

IMPLICACIONES ECOLÓGICAS Y EVOLUTIVAS DEL TAMAÑO EN LOS ARTRÓPODOS

Enrique García-Barros

Departamento de Biología (Zoología), Universidad Autónoma de Madrid.
Campus de Campoblanco; 28049 Madrid.
garcia.barros@uam.es

Resumen

Se discute la importancia del tamaño y la alometría en la evolución y la ecología evolutiva de los artrópodos. Con un planteamiento principalmente descriptivo, se discuten en particular algunos aspectos relevantes como las limitaciones impuestas por el tamaño, los patrones macroecológicos, el clima y la estacionalidad, la selección sexual, el dimorfismo sexual, o las relaciones entre talla de los huevos y tamaño de los adultos. Una muestra de la bibliografía relevante se recoge en el texto y apéndices, con algunos ejemplos y figuras ilustrativos.

Palabras clave: Tamaño del cuerpo, Tamaño del huevo, Alometría, Clima, Comportamiento, Arthropoda, Ecología, Evolución, Ciclos biológicos.

Ecological and evolutionary implications of size in arthropods

Abstract

The relevance of size and allometry as related to the evolution and the evolutionary biology of arthropods, is discussed. Some relevant items are addressed within a primarily descriptive framework, namely: restrictions imposed by body size, macroecological patterns, allometry and heterocrony, climate and seasonality, sexual selection, sexual size dimorphism, and the egg to body size relationships. A sample of the relevant literature concerning body size evolution in insects and other arthropods is summarised in the text and annexes. A number of examples is detailed in the text, or illustrated by figures.

Key words: Body size, Egg size, Allometry, Climate, Behaviour, Arthropoda, Ecology, Evolution, Life histories.

1. INTRODUCCIÓN: ¿POR QUÉ EL TAMAÑO?

El tamaño destaca junto con la forma, el color y el movimiento, entre los atributos que un ser eminentemente visual como nuestra especie utiliza para interpretar su entorno. Un rango de tamaño y unas determinadas proporciones son inherentes a la mayor parte de los seres vivos, por lo que la observación de que distintos individuos o especies difieren por su tamaño podría pasar por trivial. Sin embargo, el tamaño del cuerpo de un animal condiciona muchas de sus otras características y posibilidades y, por ello, ha recibido considerable atención por parte de ecólogos y evolucionistas (Gould, 1977; Peters, 1983; Schmidt-Nielsen, 1984; Reiss, 1989; dos obras, las de MacMahon & Bonner, 1986, y McGowan, 1994, son recomendables para una perspectiva amplia). Diversos textos sobre Biología Evolutiva contienen información o ejemplos relativos al tamaño de los artrópodos (Thornhill & Alcock, 1983; Trivers, 1985; Krebs & Davies, 1987; Alcock, 1988). Pero, si bien la información disponible es cuantiosa, no hay ninguna monografía reciente sobre la evolución y ecología del tamaño en estos animales.

El tamaño es un carácter difícil de tratar en poco espacio. Por lo pronto el tamaño es, en la práctica, una referencia arbitraria. Según los diccionarios, tamaño es el mayor o menor volumen, o cuantía, de dimensión o dimensio-

nes de un objeto, o una magnitud que se deduce de ellas. Para un especialista interesado en los procesos de crecimiento y alimentación, quizá la cantidad de energía acumulada en el cuerpo de un organismo fuera el parámetro a medir. Para otro versado en cuestiones de biomecánica, lo serían la masa y el volumen. Tómese la medida que se desee, ésta permitirá sólo una comparación aproximada, apropiada entre organismos con estructura y composición semejantes. Por añadidura, el tamaño es en los animales una característica genéticamente compleja, interesante desde los puntos de vista físico, mecánico, fisiológico, evolutivo y adaptativo, o de la ecología de organismos o de sistemas y comunidades. Difiere entre sexos, individuos, poblaciones o especies, y la interpretación de tal variación puede a su vez depender del nivel taxonómico que se elija, la metodología de estudio, o la teoría a la luz de la cual se interpreten los hechos.

Este artículo pretende presentar algunas ideas generales, cubriendo únicamente algunas de las múltiples posibilidades. Para evitar excesivos paréntesis eruditos, diversas citas se condensan en los apéndices 1-5, al final del texto. La selección, que no es exhaustiva, pretende ofrecer ejemplos de hechos y taxones variados, con énfasis en publicaciones recientes. El autor no ha pretendido una distinción clara entre

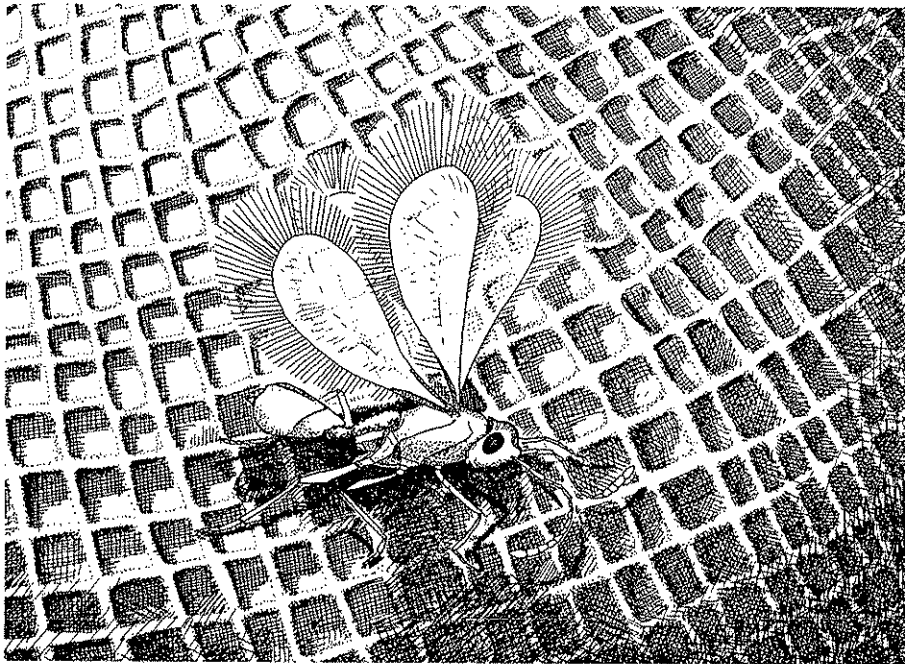


Fig. 1.- Instantánea de un encuentro improbable que ilustra la amplitud del rango de tamaños en los artrópodos: dos animales ampliados según la misma escala, un himenóptero mimárido y una langosta de mar (*Palinurus*). El primero se posa en la superficie del ojo compuesto de la segunda.

microevolución y macroevolución. Cualquiera de los aspectos tratados es susceptible de ser, y probablemente ha sido, estudiado desde ambos puntos de vista. En general, las comparaciones hechas dentro de una especie podrían caer en el dominio de lo microevolutivo, y en el de lo macroevolutivo los análisis apoyados en variación interespecífica, intergenérica, etc. Las primeras permiten probablemente apreciar mecanismos de la evolución, sin constatación de resultados a largo plazo. Las segundas estudian patrones, originados por unos mecanismos que constituyen la materia de especulación (p. ej. Brooks & McLennan, 1991). Tampoco se encontrará una clara jerarquización de principios teóricos. Más bien se ilustran, simplemente, las posibilidades de variación del tamaño en los artrópodos, algunas consecuencias o determinantes mecánicos de los extremos de la variación, las relaciones entre diseño, o proporción, y talla, su relación con la fecundidad, ciertos posibles determinantes de la evolución del tamaño (independientes de la propia especie, e inherentes a la misma), y la manera en que, no un carácter concreto como la talla, sino una combinación de caracteres, pueden constituir el sustrato de la selección natural.

2. LA VARIACIÓN

2.1. El rango de variación

Tal vez debido a mecanismos instintivos de autoconservación, lo grande impresiona al ser humano mucho más que lo pequeño. Concretamente, lo grande comparado con el propio ser humano. La enorme mayoría de los artrópodos son, desde tal punto de vista, pequeños. Pero la evolución es cambio y, con esta perspectiva, la diferencia entre los límites de la variación es más interesante que una impresión global subjetiva. ¿Cuál es el rango de variación de tamaño en los artrópodos, considerados en conjunto? Si se comparan dos himenópteros, un calcoideo de apenas un milímetro de longitud y, póngase por caso, una *Scolia* (Hymenoptera) de cinco centímetros, la proporción entre el volumen de ambos no es menor de 1:100.000. Ésta viene a ser la relación entre el peso de un ratón y el de un elefante. La diferencia aumentaría si se considerasen coleópteros de gran talla como *Megasoma*, con más de 30 g. Finalmente, el contraste entre el peso de cualquier artrópodo

submicroscópico, de fracciones de miligramo, y los nueve kilogramos de un bogavante de buen tamaño, es tal que ronda la escala 1:100.000.000; esto es, un orden de magnitud superior a la que media entre una musaraña y el rorcual azul (10 g y más de 100 toneladas). Comparaciones así (Fig. 1) demuestran que la distancia entre lo pequeño y lo grande entre estos animales es, realmente, enorme.

2.2. ¿Es más probable ser pequeño? Biodiversidad y talla

El término **biodiversidad**, diversidad biológica, sirve para enunciar una compleja amalgama de propiedades de la naturaleza. ¿Qué es la biodiversidad? Norse et al. (citados por Harper & Hawksworth, 1995) consideran que la diversidad biológica debe medirse en tanto que variedad a tres niveles: ecosistemas, interespecífico, e intraespecífico. En otros apartados de este artículo se ofrecen argumentos sobre la relevancia del tamaño corporal como elemento de diversidad intraespecífica e interespecífica. En este punto es interesante contemplar la talla corporal como elemento de diversidad en las comunidades, y la relación entre el tamaño característico de las especies y el número de las mismas.

La complejidad y estabilidad de un ecosistema parecen derivar del número de interacciones que en el mismo se dan, y que a su vez son resultado de la especialización de sus especies componentes. La cantidad de individuos que ocupan una unidad de área guarda generalmente una relación inversa con el tamaño de aquéllos (referencias en Griffiths, 1998). Lo que sugiere que es más sencillo añadir eslabones cerca de la base de las cadenas tróficas. La especialización ecológica podría ser más probable en animales pequeños, ya que muchos componentes de su nicho ecológico específico son proporcionales a la cantidad de energía que el animal procesa por unidad de tiempo y, por lo tanto, en buena medida a su tamaño (p. ej. el volumen neto de alimento, o la capacidad de desplazamiento). Una especie pequeña disfrutará así de mayores probabilidades de incorporarse a un sistema establecido que una voluminosa.

¿Son las especies pequeñas más abundantes que las grandes? ¿Es por lo tanto más probable que la evolución genere tallas pequeñas? ¿Se mantiene, en tal caso, la misma

tendencia dentro de cada grupo taxonómico? Una manera de intentar dar respuesta a tales preguntas requiere trabajo comparativo con datos sobre el tamaño típico o promedio de gran número de especies, para intentar establecer su relación con variables ambientales de amplio rango geográfico, u otras regularidades (un tipo de aproximación clásico en ecología comparada que, cuando se relaciona con la distribución de espacio y recursos, podría inscribirse en lo que algunos autores han dado en llamar macroecología: Blackburn & Gaston, 1998; Diniz & Fowler, 1998).

Si se traza en un histograma el número de especies de un determinado tamaño (eje Y) y el tamaño propiamente dicho (eje X), se obtiene un gráfico en forma de escalera (Fig. 2) que recuerda lo que se esperaría de una relación entre tamaño corporal y densidad de población. Se cumple que, en general, dentro cada grupo taxonómico hay más especies por debajo que por encima de la talla mediana (Dial & Marzluff, 1988; Barlow, 1994). Es evidente, por lo tanto, que existe un límite para el tamaño grande. Se ha argumentado que el número de especies debería crecer en cada barra del histograma a medida que su tamaño es menor, siguiendo una tendencia parecida a la marcada por la línea de trazos en la figura 2. En la práctica, la franja más baja en el espectro de tallas se aleja de la tendencia teórica. Interpretado como una falta de datos de las especies menores, esto ha permitido a May (1988, 1992) especular sobre el enorme número de pequeños artrópodos que puede quedar por descubrir. Pero cuando se consideran datos de taxones bien estudiados como los mamíferos o, dentro de los artrópodos, las mariposas diurnas, el sesgo en el número de especies muy pequeñas parece mantenerse (Fig. 2). Por lo tanto, debe existir también cierta restricción en la probabilidad de alcanzar tamaños mínimos.

Se han propuesto diversas explicaciones para estos hechos (p. ej. Peters, 1983; Morse et al., 1985, 1989; Brown & Maurer, 1986). La más aceptada supone que la "escalera de tamaños" de las especies animales, artrópodos incluidos, guarda relación con una interdependencia entre la talla y el equilibrio entre la tasa de especiación y la tasa de extinción. Puede presumirse a las especies menos corpulentas un período de desarrollo más corto, más generaciones por unidad de tiempo y, en consecuencia, mayores perspectivas de cambio evolutivo. Como resultado, los animales menores disfrutarían de un balance positivo de la relación entre tasa de especiación y tasa de extinción (Fowler & MacMahon, 1982). Un patrón contrapuesto, la menor tasa de extinción asociada a las tallas corporales mayores, se invoca para explicar ciertas regularidades, como la tendencia al aumento de tamaño a lo largo de algunas líneas filéticas (referencias en Ridley, 1993).

3. LOS LÍMITES FÍSICOS

3.1. Tamaño, fisiología y biomecánica

Buena parte de la importancia mecánica y fisiológica de la variación de tamaño tiene que ver con las relaciones entre masa corporal, o peso, y superficie. A un aumento lineal de longitud del cuerpo corresponde uno de superficie corporal proporcional al cuadrado de la longitud, y uno de volumen proporcional al cubo de la misma. Como consecuencia, al aumentar la longitud corporal el cociente superficie/volumen se reduce progresivamente mientras la forma del cuerpo se mantenga. Esto interesa directamente cuantos procesos fisiológicos guarden relación con la difusión, el transporte, o los cambios de temperatura: respiración, termorregulación, evaporación, transpiración, velocidad de enfriamiento y calentamiento. Y, por lo tanto, a la resistencia a la sequedad

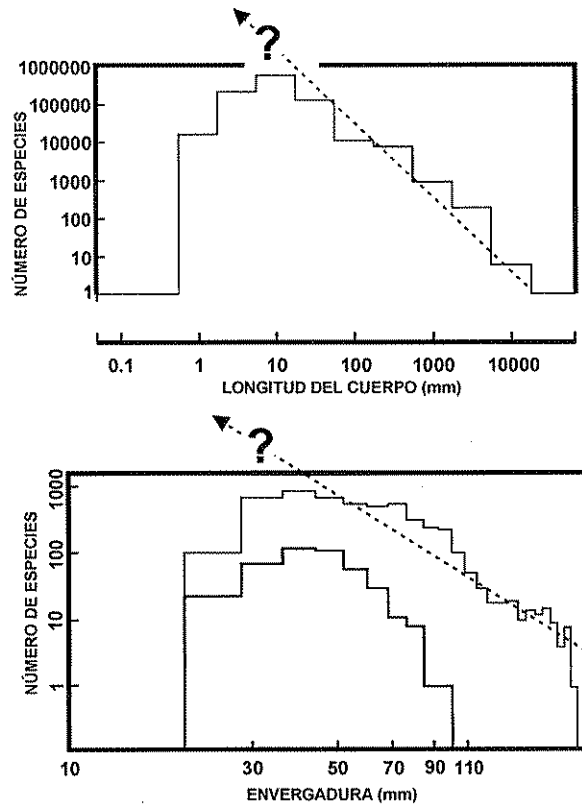


Fig. 2.- Relación entre el tamaño característico de las especies y el número de éstas. Arriba, especies animales (basado en May, 1988, 1992). Debajo, la misma comparación para un grupo de artrópodos relativamente bien estudiado, la superfamilia Papilionoidea (datos de Barlow, 1994, e inéditos, sobre 5000 mariposas australianas y del Viejo Mundo). El histograma de la parte inferior (trazo grueso) corresponde a las especies europeas (datos de Higgins & Riley, 1980), y sugiere que el clima relativamente frío impone un límite a las tallas superiores.

del ambiente y al frío o el calor, la fuerza, la tasa metabólica... (Alexander, 1983, 1990; Barnes et al., 1988; Cloudsley-Thomson, 1988; Reiss, 1989; Apéndice 1). Afecta igualmente a relaciones mecánicas: la resistencia de piezas esqueléticas o la fuerza muscular crecen en proporción al cuadrado de su diámetro, mientras el peso corporal aumenta proporcionalmente a su potencia cúbica. Cualquiera de estas relaciones puede haber potenciado, o limitado, la evolución del tamaño en estos invertebrados.

3.2. Artrópodos grandes

Comparar la variación de tamaño entre los artrópodos con la de los mamíferos o las aves es una tentación difícil de evitar para un entomólogo, llevado por cierto sentimiento de revancha hacia la popularidad de los animales con pelos o plumas. No es una comparación justa. Después de todo, los artrópodos llevan mucho más tiempo que los mamíferos en este planeta: cientos de millones de años. A pesar de esto, no tenemos noticia de "artrópodos dinosaurio" o "artrópodos mamut". ¿Qué ha limitado su tamaño máximo? Artrópodos realmente masivos los ha habido, aunque sólo de un par de metros, como ciertos eurípteros del Silúrico (Fig. 3); los representantes terrestres ni siquiera se han acercado a esas proporciones. Esto se achaca a limitaciones mecánicas, de soporte, impuestas por el exoesqueleto. Quizá la mejor prueba consista en que los mayores artrópodos son, y han sido, animales acuáticos, no obligados a sustentar constantemente

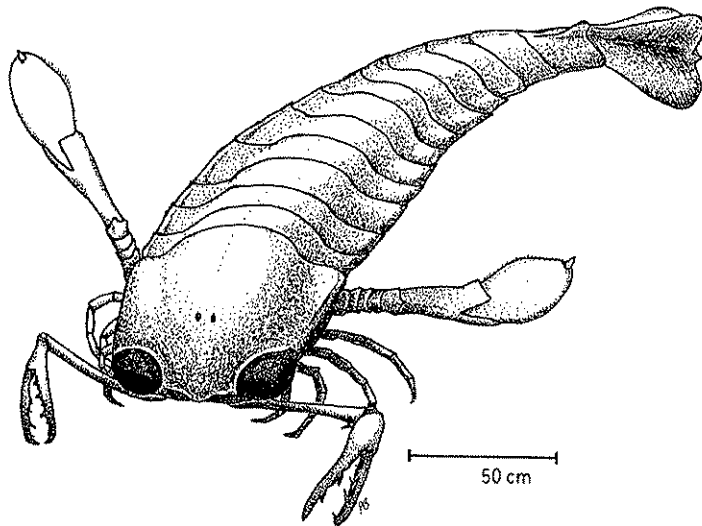


Fig. 3.- Antiguo récord de tamaño entre los artrópodos: un giganteostráceo del Silúrico. Algunos autores piensan que estos animales pudieron nadar boca arriba, con ayuda del par de apéndices en forma de pala (recreación libre inspirada en reconstrucciones de *Pterygotus* tomadas de varias fuentes). Un cangrejo actual, *Macrocheira*, alcanza 3 m de envergadura si se incluyen las patas, aunque no sobrepasa los 7 kg de peso.

