

ASIMETRÍA Y SELECCIÓN SEXUAL EN INSECTOS

Carmen Zamora-Muñoz¹ y Juan J. Soler²

Dpto. Biología Animal y Ecología, Facultad de Ciencias,
Universidad de Granada. Campus Universitario Fuentenueva, s/n; 18071 Granada.
¹czamora@goliat.ugr.es — ²jsolerc@goliat.ugr.es

Resumen

Los insectos son animales con simetría bilateral y, por tanto, la mayoría de los órganos y estructuras de su cuerpo son pares. El desarrollo de cada uno de los órganos pares está controlado por el mismo gen o grupos de genes, por lo que se propuso la hipótesis de que la diferencia entre el lado derecho y el izquierdo de un carácter reflejaría las propiedades intrínsecas del genoma y la capacidad del mismo para resistir las alteraciones ambientales durante su ontogenia. Es decir, el grado de asimetría entre órganos pares sería un reflejo de la estabilidad durante el desarrollo del organismo. El parámetro más utilizado para medir esa estabilidad es lo que se denomina asimetría fluctuante, y se estima como la diferencia entre los componentes derecho e izquierdo de un carácter u órgano par. Muchos trabajos han encontrado una relación negativa entre grado de asimetría fluctuante y calidad individual en distintos taxones animales. Si el grado de asimetría fluctuante refleja la calidad individual, las hembras podrían utilizar esta información para seleccionar pareja. Además, el grado de asimetría que presenten los caracteres sexuales secundarios debe ser mayor que el que presenten otros órganos sometidos a fuertes presiones por la selección natural. Por tanto las hembras podrían estimar la calidad del macho, no sólo en función del desarrollo del carácter sexual secundario, sino también sobre la base de la asimetría fluctuante de ese carácter. Esta hipótesis ha sido examinada en algunas especies de insectos, aves y mamíferos. En este artículo hacemos una revisión de los factores genéticos y ambientales que influyen en la estabilidad durante el desarrollo y, por tanto, en el grado de asimetría fluctuante de un carácter; revisamos distintas medidas de la estabilidad durante el desarrollo y exponemos el fundamento y la metodología de una de ellas, la medida de la asimetría fluctuante. Por último tratamos las posibles relaciones entre selección sexual y estabilidad durante el desarrollo y, como ejemplo, comentamos cinco trabajos publicados sobre insectos.

Palabras clave: Asimetría fluctuante, Estabilidad durante el desarrollo, Selección sexual, Insectos.

Asymmetry and sexual selection in insects

Abstract

Insects are bilateral symmetric organisms with most of their organs organised in pairs of symmetrical characters. Development of each of the organs at both sides of the body is controlled by the same gene or gene complex. It has been hypothesised that differences between development of the left and the right side of a character provide information about the genome intrinsic properties and its capacity to overcome environmental alterations during character development. In other words, differences between the right and the left side of a character (degree of asymmetry) reflects developmental stability. Fluctuating asymmetry is the most used parameter of developmental stability, and it is estimated as the absolute differences between the left and the right side of a character. In accordance with the hypothesis, some authors have found a negative relationship between fluctuating asymmetry and individual vigour in a variety of animal taxa. If the degree of fluctuating asymmetry is reflecting individual quality, females might use this information in mate selection. Moreover, sexually selected characters are predicted to vary more than others which are subject to natural selection pressure. Therefore, females could estimate mate quality, not only in base of the degree of the sexually selected traits development, but also on the degree of their asymmetry. This hypothesis has been tested in a variety of taxa, from insects to mammals. In this article, we review genetic and environmental factors potentially affecting developmental stability and thereby level of fluctuating asymmetry. We discuss the different measurements of developmental stability, and explain methodology and foundations of one of them, the fluctuating asymmetry measurement. Finally, we also review the possible relationships between sexual selection and developmental stability and, as examples, we discuss five different articles on fluctuating asymmetry and sexual selection in insects.

Key words: Fluctuating asymmetry, Developmental stability, Sexual selection, Insects.

INTRODUCCIÓN

Los animales pluricelulares organizan generalmente su cuerpo siguiendo unos planos de simetría. Es decir, los distintos órganos o estructuras que lo forman no se distribuyen al azar, sino que normalmente se repiten y se distribuyen de forma simétrica teniendo en cuenta el, o los, planos de simetría característicos del grupo al que pertenecen.

La mayoría de los filos animales poseen simetría bilateral, es decir, existe un único plano de simetría que divide al cuerpo en dos imágenes especulares idénticas. Esto lleva consigo que muchos de los órganos de estos animales sean pares y, a la vez, simétricos (tres pares de patas, dos pares de alas, un par de ojos, etc.). Esta simetría corporal es heredada y tiene su origen en el desarrollo embrionario, pues el embrión tardío (estado de postgástrula) tiene ya simetría bilateral. Además, el mismo gen (o grupo de genes) actúa sobre el desarrollo de cada uno de los órganos pares y, por tanto, cabría esperar que ambos fueran exactamente iguales. Pero a menudo observamos que existen variaciones entre los órganos pares y que, por ejemplo, uno de ellos crece más en longitud que su pareja; es decir, que los órganos y estructuras pares no son estrictamente iguales.

Ludwig, en 1932, propuso por primera vez que si el desarrollo de los órganos pares está controlado por el mismo gen o grupo de genes y eliminamos el componente ambiental, éstos deberían ser totalmente simétricos. Por tanto, una medida de la desviación en el crecimiento o desarrollo de estos órganos podría ser una herramienta importante que nos daría información sobre los problemas que un individuo en concreto ha tenido durante su morfogénesis. Así, el grado de asimetría de un individuo refleja las propiedades intrínsecas de su genoma y la capacidad del mismo para resistir las alteraciones ambientales durante su ontogenia, lo que se denomina estabilidad durante el desarrollo (Palmer & Strobeck, 1986; Palmer, 1994). Las causas de la inestabilidad durante el desarrollo están bien estudiadas e incluyen un amplio rango de factores genéticos y ambientales (Palmer & Strobeck, 1986; Parsons, 1990; Møller, 1996a; Møller & Swaddle, 1997a). El parámetro más utilizado hasta el momento como la medida más sensible de la estabilidad durante el desarrollo se denomina asimetría fluctuante (Møller & Swaddle, 1997a, b). Este parámetro se estima como la diferencia entre los componentes derecho e izquierdo de un carácter u órgano par (Van Valen, 1962). Esta estimación tiene la ventaja de que las medidas son directas y fáciles de obtener y, además, el patrón de crecimiento óptimo del organismo en cuestión, la simetría bilateral perfecta, se conoce antes de que el organismo alcance el final de su desarrollo.

Hacia finales de la década de los 50 los investigadores comenzaron a buscar y encontrar una relación entre la asimetría fluctuante y distintas medidas de éxito biológico. Muchos han sido desde entonces los trabajos en los que se han encontrado relaciones negativas entre distintas medidas indicadoras de éxito reproductor y asimetría en caracteres morfológicos (Møller & Swaddle, 1997a). Los caracteres sexuales secundarios no han sido una excepción a este patrón y se ha observado que individuos con caracteres sexuales secundarios más asimétricos tienen menor éxito reproductor que los que presentan caracteres más simétricos (por ejemplo, Møller, 1990, 1992, 1993a, b; Møller & Hönglund, 1991). Esta relación negativa no es tan obvia pues los caracteres sexuales secundarios no están estrictamente sometidos a procesos de selección natural y, por tanto, un individuo asimétrico para esos caracteres no tiene por qué ser menos viable que otro con caracteres simétricos. Sin embargo, si tenemos en cuenta que estos caracteres son usados por las hembras (generalmente) para elegir pareja, la hembra podría estimar la calidad del macho, no sólo en función del grado de desarrollo que presente el carácter sexual secundario en cuestión, sino también en función de su grado de simetría. Es decir, estos estudios sobre la asimetría en caracteres sexuales secundarios postulan que la falta de simetría, o asimetría en caracteres bilaterales, puede utilizarse como señal de calidad

del individuo, y que esta información puede ser usada por los congéneres durante encuentros sociales y sexuales y, por supuesto, por los investigadores en los estudios de éxito reproductor.

