



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS

# UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS

---

---

## CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

Expresión del dimorfismo sexual y asimetría  
fluctuante en *Acanthocephala alata* (Burmeister,  
1835) (Hemiptera: Coreidae) en condiciones  
variables de disponibilidad de recursos

### TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN BIOLOGÍA INTEGRATIVA DE LA BIODIVERSIDAD  
Y LA CONSERVACIÓN

PRESENTA:

BIÓL. MARIANGÉLICA BECERRA TORRES

DIRECTORA:

DRA. SANDRA MILENA OSPINA GARCÉS

COMISIÓN REVISORA:

DRA. KARLA MARÍA AGUILAR DORANTES

DR. DANIEL REYNOSO VELASCO

DRA. CONCEPCIÓN MARTÍNEZ PERALTA

DRA. MARTHA LUCÍA BAENA HURTADO



CUERNAVACA, MORELOS

14 DE ABRIL, 2026

## ÍNDICE

|             |                                                                                                                                                                                                 |           |
|-------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>I.</b>   | <b>RESUMEN GENERAL .....</b>                                                                                                                                                                    | <b>8</b>  |
| <b>II.</b>  | <b>INTRODUCCIÓN GENERAL .....</b>                                                                                                                                                               | <b>10</b> |
|             | La familia Coreidae y el género <i>Acanthocephala</i> Laporte, 1833 .....                                                                                                                       | 12        |
|             | Biología de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister, 1835) .....                                                                                                                                | 13        |
|             | Referencias .....                                                                                                                                                                               | 17        |
| <b>III.</b> | <b>CAPÍTULO I: EXPRESIÓN DEL DIMORFISMO SEXUAL EN<br/><i>ACANTHOCEPHALA ALATA</i> (BURMEISTER, 1835) (HEMIPTERA: COREIDAE)<br/>EN CONDICIONES VARIABLES DE DISPONIBILIDAD DE RECURSOS .....</b> | <b>23</b> |
|             | Resumen .....                                                                                                                                                                                   | 23        |
|             | Introducción .....                                                                                                                                                                              | 24        |
|             | Hipótesis .....                                                                                                                                                                                 | 29        |
|             | Objetivo .....                                                                                                                                                                                  | 29        |
|             | Materiales y métodos .....                                                                                                                                                                      | 29        |
|             | Sitio de muestreo .....                                                                                                                                                                         | 29        |
|             | Recolecta de ejemplares .....                                                                                                                                                                   | 30        |
|             | Obtención de fotografías y digitalización de marcas y semimarcas .....                                                                                                                          | 31        |
|             | Obtención de datos morfométricos .....                                                                                                                                                          | 33        |
|             | Análisis de datos .....                                                                                                                                                                         | 33        |
|             | Resultados .....                                                                                                                                                                                | 35        |
|             | Descripción de la varianza morfológica de las patas posteriores y el pronoto de<br><i>Acanthocephala alata</i> entre temporadas .....                                                           | 35        |
|             | Efecto del sexo y la temporada en la varianza morfológica .....                                                                                                                                 | 39        |
|             | Respuesta del tamaño centroide al sexo y la temporada .....                                                                                                                                     | 44        |
|             | Discusión .....                                                                                                                                                                                 | 48        |
|             | Respuesta del dimorfismo sexual del metafémur a la variabilidad de la disponibilidad de<br>recursos .....                                                                                       | 49        |
|             | Variación temporal de la morfología de la tibia posterior .....                                                                                                                                 | 50        |
|             | Variación en caracteres somáticos .....                                                                                                                                                         | 51        |

|                                                                                                                                                                                                      |           |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| Conclusiones.....                                                                                                                                                                                    | 52        |
| Referencias .....                                                                                                                                                                                    | 52        |
| <b>IV.           CAPÍTULO II: ASIMETRÍA FLUCTUANTE EN <i>ACANTHOCEPHALA ALATA</i> (BURMEISTER, 1835) (HEMIPTERA: COREIDAE) FRENTE A LA VARIACIÓN TEMPORAL DE LA DISPONIBILIDAD DE RECURSOS .....</b> | <b>61</b> |
| Resumen .....                                                                                                                                                                                        | 61        |
| Introducción.....                                                                                                                                                                                    | 62        |
| Hipótesis .....                                                                                                                                                                                      | 64        |
| Objetivo general .....                                                                                                                                                                               | 64        |
| Objetivos específicos.....                                                                                                                                                                           | 64        |
| Materiales y métodos.....                                                                                                                                                                            | 65        |
| Área de estudio y obtención de ejemplares .....                                                                                                                                                      | 65        |
| Captura de fotografías y configuración geométrica .....                                                                                                                                              | 65        |
| Análisis de datos .....                                                                                                                                                                              | 67        |
| Resultados.....                                                                                                                                                                                      | 68        |
| Diferencias morfológicas entre lados .....                                                                                                                                                           | 68        |
| Asimetría fluctuante global y por temporadas.....                                                                                                                                                    | 69        |
| Distribución del componente asimétrico fluctuante en el morfoespacio.....                                                                                                                            | 71        |
| Discusión .....                                                                                                                                                                                      | 73        |
| Referencias .....                                                                                                                                                                                    | 75        |

## ÍNDICE DE TABLAS

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabla 1. Distancias Procrustes entre hembras y machos de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México. La diagonal inferior corresponde a las distancias y la diagonal superior a los valores de significancia para cada distancia. Los valores significativos de $p$ se indican con asteriscos (*).                                   | 39 |
| Tabla 2. Procrustes ANOVA para el efecto del tamaño centroide y la temporada anidada dentro del sexo sobre la forma del metafémur, la metatibia y el pronoto de ambos sexos de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México. Los valores significativos de $p$ se indican con asteriscos (*).                                          | 40 |
| Tabla 3. Distancias de Mahalanobis entre las formas de metafémures, metatibias y pronotos de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México. La diagonal inferior corresponde a las distancias y la diagonal superior los valores de significancia para cada distancia. Los valores significativos de $p$ se indican con asteriscos (*). | 44 |
| Tabla 4. Modelo lineal de permutaciones aleatorias de los residuales del tamaño centroide del metafémur, la metatibia y el pronoto de hembras y machos de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) en temporada de lluvias y secas en la Localidad de La Tigra, Morelos, México. Los valores significativos de $p$ se indican con asteriscos (*).                                                                                | 46 |
| Tabla 5. Análisis de simetría bilateral de los hemiélitros de machos y hembras de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en temporadas de lluvias y de secas en la localidad de La Tigra, Morelos, México. Los valores significativos de $p$ se indican con asteriscos (*).                                                                                                                                       | 70 |
| Tabla 6. Procrustes ANOVA del componente asimétrico fluctuante de los hemiélitros de ejemplares adultos de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en temporada de lluvias y de secas en la localidad de La Tigra, Morelos, México.                                                                                                                                                                                | 71 |

## ÍNDICE DE FIGURAS

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 1. <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae). a) ejemplar hembra, b) machos alimentándose del tallo de <i>Ampelocissus acapulcensis</i> (Kunth) (Vitaceae), c) hembra y macho en cópula sobre el tallo de <i>A. acapulcensis</i> .....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | 15 |
| Figura 2. Localización del área de estudio en La Tigra, Puente de Ixtla, Morelos. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | 30 |
| Figura 3. Configuraciones geométricas seleccionadas para distintas estructuras de la especie <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae). a) pronoto (vista dorsal), b) metafémur (vista lateral), c) metatibia (vista lateral). aal = ángulo anterolateral, ah = ángulo humeral, ea = espinas apicales, ed = expansión dorsal, ev = expansión ventral, if = inserción al metafémur, it = inserción de la tibia, itb = inserción del tarso basal, itr = inserción al trocánter, ma = margen anterior, mp = margen posterior, pt = proceso triangular, tb = tubérculo. .... | 32 |
| Figura 4. Gráfico del componente principal (CP) 1 y CP2 para la forma del metafémur posterior de hembras y machos de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México. Las rejillas de deformación muestran las formas extremas de cada CP (negro) respecto al promedio de forma (gris).....                                                                                                                                                                                      | 36 |
| Figura 5. Gráfico del componente principal (CP) 1 y CP2 para la forma de la tibia posterior de hembras y machos de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México. Las rejillas de deformación muestran las formas extremas de cada CP (negro) respecto al promedio de forma (gris).....                                                                                                                                                                                        | 37 |
| Figura 6. Gráfico del componente principal (CP) 1 y CP2 para la forma del pronoto hembras y machos de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México. Las rejillas de deformación muestran la variación de la forma sobre los dos primeros CPs (negro) respecto al promedio de forma (gris).....                                                                                                                                                                                | 38 |
| Figura 7. Gráfico de los dos primeros ejes canónicos para las formas de los metafémures de hembras y machos de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |    |

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |    |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México. ....                                                                                                                                                                                                                             | 42 |
| Figura 8. Gráfico de los dos primeros ejes canónicos para las formas de las metatibias de hembras y machos de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México. ....                                                | 42 |
| Figura 9. Gráfico de los dos primeros ejes canónicos para las formas de los pronotos de hembras y machos de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México. ....                                                  | 43 |
| Figura 10. Gráfico de cajas y alambres para el tamaño centroide de a) metafémur posterior, b) metatibia posterior y c) pronoto de hembras y machos de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) en temporada de lluvias y secas en la Localidad de La Tigra, Morelos, México. ....                         | 45 |
| Figura 11. Relación del tamaño centroide (TC) del pronoto <i>versus</i> los tamaños centroides de a) metatibia y b) metafémur de machos y hembras de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) en la Localidad de La Tigra, Morelos, México. ....                                                          | 47 |
| Figura 12. Regresión entre los TC y las formas del a) metafémur y b) la metatibia de machos y hembras de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) en la Localidad de La Tigra, Morelos, México. ....                                                                                                      | 48 |
| Figura 13. Montaje de hemiélitros de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) realizado para la obtención de fotografías utilizadas en análisis de asimetría fluctuante. ....                                                                                                                             | 66 |
| Figura 14. Configuración geométrica seleccionada para el hemiélitro de la especie <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) 1A = primera vena anal, apm = ápice de la membrana, cla = clavo, m-cu = vena transversal entre área media y cúbita, mpc = margen posterior del clavo, ph = placa humeral. .... | 67 |
| Figura 15. Gráfico de cajas y alambres para las distancias Procrustes entre lados de los hemiélitros de ejemplares adultos de <i>Acanthocephala alata</i> (Burmeister) (Hemiptera:                                                                                                                                              |    |

Coreidae) recolectados en temporada de lluvias y de secas en la localidad de La Tigra, Morelos, México..... 69

Figura 16. Gráfico del componente principal (CP) 1 y el CP2 para el componente asimétrico fluctuante de los hemiólitros de ejemplares adultos de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en temporadas de lluvias y de secas en la localidad de La Tigra, Morelos, México. Las rejillas de deformación muestran la deformación asimétrica sobre los dos primeros CPs (negro) respecto a la forma simétrica (gris). ..... 72

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco a mi familia, en especial a mis tías Cris y Consu, por todo el apoyo que me han brindado y por creer en mí cuando decidí salir del país para vivir esta experiencia. También a todas las personas que en la distancia fueron una voz de aliento.

A mi directora, la Dra. Sandra Ospina, por su orientación, confianza y acompañamiento en todo este proceso. Asimismo, a la Dra. Karla Aguilar y al Dr. Daniel Reynoso, quienes participaron en mi comité y siempre realizaron correcciones y aportes muy valiosos para este trabajo. De igual forma a la Dra. Concepción Martínez y la Dra. Martha Bahena, por aceptar hacer parte de mi comisión revisora, así como los comentarios y contribuciones al documento.

Al señor Eliael Ortiz, comisariado ejidal de la Tigra, quién me permitió el acceso a la comunidad para obtener las chinches.

A los amigos y amigas que hice durante la maestría, gracias por acogerme, por su compañía, por su ayuda en campo y por ser refugio cuando los días se hicieron difíciles. Los recordaré siempre con mucho cariño y alegría.

Al Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación y a la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, por abrirme sus puertas y darme la oportunidad de cursar la maestría. A la Dra. Alejandra Vázquez y a la C.P. Claudia Avilés, por su ayuda y apoyo en los procesos académicos y administrativos.

A la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI), por la beca otorgada (No. CVU 1341469) para llevar a cabo el posgrado.



## I. RESUMEN GENERAL

La variación morfológica en los organismos es el resultado de la interacción entre el genotipo y las condiciones ambientales a las que se encuentran expuestos durante su desarrollo. En insectos, se ha reportado que los caracteres sexuales secundarios son altamente dependientes de la condición, debido a su elevado costo en términos de energía y biomasa y a su papel en la competencia sexual. Asimismo, la asimetría fluctuante ha sido ampliamente utilizada como un indicador de inestabilidad del desarrollo bajo condiciones de estrés ambiental. En ambientes estacionales como la selva baja caducifolia, donde la disponibilidad de recursos varía marcadamente entre temporadas de secas y lluvias, estos caracteres constituyen herramientas útiles que permiten evaluar la respuesta morfológica de los organismos ante cambios ambientales que resultan ser estresantes.

El presente trabajo tuvo como objetivo cuantificar la expresión del dimorfismo sexual y la asimetría fluctuante en *Acanthocephala alata* (Hemiptera: Coreidae) bajo condiciones variables de disponibilidad de recursos entre temporadas de secas y lluvias en la selva baja caducifolia de Morelos, México. Se recolectaron 87 individuos adultos en dos temporadas (secas y lluvias) en la localidad de La Tigra, dentro de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Para ambas aproximaciones se aplicó un protocolo de morfometría geométrica bidimensional para analizar la forma y el tamaño de las estructuras seleccionadas: para el dimorfismo sexual se consideraron el metafémur y la metatibia como caracteres sexuales secundarios y el pronoto como carácter somático; por su parte, para la asimetría fluctuante se analizaron los hemiélitros. Las configuraciones geométricas de cada estructura fueron alineadas mediante un análisis generalizado de Procrustes. Para el dimorfismo sexual se exploró el morfoespacio con un análisis de componentes principales, se evaluó la diferencia entre sexos y temporadas por medio de un Procrustes ANOVA, se realizó un análisis discriminante para determinar la separación entre grupos (sexo: temporada) y se evaluó la tendencia alométrica entre los tamaños de los caracteres sexuales secundarios y el carácter somático. Para la asimetría fluctuante se calcularon las distancias Procrustes entre lados para cada temporada, se hizo un análisis de simetría bilateral y se llevó a cabo un Procrustes ANOVA con el componente asimétrico fluctuante entre temporadas.

Los resultados mostraron que los caracteres sexuales secundarios presentan un dimorfismo sexual significativo, mientras que el pronoto no evidenció diferencias consistentes entre sexos. En el metafémur, la forma mostró una diferenciación marcada entre machos y hembras, especialmente en la región media, donde los machos presentan mayor engrosamiento. Este dimorfismo fue más evidente en la temporada de secas. En la metatibia, las diferencias entre sexos fueron significativas en ambas temporadas, asociadas principalmente con la expansión foliácea característica de las hembras. En contraste, el pronoto presentó menor capacidad discriminante entre sexos y temporadas, confirmando que es un carácter somático menos dependiente de la condición del individuo. Se encontró que tanto el tamaño centroide como la interacción entre sexo y temporada explican una proporción significativa de la variación en los caracteres sexuales secundarios, especialmente en la metatibia. Las tendencias alométricas revelaron que la relación entre tamaño y forma difiere entre sexos y temporadas, lo que sugiere que la disponibilidad de recursos influye en el desarrollo de estos caracteres. Para la asimetría fluctuante, se detectaron diferencias significativas entre lados y variación en el componente asimétrico, sin embargo, en cuanto a la variación entre temporadas, no hubo diferencias significativas.

En conjunto, los resultados demuestran que los caracteres sexuales secundarios de *A. alata* responden diferencialmente a la variación temporal en la disponibilidad de recursos, mientras que los caracteres somáticos muestran menor sensibilidad al sexo y al contexto estacional. Asimismo, la asimetría fluctuante de los hemiólitros parece no ser un indicador complementario del efecto del ambiente sobre la estabilidad del desarrollo en el sistema evaluado. Este estudio aporta evidencia empírica sobre la interacción entre selección sexual, la plasticidad fenotípica y la estacionalidad ambiental en diferentes tipos de caracteres en coreídos, e incorpora la morfometría geométrica como una herramienta robusta para analizar simultáneamente tamaño, forma y estabilidad del desarrollo de estos insectos.

## II. INTRODUCCIÓN GENERAL

Las variaciones morfológicas de los organismos son producto de la interacción entre su genoma y los factores ambientales que condicionan su desarrollo, teniendo un efecto sobre su desempeño ecológico, reproducción y sobrevivencia (Sommer, 2020). En los insectos, estas variaciones se pueden manifestar en caracteres como el tamaño corporal, la coloración o el desarrollo de partes del cuerpo asociadas a diferentes funciones (e.g., la alimentación, la dispersión, la fecundidad, la reproducción, entre otras), cuyo desarrollo está condicionado a variables ambientales como por ejemplo el clima, la dieta, la depredación, la contaminación, la densidad poblacional, la competencia intraespecífica o la geografía (Calandriello et al., 2025). Esta plasticidad fenotípica, que es la propiedad de un genotipo que les permite a los individuos ajustar su fenotipo dependiendo de las condiciones del entorno (Capinera, 2008; Whitman y Agrawal, 2009), no se manifiesta de la misma forma en todos los caracteres de un organismo, es decir, que existen ciertos caracteres que son más susceptibles a las condiciones de estrés ambiental. Este es el caso de las características morfológicas con dependencia de la condición de desarrollo, como lo son los caracteres sexuales (Cotton y Pomiankowski, 2005; Gillespie et al., 2014), ya que son características mediante las cuales se puede evaluar el efecto de las condiciones de estrés ambiental en el desarrollo y se ha reportado que tienen una dependencia elevada de la condición del entorno (Cotton y Pomiankowski, 2005; Cotton et al., 2006; Miller et al., 2016).

El dimorfismo sexual se expresa en los caracteres sexuales secundarios y surge de la interacción entre la selección natural y la selección sexual. Esta última puede actuar mediante dos mecanismos principales: la selección intersexual, que implica la elección de pareja por parte del sexo opuesto y la selección intrasexual, que involucra la competencia directa entre individuos del mismo sexo por el acceso a una o varias parejas (Andersson, 1994). Como resultado de estos mecanismos, los caracteres que incrementan el éxito de cópula se ven favorecidos, a pesar de su elevado costo en términos de inversión energética, de biomasa y compensaciones (trade-offs) fisiológicas (Cotton y Pomiankowski, 2005; Bonduriansky, 2007; McCullough et al., 2016).

En el ámbito morfológico, se distinguen dos tipos de caracteres sexuales secundarios: los ornamentos y los armamentos. Los ornamentos están involucrados en los cortejos para la atracción de la pareja, por lo general, de los machos a las hembras, mientras que los armamentos participan en los enfrentamientos físicos entre individuos del mismo sexo, generalmente machos, para asegurar el acceso a las hembras (McCullough et al., 2016). Debido al elevado costo de desarrollo y mantenimiento de este tipo de caracteres, son considerados como altamente dependientes de la condición, es decir, que su grado de expresión está estrechamente vinculado al estado fisiológico del individuo y a las condiciones ambientales que experimenta durante el desarrollo. Teniendo en cuenta lo anterior, factores del entorno como la disponibilidad de recursos pueden afectar el tamaño y la forma de estos caracteres (Cotton et al, 2006; Miller et al., 2016).

La expresión de caracteres sexuales secundarios dependientes de la condición ha sido evaluada en distintos grupos de insectos (Allen y Miller, 2017; Souza et al., 2018; Ospina-Garcés et al., 2021). En estos casos se ha comprobado que la expresión de los caracteres está asociada a condiciones favorables para la reproducción, como lo son la temperatura, el tipo de fuente de alimento o la integridad del ecosistema. Alternativamente, la estabilidad de los recursos durante el desarrollo de los insectos también ha sido evaluada mediante la presencia de desviaciones en la simetría bilateral (Benítez et al., 2020).

Los efectos de los estresores ambientales durante el desarrollo de los organismos pueden evaluarse de manera indirecta mediante la asimetría fluctuante (AF), la cual se define como la desviación aleatoria respecto a la simetría perfecta en caracteres bilaterales de un organismo (Dongen, 2006; Beasley et al., 2013; Klingenberg, 2015). La AF ha sido ampliamente utilizada como un indicador de la inestabilidad del desarrollo causada por las condiciones ambientales experimentadas por los organismos en distintos escenarios de perturbación ambiental (Beasley et al., 2013; Benítez et al., 2020).

La AF se ha propuesto como una medida de la inestabilidad de las condiciones durante el desarrollo de los organismos con simetría bilateral, ya que se manifiesta cuando el entorno no es favorable para un organismo e impide la acción de los mecanismos de canalización del desarrollo del individuo. Esto ocasiona desviaciones aleatorias entre las estructuras

morfológicas homólogas de ambos lados del cuerpo, a pesar de que su desarrollo esté codificado por el mismo genoma (Benítez y Parra, 2011; de Coster et al., 2013). En este sentido, la AF también podría considerarse un indicador adicional de los efectos de la variabilidad en el recurso alimenticio sobre la morfología corporal.

Los ambientes estacionales como la selva baja caducifolia, donde hay una fluctuación fuerte de factores como la humedad, la temperatura o la disponibilidad los recursos como el alimento (Rzedowski, 2006), son un escenario que permite evaluar la respuesta morfológica de organismos como los insectos frente al estrés ambiental. Con base en lo anterior, tanto el dimorfismo sexual como la asimetría fluctuante fueron considerados para evaluar simultáneamente la respuesta morfológica a dichas variaciones, ya que ambos integran la variación de la respuesta de caracteres sexuales y corporales frente al estrés ambiental.

### **La familia Coreidae y el género *Acanthocephala* Laporte, 1833**

Hemiptera es el orden de insectos hemimetábolos con mayor número de especies descritas (aproximadamente 103,590) representando del 8 al 10% de todas las especies de insectos descritas; este orden incluye a los subórdenes Sternorrhyncha, Auchenorrhyncha, Coleorrhyncha y Heteroptera (Brambila y Hodges, 2008; Stork, 2018). Particularmente, dentro de Heteroptera se encuentra la familia Coreidae, que de acuerdo con Mitchell (2000) comprende 2,751 especies, de las cuales alrededor de 82 han sido reportadas como causantes de algún tipo de daño a cultivos agrícolas tales como legumbres, arroz, mandioca, cucurbitáceas, tomates, hortalizas, frutas y nueces de árboles. Los daños principales que causan estas especies a los cultivos son el marchitamiento de los tallos y/o las hojas y daño de frutos y semillas por el consumo directo. En algunas de estas especies se presenta un marcado dimorfismo sexual, donde los machos se caracterizan por presentar modificaciones foliáceas en las tibias y/o fémures posteriores, los cuales son utilizados como armas en la competencia sexual entre machos (Fernandes et al., 2015; Forthman et al., 2020).

El género *Acanthocephala* Laporte, está conformado por 24 especies distribuidas desde Estados Unidos hasta Sudamérica (Brailovsky, 2006). En este género se han estudiado aspectos de la ecología, historia natural y ciclo de vida de algunas de sus especies (Yonke y Medler, 1969; Emberts et al., 2016). Adicionalmente, Emberts et al. (2021) encontraron que

en *A. declivis* (Say), *A. femorata* (Fabricius) y *A. terminalis* (Dallas) hay una relación entre la morfología de las armas de las patas de los machos y la magnitud del daño provocado al contrincante.