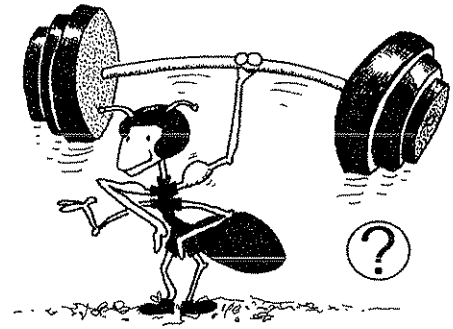


Fig. 4.- Los insectos pequeños sirven como recurso para ilustrar efectos de relaciones entre longitud, superficie y volumen (alometría, véase texto). ¿Por qué una hormiga puede levantar un peso equivalente a varias veces el de su propio cuerpo? (¡Con las mandíbulas!) ¿Son sus músculos más fuertes que los nuestros? La potencia muscular es proporcional a la sección transversal del músculo (una **superficie**), mientras el peso corporal es proporcional al **volumen**.

su propio peso sobre estructuras corporales. Entre los artrópodos terrestres, la eficacia de los sistemas de intercambio y transporte de gases suelen citarse como un límite adicional (Cloudsley-Thomson, 1988). En definitiva, se ha argumentado que un gran artrópodo terrestre poseería un exoesqueleto excesivamente pesado en comparación con el relativamente escaso espacio para la potente musculatura requerida, y la considerable masa traqueal imprescindible para su ventilación. Ésta se compondría probablemente de tráqueas demasiado largas como para ser eficaces. Es difícil argumentar que todo ello no pudiera remediarse mediante cambios de forma y estructura, pero la integridad del animal seguiría comprometida en el momento de la muda, por dos motivos. Primero, la cutícula reblandecida no resistiría indemne la presión del peso corporal sobre el suelo. Y segundo, por la indefensión ante el ataque de sus enemigos, debida a la dificultad de encontrar un refugio seguro (Vermeij, 1987).

3.3. Artrópodos pequeños

Los mayores artrópodos comparten en buena medida el mundo macroscópico que nos es familiar. Los realmente pequeños se enfrentan a un medio físico notablemente distinto, algunas de cuyas características pueden favorecer, o limitar, la evolución de tallas desmedidamente reducidas.

La relación superficie/volumen se hace enorme para los tamaños corporales muy pequeños, facilitando enormemente el intercambio de oxígeno y anhídrido carbónico, por ejemplo, o el reparto de nutrientes entre los sistemas de órganos. No es sorprendente, en consecuencia, que diversos artrópodos diminutos muestren reducción de algunos sistemas de órganos. Como contrapartida, el riesgo de pérdida de agua por evaporación es enorme, de forma que los artrópodos menores de un milímetro corren un peligro constante si se ven desplazados de las condiciones ambientales que les son propias.

Las consecuencias para actividades relacionadas con la locomoción son también interesantes. Debido a factores físicos, la viscosidad del aire, o del agua, o la intensidad de las fuerzas de cohesión intermolecular, son proporcionalmente muy grandes para la escala inferior a uno o dos milímetros. El

rozamiento del aire es tan acusado dentro de este rango de tamaños que hace que el salto de una pulga, o el de un colémbolo, se vea enormemente frenado (un fenómeno parecido al que experimenta un ser humano moviéndose en el agua). Por el mismo motivo, los insectos pequeños no deben temer a una caída desde gran altura, ya que la fricción es suficiente para contrarrestar la fuerza de la gravedad. La tensión superficial del agua permite que ciertos artrópodos pequeños como los correaguas (Gerridae) patinen sobre su superficie, y ciertos colémbolos pueden incluso sustentarse allí sobre las puntas de sus patas. Fenómenos relacionados permiten explicar la facilidad de los pequeños artrópodos para desplazarse por superficies lisas verticales, desafiando la gravedad. ¿Por qué, por ejemplo, puede una hormiga levantar un peso equivalente a varias veces el de su propio cuerpo? ¿Cómo es posible que ciertos coleópteros se desplacen sobre el suelo, en un segundo, a lo largo de una distancia equivalente a cuarenta veces su propia longitud, lo que para un automóvil equivale a 120 km/h? Simplemente debido a que la proporción entre la sección de sus músculos y su peso corporal es mucho más grande que en animales de mayor longitud (Fig. 4). Un número importante de artrópodos pequeños debe a estas circunstancias la posibilidad de explotar nichos ecológicos inéditos para animales apenas algo mayores que ellos.

3.4. Un ejemplo: el vuelo

La importancia del tamaño desde el punto de vista mecánico es especialmente evidente en una actividad que requiere precisión, como el vuelo. El tamaño y peso de los primeros insectos voladores sería, sin ir más lejos, un aspecto crucial a considerar a propósito del origen del vuelo. Una de las hipótesis clásicas sobre la aparición de las alas presume que la caída controlada, y luego el planeo mediante alas de escasa movilidad, pudieron constituir los primeros pasos (referencias en Kukalová-Peck, 1978 y Brodsky, 1994). Pero el planeo requiere un impulso inicial de cierta entidad, improbable en un insecto pequeño. Éste, por el contrario, podría haberse sustentado mediante un batido activo de las alas siempre que

las mismas sobrepasaran una determinada longitud crítica; lo que implica la presencia de musculatura asociada a las alas, más conforme con otras hipótesis sobre el origen de éstas. Desgraciadamente, el registro fósil mantiene el misterio sobre la talla de los primeros insectos voladores.

Independientemente del origen de las alas, el tamaño ha debido ser un condicionante fundamental de la evolución de las formas de vuelo de los insectos. No es difícil apreciar algunas relaciones entre características del vuelo y el tamaño corporal, al comparar insectos de estructura variada (Fig. 5). En teoría, la capacidad de sustentación en el aire puede ajustarse a un incremento de peso mediante modificaciones de varios parámetros, o una combinación de los mismos: a) frecuencia de batido de las alas, b) superficie alar, que variará en parte como consecuencia del cambio de tamaño del cuerpo, c) diferente forma del ala (principalmente del cociente entre longitud y superficie, o elongación), o d) mayor velocidad con respecto al aire, (Termier, 1973; Casey & Joos, 1983; Byrne, 1988).

Es fácil concebir una analogía entre el mecanismo de vuelo de los insectos y la propulsión de naves o aparatos mediante rotores (a más revoluciones por unidad de tiempo, mayor fuerza propulsora). Se topa aquí, sin embargo, con los problemas físicos de lo muy pequeño, antes mencionados: por debajo de determinado tamaño del animal, el cociente entre la sustentación y la fuerza de arrastre (rozamiento) generada por el movimiento del ala se hace muy bajo. Para compensar tal efecto, las frecuencias de batido de los insectos pequeños tienden a ser altas (Fig. 5) lo que causa, por ejemplo, el agudo zumbido de los pequeños dípteros. De acuerdo con Danforth (1989) y Brodsky (1994), las disminuciones del tamaño a lo largo de la evolución de diversos grupos de insectos voladores han sido acompañadas por tendencias hacia mayores frecuencias de batido de las alas.

4. FORMAS Y MECANISMOS DE CAMBIO

4.1. El cambio de proporción: alometría

Casi desde el comienzo del texto ha sido necesario hacer referencia al hecho de que la importancia del tamaño en evolución y ecología no es sólo una cuestión de términos absolutos, sino de proporción. La variación de las proporciones representa, en definitiva, cambio de la forma. Este cambio permite ajustar el diseño para solucionar problemas como el cambio de relación superficie/volumen, y por ello es interesante medirlo. Aunque definir la "forma" de un organismo requiere una combinación de un mínimo de tres variables unidimensionales, la comparación de dos variables es extraordinariamente útil para evaluar, medir y describir procesos de cambio de proporciones de un órgano o variable concretos, por comparación con otra variable de referencia como la longitud total, o el peso corporal.

Sea durante los procesos de aparición de nuevas especies, sea a lo largo del desarrollo de un organismo (ontogenia), el tamaño de un órgano con respecto a otro, o el de una parte del cuerpo comparada con el tamaño total del animal, puede mantener o no una proporción constante (Figs. 6 y 7). En el primer caso el cociente de ambos valores es siempre el mismo (**isometría**). En el segundo supuesto, la proporción diferirá según la edad o fase de crecimiento, o entre especies emparentadas pero de distinto tamaño (**alometría**). Muchas comparaciones entre el tamaño de dos órganos, o entre un órgano y una medida de referencia (longitud, peso, o volumen del cuerpo), se ajustan bien a la expresión:

$$\text{talla órgano} = a (\text{talla cuerpo})^b$$

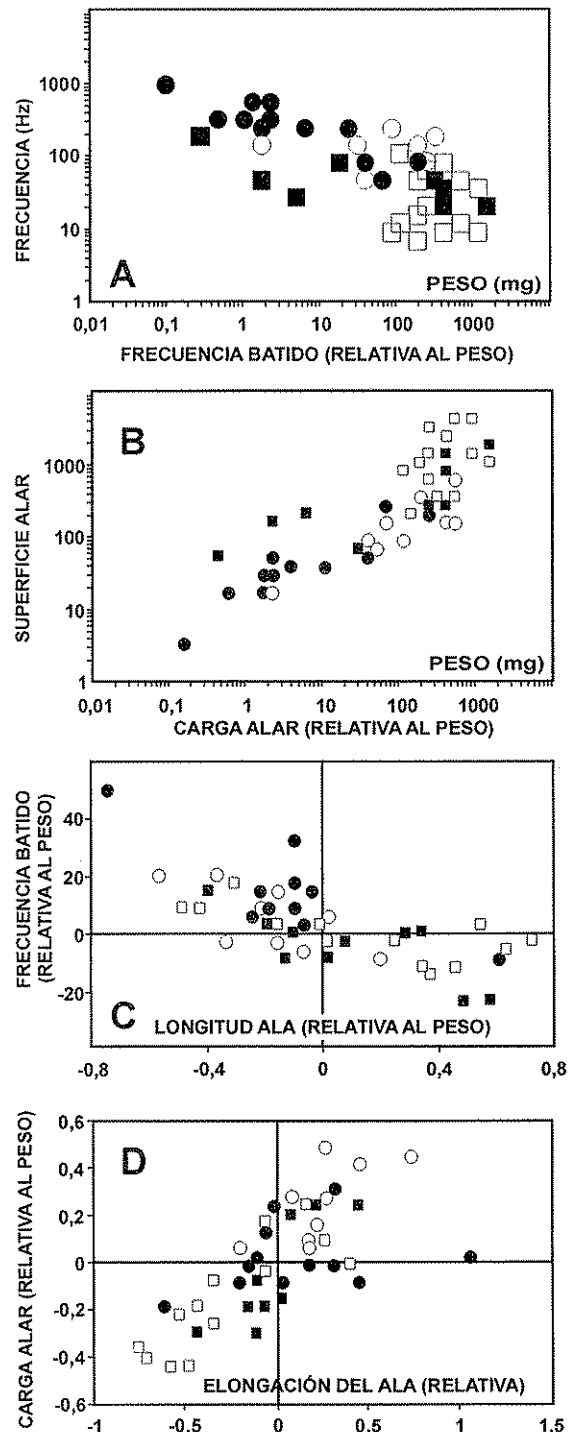


Fig. 5.- Relación funcional entre el tamaño corporal, la frecuencia de batido de las alas, y características morfológicas de las mismas, según datos de diferentes insectos. Puede comprobarse que, en general, a mayor tamaño corporal corresponden alas con mayor superficie pero con movimientos más lentos (A, B). Independientemente del peso del insecto, las alas de mayores proporciones corresponden a menores frecuencias de batido (C), y la carga que soportan por unidad de superficie se incrementa cuanto mayor es su elongación (D). La medida del tamaño corporal es el peso (en mg), la frecuencia de batido de las alas se midió en ciclos por segundo, la superficie alar en mm^2 , la carga alar en mg por mm^2 . La elongación es el cociente longitud/superficie alar, en mm^{-1} . Cada punto representa una especie, según datos de diversa procedencia: Circulos = Hymenoptera, círculos rellenos = Diptera, cuadrados = Lepidoptera, y cuadrados rellenos = otros órdenes de insectos. En C y D los valores de las dos variables son relativos al peso.

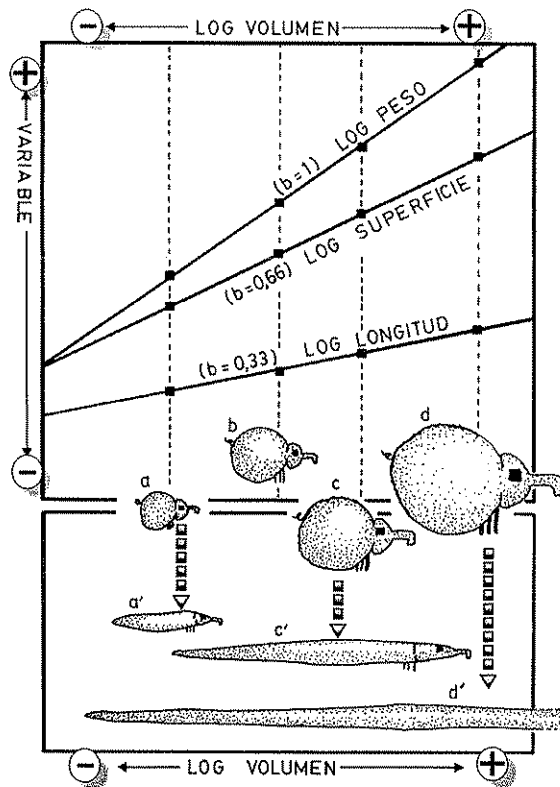


Fig. 6.- Un ejemplo de alometría estática interespecífica que ilustra la relación entre volumen, superficie corporal y longitud. Se representan cuatro especies de insectos del hipotético género *Zarazapion* (a, b, c, d). Usando una doble escala logarítmica, la relación entre el peso y el volumen es isométrica, $\log \text{ peso} = \log(a) + 1 (\log \text{ volumen})$, donde a es una constante. La superficie corporal y la longitud presentan una relación alométrica negativa con respecto al volumen (la pendiente, b en la línea de regresión, es menor que 1). Consecuentemente, conservando las mismas proporciones, a mayor volumen corresponde una superficie proporcionalmente menor. En el caso, doblemente hipotético, de que la evolución forzase a mantener una relación superficie/volumen constante y aproximadamente igual a 1, la forma debería variar enormemente con cada cambio evolutivo del tamaño: a los volúmenes de *Zarazapion* a, c y d deberían corresponder animales con la forma de a' , c' y d' en la parte inferior del gráfico (por desgracia, d' no ha podido ser representado completo).

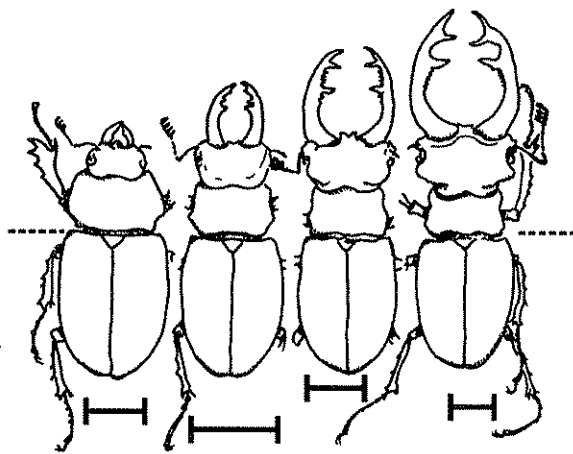


Fig. 7.- Alometría estática intraespecífica en un coleóptero del género *Lucanus*. Para resaltar las diferencias de proporción, se han alterado las escalas representando todos los ejemplares con igual longitud corporal (excluyendo las mandíbulas). De izquierda a derecha, una hembra y tres machos. Entre los machos, las mandíbulas muestran alometría positiva.

donde a y b son constantes. Si las dos variables son transformadas en logaritmos, la relación toma forma de recta, lo que resulta práctico para la representación y el cálculo, según la fórmula:

$$\log \text{ talla \acute{o}rgano} = (\log a) + b (\log \text{ talla cuerpo}).$$

Aquí, b es la pendiente de la recta de regresión. Se habla de isometría cuando $b = 1$ (la proporción es igual, cualquiera que sea la talla corporal); de **alometría positiva** cuando $b > 1$ (el \acute{o}rgano o parte es proporcionalmente mayor cuanto mayor es el tamaño del cuerpo); y de **alometría negativa**, si $b < 1$ (cuanto mayor es el animal, el \acute{o}rgano en cuestión es proporcionalmente más pequeño) (Figs. 6 y 8).

Obsérvese que los términos alometría o isometría pueden designar tanto una causa (un mecanismo intrínseco, genéticamente determinado, que gobierna el cambio de proporción durante el desarrollo), como un efecto (un patrón que se deriva de la comparación de varios organismos). Aunque, en teoría, ambos fenómenos podrían ser coincidentes, es preferible distinguir: a) la **alometría de la ontogenia**, o comparación de pares de medidas en distintos momentos de la vida de un mismo individuo, que describe un patrón de crecimiento, y b) la **alometría estática**, o comparación basada en medidas de diferentes ejemplares en igual fase de crecimiento. Dentro de la segunda hay que diferenciar, además, **alometría estática intraespecífica** (distintos ejemplares en igual fase de crecimiento, de la misma especie), y **alometría estática interespecífica** (como la anterior, pero derivada de individuos de dos o más especies).

