

Determinación del dimorfismo sexual en la forma corporal de *Chiasognathus grantii* (Coleoptera: Lucanidae)

Sexual dimorphism in body shape of *Chiasognathus grantii* (Coleoptera: Lucanidae)

OLIVIA VERGARA P.¹, HUGO A. BENÍTEZ², MELISSA PINCHEIRA³ y VIVIANE JEREZ⁴

Resumen: *Chiasognathus grantii*, especie endémica de los bosques templados de Chile y Argentina, presenta un marcado dimorfismo sexual representado por la forma y tamaño de las mandíbulas, además de la forma del pronoto y del último segmento abdominal. Para esta especie, se han registrado además, diferencias en el tamaño de los individuos a lo largo de su distribución en Chile y parte de Argentina; ésto ha servido como evidencia para que algunos autores consideren el nombre 'pygmaeus', sin que esta variación haya sido evaluada cuantitativamente desde el punto de vista genético o morfológico. Este estudio evaluó cuantitativamente la variación de la forma de *C. grantii* según su distribución geográfica y dimorfismo sexual. Se analizaron morfométricamente 283 individuos para determinar variaciones atribuidas exclusivamente a la forma corporal, mediante registro fotográfico del área ventral de los insectos. Se obtuvieron diferencias significativas interpopulacionales para la componente simétrica de la forma (variación individual) entre sexos, expresada principalmente en una expansión del tercer segmento abdominal en hembras y su retracción en machos. Sin embargo, no existe suficiente evidencia para diferenciar subespecies. Se discute si estas diferencias interpopulacionales son atribuidas sólo al dimorfismo sexual o pueden corresponder además, a presiones selectivas debido a competencia intrasexual por recursos alimenticios o debido a variaciones ambientales durante el desarrollo ontogenético.

Palabras clave: Chile. Morfometría geométrica. Bosque templado.

Abstract: *Chiasognathus grantii*, endemic species of temperate forests in Chile and Argentina, has a pronounced sexual dimorphism observed in the jaw shape and size, besides the shape of the pronotum and the last abdominal segment. Also, differences in the size of individuals have also been recorded for this species throughout its distribution in Chile and part of Argentina; this has been used as evidence for some authors to consider the name 'pygmaeus', although this variety has not been quantitatively assessed from the genetic or morphologic point of view. Shape variation of *C. grantii* was quantitatively assessed according to its geographic distribution and sexual dimorphism. A morphometric analysis was conducted on 283 individuals to determine variations exclusively attributed to body shape by means of a photographic record of the ventral area in the insect. There were significant interpopulation differences for the symmetric component of body shape (individual variation) between sex, mainly expressed as an expansion of the third abdominal segment in females and its contraction in males. However, there is not enough statistical evidence to differentiate subspecies. There is a discussion about these interpopulation differences, if they are attributed only to sexual dimorphism or if they may also be a response to selective stress due to intrasexual competition for feed resources or due to environmental variations during the ontogenetic development.

Key words: Chile. Geometric morphometrics. Temperate forest.

Introducción

Los lucánidos constituyen una de las familias más conspicuas dentro de los coleópteros (Elgueta y Arriagada 1989; Peña 1996) tanto por su marcado dimorfismo sexual expresado por el tamaño mandibular de los machos, como por sus antenas pectinadas (Philippi 1893; Quijada 1917; Holloway 1960). *Chiasognathus* Stephens, 1831, representante de esta familia, y género endémico del sur de Sudamérica (Numhauser 1981), está representado en Chile por las especies *C. grantii*, *C. jousselinii*, *C. latreillei*, *C. impubis*, *C. mniszecchii*, *C. sombrus* y *C. beneshi* (Paulsen y Smith 2010), siendo *Chiasognathus grantii* Stephens, 1931, la especie con mayor foco de atención entre entomólogos chilenos y coleccionistas en el mundo.

C. grantii es una de las especies de mayor tamaño dentro del género, con el cuerpo de color rojo oscuro y reflejos metálicos. Presenta un acentuado dimorfismo sexual, siendo las mandíbulas extremadamente largas en los machos y curvadas en el ápice, sobrepasando hasta seis veces la longitud de la cabeza (Joseph 1928). El tamaño corporal también es bastante variable entre ambos sexos, ya que la longitud total de la hembra varía entre 17,6 - 30,19 mm y la del macho entre 28,39 - 46,77 mm (Vergara y Jerez 2009).

