

ANÁLISIS DE LA RELACIÓN ENTRE DIMORFISMO SEXUAL DE TAMAÑO, SISTEMA DE APAREAMIENTO Y TAMAÑO CORPORAL EN LOS ICTÉRIDOS (ICTERIDAE)

VANINA D. FIORINI

*Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Piso 4, Pab. 2, Ciudad Universitaria, C1428EHA Buenos Aires, Argentina.
vfiorini@bg.fcen.uba.ar*

RESUMEN.— Se realizó un análisis de la relación estudiada previamente por Webster (1992) entre dimorfismo sexual de tamaño, sistema de apareamiento y tamaño corporal de los ictéridos (Icteridae). El análisis se basó en los datos originales, pero se utilizaron contrastes filogenéticamente independientes y una nueva filogenia molecular. El dimorfismo sexual se relacionó positivamente tanto con el tamaño corporal como con el tamaño de harén de las especies. Sin embargo, la relación entre tamaño corporal y dimorfismo sexual sería el resultado de la relación entre el tamaño corporal y el grado de poliginia y entre el grado de poliginia y el dimorfismo sexual. Estos resultados concuerdan con los hallados en el estudio previo de Webster (1992).

PALABRAS CLAVE: *dimorfismo sexual, Icteridae, método comparativo filogenético, sistema de apareamiento, tamaño corporal.*

ABSTRACT. ANALYSIS OF THE RELATIONSHIP BETWEEN SEXUAL SIZE DIMORPHISM, MATING SYSTEM AND BODY SIZE IN THE ICTERIDS (ICTERIDAE).— The relationship previously studied by Webster (1992) among sexual size dimorphism, mating system and body size in the icterids (Icteridae) was analyzed by using the original data, but also phylogenetically independent contrasts and a new molecular phylogeny. Sexual size dimorphism was positively related with body size as well as with harem size of the species. However, the relationship between body size and sexual dimorphism would be the result of the relationship between body size and polygyny degree and between polygyny degree and sexual dimorphism. These results agree with those found by Webster (1992).

KEY WORDS: *body size, Icteridae, mating system, phylogenetic comparative method, sexual dimorphism.*

Recibido 12 febrero 2002, aceptado 15 agosto 2002

La familia Icteridae ha sido extensamente estudiada en relación con los procesos de selección sexual y sus correlatos sobre la evolución de caracteres sexuales secundarios, tales como las diferencias de coloración entre sexos (Irwin 1994), los repertorios de canto en los machos (Irwin 1990) y las diferencias de tamaño entre machos y hembras (Björklund 1991). Webster (1992) halló una correlación positiva entre el tamaño corporal de las especies y el grado de dimorfismo de tamaño en esta familia y la explicó basándose en la covariación que encontró entre el tamaño corporal y el sistema de apareamiento (estimado a través del grado de poliginia): las especies que poseían machos con un mayor tamaño de harén eran también las más grandes y las más dimórficas respecto a su tamaño.

Webster (1992) planteó dos hipótesis que podrían explicar sus resultados. La primera propone que tanto los grandes tamaños corporales de las especies como sus condiciones ecológicas promueven el desarrollo de un sistema de apareamiento poligínico. Éste, a la vez, sería la causa de un aumento en la intensidad de selección sexual que actuaría favoreciendo el aumento de tamaño en los machos. La segunda hipótesis postula que la poliginia podría promover la evolución de tamaños grandes tanto en los machos como en las hembras de la especie. En las especies con sistemas de apareamiento poligínicos, las hembras de gran tamaño se verían favorecidas porque podrían producir hijos más grandes y competitivos, o porque serían más hábiles para competir por los primeros sitios de nidificación.

En los machos, en cambio, sería la selección sexual la que estaría favoreciendo el aumento del tamaño corporal.

Webster (1992) intentó poner a prueba si los resultados que había obtenido sin tener en cuenta las relaciones entre las especies eran artefactos filogenéticos. Con tal motivo realizó las mismas regresiones que había hecho teniendo en cuenta a todas las especies, pero dentro de subgrupos formados por especies estrechamente emparentadas. Además, computó las pendientes de las regresiones entre las variables de su análisis para los géneros que contenían dos o más especies y, mediante una prueba binomial, evaluó si el número de pendientes positivas era significativamente mayor que lo esperado por azar. Por último, realizó un Análisis de Covarianza, controlando por distintos niveles de agrupación filogenética, de manera de remover el efecto del parentesco. Mediante estos análisis halló que las relaciones entre el dimorfismo de tamaño y el tamaño corporal y entre el tamaño corporal y el sistema de apareamiento no siempre se mantenían, ya que en gran parte de los casos se hacían no significativas.