Si comparamos intermudas sucesivas de un ortóptero, comprobaremos una alometría positiva de la longitud del abdomen con respecto a la del cuerpo completo (p. ej. Joly, 1977). La representación gráfica de las dos medidas reflejará la alometría inherente al crecimiento. Pero si se trata de individuos de una misma fase o intermuda de varias especies, la relación resultante no equivale a la alometría del crecimiento de cualquiera de las especies comparadas, sino que describe el cambio de proporción resultante de la evolución. Es común que las tendencias de ambos tipos difieran ya que representan fenómenos relacionados, pero no idénticos.

4.2. De la teoría de ciclos biológicos a la evolución de la ontogenia. Receta para el cambio

La teoría sobre la evolución de los ciclos biológicos (Stearns, 1992; Roff, 1992) contempla el ciclo vital como la combinación de una serie de características, o **caracteres biológicos clave**, que probablemente son objetivos de la selección natural: a) tamaño inicial (o del huevo); b) patrón de crecimiento (ritmo, duración, cronología); c) edad, o talla, en que se alcanza la madurez sexual; d) energía que se invierte en la reproducción, y su distribución temporal; e) patrones de mortandad, en relación con la edad y el tamaño; f) longevidad. Esta disección del ciclo biológico es, desde luego, arbitraria. Refleja nuestra manera de percibir la biología de los organismos (y, probablemente, delata la falta de una teoría general capaz de predecir la evolución de un ciclo biológico en unas circunstancias dadas: Maynard Smith, 1991). Lo interesante es que el tamaño guarda relación, directa o indirecta, de causa o de efecto, con la mayoría de esas características. La razón última puede ser sencilla: un ciclo vital es, en definitiva, un proceso mediante el cual un genoma canaliza la gestión temporal de cierta cantidad de energía, de forma que invirtiendo una parte de la misma en la formación de propágulos portadores de copias de la información genética, el proceso pueda replicarse. Como este ciclo puede expresarse en unidades de velocidad y masa, no

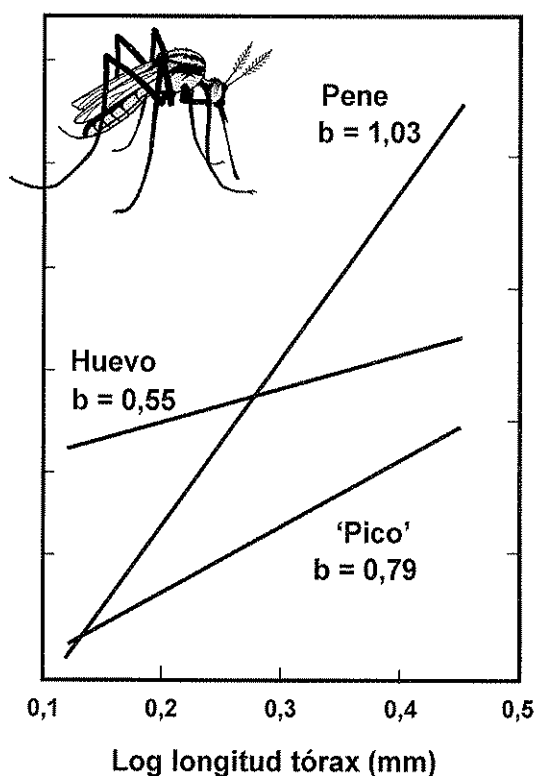


Fig. 8.- Líneas de regresión mostrando alometría negativa en la longitud del aparato bucal y del huevo, e isometría (de hecho, alometría ligeramente positiva) en la longitud del pene, en mosquitos (alometría estática interespecífica, datos de culicidos salmantinos según Encinas Grandes, 1982, todos transformados logarítmicamente).

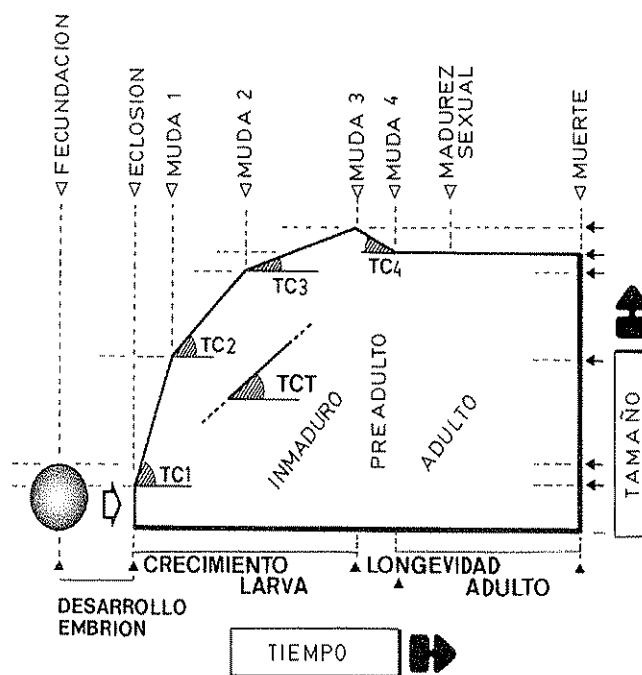


Fig. 9.- Representación del ciclo biológico ideal de un artrópodo, en términos de tamaño y tiempo. Gran parte de los hechos puede representarse como tamaños o cantidades, momentos en la escala temporal, o combinaciones de ambos (tasas de desarrollo o crecimiento). Hay cuatro períodos de cambio de talla o intermudas, con tasas de incremento TC1, TC2, TC3, TC4 que, conjugadas, resultan en la tasa de crecimiento total (TCT). La alteración, por desplazamiento de su inicio o terminación, o de la tasa de crecimiento, de los eventos representados producirían cambio heterocrónico, pudiendo originar un organismo funcional de características marcadamente diferenciadas del patrón ancestral representado.

es difícil visualizar gran parte del proceso en términos de volumen, o sea, tamaño. Si el tamaño es tan importante en la biología de los artrópodos, podría pensarse, será una característica poco susceptible al cambio dentro de cada especie. Pero por otra parte obtenemos la impresión de que los cambios de tamaño y proporciones son elementos importantes en la evolución. ¿Cómo casar ambas ideas? ¿Qué mecanismos permiten la modificación?

Una, entre múltiples posibles respuestas, se encuentra en la ontogenia (desarrollo de un organismo, desde el huevo al adulto o a la senectud). El desarrollo de cada carácter biológico responde a un calendario ontogenético (Fig. 9) con: a) un comienzo, b) un momento de terminación, y c) un ritmo de incremento. Bastan pequeñas modificaciones de cualquiera de estos tres parámetros para alterar el aspecto y biología del organismo adulto resultante (McKinney & McNamara, 1991; McKinney & Gittleman, 1995; Fig. 10). Si uno de tales cambios se origina y es retenido en el curso de la evolución, puede contribuir de forma importante a la aparición de una nueva morfología o comportamiento. El proceso se conoce como mecanismo heterocrónico, o **heterocronía** (según el sentido del cambio de cada uno de los tres factores mencionados, se aplican diferentes nombres: neotenia, hiper morfosis, etc.; McKinney & McNamara, 1991). La heterocronía constituye un mecanismo fundamental de cambio evolutivo, ya que es capaz de conducir a divergencias de tamaño y proporción notables con un cambio genético mínimo (McNamara, 1995). Gould (1977) propone diversos ejemplos de morfologías y ciclos biológicos originados por heterocronía en ácaros e insectos, que incluyen el apterismo o micropterismo. La hipertrofia de cuernos, mandíbulas, quelas y estructuras semejantes en los machos de diversos artrópodos

son casos ilustrativos, en los que quizá se combina heterocronía y alometría positiva (Eberhard, 1982). El dimorfismo sexual de tamaño puede explicarse como heterocronía ligada al sexo (en las arañas, mediante la anticipación de la maduración sexual: Vollrath & Parker, 1992; Fig. 11). Heterocronía y alometría pueden guardar relación, pero la primera tiene un componente temporal del que la segunda carece (Klingenberg, 1998).

Es importante que la heterocronía no interfiera en la integración del proceso de construcción del organismo, lo que podría llevarse a cabo mediante leves alteraciones de la secuencia o intensidad en la expresión de conjuntos de genes que actúan de manera coordinada (McKinney & McNamara, 1991; Raff, 1996). El efecto será más espectacular si las partes del cuerpo o procesos implicados tienen crecimiento alométrico, que producirá un efecto multiplicativo de las diferencias. En los artrópodos, el cambio heterocrónico puede operar mediante cambios en la distribución temporal de las hormonas que regulan el ciclo del crecimiento y la muda. Muchos artrópodos presentan metamorfosis complejas, con desarrollo diferencial y brusco de estructuras previamente indiferenciadas. El ciclo biológico holometábolo, o el complejo desarrollo postembrionario de muchos crustáceos, son de hecho ejemplos extremos de heterocronía. En estas condiciones es difícil relacionar estructuras larvares con las del organismo adulto, porque requiere trabajo a nivel de células y tejidos (lo que no impide el estudio de la heterocronía en los estados inmaduros). Las ontogenias postembrionarias caracterizadas por el cambio de forma gradual de diversos quelicerados, miriápodos, o hexápodos apterigotos ofrecen excepcionales condiciones para el estudio macroscópico de los mecanismos heterocrónicos.

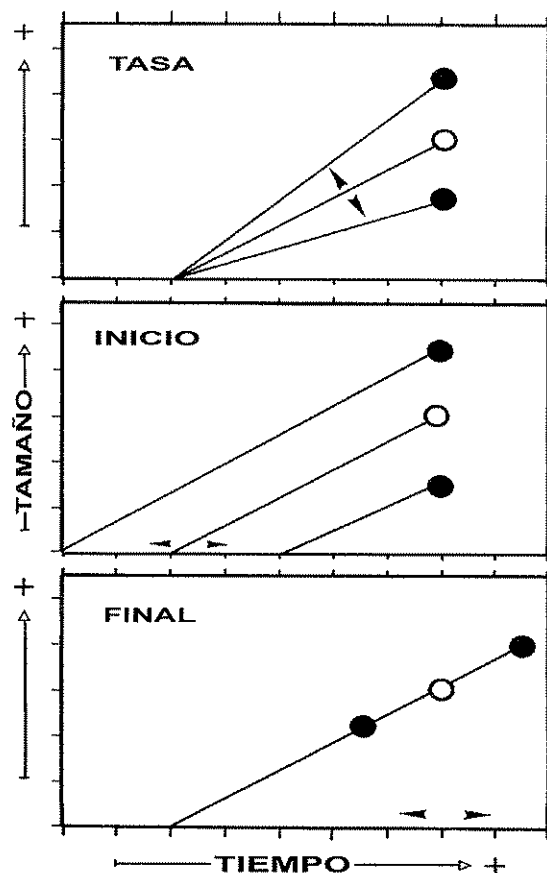


Fig. 10. -Los tres mecanismos básicos del cambio heterocrónico en la ontogenia: cambio de la tasa de desarrollo, cambio del momento de inicio del crecimiento, y cambio en el momento de finalización del desarrollo. En los tres casos, las líneas representan el incremento de tamaño de un animal a lo largo de su desarrollo postembrionario. Los círculos marcan la relación entre tamaño del adulto y tiempo de desarrollo al final del mismo (el círculo vacío indica la trayectoria ancestral). Basado en McKinney & McNamara (1991).

4.3. Tendencias interespecíficas y adaptación

Identificar una tendencia en la relación métrica entre el tamaño de una parte del cuerpo y el tamaño completo del cuerpo, o su desarrollo en una escala temporal, permite además distinguir qué casos se desvían notablemente de ella. El significado de esa desviación es, obviamente, que el órgano o parte del cuerpo analizado es mayor, o menor, que lo esperado para una talla corporal dada. Esto podría ser interesante cuando se comparan ejemplares de una misma especie; sin embargo, las desviaciones pueden deberse a diversos factores, tales como variabilidad genética, o fenotípica debida al ambiente, difíciles de distinguir. Cuando los datos comparados representan medias de especies (alometría estática interespecífica), es lógico interpretar la desviación como una característica de la especie, que se aparta de la tendencia general. Es atractivo atribuir a tales desviaciones un significado adaptativo, en especial si existen otras características que sólo las especies alejadas de la tendencia poseen (un hábitat especial, un comportamiento peculiar). Aunque la interpretación deba ser prudente, es una metodología extendida. Identificada una posible relación alométrica entre dos órganos, ha de comprobarse primero que ésta es consistente desde un punto de vista estadístico (Cuadro 1). Técnicamente, debe tratarse de una relación que muestre una correlación significativa que debe comprobarse con un coeficiente de correlación como la r de Pearson (que mide el grado de asociación entre dos variables y variará entre 0 y 1

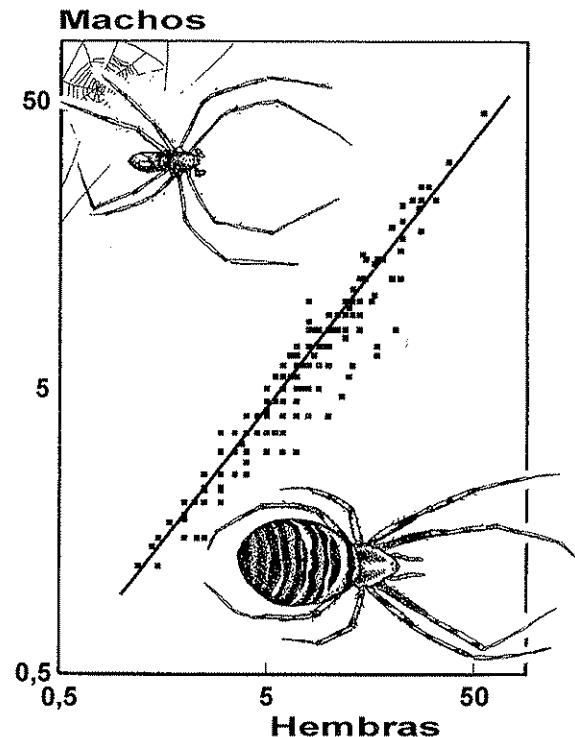


Fig. 11.- Alometría relativa: dimorfismo sexual de tamaño en arañas europeas. La tendencia interespecífica de dimorfismo suele estudiarse mediante regresión de la talla de los machos (eje Y) sobre la de las hembras (eje X). Como norma, cuando las hembras son mayores, la pendiente es menor que 1, y viceversa. En este caso la relación es casi isométrica ($b=0,92$), y sugiere una proporción casi constante entre las tallas de los machos y de las hembras. El resultado concuerda con la idea de que la menor longitud de los machos es consecuencia de un acortamiento de su tiempo de crecimiento. Aunque la relación es sólida en su conjunto, a juzgar por el elevado coeficiente de correlación ($r=0,96$), el patrón difiere según familias o géneros. Los puntos más alejados, bajo la línea de regresión, corresponden a araneidos como *Argiope*, notablemente dimórficos. Los datos son las longitudes del cuerpo en mm, tomadas de Jones (1985).

según la relación sea menos o más estrecha). Si el requisito se cumple, y suponiendo que una línea recta defina la relación convenientemente, puede calcularse la ecuación de la recta de regresión (la recta que presenta menor distancia al conjunto de los puntos del gráfico). Esto permitirá, conociendo el valor de una variable, por ejemplo el tamaño corporal, determinar el valor predecible de la otra variable, y medir en qué cuantía se aleja del predicho. La comparación entre el diámetro de los huevos, y la longitud del cuerpo, de las figuras 12 y 13, ilustra la idea. En la práctica la metodología puede ser, aunque no necesariamente, más intrincada.

5. TAMAÑO CORPORAL, VOLUMEN Y NÚMERO DE HUEVOS: ALOMETRÍA DE UNA RELACIÓN TRIANGULAR

5.1. El huevo: variación dentro de la especie

Tal como ocurre con las medidas de los artrópodos adultos existe cierta diversidad, a veces muy notable, en el tamaño de los huevos de cada especie. Parte de esta variación puede interpretarse como adaptación a condiciones ecológicas locales, si se demuestra que determinado volumen determina mayor probabilidad de supervivencia de los inmaduros (p. ej. Brody & Lawler, 1984). La diversidad puede responder a patrones complicados, como el polimorfismo estacional. Por ejemplo,

CUADRO 1

Comparación entre especies, regresión, y sus problemas. Dos notas eruditas.

Los análisis estadísticos interespecíficos cuentan con más problemas técnicos de los que en principio pudiera sospecharse. En este texto, se han dado por igualmente buenas todas las comparaciones, pero...

Nota 1. Cuando el valor de la pendiente de la línea de regresión es importante (como en los trabajos que relacionan talla corporal y metabolismo): el modelo de regresión más usual, el ajuste de mínimos cuadrados, es sólo un caso particular del modelo general de regresión. Presume, entre otras cosas, que la variable independiente (X) se mide *sin error*. Esto es improbable en trabajos de alometría, por lo que otros tipos de ajuste (Eje Mayor Reducido, Eje Principal) pueden ser preferibles. El coeficiente de correlación no varía, pero sí la pendiente de la recta. Muy pocos de los ejemplos "de libro", incluyendo trabajos básicos de referencia, toman esto en cuenta. ¿Hay que repetirlo todo? (Para detalles: Rayner, 1985; La Barbera, 1989; McKinney & McNamara, 1991: 34).

Nota 2. En estudios comparados, es normal emplear los valores medios de las especies (talla, peso, etc.), como en varios ejemplos de este artículo... aparentemente, transgrediendo una de las condiciones de la regresión: que los puntos sean estadísticamente independientes. No lo son, ya que las especies emparentadas descienden de un antecesor común, y su tamaño es, en parte "heredado" (y, consecuentemente, compartido). La metodología para resolver el problema se complica y, una vez aplicada, puede modificar notablemente los resultados. Véase: Harvey & Pagel (1991), Harvey & Purvis (1991), Martins & Garland (1991), y Starck, (1998).

durante la primavera, las hembras de un lepidóptero del género *Parnara* (Hesperiidae) depositan huevos pequeños en zonas bajas y húmedas del Japón, en las que las larvas se alimentarán de hojas de poáceas relativamente blandas. Los adultos de la generación estival emigran a zonas más altas y secas, donde las hierbas locales son coriáceas. Ponen allí huevos de diámetro significativamente mayor que los de primavera, lo que permite sobrevivir a las orugas neonatas, con cabeza y mandíbulas mayores (Nakasuji & Kimura, 1984).

