $W=0.919321$ ;  $P < 0.0001$ ) y los derivados cuticulares del pronoto (Shapiro-Wilk:  $W = 0.96452$ ;  $P = 0.0164$ ), también la variable ancho de la cabeza no sigue una distribución normal (Shapiro-Wilk:  $W = 0.966068$ ;  $P = 0.021$ ), mientras que para el resto de las estructuras la distribución fue normal Shapiro-Wilk:  $P>0.05$ ) (**Cuadro 3**).

Al revisar el tipo de vegetación con la talla de los individuos no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las características morfológicas de las hembras de *Phanaeus adonis* (ANOVA:  $\lambda=0.88$ ;  $F=0.83$ ;

P=0.69). Para el caso de los machos se encontró una diferencia significativa entre la talla de los machos y los tipos de vegetación (ANOVA:  $\lambda=0.62$ ;  $F=1.62$ ;  $P=0.044$ ), los valores más pequeños se encontraron en el matorral crassicaule, mientras que en el matorral submontano se tuvieron las tallas más grandes, lo que sugiere que en el matorral crassicaule las condiciones son poco favorables para que los individuos se desarrollen óptimamente.

## 8.2 Alometría en *Phanaeus adonis*

En los *Machos*, los resultados de la regresión de eje mayor, señalan que los caracteres secundarios masculinos (Anchura y longitud de los derivados cuticulares y la longitud del cuerno) presentaron patrones alométricos positivos, ya que los valores de las pendientes que se obtuvieron son mayores a 1. La longitud de los élitros izquierdo ( $\beta=0.6$ ) y derecho ( $\beta=0.6$ ) presentan patrones alométricos negativos ( $\beta<1$ ), mientras que la longitud del pronoto ( $\beta=1.4$ ) y la longitud de la cabeza ( $\beta=2.3$ ) tienen relaciones positivas ( $\beta>1$ ). El resto de las estructuras no tiene diferencias alométricas claras, ya que los valores de las pendientes son muy cercanos al valor isométrico (1), Por lo tanto, se puede decir que sus relaciones son isométricas (**Cuadro 4**). En el caso de las *Hembras*, se encontró que las hembras tienden a la isometría para casi todas las variables implicadas en el análisis, los únicos casos que se desvían notablemente del patrón, es el de la variable longitud de la cabeza ( $\beta = 2.6$ ), también la longitud del pronoto ( $\beta=1.3$ ) y la longitud de los fémures del tercer par de patas ( $\beta=1.2$ ) (**Cuadro 4**).

### 8.3 Dimorfismo sexual en *Phanaeus adonis*

Se encontró que existe una diferencia significativa entre ambos sexos ( $\lambda=0.4292$ ; aprox.  $F=27.3$ ;  $P<0.0001$ ) y por lo tanto se traduce como una diferencia morfológica entre machos y hembras, cuando se grafican los valores de los ejes del análisis de función discriminante se observa que los valores obtenidos para los machos (Triángulo rosa) se encuentran hacia los valores menores de la grafica, en comparación de los resultados de las hembras (círculo amarillo) (**Figura 9**).

Para corroborar los resultados obtenidos se realizaron análisis de regresión de eje mayor. Los resultados son consistentes con el dimorfismo sexual sesgado a las hembras (pendiente=1.34 y intersección a "y"= -0.0149), ya que los machos presentan una relación negativa en sus medidas somáticas, esto significa que los machos siguen siendo más pequeños morfológicamente (**Figura 10**).

Los índices de dimorfismo sexual obtenidos confirman que existe un patrón de dimorfismo positivo en las tallas de las variables morfométricas de las hembras (**Cuadro 5**), ya que casi todos los índices tuvieron valores positivos lo que significa que fueron las hembras influenciadas por el dimorfismo sexual. Sin embargo, la longitud del pronoto está influenciando a los machos (-2.94%), ya que presento un valor negativo.

Las variables que presentan un mayor índice de dimorfismo fueron: longitud de la cabeza (19.23%), longitud de élitro izquierdo y derecho (9.52%), anchura de la cabeza (6.35%), anchura del élitro derecho (3.77%), anchura del pronoto (3.03%), longitud total del cuerpo (3.01%).