Una detallada descripción morfológica del género *Chiasognathus* fue realizada por Stephens (1831) en base a la especie tipo *C. grantii*, a partir de un único ejemplar macho proveniente de la Isla de Chiloé, Chile. Las características morfológicas que separan a *C. grantii* del resto de las especies del género han estado basadas principalmente en la des-

¹ Bióloga, Ph. D. candidate at School of Biological Sciences, Victoria University of Wellington, PO Box 600, Wellington, New Zealand. olivia.vergara@vuw.ac.nz. Autor para correspondencia. ² Biólogo, Ph. D. candidate at Faculty of Life Sciences, University of Manchester, Michael Smith Building, Oxford Road, Manchester M13 9PT, RU e Investigador Asociado en Instituto de Alta Investigación, Universidad de Tarapacá, Casilla 7-D, Arica, Chile. ³ Bióloga, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Casilla: 160-C, Chile. ⁴ Doctora en Ciencias, mención Zoología; Profesora asociada en el Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Casilla: 160-C, Chile.

cripción del macho, y han sido utilizadas por Molino-Olmedo (2001) en una reconstitución filogenética propuesta para el género y por Chalumeau y Brochier (2007) para la revisión de la subfamilia Chiasognathinae.

Recientemente, Paulsen y Smith (2010) entregaron una revisión del género en donde ratifican los caracteres diagnósticos para la especie, entre los que destacan un gran diente ventral en la mandíbula de los machos, élitros suaves y aparentemente glabros y un apéndice elitral espinoso en ambos sexos. Así, esta especie es inconfundible con otras debido al gran tamaño de los individuos y la presencia de grandes mandíbulas elongadas.

Chalumeau y Brochier (2007), entre otros, han reportado variaciones en la longitud del cuerpo en los machos de esta especie, lo que los ha llevado a utilizar el nombre de 'pygmaeus', aludiendo al reducido tamaño que presentan los individuos dentro de su rango de distribución. Este nombre sigue siendo usado hasta hoy entre los colectores aficionados, sin que exista evidencia de distinciones genéticas poblacionales (Paulsen y Smith 2010) o diferencias significativas en caracteres morfológicos cuantitativos entre las poblaciones a lo largo de su rango de distribución.

En cuanto a su distribución, la presencia de *C. grantii* ha sido confirmada tanto para Chile como Argentina (Winkler 1964), ocupando en este último una reducida porción territorial de la Provincia de Chubut (43°S). Esta especie habita principalmente en la selva valdiviana, en bosques de *Nothofagus* Blume (Nothofagaceae) o bien en sectores que estuvieron cubiertos por dicha formación vegetacional antes del cambio del uso de suelo, siendo reportada también para el bosque magallánico chileno. Los registros de colectas en Chile abarcan desde la ciudad de Chillán (Región del Biobío) en la cordillera de los Andes hasta la isla Madre de Dios (Región de Magallanes) y en parches de la cordillera de la Costa en el Parque Nacional Nahuelbuta y la isla de Chiloé (Chile) (Vergara 2008; Pérez 2012). Así, el rango de distribución de esta especie en Chile se extendería en forma discontinua y agregada desde los 36°S (Región del Biobío) hasta los 50°S

(Región de Magallanes) formando grupos poblacionales abundantes y característicos de una población gregaria (Vergara y Jerez 2009).

En la actualidad, para *C. grantii* no existen trabajos enfocados en la relación entre la variación de la forma de los individuos a lo largo de su distribución geográfica, ni trabajos que evalúen cuantitativamente su dimorfismo sexual. Algunos ejemplos sobre variaciones morfológicas dimórficas, y ausencia de un patrón latitudinal diferencial en el tamaño corporal de coleópteros, han sido reportados para el curculiónido *Hybreoleptops aureosignatus* (Blanchard 1851) en el sur de Chile (Posadas *et al.* 2007); por otra parte, evidencia de alometría en machos del antríbido *Sysaltocerus platyrhinus* Labram y Imhoff 1840, ha sido evaluada en rasgos que representan características diferenciales entre machos y hembras (e.g. partes anteriores del cuerpo, rostro y frente) (Mattos *et al.* 2014), entre otros ejemplos.

El objetivo de nuestro trabajo es determinar si en *C. grantii* existe algún tipo de relación entre la variación de la forma y la distancia geográfica a la que se encuentran las poblaciones en Chile, o entre la variación de la forma y la diferenciación entre sexos.

Materiales y métodos

Obtención de datos. Se utilizaron 283 individuos de *C. grantii* (64 hembras y 219 machos) (Fig. 1) depositados en la colección entomológica del Museo de Zoología de la Universidad de Concepción (UCCC) y colecciones particulares de los autores. Las colectas datan desde el año 1948 al 2010, distribuidas principalmente al extremo sur del rango de distribución de esta especie, en la Región de Aysén (45°35'S 72°04'O), donde actualmente se concentran la mayor parte de sus poblaciones. La población registrada para la Región de Magallanes (Chile) (Pérez 2012), no pudo ser estudiada en este trabajo debido a la poca accesibilidad del lugar.

El sexo de los individuos fue determinado en base al tamaño del cuerpo y forma de las mandíbulas (mandíbulas con asta y borde interno provisto de dientes en machos), y la presencia de pelos amarillentos en la base de la clava en los machos.