Se ha demostrado que en algunos insectos el volumen del huevo muestra plasticidad fenotípica, es decir, su tamaño depende de ciertas condiciones ambientales (Nylin & Gottard, 1998). Pero la variación no siempre supone ventajas adaptativas y puede simplemente reflejar condiciones fisiológicas de la hembra, como en mariposas en las que el peso de los huevos disminuye conforme aumenta la edad materna (Wiklund & Persson, 1983).

5.2. ¿Por qué un huevo así en una especie como ésta?

Es difícil decidir qué artrópodos ponen los huevos menores y mayores, en términos absolutos. Usando una medida lineal como la longitud, se puede afirmar que la variación oscila entre unas 100 micras, quizá menos, y 16 milímetros, tal vez más (Anderson, 1973; Itô, 1980; Hinton, 1981).

El tamaño relativo (es decir, como fracción de la talla del adulto) de los huevos de algunos artrópodos es llamativo. Comencemos por lo proporcionalmente grande los huevos de ciertas *Xylocopa* (Hymenoptera) de Tailandia miden más de

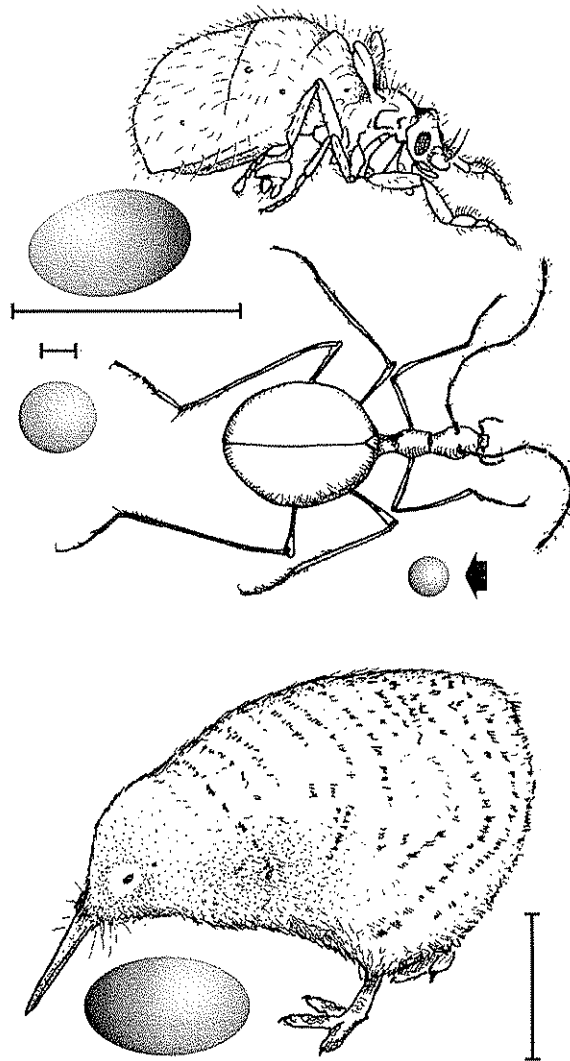


Fig. 12.- Extremos en el tamaño relativo del huevo. Arriba, *Odontexenia* (Termitoxeniidae, díptero), género paleotropical que vive en nidos de termitas. Debajo, *Leptodirus* (Catopidae), escarabajo habitante de cuevas del sur de Europa. Los huevos de ambos, a la izquierda, a la misma escala que los adultos (trazos de escala de 1 mm). Basado en Joly, 1977; Ségué, 1979, y Crowson, 1981 (que a su vez citan otras fuentes). Junto al escarabajo, a igual escala y señalado por una flecha, el huevo de una centolla (*Maja*). En la parte inferior el ave que pone los huevos proporcionalmente más voluminosos, el kiwi (*Apteryx*, escala= 10 cm).

16 mm de longitud, y se ha afirmado que la relación talla huevo/talla materna de estos insectos podría representar la mayor conocida entre los metazoos (Itô, 1980, y referencias allí). Por su volumen relativo, el huevo de ciertos dípteros termitoxénidos (Fig. 12) hace palidecer el récord de *Xylocopa*, o los proporcionalmente enormes huevos de aves como los kiwis neozelandeses, cuyo peso se aproxima a 1/4 del de la madre. En el otro extremo del concurso de las proporciones relativas, obtienen mención los grandes crustáceos decápodos. Los huevos de muchos de ellos pueden inscribirse en un cubo de 0,5 mm de arista, mientras el adulto se mide en decímetros. El huevo de un langostino (*Penaeus*) muestra un diámetro parejo al de colémbolos como *Tetradontophora* o *Tomocerus* (respectivamente 0,32, 0,50 y 0,37 mm).

Es lógico conceder que el tamaño de los huevos de cada especie depende, en gran parte, del tamaño corporal de los adultos (Apéndice 2). Así, antes de atribuir al tamaño del huevo un significado adaptativo es necesario comprobar que no es simplemente un resultado del tamaño de la hembra. Si es

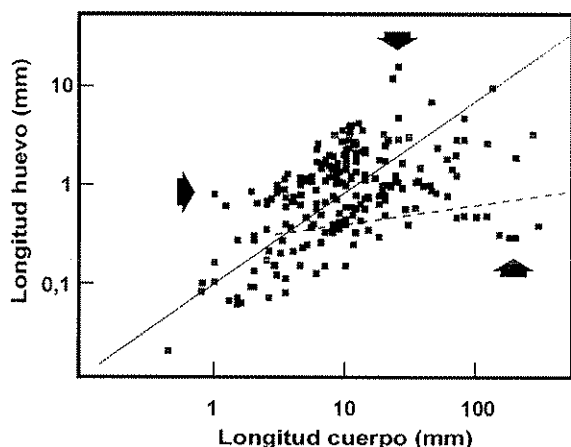


Fig. 13.- Alometría del tamaño del huevo y el tamaño del adulto, en un rango variado de géneros de artrópodos (alometría estática, interespecífica). La línea continua representa la tendencia global, con pendiente de 0,95 (la pendiente varía ampliamente para cada grupo particular; crustáceos 0,22, himenópteros 1,61, etc.). Cada punto corresponde a una especie representativa de un género, o a la media del género, según los casos. Los datos son longitudes en mm de 210 géneros de artrópodos, según diversas fuentes bibliográficas. Las flechas señalan valores muy desviados de la tendencia (huevos proporcionalmente muy pequeños o grandes, véase Fig. 12). La línea de trazos es la recta ajustada a los datos de 200 especies de crustáceos decápodos del litoral ibérico, recogidos por Zariquiey Álvarez, 1968 (estos puntos no se representan en el gráfico).

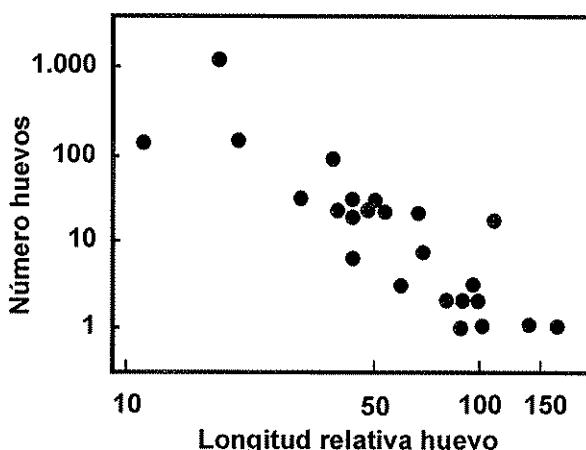


Fig. 14.- Relación entre la fecundidad potencial estimada (medida como el número de huevos contenidos en el abdomen de la hembra) y el tamaño relativo del huevo (longitud del huevo dividida por la longitud del tórax del adulto, y multiplicada por 100), en una muestra de himenópteros de diversos grupos. Es evidente que a huevos proporcionalmente menores corresponde una mayor fecundidad. Datos de Iwata y otros autores, recogidos por Itô (1980).

posible identificar una relación alométrica interespecífica, podrá comprobarse hasta qué punto la talla del huevo es superior, igual, o inferior a la predecible para la talla materna. Este razonamiento supone que, si existe relación clara entre los tamaños del huevo y del adulto, el segundo determina en gran parte el primero. ¿Por qué no lo contrario? Nada lo impide. El huevo fecundado es biológicamente un individuo, se relaciona con el medio exterior, y determina la talla inicial del inmaduro de la que depende, en buena medida, la del adulto.

5.3. En cuestión de huevos... ¿Mejor más, o más grandes?

Se han propuesto muy diversas explicaciones para justificar el tamaño de los huevos en distintos artrópodos: mayor o menor

resistencia a la deshidratación, a los parásitos o predadores, la facilidad para esconderlos, las posibilidades de dispersión, o la influencia de la talla inicial en el tiempo de desarrollo. Determinados ambientes como las cuevas (p. ej. Paulian, 1993), el pelágico, el intersticial, la endofagia, las zonas áridas, etc., parecen incidir en diferentes organismos de forma parecida. Quizá el reducido volumen de los huevos de muchos crustáceos marinos constituya un buen ejemplo (Fig. 13), que sugiere una persistente presión contraria al incremento de volumen del huevo.

La mayor parte de los argumentos conduce, antes o después, a una característica de los organismos que incide directamente en su número de descendientes: la fecundidad. Por razones del espacio que el cuerpo de la hembra requiere para albergar los huevos, y de gasto energético, que es proporcional a la cantidad de reservas con que los huevos irán dotados, el tamaño del cuerpo, el del huevo, y el número de huevos, condicionan la fecundidad potencial (Fig. 14). Una alteración de cualquiera de los tres parámetros impone un reajuste de los otros, con un impacto potencial en la ecología de la reproducción. Su combinación determina, en definitiva, la cantidad de energía que un organismo dedica a mantenerse, a producir descendencia, y el modo en que la última es repartida para formar descendientes individuales. En términos del número de individuos, semejantes resultados pueden obtenerse con diferentes combinaciones de tamaño de adultos y huevos. Por ello se trata de una cuestión de proporción: nuevo encuentro con la alometría.

De acuerdo con las estimaciones disponibles para diversos grupos animales, la comparación interespecífica demuestra una alometría negativa de la energía dedicada a la reproducción, relativa al tamaño del cuerpo (Reiss, 1989): si bien los artrópodos mayores invierten más energía neta en la reproducción que los menores, la fracción relativa a su peso corporal es más reducida. La causa de este patrón empírico son objeto de especulación. De acuerdo con Reiss (1989), se trata de una consecuencia de que las dos variables que determinan la cantidad de energía dedicada a la reproducción (energía total asimilada, y energía dedicada al crecimiento y mantenimiento del material somático no reproductor) son a su vez funciones alométricamente negativas de la talla corporal. Sea como fuere, en estas circunstancias los incrementos del tamaño de los adultos redundarían en una reducción del número de huevos producidos por unidad de tiempo, o bien una disminución de su tamaño tal que permita mantener su número. De ahí que, si mantener la fecundidad es importante, el tamaño del huevo debería generalmente mostrar alometría negativa con respecto a la talla corporal. Las comparaciones entre especies de diferentes artrópodos tienden a confirmar esta idea, ya que dominan las relaciones alométricas con pendientes menores que la unidad (Blueweiss, 1978; Berrigan et al., 1991; García-Barros & Munguira, 1997).

Entre los factores ecológicos potencialmente relevantes para el modelado de la fecundidad cabe destacar el patrón de mortandad, y concretamente la distribución del porcentaje de bajas a lo largo de la estación y del ciclo de desarrollo del animal. Para garantizar que un número crítico de ejemplares alcance la fase reproductora, la elevada mortandad de individuos inmaduros haría perentorio un incremento de la fecundidad, en tanto que una mortandad concentrada en los ejemplares de más edad permitiría reducirla. Podría parecer que una fecundidad notable será siempre ventajosa. Ciertamente, cada puesta de ciertos crustáceos malacostráceos alcanza a contener cientos de miles, y aún decenas de millones de huevos, una vez por temporada. Muchos otros artrópodos no son tan fecundos, y un número de huevos comprendido entre 50 y

500, una vez en la vida, no es raro en muchas especies. ¿Qué hay tras esta disparidad? Un huevo pequeño en un artrópodo grande significa alta fecundidad, pero también un desarrollo prolongado y complejo, lleno de riesgos. Es una estrategia que fuerza a los jóvenes a participar en una lotería de la que pocos obtendrán el premio de alcanzar la edad reproductora. En el otro extremo, poner pocos huevos de grandes proporciones es arriesgado, y seguramente sólo permite perpetuarse a las especies que "apuestan sobre seguro". El desarrollo postembrionario será corto, o los riesgos de mortandad juvenil bajos, o bien los padres prodigarán cuidados especiales a los juveniles. El viviparismo, presente en ciertos artrópodos (p. ej. Gullan & Cranston, 1994), podría interpretarse como cuidado materno; pero no siempre muestra relación con la fecundidad. Se asocia en ocasiones con huevos grandes (por ejemplo en la mosca tsé-tsé, *Glossina*), mientras entre los escorpiones aparece el fenómeno opuesto (los huevos de las especies vivíparas son menores que los de las ovíparas: Anderson, 1973).

6. FACTORES MACROAMBIENTALES

6.1. Temperatura y latitud ¿Son mayores los insectos tropicales?

Muchos entomólogos estarían dispuestos a afirmar que los insectos tropicales, quizá en general los artrópodos terrestres de regiones cálidas, son mayores que los de las regiones templadas o frías. También admitirían que no hay demasiados estudios objetivos que apoyen tal tesis. ¿No hay en el trópico insectos tan pequeños como en otras latitudes? Desde luego, sí. Lo que con certeza es mayor en las zonas cálidas es el rango de variación y, posiblemente, la media o la mediana de la distribución. La temperatura es una de las variables que muestra marcada relación inversa con la latitud y la altitud. Como la tasa metabólica, y consecuentemente el ritmo de crecimiento, dependen de la temperatura, una relación entre latitud, o altitud, y tamaño no sería inesperada.

Pero, primera sorpresa, en los experimentos de cría de artrópodos bajo temperatura controlada, o en la naturaleza en diferentes estaciones, es usual que los individuos de una misma especie alcancen mayor tamaño como adultos cuando la temperatura es más baja, a costa de un tiempo de crecimiento más prolongado (Ray, 1960; Atkinson, 1994; Danks, 1994). Este efecto es análogo a la regla de Bergmann, propuesta para los animales endotermos (aquellos que gastan energía metabólica en mantener la temperatura corporal): dentro de una especie, o entre especies taxonómicamente cercanas, menor talla corresponde a mayor temperatura ambiente. La interpretación adaptacionista de esta regla se apoya en que el distinto cociente superficie/volumen para animales de diferente peso corporal permitiría a un animal pequeño una rápida ventilación, evitando el sobrecalentamiento en climas cálidos, y facilitaría el mantenimiento de la temperatura corporal a los animales grandes, en climas fríos. Hay que advertir, en cualquier caso, que no se trata de una ley universal.

A pesar de la tentadora similitud con lo observado en artrópodos, no hay ninguna razón para aplicar a éstos la regla de Bergmann. Los artrópodos son básicamente ectotermos, es decir, dependen en gran medida de fuentes de calor externas. De forma genérica, el efecto de la temperatura en individuos coespecíficos con parecida dotación genética puede interpretarse como plasticidad fenotípica, es decir la capacidad de un mismo genotipo de expresar diferentes fenotipos bajo diferentes condiciones ambientales de desarrollo (Nylin & Gotthard,

1998). Su causa fisiológica pudiera ser una menor eficiencia de la asimilación a temperaturas por encima de un límite característico para cada especie (referencias en Danks, 1994), pero no parece haber una explicación convincente (Atkinson, 1994).

Hinton (1981) sugiere que la relación "menor temperatura ambiente, mayor talla" no es sólo intraespecífica y, en insectos, se cumple entre especies taxonómicamente emparentadas a lo largo de gradientes térmicos ambientales. Si se tratase de un patrón general, los mayores insectos se encontrarían en las zonas subárticas y alpinas, y los menores en los trópicos. No parece ser el caso. Además, las extrapolaciones son especialmente complicadas dado que la relación entre la temperatura durante el crecimiento y el tamaño del adulto parece no ser lineal (Hinton, 1981; David et al., 1997). Aparentemente, el efecto fisiológico de la temperatura en el tamaño del adulto entra en contradicción con el patrón aparente de variación. ¿Surge una relación distinta al comparar entre sí diferentes especies?

6.2. La latitud y el tamaño de la especie

Es costoso determinar el rango natural de temperaturas de desarrollo para un número grande de especies. Como alternativa se puede comparar el tamaño promedio de las especies con la latitud geográfica en la que habitan, ya que ésta generalmente guarda una relación directa con la temperatura media. Los resultados son interesantes, aunque contradictorios (Apéndice 3). En ciertas abejas, o en las mariposas diurnas, las especies de latitudes bajas tienden a ser más grandes que las de latitudes altas. En ocasiones, la variación latitudinal entre poblaciones es coincidente con las tendencias interespecíficas. Otros taxones muestran la tendencia opuesta, o no denotan correlación alguna (Fig. 15).

Es evidente que la relación entre temperatura y talla corporal responde a un patrón complejo, en el que intervienen la variación fenotípica individual, la diversidad genética intraespecífica, a escala geográfica, y los patrones de divergencia interespecífica, tal vez heterogéneos. Esta heterogeneidad llama la atención sobre el peso potencial de otros factores relacionados con la latitud o el clima, distintos de la temperatura, en el modelado evolutivo del tamaño.