#### 8.4 Color en *Phanaeus adonis*

Los resultados indican que el color más abundante es el azul, el rojo fue el color menos frecuente. La frecuencia de los colores para las hembras fue: 70% azul, 27% verde, y 3% rojo; mientras que en los machos fue: 79% azul, 16% verde, y 5% rojo.

Las fotografías de microscopía electrónica revelan que existen diferencias en la forma y tamaño de las microestructuras cuticulares de los élitros, en los tres colores observados. En los individuos de color azul, las microestructuras cuticulares de los élitros son más alargadas (**Figura. 11 b**), mientras que para el color verde son menos largas y de forma hexagonal (**Figura. 11 c**), y para el color rojo son más esféricas, de un largo y ancho idéntico (**Figura. 11 a**).

Se encontraron que existen diferencias significativas entre cada color al revisar el *Tono* (H) ( $F= 94.37$ ;  $gl: 2, 258$ ;  $p<0.0001$ ). Sin embargo estas diferencias existe entre los colores rojo vs azul y verde vs rojo. Para el caso rojo vs verde no se tuvieron diferencias.

Al revisar el tipo de vegetación con respecto al color no se encontraron diferencias significativas, lo que puede indicar que el color de los organismos no responde al tipo de vegetación.

## X. DISCUSIÓN

De la muestra de organismos estudiada ( $n=263$ ) cabe resaltar que las hembras fueron más abundantes que los machos (hembras=175; machos=88). La variación de las estructuras resultó ser mínima, como puede verse en los valores del coeficiente de variación (Cuadro 2) a pesar de esto fue posible detectar diferencias entre ambos grupos en los análisis de alometría y dimorfismo sexual.

Las estructuras morfológicas siguieron una distribución normal para las hembras (valores de  $P$  mayores a 0.05), excepto una, la longitud de la cabeza. Mientras que para los machos existen estructuras que no siguen dicha distribución, como se podría esperar de ornamentaciones que pueden ser modeladas por la selección sexual, y también la anchura de la cabeza. La anchura de la cabeza en los machos no presentó una distribución normal, posiblemente responda al tamaño del cuerno, como observó Nijhout y Emlen (1998) en otras especies de escarabajos coprófagos, en donde el desarrollo de cuernos compite por el espacio, con lo que se vea reducida la anchura de la cabeza a causa de un desarrollo de cuernos en este órgano. Las estructuras secundarias masculinas tampoco presentaron una distribución normal, para estas variables se encontró un patrón alométrico claro, como Hunt y Simmons (2000) encontraron en *O. taurus*, lo que indica que posiblemente existen efectos indirectos como el cuidado parental que determinan el desarrollo de estas estructuras secundarias. Además, como Moczek (1998) afirma, estas estructuras son buenos indicadores de la calidad física de los machos, y con frecuencia estas características son seleccionadas por las hembras, lo que tiene importancia en términos de selección sexual, similar a lo que se encontró en *O. taurus* por Kotiaho y colaboradores (2003).

Al revisar los tipos de vegetación, se encontró que en el matorral crassicaule se tuvieron los individuos significativamente más pequeños, además en un trabajo de abundancia, Verdú y colaboradores (2007) encontraron una abundancia de escarabajos significativamente menor para este tipo de vegetación, lo que sugiere que el matorral crassicaule pudiera ser estresante para el desarrollo de estos organismos. También se cree que el factor edáfico influya y sea diferente

entre estos dos tipos de vegetación, en donde el matorral crassicaule a diferencia del matorral submontano presenta suelos poco profundos y con mayor dureza, con lo que se ve afectado el desarrollo óptimo de los individuos.