Análisis de datos. Se realizó un análisis morfométrico que consideró las variaciones atribuidas exclusivamente a la forma, mediante registro fotográfico del área ventral de los individuos, los que fueron montados en moldes fijos y fotografiados con una cámara Olympus X 715 con focos de luz de fibra óptica direccionados.

Catorce hitos morfológicos fueron digitalizados para cada individuo en base a la anatomía externa, siguiendo el modelo de hitos ventrales propuesto por Alibert *et al.* (2001) y Benítez *et al.* (2011), mediante el programa TpsDig 2.10 (Rohlf 2008) (Fig. 2).

Una vez obtenidas las coordenadas cartesianas XY para todos los hitos, la información de la forma fue extraída mediante un Análisis de superposición de Procrustes (Rohlf y Slice 1990; Dryden y Mardia 1998), teniendo en cuenta la simetría objeto derecha-izquierda (Klingenberg *et al.* 2002). Todos los análisis fueron realizados mediante el programa morfométrico MorphoJ versión 1.05a (Klingenberg 2011).

El análisis de superposición de Procrustes tiene la finalidad de remover las propiedades geométricas invariantes con respecto a la variación (e.g. rotación, traslación y escala ma-

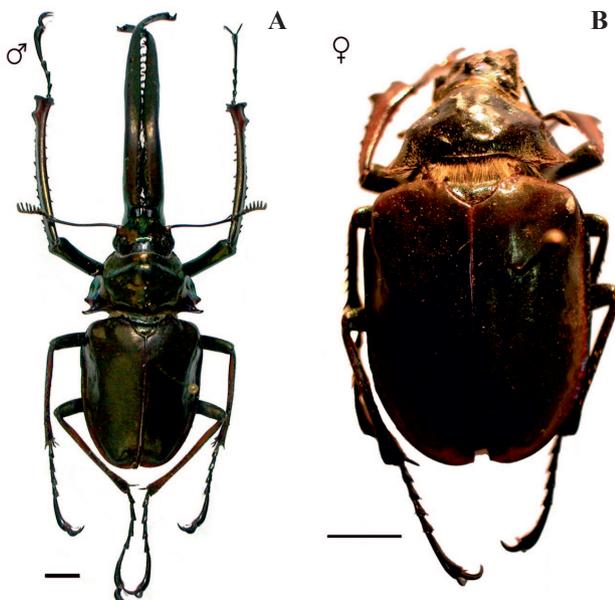


Figura 1. Vista dorsal del habitus de *Chiasognathus grantii*. Macho (A) y hembra (B). Línea horizontal indica escala a 1 cm.

temática), normalizando cada muestra a una unidad de tamaño de centroide. Además, para los estudios de simetría objeto, la reflexión es removida mediante la inclusión de la imagen original y la imagen espejo de todas las configuraciones y la superposición de todas ellas simultáneamente (Klingenberg *et al.* 2002).

Alometría estática. Como una forma de descartar de manera estricta el efecto del tamaño corporal en la muestra, se evaluó la presencia de alometría estática mediante una regresión multivariada de la forma asociada al sexo, usando para ello las coordenadas de Procrustes del componente simétrico sobre tamaño del centroide. Con base a los valores residuales de la regresión, se generó una nueva matriz de covarianza y se evaluaron las diferencias de dimorfismo sexual en relación a algún efecto alométrico asociado al tamaño.

Estadística de la forma. La variación de la forma geométrica fue analizada mediante un análisis de componentes principales (ACP) en base a la matriz de covarianza de los componentes simétricos y asimétricos de la forma. El primero es el promedio de los lados izquierdo-derecho y representa el componente de variación de la forma, mientras que el componente asimétrico representa las variaciones izquierda-derecha de cada individuo (Klingenberg *et al.* 2002).

Para determinar de manera más precisa las diferencias en cuanto al dimorfismo sexual y diferencias de forma entre localidades, se realizó un análisis discriminante (validación cruzada) que consiste en repetir y calcular la media aritmética obtenida de las medidas sobre diferentes particiones. Su primer paso es la creación de la función discriminante calculada de un subgrupo específico la cual es utilizada para validar y separar a los grupos reales de muestras, siendo éste un método estadístico poderoso para diferenciar e identificar la máxima variación entre grupos pareados de muestras (Efron y Gong 1983; Kohave 1995; Baylac *et al.* 2003).

Finalmente, se realizó un análisis ANOVA de Procrustes y MANOVA, para evaluar si las diferencias encontradas entre la forma y el sexo de los individuos entre las localidades corresponden o no a diferencias estadísticamente significativas en las poblaciones examinadas.