En resumen, la teoría de la asimetría fluctuante propone que la presencia de estrés ambiental o genético durante la ontogenia reduce la eficiencia de los procesos normales de desarrollo, quedando reflejado en un incremento en la asimetría fluctuante. Como estas alteraciones ocurren en etapas tempranas del desarrollo, esta técnica es una estima de los efectos de estrés más sensible que la supervivencia y la fecundidad (Clarke, 1992).

En este artículo hacemos una revisión de los factores genéticos y ambientales que influyen en la estabilidad durante el desarrollo y, por tanto, en el grado de asimetría fluctuante de un carácter; revisamos distintas medidas de la estabilidad durante el desarrollo y exponemos el fundamento y la metodología de una de ellas, la medida de la asimetría fluctuante. Por último, tratamos las posibles relaciones entre selección sexual y estabilidad durante el desarrollo y, como ejemplo, comentamos cinco trabajos publicados sobre insectos.

1. LA SIMETRÍA COMO MEDIDA INDICADORA DE LA ESTABILIDAD DURANTE EL DESARROLLO

Vivimos en un mundo de simetrías, como refleja el hecho de que, antes de que se acuñara el término *sum-metria* para denominar a aquello que tenía "la misma medida" o "proporciones debidas" en la antigua Grecia, en las civilizaciones Paleolíticas era de importancia relevante la simetría en las esculturas que se realizaban (Møller & Swaddle, 1997b).

En términos biológicos, un organismo simétrico tiene partes u órganos similares en los lados opuestos del o los planos que lo dividen. Y la presencia de simetría o asimetría en un organismo puede fácilmente explicarse en términos del control y estabilidad de los procesos que se dan durante su desarrollo.

Por estabilidad durante el desarrollo se entiende la producción de un fenotipo, predeterminado por un diseño corporal adaptativo, bajo un conjunto de condiciones ambientales y genéticas específicas. Se refiere, por tanto, a la capacidad intrínseca de un individuo para resistir accidentes y perturbaciones durante su crecimiento y desarrollo. Estas alteraciones pueden ser en origen bien genéticas o ambientales. Un desarrollo altamente estabilizado produce el fenotipo ideal pero cualquier inestabilidad durante la formación del individuo resulta en un crecimiento imperfecto (Møller & Swaddle, 1997a, c).

A lo largo de muchos años de investigación se han ido identificando numerosos factores, tanto genéticos como ambientales, que incrementan la inestabilidad durante el desarrollo. Efectos genéticos tales como altos niveles de entrecruzamiento (que disminuyen la variabilidad genética), homocigosis extrema, y períodos de intensa selección direccional (como es el caso de la hibridación) han demostrado romper el balance de un genoma y reducir la habilidad de los organismos para compensar sus vías (*pathways*) de desarrollo contra la producción de errores al azar (Palmer & Strobeck, 1986; Parsons, 1990; Clarke, 1992; Møller & Swaddle, 1997a).

Los factores ambientales que incrementan los niveles de asimetría son incluso más numerosos que los genéticos. Además, no son factores que actúan independientemente sino que generalmente interactúan, y no pueden aislarse sus efectos a no ser en estrictas condiciones de laboratorio. Estos factores son por ejemplo: temperaturas ambientales anormales, bajos niveles nutricionales, contaminación química (por ejemplo, pesticidas, eutrofización), contaminación sonora, densidad poblacional elevada, infección por parásitos (Møller &

Swaddle, 1997a). Por otro lado, no todos los caracteres de un individuo se ven afectados de igual modo por los factores ambientales. Existen ciertos caracteres más susceptibles que otros, como es el caso de los caracteres ornamentales, caracteres sujetos a una intensa selección sexual direccional que desestabilizaría el genoma (Møller & Pomiankowski, 1993). Además, estos caracteres serían más susceptibles de alterarse durante la morfogénesis que los caracteres morfológicos normales, debido a los elevados requerimientos fisiológicos y al desarrollo tan complejo que tienen los caracteres sexuales secundarios (Pomiankowski et al., 1991).

2. ¿CÓMO SE MIDE LA ESTABILIDAD DURANTE EL DESARROLLO?

Se han elaborado numerosos índices para medir las imperfecciones fortuitas producidas en los organismos a consecuencia de fallos en la estabilidad en el desarrollo. En conjunto, pueden agruparse en dos categorías: (1) índices de frecuencia y (2) índices de formación repetida. Sólo comentaremos brevemente algunos de ellos y nos detendremos un poco más en la explicación de la medida de la asimetría fluctuante.

Los **índices de frecuencia** han derivado de la estimación de la frecuencia de aparición de anomalías dentro y entre poblaciones e incluyen como índices más usados la medida de la frecuencia de desviaciones fenotípicas (*phenodeviantes*) y la de los coeficientes de variación fenotípica. El problema de usar estos índices reside en que son poco sensibles y se necesita un tamaño de muestra elevado de la población para sacar conclusiones individuales. Además, la población necesita ser homogénea genéticamente y no puede haber variación en las condiciones ambientales a lo largo del hábitat de la especie de que se trate. Estos criterios son difícilmente satisfechos en poblaciones naturales y sólo pueden ser controlados en estudios de laboratorio.

Los **índices de formación repetida** se basan en la comparación de medidas tomadas de elementos repetidos del mismo carácter en el mismo individuo, de ahí que el problema de las diferencias genéticas y ambientales esté controlado. Esto se refiere a que la formación de los lados derecho e izquierdo de un carácter par están controlados por el mismo complejo de genes y ambos lados se han desarrollado bajo idénticas condiciones ambientales. El índice más comúnmente usado para medir la estabilidad durante el desarrollo pertenece a este grupo de índices. Se denomina **asimetría fluctuante** (Ludwig, 1932; Van Valen, 1962), y es un resultado directo de la incapacidad de los individuos para presentar idéntico desarrollo de ambos lados de un carácter bilateralmente simétrico. Si el patrón de desarrollo de un carácter bilateral es el mismo para los dos lados de un individuo, la expresión fenotípica de este carácter será simétrica. Cualquier asimetría que aparezca será el resultado de alteraciones locales o accidentes fortuitos, bien por ser debidos a influencias ambientales externas o a factores genéticos internos.

Existen otros dos tipos de asimetrías que pueden ser útiles para los investigadores de la estabilidad durante el desarrollo. La **asimetría direccional** está presente en aquellos caracteres en los que el desarrollo en un lado del cuerpo (por ejemplo, el derecho) es normalmente mayor que en el otro lado (por ejemplo, el izquierdo), y además la distribución de frecuencias de asimetría sigue aproximadamente una distribución normal. Es decir, se diferencia de la asimetría fluctuante en que su valor medio es distinto de cero (Fig. 1). Por último, presentan **antisimetría** aquellos caracteres con un valor medio de asimetría igual a cero, y una distribución de

