



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

BIOLOGÍA

DIMORFISMO SEXUAL Y REGISTRO FÓSIL:
¿QUÉ NOS PUEDE DECIR EL PASADO?

T E S I N A

Que para obtener el título de Licenciado en Biología

Presenta:

ROSALÍA RICO MARTÍNEZ

Director de la Tesina:

DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA



Los Reyes Iztacala, Edo. de México, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México por brindarme la oportunidad de desarrollarme académicamente y ser el escenario en el que conocería a personas que me cambiarían la vida.

A mi tutor Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza por su apoyo, dirección y paciencia.

A los miembros del comité tutorial por la revisión realizada al trabajo y sus sugerencias. Sergio, Etaín, Marcela y Óscar: gracias.

Al área de Ciencias de la Tierra, Evolución y Paleontología (Chayo, Gloria, Óscar y Humberto) por todo este tiempo compartido y por las pláticas amenas que hemos tenido todos estos años.

A mis padres, por darme la vida, apoyarme en cada proyecto e influir en mi gusto por la Biología. Sin su esfuerzo y compromiso esto no hubiese sido posible.

A mi hermana (Teresa) y sobrinos (Marilú y Roberto) por los momentos gratos y difíciles que hemos pasado. Siempre me han dejado nuevas experiencias.

A mi abuela (Esperanza) por tu cariño y apoyo para explicarme temas escolares que de plano no me quedaban claros. A toda la familia (tíos y primos) son tantos que sus nombres no caben. Los llevo en mi corazón y aprecio infinitamente el tiempo y espacio compartido con ustedes.

DEDICATORIA

A Sofía, desde el primer momento
en que te conocí ocupaste todo mi corazón.
Ha sido un largo viaje lleno de retos
y experiencias que aún no termina.
Eres mi inspiración, estoy muy orgullosa de ti.
Te amo.

A Raúl, por aceptar el reto de recorrer
con Sofía y conmigo este sinuoso
camino llamado vida.

“I have attempted to show that the geological record is extremely imperfect; only a small portion of the globe has been geologically explored with care; that only certain classes of organic beings have been largely preserved in a fossil state”

Darwin,1859 Capítulo X

ÍNDICE

	Página
Capítulo 1	1
Marco teórico	
Capítulo 2	10
Planteamiento del problema	
Justificación	
Objetivos	
Capítulo 3	12
Metodología	
Capítulo 4	13
Resultados	
Discusión	
Capítulo 5	29
Conclusiones	
Recomendaciones	
Literatura Citada	30
Anexo	40

RESUMEN

Este trabajo exploró el nivel de conocimiento en estudios paleontológicos en los que se identifica dimorfismo sexual en el registro fósil. Se realizó una investigación bibliográfica en la que se documentó la producción científica realizada en este campo en los últimos setenta años y se analizaron las evidencias morfológicas que muestran dimorfismo sexual en fósiles de distintos grupos taxonómicos. Como resultado se obtuvieron 130 artículos (mayoritariamente descriptivos) que reportan evidencias de dimorfismo sexual en el registro fósil. Derivado de esto, los grupos fósiles más representados correspondieron a artrópodos y cordados. En el aspecto temporal los registros estuvieron enfocados mayoritariamente a la Era Cenozoica. Por otro lado, el dimorfismo sexual en tamaño fue el más representado en los tres diferentes grupos. Esta investigación permitió trazar una tendencia en cuanto a la cantidad de publicaciones que se han realizado, así como plantear que en el futuro la producción de estos estudios se puede incrementar. Asimismo, se demostró que el registro fósil es útil para demostrar cambios evolutivos en la dirección y magnitud del dimorfismo sexual.

CAPÍTULO 1

1.1 Marco teórico

Estudiar el dimorfismo sexual en fósiles conlleva una serie de retos debido a que algunos organismos carecen de representantes actuales o bien, la información conservada se encuentra sesgada. Identificar las características fenotípicas en fósiles producto de dimorfismo sexual y no de diferencias interespecíficas, u ontogenéticas en los organismos fosilizados conlleva a un margen de incertidumbre (Prothero, 2013). No obstante, considerando estas limitaciones, existen numerosas evidencias que sugieren que hay grupos de organismos fósiles que tienen diferencias entre los sexos. En la mayoría de los casos esta evidencia está asociada a linajes extintos. Sin embargo, hay otros (tal vez los más relevantes en términos de la búsqueda de patrones macroevolutivos) que cuentan con grupos actuales.

Existen trabajos ahora ya clásicos en los que el registro fósil muestra cómo la reconstrucción de la historia evolutiva de un linaje es congruente con la acción histórica de la selección natural. Así, Simpson (1951) señaló que el registro fósil de los équidos mostraba una tendencia gradual hacia el incremento en el tamaño corporal y la fusión de falanges congruente con la evolución por selección natural propuesta por Darwin en 1859.