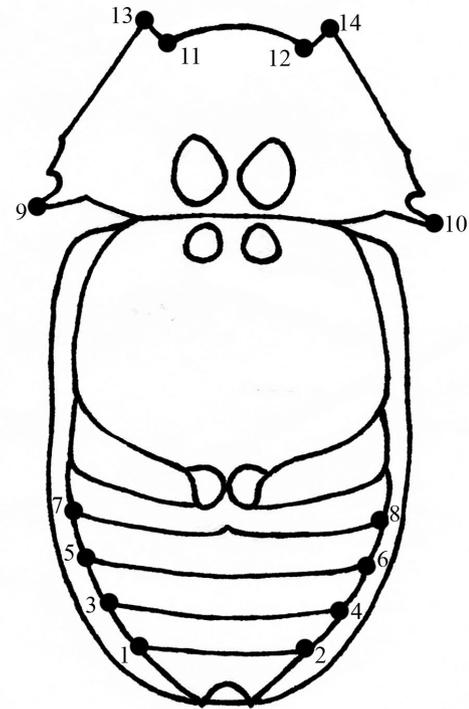


Figura 2. Hitos morfológicos en base a la anatomía ventral externa de *Chiasognathus grantii*.

Resultados

Alometría estática. La regresión multivariada de las coordenadas de Procrustes del componente simétrico de la forma sobre el tamaño de centroide, confirmó la ocurrencia de alometría estadísticamente significativa para los especímenes analizados. Esto fue realizado mediante un test de permutaciones en base a la hipótesis nula de que la forma está independientemente influenciada por el tamaño (test de permutación; $P < 0,001$).

Tabla 1. Análisis de componentes principales de la forma geométrica y contribución de cada variable dimensional a la variación de la forma de *Chiasognathus grantii*.

	Componente simétrico			Componente asimétrico		
	Valores Eigen	% Varianza	% Acumulado	Valores Eigen	% Varianza	% Acumulado
1	0,00108252	56,672	56,672	0,00011361	48,086	48,086
2	0,00039248	20,547	77,219	0,00003627	15,35	63,436
3	0,00014863	7,781	85	0,00003059	12,946	76,382
4	0,00010154	5,316	90,316	0,00001881	7,963	84,345
5	0,00005205	2,725	93,041	0,00000797	3,374	87,719
6	0,00004259	2,23	95,27	0,00000734	3,106	90,825
7	0,00003116	1,631	96,901	0,00000666	2,82	93,644
8	0,00002687	1,406	98,308	0,00000475	2,009	95,654
9	0,00001302	0,681	98,989	0,00000326	1,378	97,032
10	0,00000973	0,509	99,499	0,0000031	1,313	98,344
11	0,00000725	0,38	99,878	0,00000207	0,876	99,22
12	0,00000232	0,122	100	0,00000184	0,78	100

Tabla 2. ANOVA de Procrustes para tamaño de centroide (TC) y forma geométrica (FG) de *Chiasognathus grantii*, caracterizado mediante la simetría objeto (vista ventral completa). Suma de cuadrados medios (SS) y cuadrados medios (MS), se encuentran en unidades de procrustes (adimensionales). DS = dimorfismo sexual LO = variación entre localidades; DA = asimetría direccional (componente "lado"); FA = asimetría fluctuante (componente lado * individuo).

		SS	MS	df	F	P
TC	DS	0,000029	0,000029	1	64,50	<0,0001**
	LO	0,000031	0,000001	41	1,64	0,0126*
FG	DS	0,17233060	0,0143608834	12	152,99	<0,0001**
	LO	0,09600055	0,0001951231	492	2,08	<0,0001**
	DA	0,00155308	0,0001294235	12	7,99	<0,0001**
	FA	0,05481233	0,0000161975	3.384		

Estadística de la forma. El análisis de componentes principales (ACP) para la componente simétrica de la forma (variación individual) mostró una clara diferenciación entre sexos, para las poblaciones estudiadas. Los primeros dos componentes principales explicaron el 77,22% (PC1 + PC2: 56,672% + 20,547%) de la variación de la forma, generando una aproximación razonable a la variación total de ésta. Los demás PCs no superaron el 8% de variación. Por el contrario, el ACP para el componente asimétrico de la forma (variaciones izquierda-derecha) no determinó diferenciación sexual, aunque de la misma manera que el componente simétrico, los primeros 2 componentes principales explicaron el 63,43% (PC1 + PC2: 48,1% + 15,35%) de la variación de la forma total (Tabla 1, Fig. 3). Al descartar la influencia del tamaño corporal en la muestra, los nuevos valores de ACP (primeros dos componentes principales) explicaron el 68,58% (PC1 + PC2: 42,655% + 26,06%).

El efecto de la diferenciación corporal de los individuos se destacó particularmente en la variación de los hitos abdominales (3, 4, 5 y 6) del tercer segmento abdominal, el cual en las hembras se presenta más ancho (debido a una expansión de la zona abdominal), a diferencia de los machos que presentan el abdomen más angosto (debido a la retracción de esta zona abdominal). También, se observaron cambios significativos en los hitos protorácicos (9 y 10), siendo la longitud

entre ambos hitos más estrecha en hembras y más expandida en machos (Fig. 3).