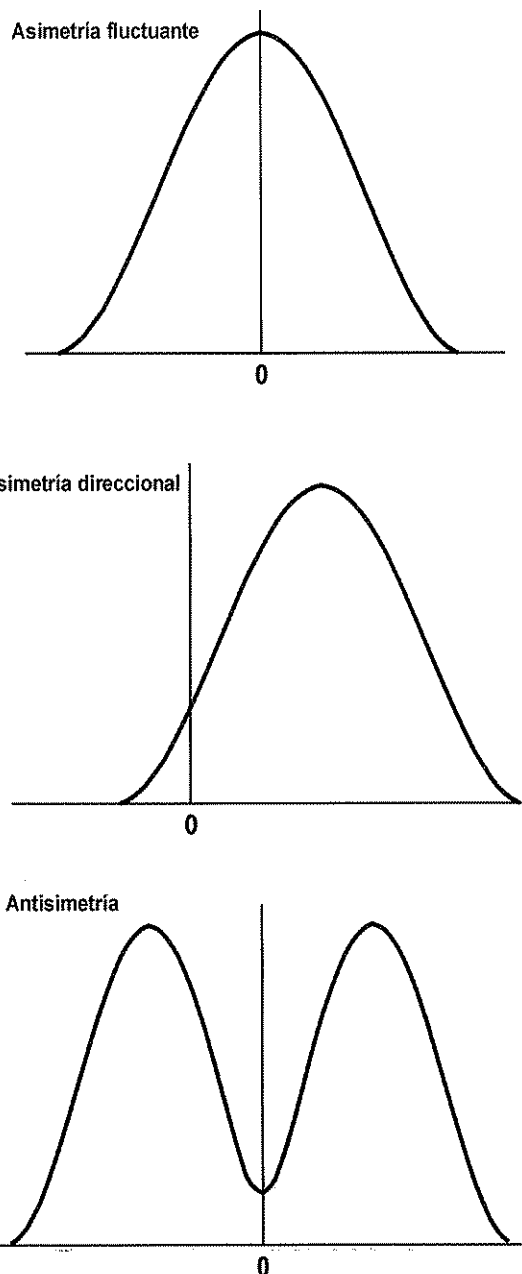


Fig. 1.- Curvas de distribución de los valores de asimetría con signo (derecho menos izquierdo) en poblaciones con ejemplos típicos de asimetría fluctuante, asimetría direccional y antisimetría. Las unidades son arbitrarias.

frecuencias que no sigue una distribución normal, como en el caso de la asimetría fluctuante, sino de tipo bimodal. Es decir, aunque la media de asimetría es cero, individuos con caracteres simétricos son más escasos que individuos con caracteres asimétricos y, además, la abundancia de individuos con el lado derecho del carácter más desarrollado que el izquierdo es similar a la de individuos con el lado izquierdo más desarrollado (Fig. 1). Estos dos tipos de asimetría, aunque también podrían ser utilizadas como medidas de la estabilidad durante el desarrollo (Graham et al., 1998), son formas adaptativas relativamente raras en comparación con la simetría bilateral (véase Møller & Swaddle, 1997a). De ahí que en este capítulo nos dediquemos exclusivamente a estudiar la asimetría fluctuante (Fig. 1).

Tabla 1

Resumen de índices de asimetría fluctuante a escala poblacional e individual. Las medidas de asimetría son tomadas en j caracteres para un individuo i . D_i , tamaño del lado derecho. L_i , tamaño del lado izquierdo. N , número de individuos en una muestra. Var , variancia de cada índice. Modificada de Møller & Swaddle (1997a).

Número	Tipo	Índice	Comentario
1	Población	$\frac{S(R-L)}{N}$	Sin controlar por el tamaño del carácter
2	Población	$var(R-L)$	Sin controlar por el tamaño del carácter
3	Población	$\frac{S(R-L)^2}{N}$	Sin controlar por el tamaño del carácter
4	Población	$\frac{S(R-L)/0,5(R+L)}{N}$	Tamaño del carácter controlado por el número de individuos
5	Población	$Var[(R-L)/0,5(R+L)]$	Tamaño del carácter controlado por el número de individuos
6	Población	$Var[\log(R-L)]$	Tamaño del carácter controlado por el número de individuos
7	Población	$\frac{S(R-L)/N}{[S(R-L)/2N]}$	Tamaño del carácter controlado por el tamaño de la población
8	Población	$\frac{var(R-L)}{[S(R-L)/2N]}$	Tamaño del carácter controlado por el tamaño de la población
9	Individual	$\frac{ R-L }{[S(R-L)/2N]}$	Sin controlar por el tamaño del carácter
10	Individual	$(R-L)/0,5(R+L)$	Tamaño del carácter controlado por el número de individuos
11	Individual	$S[\text{rango}(R-L)]$	Sin controlar por el tamaño del carácter
12	Individual	$S[\text{rango}(R-L)/j]$	Sin controlar por el tamaño del carácter
13	Individual	$S[(R-L)/0,5(R+L)]$	Tamaño del carácter controlado por el número de individuos
14	Individual	$\frac{S(R-L)/0,5(R+L)}{[S(R-L)/2N]}$	Tamaño del carácter controlado por el número de individuos

3. LA ASIMETRÍA FLUCTUANTE: FUNDAMENTO Y METODOLOGÍA

La habilidad de un genoma para compensar los errores durante la ontogenia en el desarrollo de los órganos pares se puede poner de manifiesto en las diferencias entre los lados derecho e izquierdo de un carácter (asimetría fluctuante) que, de forma ideal, sea simétrico bilateralmente. Ya que estos errores durante el desarrollo son al azar, la expresión media del carácter es simétrica, aunque a veces se observen notables asimetrías en una baja proporción de los individuos. Esto da lugar a una distribución normal de los valores de los caracteres derecho menos izquierdo centrados alrededor de una media de valor cero (Fig. 1: asimetría fluctuante).

En la tabla 1 se recogen los índices más usados para calcular la asimetría fluctuante a escala individual y poblacional. Sin embargo, para un correcto análisis de la asimetría fluctuante e interpretación de los resultados debemos seguir una metodología adecuada. Swaddle et al. (1994) recomiendan seguir los siguientes pasos:

1. El primer paso a dar en el análisis de la asimetría fluctuante es asegurarse de que la toma de muestras haya sido adecuada y que no se hayan excluido de las medidas a grupos de individuos como consecuencia de haber realizado un muestreo sesgado. Es decir, la muestra de los individuos de la población a los que se les mida el carácter debe ser aleatoria.
2. En segundo lugar se debe calcular el error de medida. Los niveles de asimetría fluctuante son normalmente muy pequeños en relación con el carácter medido (generalmente menores del 1% del tamaño del carácter; Møller &

Pomiankowski, 1993) y se ha demostrado que la aparente variación en la asimetría de un carácter es debida en gran parte al error de medida. Mason et al. (1976) encontraron que el 76% de la variación hallada en la asimetría de la longitud del ala en mariposas era debida al error de medida. Así, se deben tomar medidas repetidas del mismo individuo para calcular la influencia del error de medida en la estima de la asimetría. Posteriormente se debe calcular la repetibilidad de las medidas mediante un modelo mixto de análisis de variancia (véase Bailey & Byrnes, 1990; Swaddle et al., 1994).