Recientemente, Lanyon y Omland (1999) desarrollaron una filogenia molecular de los icteridos a partir de la secuenciación de un fragmento del gen del citocromo B mitocondrial de 60 especies (Fig. 1). Este nuevo árbol filogenético es más completo y está mejor resuelto que los que utilizó Webster (1992) para independizarse de las relaciones entre las especies. Actualmente, el método de los Contrastes Filogenéticamente Independientes (Felsenstein 1985) es ampliamente utilizado en los análisis comparados (e.g., Blumstein y Armitage 1998, Brashares et al. 2000). Este método permite independizarse de la historia evolutiva de las especies y es más robusto que otras alternativas (Díaz-Uriarte y Garland 1998, Oakley y Cunningham 2000). Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es volver a analizar, mediante una filogenia mejor resuelta y una técnica más adecuada, la relación entre el dimorfismo sexual de tamaño, el grado de poliginia y el tamaño corporal de las especies de la familia Icteridae. Para cumplir este objetivo se pusieron a prueba tres predicciones que se desprenden de las hipótesis planteadas anteriormente: (1) las especies de mayor tamaño corporal serán las especies más poligínicas, (2) las especies más poligínicas serán las

especies más dimórficas, y (3) las especies de mayor tamaño corporal serán las especies más dimórficas. En la figura 2a se plantea de qué modo se relacionan las variables en cada una de las predicciones.

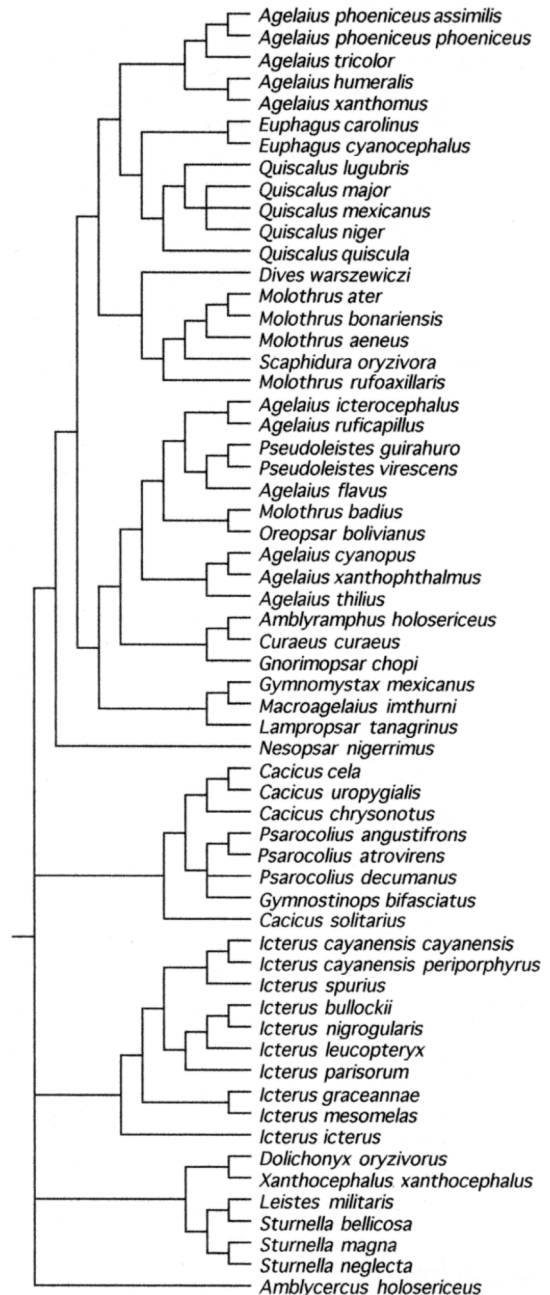


Figura 1. Filogenia molecular de 60 especies de icteridos propuesta por Lanyon y Omland (1999) a partir de la secuenciación de un fragmento del gen del citocromo B mitocondrial. La nomenclatura sigue a Lanyon y Omland (1999).