6.3. La estacionalidad

Imagínese una nueva especie de artrópodo continental, surgida de un proceso de especiación ligado a la ocupación de un área más próxima al ecuador que la especie ancestral. En igualdad de las demás condiciones, los miembros de este taxón deberían alcanzar el mismo tamaño que la especie ancestral en menos tiempo, o bien crecer hasta un tamaño mayor en el mismo tiempo. Sin embargo, en la mayor parte de la superficie de la Tierra, el clima no es uniforme a lo largo del año. Incluso si las temperaturas son benignas, parte del año puede ser desfavorable para el crecimiento debido a la sequía, los vientos, el régimen de precipitación, u otros fenómenos estacionales no climatológicos, como la concentración temporal de predadores o parásitos. En un ambiente estacional, prolongar el periodo de desarrollo es arriesgado ya que aumenta las posibilidades de entrar en "la estación peligrosa" sin haber alcanzado la capacidad reproductora, y eso supone un riesgo elevado de mortandad. Riesgo que puede soslayarse resistiendo mediante diapausa, pero a costa de un retraso neto de la madurez sexual, y una elongación aún mayor del tiempo de generación. Así, de las dos opciones inicialmente disponibles para la hipotética nueva especie, una u otra será favoreci-

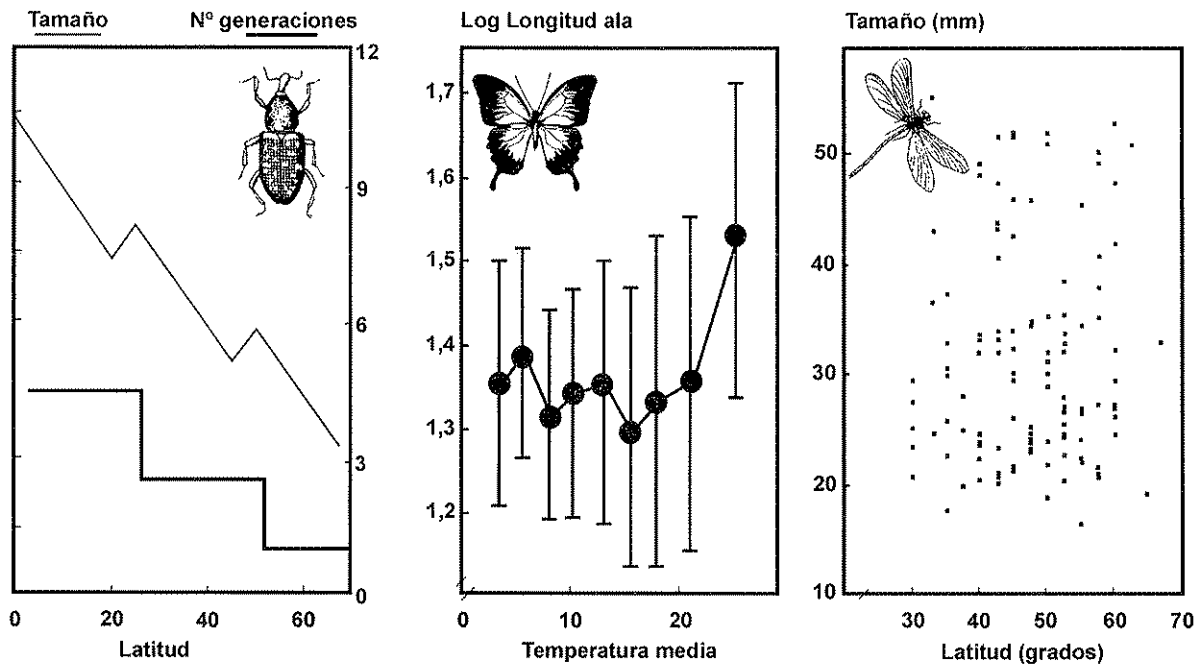


Fig. 15.- Izquierda, patrón hipotético del cambio de talla, en forma de filo de sierra, que se esperaría encontrar en una especie con voltinismo variable a lo largo de un gradiente latitudinal, si el tiempo disponible para el desarrollo (o la duración de la estación favorable) son relevantes en la evolución del tamaño. En el centro, tallas medias de una muestra de 1000 especies de mariposas (Papilionoidea) del Viejo Mundo (datos inéditos), que sugiere la corroboración de ese patrón a nivel interespecífico. A la derecha, ausencia de relación evidente entre el tamaño corporal de las libélulas (Odonata) del occidente paleártico y la latitud media de su área de reparto geográfico (datos de D'Aguilar et al., 1987).

da por la selección dependiendo del patrón estacional, y por las propiedades de las estaciones. La estacionalidad es, en consecuencia, un factor potencial tan relevante como la temperatura en la evolución del tamaño.

Para muchos insectos terrestres, la amplitud de la época favorable aumenta desde los polos al ecuador, y de igual modo lo hace su número de generaciones anuales (referencias en Wolda, 1988). De ahí, los insectos tienden a aprovechar el aumento de temperatura para acortar el tiempo de generación, con preferencia sobre el incremento de talla. Se han presentado ciertas evidencias que apoyan la relación entre latitud, tamaño, y voltinismo, en especies que aumentan de tamaño en zonas más cálidas de su rango geográfico (Masaki, 1967, 1978; Mousseau & Roff, 1989; Nylin & Svård, 1991). Donde el voltinismo cambia de n a $n+1$ generaciones por año, el tiempo de generación se acorta. Puede ocurrir que en estas zonas de transición, el aumento de energía real disponible (p. ej., número total de grados/día) sea demasiado variable, o insuficiente para garantizar al tiempo la adición de un ciclo generacional y un mantenimiento del tamaño. Cuando el mayor número de generaciones puede reportar alguna ventaja, la opción conveniente supondría sacrificar en cierta medida la talla (como promedio, o en alguna de las generaciones). En tal caso, el gráfico de talla media y latitud debería tener forma de filo de sierra (Fig. 15), con un tamaño creciente hacia el Ecuador, pero con una pérdida en las franjas correspondientes a las áreas en las que ocurre el cambio de voltinismo.

6.4. Ambientes especiales: el mar y las profundidades

En el mar encontramos gradientes de latitud y altitud (profundidad) que superan a los continentales. ¿Se detectan en el

medio marino tendencias relacionadas con la temperatura u otros factores macroclimáticos?

Una primera variable de interés es la profundidad, ya que de grandes profundidades se han obtenido especies de crustáceos gigantes, en relación con sus parientes de aguas someras (como el isópodo *Bathynomus giganteus*, de 42 cm, y varios anfipodos, isópodos, ostrácodos y misidáceos; Fig. 16 y Apéndice 3). El gigantismo abisal ha sido relacionado con efectos de la alta presión sobre el metabolismo, la tasa de crecimiento reducida, la maduración tardía, o la mayor longevidad. Estas podrían ser favorecidas por la combinación de escasez de alimento y baja temperatura (Gage & Tyler, 1991; Nybakken, 1993; Levinton, 1995). La estabilidad térmica, mayor a grandes profundidades, puede constituir una causa adicional (nótese el paralelismo con la estacionalidad en el medio terrestre). Sin embargo, el denominado gigantismo

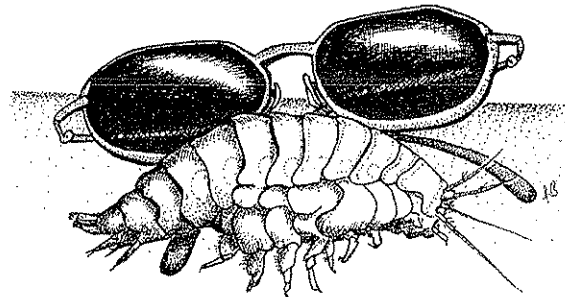


Fig. 16.- Gigantismo abisal. Algunos crustáceos isópodos como las pulgas de arena, animales relativamente pequeños, aterrizan con frecuencia en nuestra toalla mientras reposamos en la playa. ¿Puede usted imaginarse tomando el sol en compañía de anfipodos como el de la figura, *Eurythenes gryllus*? Por suerte para el crustáceo (fundamentalmente), éste habita a una profundidad suficiente como para no caer nunca en nuestra taritera.

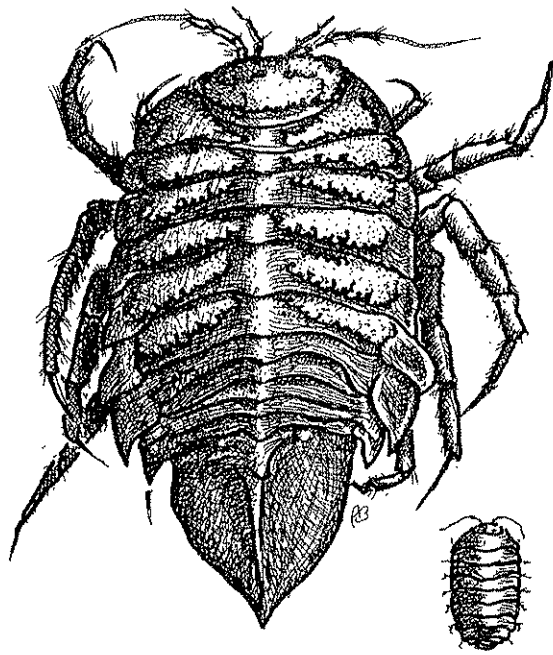


Fig. 17.- Un gran isópodo bentónico, *Glyptonotus*, procedente de los mares antárticos, representado junto con un isópodo terrestre común, *Armadillidium*, a igual escala.

abisal es un fenómeno puntual, circunscrito a determinadas especies y grupos. Sorprendentemente, la tendencia dominante en gran parte de la fauna abisal de invertebrados es la opuesta, es decir, hacia tamaños corporales pequeños. Los crustáceos demuestran cómo una combinación de circunstancias ambientales promueve soluciones diametralmente opuestas para un carácter concreto, el tamaño, en organismos taxonómicamente cercanos. En este caso, se trata de las estrategias biológicas que enfrentan la relativa escasez, y la concentración, de los recursos alimenticios, junto con condiciones que no permiten un rápido crecimiento.

La latitud podría ser responsable de un fenómeno análogo. Se conocen especies árticas o subárticas desproporcionadamente grandes de algunos de los grupos de crustáceos mencionados antes (Fig. 17). Considerados los crustáceos en conjunto, sin embargo, no es fácil detectar un patrón coherente: los mares tropicales albergan grandes decápodos a profundidades no excesivas, y sus parientes de zonas templadas o frías no llaman la atención por sus medidas. Latitud y profundidad combinan sus efectos, probablemente en relación con la temperatura, al determinar el hábitat de ciertos crustáceos. Algunos de éstos se encuentran a gran profundidad en bajas latitudes, y en aguas poco profundas cerca de las regiones árticas. El paso del mar a las aguas continentales parece relacionarse, cuando menos en los isópodos, con un aumento de tamaño (Poulin, 1995). Aparentemente, océanos y continentes propician soluciones biológicas divergentes para el tamaño, en relación con el clima y la latitud. Ciertas características del medio marino (predecibilidad del alimento, características físicas del agua, ausencia del riesgo de desecación) podrían, en parte, explicarlo (Strathmann, 1990).

7. EN RELACIÓN CON EL SEXO...

EL TAMAÑO SÍ IMPORTA

7.1. Tamaño, sexo y violencia

El número de descendientes que sobrevive para madurar sexualmente y dar lugar a la siguiente generación determina el

éxito reproductor de un individuo. Esto dependerá, como se ha visto, de la interacción con variables que conforman el entorno físico y ecológico de la especie. Algunas de estas variables, y esto es interesante, son características de la propia especie.

En los artrópodos, como en muchos otros animales, óvulos y espermatozoides difieren enormemente en número y, por qué no enfatizar, en tamaño. De ahí que, generalmente, un macho deje tantos más descendientes cuantas más hembras pueda fecundar. Mientras, una o unas pocas cópulas permiten a una hembra obtener la fecundación de todos sus huevos. Esta asimetría facilita la selección sexual, es decir, selección sobre caracteres que contribuyen al éxito de un individuo en la producción de descendientes, mediante la ventaja que aquél obtiene sobre otros de su mismo sexo en la obtención de pareja. La selección sexual puede fácilmente incidir en la evolución del tamaño, ya que éste puede otorgar ventajas a unos u otros individuos del mismo sexo.

Lo más frecuente, aunque no universal, es que sean los machos quienes entren en competencia. La rivalidad para conseguir copular con una hembra se manifiesta de distintas maneras, con variada intensidad: escarceos desordenados (como en los merostomas, *Limulus*), defensa de territorios a los que las hembras acuden a buscar pareja, concursos ritualizados, o combates declarados. Los últimos llegan a ser cruentos cuando las armas empleadas son eficaces y la posibilidad de retirada es pequeña, caso de algunos agaónidos (avispijillas de los higos) que deben competir en el interior de un fruto. A propósito de estos himenópteros, el balance que en cierta ocasión pudo constatarse abriendo un higo, es ilustrativo: quince hembras y cincuenta y cuatro machos, de los que cuarenta y dos eran cadáveres o heridos, y sólo doce permanecían indemnes. Como norma general, la lucha será más enconada si las hembras escasean, son difíciles de encontrar, o aceptan una única cópula.

El mayor tamaño fácilmente se corresponde con mayor fuerza, peso o rapidez, proporcionando una ventaja directa para obtener pareja, sea ello debido a la elección de la hembra, o al resultado del forcejeo o de la exhibición ritualizada (himenópteros, dípteros, coleópteros, ortópteros: tabla 9.1 en Thornhill & Alcock, 1983). Adicionalmente puede predecirse una ventaja indirecta, cuando las estructuras usadas en la pugna muestran alometría positiva con respecto al tamaño corporal, que a un incremento dado de éste hace corresponder otro proporcionalmente mayor del tamaño del arma. Los ejemplos más populares se encuentran entre los coleópteros (Otte & Stayman, 1979; Eberhard, 1980, 1982; Fig. 18). La alometría positiva del órgano o señal exhibidos es igualmente ventajosa en los duelos rituales, que llegan a ser especialmente espectaculares en las arañas (Foelix, 1986), o en crustáceos decápodos del litoral (no en vano, la vida sobre un espacio bidimensional acentúa los problemas de reparto de territorio). En el cangrejo *Carcinus maenas*, el tamaño de la quela determina el ganador de las peleas (Sneddon et al., 1997).

No siempre más grande significa mejor. Neems et al. (1998) describen el caso de determinado mosquito del género *Chironomus* cuyos adultos forman, al atardecer, enjambres para emparejarse. Quizá por su mayor maniobrabilidad, los machos pequeños consiguen copular antes que los grandes. El tamaño medio de los machos, se podría especular, debería disminuir en unas cuantas generaciones, debido a la selección natural. Pero los machos grandes resisten más tiempo volando en el enjambre cada atardecer con lo que, a la larga, compensan la ventaja de los individuos menores y más despabilados. El resultado es que el tamaño medio se mantiene estable, próximo a la media. En otras ocasiones no es la talla, sino la

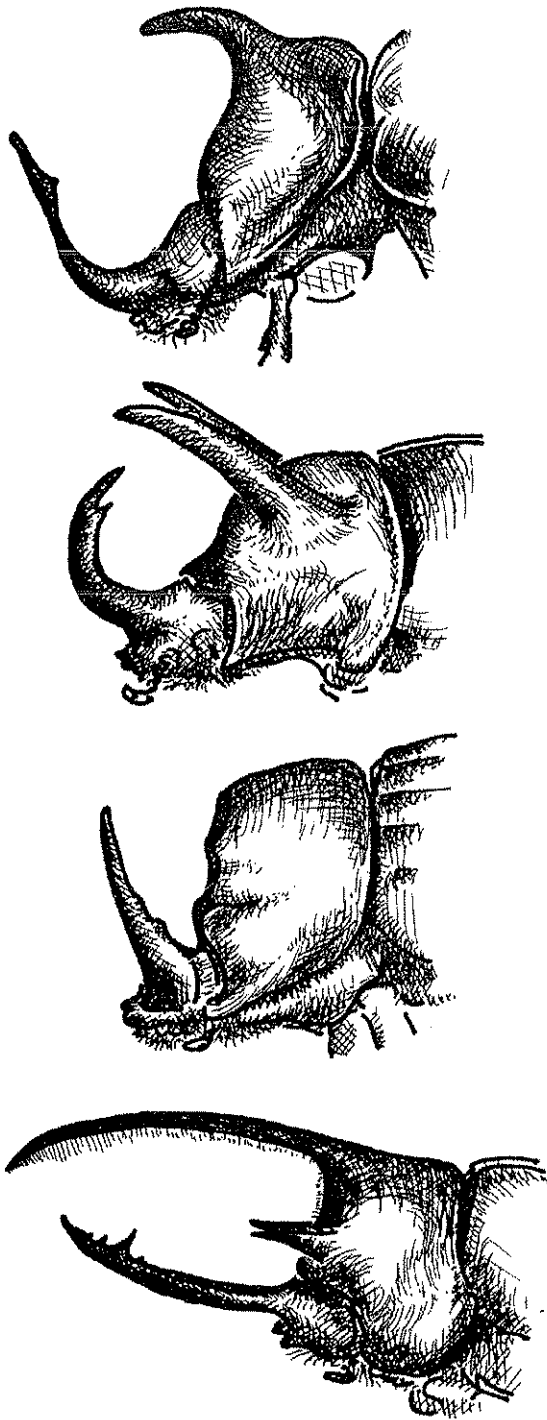


Fig. 18.- Los machos de diversos coleópteros presentan cuernos o mandíbulas hipertrofiadas que usan para desplazar a sus rivales del mismo sexo. En muchos casos el tamaño de estas armas guarda con el tamaño corporal una relación de alometría positiva. La figura representa, a diferentes escalas, las cabezas de los machos de cuatro especies de estos insectos.

mejor disposición fisiológica (p. ej., temperatura corporal adecuada: Heinrich, 1993; agresividad: Foelix, 1986) la que otorga superioridad a un contendiente.

7.2. Si ella elige ¿qué prefieren ellos?

En los artrópodos territoriales, o en los que los machos compiten de algún modo por los lugares apropiados para

encontrar hembras, o por las hembras mismas, éstas simplemente se emparejan con el individuo vencedor. Mas, particularmente en especies longevas, la hembra puede tener ocasión de comparar, y decidir, entre varios candidatos. A menudo, aunque no siempre, el macho más grande es el elegido (Apéndice 4).