3. Posteriormente, debemos comprobar que los datos de que disponemos muestren las propiedades estadísticas de la asimetría fluctuante, es decir, que los valores de la asimetría con signo ($D-I$) se aproximen a una distribución normal alrededor de una media de cero (Palmer & Strobeck, 1986; Palmer, 1994; Swaddle et al., 1994). El procedimiento estadístico más utilizado es el test de Kolmogorov-Smirnov (Palmer, 1994), aunque Swaddle et al. (1994) recomiendan usar técnicas más poderosas, como el test de Lilliefors seguido de un test de la t (una muestra) frente a una distribución cero que examine la centralización de la distribución de los datos alrededor de una media de cero. Además, es conveniente calcular los niveles de kurtosis y de sesgo de la distribución pues estos parámetros revelan importante información sobre la naturaleza de la asimetría, y son necesarios para distinguir si los datos muestran verdadera asimetría fluctuante y no antisimetría o simetría direccional (Palmer, 1994).
4. Por último, los datos deben ser analizados mediante técnicas no paramétricas, pues tanto los valores de asimetría absoluta como relativa violan generalmente las

asunciones de los tests paramétricos (es decir, no siguen una distribución normal, por ejemplo). Este último apartado haría muy difícil el uso de técnicas multivariantes, muy necesarias cuando más de una variable podría estar afectando al grado de asimetría, que es el caso más normal en la naturaleza. Las técnicas estadísticas no paramétricas delimitan mucho el uso de test multivariantes y, por tanto, es preferible normalizar los datos y utilizar tests paramétricos. Un método de normalización de este tipo de datos (como es el caso de la asimetría absoluta) donde muchos casos tienen valor cero o próximos al cero, y muy pocos con valores extremos, es la transformación *Box-Cox* (Swaddle et al., 1994). Esta transformación consiste en aplicar la fórmula

$$Y' = (Y + \lambda_2)^{\lambda_1}$$

donde $\lambda_1 = 0,3$ y $\lambda_2 =$ al menor valor distinto de cero en nuestra distribución de asimetrías absolutas (Y). Con esta transformación se ha demostrado que, en distintos ejemplos de distribuciones de asimetrías absolutas, se consigue normalizar la muestra.

Generalmente es interesante comparar el tamaño y la asimetría de un carácter determinado pues, en ocasiones, la asimetría puede variar con el tamaño del carácter medido. Se recomienda por tanto explorar la relación entre ambos y, si es conveniente, controlar por el tamaño dividiendo la asimetría por el tamaño del carácter. El índice más usado es la medida de la asimetría relativa

$$[(D-I) / (D+I)]$$

pero en la tabla 1 se recogen otros índices.

4. SELECCIÓN SEXUAL Y ESTABILIDAD DURANTE EL DESARROLLO

La idea general sobre selección sexual fue lanzada en 1871 por Darwin en *The descent of man, and selection in relation to sex*. Darwin sugirió que los extravagantes caracteres sexuales secundarios que se observaban en la Naturaleza (la cola del pavo real y la cornamenta de los ciervos, por ejemplo), caracteres aparentemente maladaptativos y que no podían haberse desarrollado por selección natural, se podrían explicar a causa de la ventaja que conferían a ciertos individuos sobre otros del mismo sexo y especie, en relación exclusiva con la reproducción (Darwin, 1871).

Existen dos tipos diferentes de procesos por los que han podido evolucionar los caracteres sexuales secundarios: (1) por competencia entre machos (competencia intrasexual) o (2) por selección de pareja por parte de la hembra. Mediante el primer proceso han podido evolucionar estructuras que sirvan como armas durante las luchas entre machos por las hembras, que son generalmente el sexo que escoge pareja. Mediante el segundo proceso, la elección de la hembra, éstas pueden preferir a machos con determinados caracteres sexuales secundarios. Así, según el concepto de selección sexual definido por Darwin, se entiende que la selección sexual se produce como resultado de una asociación no azarosa entre un carácter sexual secundario y un componente del éxito reproductor (Møller, 1994). Los machos con determinados caracteres sexuales secundarios tendrán ventajas frente a otros machos, ya sea en la lucha por conseguir pareja o por haber sido escogidos por una hembra, y dejarán más descendencia; descendencia que heredará sus caracteres.

Los caracteres sexuales secundarios son considerados señales honestas, es decir, señales que informan de la calidad del individuo que las lleva (Zahavi, 1975; Grafen, 1990). A su vez, para que este tipo de señales se mantenga en la población y se evite que aparezcan individuos tramposos, que señalen una calidad mayor de la que realmente tienen, se han de cumplir dos condiciones: (1) que estas señales (o caracteres) sean costosas de formar o mantener y (2) que sean más costosas para individuos de baja calidad que para los de alta (Andersson, 1994; Møller, 1994).

Recientemente, en ecología del comportamiento, y particularmente en estudios de selección sexual, ha crecido el interés por el estudio de la asimetría fluctuante, tanto como medida de la calidad del individuo (por ejemplo, Møller, 1990, 1992; Swaddle & Witter, 1994; Witter & Swaddle, 1994) como medida indicadora de la intensidad y dirección de la selección sexual (por ejemplo, Møller & Hönglund, 1991; Møller & Pomiankowski, 1993).

En el caso de las señales honestas (por ejemplo, los caracteres ornamentales) se ha demostrado una relación negativa entre la asimetría fluctuante y el tamaño del carácter en cuestión; sólo los individuos capaces de soportar el estrés ambiental imperante pueden producir caracteres grandes y simétricos (Møller, 1990, 1992; Møller & Hönglund, 1991). Así, la simetría y el tamaño de los caracteres sexuales secundarios pueden ser utilizados por los congéneres (e investigadores) como elementos indicadores de calidad individual (y poblacional). Se sabe que los caracteres ornamentales son más susceptibles al estrés ambiental que los caracteres morfológicos ordinarios ya que están afectados por una intensa selección sexual direccional que desestabilizaría el genoma (Møller & Pomiankowski, 1993), mientras que los caracteres ordinarios están sujetos a una selección estabilizadora. Por otro lado, debido a los elevados requerimientos fisiológicos y al desarrollo tan complejo que tienen los caracteres sexuales secundarios, serían más susceptibles de alterarse durante la morfogénesis que los caracteres morfológicos normales (Pomiankowski et al., 1991).

4.1. Beneficios de la selección sexual con respecto a la estabilidad durante el desarrollo

La selección sexual puede dar lugar a beneficios directos e indirectos en la eficacia biológica del miembro de la pareja que escoge, con beneficios directos para el individuo en la generación actual, e indirectos en la siguiente generación (Andersson, 1994; Møller, 1994). Los beneficios directos incluyen regalos nupciales, territorios, cuidados parentales, y la ausencia de contagio de parásitos, mientras que ejemplos de beneficios indirectos en el éxito reproductor incluyen atractivo, viabilidad general o genes resistentes a parásitos de la descendencia. Si aceptamos que la asimetría fluctuante tiene un componente genético aditivo (Møller & Thornhill, 1997), los individuos que escogen una pareja simétrica, que ha tenido un desarrollo estable, darán lugar, generalmente, a hijos simétricos. Por tanto, una preferencia por parejas simétricas es un mecanismo para obtener un beneficio indirecto en el éxito reproductor (Møller & Swaddle, 1997a).

4.2. Ejemplos de algunos estudios sobre selección sexual en relación con asimetría en insectos

Hasta el momento se han publicado unos 32 artículos sobre estudios de selección sexual en relación con la inestabilidad durante el desarrollo en insectos y se ha trabajado con un total

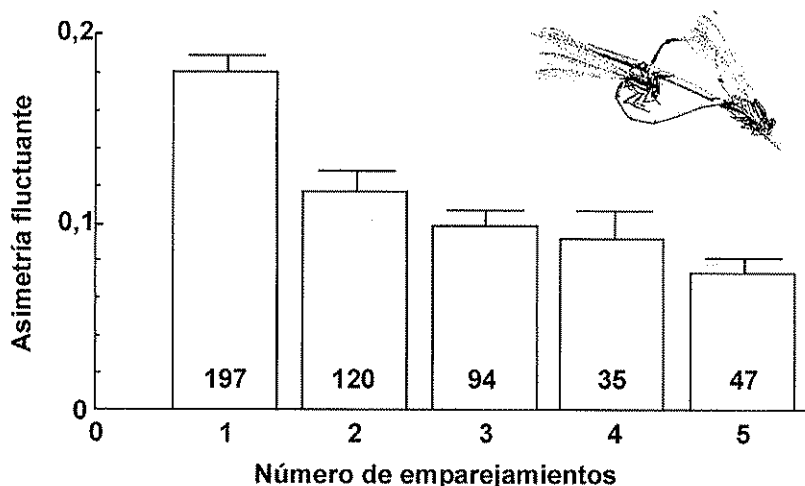


Fig. 2.- Relación entre asimetría fluctuante y éxito de emparejamiento en *Coenagrion puella*. Los valores que se muestran son media $\pm$ error estándar para cada uno de los tipos de machos. Los números representan el tamaño de muestra. Figura modificada de Harvey & Walsh (1993).

de 29 especies distintas (Apéndice 1). Aunque el número de trabajos no resulta elevado a consecuencia de que el estudio de la asimetría es un tema relativamente reciente, sí lo es si lo comparamos con otros estudios sobre asimetría fluctuante en relación con parámetros indicadores de eficacia biológica distintos de los implicados en selección sexual, como la fecundidad (dos artículos), la tasa de crecimiento (un artículo) o la supervivencia (dos artículos) (véanse referencias en Møller, 1997). De todos los artículos citados en el apéndice 1 hemos seleccionado cinco de ellos para comentarlos y dar una visión general del estado de conocimiento actual del estudio de la asimetría en la selección sexual. Tres de ellos son trabajos observacionales y difieren entre sí en el carácter que escogen para estimar el grado de asimetría fluctuante y en la funcionalidad de dicho carácter.