El análisis discriminante mostró diferencias significativas (test de permutación; $P < 0,001$) en cuanto al dimorfismo sexual de la forma corporal de *C. grantii* sólo en el componente simétrico de la forma, después de un test de permutación (10.000 permutaciones) (Fig. 4).

Finalmente, el ANOVA de Procrustes confirmó diferencias para tamaño de centroide y forma, con valores poblacionales y de dimorfismo sexual significativos (Tabla 2). El análisis multivariado de varianza (MANOVA) confirmó las diferencias significativas para el componente simétrico de la forma, pero no para el componente asimétrico (Pillay = 0,72; $P < 0,0001$ y Pillay = 0,07; $P = 0,1574$; respectivamente).

Discusión

Nuestros resultados confirman la hipótesis de que los machos y hembras de *C. grantii* poseen diferencias en la forma corporal, además del patrón ya conocido del tamaño de mandíbulas (Stephens 1931) y de la forma emarginada del último segmento abdominal de los machos (Paulsen y Smith 2010); en este aspecto se observa una pronunciada diferenciación sexual entre los insectos provenientes de las diferentes localidades de colecta.

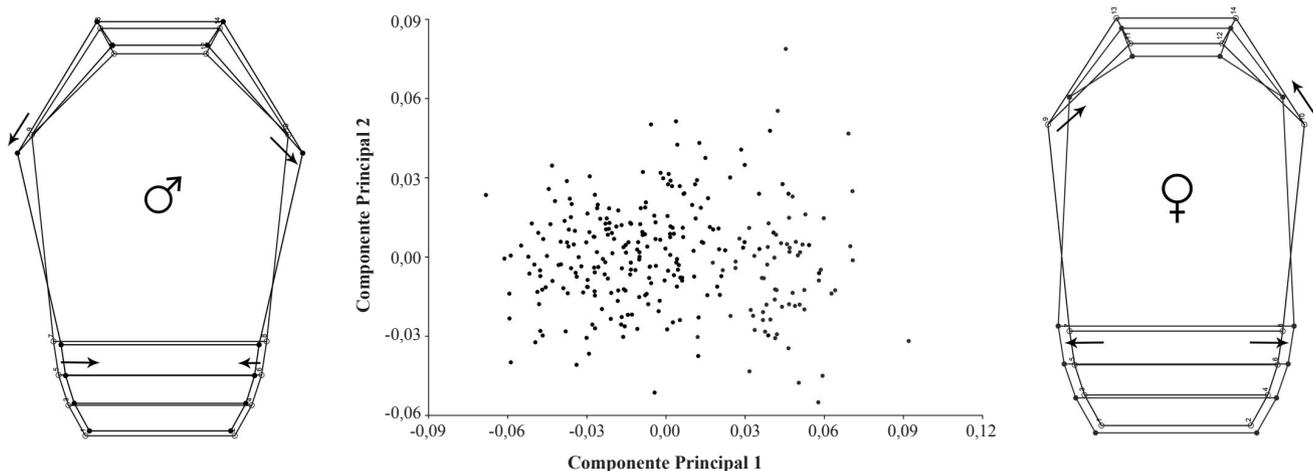


Figura 3. Análisis de componentes principales del componente simétrico de la forma entre machos y hembras de *C. grantii*. En la figura se observan los primeros dos componentes principales que explicarían alrededor del 77,2% de la forma corporal con sus respectivas variaciones en la forma corporal. Izquierdo macho y derecho hembra.