Los mecanismos femeninos para seleccionar el progenitor de su descendencia pueden alcanzar extremos extraordinarios de sutileza. En determinados bitácidos (Mecoptera) la hembra puede concluir la cópula antes de que la transferencia del espermatóforo sea efectiva, si alguno de los atributos del cónyuge no resultó satisfactorio. En otros mecópteros, la presión indirecta que la hembra ejerce sobre el tamaño masculino es evidente. Para inducir a las hembras a aceptar la cópula, los machos les ofrecen pequeños insectos que han capturado. A mayor presente nupcial, más tiempo invierte la hembra en consumirlo. Durante la cópula, el macho transfiere su espermatozoides progresivamente, de forma que mayor cantidad es transferida cuanto más tiempo transcurre... pero no hay transferencia efectiva durante los primeros minutos (Thornhill, 1983; Thornhill & Alcock, 1983). Si el regalo no es convincente, la hembra puede aprovecharlo y aún interrumpir la cópula a tiempo para reconsiderar las perspectivas de encontrar mejor pareja. Mientras las hembras cazan de manera poco selectiva, los machos prefieren las presas mayores, lo que obviamente debe penalizar las tallas corporales reducidas.

Se conocen otros ejemplos en los que los machos ofrecen presentes nupciales, frecuentemente comestibles. Entran en este apartado secreciones transferidas por el macho en la cópula, que la hembra pueda metabolizar o ingerir. En ortópteros tetigonoideos, parte del espermatóforo forma una masa comestible (*spermatophylax*) que queda adherida al abdomen de la hembra de modo que esta lo puede consumir, incrementando su fecundidad (Gwynne, 1984). Producirlo no es una ganga, ya que llega a representar más de un tercio del peso del macho, y su contenido de proteínas representa entre un 70 y un 90 por ciento de su peso seco (Heller et al., 1998). Si su contribución a la causa va a tener relación con el tamaño de su cuerpo, elegir bien el galán es fundamental.

Pero también los machos pueden ser selectivos, sobre todo si pueden copular una única vez, o cuando su contribución a la reproducción es energéticamente importante (cooperación en el cuidado de la prole, donación de materiales somáticos). Si lo son, la balanza suele inclinarse hacia el platillo de las hembras más grandes (p. ej. Gwynne, 1981), o más jóvenes, y por tanto hacia la mayor fecundidad potencial. La disyuntiva será difícil si, como a veces ocurre, el macho carga con su pareja tras la cópula o antes de la misma, acaparándola para evitar la competencia y garantizar su progenitura (odonatos, diversos anfípodos).

7.3. La alternativa: una cuestión de cuernos

Cabría pensar que, cuando hay sexo de por medio, mayor es casi siempre mejor. Pero numerosos factores pueden compensar un tamaño relativamente escaso. Por citar uno, la protandria, o avivamiento temprano de los adultos de sexo masculino, con respecto a los del femenino, en áreas de marcada estacionalidad: los primeros machos dispondrán de cierta ventaja para emparejarse, pero probablemente al precio de un menor tiempo de desarrollo, y menor tamaño.

De que lo relativo al tamaño no es ni blanco ni negro, sino todo lo contrario, da fe la variabilidad de talla que los machos presentan en algunas especies. Asociada a alometría de ciertos órganos, ésta permite mantener una notable variedad morfológica (Fig. 7), que refleja seguramente diversidad

de estrategias de comportamiento. La variación puede ser continua, o presentar dos tamaños modales diferentes. La presencia de dos morfotipos en un mismo sexo puede ser síntoma de la existencia de estrategias de emparejamiento alternativas. Esto es, formas de comportamiento asociadas a diferentes morfologías o tallas, cada una de las cuales funciona adecuadamente en determinadas circunstancias.

Un ejemplo, sugerente porque se presta al equívoco moral y taurino, lo prestan ciertos escarabeidos del género *Onthophagus* (Eberhard, 1980; Emlen, 1997). En determinada especie, el tamaño de los machos depende de su alimentación durante la fase larvaria, y es bastante variable. La variación es discontinua: mientras unos machos son pequeños, sin cuernos, otros son grandes y, por encima de una determinada longitud, presentan cuernos bien desarrollados. Los grandes custodian la entrada de los túneles excavados por las hembras y, en caso de enfrentamiento con un macho menor, llevan la mejor papeleta. Así, tienen las mejores opciones para fecundar a las hembras. Pero ciertos machos pequeños evitan la batalla para, en cambio, deslizarse en el interior de los túneles excavando un atajo. Acceden así a la hembra que se encuentra en el interior, ganando por la mano al macho grande (y cornudo). Cada alternativa tiene sus ventajas y, probablemente, conviven en equilibrio sin que ninguna de ambas desaparezca, contribuyendo a mantener el polimorfismo de tamaño y armamento. Hay otros ejemplos interesantes, y cabe destacar el trabajo de Thornhill (1981) sobre mecópteros panórpidos.

7.4. ¿Crecer, o no crecer? Un dilema relativo al sexo, o sobre el dimorfismo sexual del tamaño en los artrópodos

Si la disparidad del número y tamaño de los gametos masculinos y femeninos está en la raíz de un posible conflicto de intereses, la importancia del tamaño de los machos queda en entredicho. En teoría, la talla óptima de un artrópodo adulto variará de acuerdo con la cantidad de gametos y el esfuerzo energético que le cuesta producirlos y dispersarlos. Aunque gobernada por la alometría negativa, la fecundidad femenina tiende a aumentar con el tamaño (Apéndice 5) (¿una consecuencia de la alometría del abdomen?: Wickman & Karlsson, 1989). Con un elevado número de espermatozoides, bastaría cualquier tamaño corporal que permitiese al macho aproximarse a los óvulos. El conflicto creado por las diferentes soluciones que esta ecuación tiene para cada sexo ha desembocado de manera repetida en la desigualdad de tamaño entre machos y hembras, el dimorfismo sexual en tamaño.

Los artrópodos, y particularmente los crustáceos, ofrecen algunos de los casos más espectaculares de dimorfismo sexual en tamaño. Un anomuro del género *Eremita*, cuyo macho de dos milímetros y medio es prácticamente un pasajero de la hembra, 15 veces mayor (Efford, citado por Gould, 1977), es un ejemplo moderado si se compara con diversos cirrípedos parásitos. Entre éstos, los machos de rizocéfalos (*Sacculina*, *Lernaeodiscus*, o *Peltogaster*), no llegan a pasar de meras formas planctónicas en comparación con el cuerpo de la hembra, endoparásita de otros crustáceos (Brusca & Brusca, 1990).

Un tamaño masculino reducido podría ser ventajoso, si la cuestión se limitase a producir espermatozoides. Pero la talla es un carácter complejo desde el punto de vista genético, y seguramente no es fácil que las medidas de uno de los sexos evolucionen sin manifestar un efecto correlativo en el otro. El dimorfismo queda por tanto sujeto a la presencia de mecanismos de desarrollo diferencial ligados al sexo. Hemos visto también cómo el tamaño proporciona al macho una ventaja

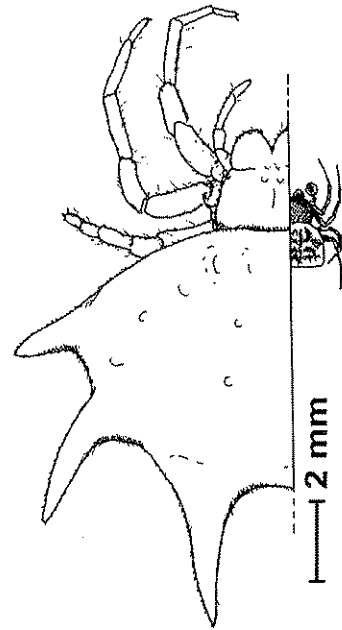


Fig. 19.- Dimorfismo sexual en el tamaño, a favor de la hembra, en un arañeido africano (basado en Millot, 1968).

competitiva frente a sus congéneres, que hace improbable la reducción de las dimensiones sin contrapartida suficiente. ¿Qué circunstancias favorecen, entonces, un dimorfismo de talla acusado? De acuerdo con Ghiselin (1974), tres condiciones lo harían: a) la densidad de población baja (y de ahí improbable competencia directa entre machos), b) la correlación inversa entre capacidad de dispersión y tamaño, y c) la correlación positiva entre talla femenina y fecundidad, que presionaría para aumentar o mantener el tamaño de las hembras. Las tres circunstancias se aplican bien a artrópodos de escasa o nula movilidad como los cirrípedos, e incluso mejor en el medio acuático, que favorece la dispersión de organismos de reducidas dimensiones.

Sin llegar al extremo de los parientes parásitos del percebe, el dimorfismo no es raro entre otros artrópodos (Figs. 11, 19 y 20). Paradójicamente, la competencia entre machos podría guardar relación con el dimorfismo de talla favorable a las hembras, por ejemplo por medio de la protandria, por los motivos ya mencionados.

Los patrones interespecíficos de dimorfismo sexual pueden estudiarse como relaciones alométricas, o más propiamente alometrías relativas ya que el tamaño de uno de los sexos, el femenino, se toma arbitrariamente como referencia (Fairbairn, 1997; Fig. 11).

8. LA ESTRATEGIA ADECUADA

En varios de los apartados anteriores se ha destacado la dificultad de que un carácter como el tamaño se modifique sin contrapartidas en otras características, en el curso de la evolución. A las distintas posibilidades ofrecidas por el medio, los animales seguramente responden mediante variaciones coordinadas de los caracteres biológicos clave. La asociación de determinados valores de estas características ha llevado a los ecólogos a postular la existencia de *estrategias biológicas* (Barbault, 1988; Roff, 1992; Stearns, 1992). Una estrategia biológica es una combinación de características que resulta ventajosa para el éxito de un individuo en la propagación de descendientes viables, en un ambiente determinado. El efecto óptimo de una estrategia puede traducirse como una determinada tendencia demográfica: incremento rápido del tamaño de la población, elevada persistencia de los individuos en un medio adverso, dispersión eficaz ante condiciones cambiantes, etc.

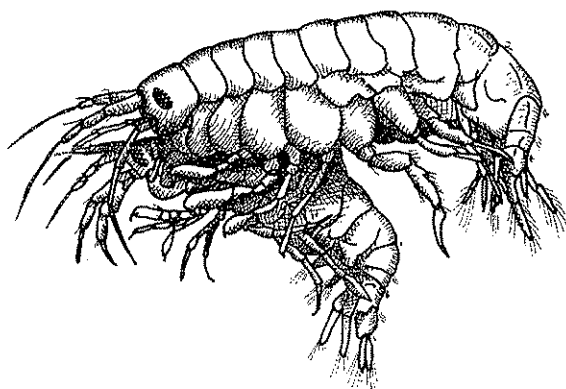


Fig. 20.- El dimorfismo de tamaño corporal no siempre se inclina en favor del sexo femenino. La selección puede favorecer el tamaño grande en los machos, o la elección de hembras no excesivamente grandes por parte de aquéllos, cuando la hembra es acaparada y transportada por el macho durante y tras la cópula como mecanismo para evitar la competencia de otros machos. La figura ilustra este caso con una pareja de crustáceos anfípodos gamaróideos, de los que el macho está en la parte superior (basado en Cloudsley-Thompson, 1988, quien lo toma de otras fuentes).

Los modelos más populares postulan una gama de posibilidades potenciales entre dos valores extremos del efecto (muchos lectores estarán familiarizados con la idea de las estrategias r/K , el "continuo rápido-lento"), que constituirían las estrategias primarias, pero éstas pueden ser más (el triángulo "colonizador-tolerante al estrés-competidor" de Grime, 1977).

Nada de esto implica, como a veces se ha pensado, tendencias determinadas de la evolución del tamaño, o de cualquier carácter concreto, asociadas invariablemente a cada tipo de estrategia. Igual resultado puede derivar de la alteración de otros caracteres biológicos, y así es posible encontrar especies de artrópodos grandes y de crecimiento rápido, o pequeñas y de crecimiento lento, etc. Aunque una única característica pueda ser objeto de la selección, la determinante del proceso evolutivo, la idea de que la evolución puede operar sobre conjuntos coordinados de caracteres permite entrever explicaciones para, por ejemplo, la respuesta de distintos artrópodos a las altas profundidades marinas o a la vida cavernícola, medios de temperatura estable pero baja, con escaso aporte de nutrientes. O de la generalizada tendencia de los artrópodos marinos a producir huevos de reducido volumen.

9. CONCLUSIÓN

La biología del tamaño es un tema casi inagotable, y el material disponible sobre los artrópodos es abundante y

variado, pero difícil de condensar. Muchos temas, amén de los tratados, merecerían un comentario: ¿Cómo se mide el tamaño en las sociedades de insectos? ¿Funcionan éstas como superorganismos desde el punto de vista de la relación superficie/volumen? ¿Fueron los mayores insectos los primeros en ser descritos? Hasta la línea anterior a este párrafo de conclusiones, el número de signos de interrogación abiertos era próximo a la treintena. El número de respuestas a esas preguntas, tales que merezcan rango de generalidad, es prácticamente nulo (atribuyo al número de interrogantes en el texto una relación estrecha con la cantidad de misterios no resueltos, pero reconozco que los límites de mi capacidad de expresión por escrito pueden haber influido).

Sabemos que, para poder detectar el efecto generalizado de una variable en un colectivo de especies, la convergencia debe haber sido frecuente: la homoplasia, indeseable en la reconstrucción filogenética, es interesante en ecología evolutiva. Sabemos también que un factor concreto puede haber obrado de manera heterogénea en diferentes artrópodos y, por lo tanto, nuestras esperanzas de descubrir generalidades con respecto a un carácter concreto, decrecen. Por su número, su variedad de tamaño y de formas de vida, los artrópodos constituyen un campo de experimentación inigualable en biología evolutiva, y es probable que los próximos años sean testigos de un renovado interés en la biología del tamaño de estos invertebrados.

Gran cantidad de trabajo en el campo de la biología comparada está aún por hacer. La bibliografía disponible contiene gran número de datos útiles, que esperan ser recogidos y condensados. La proporción de especies sobre las que se ha publicado información detallada sigue siendo reducida. El tamaño típico de las especies, incluso a nivel regional, los patrones y causas de su variación, los tiempos de desarrollo larvario en condiciones naturales o seminaturales, el tamaño y número de sus huevos, son todavía datos relativamente escasos para muchos grupos de artrópodos. Detalles relativos al comportamiento de artrópodos terrestres son, en ocasiones, más fáciles de obtener que lo que pudiera pensarse; sin dificultad, observaciones sobre el comportamiento y la reproducción de especies de las que apenas se conoce el nombre, podrían contribuir a matizar teorías sobre la evolución del tamaño. Todo ello conforma un campo de investigación fascinante, de ningún modo reservado al entomólogo profesional y que, por desgracia, ha sido hasta ahora poco favorecido en la bibliografía entomológica ibérica.