1.1.1 Dimorfismo sexual

En la naturaleza se puede observar que hay diferencias entre machos y hembras, a esto se le denomina dimorfismo sexual. El dimorfismo sexual se categoriza en primario y secundario. El primario está relacionado a todos los órganos ligados a la reproducción y el secundario a los atributos que confieren ventajas a los organismos en la competencia por apareamientos o la elección de pareja (Fairbain, *et al.* 2007 & 2013).

El dimorfismo sexual puede ser producto de la competencia por el acceso a los recursos entre machos y hembras (divergencia ecológica del nicho; Slatkin, 1984) ó por selección en fecundidad (un tamaño grande en hembras provee un mayor espacio y un incremento en el número de crías); la selección sobre el tamaño de las hembras es más intensa

que en machos por lo que se favorece un dimorfismo sexual en el tamaño sesgado a hembras (Pinchera-Donoso & Hunt, 2017) o bien por selección sexual. En machos la selección sexual se promueve por la competencia por el acceso a las hembras (selección intrasexual) y en hembras se origina elección de pareja (selección intersexual) (Fairbairn, 2013). Como resultado de la selección sexual en los machos se puede favorecer la evolución de un gran tamaño corporal, estructuras sensitivas, de locomoción, de agresión (armamento) y de atracción (ornamentos visuales, órganos que producen sonidos o bien glándulas que emiten olores) (Andersson, 1994). Estas variaciones en los atributos de hembras y machos permiten que el dimorfismo se pueda clasificar en dimorfismo sexual por: i) tamaño corporal (DST), ii) forma del corporal (DSFC), iii) apéndices (DSA), iv) morfología integumento (DSI) y v) color (DSC) (Fairbairn, 2013).

El dimorfismo sexual en tamaño corporal (DST) es un dimorfismo común en varios grupos de animales (Fairbairn, *et al.* 2007; Martín-Vivaldi & Cabrero, 2002). En hembras el tamaño está relacionado con la fecundidad debido a que es más grande que los machos, se sugiere que la selección natural (selección en fecundidad) pudo haber sido más fuerte que la selección sexual en machos (Cueva del Castillo & Núñez-Farfán, 2008; Fairbairn, 2013). Debido a que el tamaño corporal está relacionado con el éxito reproductivo de diferente forma en hembras y machos ocasiona que ambos sexos diverjan (Shine, 2010; Cueva del Castillo & Fairbairn, 2012) por lo que su evolución es resultado de la interacción entre la selección natural y la sexual.

La regla de Rensch (1950) señala que en múltiples taxa de invertebrados, como de vertebrados, cuando el macho es más grande que la hembra el dimorfismo sexual (estimado como la proporción macho/hembra) se incrementa conforme se aumenta el tamaño corporal, pero decrece en grupos en los cuales el macho es más pequeño que la hembra. Este patrón se asume que es el resultado evolutivo de la selección sexual, ya sea por selección intrasexual e intersexual (Fairbairn, *et al.* 2007).

El dimorfismo en forma corporal (DSFC) se asocia comúnmente con las hembras ya que ellas tienen mayor volumen que los machos. Esto es frecuente en todos los animales, incluso en aquellos que son nadadores activos altamente hidrodinámicos, como tiburones, peces óseos y lampreas por citar algunos ejemplos (Fairbairn, 2013). En el caso de los machos

una forma menos voluminosa facilita la búsqueda de apareamientos. Adicionalmente hay presencia de estructuras corporales en los machos que les facilitan asirse de las hembras durante la copula, o bien estructuras que le faciliten la competencia entre ellos como los cuernos de mamíferos como ciervos u ovejas, o los cuernos de diversas especies de escarabajos (Emlen, 2014).

Por otro lado, los apéndices son otros atributos que provocan diferencia entre machos y hembras porque pueden diferir en tamaño y forma. Asimismo, puede estar presentes en un sexo y ausentes en el otro. Este tipo de dimorfismo sexual en apéndices (DSA) está más representado en artrópodos ya que hay apéndices modificados que les permiten a los machos asirse a las hembras, emitir señales sexuales o bien, para ser empleados como armas durante el enfrentamiento con otros machos por el acceso a las hembras (Emlen, 2014).

Los apéndices modificados en machos pueden ser más grandes y robustos que los de sus homólogas en el sexo opuesto. Además, pueden diferir en complejidad y forma por lo que se pueden utilizar como ganchos, órganos copuladores o bien para transferir espermátóforos. En algunos otros casos pueden utilizarse para enviar señales visuales (alas), detectar feromonas o bien para cargar huevos. Las modificaciones en los apéndices también se pueden observar en otros phyla, como los condrictios, entre los que se encuentran tiburones, rayas y quimeras, en anfibios, o pavos reales por citar ejemplos.