MÉTODOS

El estudio se basó en los datos de 27 de las 35 especies de ictéridos utilizadas originalmente por Webster (1992). Para la realización de este trabajo se usaron las mismas variables continuas previamente definidas por dicho autor. La longitud del tarso de la hembra (medido en mm) fue la variable estimadora del tamaño corporal de la especie. Esta medida es menos dependiente de la edad del individuo en comparación con otras como el peso o la longitud del ala (Webster 1992). No se usó el valor correspondiente al macho o un promedio entre ambos sexos porque esto conduciría inevitablemente a una asociación positiva entre las variables dimorfismo y tamaño de la especie, dado que la variable independiente (tamaño de la especie) aparecería también en el numerador de la variable dimorfismo (Reiss 1989). El cociente entre la longitud del tarso del macho y de la hembra fue la variable estimadora del dimorfismo sexual de tamaño. Por último, se utilizó el tamaño de harén, calculado como el número promedio de hembras que forman pareja con un macho o anidan en el territorio de un macho reproductivo, para estimar el grado de poliginia de la especie y evaluar su sistema de apareamiento (Tabla 1).

Para realizar los análisis se utilizó como hipótesis evolutiva la filogenia molecular propuesta por Lanyon y Omland (1999). Esta filogenia se basa en la secuenciación de un fragmento del gen del citocromo B mitocondrial de 60 especies de ictéridos, ubicadas dentro de 28 de los 29 géneros y subgéneros reconocidos por Blake (1968).

Se utilizó el método de los Contrastes Filogenéticamente Independientes (Felsenstein 1985). Este método se basa en la comparación entre pares de especies hermanas. Cada comparación produce una nueva variable denominada "contraste", que resulta de la diferencia entre los valores de la variable medida para las especies del par. Estos contrastes son independientes entre pares de especies hermanas, porque resultan de la divergencia evolutiva ocurrida después del origen de cada par. Los análisis fueron realizados con el programa CAIC, versión 2.0 (Purvis y Rambaut 1995). El modelo evolutivo original con el que trabaja el método es el browniano. Este modelo supone que los cambios ocurren al azar y que pueden ocurrir en cada intervalo de tiempo a

Tabla 1. Datos utilizados en el análisis comparativo del dimorfismo sexual en ictéridos: longitud del tarso de la hembra (mm), cociente entre la longitud del tarso del macho y de la hembra, y tamaño de harén (expresado como el número promedio de hembras que forman pareja con un macho o anidan en el territorio de un macho reproductivo). Los datos fueron tomados de Webster (1992); la nomenclatura sigue a Lanyon y Omland (1999).

Especies	Tarlo		Tamaño de harén
	Tarlo hembra	macho/hembra	
<i>Agelaius icterocephalus</i>	24.27	1.07	2.20
<i>Agelaius phoeniceus</i>	26.73	1.10	3.61
<i>Agelaius thilius</i>	23.62	0.99	1.00
<i>Agelaius tricolor</i>	27.37	1.09	2.12
<i>Agelaius xanthomus</i>	23.57	1.04	1.00
<i>Amblycercus holosericeus</i>	31.31	1.02	1.00
<i>Amblyramphus holosericeus</i>	30.99	1.01	1.00
<i>Cacicus cela</i>	27.97	1.16	4.42
<i>Cacicus uropygialis</i>	26.45	1.06	1.00
<i>Curaeus curaues</i>	33.50	1.23	1.00
<i>Dolichonyx oryzivorus</i>	25.76	1.04	1.69
<i>Euphagus carolinus</i>	30.14	1.03	1.00
<i>Euphagus cyanocephalus</i>	30.94	1.06	1.37
<i>Icterus mesomelas</i>	28.21	1.01	1.00
<i>Icterus parisorum</i>	24.05	1.01	1.00
<i>Molothrus ater</i>	23.77	1.10	1.19
<i>Molothrus badius</i>	25.16	1.03	1.00
<i>Molothrus rufoaxillaris</i>	23.98	1.13	1.00
<i>Nesopsar nigerrimus</i>	24.39	0.97	1.00
<i>Oreopsar bolivianus</i>	31.89	1.00	1.00
<i>Psarocolius decumanus</i>	42.15	1.22	13.00
<i>Pseudoleistes virescens</i>	30.55	1.03	1.00
<i>Quiscalus mexicanus</i>	41.60	1.20	5.14
<i>Quiscalus quiscula</i>	34.44	1.04	1.08
<i>Sturnella magna</i>	36.44	1.08	1.55
<i>Sturnella neglecta</i>	37.03	1.05	1.53
<i>Xanthocephalus xanthocephalus</i>	30.42	1.17	3.56