BIBLIOGRAFÍA

- ALCOCK, J., 1988. *Animal behavior*, 4ª ed. Sinauer, Sunderland, MA, 596 pp.
- ALEXANDER, R. M., 1983. *Animal mechanics*. 2ª ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 301 pp.
- ALEXANDER, R. M., 1990. *Animals*. Cambridge University Press, Cambridge, 509 pp.
- ANDERSON, D. T., 1973. *Embryology and phylogeny in annelids and arthropods*. Pergamon Press, Oxford, 495 pp.
- ATKINSON, D., 1994. Temperature and organism size - A biological law for ectotherms? *Adv. Ecol. Res.*, **25**: 1-58.
- AUSTAD, S. N., 1983. A game theoretical interpretation of male combat in the bowl and doily spider, *Frontinella pyramitela*. *Anim. Behav.*, **31**: 59-73.
- BARBAULT, R., 1988. Body size, ecological constraints, and the evolution of life-history strategies. *Evol. Biol.*, **22**: 261-286.
- BARLOW, N. D., 1994. Size distribution of butterfly species and the effect of latitude on species sizes. *Oikos*, **71**: 326-332.
- BARNES, R. S. K., CALOW, P. & OLIVE, P. J. W., 1988. *The invertebrates: a new synthesis*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 582 pp.
- BERG, S., KOENIGER, G. & FUCHS, S., 1997. Body size and reproductive success of drones (*Apis mellifera* L.). *Apidologie*, **28**: 449-460.
- BERRIGAN, D., 1991. The allometry of egg size and number in insects. *Oikos*, **60**: 313-321.
- BLACKBURN, T. M., 1991a. A comparative examination of life-span and fecundity in parasitoid Hymenoptera. *J. Anim. Ecol.*, **60**: 151-164.
- BLACKBURN, T. M., 1991b. Evidence for a 'fast-slow' continuum of life history traits among parasitoid Hymenoptera. *Funct. Ecol.*, **5**: 65-74.
- BLACKBURN, T. M. & GASTON, K. J., 1998. Some methodological issues in macroecology. *Am. Nat.*, **151**: 68-83.
- BLANKENHORN, W. U., 1994. Fitness consequences of alternative life histories in water striders, *Aquarius remigis* (Heteroptera: Gerridae). *Oecologia*, **97**: 354-365.
- BLANKENHORN, W. U., 1998. Adaptive phenotypic plasticity in growth, development, and body size in the yellow dung fly. *Evolution*, **52**: 1394-1407.
- BLANKENHORN, W. U. & FAIRBAIRN, D. J., 1995. Life history adaptation along a latitudinal cline in the water strider *Aquarius remigis* (Heteroptera: Gerridae). *J. Evol. Biol.*, **8**: 21-41.
- BLUEWEISS, L., FOX, H., KUDZUMA, V., NAKASHIMA, D., PETERS, R. & SAMS, S., 1978. Relationships between body size and some life history parameters. *Oecologia*, **37**: 257-272.
- BOAKE, C. R. B. & KONIGSBERG, L., 1998. Inheritance of male courtship behavior, aggressive success, and body size in *Drosophila sylvestris*. *Evolution*, **52**: 1487-1492.
- BOGGS, C. L., 1986. Reproductive strategies of female butterflies: variation in and constraints of fecundity. *Ecol. Entomol.*, **11**: 7-15.
- BORCIC, D., LACROIX, G. & LESCHERMOUTOU, F., 1998. Body size and reproductive investment of *Daphnia galeata* under predation by ciprinid fishes: A mesocosm study. *Arch. Hydrobiol.*, **143**: 211-226.
- BRODSKY, A. K., 1994. *The evolution of insect flight*. Oxford Science Publications, Oxford, 229 pp.
- BRODY, M. S. & LAWLER, L. R., 1984. Adaptive variation in offspring size in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare*. *Oecologia*, **61**: 55-59.
- BROOKS, D. R. & MCLENNAN, D. A., 1991. *Phylogeny, ecology and behavior. A research program in comparative biology*. The University of Chicago Press, Chicago, IL, 434 pp.
- BROWN, J. H. & MAURER, B. A., 1986. Body size, ecological dominance and Cope's Rule. *Nature*, **324**: 248-250.
- BRUSCA, R. C. & BRUSCA, G. J., 1990. *Invertebrates*. Sinauer, Sunderland, MA, 922 pp.
- BYRNE, D. N., 1988. Relationships between wing loading, wing beat frequency and body mass in homopterous insects. *J. exp. Biol.*, **138**: 271-288.
- CASEY, T. M. & JOOS, T. A., 1983. Morphometrics, conductance, thoracic temperature, and flight energetics of noctuid and geometrid moths. *Physiol. Zool.*, **56**: 160-173.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L., 1988. *Evolution and adaptation of terrestrial arthropods*. Springer-Verlag, Berlin, 141 pp.
- CRESPI, B., 1986. Size assessment and alternative fighting tactics in *Elaphothrips tunerculatus* (Insecta: Thysanoptera). *Anim. Behav.*, **34**: 1324-1335.
- CROWSON, R. A., 1981. *The biology of the Coleoptera*. Academic Press, Londres, 802 pp.
- CUSHMAN, J. H., LAWTON, J. H. & MANLY, B. F. J., 1993. Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. *Oecologia*, **95**: 30-37.
- D'AGUILAR, J., DOMMANGET, J. L. & PRÉCHAC, R., 1987. *Guía de las libélulas de Europa y África del Norte*. Omega, Barcelona, 352 pp.
- DANFORTH, B. N., 1989. The evolution of hymenopteran wings: the importance of size. *J. Zool.*, **218**: 247-276.
- DANKS, H. V., 1994. Diversity and integration of life-cycle controls in insects. En: H. V. DANKS (ed.) *Insect life-cycle polymorphism. Theory, evolution and ecological consequences for seasonality and diapause control*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 5-40.
- DAVID, J. R., GIBERT, P., GRAVOT, E., PETAVY, G., MORIN, J. P., KARAN, D. & MORETEAU, B., 1997. Phenotypic plasticity and developmental temperature in *Drosophila*: Analysis and significance of reaction norms of morphometrical traits. *J. Therm. Biol.*, **22**: 441-445.
- DIAL, K. P., MARZLUFF, J. M., 1988. Are the smallest organisms the most diverse? *Ecology*, **69**: 1620-1624.
- DINIZ, J. A. F. & FOWLER, H. G., 1998. Honey ants (genus *Myrmecocystus*) macroecology: Effect of spatial patterns on the relationship between worker body size and geographic range size. *Environm. Entomol.*, **27**: 1094-1101.
- DIXON, A. F. G. & KINDLMANN, P., 1994. Optimum body size in aphids. *Ecol. Entomol.*, **19**: 121-126.
- EBERHARD, W. G., 1979. The function of horns in *Podischnus agenor* (Dynastinae) and other beetles. En: M. S. BLUM & N. A. BLUM (eds.) *Sexual selection and reproductive competition in insects*. Academic Press, Londres: 231-258.
- EBERHARD, W. G., 1980. Escarabajos cornudos. *Investigación y Ciencia*, **44**: 102-110.
- EBERHARD, W. G., 1982. Beetle horn dimorphism: Making the best of a bad lot. *Am. Nat.*, **119**: 123-132.
- EMLÉN, D. J., 1997. Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Ontophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **41**: 335-341.
- ENCINAS GRANDES, A., 1982. *Taxonomía y biología de los mosquitos del área salmantina (Diptera, Culicidae)*. CSIC, Centro de Edafología y Biología Aplicada, Salamanca, 437 pp.
- FAIRBAIRN, D. J., 1997. Allometry for sexual size dimorphism: Pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **28**: 659-687.
- FOELIX, R. F., 1986. *Biology of spiders*. 2ª ed. Harvard University Press, Cambridge, MA, 306 pp.
- FOWLER, C. W. & MACMAHON, J. A., 1982. Selective extinction and speciation: their influence on the structure and functioning of communities and ecosystems. *Am. Nat.*, **119**: 480-498.
- GAGE, J. D. & TYLER, P. A., 1991. *Deep-sea biology: A natural history of organisms at the deep-sea floor*. Cambridge University Press, Cambridge, 504 pp.
- GARCÍA-BARROS, E., 1994. Egg size variation in European Satyrine butterflies. *Biol. J. Linn. Soc.*, **51**: 309-324.
- GARCÍA-BARROS, E. & MUNGUIRA, M. L., 1997. Uncertain branch lengths, taxonomic sampling error, and the egg to body size allometry in temperate butterflies (Lepidoptera). *Biol. J. Linn. Soc.*, **61**: 201-221.
- GARDNER, C., 1997. Effect of size on reproductive output of giant crabs *Pseudocarcinus gigas* (Lamarck): Oziidae. *Marine and Freshwater Research*, **48**: 581-587.
- GHISELIN, M., 1974. *The economy of nature and the evolution of sex*. Univ. of California Press, Berkeley, CA, 197 pp.
- GOTTHARD, K., 1998. Life history plasticity in the satyrine butterfly *Lasiommata petropolitana*: investigating an adaptive reaction norm. *J. Evol. Biol.*, **11**: 21-39.
- GOULD, S. J., 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Belknap Press, Cambridge, 501 pp.

- GRIFFITHS, D., 1998. Sampling effort, regression method, and the shape and slope of size-abundance relationships. *J. Anim. Ecol.*, **67**: 795-804.
- GRIME, J. P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, **111**: 1169-1194.
- GULLAN, P. J. & CRANSTON, P. S., 1994. *The insects. An outline of entomology*. Chapman & Hall, Londres, 491 pp.
- GUTIÉRREZ, D. & MENÉNDEZ, R., 1997. Patterns in the distribution, abundance and body size of carabid beetles (Coleoptera: Caraboidea) in relation to dispersal ability. *J. Biogeogr.*, **24**: 903-914.
- GWYNNE, D. T., 1981. Sexual difference theory: Mormon crickets show role reversal in mate choice. *Science*, **213**: 779-780.
- GWYNNE, D. T., 1984. Courtship feeding increases female reproductive success in bush crickets. *Nature*, **307**: 361-363.
- HACK, M. A., 1997. The effects of mass and age on standard metabolic rate in house crickets. *Physiol. Ent.*, **22**: 325-331.
- HARKER, J. E., 1992. Swarm behaviour and mate competition in mayflies (Ephemeroptera). *J. Zool.*, **228**: 571-587.
- HARPER, J. L. & HAWKSWORTH, D. L., 1995. Preface. En: D. L. HAWKSWORTH (ed.) *Biodiversity. Measurement and estimation*. Chapman & Hall, Londres: 5-12.
- HARVEY, P. H. & PAGEL, M. D., 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford, 239 pp.
- HARVEY, P. H. & PURVIS, A. H., 1991. Comparative methods for explaining adaptations. *Nature*, **351**: 619-624.
- HATCHER, M. J. & DUNN, A. M., 1997. Size and pairing success in *Gammarus duebeni*: can females be too big? *Anim. Behav.*, **54**: 1301-1308.
- HAUKIOJA, E. & NEUVONEN, S., 1985. The relationship between size and reproductive potential in male and female *Epirrhita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae). *Ecol. Entomol.*, **10**: 267-270.
- HAWKINS, B. A., 1995. Latitudinal body size gradients for the bees of the Eastern United States. *Ecol. Entomol.*, **20**: 195-198.
- HAWKINS, B. A. & LAWTON, J. H., 1995. Latitudinal gradients in butterfly body sizes: is there a general pattern? *Oecologia*, **102**: 31-36.
- HEILING, A. M. & HERBERSTEIN, M. E., 1998. The web of *Nuctenea sclopeteria* (Araneae, Araneidae): Relationship between body size and web design. *J. Arachnol.*, **26**: 91-96.
- HEINRICH, B., 1993. *The hot-blooded insects. Strategies and mechanisms of thermoregulation*. Springer-Verlag, Berlin, 601 pp.
- HEINZE, J., FOITZIK, S., KIPYATKOV, V. E. & LOPATINA, E. B., 1998. Latitudinal variation in cold hardiness and body size in the boreal ant species *Leptothorax acervorum* (Hymenoptera, Formicidae). *Ent. Gener.*, **22**: 305-312.
- HELLER, K. G., FALTIN, S., FLEISCHMANN, P. & VONHELVENSEN, O., 1998. The chemical composition of the spermatophore in some species of phaneropterid bushcrickets (Orthoptera: Tettigonoidea). *J. Insect. Physiol.*, **44**: 1001-1008.
- HERNÁNDEZ, M. I. M. & BENSON, W. W., 1998. Small-male advantage in the territorial tropical butterfly *Heliconius sara* (Nymphalidae): a paradoxical strategy? *Anim. Behav.*, **56**: 533-540.
- HIGGINS, L. G. & RILEY, N. D., 1980. *Guía de campo de las mariposas de España y de Europa*. Omega, Barcelona, 392 pp.
- HINTON, H. E., 1981. *Biology of insect eggs*. Vols. 1-3. Pergamon Press, Oxford, 1125 pp.
- HIROKI, M. & OBARA, Y., 1997. Delayed mating and its cost to female reproduction in the butterfly, *Eurema hecabe*. *J. Ethol.*, **15**: 79-85.
- HYATT, G. W. & SALMON, M., 1978. Combat in the fiddler crabs *Uca pugnator* and *U. pugnax*: a quantitative analysis. *Behaviour*, **65**: 182-211.
- ITÔ, Y., 1980. *Comparative ecology*. 2ª ed. Cambridge University Press, Cambridge, 436 pp.
- JAASTAD, G., 1998. Male mating success in the European cherry fruit fly, *Rhagoletis cereasi* L. (Dipt., Tephritidae). *J. Appl. Ent.*, **122**: 121-124.
- JANDER, U. & JANDER, R., 1994. Numerical allometric growth of the ommatidia, antennal sensilla, and teeth of foretibial combs in the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus* Dallas (Heteroptera, Lygaeidae). *Int. J. Ins. Morphol. Embryol.*, **23**: 329-344.
- JOHNSON, M. D., 1990. Female size and fecundity in the small carpenter bee, *Ceratina calcarata* (Robertson) (Hymenoptera: Anthophoridae). *J. Kans. Ent. Soc.*, **63**: 414-419.
- JOLY, P., 1977. Le développement postembryonnaire des insectes. En: P. P. GRASSÉ (ed.), *Traité de zoologie*. Vol. 8 (A). Masson, Paris: 409-657.
- JONES, D., 1985. *Guía de campo de los arácnidos de España y de Europa*. Omega, Barcelona, 368 pp.
- KARAN, D., MORIN, J. P., MORETEAU, B. & DAVID, J. R., 1998. Body size and developmental temperature in *Drosophila melanogaster*: Analysis of body weight reaction norm. *J. Therm. Biol.*, **23**: 301-309.
- KAWANO, K., 1995. Horn and wing allometry and male dimorphism in giant rhinoceros beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) of Tropical Asia and America. *Ann. Entom. Soc. Amer.*, **88**: 92-99.
- KIORBOE, T. & SABATINI, M., 1995. Scaling of fecundity, growth and development in marine planktonic copepods. *Mar. Ecol.*, **120**: 285-298.
- KLINGENBERG, C. P., 1998. Heterochrony and allometry. The analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biol. Rev.*, **73**: 79-123.
- KLINGENBERG, C. P. & SPENCE, J. R., 1997. On the role of body size for life history evolution. *Ecol. Entomol.*, **22**: 55-68.
- KOBAYASHI, T., 1998. Seasonal changes in body size and male genital structures of *Procladius choreus* (Diptera: Chironomidae: Tanypodinae). *Aquatic Insects*, **20**: 165-172.
- KREBS, J. R. & DAVIES, N. B., 1987. *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 389 pp.
- KUKALOVA-PECK, J., 1978. Origin and evolution of insect wings, and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. *J. Morphol.*, **156**: 53-125.
- LA BARBERA, M., 1989. Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **20**: 97-117.
- LELAGADEC, M. D., CHOW, S. L. & SCHOLTZ, C. H., 1998. Desiccation resistance and water balance in Southern African keratin beetles (Coleoptera, Trogidae): The influence of body size and habitat. *J. Comp. Physiol. B*, **168**: 112-122.
- LEVINTON, J. S., 1995. *Marine biology. Function, biodiversity, ecology*. Oxford University Press, Oxford, 420 pp.
- LINDSTRÖM, J., KAILA, L. & NIEMELA, P., 1994. Polyphagy and adult body size in Geometrid moths. *Oecologia*, **98**: 130-132.
- LLEWELYN, M. & BROWN, V. K., 1985. A general relationship between adult weight and the reproductive potential of aphids. *J. Anim. Ecol.*, **54**: 663-673.
- LODER, N., GASTON, K. J., WARREN, P. H. & ARNOLD, H. R., 1998. Body size and feeding specificity: macrolepidoptera in Britain. *Biol. J. Linn. Soc.*, **63**: 121-139.
- LOUNIBOS, L. P., MARTIN, E. A., DUZAK, D. & ESCHER, R. L., 1998. Daylength and temperature control of predation, body size, and rate of increase in *Toxorhynchites rutilus* (Diptera: Culicidae). *Ann. Entom. Soc. Amer.*, **91**: 308-314.
- MACMAHON, T. A. & BONNER, J. T., 1986. *Tamaño y vida*. Prensa Científica, Barcelona, 255 pp.
- MAETA, Y., TAKAHASHI, K. & SHIMADA, N., 1998. Host body size as a factor determining the egg complement of Stresiptera, an insect parasite. *Int. J. Ins. Morphol. Embryol.*, **27**: 27-37.
- MARGALEF, R., 1980. *Ecología*. Omega, Barcelona, 951 pp.
- MARTINS, E. P. & GARLAND, T. J., 1991. Phylogenetic analyses of the correlated evolution of continuous characters: a simulation study. *Evolution*, **45**: 534-557.
- MASAKI, S., 1967. Geographic variation and climatic adaptation in a field cricket (Orthoptera: Gryllidae). *Evolution*, **21**: 725-741.
- MASAKI, S., 1978. Seasonal and latitudinal adaptations in the life cycles of crickets. En: H. DINGLE (ed.) *Evolution of insect migration and diapause*. Springer-Verlag, Berlin: 72-100.
- MAY, R. M., 1988. How many species are there on Earth? *Science*, **241**: 1441-1449.
- MAY, R. M., 1992. Número de especies que habitan la Tierra. *Investigación y Ciencia*, **195**: 6-12.
- MAYNARD SMITH, J., 1991. The evolution of reproductive strategies: a commentary. En: P. H. HARVEY, L. PARTRIDGE & T. R. E. SOUTHWOOD (eds.) *The evolution of reproductive strategies*. The Royal Society, Londres: 103-104.
- MCGOWAN, C., 1994. *Diatoms to dinosaurs. The size and scale of living things*. Island Press, Washington, DC, 288 pp.