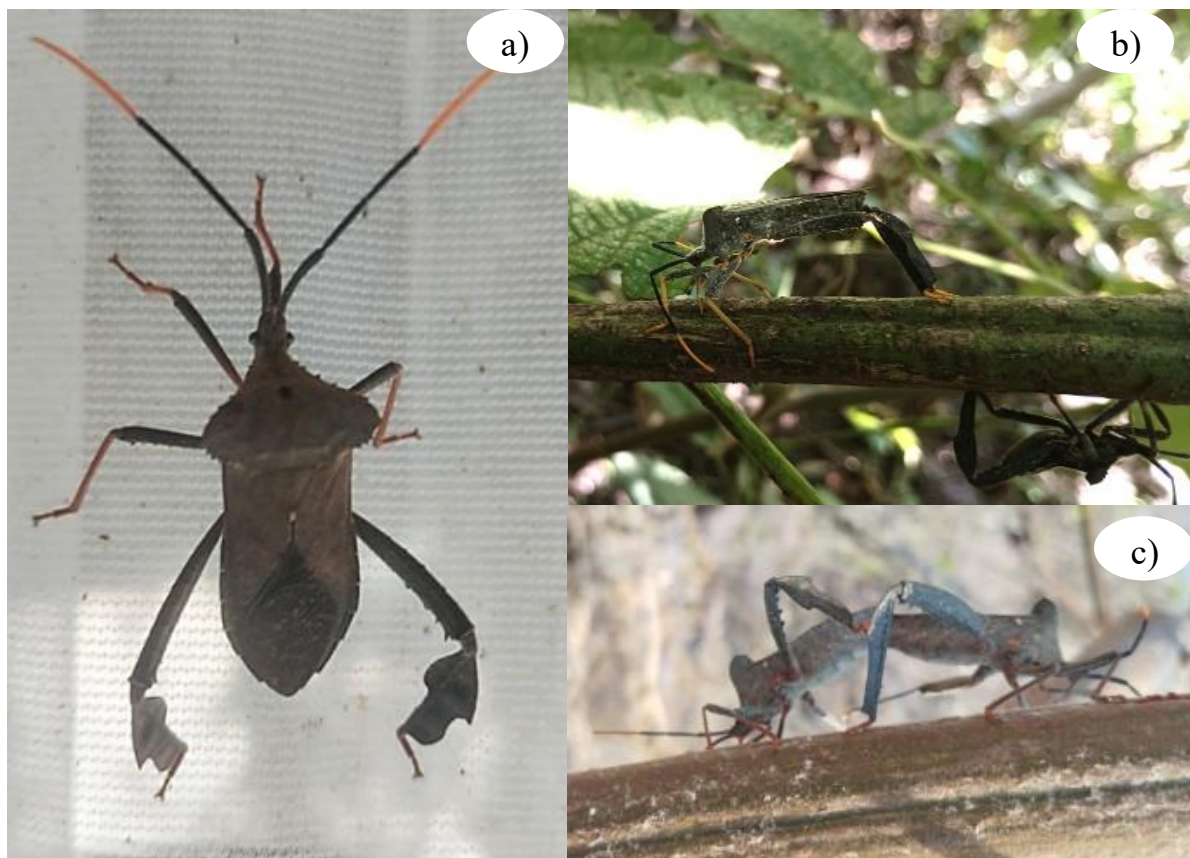
### **Biología de *Acanthocephala alata* (Burmeister, 1835)**

La chinche gigante (*Acanthocephala alata* (Burmeister)) (Figura 1), en algún momento considerada sinónimo de *A. declivis* (Brailovsky, 2006), es una especie de tamaño mediano a grande (28 a 34 mm), con coloración castaño oscuro a negro, cuerpo pubescente, ápice de las antenas de color amarillo a anaranjado y lóbulos humerales del pronoto anchos y elevados. En esta especie el dimorfismo sexual se presenta en el metafémur, en el cual los machos presentan un engrosamiento. Las modificaciones en la metatibia se presentan en ambos sexos; en el macho la expansión ventral es reducida mientras que, en las hembras, esta expansión presenta espinas pequeñas e irregulares (Brailovsky, 2006; Olivera, 2022). La distribución de la especie incluye localidades en Costa Rica, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Panamá y México (Guerrero, Morelos, Nayarit, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán) (Brailovsky, 2006; Hernández y Pinzón, 2015; Martínez-Hernández et al., 2020; Olivera, 2022). En cuanto a la conducta, Eberhard (1998) describió el comportamiento sexual y de defensa de esta especie. En el cortejo, los machos realizaron “ataques” vibratorios sin tocar a la hembra y la cópula tuvo una duración de hasta 91 minutos. En el caso de la defensa, la conducta de advertencia fue más frecuente en las hembras, la cual consistió en elevar la pata posterior y en algunas ocasiones apartar a la hembra que se acercaba. Además, en los enfrentamientos entre machos también se involucraron las patas posteriores que podían quedar enredadas con las del contrincante.

*Acanthocephala alata* se ha registrado en al menos cinco especies de angiospermas utilizadas como plantas hospederas. En *Cordia elaeagnoides* A.DC. (Boraginaceae), perfora el tronco y deja una mancha oscura de 1 a 2 mm de diámetro alrededor de la perforación (Eberhard, 1998). También se ha encontrado en *Bursera linanoe* (La Llave) (Burseraceae), *Phaseolus vulgaris* L. (Fabaceae), *Jatropha curcas* L. (Euphorbiaceae) y *Annona muricata* L. (Annonaceae), en esta última se le considera como especie plaga de importancia económica, ya que ataca los frutos y provoca su caída (Hernández y Pinzón, 2015; Linares y Orozco,

2017; Martínez-Hernández et al., 2020). *Acanthocephala alata* es un consumidor primario que participa en mantener el equilibrio de la red trófica de los ecosistemas, ya que es presa de consumidores secundarios y regula las poblaciones de algunas especies de plantas (Granados-Sánchez et al., 2008).

En el estado de Morelos se ha documentado que esta chinche es abundante en la selva baja caducifolia (Martínez-Hernández et al., 2020). Además, ha sido observada en plantas de *Ampelocissus acapulcensis* (Kunth) (Vittaceae) (K. Aguilar, com. pers., octubre 2023; Campos, 2025) y de *Annona* sp. (obs. pers., Estación Biológica El Limón, Cuauchichinola, Tepalcingo, Morelos, 2025). *A. acapulcensis* es una especie cuya fenología está adaptada a las fluctuaciones de temperatura y precipitación de la selva baja caducifolia, ya que en la temporada de secas pierde sus tallos y hojas, de los cuales se alimenta la chinche (Campos, 2025).



**Figura 1.** *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae). a) ejemplar hembra, b) machos alimentándose del tallo de *Ampelocissus acapulcensis* (Kunth) (Vitaceae), c) hembra y macho en cópula sobre el tallo de *A. acapulcensis*.

La selva baja caducifolia es un ecosistema que en México se distribuye desde el nivel del mar hasta los 1,900 metros. Se caracteriza por una marcada estacionalidad: entre diciembre y mayo ocurre la temporada seca, durante la cual la vegetación tiene una pérdida total o de la mayor parte del follaje, hacia el final de este periodo algunas especies leñosas entran en la fase de floración. Por otro lado, de junio a noviembre tiene lugar la temporada lluviosa, en la que el follaje se restablece (Rzedowski, 2006).

La estructura vegetal dominante en la selva baja caducifolia es de tipo arbóreo en las áreas mejor conservadas y su altura oscila entre los 5 y 15 m, formando un dosel de altura uniforme con copas extendidas (Trejo, 2005; Rzedowski, 2006). Esta variación fenológica de las especies vegetales modifica la disponibilidad del recurso alimenticio para los insectos fitófagos que habitan en este ecosistema, como es el caso de *A. alata*.



En algunas especies de la familia Coreidae se ha reportado que el estrés ambiental producido por la estacionalidad, la cual disminuye la disponibilidad y la calidad de la dieta, limita el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios (Miller et al., 2016). No obstante, aún no se han desarrollado estudios que evalúen cómo el efecto de los cambios en la dieta influye en el grado de la expresión del dimorfismo sexual en *A. alata*. Además, dentro de esta familia aún no se ha utilizado la morfometría geométrica como una herramienta para analizar los cambios no sólo en el tamaño, sino también en la forma de los caracteres sexuales secundarios que difieren entre los metafémures y metatibias de ambos sexos.

Aunque se ha estudiado el efecto del hábitat y la dieta sobre la asimetría fluctuante de varias especies de insectos como por ejemplo *Macaria mirthae* Vargas (Lepidoptera: Geometridae), *Apis mellifera* Linnaeus (Hymenoptera: Apidae) o *Triatoma infestan* Klug (Hemiptera: Reduviidae) (Nunes et al., 2015; Vilaseca et al., 2022), no se ha evaluado la expresión de asimetría fluctuante en coreídos, lo cual permitiría probar si esta desviación es un indicador del estrés producido por la estacionalidad sobre *A. alata*. La importancia de incluir el análisis de la forma en la expresión de los caracteres morfológicos radica en que esta interfiere en la ejecución de funciones biológicas como la alimentación, el apareamiento, el cuidado parental, la locomoción, entre otras (Arnold, 1983). En el caso particular de las patas posteriores de *A. alata*, se ha encontrado que el tamaño influye en el desempeño de comportamientos de defensa y de combate entre machos como resultado de la selección sexual (Eberhard, 1998).

Las características diferenciales en la morfología y comportamiento de los sexos de *A. alata*, así como la diversidad de recursos alimenticios consumidos por la especie, la hacen un modelo idóneo para realizar estudios que buscan cuantificar la expresión de caracteres sexuales secundarios dependientes de la condición de desarrollo. Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo es evaluar la expresión del dimorfismo sexual y la asimetría fluctuante en *Acanthocephala alata* (Hemiptera: Coreidae) bajo distintas condiciones de disponibilidad de recurso alimenticio en la selva baja caducifolia en el estado de Morelos, México.

## Referencias

- Allen, P. E., y Miller, C. W. (2017). Novel host plant leads to the loss of sexual dimorphism in a sexually selected male weapon. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1860), 20171269. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1269>
- Andersson, M. (1994). Sexual Selection. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Arnold, S. J. (1983). Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 23(2), 347-361. <https://doi.org/10.1093/icb/23.2.347>
- Beasley, D.A.E., Bonisoli-Alquati, A., Mousseau, T.A., (2013). The use of fluctuating asymmetry as a measure of environmentally induced developmental instability: A meta-analysis. *Ecological Indicators*, 30, 218-226. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.02.024>
- Benítez, H. A., y Parra, L. E. (2011). Fluctuating asymmetry: A morpho-functional tool to measure development stability. *International Journal of Morphology*, 29(4), 1459–1469. <https://doi.org/10.4067/s0717-95022011000400066>
- Benítez, H., Lemic, D., Villalobos-Leiva, A., Bažok, R., Órdenes-Claveria, R., Pajač Živković, I., y Mikac, K. (2020). Breaking Symmetry: Fluctuating Asymmetry and Geometric Morphometrics as Tools for Evaluating Developmental Instability under Diverse Agroecosystems. *Symmetry*, 12(11), 1789. <https://doi.org/10.3390/sym12111789>
- Bonduriansky, R. (2007). The evolution of condition-dependent sexual dimorphism. *American Naturalist*, 169(1), 9–19. <https://doi.org/10.1086/510214>
- Brailovsky, H. (2006). A review of the Mexican species of *Acanthocephala* Laporte, with description of one new species (Heteroptera, Coreidae, Coreinae, Acanthocephalini). *Denisia (New Series)*, 50, 249–268.

- Brambila, J., y Hodges, G. S. (2008). Bugs (Hemiptera). En J. L. Capinera (Ed.), *Encyclopedia of Entomology*. Springer Netherlands pp. 591–611.  
[https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6\\_10476](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_10476)
- Calandriello, D. C., Cunha, V. A. S., Batista, D., Genevcius, B. C. (2025). Genetic architecture of morphological adaptation and plasticity in insects: gaps, biases, and future directions. *Current Opinion in Insect Science*, 69, 101362.  
<https://doi.org/10.1016/j.cois.2025.101362>
- Campos, D. de J. (2025). Fenología reproductiva de *Ampelocissus acapulcensis* (Kunth) Planch. (Vitaceae) en el bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México [Maestría]. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Capinera, J. L. (2008). *Encyclopedia of Entomology*. Springer Netherlands.  
<https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6>
- Cotton, S., y Pomiankowski, A. (2005). Do insect sexual ornaments demonstrate heightened condition dependence? In *Insect Evolutionary Ecology: Proceedings of the Royal Entomological Society's 22nd Symposium*, Reading, UK, 2003. pp. 31–47.  
<https://doi.org/10.1079/9780851998121.0031>
- Cotton, S., Small, J., y Pomiankowski, A. (2006). Sexual Selection and Condition-Dependent Mate Preferences. *Current Biology* 16 (17), R755– R765.  
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.08.022>
- de Coster, G., van Dongen, S., Malaki, P., Muchane, M., Alcántara-Exposito, A., Matheve, H., y Lens, L. (2013). Fluctuating Asymmetry and Environmental Stress: Understanding the Role of Trait History. *PLoS ONE*, 8(3), e57966  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057966>

- Dongen, S. V., (2006). Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: Past, present and future. *Journal of Evolutionary Biology* 19(6), 1727–1743. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01175.x>
- Eberhard, W. G. (1998). Sexual Behavior of *Acanthocephala declivis guatemalana* (Hemiptera: Coreidae) and the Allometric Scaling of their Modified Hind Legs. *Annals of the Entomological Society of America* 91(6), 863–871. <https://doi.org/10.1093/aesa/91.6.863>
- Embets, Z., Miller, C. W., Li, D., Hwang, W. S., y St. Mary, C. M. (2016). Multiple male morphs in the leaf-footed bug *Mictis longicornis* (Hemiptera: Coreidae). *Entomological Science*, 80(7), 396–401. <https://doi.org/10.1111/ens.12268>
- Embets, Z., Hwang, W. S., y Wiens, J. J. (2021). Weapon performance drives weapon evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288(1943), 20202898. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2898>
- Fernandes, J. A. M., Mitchell, P. L., Livermore, L., y Nikunlassi, M. (2015). Leaf-footed bugs (Coreidae). En: A. Panizzi y J. Grazia (Eds.) *True Bugs (Heteroptera) of the Neotropics*. Springer. pp. 549–605. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-9861-7\\_19](https://doi.org/10.1007/978-94-017-9861-7_19)
- Forthman, M., Miller, C. W., y Kimball, R. T. (2020). Phylogenomics of the Leaf-Footed Bug Subfamily Coreinae (Hemiptera: Coreidae). *Insect Systematics and Diversity*, 4(4), 1–15. <https://doi.org/10.1093/isd/ixaa009>
- Gillespie, S. R., Scarlett Tudor, M., Moore, A. J., y Miller, C. W. (2014). Sexual selection is influenced by both developmental and adult environments. *Evolution*, 68(12), 3421–3432. <https://doi.org/10.1111/evo.12526>
- Granados-Sánchez, D., Ruíz-Puga, P., y Barrera-Escorcia, H. (2008). Ecología de la herbivoría. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 14(1), 51–63. [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S2007-40182008000100009&lng=es&tlng=es](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2007-40182008000100009&lng=es&tlng=es)

- Hernández, L. M., y Pinzón, J. M. (2015). First report of *Piezogaster odiosus* Stål and *Acanthocephala alata* Burmeister (Hemiptera: Coreidae) as pests of soursop fruit, *Annona muricata* L. *Southwestern Entomologist*, 40(3), 665–668. <https://doi.org/10.3958/059.040.0323>
- Klingenberg, C. (2015). Analyzing Fluctuating Asymmetry with Geometric Morphometrics: Concepts, Methods, and Applications. *Symmetry*, 7(2), 843–934. <https://doi.org/10.3390/sym7020843>
- Linares, C., y Orozco, J. (2017). The Coreidae of Honduras (Hemiptera: Coreidae). *Biodiversity Data Journal*, 5, e13067. <https://doi.org/10.3897/BDJ.5.e13067>
- Martínez-Hernández, J. G., Brailovsky, H., Corona-López, A. M., Flores-Palacios, A., y Toledo-Hernández, V. H. (2020). Diversity and seasonality of Coreidae (Hemiptera: Heteroptera) in a deciduous tropical forest in Morelos, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91, e913244. <https://doi.org/10.22201/IB.20078706E.2020.91.3244>
- McCullough, E. L., Miller, C. W., y Emlen, D. J. (2016). Why Sexually Selected Weapons Are Not Ornaments. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(10), 742–751. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.07.004>
- Miller, C. W., McDonald, G. C., y Moore, A. J. (2016). The tale of the shrinking weapon: seasonal changes in nutrition affect weapon size and sexual dimorphism, but not contemporary evolution. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(11), 2266–2275. <https://doi.org/10.1111/jeb.12954>
- Mitchell, P. L. (2000). Leaf-Footed Bugs (Coreidae). En: C. Schaefer y A. Panizzi (Eds) *Heteroptera of Economic Importance* CRC Press. pp. 337–403. <https://doi.org/10.1201/9781420041859.ch11>
- Nunes, L. A., Araújo, E. D. y Marchini, L. C. (2015). Fluctuating asymmetry in *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) as bioindicator of anthropogenic environments. *Revista de Biología Tropical*, 63(3), 673–682.

[https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0034-77442015000300673](https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442015000300673)

Olivera, L. (2022). *Revisión filogenética y Biogeográfica de Acanthocephala Laporte 1833 (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae)* [Tesis Doctoral], Universidad Nacional de La Plata

[https://repositoriosdigitales.mincyt.gob.ar/vufind/Record/SEDICI\\_a311c45b6395a2706c3316896dae9f4a](https://repositoriosdigitales.mincyt.gob.ar/vufind/Record/SEDICI_a311c45b6395a2706c3316896dae9f4a)

Ospina-Garcés, S. M., Ibarra-Juarez, L. A., Escobar, F., y Lira-Noriega, A. (2021). Growth temperature effect on mandibles' ontogeny and sexual dimorphism in the ambrosia beetle *Xyleborus affinis* (Curculionidae: Scolytinae). *Arthropod Structure and Development*, 61, 101029. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2021.101029>

Paciulli, L. M. y Cromer, C. M. (2022). Secondary Sex Characteristics. En J. Vonk y T. K. Shackelford (Eds.) *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. Springer, Cham, pp. 6273–6281. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-55065-7\\_432](https://doi.org/10.1007/978-3-319-55065-7_432)

Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México* (1ra edición digital). Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad.

Sommer, R. J. (2020). Phenotypic Plasticity: From Theory and Genetics to Current and Future Challenges. *Genetics*, 215(1), 1–13. <https://doi.org/10.1534/GENETICS.120.303163>

Souza, A. V., Nunes, L. A., Machado, C. S., Sodr , G. da S. y Carvalho, C. A. L. (2018). Sexual dimorphism and morphometric characterization of *Centris tarsata* Smith, 1874, Hymenoptera: Apidae in different environments. *Acta Agronomica*, 67(3), 438–445. <https://doi.org/10.15446/acag.v67n3.60099>

Stork, N. E. (2018). How Many Species of Insects and Other Terrestrial Arthropods Are There on Earth? *Annual Review of Entomology*, 63(1), 31–45. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043348>

- Trejo, I. (2005). Capítulo 9: Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México. En G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff, y A. Amelie (Eds.), *Sobre la Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades alfa, beta y gamma* (Vol. 4). m3m: Monografías Tercer Milenio. pp. 111-122.
- Van Dyck, H., y Wiklund, C. (2002). Seasonal butterfly design: morphological plasticity among three developmental pathways relative to sex, flight and thermoregulation. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(2), 216–225. <https://doi.org/10.1046/J.1420-9101.2002.00384.X>
- Vilaseca, C., Pinto, C. F., Órdenes-Claveria, R., Laroze, D., Méndez, M. A., y Benítez, H. A. (2022). Insect Fluctuating Asymmetry: An Example in Bolivian Peridomestic Populations of *Triatoma infestans* (Klug, 1834) (Hemiptera: Reduviidae). *Symmetry*, 14(3), 526. <https://doi.org/10.3390/sym14030526>
- Whitman, D. W. y Agrawal, A. A. (2009). Chapter 1. What is Phenotypic Plasticity and Why is it Important? En D. W. Whitman y A. A. Agrawal (Eds.), *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences*. Science Publishers. pp. 1–64.
- Yonke, T. R., y Medler, J. T. (1969). Biology of the Coreidae in Wisconsin. *Wisconsin Academy of Sciences, Arts and Letters*, 57, 163–188. <https://images.library.wisc.edu/WI/EFacs/transactions/WT1969/reference/wi.wt1969.tryonke.pdf>

### III. CAPÍTULO I: Expresión del dimorfismo sexual en *Acanthocephala alata* (Burmeister, 1835) (Hemiptera: Coreidae) en condiciones variables de disponibilidad de recursos

#### Resumen

El dimorfismo sexual en caracteres sexuales secundarios suele depender fuertemente de la condición del medio, especialmente en ambientes donde la disponibilidad de recursos alimenticios varía estacionalmente. *Acanthocephala alata* (Hemiptera: Coreidae) es una chinche fitófaga de la selva baja caducifolia cuya principal fuente de alimento son los tejidos vegetativos de *Ampelocissus acapulcensis* Kunth (Vitaceae), una planta que tiene una marcada variación fenológica entre la temporada seca y la de lluvias. En este contexto, el objetivo de este capítulo fue determinar la expresión del dimorfismo sexual, en el tamaño y la forma de los metafémures y metatibias (caracteres sexuales secundarios), y compararla con un carácter somático (pronoto) en individuos desarrollados bajo condiciones contrastantes de disponibilidad de recurso alimenticio. Se recolectaron 44 hembras y 37 machos adultos de *A. alata* en dos temporadas (secas y lluvias) en la selva baja caducifolia. Mediante un protocolo de morfometría geométrica en dos dimensiones se obtuvo el tamaño centroide, como descriptor de tamaño, y las coordenadas de forma alineadas para el metafémur, la metatibia y el pronoto, como descriptores de forma. La variación morfológica se evaluó mediante la exploración del morfoespacio, Procrustes ANOVA, análisis discriminantes y regresiones alométricas entre tamaño corporal y tamaño de los caracteres sexuales. Los resultados mostraron que los caracteres sexuales secundarios presentan dimorfismo sexual marcado, mientras que el pronoto no evidenció diferencias entre sexos. El dimorfismo de la forma del metafémur fue mayor en la temporada seca, indicando que esta estructura es particularmente sensible a la variación estacional del ambiente. La metatibia mantuvo un dimorfismo sexual consistente entre temporadas, sin cambios asociados a la estacionalidad. Además, el tamaño de los metafémures de los machos estuvo más fuertemente asociado al tamaño corporal que en las hembras, lo que sugiere una elevada dependencia de la condición.



## Introducción

Una de las características más conspicuas en muchos grupos de insectos es el dimorfismo sexual, este se define como la expresión de variaciones morfológicas, fisiológicas y etológicas entre los individuos de diferentes sexos de una especie (Darwin, 1871; Andersson, 1994; Berns, 2013). Se ha propuesto que estos caracteres son producto de la interacción entre la selección sexual y la selección natural (Shine, 1989; Punzalan y Hosken, 2010). En primer lugar, la selección sexual es considerada como la principal promotora del dimorfismo sexual y tiende a favorecer a los machos que poseen fenotipos más exagerados como la coloración, el tamaño corporal, la aparición de ornamentos y los armamentos o los comportamientos de cortejo (Andersson, 1994; Miller et al., 2016). En segundo lugar, la selección natural se asocia con las presiones naturales que actúan de manera diferencial sobre los sexos de una especie y que dan lugar a que exista una divergencia morfológica entre machos y hembras (Bonduriansky, 2007; Berns, 2013; Miller et al., 2016; Allen y Miller, 2017).

La selección sexual actúa sobre los organismos mediante dos mecanismos: en primer lugar, la selección intersexual, la cual resulta de la interacción entre ambos sexos e implica la elección por parte del sexo opuesto (Brennan, 2010). Por lo general, las hembras tienden a seleccionar machos que presenten ornamentos más exagerados, debido a que estos caracteres actúan como indicadores de una mayor viabilidad y mejor condición fisiológica, que podrán ser heredadas a su descendencia, por lo que se espera que estos machos tengan un mayor éxito de apareamiento (Darwin, 1871; Andersson, 1994; Cotton et al., 2004a; Jarrett y Miller, 2024). En segundo lugar, está la selección intrasexual, en la cual, los individuos de un mismo sexo combaten de manera directa para obtener acceso a una pareja. La competencia entre machos se caracteriza porque implica caracteres tales como armamentos, fuerza, resistencia o comportamientos agresivos (McCullough et al., 2016).

Los caracteres seleccionados sexualmente son particularmente costosos de desarrollar y mantener, por lo cual, es de esperarse que aquellos machos que tengan acceso a los mejores recursos y se encuentren en ambientes favorables, alcancen una mayor expresión de estos caracteres en comparación con aquellos que enfrentan condiciones adversas (Andersson, 1994; Wiens y Tuschhoff, 2020). La plasticidad fenotípica se define como la propiedad de

un genotipo de producir (Capinera, 2008) o cambiar (West-Eberhart, 2003) su fenotipo en respuesta a las condiciones ambientales. Esta plasticidad en los caracteres sexuales secundarios se asocia con su elevada dependencia de la condición del entorno durante el desarrollo, lo que indica que el contexto ambiental en el que se encuentran los organismos a lo largo de su crecimiento y en la fase adulta juega un papel fundamental en la expresión de estos caracteres y que dichos caracteres son más susceptibles al efecto de la condición en comparación con aquellos que no son producto de la selección sexual (Cotton et al., 2004a, 2006; Bonduriansky, 2007).