lo largo de las ramas del árbol, con un promedio de cambio esperado de 0 y con la varianza de cambio proporcional al tiempo de divergencia entre especies (i.e., a la longitud de la rama; Felsenstein 1985). Dado que no se contaba con las distancias originales entre los nodos, las longitudes de las ramas de la filogenia se calcularon mediante la aproximación de Grafen (1989). Mediante esta aproximación, la longitud de cada rama se calcula como una función positiva del número de especies que descienden de ella.

Para probar la robustez del análisis se trabajó también con el modelo puntuado. Este modelo evolutivo supone que los cambios ocurrieron exclusivamente en cada nodo del árbol durante el proceso de especiación (Harvey y Purvis 1991). Para poder utilizar este modelo evolutivo todos los brazos de la filogenia deben poseer la misma longitud. Como los cambios ocurren solo frente a eventos de especiación, idealmente todas las especies tanto actuales como extintas deberían estar incluidas en la filogenia. Sin embargo, dado que no existe información sobre cuáles son las especies fósiles y dónde se ubican en la filogenia, se supone que los resultados no estarán sesgados a pesar de la ausencia de estas especies en la filogenia.

Los contrastes pueden estandarizarse si se dividen por la raíz cuadrada de la longitud de las ramas involucradas en la comparación. Cualquier asociación entre contrastes estandarizados pertenecientes a distintas variables puede ser detectada estadísticamente usando un modelo estándar de regresión lineal ajustado a pasar por cero (Grafen 1989, Garland et al. 1992). Para probar la correcta estandarización de los contrastes se realizaron las correlaciones entre los contrastes estandarizados y sus desvíos estándar (Garland et al. 1992). Cuando se utilizó el modelo browniano como escenario evolutivo, las correlaciones entre los contrastes de tamaño de la especie y tamaño de harén con sus respectivos desvíos estándar no fueron significativas, indicando una adecuada estandarización de los mismos. Sin embargo, los contrastes de la variable dimorfismo sexual no mostraron una estandarización adecuada. Esto indica que, en la filogenia con la que se trabajó, la tasa de cambio de los caracteres no es constante en todas las ramas (Garland e Ives 2000). Para corregir este efecto se transformaron ($\text{longitud de la rama} \times 100$) las tres ramas del árbol que parecían poseer una tasa de cambio mayor a la del resto (Garland e Ives 2000). De esta manera se obtuvo una correcta estandarización de los contrastes. Cuando se trabajó con el modelo puntuado, todos los contrastes estuvieron bien estandarizados salvo los de dimorfismo sexual que se utilizaron para realizar la regresión entre tamaño de harén y dimorfismo. En este caso no tendría sentido transformar las longitudes de rama para lograr la estandarización correcta. Sin embargo, se presentan los resul-