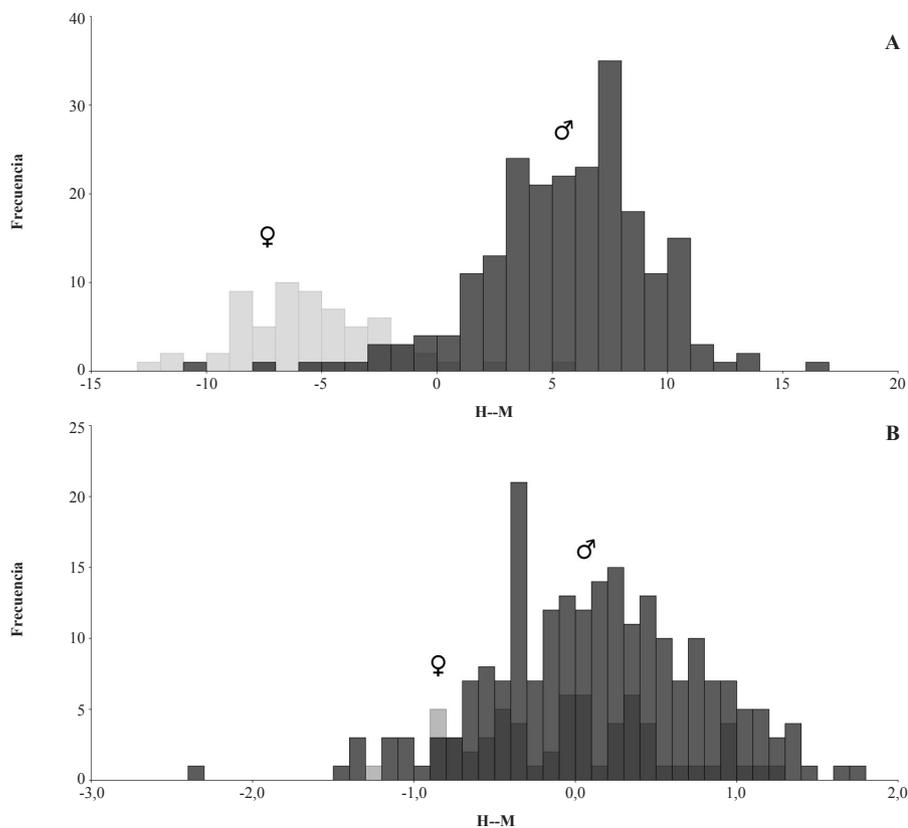


Figura 4. Análisis discriminante (validación cruzada) entre machos y hembras para las componentes simétricas (A) y asimétricas de la forma (B).

El efecto de la diferenciación corporal de los individuos se destacó particularmente en la variación de los hitos abdominales del tercer segmento abdominal, confirmando una extensión de la forma corporal en el área abdominal en las hembras. Esto podría ser explicado como una expresión de una característica de la historia de vida diferencial entre hembras y machos; por ejemplo, almacenaje de huevos en hembras y/o diferencias en la calidad alimenticia durante el desarrollo ontogenético (Eberhard 1979; Bonduriansky y Rowe 2005; Benítez *et al.* 2010, 2011, 2014; Mattos *et al.* 2014).

Además, se detectaron diferencias dimórficas poco pronunciadas pero evidentes, en la forma corporal del área torácica (hitos 9 y 10), representada por una prolongación del margen lateral en la base del pronoto que en machos es mucho más evidente.

Nuestros resultados confirman la existencia de diferencias significativas entre la variación de la forma y tamaño de centroide entre las distintas localidades de registro para esta especie, aunque estas diferencias no conforman grupos claros para diferenciar subespecies o tipos morfológicos. Partiendo de la base que el tamaño del centroide en morfometría corresponde a una medida del tamaño corporal (Toro-Ibacache *et al.* 2010), se determina descartar el uso del nombre “*pygmaeus*” para *C. grantii*, confirmando lo dicho por Paulsen y Smith (2010), o de posibles subespecies, debido a que no existiría una clara diferenciación latitudinal en el tamaño corporal (tamaño de centroide $P > 0,05$) de los individuos.

Esta variación del tamaño del centroide en algunos individuos, podría ser atribuida a diferencias en la disponibilidad de alimento a lo largo del rango de distribución de esta

especie, competencia intraespecífica por el uso de los mismos recursos o por apareamiento, o desarrollo ontogenético diferencial de acuerdo a características micro-ambientales. Así, los mecanismos que explicarían estas variaciones morfológicas en cuanto al tamaño corporal para esta especie, podrían estar fundamentados por selección natural (Abell *et al.* 1999), asociados con características ambientales (algunos ejemplos: Krasnov *et al.* 1996; Williams 2001; Cepeda-Pizarro *et al.* 2003) o con selección positiva de individuos de mayor tamaño corporal como resultado de una mayor probabilidad de apareamiento (Kawano 2006), y podrían no representar un carácter diagnóstico para la diferenciación de especies.

Del mismo modo, argumentar que las variaciones encontradas en la forma corporal de *C. grantii* y que indican diferencias significativas entre sexo y localidades de colecta, sólo corresponden a dimorfismo sexual, trae controversias al estudio. Es así como se discute que cambios ambientales también pueden favorecer diferenciaciones intraespecíficas (Alibert *et al.* 2001; Cepeda-Pizarro *et al.* 2003; Benítez *et al.* 2011), donde las poblaciones que habitan distintos ambientes soportarían diferentes presiones selectivas modeladas por plasticidad geográfica o ambiental. Dicha situación podría favorecer además, la diferenciación en tales poblaciones a lo largo del tiempo y conducir a futuras diferencias taxonómicas (Adams y Funk 1997; Tatsuta *et al.* 2001; Benítez *et al.* 2010; Benítez 2013). Asimismo, futuros estudios entomológicos podrían enfocarse en analizar las poblaciones de esta especie en islas en Chile, con el objetivo de dilucidar posibles procesos evolutivos.

Finalmente, es preciso señalar que en nuestro estudio hemos utilizado la parte ventral de los individuos de acuerdo con la metodología propuesta por Alibert *et al.* (2001), la cual considera la variación de la forma y la diferenciación sexual de manera holista. Esto permite una apreciación más realista de la variación de la forma en una red de deformación.