Teniendo en cuenta lo anterior, es evidente que la expresión de los caracteres sexuales secundarios en los insectos no está mediada solamente por la selección sexual, sino que las condiciones ambientales influyen sobre esta, lo cual se ha documentado en diferentes grupos de insectos bajo diferentes condiciones, como por ejemplo, el cambio de planta hospedera, la temperatura, el estado de conservación del entorno o los cambios estacionales del ambiente (Van Dyck y Wiklund, 2002; Allen y Miller, 2017; Souza et al., 2018; Ospina-Garcés et al., 2021). Dada su elevada dependencia de la condición del medio, estos caracteres sexuales son más sensibles a las condiciones de estrés ambiental que los caracteres no sexuales (Cotton et al., 2004b). Por ejemplo, Johnson et al. (2017) observaron que en machos de *Uraba lugens* Walker (Lepidoptera: Nolidae) criados en tratamientos con mayor densidad de larvas, el tamaño de las gónadas, las alas y las antenas era reducido en la etapa adulta, lo cual podría afectar la efectividad con la que estos insectos detectan las feromonas producidas por las hembras y, en consecuencia, el éxito en la búsqueda de pareja. Otro de los factores que intervienen en la expresión de caracteres dimórficos sexuales es la temperatura; por ejemplo, en *Xyleborus affinis* Eichhoff (Coleoptera: Curculionidae), el aumento de la temperatura durante la etapa de desarrollo larval produce una disminución en la diferencia del tamaño y la forma de las mandíbulas entre machos y hembras, lo cual puede dar lugar a cambios en el desempeño de los hábitos alimenticios de ambos sexos (Ospina-Garcés et al., 2021). De acuerdo con los requerimientos particulares de los insectos en diferentes etapas de vida, la disponibilidad de nutrientes también influye sobre su condición física y la expresión de caracteres dependientes de la condición del medio, como los caracteres sexuales secundarios (House, 1961; Miller et al., 2016).

En algunas especies del orden Hemiptera, la presencia de caracteres sexuales secundarios, así como sus hábitos picadores-chupadores generalistas, ha permitido abordar la expresión del dimorfismo sexual dependiente del contexto ambiental (e.g. calidad de la dieta) (Emberts et al., 2016; Miller et al., 2016; Gutiérrez-Cabrera et al., 2022; Jarrett y Miller, 2024). Dentro de la familia Coreidae (Heteroptera: Pentatomomorpha), varias especies presentan un dimorfismo sexual en el armamento del fémur posterior (Miller et al., 2024). La especie *Narnia femorata* Acero es una chinche que presenta disputas entre machos por territorio en parches de *Opuntia* sp. (Cactaceae). En *N. femorata*, se ha evaluado el efecto sobre la expresión del dimorfismo del fémur de las patas posteriores con base en la calidad del recurso alimenticio de acuerdo con los períodos de fructificación de *O. mesacantha* Raf, encontrando que es mayor cuando los insectos se alimentan de frutos maduros, es decir, cuando la dieta es de mejor calidad (Miller et al., 2016). En cuanto a la expresión de caracteres sexuales primarios, Joseph et al. (2016) encontraron que la masa de las gónadas masculinas se reducía significativamente en adultos de *N. femorata* alimentados con una dieta de baja calidad relacionada con el tipo de tejido de la planta (fruto maduro o cladodio).

En coreídos, la respuesta en la morfología de los armamentos sexuales ha sido analizada por medio de morfometría tradicional (Eberhard, 1998; Miller et al., 2016; Allen y Miller, 2017), la cual consiste en mediciones de distancias, áreas y razones (i.e. relaciones entre medidas) de la estructura de interés, lo cual brinda información sobre el tamaño, pero no sobre la forma del carácter morfológico analizado (Zelditch et al., 2012; Adams et al., 2013). Una alternativa metodológica es la morfometría geométrica, la cual permite hacer comparaciones de estructuras biológicas homólogas mediante el análisis de coordenadas geométricas y detectar las regiones anatómicas en las que se localizan los cambios producidos por las condiciones externas (Adams et al., 2013; Mitteroecker y Gunz, 2009), por lo que representa una herramienta útil para cuantificar los cambios de la forma y el tamaño de los caracteres sexuales secundarios en diferentes condiciones de estrés.

La morfometría geométrica ha sido empleada para cuantificar y evaluar diferencias en la expresión de los caracteres sexuales secundarios en insectos, separando los componentes de variación en el tamaño y la forma de dichos caracteres, y permitiendo asociar los niveles de expresión del dimorfismo a condiciones variables del desarrollo como la temperatura

(Ospina-Garcés et al. 2021), el tipo de hábitat (Souza et al., 2018), o la elevación (Hernández-L. et al., 2010). Al abordar la forma de manera independiente al tamaño, es posible hacer comparaciones anatómicas entre las estructuras y detectar cuáles son las zonas que presentan variación, así como vincularla con el desempeño de su función (Zelditch et al., 2012).

La obtención de datos se basa en la ubicación de un conjunto de marcas y semimarcas que conforman una configuración geométrica, las cuales describen en conjunto la forma de una estructura (Zelditch et al., 2012; Adams et al., 2013). En cuanto a las marcas, estas corresponden a puntos discretos anatómicos de referencia que deben cumplir con los criterios de homología posicional, cobertura adecuada de la forma, repetitividad y consistencia de la posición relativa. Por otra parte, las semimarcas son puntos que permiten capturar las curvas de una estructura, pero se ubican de manera equidistante y no cumplen con el criterio de homología posicional (Zelditch et al., 2012; Benítez, 2015).

Los métodos de morfometría geométrica han sido utilizados para estudiar el dimorfismo sexual en diferentes especies de insectos. Por ejemplo, Vesović et al. (2019) analizaron el dimorfismo sexual de la forma y el tamaño corporal, así como la alometría en *Carabus (Procrustes) coriaceus* subsp. *cerisyi* Dejean y *C. (Morphocarabus) kollari* Palliardi (Coleoptera: Carabidae). También, se ha evaluado la respuesta de características asociadas al vuelo y la selección sexual en *Coenagrion puella* L. (Odonata: Coenagrionidae) frente a ambientes urbanizados (Tüzün et al., 2017). Por su parte, Budečević et al. (2021) analizaron el dimorfismo sexual y la modularidad en *Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptera: Chrysomelidae). En este sentido, la morfometría geométrica brinda una aproximación útil para evaluar la respuesta en la expresión de los caracteres sexuales secundarios frente a la variación ambiental.

En la selva baja caducifolia, la disponibilidad de recursos alimenticios para los insectos fitófagos varía de manera marcada entre temporadas. Durante la temporada seca, la mayoría de las especies leñosas pierden parcial o totalmente su follaje, lo que reduce drásticamente la oferta de tejido vegetal y modifica la calidad nutricional del recurso disponible; en contraste, durante la temporada de lluvias el restablecimiento del follaje y el incremento en la actividad fisiológica de las plantas generan un aumento en la cantidad y calidad del alimento (Coley y

Barone., 1996; Trejo, 2005; Rzedowski, 2006). En particular, se ha documentado que las hojas jóvenes producidas durante la temporada de mayor humedad tienen más concentración de nitrógeno y una menor inversión en defensas estructurales y químicas, por lo que se convierten en recursos de mejor calidad para los herbívoros (Marquis, 1984; Coley y Barone, 1996), en contraste, la escasez de follaje a lo largo de la sequía limita tanto la disponibilidad como la calidad del alimento (Janzen, 1988).

Esta variación estacional afecta a insectos como *Acanthocephala alata*, que en la zona de estudio se ha observado alimentándose principalmente del tejido de *Ampelocissus acapulcensis* (K. Aguilar, com. pers., Ejido La Tigra, Puente de Ixtla, Morelos, octubre 2023; Campos, 2025). Una planta cuya fenología está influenciada por la estacionalidad, con tallos que emergen durante la sequía, con una fructificación que ocurre antes del inicio de las lluvias y una producción de hojas jóvenes que se intensifica únicamente cuando las precipitaciones son constantes (Campos, 2025), por lo tanto, *A. alata* enfrenta una marcada variación temporal en la disponibilidad y calidad del alimento, dependiendo del momento en que completa su desarrollo. Los individuos que se desarrollan durante la temporada seca encuentran recursos más escasos y de menor calidad, mientras que aquellos que lo hacen durante la temporada de lluvias acceden a tejidos más tiernos y nutritivos, lo que podría influir directamente en la expresión de caracteres morfológicos dependientes de la condición como los armamentos sexuales, dado que la dinámica de los insectos fitófagos suele estar estrechamente sincronizada con los pulsos de producción foliar en ambientes estacionales (Wolda, 1988; Aide, 1992).

Si bien se ha evaluado el efecto de los cambios estacionales de la disponibilidad del recurso alimenticio sobre el tamaño de los caracteres sexuales secundarios en coreídos, aún no se ha considerado cómo este tipo de estrés puede modificar la forma y el tamaño de las patas posteriores en ambos sexos. Por estas razones, en el presente capítulo se propone implementar un protocolo de morfometría geométrica para evaluar la expresión del dimorfismo sexual en caracteres sexuales secundarios y una estructura somática de *Acanthocephala alata* (Burmeister), una especie de coreído que se desarrolla en dos temporadas diferentes (secas y lluvias) con disponibilidad variable de recursos alimenticios en la selva baja caducifolia.

## **Hipótesis**

Se ha demostrado que los cambios en la disponibilidad de alimento influyen directamente en la condición (i.e. fitness) de los individuos y el grado de diferenciación de caracteres sexuales secundarios entre machos y hembras en Coreidae (Miller et al., 2016). Teniendo en cuenta lo anterior y considerando la variación temporal en la oferta de recurso alimenticio para los coreídos en la selva baja caducifolia, se espera que una disponibilidad baja de recursos (en temporada seca) reduzca el grado de expresión del engrosamiento del metafémur y la expansión foliácea de la metatibia (caracteres sexuales secundarios) en individuos de *Acanthocephala alata*; por otra parte, se espera que la expresión de estos caracteres sea mayor (i.e. que haya mayor diferenciación entre sexos) cuando incrementa la disponibilidad de recurso alimenticio durante la temporada de lluvias. Se espera que el pronoto, como carácter somático, no presente diferencias entre sexos.

## **Objetivo**

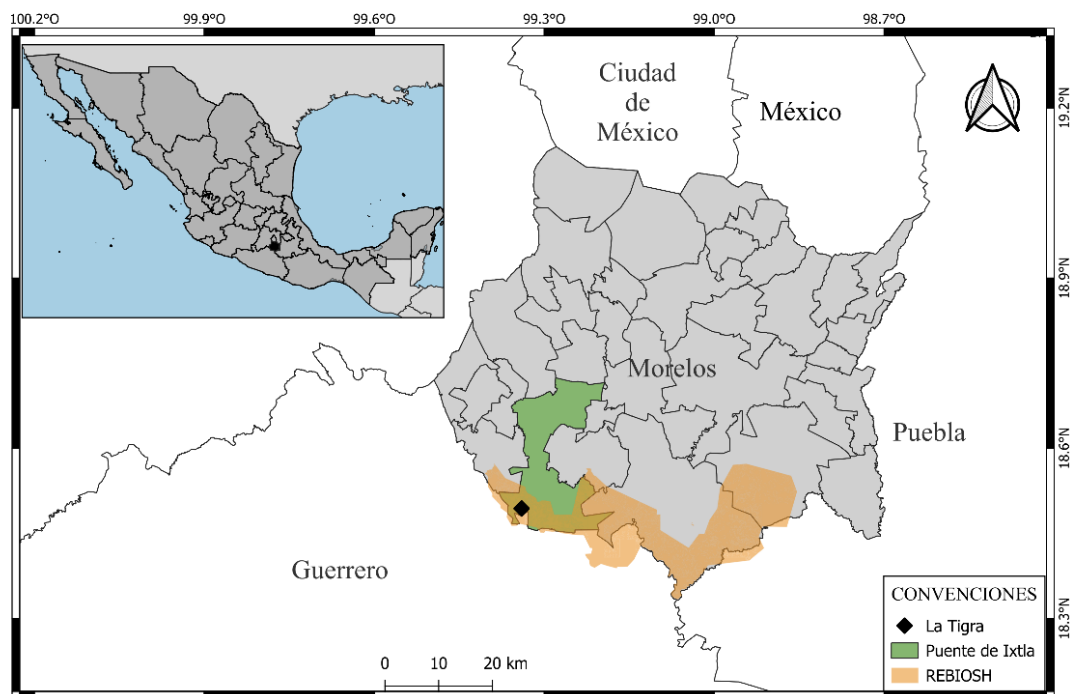
Con base en una dieta con disponibilidad variable de recurso alimenticio, durante las temporadas de secas y lluvias, en la selva baja caducifolia del estado de Morelos, México, determinar la expresión del dimorfismo sexual en el tamaño y la forma de los caracteres sexuales secundarios presentes en el metafémur y la metatibia, y comparar la variación morfológica con un carácter somático (pronoto) en individuos de *Acanthocephala alata*.

## **Materiales y métodos**

### **Sitio de muestreo**

Las recolectas de los adultos de *A. alata* se llevaron a cabo entre junio de 2023 y junio de 2025 en la selva baja caducifolia del ejido La Tigra, Puente de Ixtla, Morelos (18° 31' 33" N 99° 19' 56" W), el cual se encuentra dentro de los límites de la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla (REBIOSH), la ubicación de la localidad de estudio está indicada en el mapa (Figura 2), elaborado en QGIS 3.40.0 (QGIS.org, 2025). El lugar presenta un clima cálido subhúmedo, con una temperatura promedio de 26°C y un rango de precipitación anual entre 1,000 y 1,200 mm (CONANP, 2005; INEGI, 2010). En la zona convergen el bosque de encino y la selva baja caducifolia, esta se caracteriza por la presencia de árboles de alturas

reducidas, que alcanzan tamaños de ente 4 y 15 m, dentro de las especies que dominan el paisaje se encuentran las fabáceas *Conzattia multiflora* Standl., *Lysiloma acapulcense* Kunth, *L. divaricata* Benth y algunas especies de la familia Burseraceae (CONANP, 2005; Flores et al, 2024).



**Figura 2.** Localización del área de estudio en La Tigra, Puente de Ixtla, Morelos.

### Recolecta de ejemplares

Se recolectó un total de 87 individuos de *A. alata* en estado de adulto, siete machos y diez hembras en la temporada de secas y 27 machos y 34 hembras en lluvias. La captura se realizó de manera manual y por medio de redes entomológicas sobre plantas de *Ampelocissus acapulcensis*. Dos recolectores completaron un esfuerzo de muestreo de 12 horas en la temporada de lluvias y 20 horas en temporada de secas. Los muestreos se realizaron hacia el final de las temporadas de secas y lluvias, garantizando así el desarrollo completo de *A. alata* durante cada estación climática, si bien no se conoce la duración del ciclo de vida de la especie, se ha reportado que el desarrollo de otra especie del género, *A. terminalis* (Dallas), tiene un periodo de dos meses aproximadamente (Yonke y Medler, 1969). Los ejemplares

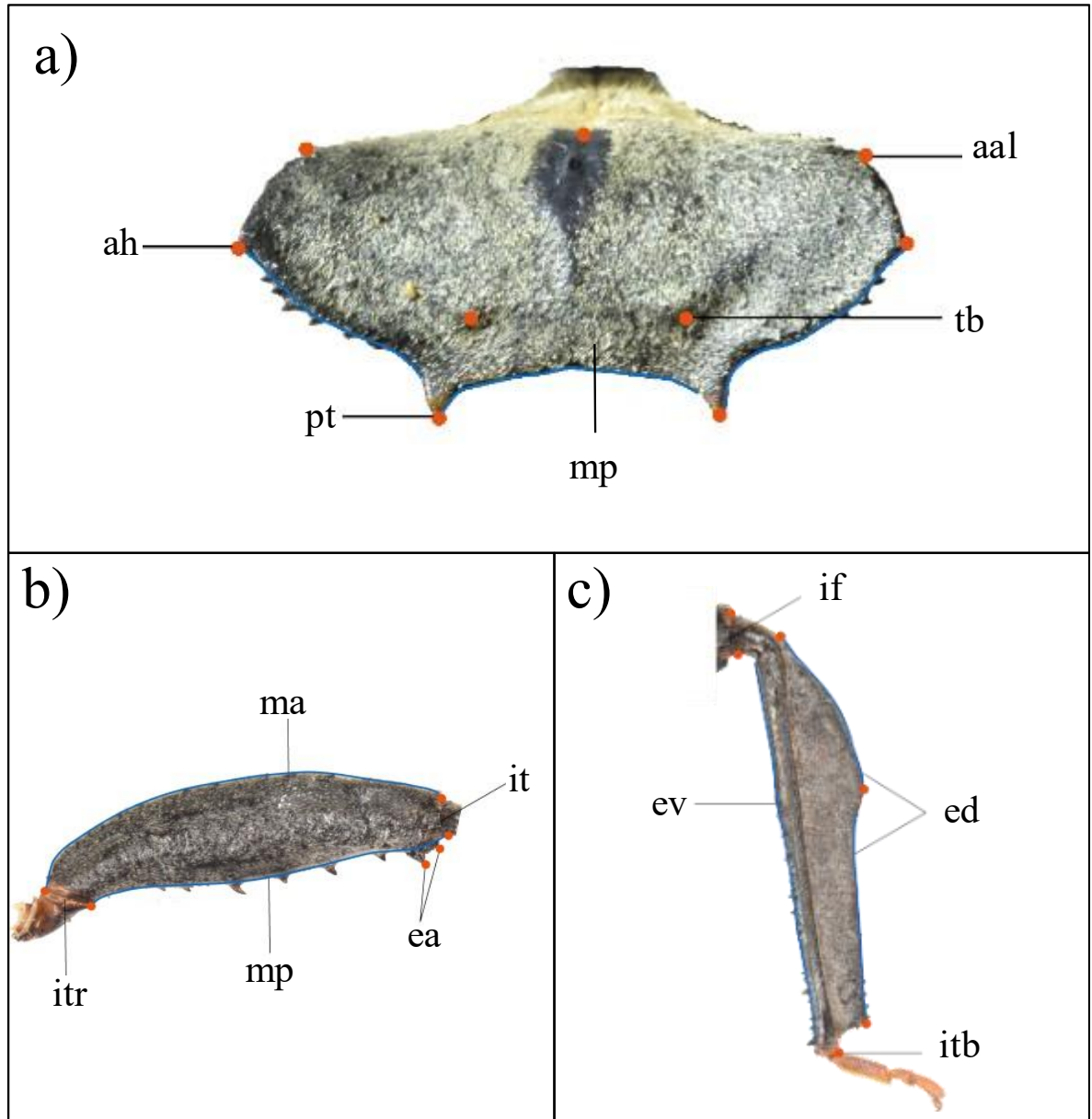
recolectados fueron sacrificados en alcohol al 70% y se trasladaron al Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, donde se montaron en alfiler entomológico.

### **Obtención de fotografías y digitalización de marcas y semimarcas**

Se tomaron fotografías digitales de los ejemplares adultos recolectados utilizando una cámara NIKON D5600 con un objetivo macro adaptado. Se removió la pata posterior derecha de cada ejemplar, y se fotografió en vista lateral. Se incluyeron fotografías del pronoto en vista dorsal, ya que se ha encontrado que esta estructura es un buen indicador del tamaño corporal (Eberhard, 1998; Gillespie et al., 2014; Miller et al., 2016).

A partir de las fotografías obtenidas y mediante el uso del software TpsDig 2.32 (Rohlf, 2018), se digitalizaron conjuntos de marcas sobre puntos anatómicos de referencia, así como semimarcas equidistantes para describir la variación en los contornos de las estructuras, con lo que se generó una matriz de coordenadas de dos dimensiones (x,y) que describen, en conjunto, la forma de las estructuras estudiadas. Para el pronoto se seleccionó una configuración de nueve marcas (Figura 3a); una en la parte anterior de la mancha del disco central y una en cada una de las siguientes estructuras a cada lado de la línea media: ángulo anterolateral, ángulo humeral, tubérculo del lóbulo posterior y ápice del proceso triangular del margen posterior. Además, se incluyeron 20 semimarcas que describen el contorno del margen posterior. En el metafémur se ubicaron seis marcas: dos en los puntos de inserción al trocánter, dos en la inserción de la tibia y dos en las espinas apicales del margen posterior, así como 26 semimarcas que describen los márgenes posterior y anterior (Figura 3b). Para la metatibia se ubicaron siete marcas: dos en los puntos de inserción al metafémur, dos en los puntos de inserción al tarso basal, uno a cada extremo (proximal y distal) de la expansión foliácea interna y el último en el inicio de la muesca del tercio basal, así como 38 semimarcas que describen los contornos de las expansiones foliáceas dorsal y ventral (Figura 3c).





**Figura 3.** Configuraciones geométricas seleccionadas para distintas estructuras de la especie *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae). a) pronoto (vista dorsal), b) metafémur (vista lateral), c) metatibia (vista lateral). aal = ángulo anterolateral, ah = ángulo humeral, ea = espinas apicales, ed = expansión dorsal, ev = expansión ventral, if = inserción al metafémur, it = inserción de la tibia, itb = inserción del tarso basal, itr = inserción al trocánter, ma = margen anterior, mp = margen posterior, pt = proceso triangular, tb = tubérculo.

## Obtención de datos morfométricos

Se implementó un protocolo de morfometría geométrica para analizar la variación del tamaño y la forma de los metafémures, las metatibias y el pronoto de los machos y las hembras de *A. alata*. Con base en lo propuesto por Mitteroecker y Gunz (2009), el protocolo incluyó la implementación de tres pasos: 1) la digitalización de marcas homólogas y semimarcas que describen contornos homólogos en fotografías de los especímenes, 2) la eliminación de los efectos de la escala y los parámetros de rotación y posición y 3) el análisis de los datos por medio de métodos multivariados con los que se puede interpretar la relación entre las variables morfométricas y el efecto de covariables o factores (Mitteroecker y Gunz, 2009), en este caso el sexo y la temporada.

A partir de las configuraciones geométricas se obtuvieron descriptores de tamaño y forma para realizar comparaciones entre temporadas y sexos. Para evaluar el dimorfismo sexual y el efecto de la temporada se implementó un protocolo de análisis de morfometría geométrica en dos dimensiones. Para eliminar los efectos de la escala, la posición y la orientación se realizó un análisis Generalizado de Procrustes (AGP) para las marcas y una reducción de las distancias mínimas de Procrustes para las semimarcas en conjunto, sobre cada contorno, utilizando la función *gpagen*, esto con el fin de eliminar la varianza morfológica que no es biológicamente interpretable y comparar la forma entre diferentes grupos (Mitteroecker y Gunz, 2009). Se utilizó la escala para calcular el tamaño centroide (TC), que es una medida que representa el tamaño de la estructura y equivale a la raíz cuadrada de la suma de los cuadrados de las distancias entre cada coordenada y el centroide de la estructura (Zelditch et al., 2012).

## Análisis de datos

Para ordenar la varianza morfológica e identificar fuentes de variación en las configuraciones geométricas se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con la función *gm.prcomp*; de este análisis se obtuvieron rejillas de deformación de las formas extremas de los primeros dos componentes principales respecto a la forma promedio. Estas rejillas permitieron detectar los cambios morfológicos de *A. alata* para cada estructura en relación con el sexo y la temporada. Adicionalmente, con la función *permudist* se calcularon las

distancias Procrustes entre grupos y su significancia para cuantificar qué tanto se separan los grupos en el espacio morfométrico; estas corresponden a las distancias entre formas calculadas en función del desplazamiento de las marcas de una configuración. Para evaluar estadísticamente la expresión del dimorfismo sexual se consideraron como variables de respuesta a la forma y el tamaño de los metafémures, las metatibias y el pronoto, y como variables predictoras a la temporada y el sexo. Para esto se usaron modelos de Procrustes ANOVA, los cuales permiten calcular la varianza en la distancia entre formas como un estimador de la suma de cuadrados explicados por cada factor del modelo (Klingenberg y McIntyre, 1998). Primero se evaluó el efecto del TC y la temporada sobre la forma, anidando las comparaciones dentro de cada sexo ( $forma \sim TC + sexo:temporada$ ). Posteriormente, con el fin de determinar si la expresión del dimorfismo sexual cambia entre temporadas también se probaron modelos por cada temporada para el metafémur y la metatibia ( $forma \sim TC * sexo$ ). Los modelos de Procrustes ANOVA fueron realizados con la función *procD.lm*.

Para evaluar la significancia de las diferencias morfológicas entre sexos y temporadas se realizó un análisis de variables canónicas (AVC), utilizando los primeros cinco componentes principales (CPs) que explicaron el 95.19, 91.15 y 73.31% de la varianza para el metafémur, la metatibia y el pronoto, respectivamente. Con la función *lda* se evaluó la reclasificación de los grupos *sexo:temporada*; con este análisis es posible maximizar las distancias entre grupo, así como calcular las distancias de Mahalanobis y sus significancias a partir de la varianza en las formas.