En uno de ellos se estudia una posible relación entre éxito reproductor y asimetría fluctuante en longitud de alas en machos de caballito del diablo *Coenagrion puella* (Odonata: Coenagrionidae). Harvey & Walsh (1993) midieron la longitud de las alas anteriores y posteriores y calcularon la asimetría fluctuante de las alas anteriores, de las posteriores y la asimetría media. Como los resultados fueron similares para las tres medidas de asimetría, sólo se presentaron en el artículo los resultados para la asimetría de las alas anteriores. Los resultados mostraron que los machos con alas más simétricas disfrutaban de un mayor éxito de emparejamiento durante su vida (Fig. 2). Además, los machos de mayor tamaño tuvieron también un mayor éxito en encontrar pareja. Este último resultado estaba en contra de los resultados de Banks & Thompson (1985) en un estudio previo de la misma especie. Los autores explican las diferencias entre los dos estudios sobre la base de que las condiciones climáticas fueron distintas. En el caso de que, durante el periodo de vuelo, las condiciones climáticas permitan que la mayoría de los días sean apropiados para la reproducción, los individuos de menor tamaño tendrán un mayor éxito de emparejamiento debido a una mayor tasa de emparejamiento diario (éste fue el caso del estudio realizado por Banks & Thompson, 1985). Sin embargo, lo más normal en Inglaterra es que, durante el periodo de vuelo de las libélulas, sólo unos pocos días sean adecuados para la actividad reproductora. En este caso, el éxito de emparejamiento está más influenciado por la longevidad (asociada a un tamaño corporal mayor) que por la tasa de éxito diaria (asociada a un tamaño corporal pequeño), siendo éste el caso de las condiciones climáticas en el estudio de Harvey & Walsh (1993). Los autores concluyen que el efecto de la asimetría fluctuante sobre el éxito de emparejamiento es mucho más fuerte que el efecto del tamaño corporal, como

demuestra el hecho de que en distintos trabajos previos sobre odonatos el efecto del tamaño no sea claro (véanse referencias en el artículo).

Sin embargo, en otro estudio, esta vez con el mosquito *Chironomus plumosus* L. (Diptera: Chironomidae) (McLachlan & Cant, 1995), se detectó una relación negativa entre el tamaño de los machos y el éxito reproductor. Además, los machos pequeños resultaron ser los más simétricos (Fig. 3). Los autores explicaron estas relaciones negativas sobre la base de que los machos de *Chironomus plumosus* forman enjambres que son visitados por las hembras para aparearse. En estos casos de emparejamiento en el aire existe una selección direccional sobre machos pequeños pues tienen mejor maniobrabilidad aérea y, por lo tanto, mayor éxito capturando hembras en vuelo. Los autores tomaron como medida de asimetría fluctuante la diferencia entre la longitud de las alas. Además de la asimetría absoluta utilizaron la asimetría relativa, calculada como la asimetría absoluta/longitud del ala, ya que esta medida es adecuada para datos en los que muchos individuos no muestran diferencias medibles entre alas.

En los dos trabajos anteriores el grado de asimetría fluctuante se estimaba en las alas, un carácter fuertemente afectado por la selección natural en especies eminentemente voladoras y, por lo tanto, los resultados podrían indicar que el mayor éxito reproductor de los machos más simétricos se deben a una mejor habilidad en el vuelo que les permite encontrar hembras más fácilmente que a machos con alas asimétricas. Es decir, no demuestran que haya una selección directa por parte de las hembras sobre machos simétricos. Un artículo que sí apunta a una selección directa de machos por parte de las hembras sobre la base del grado de asimetría fluctuante es el publicado por Allen & Simmons (1996) con otro díptero, la mosca del estiércol *Sepsis cynipsea* (L.) (Diptera: Sepsidae). Los autores midieron el grado de asimetría fluctuante en las tibias, un carácter que, en principio y sin tener en cuenta el comportamiento de emparejamiento de esta especie, podría no tener demasiada importancia en la supervivencia o éxito de emparejamiento de esta especie. Sin embargo, la mosca del estiércol tiene un comportamiento reproductor particular pues los machos, que son más pequeños que las hembras, suben al dorso de la hembra cuando ésta llega a una boñiga, se agarran a ella fuertemente con sus patas anteriores, mediante unas estructuras especiales en los fémures y tibias, y guardan a la pareja antes de la cópula. Las hembras, cuando bajan de la boñiga, se sacuden o luchan con el macho que llevan sobre su tórax para intentar deshacerse de él (Parker, 1972). Sólo los machos que se mantienen en su posición logran copular con las hembras. Por tanto, el desarrollo de las

Fig. 3.- Relación entre asimetría fluctuante y longitud del ala en machos no emparejados de *Chironomus plumosus*. Los números representan el tamaño de muestra. Figura modificada de McLachan & Cant (1995).

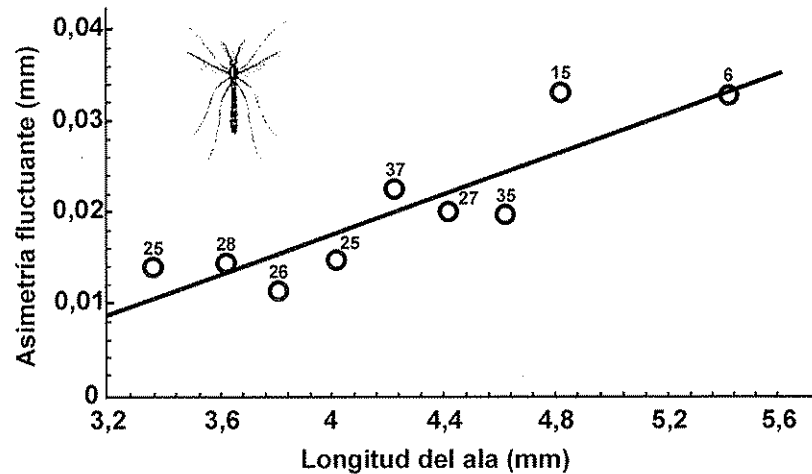
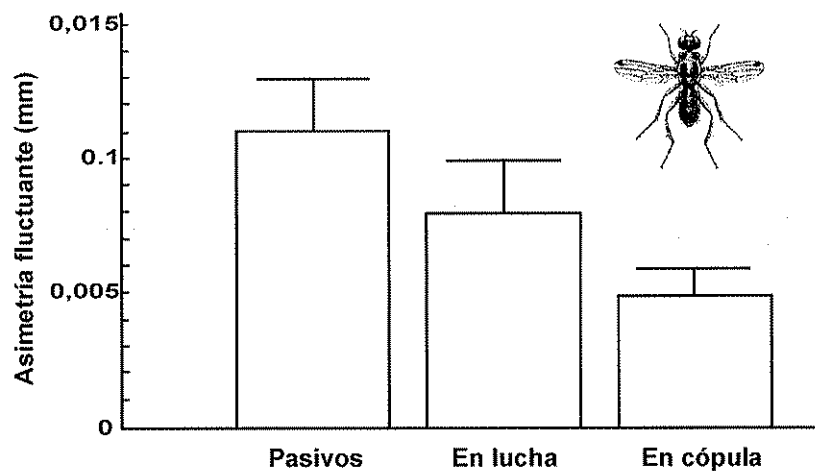