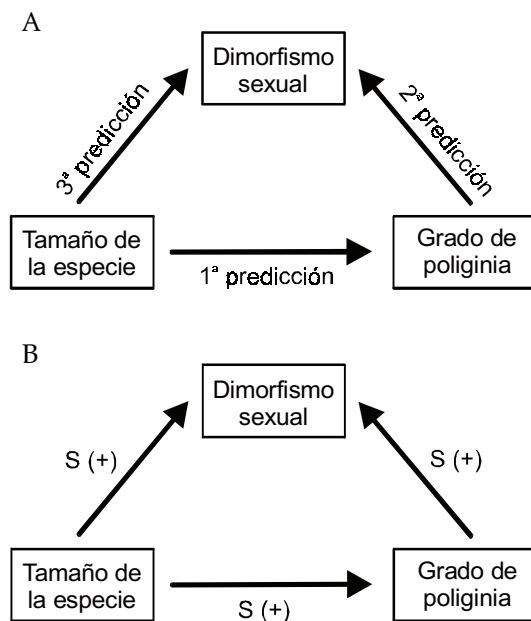


Figura 2. (A) Predicciones respecto a las relaciones esperadas entre las variables de acuerdo con las hipótesis propuestas en este trabajo. El sentido de la flecha indica cuál es la variable tomada como independiente (base) y cuál la dependiente (punta). (B) Relaciones obtenidas del análisis que se realizó para evaluar las predicciones. S indica que la regresión entre los contrastes de esas variables fue significativa; + indica que la pendiente de la regresión fue positiva.

tados de la regresión, aunque se le da más peso a la regresión entre los contrastes de esas mismas variables para el modelo browniano.

Al computar estos análisis comparativos, las politomías (puntos en la filogenia con más de dos ramas derivadas simultáneamente) se resolvieron mediante el método de Pagel (1992). Todos los análisis estadísticos fueron realizados a partir de la transformación logarítmica de los valores originales de las variables. Dicha transformación tiene por objeto la linealización de las variables, necesaria para poder interpretar sus relaciones a partir de las pendientes de las regresiones entre sus respectivos contrastes (Harvey y Pagel 1991).

RESULTADOS

Cuando se analizaron los contrastes de las variables longitud del tarso de la hembra y tamaño de harén, la relación fue significativa

Tabla 2. Regresiones entre los contrastes filogenéticamente independientes realizados sobre la base de la filogenia molecular de Lanyon y Omland (1999) para los ictéridos estudiados, usando dos modelos evolutivos. Las variables son las mismas que en la tabla 1. El valor β corresponde a la pendiente de la regresión forzada a pasar por cero; n corresponde al número de contrastes.

	β	$F_{1,22}$	P	n	R^2
Tarso hembra vs. Tamaño de harén					
Modelo browniano	2.15	4.61	0.04	23	0.17
Modelo puntuado	1.71	4.85	0.04	23	0.18
Tamaño de harén vs. Tarso macho/hembra					
Modelo browniano	0.08	11.89	< 0.01	23	0.35
Modelo puntuado	0.07	15.08	< 0.01	23	0.41
Tarso hembra vs. Tarso macho/hembra					
Modelo browniano	0.28	5.12	0.04	23	0.19
Modelo puntuado	0.20	4.81	0.04	23	0.18

(Tabla 2, Figs. 2b y 3). Dado que la longitud del tarso de la hembra es un estimador del tamaño de la especie, parece existir una relación entre el tamaño corporal de las especies y el tamaño de harén o grado de poliginia.

Se halló una relación positiva y significativa entre los contrastes de tamaño de harén y los de dimorfismo sexual (Tabla 2, Figs. 2b y 3). Esto indica que los cambios en el dimorfismo de las especies están correlacionados con cambios en el sistema de apareamiento.

Se encontró una relación positiva entre los contrastes de las variables longitud del tarso de la hembra y dimorfismo sexual (Tabla 2, Figs. 2b. y 3). Por lo tanto, parece existir un aumento del dimorfismo sexual de tamaño con el aumento del tamaño corporal de las especies.

Al analizar la relación del dimorfismo sexual de tamaño con el tamaño de harén y el tamaño corporal a través de una regresión múltiple estándar, se halló que el coeficiente para el sistema de apareamiento fue significativamente diferente de cero (modelo browniano: $\beta = 0.06$, $t = 2.65$, $P = 0.02$; modelo puntuado: $\beta = 0.06$, $t = 2.80$, $P = 0.01$), mientras que el coeficiente para el tamaño corporal no fue significativo (modelo browniano: $\beta = 0.15$, $t = 1.22$, $P = 0.24$; modelo puntuado: $\beta = 0.09$, $t = 1.08$, $P = 0.29$). Esto indica que el dimorfismo sexual de tamaño no se correlaciona con el tamaño corporal una vez que el efecto del tamaño de harén es removido. Por lo tanto, el tamaño corporal afectaría de manera indirecta al dimorfismo sexual, a través de su relación con el tamaño de harén.