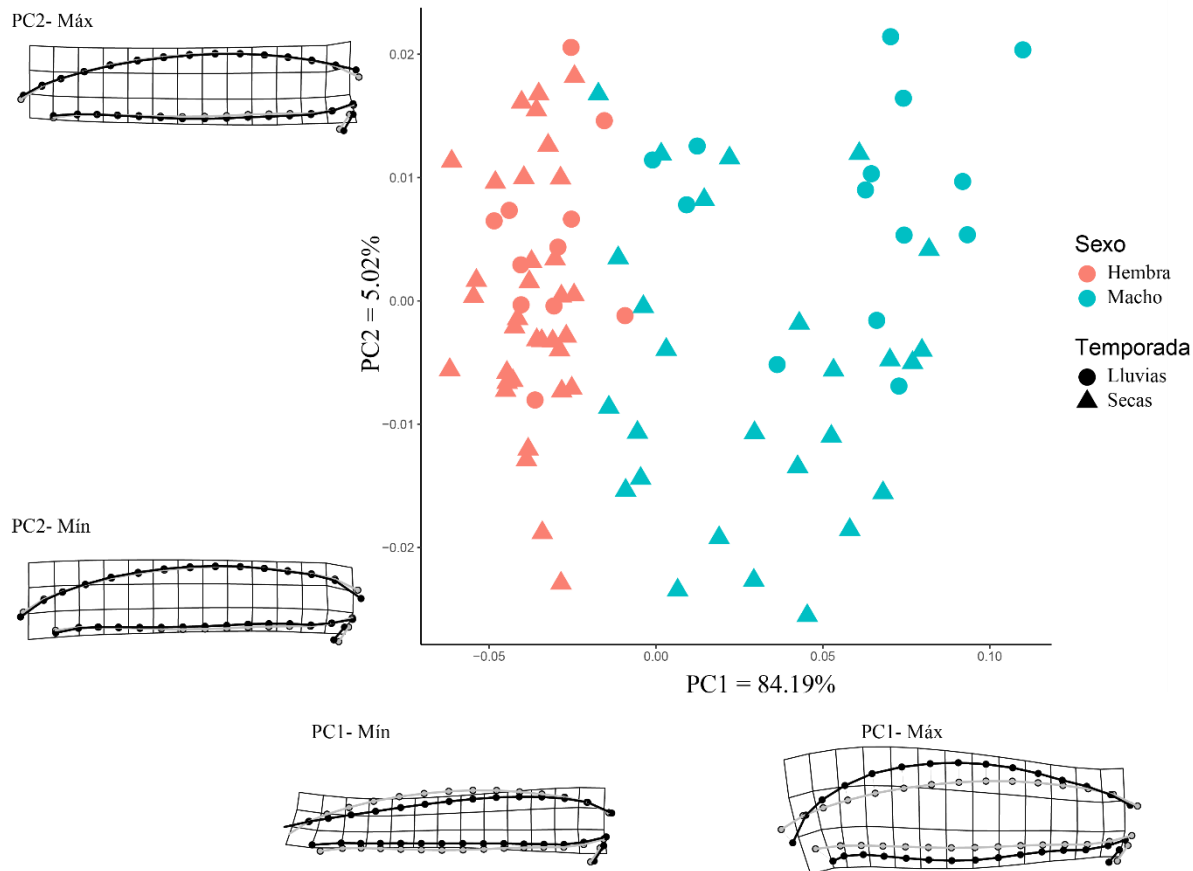
La variación de los TCs de cada estructura entre sexos y temporadas fue analizada con un modelo lineal. Para asignar la significancia del estadístico de prueba se realizó un modelo lineal de permutaciones aleatorias de los residuales ( $TC \sim sexo:temporada$ ) mediante la función *lm.rpp*. Adicionalmente, se evaluaron cambios en las tendencias alométricas de cada estructura mediante regresiones de la forma de cada configuración geométrica sobre su TC y regresiones del TC de cada carácter sexual secundario (metatibia y metafémur) sobre el TC del carácter somático ( $TC_{(caracter\ sexual)} \sim TC_{(caracter\ somático)}$ ) para cada sexo y temporada. Los análisis se realizaron en los paquetes geomorph 4.0.10 (Adams et al., 2025), RRPP (Collyer y Adams, 2024), Morpho (Schlager et al., 2025) y MASS (Venables y Ripley, 2002) de la plataforma estadística R versión 4.5.1 (R Core Team, 2025).

## Resultados

### Descripción de la varianza morfológica de las patas posteriores y el pronoto de *Acanthocephala alata* entre temporadas

El morfoespacio de los componentes principales recuperó tendencias de varianza morfológica entre sexos para los caracteres sexuales secundarios. El CP1 del metafémur explicó el 84.19% y el CP2 el 5.02% de la varianza en la forma, por lo que la mayor diferencia en las formas entre individuos se encuentra en el primer eje. Se evidenció la separación entre sexos en el CP1. En cuanto a la temporalidad, los machos de la temporada lluviosa se encontraron más concentrados en el morfoespacio, en la dirección positiva del CP2. En los machos, la deformación comparada con la forma promedio muestra un engrosamiento dorsal que en las hembras no se ve pronunciado (Figura 4). Esta diferenciación también depende de la temporada.

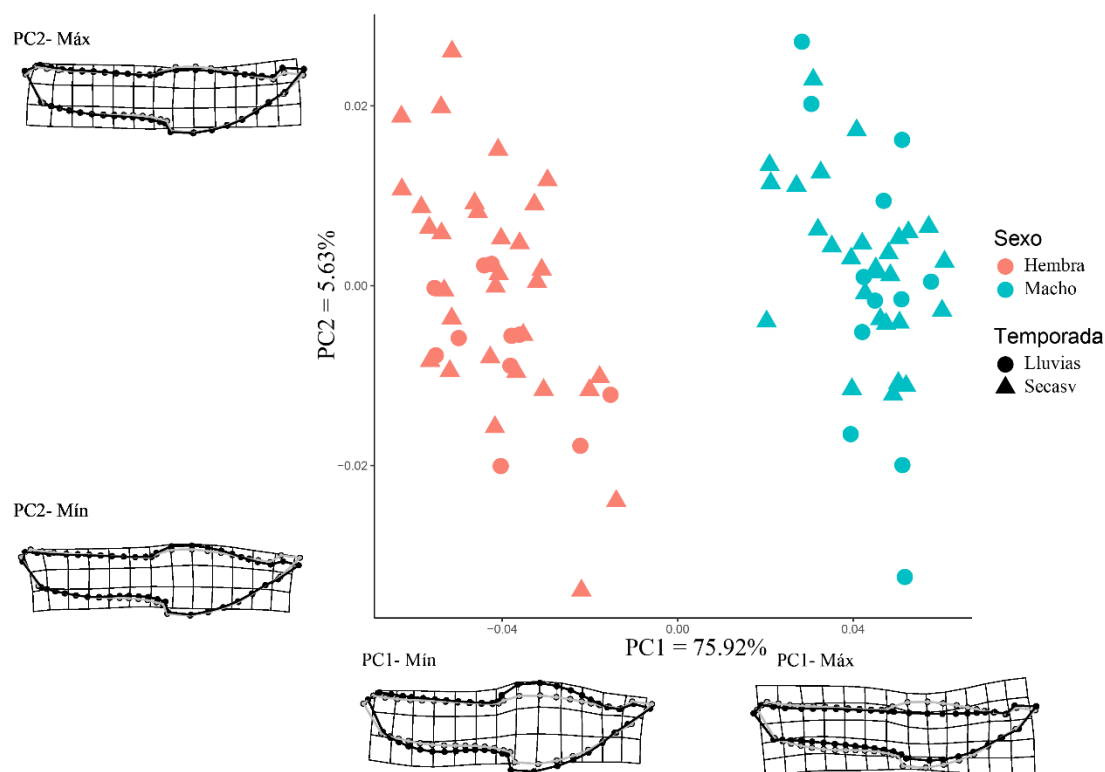
Las distancias entre los promedios de forma del metafémur, para los sexos, mostraron variación entre temporadas. La distancia Procrustes entre sexos en la temporada de secas fue significativa (Dist = 0.09,  $p = 0.001$ ), pero en lluvias no (Dist = 0.062,  $p = 0.099$ ; **Error! No se encuentra el origen de la referencia.**), lo cual indica que el dimorfismo sexual de la forma es más marcado en la temporada de secas. Las rejillas de deformación del CP1 mostraron que el cambio más pronunciado ocurre en la zona media del metafémur, en la que los machos presentan un engrosamiento más marcado. Las rejillas del CP2 muestran que algunos machos y hembras de la temporada seca mostraron que el cambio se concentró en las espinas apicales del metafémur.



**Figura 4.** Gráfico del componente principal CP1 y CP2 para la forma del metafémur posterior de hembras y machos de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México. Las rejillas de deformación muestran las formas extremas de cada CP (negro) respecto al promedio de forma (gris).

En el caso de la metatibia, también se recuperaron las tendencias de variación morfológica entre sexos. El CP1 también explicó la mayor parte de la varianza, con un valor de 75.92%, mismo que fue de 5.63% para el CP2. Al igual que con el metafémur, ambos sexos se encuentran separados en el morfoespacio a lo largo del CP1, mientras que en el CP2 se encontró mayor variabilidad entre los machos que entre las hembras, sin embargo, no hay divergencia respecto a la temporada en ningún sexo. El cambio de forma entre machos y hembras está marcado por la presencia de la expansión foliácea interna de las hembras (Figura 5).

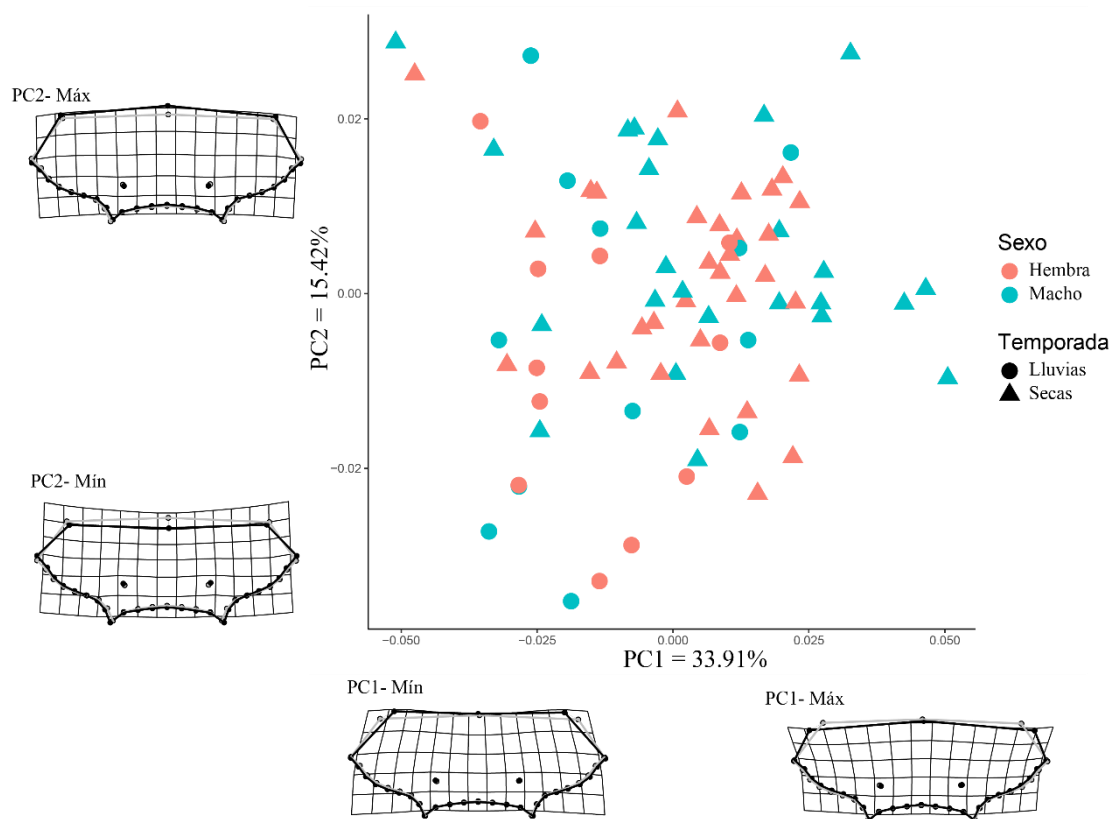
Las distancias entre los promedios de forma de la metatibia, entre sexos, fueron significativas en ambas temporadas. Para esta estructura, en la temporada de lluvias se encontró un dimorfismo ligeramente mayor ( $\text{Dist} = 0.087$ ,  $p = 0.001$ ) que en secas ( $\text{Dist} = 0.086$ ,  $p = 0.02$ ), dichas diferencias se mantuvieron constantes entre temporadas, sin detectarse una diferencia significativa entre temporadas para cada sexo (Tabla 1).



**Figura 5.** Gráfico del componente principal CP1 y CP2 para la forma de la tibia posterior de hembras y machos de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México. Las rejillas de deformación muestran las formas extremas de cada CP (negro) respecto al promedio de forma (gris).

El pronoto no presentó dimorfismo sexual ni diferenciación entre temporadas. El morfoespacio construido para esta estructura mostró que el CP1 explicó el 33.91 % de la varianza y el CP2 el 15.42%; sin embargo, hay algunos especímenes (tanto hembras como machos) que se alejan de la forma promedio, donde la deformación es más marcada en la parte anterior de la estructura. Las rejillas de deformación en los dos primeros ejes de variación corresponden a machos de *A. alata* y no se encontró un patrón claro de

diferenciación entre los especímenes con respecto al sexo y la temporada de recolecta (Figura 6., Tabla 1).



**Figura 6.** Gráfico del componente principal CP1 y CP2 para la forma del pronoto hembras y machos de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México. Las rejillas de deformación muestran la variación de la forma sobre los dos primeros CPs (negro) respecto al promedio de forma (gris).

**Tabla 1.** Distancias Procrustes entre hembras y machos de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México. La diagonal inferior corresponde a las distancias y la diagonal superior a los valores de significancia para cada distancia. Los valores significativos de  $p$  se indican con asteriscos (\*).

| <b>Metafémur</b> |                                 |                                  |                               |                                |
|------------------|---------------------------------|----------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|
|                  | <b>Macho:</b><br><b>Lluvias</b> | <b>Hembra:</b><br><b>Lluvias</b> | <b>Macho:</b><br><b>Secas</b> | <b>Hembra:</b><br><b>Secas</b> |
| Macho: Lluvias   | -                               | 0.001                            | 0.053                         | 0.001*                         |
| Hembra: Lluvias  | 0.1                             | -                                | 0.022*                        | 0.883                          |
| Macho: Secas     | 0.044                           | 0.062                            | -                             | 0.001*                         |
| Hembra: Secas    | 0.104                           | 0.011                            | 0.066                         | -                              |
| <b>Metatibia</b> |                                 |                                  |                               |                                |
| Macho: Lluvias   | -                               | 0.001*                           | 0.980                         | 0.001*                         |
| Hembra: Lluvias  | 0.087                           | -                                | 0.001*                        | 0.817                          |
| Macho: Secas     | 0.011                           | 0.085                            | -                             | 0.001*                         |
| Hembra: Secas    | 0.089                           | 0.017                            | 0.086                         | -                              |
| <b>Pronoto</b>   |                                 |                                  |                               |                                |
| Macho: Lluvias   | -                               | 0.716                            | 0.124                         | 0.096                          |
| Hembra: Lluvias  | 0.014                           | -                                | 0.003*                        | 0.011*                         |
| Macho: Secas     | 0.018                           | 0.027                            | -                             | 0.296                          |
| Hembra: Secas    | 0.018                           | 0.025                            | 0.012                         | -                              |

### Efecto del sexo y la temporada en la varianza morfológica

Los modelos estadísticos del Procrustes ANOVA mostraron variación significativa entre los sexos para los caracteres sexuales secundarios, pero no para el carácter somático (pronoto). En el caso del metafémur, se encontró un efecto significativo del TC, el sexo y la interacción



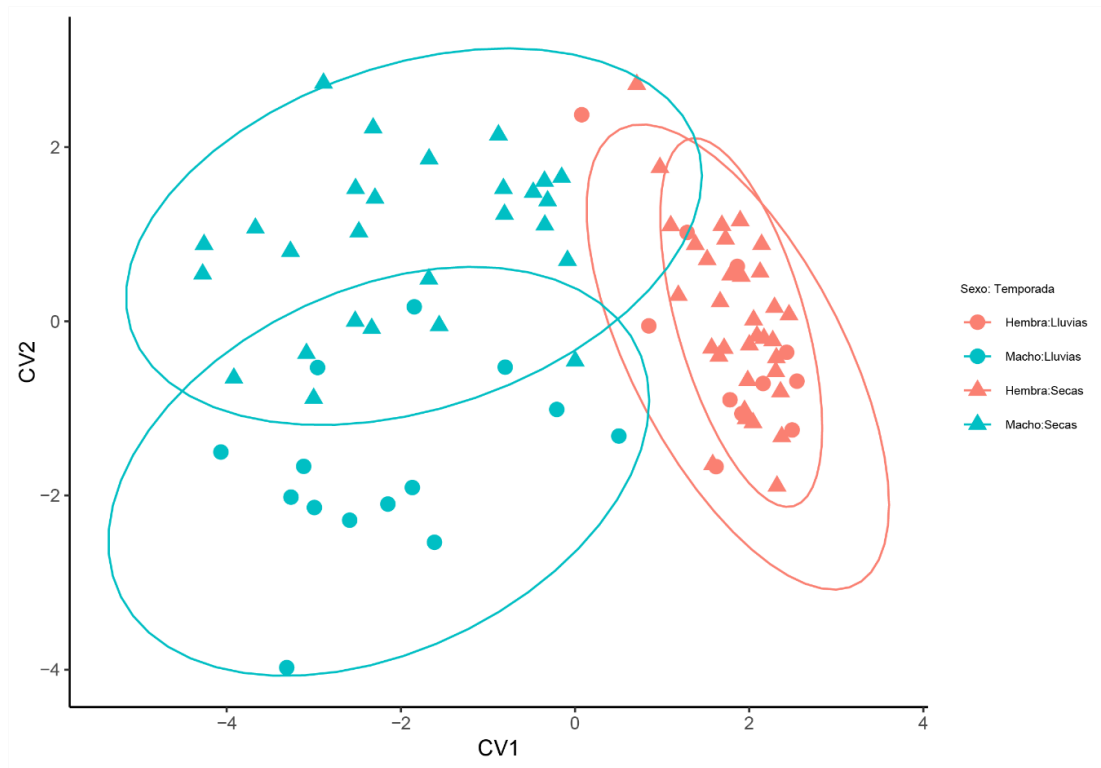
de sexo y temporada, explicando esta última el 17.5% ( $p = 0.001$ ) de la variación entre formas. Con respecto a la metatibia, el TC y la temporada anidada dentro del sexo tuvieron un efecto significativo sobre la variación de la estructura, explicando el 22.6% y 49.9%, respectivamente ( $p = 0.001$ ), siendo el anidamiento el que explicó la mayor proporción de la varianza para esta estructura. Para el pronoto, se encontró que la temporada anidada dentro del sexo tuvo un efecto significativo del 8.5% ( $p = 0.005$ , Tabla 2) sobre la forma, pero el factor de sexo no ( $p = 0.186$ ), por lo que es una estructura que si bien, cambia entre temporadas, el sexo no es el factor que está determinando esta variación (Tabla 1).

**Tabla 2.** Procrustes ANOVA para el efecto del tamaño centroide y la temporada anidada dentro del sexo sobre la forma del metafémur, la metatibia y el pronoto de ambos sexos de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México. Los valores significativos de  $p$  se indican con asteriscos (\*).

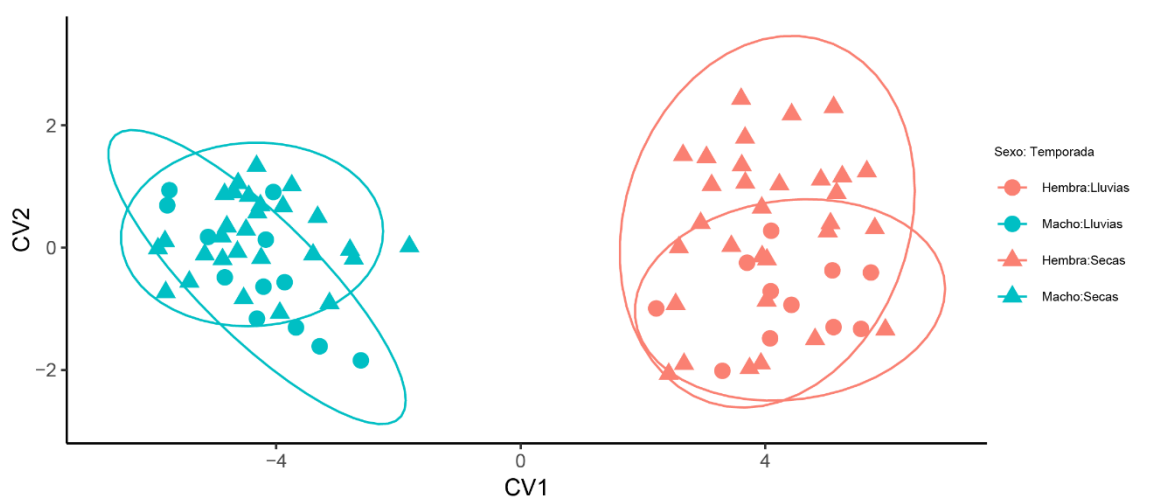
| <b>Metafémur</b> |       |        |    |                |         |       |        |
|------------------|-------|--------|----|----------------|---------|-------|--------|
|                  | SC    | CM     | gl | R <sup>2</sup> | F       | Z     | $p$    |
| TC               | 0.125 | 0.125  | 1  | 0.586          | 198.931 | 4.459 | 0.001* |
| Sexo:            | 0.037 | 0.012  | 3  | 0.175          | 19.822  | 5.202 | 0.001* |
| Temp             |       |        |    |                |         |       |        |
| Residuales       | 0.051 | 0.0006 | 81 | 0.239          |         |       |        |
| Total            | 0.213 |        | 85 |                |         |       |        |
| <b>Metatibia</b> |       |        |    |                |         |       |        |
| TC               | 0.046 | 0.046  | 1  | 0.226          | 63.138  | 3.919 | 0.001* |
| Sexo:            | 0.103 | 0.034  | 3  | 0.499          | 46.526  | 6.071 | 0.001* |
| Temp             |       |        |    |                |         |       |        |
| Residuales       | 0.057 | 0.0007 | 77 | 0.275          |         |       |        |
| Total            | 0.207 |        | 81 |                |         |       |        |
| <b>Pronoto</b>   |       |        |    |                |         |       |        |
| TC               | 0.002 | 0.002  | 1  | 0.017          | 1.407   | 0.836 | 0.202  |
| Sexo:            | 0.009 | 0.003  | 3  | 0.085          | 2.376   | 2.784 | 0.005* |
| Temp             |       |        |    |                |         |       |        |
| Residuales       | 0.094 | 0.001  | 75 | 0.898          |         |       |        |

Las diferencias entre sexos para cada temporada, en los caracteres sexuales secundarios, fueron significativas; sin embargo, en la interacción entre el TC y el sexo mostró diferentes resultados para cada estructura. Para el metafémur se encontraron diferencias significativas entre los sexos en ambas temporadas ( $F_{1,21} > 10.76$ ,  $p = 0.01$ ), siendo mayor la varianza explicada por el sexo en secas ( $R^2 = 0.16$ ) que en lluvias ( $R^2 = 0.11$ ). En el caso de la metatibia también se recuperaron diferencias significativas entre sexos ( $F_{1,21} > 44.48$ ,  $p = 0.01$ ), siendo la varianza explicada por el sexo mayor en lluvias ( $R^2 = 0.57$ ), que en secas ( $R^2 = 0.50$ ).

Las comparaciones estadísticas entre sexos y temporadas mostraron diferencias significativas solo en los caracteres sexuales secundarios. Las tasas de reclasificación correcta obtenidas a partir de los AVCs demostraron que la estructura que refleja mayor discriminación entre los grupos *sexo:temporada* es el metafémur con 0.744, seguido de la tibia con 0.659 y por último el pronoto con 0.453. En la Figura 7, se observa que en general hay una separación entre los sexos, pero en cuanto a las temporadas esta discriminación es más clara solo entre los machos. Las distancias de Mahalanobis detectaron diferencias significativas entre todos los grupos, a excepción de la comparación entre las hembras de ambas temporadas; la mayor distancia se encontró entre los dos grupos extremos (*macho:lluvias* y *hembra:secas*) (**Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). Con el análisis discriminante la metatibia mostró una separación entre machos y hembras, pero no entre temporadas (Figura 8), esto concuerda con las distancias de Mahalanobis calculadas para esta estructura, las cuales solo fueron significativas en las comparaciones entre sexos (Tabla 3).