Los resultados de alometría, indican que los machos presentan patrones alométricos positivos (mayores a uno) en el pronoto, cabeza y en sus ornamentaciones secundarias del pronoto, mientras que los élitros tiene patrones alométricos negativos (menores a uno). Posiblemente la presencia de patrones alométricos negativos de los élitros se deben a que estos reducen su tamaño cuando se incrementa el tamaño de las estructuras ornamentales del pronoto, una relación de competencia por el espacio, como Nijhout y Emlen (1998) proponen. Mientras que las estructuras ornamentales que tienen patrones alométricos mayores a uno puede deberse al papel que guarda como elemento de selección de pareja por parte de las hembras (Halfpter y Edmonds, 1982). En el caso de las hembras solo se obtuvieron patrones alométricos en la variable longitud de la cabeza, longitud del pronoto y longitud de los fémures del tercer par de patas (valores de las pendientes mayores a uno). Para el resto de las estructuras resultaron ser isométricas (que sus estructuras ornamentales responden en función directa del tamaño corporal). Resulta interesante encontrar estos patrones en las hembras, ya que se cree que solamente los machos son los que presentan patrones alométricos en sus estructuras, estos resultados sugieren que las hembras pueden estar sometidas a procesos selectivos del mismo modo que sucede con los machos. No se sabe si en las hembras los patrones encontrados desempeñan un papel importante, sin embargo resulta llamativo seguir explorando estos patrones, ya que puede estar refiriéndose a procesos selectivos que hasta ahora se desconocen.

Los resultados muestran que existe dimorfismo sexual en tamaño y en las estructuras de ambos sexos, sesgado a las hembras ( $\beta=1.34$ ) y donde los machos resultan tener tallas de las estructuras revisadas menores con respecto al sexo opuesto. Además el índice de dimorfismo sexual corrobora estos resultados. El grado de dimorfismo sexual es mayor para la anchura del pronoto con una

diferencia del 6.35%, la longitud de la cabeza con el 19.23%, y el largo de los élitros izquierdo y derecho con el 9.52% y para el resto de las estructura somáticas fue de menos de 5%. El dimorfismo sexual encontrado en *Phanaeus adonis* sugiere que la selección sexual actúa en este grupo de organismos. Se sabe que la selección sexual puede incrementar la talla de los organismos al incrementar la fecundidad de las hembras, fenómeno que puede estar ocurriendo dentro de las hembras de *Phanaeus adonis*. Además la competencia macho-macho puede dirigir el tamaño de los organismos hacia organismos con estructuras ornamentales más grandes si existe una ventaja directa en los enfrentamientos que se pueden dar, sin embargo esto no ha sido plenamente demostrado en *Phanaeus adonis*, se debe explorar mas este aspecto de la conducta de los machos para aceptar esta hipótesis.

Los datos parecen mostrar que las proporciones de color para *Phanaeus adonis* en la RBBM, son que de cada 10 individuos hay: 7 azules: 2 verdes: 1 rojo. A pesar de que Davis y colaboradores (2008) propone que la coloración puede tener un papel importante en la termorregulación de algunas especies de escarabajos coprófagos. Mientras que las fotos de microscopia electrónica muestran que hay diferencias en las micro-estructuras cuticulares de los distintos colores. Hariyama y colaboradores (2002) encontraron estas mismas diferencias en las microestructuras de los élitros del escarabajo *Plateumaris sericea*, al revisar los élitros con métodos de microscopia electrónica de barrido y transmisión, lo que sugiere que el color de *Phanaeus adonis* se debe al menos en parte a la forma y distribución de las microestructuras cuticulares del exoesqueleto.

No se conocen con certidumbre los procesos genéticos que influyen en la coloración, puede que el color en estos organismos tenga una base genética que aún se desconoce.