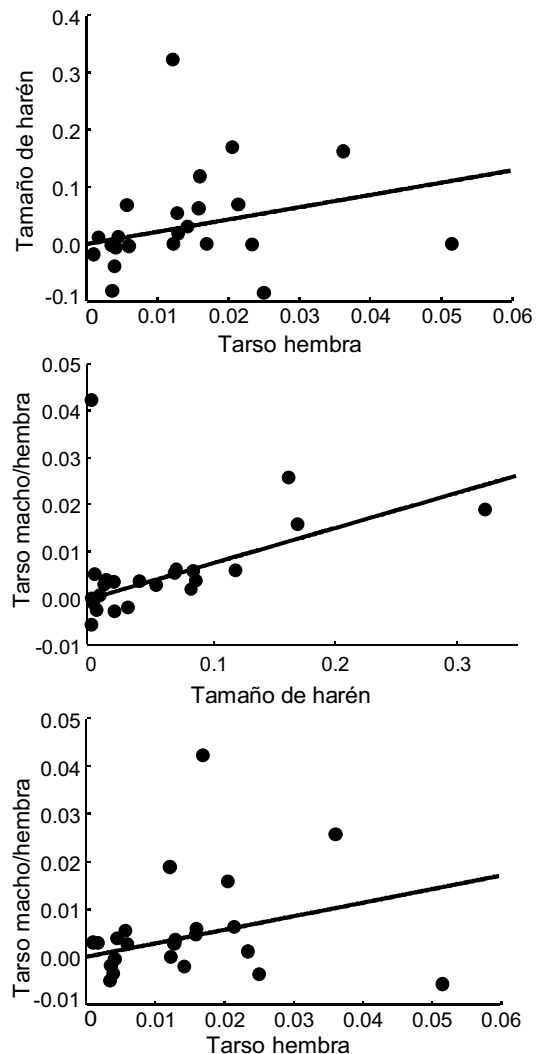


Figura 3. Regresiones (forzadas a pasar por cero) entre los contrastes filogenéticamente independientes realizados sobre la base de la filogenia molecular de Lanyon y Omland (1999) y el modelo browniano para los ictéridos estudiados. Las variables son las mismas que en la tabla 1.

DISCUSIÓN

Este trabajo muestra que al analizar los datos de Webster (1992) utilizando la filogenia de Lanyon y Omland (1999) y los contrastes filogenéticamente independientes, el dimorfismo sexual de tamaño corporal de las especies se correlaciona positivamente con el tamaño de harén y con el tamaño corporal de las especies. Por lo tanto, las especies más dimórficas son las que poseen mayor tamaño de harén y mayor tamaño corporal. Sin embargo, dado que los resultados de la regresión múltiple indican que la relación entre tamaño corporal y dimorfismo sexual desaparece cuando se excluye el efecto del tamaño de harén, se concluye que la relación entre tamaño corporal y dimorfismo se debe a la correlación que existió entre el tamaño corporal y el grado de poliginia y entre el grado de poliginia y el dimorfismo sexual de tamaño.

Puesto que las tres predicciones se cumplen, estos resultados avalan las hipótesis que relacionan al tamaño de las especies con el dimorfismo sexual a través del tamaño de harén. La primer hipótesis plantea que es el gran tamaño de las especies lo que promueve el desarrollo de la poliginia, que a la vez lleva a una mayor presión de selección sexual. El tamaño de harén es una variable utilizada como estimadora de la intensidad de selección sexual (Webster 1992), dado que podría reflejar el grado de competencia intrasexual de los machos por conseguir una hembra. Esto se debe a que los machos de las especies que tienen, en promedio, un mayor tamaño de harén, tendrían que competir más intensamente por sus parejas que los machos de especies con tamaño de harén más pequeño (Alexander et al. 1979). La segunda hipótesis plantea que en las especies poligínicas se favorecen los tamaños grandes tanto en las hembras como en los machos. El mayor tamaño de los machos se relacionaría con la competencia por parejas, mientras que el gran tamaño de las hembras se vería favorecido porque permitiría que éstas tengan hijos más grandes y competitivos o consigan mejores sitios de nidificación. Dado que las especies de mayor tamaño son las que poseen mayor grado de poliginia y, a la vez, las especies más poligínicas son las más dimórficas sexualmente, se confirma la interpretación de Webster (1992) en el sentido de que la

selección sexual asociada a la poliginia es la responsable del dimorfismo de los ictéridos.