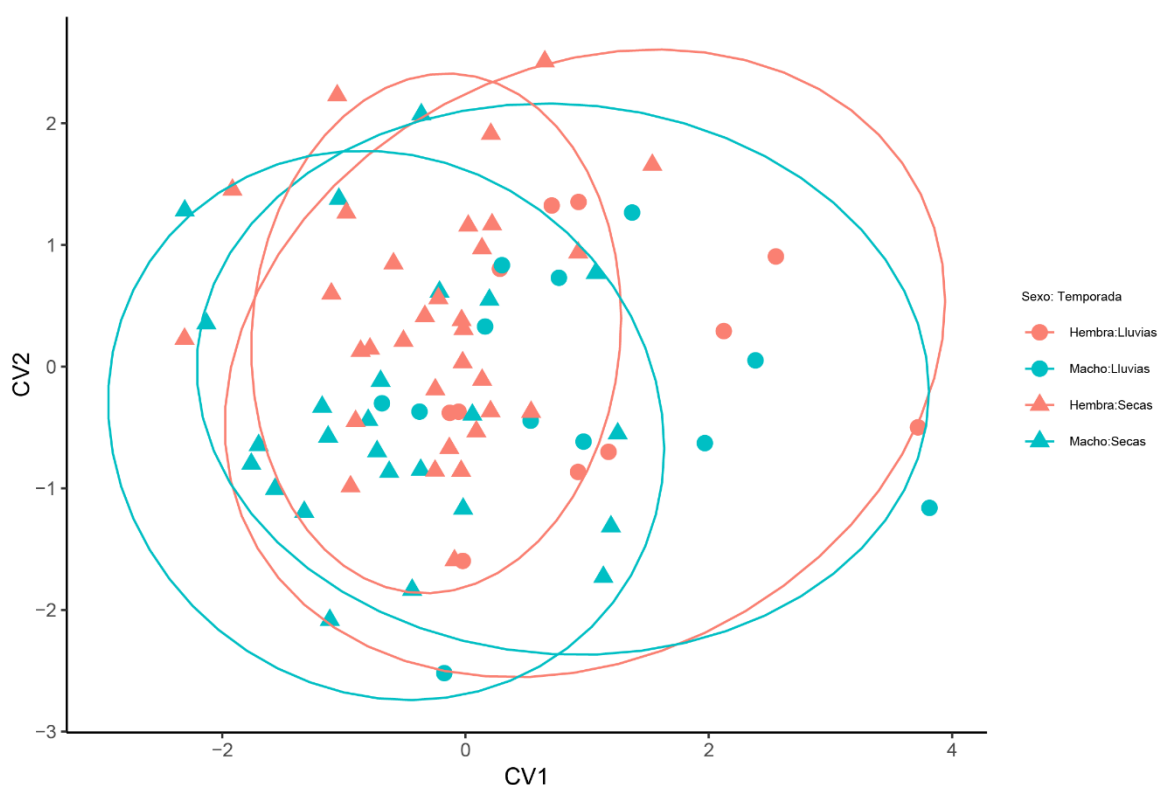


**Figura 7.** Gráfico de los dos primeros ejes canónicos para las formas de los metafémures de hembras y machos de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México.



**Figura 8.** Gráfico de los dos primeros ejes canónicos para las formas de las metatibias de hembras y machos de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México.

En cuanto al pronoto, esta fue la estructura menos efectiva para discriminar los grupos a partir de la forma (Figura 9). Solo las distancias de Mahalanobis para 1) los machos de secas con los demás grupos y 2) las hembras entre temporadas fueron significativas. Además, comparado con el metafémur y la metatibia, las distancias entre formas fueron menores para el pronoto (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).



**Figura 9.** Gráfico de los dos primeros ejes canónicos para las formas de los pronotos de hembras y machos de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México.

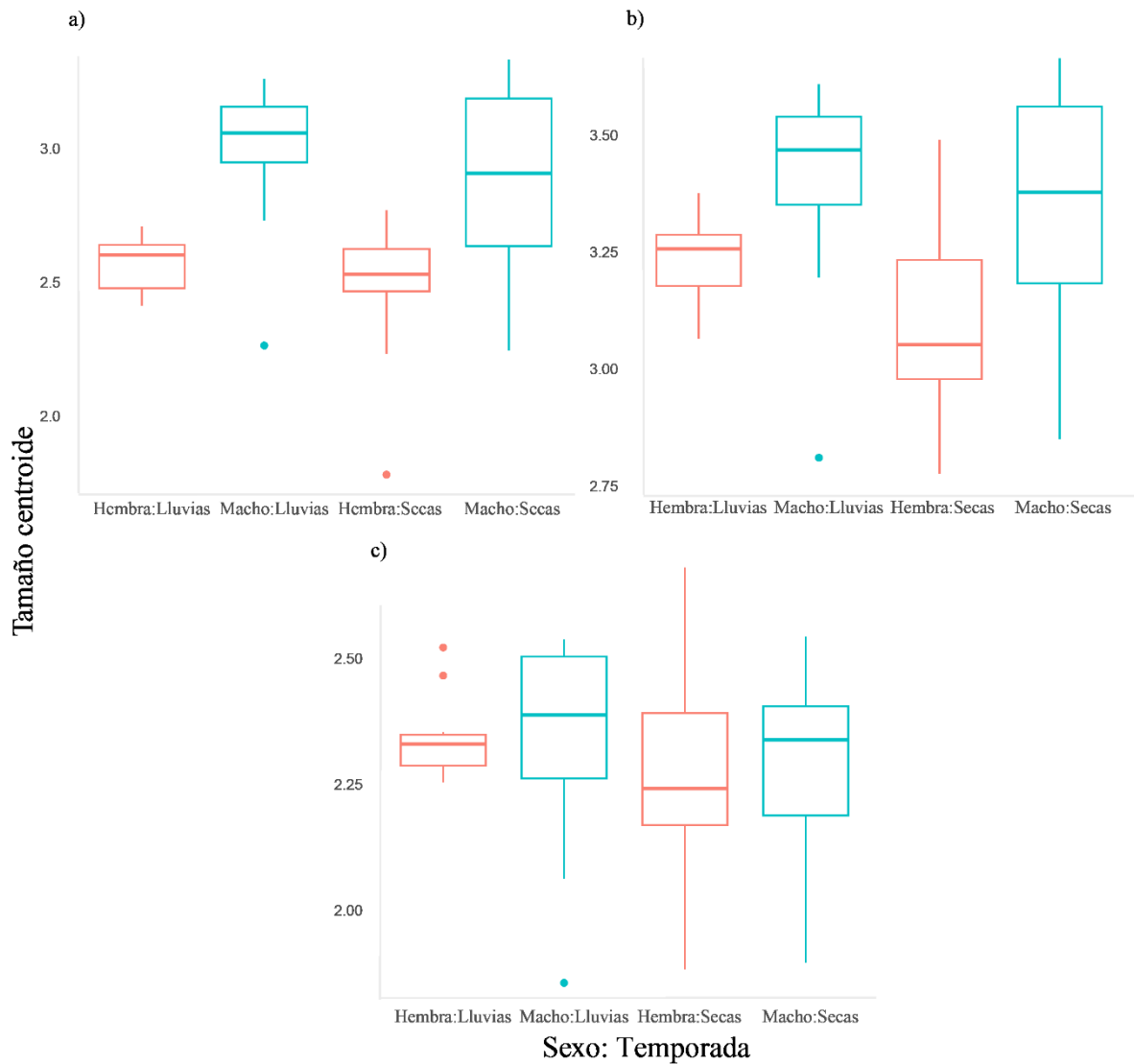
**Tabla 3.** Distancias de Mahalanobis entre las formas de metafémures, metatibias y pronotos de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en dos temporadas (lluvias y secas) en la localidad de La Tigra, Morelos, México. La diagonal inferior corresponde a las distancias y la diagonal superior los valores de significancia para cada distancia. Los valores significativos de  $p$  se indican con asteriscos (\*).

| <b>Metafémur</b>   |                    |                   |                  |                 |
|--------------------|--------------------|-------------------|------------------|-----------------|
|                    | Hembra:<br>Lluvias | Macho:<br>Lluvias | Hembra:<br>Secas | Macho:<br>Secas |
| Hembra:<br>Lluvias | -                  | 0.003*            | 0.844            | 0.001*          |
| Macho: Lluvias     | 4.386              | -                 | 0.001*           | 0.043*          |
| Hembra: Secas      | 0.725              | 4.650             | -                | 0.001*          |
| Macho: Secas       | 4.555              | 2.869             | 4.410            | -               |
| <b>Metatibia</b>   |                    |                   |                  |                 |
| Hembra:<br>Lluvias | -                  | 0.006*            | 0.691            | 0.001*          |
| Macho: Lluvias     | 8.294              | -                 | 0.001*           | 0.906           |
| Hembra: Secas      | 1.373              | 8.189             | -                | 0.001*          |
| Macho: Secas       | 8.627              | 0.679             | 8.434            | -               |
| <b>Pronoto</b>     |                    |                   |                  |                 |
| Hembra:<br>Lluvias | -                  | 0.618             | 0.041*           | 0.004*          |
| Macho: Lluvias     | 0.662              | -                 | 0.068            | 0.012*          |
| Hembra: Secas      | 1.234              | 1.053             | -                | 0.009*          |
| Macho: Secas       | 1.234              | 1.453             | 1.031            | -               |

### Respuesta del tamaño centroide al sexo y la temporada

En cuanto a los tamaños centroides, los metafémures de los machos fueron más grandes que los de las hembras en ambas temporadas, siendo más grandes los metafémures de los machos que se desarrollaron en secas ( $R^2 = 0.413$ ,  $p = 0.001$ ) que aquellos que corresponden a lluvias.

Para la metatibia se repitió este patrón observado entre los sexos, pero con respecto a la temporalidad, en los machos de la temporada de lluvias hubo un mayor tamaño ( $R^2 = 0.316$ ,  $p = 0.001$ ). En el pronoto no hubo diferencias en los tamaños centroides entre sexos ni temporadas ( $R^2 = 0.032$ ,  $p = 0.5$ ) (Figura 10, Tabla 4).



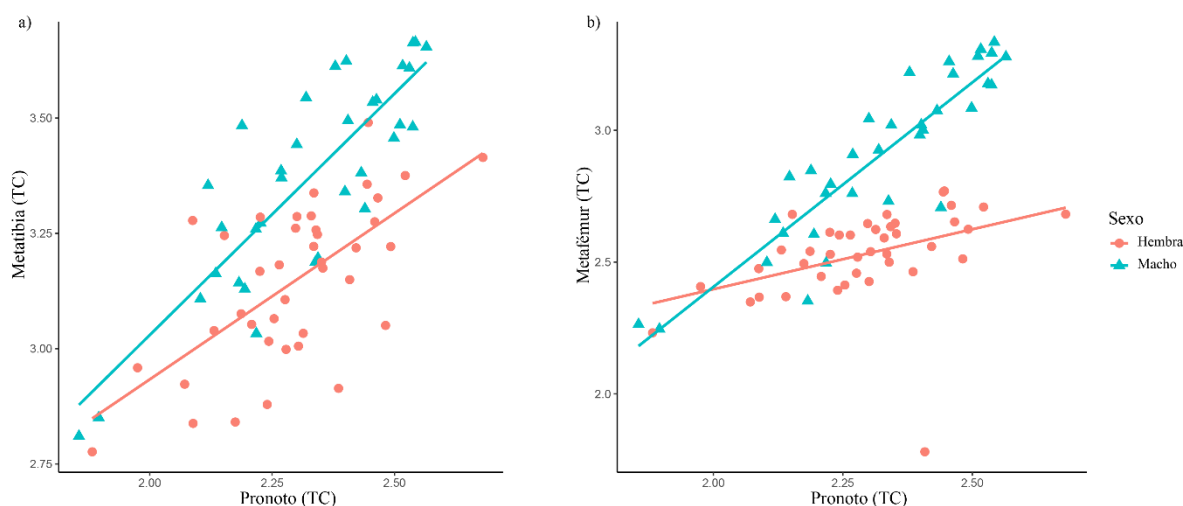
**Figura 10.** Gráfico de cajas y alambres para el tamaño centroide de a) metafémur posterior, b) metatibia posterior y c) pronoto de hembras y machos de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) en temporada de lluvias y secas en la Localidad de La Tigrá, Morelos, México.

**Tabla 4.** Modelo lineal de permutaciones aleatorias de los residuales del tamaño centroide del metafémur, la metatibia y el pronoto de hembras y machos de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) en temporada de lluvias y secas en la Localidad de La Tigra, Morelos, México. Los valores significativos de  $p$  se indican con asteriscos (\*).

| <b>Metafémur</b> |       |       |    |       |        |       |        |
|------------------|-------|-------|----|-------|--------|-------|--------|
|                  | SC    | CM    | gl | $R^2$ | F      | Z     | $p$    |
| Sexo:            |       |       |    |       |        |       |        |
| Temp             | 3.379 | 1.126 | 3  | 0.413 | 19.251 | 5.528 | 0.001* |
| Residuales       | 4.797 | 0.059 | 82 | 0.587 |        |       |        |
| Total            | 8.176 |       | 85 |       |        |       |        |
| <b>Metatibia</b> |       |       |    |       |        |       |        |
| Sexo:            |       |       |    |       |        |       |        |
| Temp             | 1.376 | 0.459 | 3  | 0.316 | 12.005 | 4.516 | 0.001* |
| Residuales       | 2.980 | 0.038 | 78 | 0.684 |        |       |        |
| Total            | 4.357 |       | 81 |       |        |       |        |
| <b>Pronoto</b>   |       |       |    |       |        |       |        |
| Sexo:            |       |       |    |       |        |       |        |
| Temp             | 0.068 | 0.023 | 3  | 0.032 | 0.828  | 0.033 | 0.493  |
| Residuales       | 2.090 | 0.028 | 76 | 0.968 |        |       |        |
| Total            | 2.158 |       | 79 |       |        |       |        |

Al evaluar los patrones alométricos del efecto del TC sobre la variación de la forma, se encontró que, para el metafémur el TC y la interacción con el sexo y la estación tuvieron un efecto significativo del 58.6 y 3% ( $p = 0.001$ ), respectivamente, lo que sugiere que, a nivel global, las pendientes alométricas varían; sin embargo, ninguna de las comparaciones pareadas entre los ángulos de las pendientes de cada grupo (*sexo:estación*) fue significativa ( $p > 0.05$ ). En el caso de la metatibia, el TC sí tuvo un efecto significativo sobre la forma ( $R^2 = 22.6$ ,  $p = 0.001$ ), pero la interacción con el sexo y la estación no ( $p > 0.05$ ), lo que indica que las pendientes alométricas son similares entre los grupos.

Al comparar la relación entre el tamaño corporal (TC pronoto) y el tamaño de los caracteres sexuales secundarios, se encontró que, para ambas estructuras, el tamaño corporal tuvo un efecto significativo (metafémur:  $R^2 = 0.376$ ,  $p = 0.001$ , metatibia:  $R^2 = 0.485$ ,  $p = 0.001$ ). Por otra parte, la interacción entre el tamaño corporal y el sexo difirió entre estructuras; para el metafémur fue significativa, explicando el 8.7% de la varianza ( $p = 0.001$ ), lo que indica que las pendientes entre sexos difieren, siendo más pronunciada en machos (Figura 11a). En contraste, en la metatibia la interacción no fue significativa ( $p = 0.095$ ), por lo que, en esta estructura, el tamaño corporal afecta de manera similar a ambos sexos (Figura 11b).

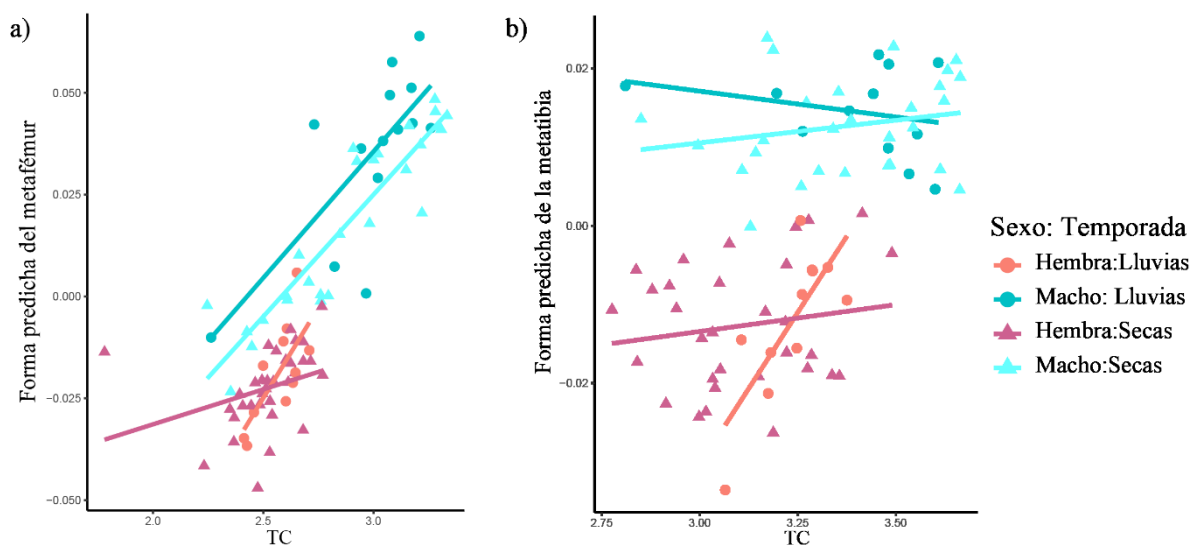


**Figura 11.** Relación del tamaño centroide (TC) del pronoto *versus* los tamaños centroides de a) metatibia y b) metafémur de machos y hembras de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) en la Localidad de La Tigra, Morelos, México.

El efecto del tamaño sobre la forma de los caracteres sexuales secundarios por temporada fue variable entre caracteres. Para el metafémur el TC explica un porcentaje de varianza morfológica del 57% en secas y en lluvias de 65% ( $F_{1,21} > 61.1$  y  $p = 0.001$ ). La forma de la metatibia también tuvo una relación alométrica significativa del 22.2% en secas y 16.6% en lluvias ( $F_{1,19} > 12.85$  y  $p = 0.001$ ). La interacción entre el sexo y el TC solo fue significativa para ambas estructuras en la temporada de secas ( $R^2 > 0.05$ ,  $F_{1,2} > 11.67$ ,  $p = 0.01$ ). Este resultado se observa en el espacio de la regresión, las pendientes alométricas difieren entre



machos y hembras; en los machos las pendientes entre temporadas son paralelas, mientras que en las hembras la relación es más fuerte en la temporada de lluvias (Figura 12.a).



**Figura 12.** Regresión entre los TC y las formas del a) metafémur y b) la metatibia de machos y hembras de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) en la Localidad de La Tigra, Morelos, México.

## Discusión

La expresión del dimorfismo sexual del metafémur y la metatibia con relación a la estacionalidad marcada de la selva baja caducifolia fue diferente para cada estructura de la chinche *A. alata*. En el metafémur se mostró que hay una mayor diferenciación de la forma entre machos y hembras durante la temporada de secas, mientras que, en la tibia, se conservó la diferencia entre sexos dentro de cada temporada y no hubo variación entre temporadas. Lo anterior sugiere que el metafémur podría ser más sensible que la metatibia a las fluctuaciones en la disponibilidad de recursos que presenta el ecosistema. En el área de estudio la principal oferta de alimento para *A. alata* proviene de los tejidos vegetativos de *Ampelocissus acapulcensis*, los cuales desaparecen durante la sequía, y se desarrollan de nuevo durante la temporada de transición a la temporada de lluvias (Campos, 2025); esto implica un acceso

desigual a este recurso para las chinches entre temporadas. Esta oscilación en el recurso alimenticio representa un estrés para los organismos fitófagos, el cual afecta la expresión de caracteres con dependencia elevada de la condición (Cotton et al., 2006, Miller et al., 2016). Cuando los organismos se desarrollan o viven en condiciones de menor disponibilidad de recursos, incrementa tanto la sensibilidad de los caracteres dependientes de la condición como la competencia por aquellos recursos que permanecen disponibles (Wacker y Amudsen, 2014). En contextos donde el acceso a recursos importantes para la reproducción es limitado (e. g., sitios de alimentación de las hembras), los individuos con armas más desarrolladas y con mayor éxito en combates tienen una mayor ventaja reproductiva (del Sol et al., 2021), lo cual intensifica la selección intrasexual. En cuanto al pronoto, se comprobó que no tiene una respuesta diferencial asociada al sexo, demostrando que es una estructura que permite comparar la respuesta de los caracteres sexuales secundarios con la variabilidad de los caracteres somáticos.

### **Respuesta del dimorfismo sexual del metafémur a la variabilidad de la disponibilidad de recursos**

Se encontró que el metafémur de los machos y las hembras responde de manera diferencial entre temporadas. En el caso de los machos, al ser esta una estructura que no solo es empleada en la locomoción y la defensa de las áreas de alimentación, sino también en la competencia intrasexual durante los enfrentamientos, hay una mayor presión de selección sobre la estructura, comparado con las hembras (Andersson, 1994; Eberhard, 1998; Somjee, 2021). La demanda en términos de energía y biomasa para el crecimiento y mantenimiento de esta estructura es más elevada para los machos que para las hembras, las cuales a pesar de presentar conductas agresivas en las que se ven involucradas las patas posteriores, no hay un efecto directo sobre su éxito reproductivo relacionado con la morfología de los metafémures (Shine, 1989). Sin embargo, es posible que las hembras obtengan beneficios indirectos al preferir aparearse con machos que presentan metafémures más desarrollados, ya que esta característica podría reflejar la calidad genética o la condición corporal del macho, repercutiendo así en la viabilidad de la descendencia.

Las diferencias en las presiones de selección también se vieron reflejadas en el TC de los metafémures, presentando una mayor variación en los machos durante la temporada de secas. Esto podría explicarse porque la competencia intrasexual por acceso al alimento entre machos se intensifica en esta temporada debido a la reducción de la disponibilidad del recurso, lo que provoca un aumento en la densidad poblacional de hembras y machos que se concentran más alrededor de las zonas donde hay alimento disponible. Por el contrario, en la temporada con precipitaciones, hay más recurso disponible, ya que se reduce el estrés hídrico para las plantas, lo cual permite el inicio de la producción de hojas jóvenes (Aide, 1992; Coley y Barone, 1996; Neves et al., 2014), permitiendo que la distribución de los individuos sea menos concentrada y los machos con metafémures menos desarrollados (con formas menos complejas y de menores tamaños) tengan más oportunidades de cópula (Nelson, 1995; Punzalan et al., 2010; McCullough et al., 2018; Winkler et al., 2023).

Las diferencias morfológicas entre sexos para el metafémur y el efecto alométrico respecto al tamaño del pronoto de *A. alata*, respaldan la idea de que la forma del metafémur es un carácter sexual secundario dependiente de la condición, algo similar a lo propuesto por diferentes autores (Cotton et al., 2006; Allen y Miller, 2017). Esto sugiere que a medida que aumenta el tamaño corporal, el tamaño del metafémur incrementa más en los machos que en las hembras. En este sentido y como lo menciona Bonduriansky (2007), los machos que logran un óptimo anatómico y fisiológico desarrollan estructuras sexuales secundarias más grandes y complejas. Por otra parte, la relación alométrica de forma *versus* tamaño varió entre grupos: la forma de los metafémures de los machos tuvo una trayectoria similar entre temporadas. En el caso de las hembras las trayectorias alométricas cambiaron entre temporadas, siendo en la temporada de lluvias cuando la pendiente fue más pronunciada, lo cual sugiere que, en las hembras la respuesta frente a la variabilidad ambiental es más plástica, debido a que no se encuentra bajo presión por selección sexual.

### **Variación temporal de la morfología de la tibia posterior**

El dimorfismo sexual de la metatibia está ligado con las diferencias funcionales de esta estructura en cada sexo. En los machos actúa como un componente del armamento involucrado en los combates por la defensa de las zonas de alimentación preferidas por las

hembras (Eberhard, 1998). En este sentido, en las hembras, su función está ligada a conductas agonísticas de advertencia y defensa. La doble expansión de la estructura probablemente se asocia más a la intimidación de rivales y disuasión de depredadores (Eberhard, 1998; Miller et al., 2024).