## X. CONCLUSIÓN

1. Las estructuras morfológicas revisadas en los organismos de *Phanaeus adonis* tuvieron poca variación, sin embargo fue posible encontrar patrones alométricos y de dimorfismo sexual entre los organismos.
2. Los patrones alométricos encontrados en los machos de *Phanaeus adonis* indican que las estructuras pueden predecir la condición física de los machos, y que estas estructuras están relacionadas con los procesos de selección sexual como la competencia macho-macho y la elección de los machos con las estructuras ornamentales más grandes por parte de las hembras.
3. En las hembras, los patrones alométricos encontrados no se habían reportado para esta especie, posiblemente se deban al dimorfismo sexual que esta presente en esta población.
4. El dimorfismo sexual encontrado en *Phanaeus adonis* y que está sesgado a las hembras puede deberse a mecanismos de selección sexual como la selección por fecundidad en donde las hembras aumentan de tamaño para incrementar la tasa de fecundidad en ambientes poco favorables, sin embargo se debería continuar explorando esta posibilidad.
5. El color presente en *Phanaeus adonis* resultó no estar relacionado con los tipos de vegetación estudiados, sin embargo se encontró una relación entre los tipos de color y las diferencias en tamaño de las microestructuras cuticulares como se espera para los colores estructurales.
6. Los individuos de *Phanaeus adonis* presentan una plasticidad fenotípica que puede ser el resultado de las diferencias microclimáticas que deben existir en los dos tipos de vegetación estudiados, y en donde el matorral crassicaule resultó ser un ambiente poco favorable para los individuos ya que se obtuvieron los organismos con las tallas más pequeñas en comparación con el matorral submontano.

Es necesario revisar minuciosamente el papel que juegan la selección natural y la selección sexual en la plasticidad fenotípica de *Phanaeus adonis*, y conocer como responden los organismos a diferencias en su alimentación y desarrollo durante los estados previos a la adultez.

## XI. LITERATURA CITADA

- Barbadilla, A. 1999. La selección natural: "Me replicó, luego existo". Pp 605-612.  
*In: Melic, A., De Haro, J. J., Méndez, M. y Ribera, I. (Eds.) Evolución y filogenia de arthropoda*, Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa, no. 26, Zaragoza, España.
- CONANP. 2003. Programa de manejo Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlan. *Comisión de Áreas Naturales Protegidas*.
- Davis, A. L. V., Brink, J., Scholtz, C. H., Prinsloo, L. C. y Deschodt, C. M. 2008. Functional implications of temperature-correlated colour polymorphism in an iridescent scarabaeine dung beetle. *Ecological Entomology* : 1-9
- Edmonds, W. D. 1994. Revision of *Phanaeus* Macleay, a new world genus of scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Contributions in science*, 443. 105 p.
- Emlen, D. J. 1997. Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41: 335-341.
- Emlen, D. J. y Nijhout, F. 2000. The development and evolution of exaggerated morphologies in insects. *Annual Review of Entomology*, 45: 661-708.
- Fairbairn, D. J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: patterns and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecological Systematics*, 28: 659-687.
- Fox, C. W., Stillwell, R. C. y Moya-Laraño, J. 2007. Variation in selection, phenotypic plasticity, and the ecology of sexual size dimorphism in two seed-feeding beetles. Pp 88-96. *In: Fairbairn, D. J., Blanckenhorn, W. U. y Székely, T. (Eds.) Sex, size and gender roles*. Oxford University Press, 208 p.

- García-Barros, E. 1999. Implicaciones ecológicas y evolutivas del tamaño en los artrópodos. Pp 657-678. *In*: Melic, A., De Haro, J. J., Méndez, M. y Ribera, I., (Eds.) *Evolución y filogenia de arthropoda*, Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa, no. 26, Zaragoza, España. 806 p.
- Haarstad, J., Siemann, E. y Tilman, D. 1996. Insects species diversity, abundance and body size relationships. *Nature*, 380 no. 25: 704-706.
- Halffter, G. y Edmonds, W. D. 1982. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae), An ecological and evolutive approach*. MAB UNESCO y el Instituto de Ecología, A.C., México, D.F., México. 242 p.
- Halffter, G. y Matthews, E. G. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily scarabaeinae. (Primera edición) reimpresso por *Medical books di G. Cafaro* (1999), Palermo, Italia. 312 p.
- Hariyama, T., Takaku, Y., Hironaka, M., Horiguchi, H., Koniya, Y. y Kurachi, M. 2002. The origin of the iridescent colors in coleopteran elytron. *Forma* 17: 123-132.
- House, C. M. y Simmons, L. W. 2003. Genital morphology and fertilization success in the dung beetle *Onthophagus taurus*: an example of sexually selected male genitalia. *Proceeding of the Royal Society, Biological Sciences*, 270: 447-455.
- Hunt, J. y Simmons, L. W. 1998. Patterns of parental provisioning covary with the male morphology in a horned beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42: 447-451.
- Hunt, J. y Simmons, L. W. 2000. Maternal and paternal effects on offspring phenotype in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Evolution* 54, No. 3: 936-941.