Cuando Webster (1992) trataba de corregir la falta de independencia filogenética entre las especies, las relaciones entre tamaño corporal y grado de dimorfismo sexual y entre tamaño de harén y tamaño corporal no siempre se mantenían significativas. Sin embargo, mediante el análisis más robusto que se presenta en este trabajo, y que tiene en cuenta las relaciones de parentesco de las especies, se pudieron corroborar los resultados sustentados parcialmente por Webster.

AGRADECIMIENTOS

A M. Mermoz y a G. J. Fernández por la ayuda brindada, sin la cual hubiese sido imposible realizar este trabajo. A P. L. Tubaro por darme la oportunidad de comenzar a trabajar en el tema que originó este trabajo. A J. C. Rebores por facilitarme el equipo para realizar los análisis. A los revisores y a J. Lopez de Casenave por los comentarios y sugerencias para terminar de dar forma al manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ALEXANDER RD, HOOGLAND JL, HOWARD RD, NOONAN KM Y SHERMAN PW (1979) Sexual dimorphisms and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates, and humans. Pp. 402–435 en: CHAGNON NA E IRONS W (eds) *Evolutionary biology and human social behavior: an anthropological approach*. Duxbury Press, North Scituate
- BJÖRKLUND M (1991) Evolution, phylogeny, sexual dimorphism and mating system in the grackles (*Quiscalus* spp.: Icterinae). *Evolution* 45:608–621
- BLAKE ER (1968) Family Icteridae. Pp. 138–202 en: PAYNTER RA JR (ed) *Check list of birds of the world. Volume 14*. Museum of Comparative Zoology, Cambridge
- BLUMSTEIN DT Y ARMITAGE KB (1998) Life history consequences of social complexity: a comparative study of ground-dwelling sciurids. *Behavioral Ecology* 9:8–19
- BRASHARES JS, GARLAND T JR Y ARCESE P (2000) Phylogenetic analysis of coadaptation in behavior, diet, and body size in the African antelope. *Behavioral Ecology* 11:452–463
- DÍAZ-ÚRIARTE R Y GARLAND T JR (1998) Effects of branch length errors on the performance of phylogenetically independent contrast. *Systematic Biology* 47:654–672
- FELSENSTEIN J (1985) Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist* 125:1–15

- GARLAND T, HARVEY PH E IVES AR (1992) Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrast. *Systematic Biology* 41:18–32
- GARLAND T E IVES AR (2000) Using the past to predict the present: confidence intervals for regression equations in phylogenetic comparative methods. *American Naturalist* 155:346–364
- GRAFEN A (1989) The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 326:119–156
- HARVEY PH Y PAGEL MD (1991) *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford
- HARVEY PH Y PURVIS A (1991) Comparative methods for explaining adaptations. *Nature* 351:619–624
- IRWIN RE (1990) Directional sexual selection cannot explain variation in song repertoire size in the New World blackbirds (Icterinae). *Ethology* 85:212–224
- IRWIN RE (1994) The evolution of plumage dichromatism in the New World Blackbirds: social selection on female brightness? *American Naturalist* 144:890–907
- LANYON SM Y OMLAND KE (1999) A molecular phylogeny of the blackbirds (Icteridae): five lineages revealed by cytochrome-B sequence data. *Auk* 116:629–639
- OAKLEY TH Y CUNNINGHAM CW (2000) Independent contrast succeed where ancestor reconstruction fails in a known bacteriophage phylogeny. *Evolution* 54:397–405
- PAGEL MD (1992) A method for the analysis of comparative data. *Journal of Theoretical Biology* 156:431–442
- PURVIS A Y RAMBAUT A (1995) Comparative analysis by independent contrasts (CAIC): an Apple Macintosh application for analyzing comparative data. *Computer Applications in the Biosciences* 11:247–251
- REISS MJ (1989) *The allometry of growth and reproduction*. Cambridge University Press, Cambridge
- WEBSTER MS (1992) Sexual dimorphism, mating system and body size in New World Blackbirds (Icterinae). *Evolution* 46:1621–1641