Las diferencias de los TC entre sexos también sugieren que los machos y las hembras usan las tibias posteriores de forma diferencial. En los machos, un mayor tamaño de la tibia implica que esta puede resistir mejor la fuerza ejercida por el metafémur durante los combates escalados, mientras que para las hembras el tamaño de la estructura está más ligado a funciones competitivas y de defensa (Miyatake, 1997; Eberhard, 1998). La relación alométrica (forma *versus* tamaño) es menos marcada para la metatibia que para el metafémur, ya que muestra pendientes alométricas menos marcadas. En esta estructura se encontró que las hembras de la temporada de lluvias tienen menor variabilidad de tamaños, lo cual genera que la relación entre la forma y el tamaño de ese grupo presente una pendiente más pronunciada.

### **Variación en caracteres somáticos**

El patrón de variación morfológica del pronoto fue mucho más conservado que el del metafémur y la metatibia, tanto entre sexos como temporadas, con lo cual se le puede considerar como un carácter somático de referencia en el modelo biológico de estudio, el cual también ha sido utilizado por otros autores para comparar caracteres somáticos y sexuales (Eberhard, 1998; Miller et al., 2016; Allen y Miller, 2017). Esto coincide con el estudio de Eberhard (1998), quien calculó las pendientes alométricas de la metatibia y el metafémur a partir del ancho del pronoto de *A. alata* y encontró poca variabilidad de esta estructura entre hembras y machos. En el mismo sentido, Smith-Pardo et al. (2025) demostraron que la forma del pronoto es un carácter confiable para la delimitación de especies dentro del género *Acanthocephala* mediante morfometría geométrica, lo que refuerza su condición de estructura morfológica conservada y con baja sensibilidad a la variación intraespecífica. De forma similar, Miller y Emlen (2010) encontraron que en *Leptoscelis tricolor* (Coreidae) el ancho del pronoto permite estandarizar esta medida respecto al tamaño corporal, para compararla con un carácter sexual. Se encontró que la

variación temporal presentó cambios sutiles, no hubo cambio morfológico exagerado comparado con el metafémur y la metatibia. La morfología del pronoto en *A. alata* es más homogénea debido a que la función de esta estructura está involucrada en requerimientos funcionales básicos como la protección de los órganos internos del tórax y la locomoción (Eberhard, 2009; Gullan y Cranston, 2014).

## Conclusiones

Se encontró que la morfometría geométrica es una herramienta efectiva para evidenciar el dimorfismo sexual de las patas posteriores de *A. alata* dependiente de la condición del medio y de la estructura morfológica considerada (metafémur, metatibia o pronoto). La hipótesis se cumplió parcialmente, se encontró que hay una respuesta diferencial en los metafémures de machos y hembras frente a la temporalidad, aunque este cambio no ocurrió en la dirección propuesta: se encontró mayor dimorfismo en la temporada de secas. Con relación a las metatibias, estas estructuras no variaron entre temporadas, lo cual indica que estos componentes del armamento de *A. alata* no tienen una dependencia elevada de la condición. Finalmente, el pronoto mostró variaciones temporales sutiles que no responden diferencialmente entre sexos, pero que se asocian al cambio de la temporada.

## Referencias

- Adams, D. C., Collyer, M., Kaliontzopoulou, A., y Baken, E. K. (2025). Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. *R package version 4.0.10*. <https://cran.r-project.org/package=geomorph>.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J., y Slice, D. E. (2013). A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 24(1), 7–14. <https://doi.org/10.4404/HYSTRIX-24.1-6283>
- Aide, T. M. (1992). Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica*, 24(4), 532-537. <https://doi.org/10.2307/2389016>

- Allen, P. E., y Miller, C. W. (2017). Novel host plant leads to the loss of sexual dimorphism in a sexually selected male weapon. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1860), 20171269. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1269>
- Andersson, M. (1994). Sexual Selection. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Benítez, H. A. (2015). Chapter 2. Sexual Dimorphism Using Geometric Morphometric Approach. En H. Moriyama (Ed.), *Sexual Dimorphism*. InTech. <https://doi.org/10.5772/55195>
- Berns, C. M. (2013). Chapter 1. The Evolution of Sexual Dimorphism: Understanding Mechanisms of Sexual Shape Differences. En: H. Moriyama (Ed.) *Sexual Dimorphism*. InTech. Pp. 2-16. <https://doi.org/10.5772/55154>
- Bonduriansky, R. (2007). The evolution of condition-dependent sexual dimorphism. *American Naturalist*, 169(1), 9–19. <https://doi.org/10.1086/510214>
- Brennan, P. L. R. (2010). Sexual Selection. *Nature Education Knowledge*, 3(10), 79.
- Budečević, S., Savković, U., Dorđević, M., Vlajnić, L., y Stojković, B. (2021). Sexual Dimorphism and Morphological Modularity in *Acanthoscelides obtectus* (Say, 1831) (Coleoptera: Chrysomelidae): A Geometric Morphometric Approach. *Insects*, 12(4), 350. <https://doi.org/10.3390/INSECTS12040350>
- Capinera, J. L. (2008). Encyclopedia of Entomology. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6>
- Coley, P. D., y Barone, J. A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual review of ecology and systematics*, 27(1), 305-335. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.305>
- Collyer, M., y Adams, D. (2024). RRPP: Linear Model Evaluation with Randomized Residuals in a Permutation Procedure, *R package version 2.0.4*. <https://cran.r-project.org/package=RRPP>

- CONANP Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (2005). Programa de Conservación y Manejo Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Cotton, S., Fowler, K., y Pomiankowski, A. (2004a). Do sexual ornaments demonstrate heightened condition-dependent expression as predicted by the handicap hypothesis? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271 (1541), 771–783. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2688>
- Cotton, S., Fowler, K., y Pomiankowski, A. (2004b). Condition dependence of sexual ornament size and variation in the stalk-eyed fly *Cyrtodiopsis dalmanni* (Diptera: Diopsidae). *Evolution*, 58(5), 1038–1046. <https://doi.org/10.1111/J.0014-3820.2004.TB00437.X>
- Cotton, S., Small, J., y Pomiankowski, A. (2006). Sexual Selection and Condition-Dependent Mate Preferences. *Current Biology* 16(17), R755–R765. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.08.022>
- Darwin, C. (1871). *The Descent of Man and Selection in Relationship to Sex*. John Murray, Londres.
- del Sol, J. F., Hongo, Y., Boisseau, R. P., Berman, G. H., Allen, C. E., y Emlen, D. J. (2021). Population differences in the strength of sexual selection match relative weapon size in the Japanese rhinoceros beetle, *Trypoxylus dichotomus* (Coleoptera: Scarabaeidae), *Evolution*, 75(2), 394–413. <https://doi.org/10.1111/evo.14101>
- Eberhard, W. G. (1998). Sexual Behavior of *Acanthocephala declivis guatemalana* (Hemiptera: Coreidae) and the Allometric Scaling of their Modified Hind Legs. *Annals of the Entomological Society of America* 91(6), 863–871. <https://doi.org/10.1093/aesa/91.6.863>
- Eberhard, W. G. (2009). Evolution of genitalia: theories, evidence, and new directions. *Genetica*, 138, 5–18. <https://doi.org/10.1007/S10709-009-9358-Y>

- Emberts, Z., Miller, C. W., Li, D., Hwang, W. S., y St. Mary, C. M. (2016). Multiple male morphs in the leaf-footed bug *Mictis longicornis* (Hemiptera: Coreidae). *Entomological Science*, 80(7), 396–401. <https://doi.org/10.1111/ens.12268>
- Flores, G., Rangel, M. G., Wehncke, E. V., Bonilla, J., Cruz-Durán, R., y Valencia-A., S. (2024). Flora nativa y vegetación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México. *Acta Botanica Mexicana*, (131), e2388. <https://doi.org/10.21829/abm131.2024.2388>
- Gillespie, S. R., Scarlett Tudor, M., Moore, A. J., y Miller, C. W. (2014). Sexual selection is influenced by both developmental and adult environments. *Evolution*, 68(12), 3421–3432. <https://doi.org/10.1111/evo.12526>
- Gullan, P. J., y Cranston, P. S. (2014). *The Insects: An Outline of Entomology*, Gullan and Cranston (5th ed.). Wiley-Blackwell.
- Gutiérrez-Cabrera, A. E., Montaña, R. B., González, L., Ospina-Garcés, S. M., y Córdoba-Aguilar, A. (2022). Body shape and fluctuating asymmetry following different feeding sources and feeding time in a triatomine, *Triatoma pallidipennis* (Stål, 1892). *Infection, Genetics and Evolution*, 98, 105199. <https://doi.org/10.1016/J.MEEGID.2021.105199>
- Hernández-L., N., Barragán, Á. R., Dupas, S., Silvain, J. F., y Dangles, O. (2010). Wing shape variations in an invasive moth are related to sexual dimorphism and altitude. *Bulletin of Entomological Research*, 100(5), 529–541. <https://doi.org/10.1017/S000748530999054X>
- House, H. L. (1961). Insect Nutrition. *Annual Review of Entomology*, 6, 13–26. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.06.010161.000305>
- INEGI Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2010). Compendio de información geográfica municipal 2010 Puente de Ixtla Morelos. [www.e-local.gob.mx/wb2/ELOCAL/EMM\\_morelos](http://www.e-local.gob.mx/wb2/ELOCAL/EMM_morelos)



- Janzen, D. H. (1988). Chapter 14: Tropical dry forests: The most endangered major tropical ecosysteme. En: E. O. Wilson. (Ed.), *Biodiversity*. pp. 130-137. National Academies Press. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK219281/>
- Jarrett, B. J. M., y Miller, C. W. (2024). Host Plant Effects on Sexual Selection Dynamics in Phytophagous Insects. *Annual Review of Entomology*, 69(1), 41–57. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-022823-020258>
- Johnson, T. L., Symonds, M. R. E., y Elgar, M. A. (2017). Anticipatory flexibility: larval population density in moths determines male investment in antennae, wings and testes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1866), 20172087. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2087>
- Joseph, P. N., Sasson, D. A., Allen, P. E., Somjee, U., y Miller, C. W. (2016). Adult nutrition, but not inbreeding, affects male primary sexual traits in the leaf-footed cactus bug *Narnia femorata* (Hemiptera: Coreidae). *Ecology and Evolution*, 6(14), 4792–4799. <https://doi.org/10.1002/ECE3.2246>
- Klingenberg, C. P., y McIntyre, G. S. (1998). Geometric Morphometrics of Developmental Instability: Analyzing Patterns of Fluctuating Asymmetry with Procrustes Methods. *Evolution*, 52(5), 1363. <https://doi.org/10.2307/2411306>
- Marquis, R. J. (1984). Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*, 226(4674), 537-539. <https://doi.org/10.1126/science.226.4674.537>
- McCullough, E. L., Buzatto, B. A., y Simmons, L. W. (2018). Population density mediates the interaction between pre- and postmating sexual selection. *Evolution*, 72(4), 893–905. <https://doi.org/10.1111/EVO.13455>
- McCullough, E. L., Miller, C. W., y Emlen, D. J. (2016). Why Sexually Selected Weapons Are Not Ornaments. *Trends in Ecology y Evolution*, 31(10), 742–751. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.07.004>

- Miller, C. W., y Emlen, D. J. (2010). Across- and within-population differences in the size and scaling relationship of a sexually selected trait in *Leptoscelis tricolor* (Hemiptera: Coreidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 103(2), 209–215. <https://doi.org/10.1603/AN09039>
- Miller, C. W., Kimball, R. T., y Forthman, M. (2024). The evolution of multi-component weapons in the superfamily of leaf-footed bugs. *Evolution*, 78(4), 635–651. <https://doi.org/10.1093/EVOLUT/QPAE011>
- Miller, C. W., McDonald, G. C., y Moore, A. J. (2016). The tale of the shrinking weapon: seasonal changes in nutrition affect weapon size and sexual dimorphism, but not contemporary evolution. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(11), 2266–2275. <https://doi.org/10.1111/jeb.12954>
- Mitteroecker, P., y Gunz, P. (2009). Advances in Geometric morphometrics. *Evolutionary Biology*, 36(2), 235–247. <https://doi.org/10.1007/s11692-009-9055-x>
- Miyatake, T. (1997). Functional morphology of the hind legs as weapons for male contests in *Leptoglossus australis* (Heteroptera: Coreidae). *Journal of Insect Behavior*, 10(5), 727–735. <https://doi.org/10.1007/BF02765389>
- Nelson, J. (1995). Intrasexual Competition and Spacing Behaviour in Male Field voles, *Microtus agrestis*, under Constant Female Density and Spatial Distribution. *Oikos*, 73(1), 9–14. <https://doi.org/10.2307/3545719>
- Neves, F. S., Silva, J. O., Espírito-Santo, M. M. y Fernandes, G. W. (2014). Insect herbivores and leaf damage along successional and vertical gradients in a tropical dry forest. *Biotropica*, 46(1), 14–24. <https://doi.org/10.1111/btp.12068>
- Ospina-Garcés, S. M., Ibarra-Juarez, L. A., Escobar, F., y Lira-Noriega, A. (2021). Growth temperature effect on mandibles' ontogeny and sexual dimorphism in the ambrosia beetle *Xyleborus affinis* (Curculionidae: Scolytinae). *Arthropod Structure and Development*, 61, 101029. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2021.101029>

- Punzalan, D., y Hosken, D. J. (2010). Sexual dimorphism: why the sexes are (and are not) different. *Current Biology*, 20(22), R972–R973. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.09.067>
- Punzalan, D., Rodd, F. H., y Locke Rowe, L. (2010). Temporally variable multivariate sexual selection on sexually dimorphic traits in a wild insect population. *American Naturalist*, 175(4), 401–414. <https://doi.org/10.1086/650719>
- QGIS.org, 2025. QGIS Geographic Information System. QGIS Association. <http://www.qgis.org>
- R Core Team (2025). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical <https://www.R-project.org/>.
- Rohlf, F. J. (2018). TPSDig. Morphometrics program series. *Versión 2.17*. Department of Ecology and Evolution, SUNY Stony Brook. <https://www.sbmorphometrics.org/>
- Schlager, S., Jefferis, G. e Ian, D. (2025). Morpho. Calculations and Visualizations Related to Geometric Morphometrics. <https://github.com/zarquon42b/Morpho>
- Shine, R. (1989). Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64(4), 419–461. <https://doi.org/10.1086/416458>
- Smith-Pardo, A. H., Hernandez-Martelo, J., Suazo, M. J., Pérez, L. M., Peña-Aliaga, C., Garcia, J. S., Saravia, M., Acuña-Valenzuela, T., Benítez, H. A., y Correa, M. (2025). When Shape Defines: Geometric Morphometrics Applied to the Taxonomic Identification of Leaf-Footed Bugs of the Genus *Acanthocephala* (Hemiptera: Coreidae). *Diversity*, 17(10), 680. <https://doi.org/10.3390/d17100680>
- Somjee, U. (2021). Positive allometry of sexually selected traits: Do metabolic maintenance costs play an important role?. *BioEssays*. 43(6), 2000183. <https://doi.org/10.1002/bies.202000183>

- Souza, A. V., Nunes, L. A., Machado, C. S., Da Silva Sodré, G. y De Carvalho, C. A. L. (2018). Sexual dimorphism and morphometric characterization of *Centris tarsata* Smith, 1874, Hymenoptera: Apidae in different environments. *Acta Agronomica*, 67(3), 438–445. <https://doi.org/10.15446/acag.v67n3.60099>
- Tüzün, N., Op de Beeck, L. y Stoks, R. (2017). Sexual selection reinforces a higher flight endurance in urban damselflies. *Evolutionary Applications*, 10(7), 694–703. <https://doi.org/10.1111/eva.12485>
- Van Dyck, H. y Wiklund, C. (2002). Seasonal butterfly design: morphological plasticity among three developmental pathways relative to sex, flight and thermoregulation. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(2), 216–225. <https://doi.org/10.1046/J.1420-9101.2002.00384.X>
- Venables, W. N. y Ripley, B. D. (2002). Modern Applied Statistics with S (4). Springer. <https://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4>
- Vesović, N., Ivanović, A. y Ćurčić, S. (2019). Sexual size and shape dimorphism in two ground beetle taxa, *Carabus (Procrustes) coriaceus cerisyi* and *C. (Morphocarabus) kollari praecellens* (Coleoptera: Carabidae) A geometric morphometric approach. *Arthropod Structure y Development*, 49, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2019.01.004>
- Wacker, S. y Amundsen, T. (2014). Mate competition and resource competition are inter-related in sexual selection. *Journal of evolutionary biology*, 27(3), 466–477 <https://doi.org/10.1111/jeb.12314>
- West-Eberhard, M. J. (2003). Developmental plasticity and evolution. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195122343.001.0001>
- Wiens, J. J. y Tuschhoff, E. (2020). Songs versus colours versus horns: what explains the diversity of sexually selected traits?. *Biological Reviews*, 95(4), 847–864. <https://doi.org/10.1111/brv.12593>

- Winkler, L., Eilhardt, R. y Janicke, T. (2023). Population density affects sexual selection in an insect model. *Functional Ecology*, 37(10), 2734–2747. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14410>;CTYPE:STRING:JOURNAL
- Wolda, H. (1988). Insect seasonality: why?. *Annual review of ecology and systematics*, 19, 1-18. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.000245>
- Yonke, T. R. y Medler, J. T. (1969). Biology of the Coreidae in Wisconsin. *Wisconsin Academy of Sciences, Arts and Letters*, 57, 163–188. <https://images.library.wisc.edu/WI/EFacs/transactions/WT1969/reference/wi.wt1969.tryonke.pdf>
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., y Sheets, H. D. (2012). Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer: Second Edition. Elsevier Inc. <http://www.sciencedirect.com:5070/book/9780123869036/geometric-morphometrics-for-biologists>

#### **IV. CAPÍTULO II: Asimetría fluctuante en *Acanthocephala alata* (Burmeister, 1835) (Hemiptera: Coreidae) frente a la variación temporal de la disponibilidad de recursos**

##### **Resumen**

La asimetría fluctuante (AF) es un indicador utilizado para evaluar la inestabilidad del desarrollo generada por estresores ambientales incluyendo la calidad y disponibilidad del recurso alimenticio. El objetivo de este capítulo fue determinar si la AF de los hemiólitros de *A. alata* difiere entre la temporada seca y la de lluvias. Para ello, se analizaron individuos recolectados durante cada temporada en la selva baja caducifolia del estado de Morelos, México. Se cuantificó la AF del tamaño y la forma de los hemiólitros mediante morfometría geométrica utilizando configuraciones bidimensionales de marcas y semimarcas, y se aplicaron análisis de simetría bilateral, Procrustes ANOVA y análisis de componentes principales del componente asimétrico fluctuante. Los resultados mostraron que los hemiólitros presentan AF significativa en ambas temporadas; sin embargo, la magnitud de la AF no difiere entre la temporada seca y la de lluvias, lo que indica que la variación estacional en la disponibilidad del recurso alimenticio no afecta la estabilidad del desarrollo de esta estructura. La mayor expresión de AF se concentró en la región del clavo, zona funcionalmente importante para la protección del tórax y la mecánica del vuelo. Estos hallazgos sugieren que *A. alata* podría presentar canalización del desarrollo en los hemiólitros, posiblemente producto de su evolución en ambientes naturalmente variables.

## Introducción

El desarrollo de los insectos puede verse afectado por las condiciones ambientales que enfrentan durante su crecimiento. Los factores que provocan estas afectaciones se conocen como estresores ambientales, los cuales alteran la homeostasis del organismo e interfieren en su desarrollo morfológico (Hoffman y Woods, 2001; Kültz, 2020). Como resultado, el fenotipo expresado por un individuo estará determinado por la interacción que hubo entre su genoma y el ambiente en el que tuvo lugar su ontogenia (Calandriello et al., 2025). Estos estresores pueden generar inestabilidad del desarrollo, que es la incapacidad de un organismo para contrarrestar las perturbaciones ambientales a las que se enfrenta durante su desarrollo (de Coster et al., 2013). En insectos, se ha evaluado el efecto de factores como las temperaturas extremas, la densidad poblacional alta, los pesticidas, la radiación, la presencia de patógenos y la perturbación antropogénica sobre la inestabilidad del desarrollo (Hosken et al., 2000; Mpho et al., 2007; Martin y Hosken, 2009; Beasley et al., 2012; Nunes et al., 2015; Nattero et al., 2019).

La asimetría fluctuante (AF) es uno de los indicadores biológicos utilizados para evaluar esta inestabilidad provocada por las condiciones ambientales durante el desarrollo (Hoffmann et al., 2005). Esta es la desviación aleatoria de la simetría bilateral causada por los procesos durante el desarrollo de un organismo, dando como resultado que los lados derecho e izquierdo de un carácter morfológico sean diferentes (Klingenberg, 2015). La expresión de asimetría se basa en que los genes que configuran el acomodo de cada uno de los lados del plano corporal de un organismo son los mismos, y que bajo condiciones óptimas, cada uno de los lados será el reflejo del otro, mientras que si existe una condición o factor desfavorable, las variaciones entre cada lado se verán más acentuadas (Benítez et al., 2020).

La dieta es un factor clave que modula los cambios morfológicos; en insectos se ha documentado ampliamente el efecto en la calidad de la dieta sobre la simetría corporal (Hosken et al., 2000; Marquez y Saldamano-Benjumea, 2013; Gutiérrez-Cabrera et al., 2022). En este sentido, una restricción dietética puede actuar como un factor estresante que afecta negativamente el crecimiento y desarrollo de los insectos (Frago y Bauce, 2014); y

como factor estresante durante el desarrollo puede medirse indirectamente mediante la AF (Dongen, 2006).

En insectos, se ha usado la AF de las alas para evaluar, entre otros aspectos: 1) el efecto de la altitud en una comunidad de mariposas (Henriques y Cornelissen, 2019), 2) el cambio de planta hospedadora sobre moscas de la fruta (Soto et al., 2008), 3) el estado de conservación de bosques riparios sobre *Argia tinctipennis* Selys (Odonata: Coenagrionidae) (Pinto et al., 2012) y 4) el tipo de agroecosistemas sobre crisomélidos (Coleoptera), triatomínos (Hemiptera) y moscas de la fruta (Diptera) (Benítez et al., 2020); también existen aproximaciones prácticas de la AF para evaluar la efectividad de medidas de control de insectos de importancia económica como *Sitophilus oryzae* L. (Coleoptera: Curculionidae) (Ačanski et al., 2023).

En ecosistemas altamente estacionales como la selva baja caducifolia, la marcada variación entre las temporadas de sequía y lluvias genera cambios significativos en la disponibilidad de recursos vegetales. Durante la temporada seca, la pérdida de hojas y la reducción de la actividad fisiológica de las plantas disminuyen drásticamente la biomasa disponible, limitando tanto la calidad como la cantidad del alimento para los herbívoros (Janzen, 1988; Rzedowski, 2006). En contraste, durante la temporada de lluvias, la producción de hojas jóvenes incrementa la disponibilidad de tejidos más nutritivos, caracterizados por mayores concentraciones de nitrógeno y agua y una menor inversión en defensas químicas y físicas (Marquis, 1984; Coley y Barone, 1996). Lo que favorece una mayor actividad y abundancia de insectos fitófagos (Wolda, 1988; Aide, 1992). Esta marcada estacionalidad en la disponibilidad del recurso ha sido documentada como un factor determinante en la dinámica de las interacciones planta-herbívoro en bosques tropicales secos (Dirzo y Domínguez, 1995; Neves et al., 2014).

En este contexto, la expresión de AF se presenta como una herramienta útil para evaluar la estabilidad del desarrollo frente a condiciones variables de disponibilidad del recurso alimenticio. En hemípteros, la AF se ha estudiado principalmente en especies hematófagas de la subfamilia Triatominae donde se ha relacionado con factores como la geografía, el uso de pesticidas y la fuente, calidad, cantidad y frecuencia de la alimentación (Nattero et al.,



2019; Gutiérrez-Cabrera et al., 2022; Vilaseca et al., 2022). Sin embargo, en especies fitófagas como *Acanthocephala alata*, que dependen directamente de la disponibilidad de tejidos vegetales en ambientes altamente estacionales, este enfoque no ha sido explorado.

Considerando que la disponibilidad del recurso alimenticio para los herbívoros disminuye de manera marcada durante la estación seca y se incrementa durante la temporada de lluvias (Neves et al., 2014), este sistema ofrece una oportunidad adecuada para evaluar cómo la variación estacional en la cantidad y calidad del alimento afecta la estabilidad del desarrollo. Así, este capítulo busca responder la siguiente pregunta: ¿la AF de los hemiólitros de *Acanthocephala alata* difiere entre la temporada seca y la de lluvias en función de la variación estacional del recurso alimenticio?