Conclusión

Las diferencias en la variación de la forma encontradas para el sexo y localidad de colecta son significativas para las poblaciones de *C. grantii* en Chile y parte de Argentina, aceptando ambas hipótesis relacionadas con la forma corporal y abriendo interrogantes sobre sus posibles causas.

Agradecimientos

Agradecemos a Jorge Artigas (Museo de Zoología, Universidad de Concepción, Chile). A los colegas Biólogos Johara Bourke, Raúl Briones, Gustavo Valenzuela, Jonathan Guzmán-Sandoval y Christian Muñoz por la ayuda en terreno. Los autores agradecen al proyecto DIUC 212.113.080 -1.0 de la Dirección de Investigación de la Universidad de Concepción, Chile y a los revisores anónimos de este manuscrito.

Literatura citada

- ABELL, A. J.; COLE, B. J.; REYES, R.; WIERNASZ, D. C. 1999. Sexual selection on body size in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis* Cresson. *Evolution* 53: 535-545.
- ADAMS, D.; FUNK, D. J. 1997. Morphometric inferences on sibling species and sexual dimorphism in *Neochlamisus bebbianae* leaf beetles: Multivariate applications of the Thin-Plate Spline. *Systematic Biology* 46 (1): 180-194.
- ALIBERT, P.; MOUREAU, B.; DOMMERGUES, J. L.; DAVID, B. 2001. Differentiation at a microgeographical scale within two species of ground beetle, *Carabus auronitens* and *C. nemoralis* (Coleoptera, Carabidae): a geometrical morphometric approach. *Zoologica Scripta* 30: 299-311.
- BAYLAC, M.; VILLEMANT, C.; SIMBOLOTTI, G. 2003. Combining geometric morphometrics with pattern recognition for the investigation of species complexes. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 89-98.
- BENÍTEZ, H. A. 2013. Assessment of patterns of fluctuating asymmetry and sexual dimorphism in carabid body shape. *Neotropical Entomology* 42 (2): 164-169.
- BENÍTEZ, H. A.; VIDAL, M.; BRIONES, R.; JEREZ, V. 2010. Sexual dimorphism and morphological variation in populations of *Ceroglossus chilensis* (Eschscholtz, 1829) (Coleoptera: Carabidae). *Journal of the Entomological Research Society* 12 (2): 87-95.
- BENÍTEZ, H. A.; BRIONES, R.; JEREZ, V. 2011. Intra and inter-population morphological variation of shape and size of the Chilean magnificent beetle, *Ceroglossus chilensis* in the Baker River Basin, Chilean Patagonia. *Journal of Insect Science* 11: 94. doi: 10.1673/031.011.9401.
- BENÍTEZ, H. A.; LEMIC, D.; BAŽOK, R.; GALLARDO-ARAYA, C. M.; MIKAC, K. M. 2014. Evolutionary directional asymmetry and shape variation in *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae): an example using hind wings. *Biological Journal of the Linnean Society*, DOI: 10.1111/bij.12194
- BONDURIANSKY, R.; ROWE, L. 2005. Sexual selection, Genetic architecture, and the condition dependence of body shape in the sexually dimorphic fly *Prochyliza xanthostoma* (Piophilidae). *Evolution* 59 (1): 138-151.
- CEPEDA-PIZARRO, J.; VEGA, S.; VÁSQUEZ, H.; ELGUETA, M. 2003. Morfometría y dimorfismo sexual de *Elasmoderus wagenknechti* (Liebermann) (Orthoptera: Tristiridae) en dos eventos de irrupción poblacional. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 417-435.
- CHALUMEAU, F.; BROCHIER, B. 2007. Chiasognathinae taxonomy, ethology of the Andes Biogeography. Taita Publishers, Czech Republic. 324 p.
- DRYDEN, I. L.; MARDIA, K. V. 1998. Statistical shape analysis. Wiley, Chichester. 347 p.
- EBERHARD, W. 1979. Rates of egg production by tropical spiders in the field. *Biotropica* 11: 292-300.
- EFRON, B.; GONG, G. 1983. A leisurely look at the bootstrap, the jackknife, and cross-validation. *The American Statistician* 37: 36-48.
- ELGUETA, M.; ARRIAGADA, G. 1989. Estado actual del conocimiento de los coleópteros de Chile (Insecta: Coleoptera). *Revista Chilena de Entomología* 17: 5-60.
- HOLLOWAY, B. A. 1960. Taxonomy and phylogeny in the Lucanidae (Insecta: Coleoptera). *Records of the Dominion Museum* 3 (4): 321-365.
- JOSEPH, C. 1928. El *Chiasognathus grantii* Steph. *Revista Universitaria (U. Católica) (Santiago, Chile)* 13: 529-535.
- KAWANO, K. 2006. Sexual dimorphism and the making of oversized male characters in beetles (Coleoptera). *Annals of the Entomological Society of America* 99 (2): 327-341.
- KLINGENBERG, C. P. 2011. MORPHOJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11: 353-357.
- KLINGENBERG, C. P.; BARLUENGA, M.; MEYER, A. 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution* 56: 1909-1920.
- KOHAVER, R. 1995. A study of cross-validation and bootstrap for accuracy estimation and model selection. *Proceedings of the 14th international joint conference on artificial intelligence IJCAI 14 (2): 1137-1145.*
- KRASNOV, B.; WARD, D.; SHENBROT, G. 1996. Body length and leg variation in several species of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) along a rainfall and altitudinal gradient in the Negev Desert (Israel). *Journal of Arid Environments* 34 (4): 477-489.
- MATTOS, I.; MERMUDES, J. R. M.; MOURA, M. O. 2014. Dimorphism and allometry of *Systalocerus platyrhinus* and *Hypselotropis prasinata* (Coleoptera: Anthribidae). *Zoologia* 31 (1): 51-62.
- MOLINO-OLMEDO, F. 2001. Cladística del género *Chiasognathus* Stephens, 1831 y *Sphaenognathus* Buquet, 1838 con proposición de subgéneros nuevos (Coleoptera: Lucanidae). *Revista Chilena de Entomología* 28: 79-85.
- NUMHAUSER, J. 1981. Perspectiva histórica de los cambios sinonímicos en las especies del género *Chiasognathus* Stephens (Ins. Coleoptera. Lucanidae). *Revista Chilena de Entomología* 11: 17-28.
- PAULSEN, M. J.; SMITH, A. 2010. Revision of the genus *Chiasognathus* Stephens of southern South America with the description of a new species (Coleoptera, Lucanidae, Lucaninae, Chiasognathini). *ZooKeys* 43: 33-63.
- PEÑA, L. 1996. Introducción al estudio de los insectos de Chile. Editorial Universitaria, Chile. 253 p.
- PÉREZ, V. 2012. Isla Madre de Dios (50°16'S - 75°15'O): ¿Último refugio para el ciervo volante (*Chiasognathus grantii* Stephens) (Coleoptera: Lucanidae)? *Anales Instituto Patagonia (Chile)* 40 (2): 141-145.
- PHILIPPI, R. 1893. Elementos de historia natural. F. A. Brockhaus, Leipzig. 139 p.
- POSADAS, P.; ORTIZ-JAUREGUIZAR, E.; PEREZ, M. E. 2007. Dimorfismo sexual y variación morfométrica geográfica en *Hybroleptops aureosignatus* (Insecta: Coleoptera: Curculio-