- MCKINNEY, M. L. & GITTLEMAN, J. L., 1995. Ontogeny and phylogeny: Tinkering with covariation in life history, morphology and behaviour. En: K. J. McNAMARA (ed.) *Evolutionary change and heterochrony*. John Wiley & Sons, Chichester: 21-47.
- MCKINNEY, M. L. & McNAMARA, K. J., 1991. *Heterochrony. The evolution of ontogeny*. Plenum Press, Nueva York, 437 pp.
- McNAMARA, K. J., 1995. Sexual dimorphism: The role of heterochrony. En: K. J. McNAMARA (ed.) *Evolutionary change and heterochrony*. John Wiley & Sons, Chichester: 65-89.
- MILLOT, J., 1968. Ordre des Uropyges. Ordre des Amblypyges. Ordre des Aranéides (Araneae). En: P. P. GRASSÉ (ed.) *Traité de zoologie*. Vol. 6. Masson, Paris: 532-743.
- MORSE, D. R., LAWTON, J. H., DODSON, M. M. & WILLIAMSON, M. H., 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature*, **314**: 731-733.
- MORSE, D. R., STORK, N. E. & LAWTON, J. H., 1988. Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rainforest trees. *Ecol. Entomol.*, **13**: 25-37.
- MOUSSEAU, T. A. & ROFF, T. A., 1989. Adaptation to seasonality in a cricket: Patterns of phenotypic and genotypic variation in body size and diapause expression along a cline in season length. *Evolution*, **43**: 1483-1496.
- NAKASUI, F. & KIMURA, M., 1984. Seasonal polymorphism of egg size in a migrant skipper, *Parnara guttata guttata* (Lepidoptera: Hesperidae). *Kontyu*, **52**: 253-259.
- NEEMS, R. M., LAZARUS, J. & McLACHLAN, A. J., 1998. Lifetime reproductive success in a swarming midge: trade-offs and stabilizing selection for male body size. *Behav. Ecol.*, **9**: 279-286.
- NYBAKEN, J. W., 1993. *Marine biology. An ecological approach*. Harper Collins, Nueva York, 462 pp.
- NYLIN, S. & GOTTHARD, K., 1998. Plasticity in life history traits. *Annu. Rev. Entomol.*, **43**: 63-83.
- NYLIN, S. & SVÄRD, L., 1991. Latitudinal patterns in size of European butterflies. *Holarct. Ecol.*, **14**: 192-202.
- OTTE, D. & STAYMAN, K., 1979. Beetle horns: some patterns in functional morphology. En: M. S. BLUM & N. A. BLUM (eds.) *Sexual selection and reproductive competition in insects*. Academic Press, Nueva York: 259-292.
- PALMER, J. O., 1985. Life-history consequences of body-size variation in the milkweed leaf beetle, *Labidomera clivicollis* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Ann. Entom. Soc. Amer.*, **78**: 603-608.
- PAULIAN, R., 1993. *Les Coléoptères a la conquête de la Terre*. Boubee, Paris, 241 pp.
- PETERS, R. H., 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge, 324 pp.
- POULIN, R., 1995. Evolutionary influences on body size in free-living and parasitic isopods. *Biol. J. Linn. Soc.*, **54**: 231-244.
- POULIN, R., 1998. Host and environmental correlates of body size in ticks (Acari: Argasidae and Ixodidae). *Can. J. Zool.*, **76**: 925-930.
- POULIN, R. & HAMILTON, W. J., 1997. Ecological correlates of body size in parasitic Ascothoracida and Rhizocephala (Crustacea). *Acta Oecol.*, **18**: 621-635.
- RAFF, A. R., 1996. *The shape of life. Genes, development, and the evolution of animal form*. The University of Chicago Press, Chicago, IL, 520 pp.
- RAMALHO, M., IMPERATRIZFONSECA, V. L. & GIANNINI, T. C., 1998. Within-colony size variation of foragers and pollen load capacity in the stingless bee *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lepeletier (Apidae, Hymenoptera). *Apidologie*, **29**: 221-228.
- RAY, C., 1960. The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms. *J. Morphol.*, **106**: 85-108.
- RAYNER, J. M. V., 1985. Linear relations in biomechanics: The statistics of scaling functions. *J. Zool.*, **206**: 415-439.
- REISS, M. J., 1989. *The allometry of growth and reproduction*. Cambridge University Press, Cambridge, 182 pp.
- RIDLEY, M., 1993. *Evolution*. Blackwell Science, Cambridge, 670 pp.
- RIECHERT, S. E., 1978. Games spiders play. I. Behavioural variability in territorial disputes. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **3**: 135-162.
- RIECHERT, S. E., 1979. Games spiders play. II. Resource assessment strategies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **6**: 121-128.
- ROFF, D. A., 1992. *The evolution of life histories: Theory and analysis*. Chapman & Hall, Nueva York, 535 pp.
- SAVALLI, U. M. & FOX, C. W., 1998. Sexual selection and the fitness consequences of male body size in the seed beetle *Stator limbatus*. *Anim. Behav.*, **55**: 473-483.
- SCHMIDT-NIELSEN, K., 1984. *Scaling. Why is animal size so important?* Cambridge University Press, Cambridge, 241 pp.
- SÉGUY, E., 1979. Ordre des Diptères (Diptera Linné, 1758). En: P. P. GRASSÉ, (ed.) *Traité de zoologie*, Vol. 10 (1). Masson, Paris: 449-744.
- SHIRAI, Y., 1995. Longevity, flight ability and reproductive performance of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae), related to adult body size. *Res. Popul. Ecol.*, **37**: 269-277.
- SIMPSON, M. R., 1995. Covariation of spider egg and clutch size: The influence of foraging and parental care. *Ecology*, **76**: 795-800.
- SNEDDON, L. U., HUNTINGFORD, F. A. & TAYLOR, A. C., 1997. Weapon size as a predictor of winning in fights between shore crabs, *Carcinus maenas* (L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **41**: 237-242.
- STARCK, J. M., 1998. Non-independence of data in biological comparisons. A critical appraisal of current concepts, assumptions, and solutions. *Theory Biosci.*, **117**: 109-138.
- STEARNS, S. C., 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford, 249 pp.
- STRATHMANN, R. R., 1990. Why life histories evolve differently in the sea. *Amer. Zool.*, **30**: 197-208.
- SWEENEY, B. W. & VANNOTE, R. L., 1978. Size variation and the distribution of aquatic hemimetabolous insects: two thermal equilibrium hypotheses. *Science*, **200**: 444-446.
- TAMMARU, T., 1998. Determination of adult size in a folivorous moth: constraints at instar level. *Ecol. Entomol.*, **23**: 80-89.
- TAYLOR, B. W., ANDERSON, C. R. & PECKARSKY, B. L., 1998. Effects of size at metamorphosis on stonefly fecundity, longevity, and reproductive success. *Oecologia*, **114**: 494-502.
- TERMIER, M., 1973. Le vol des insectes. En: P. P. GRASSÉ (ed.) *Traité de zoologie*, Vol. 8 (1). Masson, Paris: 703-766.
- THORNHILL, R., 1981. *Panorpa* (Mecoptera, Panorpidae) scorpionflies: Systems for understanding resource-defense polygyny and alternative male reproductive efforts. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **12**: 355-386.
- THORNHILL, R., 1983. Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *Am. Nat.*, **122**: 765-788.
- THORNHILL, R. & ALCOCK, J., 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 547 pp.
- TRIVERS, R., 1985. *Social evolution*. Benjamin Cummings, Menlo Park, 462 pp.
- TSAI, M. L., DAI, C. F. & CHEN, H. H., 1998. Desiccation resistance of two terrestrial isopods, *Ligia exotica* and *Ligia taiwanensis* (Crustacea) in Taiwan. *Comparat. Biochem. Physiol.*, **119**: 361-367.
- VERMEIJ, G. J., 1987. *Evolution and escalation. An ecological history of life*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 527 pp.
- VOGT, W. & WALKER, J. M., 1987. Potential and realised fecundity in the bush fly, *Musca vetustissima*, under favourable protein-feeding regimes. *Ent. Exp. Appl.*, **44**: 115-122.
- VOLLRATH, F. & PARKER, G. A., 1992. Sexual dimorphism and distorted sex ratios in spiders. *Nature*, **360**: 156-159.
- WATSON, P. J., 1998. Multi-male mating and female choice increase offspring growth in the spider *Neriene litigiosa* (Linyphiidae). *Anim. Behav.*, **55**: 387-403.
- WICKMAN, P. O. & KARLSSON, B., 1989. Abdomen size, body size, and the reproductive effort of insects. *Oikos*, **56**: 209-214.
- WIKLUND, C. & PERSSON, A., 1983. Fecundity, and the relation of egg weight and offspring fitness in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*, or why don't butterfly females lay more eggs. *Oikos*, **40**: 53-63.
- WOLDA, H., 1988. Insect seasonality: Why? *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **19**: 1-18.
- ZAMUDIO, K. R., HUEY, R. B. & CRILL, W. D., 1995. Bigger isn't always better: Body size, developmental and parental temperature and male territorial success in *Drosophila melanogaster*. *Anim. Behav.*, **49**: 671-677.
- ZARIQUEY ÁLVAREZ, R., 1968. *Crustáceos decápodos ibéricos*. Investigación Pesquera, Tomo 32. CSIC, Barcelona, 510 pp.
- ZETTEL, J. & ZETTEL, U., 1994. Adaptations to the alpine environment in *Isotomurus alticola* (Collembola, Isotomidae) in the Swiss Alps. *Acta Oecol.*, **15**: 93-104.

Apéndice 1

Relación entre el tamaño corporal de artrópodos y la longevidad, o factores relacionados con la supervivencia. TC= Tipo de comparación (A= intraespecífica, B= interespecífica). Relación= Dirección y significación de la relación (+= positiva, -= negativa, ns= no significativa, ?=dudosa, dependiente de interpretación o método).

TAXON	VARIABLE	TC	RELACIÓN	REFERENCIA
Mecoptera (<i>Harpobittacus</i>)	Longevidad (ambos sexos)	A	+	Thornhill (1983)
Plecoptera (<i>Megarcys</i>)	Longevidad (ambos sexos)	A	+	Taylor et al. (1998)
Lepidoptera (<i>Plutella</i>)	Longevidad (ambos sexos)	A	+	Shirai (1995)
Amphipoda (<i>Ligia</i>)	Resistencia a la desecación	A	+	Tsai et al. (1998)
Coleoptera (Trogidae)	Resistencia a la desecación	B	+	Lelagadec et al. (1998)
Hymenoptera (Formicidae)	Resistencia al frío	A	+	Heinze et al. (1998)
Diptera (<i>Chironomus</i>)	Resistencia al hambre	A	+	Neerns et al. (1998)

Apéndice 2

Relación entre el tamaño del cuerpo (longitud, volumen o peso) de artrópodos, y partes del cuerpo, huevos, o construcciones. Leyenda como en el Apéndice 1 y, para TC, O= ontogenética.

TAXON	VARIABLE	TC	RELACIÓN	REFERENCIA
Araneae (<i>Nuctenea</i>)	Tamaño telaraña	A/O	+	Heiling & Herberstein (1998)
Heteroptera (<i>Oncopeltus</i>)	Número de omatidios	O	+	Jander & Jander (1994)
Coleoptera (varios)	Longitud mandíbulas, cuernos	A	+	Otte & Stayman (1979)
Coleoptera (Scarabaeidae)	Longitud cuernos machos	A	+	Kawano (1995)
Diptera, Coleoptera	Volumen del huevo	B	+	Berrigan (1991)
Hymenoptera	Volumen del huevo	B	ns	Berrigan (1991)
Crustacea	Volumen del huevo	B	+	Blueweiss et al. (1978)
Lepidoptera (Papilionoidea)	Talla estimada huevo	B	+	García-Barros & Munguira (1997)

Apéndice 3

Relación entre el tamaño corporal y diferentes variables ambientales en los artrópodos. Abreviaturas como en el Apéndice 1.

TAXON	VARIABLE	TC	RELACIÓN	REFERENCIA
Cirripedia (Ascoracica)	Profundidad	B	ns	Poulin & Hamilton (1997)
Cirripedia (Rizocephala)	Profundidad	B	ns	Poulin & Hamilton (1997)
Crustacea (Isopoda)	Profundidad	B	+	Poulin (1995)
Crustacea (Isopoda)	Aguas continentales (vs marinas)	B	+	Poulin (1995)
Hymenoptera (<i>Myrmecocystus</i>)	Área de distribución geográfica	B	+	Diniz & Fowler (1998)
Coleoptera (Carabidae)	Abundancia	B	ns	Gutiérrez & Menéndez (1997)
Crustacea (<i>Daphnia</i>)	Predación	A	-	Borcic et al. (1998)
Crustacea (Copepoda)	Latitud	B	+	Poulin (1995)
Cirripedia (Ascoracica)	Latitud	B	+	Poulin & Hamilton (1997)
Cirripedia (Rizocephala)	Latitud	B	ns	Poulin & Hamilton (1997)
Heteroptera (<i>Aquarius</i>)	Latitud	A	+	Blanckenhorn & Fairbairn (1995)
Lepidoptera (Papilionoidea)	Latitud	B	+/-/ns	Hawkins & Lawton (1995)
Lepidoptera (Lycaenidae)	Latitud	A	-	Nylin & Svård (1991)
Lepidoptera (Papilionoidea)	Latitud	B	-	Barlow (1994)
Hymenoptera (Apidae)	Latitud	B	-	Hawkins (1995)
Hymenoptera (<i>Leptothorax</i>)	Latitud	A	+	Heinze et al. (1998)
Hymenoptera (Formicidae)	Latitud	B	+	Cushman et al. (1993)
Hymenoptera (Parasítica)	Clima tropical/templado	B	ns	Blackburn (1991a)
Collembola (<i>Isotomurus</i>)	Altitud	A	-	Zettel & Zettel (1994)
Diptera (<i>Drosophila</i>)	Temperatura durante desarrollo	A	no lineal	Karan et al. (1998)
Diptera (<i>Procladius</i>)	Temperatura durante desarrollo	A	-	Kobayashi (1998)
Diptera (<i>Toxorhynchites</i>)	Temperatura durante desarrollo	A	-	Lounibos et al. (1998)
Lepidoptera (<i>Lasiolema</i>)	Duración desarrollo larvario	A	+	Gotthard (1998)
Orthoptera (Acridoidea)	Tasa metabólica	A/B	+	Wiegert (según Margalef, 1980)
Orthoptera (<i>Acheta</i>)	Tasa metabólica	A	+	Hack (1997)
Crustacea, Acari, Anoplura	Tasa metabólica	A	+	Varios (citas en Reiss, 1989)
Crustacea (varios)	Consumo de alimento	A	+	Varios (citas en Reiss, 1989)
Crustacea y artrópodos edáficos	Consumo de alimento	B	+	Varios (citas en Reiss, 1989)
Hymenoptera (<i>Melipona</i>)	Tamaño/vigor colonia	A	+	Ramalho et al. (1998)
Acari (Argasidae, Ixodidae)	Tamaño hospedador	B	+/-/ns	Poulin (1998)
Crustacea (Copepoda)	Forma de vida parásita	B	-	Poulin (1995)
Coleoptera (Stresiptera)	Tamaño del hospedador	B	+	Maeta et al. (1998)
Lepidoptera (Papilionoidea)	Planta nutricia leñosa	B	+	García-Barros & Munguira (199-)
Homoptera (Aphidae)	Alimentación fluido intracelular	B	-	Dixon & Kindlmann (1994)
Insectos fitófagos	Polifagia	B	+/-/ns	Citas en Loder et al. (1998)
Lepidoptera (spp. Británicas)	Polifagia	B	+	Loder et al. (1998)
Lepidoptera (Geometridae)	Polifagia	B	+	Lindström et al. (1994)
Coleoptera (<i>Ontophagus</i>)	Disponibilidad de alimento	A	+	Emlen (1997)
Diptera (<i>Scatophaga</i>)	Disponibilidad de alimento	A	+	Blanckenhorn (1998)
Lepidoptera (<i>Epirrhita</i>)	Disponibilidad de alimento	A	+	Tammaru (1998)

Apéndice 4

Relación entre el tamaño del cuerpo y el éxito en la obtención de pareja (debido a superioridad en la competencia, lucha, defensa de territorios, o preferencias del sexo opuesto). En todos los casos la comparación es intraespecífica. (*)= El éxito depende del tipo de estrategia empleado, cuando existen estrategias alternativas.

TAXON	CARÁCTER	RELACIÓN	REFERENCIA
Araneae	Talla macho	+	Riechert (1978-1979)
Araneae (<i>Frontinella</i>)	Talla macho	+	Austad (1983)
Araneae (<i>Neriene</i>)	Talla macho	+	Watson (1998)
Decapoda (<i>Uca</i>)	Talla macho	+	Hyatt & Salmon (1978)
Decapoda (<i>Carcinus</i>)	Tamaño quela	+	Sneddon et al. (1997)
Ephemeroptera (5 spp.)	Longitud ala macho	+	Harker (1992)
Coleoptera (<i>Podischnus</i>)	Talla macho	+	Eberhard (1979)
Coleoptera (<i>Stator</i>)	Talla macho	+	Savalli & Fox (1998)
Coleoptera (<i>Ontophagus</i>)	Talla macho	+ / - (*)	Emlen (1997)
Diptera (<i>Chironomus</i>)	Talla macho	-	Neems et al. (1998)
Lepidoptera (<i>Heliconius</i>)	Talla macho	-/+ (*)	Hernández & Benson (1998)
Mecoptera (<i>Panorpa</i>)	Talla macho	+	Thornhill (1981)
Decapoda (<i>Carcinus</i>)	Talla macho	ns	Sneddon et al. (1997)
Diptera (<i>Drosophila</i>)	Talla macho	ns	Boake & Konigsberg (1998)
Diptera (<i>Drosophila</i>)	Talla macho	-	Zamudio et al. (1995)
Diptera (<i>Rhagoletis</i>)	Talla macho	ns	Jaastad (1998)
Plecoptera (<i>Megarcys</i>)	Talla macho	ns	Taylor et al. (1998)
Thysanoptera (<i>Elaphothrips</i>)	Talla macho	+	Crespi (1986)
Hymenoptera (<i>Apis</i>)	Talla zángano	+	Berg et al. (1997)
13 especies de insectos	Talla macho	+	Thornhill & Alcock (1983)
3 especies de insectos	Talla macho	ns	Thornhill & Alcock (1983)
Amphipoda (<i>Gammarus</i>)	Talla hembra	no lineal	Hatcher & Dunn (1997)
Orthoptera (Tettigonoidea)	Talla hembra	+	Gwynne (1981)
Lepidoptera (<i>Pieris</i>)	Talla hembra	+	Citas en Alcock (1988)
Diptera (<i>Rhagoletis</i>)	Talla hembra	ns	Jaastad (1998)

Apéndice 5

Relación entre tamaño del cuerpo y estimas de la fecundidad potencial en hembras y machos. Abreviaturas como en el Apéndice 1.

TAXON	VARIABLE	TC	RELACIÓN	REFERENCIA
Heteroptera (<i>Aquarius</i>)	Contenido en lípidos (hembra)	A	+	Blanckenhorn (1994)
Homoptera (Aphidae)	Número de embriones	B	+	Llewelyn & Brown (1985)
Homoptera (Aphidae)	Número embriones o ninfas	A	+	Varios (citas en Reiss, 1989)
Cirripedia (Ascothoracica)	Número de huevos	B	+	Poulin & Hamilton (1997)
Cirripedia (Rhizocephala)	Número de huevos	B	ns	Poulin & Hamilton (1997)
Crustacea (Copepoda)	Número de huevos	B	+	Kiorboe & Saabatini (1995)
Ephemeroptera	Número de huevos	A/B	+	Sweeney & Vannote (1978)
Coleoptera (<i>Labidomera</i>)	Número de huevos	A	+	Paimer (1985)
Coleoptera (<i>Stator</i>)	Número de huevos	A	+	Savalli & Fox (1998)
Coleoptera	Número de huevos	B	ns	Berrigan (1991)
Coleoptera (Stresiptera)	Número de huevos	B	+	Maeta et al. (1998)
Diptera (<i>Chironomus</i>)	Número de huevos	A	+	Neems et al. (1998)
Diptera (<i>Musca</i>)	Número de huevos	A	+	Vogt & Walker (1987)
Heteroptera (<i>Gerris</i>)	Número de huevos	A	ns	Klingerberg & Spence (1997)
Hymenoptera (<i>Ceratina</i>)	Número de huevos	A	ns	Johnson (1990)
Hymenoptera (Parasitica)	Número de huevos	B	+	Blackburn (1991b)
Hymenoptera (Parasitica)	Número de huevos	B	ns	Blackburn (1991a)
Lepidoptera (<i>Epirrhia</i>)	Número de huevos	A	+	Haukioja & Neuvonen (1985)
Lepidoptera (<i>Speyeria</i>)	Número de huevos	A	ns	Boggs (1986)
Orthoptera (Gryllidae)	Número de huevos	A	+	Masaki (1967)
Plecoptera (<i>Megarcys</i>)	Número de huevos	A	+	Taylor et al. (1998)
Decapoda (<i>Pseudocarcinus</i>)	Número de huevos	A	+	Gardner (1997)
Lepidoptera (Satyrinae)	Número de huevos por día	B	+	García-Barros (1994)
Araneae	Número de huevos	B	+	Simpson (1995)
Araneae	Número de huevos por puesta	B	+	Citas en Reiss (1989)
Diptera (Syrphidae)	Volumen de la puesta	B	+	Citas en Reiss (1989)
Coleoptera (<i>Stator</i>)	Tamaño espermatóforo (machos)	A	+	Savalli & Fox (1998)
Lepidoptera (<i>Eurema</i>)	Tamaño espermatóforo (machos)	A	+	Hiroki & Obara (1997)