### **Hipótesis**

Las variaciones aleatorias en la asimetría bilateral de los organismos son producto de ambientes menos favorables y más cambiantes a lo largo del desarrollo. Teniendo esto en cuenta, se espera que los hemiólitros derecho e izquierdo de ejemplares adultos de *Acanthocephala alata* sean más asimétricos durante la temporada seca, en respuesta al estrés por la reducción en la oferta de recurso alimenticio a lo largo del desarrollo del insecto inmaduro.

### **Objetivo general**

Determinar la AF de los hemiólitros en individuos de *Acanthocephala alata* producida por los cambios en la disponibilidad del alimento en temporada de secas y lluvias en la selva baja caducifolia en el estado de Morelos, México.

### **Objetivos específicos**

- Evaluar la expresión de AF en los hemiólitros de ejemplares de *A. alata* recolectados en las temporadas de secas y la de lluvias.
- Determinar si la AF de los hemiólitros funciona como un posible indicador de estrés ambiental asociado a la estacionalidad de la selva baja caducifolia, evaluando las diferencias entre la temporada seca y la temporada de lluvia.

## **Materiales y métodos**

### **Área de estudio y obtención de ejemplares**

Las recolectas de los adultos de *A. alata* se realizaron mediante captura manual y con redes entomológicas, completando un esfuerzo de muestreo de doce horas en la temporada de lluvias y de 20 horas en la de secas. Los muestreos se llevaron a cabo entre junio de 2023 y junio de 2025 en la selva baja caducifolia del ejido La Tigra, Puente de Ixtla, Morelos (18°31'33"N, 99°19'56"W), el cual se encuentra dentro de los límites de la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla (REBIOSH) (Figura 2). El lugar presenta un clima cálido subhúmedo, con una temperatura promedio de 26°C y un rango de precipitación anual entre 1,000mm y 1,200 mm (CONANP, 2005; INEGI, 2010). En la zona convergen el bosque de encino y la selva baja caducifolia; esta se caracteriza por la presencia de árboles de alturas reducidas, que alcanzan tamaños de ente 4 y 15 m, dentro de las especies que dominan el paisaje se encuentran las fabáceas *Conzattia multiflora* Standl., *Lysiloma acapulcense* Kunth, *L. divaricata* Benth y algunas especies de la familia Burseraceae (CONANP, 2005; Flores et al, 2024). La recolecta de los ejemplares

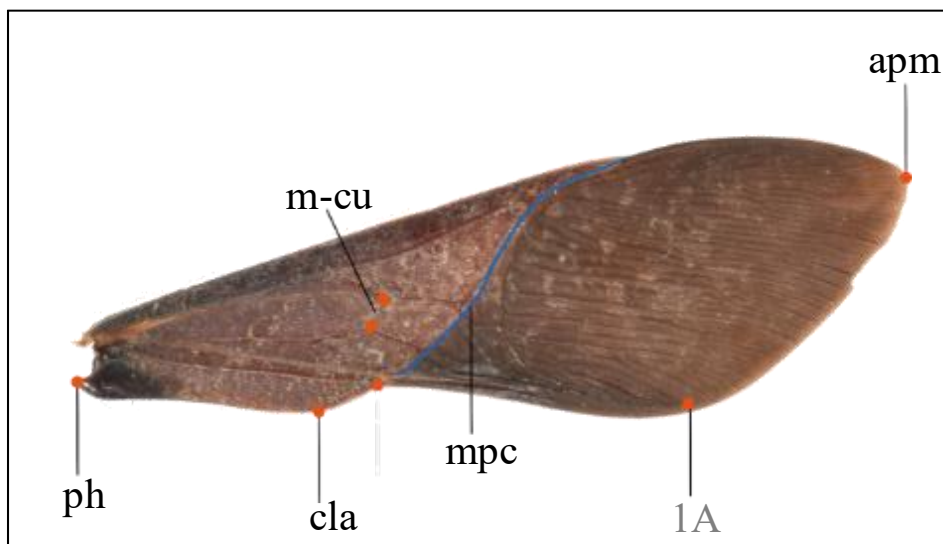
### **Captura de fotografías y configuración geométrica**

Para evaluar la AF de *A. alata* entre temporadas seca y lluviosa, se removieron los hemélitros de 66 especímenes adultos. Posteriormente se realizó un montaje de estas estructuras sobre papel opalina (superficie dorsal expuesta) utilizando una mezcla de partes iguales de pegamento marca Resistol ® 850 y alcohol al 70% (Figura 13). Se tomaron fotografías digitales de los montajes utilizando una cámara NIKON D5600 con un objetivo macro adaptado.



**Figura 13.** Montaje de hemiélitros de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) realizado para la obtención de fotografías utilizadas en análisis de asimetría fluctuante.

Se seleccionó una configuración geométrica de ocho marcas: una en la placa humeral, una en el ápice de cada uno de los márgenes (interno y externo) del clavo, una en ápice del clavo, una en cada uno de los ápices de la vena m-cu, una en el ápice de la vena anal y una en el ápice de la membrana, así como 13 semimarcas que describen el margen posterior del corio (Figura 14). Esta configuración se digitalizó en ambas alas y para cada ala se hicieron dos réplicas utilizando el software TpsDig 2.32 (Rohlf, 2018).



**Figura 14.** Configuración geométrica seleccionada para el hemiélitro de la especie *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) 1A = primera vena anal, apm = ápice de la membrana, cla = clavo, m-cu = vena transversal entre área media y cúbita, mpc = margen posterior del clavo, ph = placa humeral.

### Análisis de datos

Se hizo un análisis generalizado de Procrustes de las marcas y una minimización de las distancias de Procrustes de las semimarcas para eliminar la información que no está asociada a la forma de los hemiélitros (i.e., la escala, la posición y la orientación). Previo a la superposición, se obtuvo el tamaño centroide (TC) de cada ala para evaluar asimetrías en el tamaño. Para la forma, se utilizaron las configuraciones superpuestas de cada lado, reflejando los hemiélitros izquierdos, ya que estas estructuras tienen simetría de correspondencia en la que cada lado es una copia separada a cada lado del cuerpo. Se describió la expresión diferencial de AF entre los lados y se comparó la distancia Procrustes entre lados, para cada individuo, por temporadas y mediante la función *permudist*.

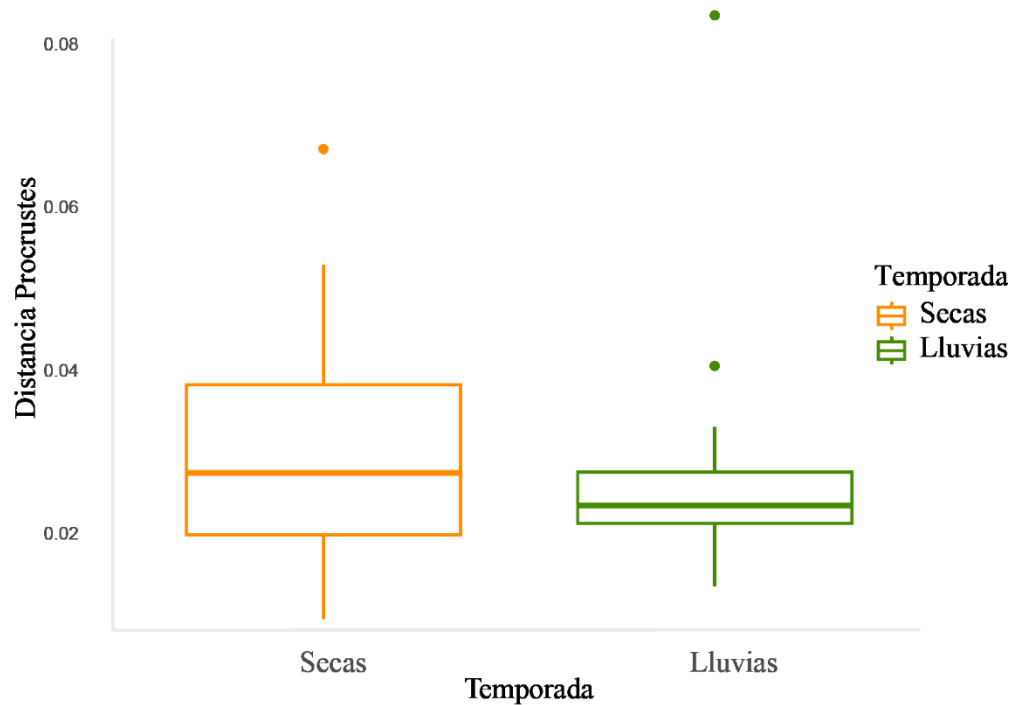
Con el fin de determinar niveles de variación de la asimetría, se hizo un análisis de simetría bilateral implementando la función *bilat.symmetry*, donde la interacción *individuo \* lado* es el efecto que da la información sobre la AF y los residuales de las réplicas representan el error de digitalización (Klingenberg y McIntyre, 1998; Benítez et al., 2020). Este análisis se

realizó para todos los individuos de forma global (individuos de la temporada de secas y de lluvias) y para los individuos separados por temporada. Posteriormente se realizó un Procrustes ANOVA con el componente asimétrico fluctuante global para determinar si la AF variaba significativamente entre temporadas. Por último, con el componente asimétrico fluctuante global, se hizo un análisis de componentes principales (ACP) con el fin de explorar la variación morfológica asimétrica y generar rejillas de deformación a partir de los dos primeros componentes principales. Para estos análisis se utilizaron los paquetes geomorph 4.0.10 (Adams et al., 2025) y Morpho (Schlager et al., 2025) de la plataforma estadística R versión 4.5.1 (R Core Team, 2025).

## **Resultados**

### **Diferencias morfológicas entre lados**

Al comparar las distancias Procrustes entre los lados de cada individuo se encontró que la mediana y la dispersión de las distancias son mayores en la temporada seca, lo que indica una mayor desviación de la simetría bilateral durante este periodo (Figura 15). Sin embargo, en las comparaciones estadísticas entre temporadas, así como en las deformaciones derivadas del morfoespacio del componente asimétrico fluctuante, no se recuperan diferencias entre temporadas.



**Figura 15.** Gráfico de cajas y alambres para las distancias Procrustes entre lados de los hemiólitros de ejemplares adultos de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en temporada de lluvias y de secas en la localidad de La Tigra, Morelos, México.

### Asimetría fluctuante global y por temporadas

Con respecto a los hemiólitros, no se observa un efecto significativo del individuo, por lo que no hay error en los datos analizados. Se encontró que la AF de la forma fue significativa para ambas temporadas. En el caso de la temporada lluviosa, la interacción *individuo: lado* explicó el 16.8% de la varianza ( $p= 0.001$ ) y para la temporada seca, el 19.9% ( $p= 0.001$ ) (Tabla 5). Con relación a la AF del TC, en ninguna de las dos temporadas hubo un efecto significativo.

**Tabla 5.** Análisis de simetría bilateral de los hemiólitros de machos y hembras de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en temporadas de lluvias y de secas en la localidad de La Tigra, Morelos, México. Los valores significativos de *p* se indican con asteriscos (\*).

| <b>Lluvias</b>  |     |       |       |                |        |        |          |
|-----------------|-----|-------|-------|----------------|--------|--------|----------|
| <i>Forma</i>    |     |       |       |                |        |        |          |
|                 | gl  | SC    | CM    | R <sup>2</sup> | F      | Z      | <i>p</i> |
| Individuo       | 22  | 0.078 | 0.004 | 0.751          | 4.480  | 0.116  | 0.431    |
| Lado            | 1   | 0.002 | 0.002 | 0.021          | 2.735  | 1.837  | 0.033*   |
| Individuo: Lado | 22  | 0.017 | 0.001 | 0.168          | 5.750  | 10.538 | 0.001*   |
| Ind.:Lado:      |     |       |       |                |        |        |          |
| Réplica         | 46  | 0.006 | 0.000 | 0.061          |        |        |          |
| Total           | 91  | 0.104 |       |                |        |        |          |
| <i>TC</i>       |     |       |       |                |        |        |          |
| Individuo       | 22  | 2.553 | 0.116 | 0.918          | 37.929 | 9.155  | 0.001*   |
| Lado            | 1   | 0.011 | 0.011 | 0.004          | 3.513  | 1.429  | 0.070    |
| Individuo: Lado | 22  | 0.077 | 0.004 | 0.025          | 1.148  | 0.484  | 0.311    |
| Ind.:Lado:      |     |       |       |                |        |        |          |
| Réplica         | 46  | 0.141 | 0.003 | 0.051          |        |        |          |
| Total           | 91  | 2.782 |       |                |        |        |          |
| <b>Secas</b>    |     |       |       |                |        |        |          |
| <i>Forma</i>    |     |       |       |                |        |        |          |
| Individuo       | 42  | 3.941 | 0.002 | 0.621          | 3.125  | 1.369  | 0.082    |
| Lado            | 1   | 0.001 | 0.001 | 0.006          | 1.567  | 1.071  | 0.142    |
| Individuo: Lado | 42  | 0.128 | 0.001 | 0.199          | 2.350  | 7.162  | 0.001*   |
| Ind.:Lado:      |     |       |       |                |        |        |          |
| Réplica         | 86  | 0.240 | 0.000 | 0.173          |        |        |          |
| Total           | 171 | 4.310 |       |                |        |        |          |
| <i>TC</i>       |     |       |       |                |        |        |          |
| Individuo       | 42  | 3.941 | 0.094 | 0.914          | 33.626 | 10.974 | 0.001*   |
| Lado            | 1   | 0.001 | 0.001 | 0.000          | 0.233  | -0.312 | 0.626    |

|                 |     |       |       |       |       |       |       |
|-----------------|-----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Individuo: Lado | 42  | 0.128 | 0.003 | 0.030 | 1.095 | 0.346 | 0.353 |
| Ind.:Lado:      |     |       |       |       |       |       |       |
| Réplica         | 86  | 0.240 | 0.003 | 0.056 |       |       |       |
| Total           | 171 | 4.310 |       |       |       |       |       |

Al evaluar el efecto de la temporada sobre la expresión de la asimetría en la forma de los hemiélitros, se encontró que esta no tiene un efecto significativo sobre el componente asimétrico fluctuante de las estructuras ( $R^2 = 0.022$ ,  $p = 0.188$ ). Se observó que los niveles de asimetría en cada temporada son similares y no hay diferencias significativas en su expresión (Tabla 6).

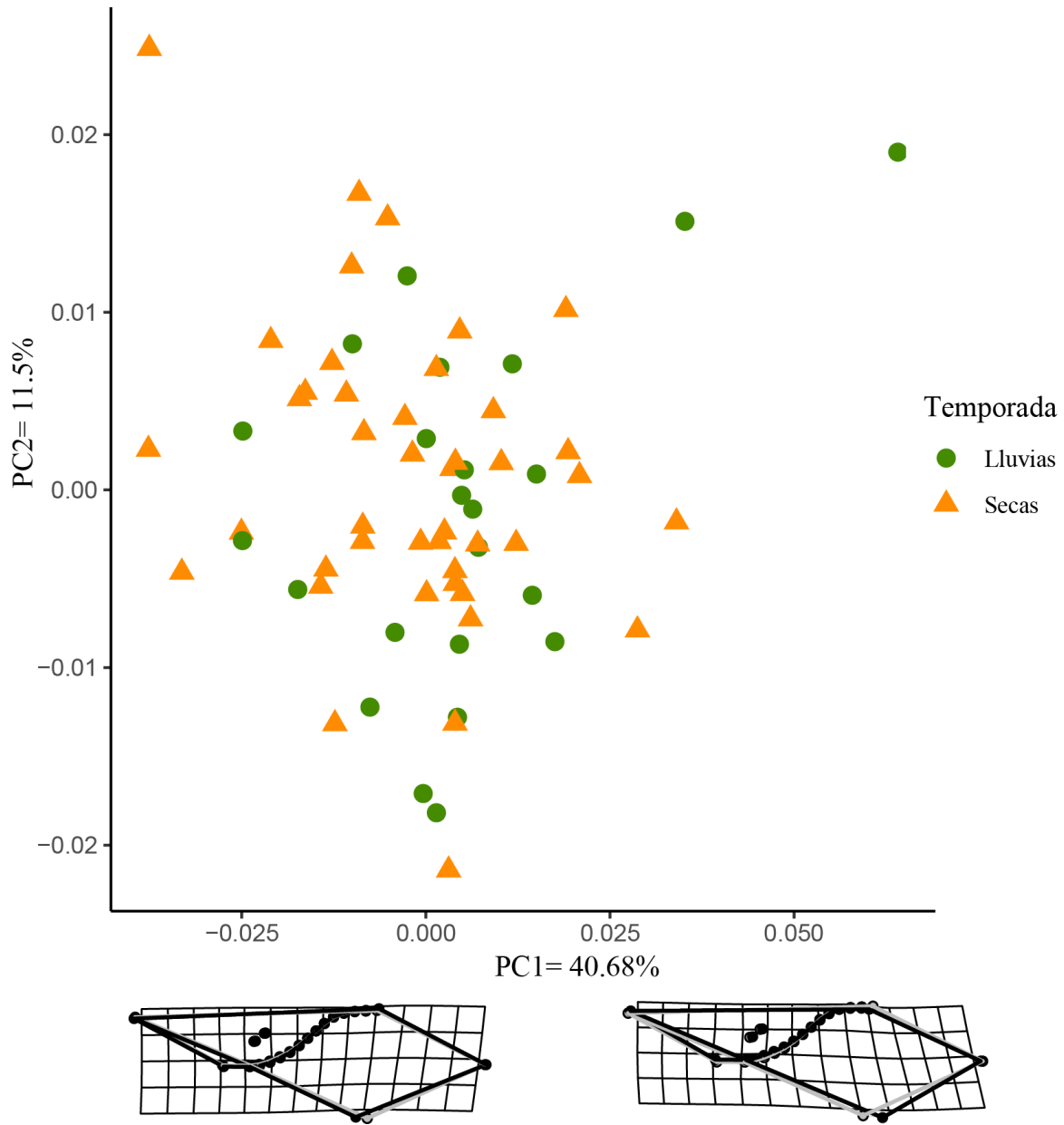
**Tabla 6.** Procrustes ANOVA del componente asimétrico fluctuante de los hemiélitros de ejemplares adultos de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en temporada de lluvias y de secas en la localidad de La Tigra, Morelos, México.

|            | gl | SC    | CM    | R <sup>2</sup> | F     | Z     | p     |
|------------|----|-------|-------|----------------|-------|-------|-------|
| Temporada  | 1  | 0.001 | 0.001 | 0.022          | 1.449 | 0.869 | 0.188 |
| Residuales | 64 | 0.045 | 0.001 | 0.978          |       |       |       |
| Total      | 65 | 0.046 |       |                |       |       |       |

### Distribución del componente asimétrico fluctuante en el morfoespacio

Los dos primeros CPs del componente asimétrico fluctuante explicaron el 52.18% de la varianza, sin embargo, en el morfoespacio no se observa ningún patrón de segregación asociado a la temporada (Figura 16). La región anatómica en la que se manifestó la asimetría fue en el clavo (marcas 2 y 3 en la Figura 14.).





**Figura 16.** Gráfico del componente principal CP 1 y el CP2 para el componente asimétrico fluctuante de los hemiólitros de ejemplares adultos de *Acanthocephala alata* (Burmeister) (Hemiptera: Coreidae) recolectados en temporadas de lluvias y de secas en la localidad de La Tigra, Morelos, México. Las rejillas de deformación muestran la deformación asimétrica sobre los dos primeros CPs (negro) respecto a la forma simétrica (gris).

## Discusión

Nuestros resultados sugieren un cumplimiento parcial de la hipótesis planteada, ya que, aunque se detectó la presencia de AF en los hemiólitros de *Acanthocephala alata*, esta no varió entre temporadas, lo que indica que no responde directamente al estrés asociado con la variación estacional característica de la selva baja caducifolia. Este resultado es particularmente relevante en un ecosistema donde la disponibilidad y calidad del recurso alimenticio para los insectos fitófagos fluctúa marcadamente entre la temporada seca y la de lluvias, generando condiciones contrastantes durante el desarrollo (Dirzo y Domínguez, 1995; Neves et al., 2014). Sin embargo, la ausencia de diferencias en AF entre temporadas sugiere que el desarrollo de los hemiólitros es relativamente estable frente a estos cambios ambientales, o bien que los individuos experimentan mecanismos que amortiguan los efectos de la variación estacional sobre su desarrollo.

Una posible explicación es que *A. alata* presenta cierto grado de canalización del desarrollo (Dongen, 2006), lo cual le permitiría mantener niveles relativamente constantes de simetría bilateral a pesar de las fluctuaciones en la disponibilidad de recursos. En ambientes altamente estacionales, como la selva baja caducifolia, los organismos están expuestos de manera recurrente a condiciones de estrés, como la reducción de biomasa foliar durante la sequía y los cambios en la calidad del recurso asociados a la fenología de las plantas hospederas (Janzen, 1988; Coley y Barone, 1996), lo que puede favorecer mecanismos de estabilidad del desarrollo que reduzcan la sensibilidad a dichas fluctuaciones. Este patrón ha sido documentado en otros insectos, donde la AF no siempre responde de manera consistente a variaciones ambientales, particularmente cuando los organismos están adaptados a ambientes impredecibles o altamente variables (Graham et al., 2010; Klingerberg, 2015).

Asimismo, la variación estacional en la disponibilidad del recurso alimenticio, aunque es marcada a nivel del ecosistema, no necesariamente se traduce en diferencias en la condición nutricional durante las etapas críticas del desarrollo de *A. alata*. Dado que esta especie se alimenta principalmente de *Ampelocissus acapulcensis*, cuya fenología presenta una dinámica particular, en donde la emergencia de tallos es durante la sequía y la producción de hojas jóvenes en la temporada de lluvias, es posible que los individuos sincronicen su

desarrollo con los periodos de mayor disponibilidad de recursos de calidad, reduciendo así la exposición a condiciones limitantes. Este tipo de sincronización entre los ciclos de vida de los insectos fitófagos y la fenología de sus plantas hospederas ha sido ampliamente documentado en sistemas tropicales, donde los herbívoros ajustan su desarrollo a los pulsos de producción foliar (Janzen, 1988; Wolda, 1988; Aide, 1992). En este sentido, el desacoplamiento entre la estacionalidad ambiental y la respuesta en AF también ha sido sugerido en sistemas donde la fenología de la planta hospedera modula la disponibilidad efectiva del recurso para los herbívoros (Marquis, 1984; Dirzo y Domínguez, 1995).

Cabe considerar que la AF es un indicador sensible pero no universal del estrés del desarrollo. Su expresión depende del carácter analizado, así como de su función y del grado de integración durante su ontogenia (Beasley et al., 2013; Klingenberg, 2015; Zakharov et al., 2020). En este estudio, la ausencia de diferencias entre temporadas podría indicar que los hemiólitros no son el carácter más sensible para detectar variaciones en la disponibilidad del recurso alimenticio. Otras estructuras morfológicas, particularmente aquellas más directamente relacionadas con la adquisición de recursos o con caracteres dependientes de las condiciones, podrían responder de manera más marcada a la variación estacional.

Particularmente, se encontró que en los hemiólitros la región anatómica que mostró mayor asimetría fue la zona coriácea, particularmente el clavo. Al ser, junto con el corio, la porción más esclerotizada del hemiólito, estos cumplen funciones de protección del tórax y parte del abdomen. Además, en los heterópteros, los hemiólitros desempeñan un papel central en la mecánica del vuelo, ya que la contracción de los músculos indirectos del mesotórax genera la fuerza que produce el movimiento de los hemiólitros y esta fuerza se transmite a las alas posteriores membranosas, por medio del mecanismo de acoplamiento hemiólito-ala posterior (Gullan y Cranston, 2014; Perez y Gorb, 2004). La presencia de AF en estructuras funcionalmente relevantes sugiere que, aunque el desarrollo es relativamente estable a nivel general, pequeñas desviaciones podrían tener implicaciones en el desempeño individual, particularmente en aspectos como la movilidad o la evasión de depredadores.

Por otro lado, es posible que otros factores no evaluados estén influyendo en la expresión de la AF en esta población. Estudios en otros hemípteros, como *Triatoma infestans*

(Klug, 1834), han encontrado que la variación en la AF puede estar asociada a factores como el uso de insecticidas, el historial de infestación o condiciones microambientales específicas (Nattero et al., 2017). En el caso de *A. alata*, variables como la densidad poblacional, la competencia intraespecífica, la calidad microespacial del recurso o incluso factores genéticos podrían estar contribuyendo al patrón observado.