El dimorfismo sexual integumentario (DSI) está asociado a estructuras que derivan del tegumento (revestimiento epitelial que cubre la superficie externa del organismo) que puede presentar algunas modificaciones y con ello tener diferentes funciones como sensoriales, térmicas, hídricas, entre otras. Los dientes y las garras se consideran como atributos integumentarios porque están derivados de la misma capa celular. En ocasiones en los machos se han modificado las espinas, escamas, pliegues o placas hacia una función de agarre de hembras. Por ejemplo, en el caso de los vertebrados los dientes, las espinas, los cuernos o las astas sirven como señales o bien como armas en la competencia entre machos por el apareamiento con hembras (Emlen, 2014). En artrópodos los machos en ocasiones tienen cuernos, espinas, cerdas que les ayuda a aferrarse a las hembras o bien competir con otros machos (Emlen, 2008 & 2014). Estos atributos modificados también pueden presentarse en las hembras, las cuales pueden llegar a tener estructuras que les permite

rechazar apareamientos. Otras características integumentales de los artrópodos les permiten detectar y enviar señales acústicas, vibratorias y químicas.

El color (dimorfismo sexual cromático) (DSC) es uno de los atributos menos comunes de las categorías dimórficas mencionadas. El color o pigmentación tiene múltiples funciones la primordial es de protección contra radiación UV pero también puede ser útil para emitir señales entre individuos de la misma especie, por lo que brinda información sobre la calidad genética de modo que se pueden tener machos de colores vistosos respecto al de las hembras, quienes comunmente tienen colores mucho más opacos o crípticos para disminuir el riesgo de la depredación; cuando se llegan a observar hembras con patrones cromáticos llamativos es posible que en estas especies esté ocurriendo una inversión de roles sexuales en el apareamiento, y sean ellas las que compitan por el acceso a los machos (poco común). En el caso de los ornamentos o armas (generalmente asociados a los machos) se asume que han evolucionado por selección sexual, ya que en la mayoría de los casos las hembras se sienten atraídas por estas estructuras, o bien confieren ventajas a los machos en el enfrentamiento entre ellos por el acceso a las hembras (Darwin, 1871; Emlen, 2014). Sahavi (1975) planteó la posibilidad de que estos atributos le ofrezcan información a las hembras sobre la calidad de los machos.

1.1.2 Dimorfismo sexual en organismos actuales

Como se mencionó en el apartado anterior el dimorfismo sexual resulta de las diferencias fenotípicas que existen entre los sexos. En la mayoría de las especies las hembras tienden a tener un mayor tamaño corporal que los machos (arañas, insectos, peces, anfibios, diversas especies de reptiles) (Fairbain, 2013). Esto se explica, debido a que el tamaño de la hembra determina el número de huevos que va a dejar en la siguiente generación (más huevos, más descendientes). Esta condición se observa en la mayoría de los invertebrados y vertebrados ectotermos. Sin embargo, en aves y mamíferos los machos son frecuentemente más grandes que las hembras. A diferencia de los vertebrados ectotermos, en vertebrados endotermos el número de crías o el tamaño de la puesta está menos relacionada con el tamaño de la hembra debido a que la demanda energética es mucho más alta en hembras de mamíferos que en hembras de otros grupos, ya que ellas requieren energía para canalizar la producción de huevos, para gestación y lactancia (Shine, 1988; Linderfors *et al.* 2007).

Cuando la selección sexual favorece machos grandes se promueve la evolución del dimorfismo en tamaño sesgado a machos; esto no se presenta exclusivamente en mamíferos, aves y peces, también está representado en algunos reptiles, anfibios, insectos, arañas y crustáceos malacostracos (langostas, cangrejos y camarones). Se plantea que en mamíferos los machos son mucho más grandes que las hembras como resultado de la competencia intrasexual por el apareamiento e incluso una monopolización de hembras (poligínía). El costo de la reproducción para hembras es otro factor que influye en esta diferencia de tamaño, ya que hay una relación inversa en el tamaño corporal de las hembras y su fecundidad. Esto se puede observar en ungulados, pinnípedos y primates (Lindenfors, *et al.* 2007).

Pese a que los invertebrados representan la mayor parte de la diversidad animal, comparativamente son pocos los trabajos sobre dimorfismo sexual en ellos, la mayoría se han centrado en artrópodos, principalmente en insectos, seguidos por quelicerados y crustáceos (Honek, 1993; Abouheif & Fairbairn, 1997; Fairbairn, *et al.* 2007; Emlen, 2008; Foellmer & Moya-Laraño, 2007; Hochkirch y Gröning, 2008; Fairbairn, 2013). Con pocas excepciones los machos tienden a ser más pequeños que las hembras (Blanckenhorn, *et al.* 2007; Himuro & Fujisaki, 2014; Cueva del Castillo, 2015) y en cuanto a las arañas se encuentran los casos más extremos de dimorfismo sexual sesgado hacia las hembras (Foellmer & Moya-Laraño, 2007). Si bien los machos tienden a ser más pequeños que las hembras en diferentes grupos de insectos, quelicerados y crustáceos los machos tienen apéndices extremadamente desarrollados que emplean en los enfrentamientos por el acceso a las hembras (Emlen, 2008 & 2014).