- nidae). Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 59: 141-150.
- QUIJADA, B. 1917. Catálogo ilustrado y descriptivo de la colección de biología animal. Boletín del Museo Nacional 95.
- ROHLF, F. J. 2008. TPSdig, v.2.2. NY State University at Stony Brook. Disponible en: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/> [Fecha revisión: 20 junio 2013].
- ROHLF, F. J.; SLICE, D. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39: 40-59
- STEPHENS, J. F. 1831. Description of *Chiasognathus grantii*, a new Lucanideous insect forming the type of an undescribed genus, together with some brief remarks upon its structure and affinities. In a letter addressed to one of the Secretaries. *Transactions Cambridge Philosophical Society* 4: 209-217.
- TATSUTA, H.; MIZOTA, K.; AKIMOTO, S. I. 2001. Allometric patterns of heads and genitalia in the stag beetle *Lucanus maculifemoratus* (Coleoptera: Lucanidae). *Annals of the Entomological Society of America* 94: 462-466.
- TORO-IBACACHE, M. V.; MANRIQUEZ, G.; SUAZO, I. 2010. Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: De la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology* 28 (4): 977-990.
- VERGARA, O. 2008. Rangos de distribución y estados de conservación de *Chiasognathus grantii* Stephens 1831 y *C. jousselinii*, Reiche 1850 (Coleoptera: Lucanidae) en Chile. Tesis Magister en Ciencias con mención en Zoología, Universidad de Concepción, Chile. 107 p.
- VERGARA, O.; JEREZ, V. 2009. Estado de conservación de *Chiasognathus grantii* Stephens 1831 (Coleoptera - Lucanidae) en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 82 (4): 565-576.
- WILLIAMS, B. L. 2001. Patterns of morphological variation in *Speyeria idalia* (Lepidoptera: Nymphalidae) with implications for taxonomy and conservation. *Annals of the Entomological Society of America* 94 (2): 239-243.
- WINKLER, J. 1964. El libro de los coleópteros. Queromón Editores S.A., México, DF. 132 p.

Recibido: 16-feb-2014 • Aceptado: 25-jun-2014

Citación sugerida:

- VERGARA, P. O., BENÍTEZ, H. A.; PINCHEIRA, M.; JEREZ, V. 2014. Determinación del dimorfismo sexual en la forma corporal de *Chiasognathus grantii* (Coleoptera: Lucanidae). *Revista Colombiana de Entomología* 40 (1): 104-110. Enero-julio 2014. ISSN 0120-0488.