- Hunt, J. y Simmons, L. W. 2002. The genetics of maternal care: Direct and indirect genetic effects on phenotype in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Proceeding of the National Academy of Sciences*, 99, no. 10: 6828-6832.
- Hunt, J. y Simmons, L. W. 2002. Confidence of paternity and paternal care: covariation revealed through the experimental manipulation of the mating system in the beetle *Onthophagus taurus*. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: 784-795.
- Kotiaho, J. S. y Tomkins, J. L. 2001. The discrimination of alternative male morphologies. *Behavioral Ecology*, 12, No. 5: 553-557.
- Kotiaho, J. S. 2002. Sexual selection and condition dependence of courtship display in three species of horned dung beetles. *Behavioral Ecology* 13 no. 6: 791-799.
- Kotiaho, J. S., Simmons, L. W., Hunt, J. y Tomkins, J. L. 2003. Males influence maternal effects that promote sexual selection: a quantitative genetic experiment with dung beetles *Onthophagus taurus*. *The American Naturalist*, 161, No. 6: 852-859.
- Lailvaux, S. P., Hathway, J., Pomfret, J. y Knell, R. J. 2005. Horn size predicts physical performance in the beetle *Euoniticellus intermedius*. *Functional Ecology*, 19: 632-639.
- Lovich, J. E. y J. W. Gibbons. 1992. A review of Techniques of quantifying sexual size dimorphism. *Growth, Development and Aging*, 56: 269-281.
- Márquez Luna, J. 2005. Técnicas de colecta y preservación de insectos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, no. 37: 385-408.
- Moczek, A. P. 1998. Horn polyphenism in the beetle *Onthophagus taurus*: larval diet quality and plasticity in parental investment determine adult body size and male horn morphology. *Behavioral Ecology*, 9, No. 6: 636-641.

- Moczek, A. P. y Emlen, D. J. 2000. Male horn dimorphism in the scarab beetle, *Onthophagus taurus*: do alternative reproductive tactics favour alternative phenotypes?, *Animal Behaviour*, 59: 459-466.
- Montesinos Azorín, R. 2003. Especificación cromática de gamas de colores usadas en la industria del calzado. Departamento Interuniversitario de Óptica. Universidad de Alicante, Alicante, España
- Morón, M. A. (2003). *Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia Vol. II Familias Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae y Lucanidae*. Argania editio S. C. P., Barcelona, España, 203 p.
- Nijhout, H. F. y Emlen, D. J. 1998. Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology. *Proceeding of the National Academy of Sciences*, 95: 3685-3689.
- Price, D. L. y May, M. L. 2009. Behavioral ecology of *Phanaeus* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Review and new observations. *Acta Zoológica Mexicana (n. s.)*, 25, no. 1: 211-238.
- Santos-Moreno, J. A. 1998. Análisis craneométrico funcional de la variabilidad intrapoblacional en *Peromyscus gratus* (RODENTIA: MURIDAE). *Division de estudios de Posgrado, Maestro en Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México*, México D. F. 71 p.
- Smith R. J., Hines A., Richmond S., Merrick M., Drew A. y Fargo R. 2000. Altitudinal variation in body size and population density of *Nicrophorus investigator* (Coleoptera: Silphidae). *Population Ecology*, 29, no. 2: 290-298.
- Stern, D. L. y Emlen, D. J. 1999. The developmental basis for allometry in insects. *Development*, 126: 1091-1101.

Verdú, J. R., Moreno, C. E., Sánchez-Rojas, G., Numa, C., Galante, E. y Halffter, G. 2007. Grazing promotes dung beetle diversity in the xeric landscape of a Mexican Biosphere Reserve. *Biological Conservation*, 140: 308-317.

Vulinec, K. 1997. Iridescent dung beetles a different angle. *Florida entomologist*, 80, no. 2: 132-141.