En conjunto, estos resultados indican que, aunque la AF está presente en *A. alata*, su expresión no está directamente modulada por la variación estacional en la disponibilidad del recurso alimenticio, al menos en los hemiólitros. Esto sugiere que la AF en este sistema podría estar más influenciada por otros factores o que este carácter en particular presente una baja sensibilidad a la variación ambiental. Futuros estudios podrían evaluar otros caracteres morfológicos, así como distintos estadios ontogenéticos, para determinar si existen componentes del desarrollo más sensibles a la estacionalidad característica de la selva baja caducifolia.

## Conclusiones

Se detectó AF en los hemiólitros de *Acanthocephala alata*, lo cual indica que, a lo largo del desarrollo, esta chinche experimenta algún tipo de estrés que alteran la estabilidad de su desarrollo. Sin embargo, no hubo variación entre las temporadas de secas y de lluvias de la selva baja caducifolia, lo que podría indicar que los cambios en la disponibilidad del recurso alimenticio no es un factor de estrés suficientemente fuerte para producir desviaciones aleatorias en la simetría de los hemiólitros de la chinche. Se podría evaluar este indicador biológico en otras estructuras morfológicas o en los estadios ninfales de *A. alata* que podrían ser más sensibles a la variación estacional del ecosistema.

## Referencias

Ačanski, J., Gvozdenac, S., Radenković, M., Prvulović, D., Tanasković, S., y Horvatić, M. (2023). Effect of four plant extracts on the mortality, population growth, and fluctuating asymmetry of *Sitophilus oryzae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 171(8), 611–620. <https://doi.org/10.1111/eea.13325>

- Adams, D. C., Collyer, M., Kaliontzopoulou, A., y Baken, E. K. (2025). Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. *R package version 4.0.10*. <https://cran.r-project.org/package=geomorph>.
- Aide, T. M. (1992). Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica*, 24(4), 532-537. <https://doi.org/10.2307/2389016>
- Beasley, D. E., Bonisoli-Alquati, A., Welch, S. M., Møller, A. P., Mousseau, T. A. (2012) Effects of parental radiation exposure on developmental instability in grasshoppers. *Journal of Evolutionary Biology*. 25(6):1149-62. doi: 10.1111/j.1420-9101.2012.02502.x.
- Benítez, H., Lemic, D., Villalobos-Leiva, A., Bažok, R., Órdenes-Claveria, R., Pajač Živković, I. y Mikac, K. (2020). Breaking Symmetry: Fluctuating Asymmetry and Geometric Morphometrics as Tools for Evaluating Developmental Instability under Diverse Agroecosystems. *Symmetry*, 12(11), 1789. <https://doi.org/10.3390/sym12111789>
- Calandriello, D. C., Cunha, V. A. S., Batista, D., y Genevcius, B.C. (2025). Genetic architecture of morphological adaptation and plasticity in insects: gaps, biases, and future directions. *Current Opinion in Insect Science*, 69, 101362. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2025.101362>
- Campos, D. de J. (2025). Fenología reproductiva de *Ampelocissus acapulcensis* (Kunth) Planch. (Vitaceae) en el bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México [Maestría]. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Coley, P. D., y Barone, J. A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual review of ecology and systematics*, 27(1), 305-335. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.305>

- CONANP Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (2005). Programa de Conservación y Manejo Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- de Coster, G., van Dongen, S., Malaki, P., Muchane, M., Alcántara-Exposito, A., Matheve, H., y Lens, L. (2013). Fluctuating Asymmetry and Environmental Stress: Understanding the Role of Trait History. *PLoS ONE*, 8(3), e57966 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057966>
- Dirzo, R., y Domínguez, C. A. (1995). Chapter 12: Plant–herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. En: S. H. Bullock, H. A. Mooney, y E. Medina (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests*. pp. 304-325. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511753398.012>
- Dongen, S. V., 2006. Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: Past, present and future. *Journal of Evolutionary Biology* 19(6), 1727–1743. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01175.x>
- Flores, G., Rangel, M. G., Wehncke, E. V., Bonilla, J., Cruz, R., y Valencia-A., S. (2024). Flora nativa y vegetación de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México. *Acta Botanica Mexicana*, (131). e2388. <https://doi.org/10.21829/abm131.2024.2388>
- Frago, E., Bause, É. (2014) Life-History Consequences of Chronic Nutritional Stress in an Outbreking Insect Defoliator. *PLoS ONE* 9(2): e88039. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088039>
- Graham, J. H., Shmuel, R., Hel-Or, H., y Nevo, E. (2010). Fluctuating asymmetry: methods, theory, and applications. *Symmetry*, 2(2), 466–540. <https://doi.org/10.3390/sym2020466>
- Gullan, P. J., y Cranston, P. S. (2014). *The Insects: An Outline of Entomology*, Gullan and Cranston (5th ed.). Wiley-Blackwell.

- Gutiérrez-Cabrera, A. E., Montaña, R. B., González, L., Ospina-Garcés, S. M., y Córdoba-Aguilar, A. (2022). Body shape and fluctuating asymmetry following different feeding sources and feeding time in a triatomine, *Triatoma pallidipennis* (Stål, 1892). *Infection, Genetics and Evolution*, 98, 105199. <https://doi.org/10.1016/J.MEEGID.2021.105199>
- Henriques, N. R., y Cornelissen, T. (2019). Wing asymmetry of a butterfly community: is altitude a source of stress? *Community Ecology*, 20(3), 252–257. <https://doi.org/10.1556/168.2019.20.3.5>
- Hoffmann, A. A. y Woods, R. E. (2001). Trait variability and stress: canalization, developmental stability and the need for a broad approach. *Ecology Letters*, 4, 97–101. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00205.x>
- Hoffmann, A. A. y Woods, R. E. (2003). Chapter 21: Associating Environmental Stress with Developmental Stability: Problems and Patterns. En: M. Polak (Ed.), *Developmental Instability*, pp. 387–401. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195143454.003.0021>
- Hoffmann, A. A., Woods, R. E., Collins, E., Wallin, K., White, A., y McKenzie, J. A. (2005). Wing shape versus asymmetry as an indicator of changing environmental conditions in insects. *Australian Journal of Entomology*, 44, 233–243. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.2005.00469.x>
- Hosken, D.J., Blanckenhorn, W.U. y Ward, P.I. (2000), Developmental stability in yellow dung flies (*Scathophaga stercoraria*): fluctuating asymmetry, heterozygosity and environmental stress. *Journal of Evolutionary Biology*, 13: 919–926. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2000.00239.x>
- INEGI Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2010). Compendio de información geográfica municipal 2010 Puente de Ixtla Morelos. [www.e-local.gob.mx/wb2/ELOCAL/EMM\\_morelos](http://www.e-local.gob.mx/wb2/ELOCAL/EMM_morelos)

- Janzen, D. H. (1988). Chapter 14: Tropical dry forests: The most endangered major tropical ecosysteme. En: E. O. Wilson. (Ed.), *Biodiversity*. pp. 130-137. National Academies Press. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK219281/>
- Klingenberg, C. (2015). Analyzing Fluctuating Asymmetry with Geometric Morphometrics: Concepts, Methods, and Applications. *Symmetry*, 7(2), 843–934. <https://doi.org/10.3390/sym7020843>
- Klingenberg, C. P. y McIntyre, G. S. (1998). Geometric Morphometrics of Developmental Instability: Analyzing Patterns of Fluctuating Asymmetry with Procrustes Methods. *Evolution*, 52(5), 1363. <https://doi.org/10.2307/2411306>
- Kültz D. (2020) Defining biological stress and stress responses based on principles of physics. *Journal of Experimental Zoology* 333(6) 350–358. <https://doi.org/10.1002/jez.2340>
- Ma, Y., Wan, C., Gorb, S. y Rajabi, H. (2019). Biomechanics of fore wing to hind wing coupling in the southern green stink bug *Nezara viridula* (Pentatomidae). *Acta Biomaterialia*, 100, 10-17. <https://doi.org/10.1016/j.actbio.2019.09.027>
- Márquez, E., y Saldamando-Benjumea, C.I., (2013). *Rhodnius prolixus* and *Rhodnius robustus*-like (Hemiptera, Reduviidae) wing asymmetry under controlled conditions of population density and feeding frequency. *Journal of Biosciences*. 38, 1–12. <https://doi.org/10.1007/s12038-013-9332-9>
- Marquis, R. J. (1984). Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*, 226(4674), 537-539. <https://doi.org/10.1126/science.226.4674.537>
- Martin, O.Y. y Hosken, D. J. (2009) Longevity and developmental stability in the dung fly *Sepsis cynipsea*, as affected by the ectoparasitic mite, *Pediculoides mesembrinae*. *Journal of Insect Science*. 9:1–9. doi: 10.1673/031.009.6601
- Miller, C. W., McDonald, G. C. y Moore, A. J. (2016). The tale of the shrinking weapon: seasonal changes in nutrition affect weapon size and sexual dimorphism, but not



- contemporary evolution. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(11), 2266–2275.  
<https://doi.org/10.1111/jeb.12954>
- Mpho, M., Holloway, G. J. y Callaghan, A. (2000). Fluctuating wing asymmetry and larval density stress in *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae). *Bulletin of Entomological Research*, 90(3), 279–283. doi:10.1017/S0007485300000390
- Nattero, J. Cecere, M. C. y Gürtler, R. E. (2017). Temporal variations of fluctuating asymmetry in wing size and shape of *Triatoma infestans* populations from northwest Argentina. *Infection, Genetics and Evolution*, 56, 133–142.  
<https://doi.org/10.1016/j.meegid.2017.11.012>
- Nattero, J., Piccinali, R. V., Gaspe, M. S., y Gürtler, R. E. (2019). Fluctuating asymmetry and exposure to pyrethroid insecticides in *Triatoma infestans* populations in northeastern Argentina. *Infection, Genetics and Evolution*, 74, 103925.  
<https://doi.org/10.1016/j.meegid.2019.103925>
- Neves, F. S., Silva, J. O., Espírito-Santo, M. M. y Fernandes, G. W. (2014). Insect herbivores and leaf damage along successional and vertical gradients in a tropical dry forest. *Biotropica*, 46(1), 14–24. <https://doi.org/10.1111/btp.12068>
- Nunes, L. A., Araújo, E. D. y Marchini, L. C. (2015). Fluctuating asymmetry in *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) as bioindicator of anthropogenic environments. *Revista de Biología Tropical*, 63(3), 673–682.  
[https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0034-77442015000300673](https://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442015000300673)
- Perez-Goodwyn, P. J., y Gorb, S. N. (2004). Frictional properties of contacting surfaces in the hemelytra-hindwing locking mechanism in the bug *Coreus marginatus* (Heteroptera, Coreidae). *Journal of Comparative Physiology A*, 190(7).  
<https://doi.org/10.1007/s00359-004-0520-9>

- Pinto, N. S., Juen, L., Cabette, H. S. R., y De Marco Jr, P. (2012). Fluctuating asymmetry and wing size of *Argia tinctipennis* Selys (Zygoptera: Coenagrionidae) in relation to riparian forest preservation status. *Neotropical Entomology*, 41(3), 178-185. <https://doi.org/10.1007/s13744-012-0029-9>
- R Core Team (2025). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical <https://www.R-project.org/>.
- Rohlf, F. J. (2018). TPSDig. Morphometrics program series. *Versión 2.17*. Department of Ecology and Evolution, SUNY Stony Brook. <https://www.sbmorphometrics.org/>
- Rzedowski, J. (2006). Vegetación de México (1ra edición digital). Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad.
- Schlager, S., Jefferis, G., y Ian, D. (2025). Morpho. Calculations and Visualizations Related to Geometric Morphometrics. <https://github.com/zarquon42b/Morpho>
- Soto, I. M., Carreira, V. P., Soto, E. M., y Hasson, E. (2008). Wing morphology and fluctuating asymmetry depend on the host plant in cactophilic *Drosophila*. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(2), 598–609. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01474.x>
- Vilaseca, C.; Pinto, C.F., Órdenes-Claveria, R.; Laroze, D., Méndez, M.A. y Benítez, H.A. (2022). Insect Fluctuating Asymmetry: An Example in Bolivian Peridomestic Populations of *Triatoma infestans* (Klug, 1834) (Hemiptera: Reduviidae). *Symmetry*, 14, 526. <https://doi.org/10.3390/sym14030526>
- Wolda, H. (1988). Insect seasonality: why?. *Annual review of ecology and systematics*, 19, 1-18. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.000245>
- Zakharov, V. M., Shadrina, E. G., y Trofimov, I. E. (2020). Fluctuating asymmetry, developmental noise and developmental stability: future prospects for the population developmental biology approach. *Symmetry*, 12(8), 1376. <https://doi.org/10.3390/sym12081376>



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS



**CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**  
**Maestría en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación**

Fecha: 15 de abril de 2026

**Coordinación Académica**  
**Maestría en Biología Integrativa de la**  
**Biodiversidad y la Conservación**  
**Presente**

Como integrante de la Comisión Revisora y después de haber evaluado la tesis titulada **Expresión del dimorfismo sexual y asimetría fluctuante en *Acanthocephala alata* (Burmeister, 1835) (Hemiptera: Coreidae) en condiciones variables de disponibilidad de recursos** de la alumna **Mariangélica Becerra Torres**, con número de matrícula **10074240**, aspirante al grado de Maestra en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, expreso mi decisión eligiendo la opción:

( ☒ ) Otorgo el voto por considerar que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado.

( ☐ ) No otorgo el voto aprobatorio por considerar que la tesis no está lista para ser presentada y defendida en el examen de grado.

Atentamente  
***Por una humanidad culta***

---

**Dra. Sandra Milena Ospina Garcés**





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento con firma electrónica UAEM, soportada por el certificado vigente a la fecha de su elaboración y con efectos plenos de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS PUBLICADOS en el ÓRGANO INFORMATIVO UNIVERSITARIO "ADOLFO MENÉNDEZ SAMARÁ" número 117 de fecha 20 de abril de 2021.

#### Sello electrónico

**SANDRA MILENA OSPINA GARCÉS | Fecha:2026-04-15 14:06:44 | FIRMANTE**

IL9Wusy6mo0RZjxPY07H8NT+XLKyfwYsom6mHkttSazAWbkU9wlGSusikx5L6AsiB87gC8u+EyNmIQXIPUzSY4ZicvtRoxmpxzjLXOtLvDqPvzMJvZzH+QjshWiW3kCyr0RViy+16z+0UhbHNOWV0X77UfLdaWmeLGQ3Ty8khiUwm8uKQ69Ulk3LF71mDCKDkqaRt9f5lxE9l6nV4jcd/E9GvvLd9vFWRsyhg001LkM7c7t4pQD83bloDQE4YtgcZnhM2FQup/tltDxIjkj  
oylyvdYK9A6suTyNYzYjq7SidsxrPM4+Axfhr75uyFKQKO/AQCgAOzKWuvFbqFiOcdA==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o  
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



**8LHruvmkd**

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/OdrTav4FWFAXBkZmTPL6xwMb1nIlCwuG>



**UAEM**  
RECTORÍA  
2023-2029



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS



**CENTRO DE INVESTIGACIÓN EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**  
**Maestría en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación**

Fecha: 16 de abril de 2026

**Coordinación Académica**  
**Maestría en Biología Integrativa de la**  
**Biodiversidad y la Conservación**  
**Presente**

Como integrante de la Comisión Revisora y después de haber evaluado la tesis titulada **Expresión del dimorfismo sexual y asimetría fluctuante en *Acanthocephala alata* (Burmeister, 1835) (Hemiptera: Coreidae) en condiciones variables de disponibilidad de recursos** de la alumna **Mariangélica Becerra Torres**, con número de matrícula **10074240**, aspirante al grado de Maestra en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, expreso mi decisión eligiendo la opción:

( ☒ ) Otorgo el voto por considerar que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado.

( ☐ ) No otorgo el voto aprobatorio por considerar que la tesis no está lista para ser presentada y defendida en el examen de grado.

Atentamente  
***Por una humanidad culta***

**firma electrónica**  
**Dra. Karla María Aguilar Dorantes**





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento con firma electrónica UAEM, soportada por el certificado vigente a la fecha de su elaboración y con efectos plenos de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS PUBLICADOS en el ÓRGANO INFORMATIVO UNIVERSITARIO "ADOLFO MENÉNDEZ SAMARÁ" número 117 de fecha 20 de abril de 2021.

#### Sello electrónico

KARLA MARIA AGUILAR DORANTES | Fecha:2026-04-16 13:54:46 | FIRMANTE

I5AXMZl6d6TWdyD661jcFvZX6xQHCJO6JXMBXmOJ8ZD8FALZHcWHq1DjFa3qqEcXVlyyUWTg3ANJL1s20OZb1C+9QezyTtfAGkkchZkl5Op/Kg9IMiGbqETRjFfruAJ9s9IH2rQ  
MO/DinwqJVdy3XK00rJ4tfkNqM7CGpQuu5QTNaqtFBM9SML1Fq0bJwxTYii+8VAQpcx6FS6KHA5HMjB8KGI97WWs1zKRS2WACH37uoRsBPfc8yK6Xt68pySW9L94OdbVFZP  
1K+PKklNQKwwhCetUFw15YCF7W9l5BuxnOtdxYlcXwGYUbq3/uYmIFi2ywBCXqqENCOTPvCZRVg==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o  
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



AMiuXWED5

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/J83gZyk75lv4hSilhcSYTcqMCdWUlaok>



UAEM  
RECTORÍA  
2023-2029



Fecha: 20 de abril del 2026

**Coordinación Académica**  
**Maestría en Biología Integrativa de la**  
**Biodiversidad y la Conservación**  
**Presente**

Como integrante de la Comisión Revisora y después de haber evaluado la tesis titulada **Expresión del dimorfismo sexual y asimetría fluctuante en *Acanthocephala alata* (Burmeister, 1835) (Hemiptera: Coreidae) en condiciones variables de disponibilidad de recursos** de la alumna **Mariangélica Becerra Torres**, con número de matrícula **10074240**, aspirante al grado de Maestro(a) en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, expreso mi decisión eligiendo la opción:

(X) Otorgo el voto por considerar que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado.

( ) No otorgo el voto aprobatorio por considerar que la tesis no está lista para ser presentada y defendida en el examen de grado.

Atentamente

**Dr. Daniel Reynoso Velasco**



**2026**  
año de  
**Margarita**  
**Maza**



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento con firma electrónica UAEM, soportada por el certificado vigente a la fecha de su elaboración y con efectos plenos de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS PUBLICADOS en el ÓRGANO INFORMATIVO UNIVERSITARIO "ADOLFO MENÉNDEZ SAMARÁ" número 117 de fecha 20 de abril de 2021.

#### Sello electrónico

**DANIEL REYNOSO VELASCO | Fecha: 2026-04-20 08:36:29 | FIRMANTE**

KN+t5v8atzDy0rLgJJHKGm9zr7fAs5GOGVdnsmrPheOniC2aQcCUzCYEZlpADmFz/HsZl15TD2XT4UjvL82b0ecaCiBusVY0nOjlGFMI2n6opM5qYTXqbdFH4Q+1tN2lWYluWRFYdyYAKNrr0ohLAcm1qirRbJsq6umNLpqdILdrPDSRzTGzTpao7Sv/zy7Mjib2wstnL8VidKGmH3WEyWD8hSI32fPheEmhHaxSgXApVsKaPFF4XLONrO2TtJLA6OuTX1zXAa7Bthc7BkF1z/ADUfUXHw8cY6jnAT1C7ROOmWU+bSRgdTMdRjlB7MKnd/pA5q4j2+nv+AEWzFSA==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o  
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



**YwMPnqga4**

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/8Wp4Kn3uhYF94BvufFBITJzNsCiuClen>



**UAEM**  
RECTORÍA  
2023-2029





Instituto de  
Investigaciones  
Biológicas



Universidad Veracruzana

Instituto de Investigaciones Biológicas

Xalapa de Enríquez, 15 de abril de 2026

**Coordinación Académica**  
**Maestría en Biología Integrativa de la**  
**Biodiversidad y la Conservación**  
**Presente**

Como integrante de la Comisión Revisora y después de haber evaluado la tesis titulada **Expresión del dimorfismo sexual y asimetría fluctuante en *Acanthocephala alata* (Burmeister, 1835) (Hemiptera: Coreidae) en condiciones variables de disponibilidad de recursos** de la alumna **Mariangélica Becerra Torres**, con número de matrícula **10074240**, aspirante al grado de Maestra en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, expreso mi decisión eligiendo la opción

( ☒ ) Otorgo el voto por considerar que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado.

( ☐ ) No otorgo el voto aprobatorio por considerar que la tesis no está lista para ser presentada y defendida en el examen de grado.

ATENTAMENTE

Dra. Martha Lucía Baena Hurtado  
Investigadora Titular C.

Dr. Luis Castelazo  
Ayala s/n

Km. 2.5 Carr.  
Xalapa-Veracruz

Col Industrial  
Animas,  
C.P. 91190  
Xalapa-Enríquez,  
Veracruz, México

Teléfono  
01 (228) 841 89 10

Correo electrónico  
mbaena@uv.mx



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento con firma electrónica UAEM, soportada por el certificado vigente a la fecha de su elaboración y con efectos plenos de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS PUBLICADOS en el ÓRGANO INFORMATIVO UNIVERSITARIO "ADOLFO MENÉNDEZ SAMARÁ" número 117 de fecha 20 de abril de 2021.

#### Sello electrónico

**MARTHA LUCÍA BAENA HURTADO | Fecha:2026-04-20 13:17:30 | FIRMANTE**

RGZPoX3R23P53h7P7XAXeM6NgpYPd8KhrZK9TNU+5P/y3eiTJ5pjyzsUd8bCW1O8vvhmKfNhvLLokcGGsDf6wNMvr5ErRP4uviEsyCuRvW4upHQlyG+0Lj+bZXvGtK6JkAiuqqJ  
NnkFr6FqvFqLYKez1+3zp+xS+ODRb0IPZ9+TnCAzZhuK4BxiCwqNKUv6okmmEJ9S5poFMOSJ18VTF3DIOpm2FuKGbZYcAoZIFUwYZWsQIAzwQiW7ojnOyo57yxEKmdlli8+h  
VV3kNjqrIvf/6Zghx2PvGynADVQETXfoo8NpmsMmwygyGVYc3i3Tzv7byUiHyp6LptWQbSelw==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o  
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



**dZqna3Nlr**

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/mWsluAys0XCj3QBN0ESTrI18m4rUzVcP>



**UAEM**  
RECTORÍA  
2023-2029



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS

ESCUELA DE ESTUDIOS SUPERIORES DEL JICARERO



Jojutla, Morelos, 15 de abril de 2026

**Coordinación Académica  
Maestría en Biología Integrativa de la  
Biodiversidad y la Conservación  
Presente**

Como integrante de la Comisión Revisora y después de haber evaluado la tesis titulada **Expresión del dimorfismo sexual y asimetría fluctuante en *Acanthocephala alata* (Burmeister, 1835) (Hemiptera: Coreidae) en condiciones variables de disponibilidad de recursos** de la alumna **Mariangélica Becerra Torres**, con número de matrícula **10074240**, aspirante al grado de Maestra en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, expreso mi decisión eligiendo la opción

( X ) Otorgo el voto por considerar que la tesis reúne los requisitos para ser presentada y defendida en el examen de grado.

(    ) No otorgo el voto aprobatorio por considerar que la tesis no está lista para ser presentada y defendida en el examen de grado.

Atentamente

*Firma electrónica*

---

**Dra. Concepción Martínez Peralta**





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento con firma electrónica UAEM, soportada por el certificado vigente a la fecha de su elaboración y con efectos plenos de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS PUBLICADOS en el ÓRGANO INFORMATIVO UNIVERSITARIO "ADOLFO MENÉNDEZ SAMARÁ" número 117 de fecha 20 de abril de 2021.

#### Sello electrónico

CONCEPCION MARTINEZ PERALTA | Fecha:2026-04-15 17:01:14 | FIRMANTE

mlhi5SJmhb4DbGwEaMLfkY8SIO0SDUOdXYP+KWBEhjMZtJkyrXnSEj90Iex9yjJDK2cMABu3wjzB4mLKvspTbJ6DxStg6j6UD6vzyVPLReLcvhrpcp2896YcJPS+Wzl3+Y21fkdSycXvgGPFZck5vkjKTIAWfZZUzjuoYKviLPTyLooold8OkuYfzAmioR76F1laHRKLkvy4o1OFaeDikatJh/0qQ/EI1Y7LhggeSxRsk4htw2VEqD8r/ypGhsBeLuL9cS8IGY1uJ00nPfhDi5M/W37/+P4+sriuXa7GA20luCH6Exfcj/bdE8gKWJ41KS96rk1XsY4uX/RKmcNu0rw==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o  
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



XhJaFcCQm

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/0mJxMJB06ljLOB9Jiplop7IRlrR8Cf8o>



UAEM  
RECTORÍA  
2023-2029