Fig. 4.- Media $\pm$ error estándar de la asimetría absoluta en tibias de machos de *Sepsis cynipsea* en cópula, en lucha y pasivos. Datos de Allen & Simmons (1996).



tibias juega un papel muy importante a la hora de conseguir cópulas, y sólo las conseguirán aquellos individuos que resistan las sacudidas de las hembras. En este trabajo se midieron las tibias anteriores de machos y hembras durante las tres fases del emparejamiento: antes de la lucha, durante la lucha y durante la cópula. No se encontraron diferencias ni en machos ni en hembras para el tamaño de las tibias en ninguna de las tres fases. Sin embargo, sí se encontraron diferencias en la asimetría fluctuante en los machos. En general, los machos en cópula eran los más simétricos (Fig. 4). Se concluye que existe una selección indirecta por parte de las hembras hacia machos con tibias simétricas como consecuencia de su mejor capacidad para permanecer sobre el dorso de las hembras durante la guarda de la pareja.

Los trabajos observacionales, en general, tienen el gran problema de que los resultados que se encuentran se pueden deber a relaciones indirectas con otras variables no tenidas en cuenta. Puede ser que el grado de asimetría en las alas o en las tibias de los ejemplos anteriores estén relacionados a su vez con el grado de desarrollo de otras estructuras, emisión de compuestos químicos, calidad del territorio en el que se encuentre cada individuo, etc. Si éste fuera el caso, no se podría concluir un efecto directo de la asimetría. Es decir, con este tipo de estudios no se puede establecer una relación causa-efecto entre la variable dependiente (éxito reproductor o de emparejamiento) y la independiente (nivel de asimetría), porque ésta puede, a su vez, estar relacionada con otras variables. Para poder poner de manifiesto una relación causa-efecto hay que manipular la variable independiente (asimetría), y que esta manipulación lleve consigo un efecto en la variable dependiente (éxito reproductor o de emparejamiento).

De esta forma se mantienen constantes todas las demás variables que podrían estar relacionadas con la variable independiente y, por tanto, el efecto que provocará la manipulación se deberá sólo y exclusivamente al experimento.

Una metodología experimental se siguió en los dos ejemplos siguientes. En uno de ellos se intentaba poner de manifiesto una relación entre la morfología de la antena y la selección sexual en un escarabajo cerambícido, *Stenurella melanura* (L.) (Møller & Zamora-Muñoz, 1997). Esta familia de escarabajos está formada por especies que, en general, son sexualmente dimórficas en cuanto a la longitud de las antenas. Para el estudio se capturaron, en la naturaleza, ejemplares en cópula y solitarios, y se calculó la asimetría fluctuante en tibias, antenas y élitros como medida de la inestabilidad durante el desarrollo de los distintos individuos. Los resultados mostraron que la asimetría fluctuante fue mayor para las antenas que para los otros dos caracteres y que los niveles de asimetría en las antenas fueron mayores para los machos que para las hembras. A su vez, el tamaño de los tres caracteres medidos no fue diferente entre individuos emparejados y solitarios, aunque los individuos emparejados mostraron menor asimetría en las antenas. Esta relación encontrada entre asimetría y éxito de emparejamiento podía ser debida a que el territorio de machos más simétricos podía ser más atractivo para las hembras y, por tanto, las hembras no seleccionaran directamente las antenas más simétricas. Para aislar el efecto de la asimetría fluctuante del de la calidad del territorio en el éxito de emparejamiento, se realizaron experimentos en el campo que consistieron en liberar a dos machos y una hembra en la misma flor, y a dos hembras con un único macho. En el primer experimento los machos con antenas más simétricas

ganaron las luchas para conseguir a la hembra más a menudo que lo esperado por azar. En el segundo experimento, los machos preferían a las hembras con antenas más simétricas más a menudo que lo esperado por azar. Los resultados sugieren que es la asimetría en las antenas, en lugar de la longitud, el carácter sobre el que está afectando la selección sexual actualmente en *Stenurella melanura*. Sin embargo, aún puede existir la posibilidad de que la preferencia por individuos del sexo contrario con antenas simétricas sea el resultado de una relación entre la asimetría en las antenas y otro carácter que no se tuvo en cuenta en el estudio.

Un ejemplo claro de la relación entre asimetría fluctuante y selección de pareja en el que se demuestra que la hembra no selecciona a los machos sobre la base de su nivel de asimetría sino que ésta ocurre sobre la base de otro carácter que, a su vez, está relacionado con la asimetría es el trabajo realizado por Thornhill (1992c). En él, Thornhill estudiaba la preferencia de las hembras de la mosca escorpión japonesa (*Panorpa japonica* Mecoptera) sobre la base de la asimetría de los machos y de una feromona que producen. En *Panorpa japonica* los machos liberan una feromona cuando encuentran un trozo de comida que puede servir como regalo nupcial. La feromona es liberada mediante una glándula evaginable situada en el aparato genital masculino. Cuando van a liberar la feromona, los machos adoptan una postura típica. El objetivo del trabajo fue examinar la relación entre la asimetría fluctuante en la longitud de las alas anteriores y el atractivo de su feromona sexual. Para este trabajo se seleccionaron machos con valores extremos en la asimetría fluctuante de las alas, bien valores altos o bajos. Para ello se realizaron cuatro experimentos en los que, a una hembra, se presentaban machos y comida en posiciones opuestas, tras una malla de red que dejaba pasar el olor pero no la imagen del objeto. Los experimentos fueron: (1) se presentaban dos machos sin manipular, cada uno con un trozo de alimento, a una misma hembra, uno de ellos con bajo nivel de asimetría fluctuante y otro con elevada asimetría; (2) se presentaban los mismos machos, con trozos de comida frescos, pero con la abertura de

la glándula productora de feromona taponada; (3) se presentaban machos con elevada asimetría y sin manipular, con su trozo de comida, frente a un trozo de comida solo, para comprobar si estos machos realmente liberan feromonas; (4) se manipuló el ala de los machos (cortando un trozo) para comprobar si la asimetría fluctuante afectaba a la capacidad de los machos para presentar la mejor postura para emitir feromona, y por lo tanto a su atractivo olfatorio. Los resultados mostraron que, en conjunto, las hembras preferían la feromona de los machos con asimetría fluctuante relativamente menor en la longitud del ala. El experimento de manipulación del ala de los machos no influyó en su atractivo para las hembras. La conclusión del artículo es que la asimetría fluctuante natural del ala está aparentemente correlacionada con las diferencias inherentes entre machos que influyen en las propiedades de la feromona atrayente de las hembras. La preferencia de las hembras por machos con bajo nivel de asimetría puede ser adaptativa como resultado de los beneficios (materiales y/o genéticos) que reciben las hembras.

Si este estudio se hubiera realizado sin un diseño experimental y sin tener en cuenta el efecto de la feromona en la selección de macho por parte de la hembra, los resultados mostrarían que las hembras seleccionan a los machos más simétricos. Sin embargo, el experimento muestra claramente que la hembra selecciona en función de la feromona del macho, cuyo atractivo está relacionado con su grado de simetría alar, y que la simetría en sí no tiene ningún efecto sobre la selección de macho por parte de la hembra. Por tanto, un diseño experimental apropiado es esencial para llegar a conclusiones válidas en este tipo de estudios. Además, como mostraban los ejemplos anteriores, también es necesario un buen conocimiento de la biología de la especie que estemos estudiando, así como de las estrategias reproductoras y del efecto de factores ambientales en el éxito de emparejamiento de los distintos fenotipos, para poder establecer las predicciones apropiadas a la hipótesis de asimetría fluctuante, como medida de la estabilidad durante el desarrollo, afectando a procesos de selección sexual.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLEN, G. F. & SIMMONS, L., W. 1996. Coercive mating, fluctuating asymmetry and male mating success in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Anim. Behav.*, **52**: 737-741.
- ANDERSSON, M., 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 600 pp.
- ARNQVIST, G., THORNHILL, R. & ROWE, L., 1997. Evolution of animal genitalia: morphological correlates of fitness components in a water strider. *J. evol. Biol.*, **10**: 613-640.
- BAILEY, R. C. & BYRNES, J., 1990. A new, old method for assessing measurement error in both univariate and multivariate morphometric studies. *Syst. Zool.*, **39**: 124-130.
- BANKS, M. J. & THOMPSON, D. J., 1985. Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Anim. Behav.*, **33**: 1175-1183.
- BROWN, W. D., 1997. Female remating and the intensity of female choice in black-horned tree crickets, *Oecanthus nigricornis*. *Behav. Ecol.*, **8**: 66-74.
- CLARKE, G. M., 1992. Fluctuating asymmetry: A technique for measuring developmental stress of genetic and environmental origin. *Acta Zool. Fenn.*, **191**: 31-35.
- CÓRDOBA-AGUILAR, A., 1995. Fluctuating asymmetry in paired and unpaired damselfly males *Ischnura denticollis* (Burmeister) (Odonata: Coenagrionidae). *J. Ethol.*, **13**: 129-132.
- DARWIN, C., 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray, Londres, 475 pp.
- EGGERT, A. K. & SAKALUK, S. K., 1994. Fluctuating asymmetry and variation in the size of courtship food gifts in decorated crickets. *Am. Nat.*, **144**: 708-716.
- GAGE, M. J. G., 1998. Influences of sex, size, and symmetry on ejaculate expenditure in a moth. *Behav. Ecol.*, **9**: 592-597.
- GRAFEN, A., 1990. Biological signals as handicaps. *J. Theor. Biol.*, **144**: 517-546.
- GRAHAM, J. H., EMLEN, J. M., FREEMAN, D. C., LEAMY, L. J. & KIESER, J. A., 1998. Directional asymmetry and the measurement of developmental instability. *Biol. J. Linn. Soc.*, **64**: 1-16.
- HARVEY, I. F. & WALSH, K. J., 1993. Fluctuating asymmetry and lifetime mating success are correlated in males of the damselfly *Coenagrion puella* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecol. Entomol.*, **18**: 198-202.
- HOIKKALA, A., ASPI, J. & SUVANTO, L., 1998. Male courtship song frequency as an indicator of male genetic quality in an insect species, *Drosophila montana*. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **265**: 503-508.
- HUNT, M. K., CREAM, C. S., WOOD, R. J. & GILBURN, A. S., 1998. Fluctuating asymmetry and sexual selection in the Mediterranean fruitfly (Diptera, Tephritidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, **64**: 385-396.
- JENNIONS, M. D., 1998. Tibial coloration, fluctuating asymmetry and female choice behaviour in the damselfly *Platycypha caligata*. *Anim. Behav.*, **55**: 1517-1528.

- LIGGETT, A. C., HARVEY, I. F. & MANNING, J. T., 1993. Fluctuating asymmetry in *Scatophaga stercoraria* L.: successful males are more symmetrical. *Anim. Behav.*, **45**: 1041-1043.
- LUDWIG, W., 1932. *Das Rechts-links Problem im Tierreich und beim Menschen*. Springer, Berlin, 496 pp.
- MARKOW, T. A., 1987. Genetics and sensory basis of sexual selection in *Drosophila*. En: M. D. HUETTEL (ed.) *Evolutionary Genetics and Invertebrate Behavior*. Plenum, Nueva York: 89-95.
- MARKOW, T. A., BUSTOZ, D. & PITNICK, S., 1996. Sexual selection and a secondary sexual character in two *Drosophila* species. *Anim. Behav.*, **52**: 759-766.
- MARKOW, T. A. & RICKER, J. P., 1992. Male size, developmental stability, and mating success in natural populations of three *Drosophila* species. *Heredity*, **69**: 122-127.
- MARKOW, T. A. & SAWKA, S., 1992. Dynamics of mating success in experimental groups of *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Behav.*, **5**: 375-383.
- MASON, L. G., EHRLICH, P. R. & EMMEL, T. C., 1976. The population biology of the butterfly, *Euphydryas editha*. V. Character clusters and asymmetry. *Evolution*, **21**: 85-91.
- MCLACHLAN, A. J., 1997. Size or symmetry: an experiment to determine which of the two accounts for mating success in male midges. *Écoscience*, **4**: 454-459.
- MCLACHLAN, A. & CANT, M., 1995. Small males are more symmetrical: mating success in the midge *Chironomus plumosus* L. (Diptera: Chironomidae). *Anim. Behav.*, **50**: 841-846.
- MØLLER, A. P., 1990. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality. *Anim. Behav.*, **40**: 1185-1187.
- MØLLER, A. P., 1992. Patterns of fluctuating asymmetry in weapons: evidence for reliable signalling of quality in beetle horns and bird spurs. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **248**: 199-206.
- MØLLER, A. P., 1993a. Developmental stability, sexual selection and speciation. *J. evol. Biol.*, **6**: 493-509.
- MØLLER, A. P., 1993b. Patterns of fluctuating asymmetry in sexual ornaments predict female choice. *J. evol. Biol.*, **6**: 481-491.
- MØLLER, A. P., 1994. *Sexual Selection and the Barn Swallow*. Oxford University Press, Oxford, 365 pp.
- MØLLER, A. P., 1996a. Floral asymmetry, embryo abortion, and developmental selection in plants. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **263**: 53-56.
- MØLLER, A. P., 1996b. Sexual selection, viability selection, and developmental stability in the domestic fly *Musca domestica*. *Evolution*, **50**: 746-752.
- MØLLER, A. P., 1997. Developmental stability and fitness: a review. *Am. Nat.*, **149**: 916-932.
- MØLLER, A. P. & HÖNGLUND, J., 1991. Patterns of fluctuating asymmetry in avian feather ornaments: implications for models of sexual selection. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **245**: 1-5.
- MØLLER, A. P. & POMIANKOWSKI, A., 1993. Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Genetica*, **89**: 267-279.
- MØLLER, A. P. & SWADDLE, J. P., 1997a. *Asymmetry, Developmental Stability and Evolution*. Oxford University Press, Oxford, 291 pp.
- MØLLER, A. P. & SWADDLE, J. P., 1997b. *Asymmetry, Developmental Stability and Evolution*. Chapter W1. The biological importance of imperfect symmetry. <http://www1.oup.co.uk/MS-asymmetry/ChW1.htm>.
- MØLLER, A. P. & SWADDLE, J. P., 1997c. *Asymmetry, Developmental Stability and Evolution*. Chapter W10. Applications of developmental instability. <http://www1.oup.co.uk/MS-asymmetry/ChW10.htm>.
- MØLLER, A. P. & SWADDLE, J. P., 1997d. *Asymmetry, Developmental Stability and Evolution*. Summary tables. Table W8.1. Studies of sexual selection in relation to asymmetry. http://www1.oup.co.uk/MS-asymmetry/T-W8_1.htm.
- MØLLER, A. P. & THORNHILL, R., 1997. A meta-analysis of the heritability of developmental stability. *J. evol. Biol.*, **10**: 1-16.
- MØLLER, A. P. & ZAMORA-MUÑOZ, C., 1997. Antennal asymmetry and sexual selection in a cerambycid beetle. *Anim. Behav.*, **54**: 1509-1515.
- NORRIS, F. M., VILARDI, J. C. & HASSON, E., 1998. Sexual selection related to developmental stability in *Drosophila buzzatii*. *Heredity*, **128**: 115-119.
- OTRONEN, M., 1998. Male asymmetry and postcopulatory sexual selection in the fly *Drosophila anilis*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **42**: 185-191.
- PALMER, A. R., 1994. Fluctuating asymmetry analyses: a primer. En: T. A. MARKOW (ed.) *Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications*. Kluwer Academic Publishers, Holanda: 335-364.
- PALMER, A. R. & STROBECK, C., 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **17**: 391-421.
- PARKER, G. A., 1972. Reproductive behaviour of *Sepsis cynipsea* (L.) (Diptera: Sepsidae). I. A preliminary analysis of the reproductive strategy and its associated behaviour patterns. *Behaviour*, **41**: 172-206.
- PARSONS, P. A., 1990. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biol. Rev.*, **65**: 131-145.
- POLAK, M., 1997. Ectoparasitism in mothers causes higher positional fluctuating asymmetry in their sons: implications for sexual selection. *Am. Nat.*, **149**: 955-974.
- POMIANKOWSKI, A., IWASA, Y. & NEE, S., 1991. The evolution of costly mate preferences. I. Fisher and biased mutation. *Evolution*, **45**: 1422-1430.
- POULSEN, M. G., MYRTHUE, B. & SAND, L. E., 1994. *Investigation of sexual selection in the dancing fly (Polyblepharis opaca) (endánés)*. Honours Thesis, University of Århus, Århus.
- RADESÄTER, T. & HALLDÖRSÐÓTTIR, H., 1993. Fluctuating asymmetry and forceps size in earwigs, *Forficula auricularia*. *Anim. Behav.*, **45**: 626-628.
- SIMMONS, L. W., 1995. Correlates of male quality in the field cricket, *Gryllus campestris* L.: age, size, and symmetry determine pairing success in field populations. *Behav. Ecol.*, **6**: 376-381.
- SIMMONS, L. W. & RITCHIE, M. G., 1996. Symmetry in the songs of crickets. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **263**: 305-311.
- SWADDLE, J. P. & WITTER, M., 1994. Food, feathers and fluctuating asymmetry. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **255**: 147-152.
- SWADDLE, J. P., WITTER, M. & CUTHILL, I. C., 1994. The analysis of fluctuating asymmetry. *Anim. Behav.*, **48**: 986-989.
- THORNHILL, R., 1992a. Fluctuating asymmetry, interspecific aggression and male mating tactics in two species of Japanese scorpionflies. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **30**: 357-363.
- THORNHILL, R., 1992b. Fluctuating asymmetry and the mating system of the Japanese scorpionfly, *Panorpa japonica*. *Anim. Behav.*, **44**: 867-879.
- THORNHILL, R., 1992c. Female preference for the pheromone of males with low fluctuating asymmetry in the Japanese scorpionfly (*Panorpa japonica*: Mecoptera). *Behav. Ecol.*, **3**: 277-283.
- THORNHILL, R. & SAUER, P., 1992. Generic sire effects on the fighting ability of sons and daughters and mating success of sons in a scorpionfly. *Anim. Behav.*, **43**: 255-264.
- TOMKINS, J. L. & SIMMONS, L. W., 1998. Female choice and manipulations of forceps size and symmetry in the earwig *Forficula auricularia* L. *Anim. Behav.*, **56**: 347-356.
- UENO, H., 1994. Fluctuating asymmetry in relation to two fitness components, adult longevity and male mating success in a ladybird beetle, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Ecol. Entomol.*, **19**: 87-88.
- VAN VALEN, L., 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution*, **16**: 125-142.
- WITTER, M. & SWADDLE, J. P., 1994. Fluctuating asymmetries, competition and dominance. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **256**: 299-303.
- ZAHAVI, A., 1975. Mate selection—a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.*, **53**: 205-214.

Apéndice 1

Estudios de selección sexual en relación con la asimetría en insectos. El efecto se refiere a la existencia de una relación negativa entre éxito reproductor y asimetría (-), a una relación positiva (+) o a que no exista relación (0). Adaptada de Møller & Swaddle (1997d).

Especies	Carácter	Efecto	Referencia bibliográfica
<i>Coenagrion puella</i>	alas	-	Harvey & Walsh (1993)
<i>Platycypha caligata</i>	blanco de la tibia	0	Jennions (1998)
<i>Ischnura denticollis</i>	alas, tibias	-	Córdoba-Aguilar (1995)
<i>Forficula auricularia</i>	cercos	-	Radesäter & Halldórsdóttir (1993)
<i>Forficula auricularia</i>	cercos	0	Tomkins & Simmons (1998)
<i>Gerris incognitus</i>	cuerpo, genitalia	0	Arnqvist et al. (1997)
<i>Harmonia axyridis</i>	color	0	Ueno (1994)
<i>Stenurella melanura</i>	tibias, antenas	-	Møller & Zamora-Muñoz (1997)
<i>Gryllus campestris</i>	tibias	-	Simmons (1995)
<i>Gryllus campestris</i>	canto	-	Simmons & Ritchie (1996)
<i>Gryllodes sigillatus</i>	nº dientes en línea de estridulación, ala	0	Eggert & Sakaluk (1994)
<i>Oecanthus nigricornis</i>	ala	0	Brown (1997)
<i>Dryomyza anilis</i>	longitud del ala	-	Otronen (1998)
<i>Panorpa japonica</i>	ala	-	Thornhill (1992b)
<i>Panorpa japonica</i>	ala	-	Thornhill (1992c)
<i>Panorpa vulgaris</i>	ala	-	Thornhill & Sauer (1992)
<i>Panorpa nipponensis</i>	ala	-	Thornhill (1992a)
<i>Panorpa ochraceopennis</i>	ala	-	Thornhill (1992a)
<i>Chironomus plumosus</i>	ala	-	McLachlan & Cant (1995)
<i>Chironomus plumosus</i>	patrón alar	-	McLachlan (1997)
<i>Sepsis cynipsea</i>	tibia	-	Allen & Simmons (1996)
<i>Scatophaga stercoraria</i>	ala, tibia	-	Liggett et al. (1993)
<i>Ceratitis capitata</i>	longitud de setas	-	Hunt et al. (1998)
<i>Drosophila buzzati</i>	longitud del ala	-	Norry et al. (1998)
<i>Drosophila melanogaster</i>	cerdas	-	Markow (1987)
<i>Drosophila melanogaster</i>	longitud del ala	0	Markow & Sawka (1992)
<i>Drosophila simulans</i>	ala, cerdas	0/+	Markow & Ricker (1992)
<i>Drosophila simulans</i>	peine, cerdas	0	Markow et al. (1996)
<i>Drosophila pseudoobscura</i>	ala	-	Markow & Ricker (1992)
<i>Drosophila pseudoobscura</i>	peine, cerdas	0	Markow et al. (1996)
<i>Drosophila mojavensis</i>	ala, cerdas	0	Markow & Ricker (1992)
<i>Drosophila montana</i>	centroide del ala	0	Hoikkala et al. (1998)
<i>Drosophila nigrospiracula</i>	cerdas	0	Polak (1997)
<i>Plodia interpunctella</i>	longitud del fémur	0	Gage (1998)
<i>Polyblepharis opaca</i>	ala	-	Poulsen et al. (1994)
<i>Musca domestica</i>	ala, tibia	-	Møller (1996b)