En el caso de los anfibios, el dimorfismo corporal en tamaño ha ocurrido en todos los linajes (anuros-ranas, urodelos-salamandras y gimnofionos-cecilianos) aunque los estudios más completos se han realizado en anuros. El dimorfismo sexual en ranas es evidente en diferentes atributos morfológicos como el tamaño corporal, la forma y la coloración. En las ranas hay un sesgo en el dimorfismo en tamaño hacia los machos, mientras que las salamandras tienen mayoritariamente un dimorfismo sexual sesgado a hembras (Kupfer, 2007). Asimismo, los machos de ranas tienen una serie de adaptaciones como espinas, colmillos y conductas agresivas. Los anuros, a diferencia de las salamandras y cecilias presentan un aparato bucal que le permite realizar sonidos para defender y mantener

territorios. En los machos de las ranas, un tamaño grande es adaptativo ya que les permite obtener más apareamientos con las hembras, transportar los huevos y aumentar la probabilidad de puesta. Respecto al tamaño de las hembras la fecundidad es variable en las distintas especies de ranas; sin embargo, hay que señalar que existe una correlación positiva entre el tamaño de la hembra y el tamaño del huevo. Los reptiles muestran un amplio rango de variación en sus niveles de dimorfismo sexual debido al tamaño. En la mayoría de las especies de lagartijas los machos tienden de a ser más grandes que las hembras. En algunos géneros como *Anolis*, *Tropidurus* y *Varanus* los machos llegan a ser un 50% más grandes que las hembras, mientras que en otros grupos como *Polychrus* y *Aprasia* las hembras pueden exceder el tamaño de los machos hasta un 20% (Cox, *et al.* 2007). Además, en un mismo género como *Anolis* o *Pseloporus* se encuentra un sesgo en el dimorfismo sexual hacia hembras y machos, lo cual sugiere que el impacto relativo de la selección en fecundidad y la selección sexual pueden explicar gran parte de la evolución y diversificación de estos reptiles (Butler & Losos, 2002; Butler, *et al.* 2007; Jimenéz-Arcos, *et al.* 2017).

A diferencia de las lagartijas, la mayoría de las especies de serpientes muestra un DST sesgado hacia hembras y en algunos grupos las hembras pueden exceder la longitud de los machos hasta en un 50%, como es el caso de los géneros de serpientes acuáticas *Nerodia*, *Farancia* y *Laticauda*, las boas (*Morelia*) y serpientes ciegas (*Ramphotyphlops*), mientras que, únicamente en la familia Viperidae por un dimorfismo sexual sesgado hacia los machos (Cox, *et al.* 2007). Al igual que en las víboras, en las tortugas la mayoría de las especies muestran un dimorfismo sexual sesgado hacia las hembras. Esto es la regla para las familias Emydidae, Geoemydidae y Trionychidae, mientras que, el sesgo hacia los machos es característico en otras familias como Testudinidae y Kinosternidae. Las hembras pueden sobrepasar el tamaño de los machos por 50 o 60% en *muhcosbemydidos* (*Chrysemys*, *Trachemys*) y tortugas de caparazón blando (*Apolone*). El dimorfismo sexual sesgado hacia machos no alcanza la magnitud que las hembras tienen, aunque varios testunidos (*Goochelone*, *Gophereus*) pueden exceder a las hembras en tamaño hasta en un 30% (Cox, *et al.* 2007).

Hay pocos datos comparativos en cocodrilos, sin embargo, el dimorfismo sexual en tamaño sesgado hacia los machos es la regla en este grupo. Los machos exceden la longitud

de las hembras entre un 20 y un 40% en algunos aligátos (*Alligator*, *Caiman*) y cocodrilos (*Crocodylus*), no obstante, las hembras pueden ser ligeramente más grandes que los machos en algunas especies como *Alligator sinensis* y *Osteolaemus tetraspis*.

En la actualidad hay aproximadamente 9,993 especies de aves, las cuales habitan en todos los continentes y ocupan un gran número de ambientes (Jetz, *et al.* 2012). Esta diversidad de especies muestra grandes niveles de dimorfismo sexual en tamaño y patrones cromáticos (Owens y Hartley, 1998; Dale, *et al.* 2007). A pesar de que el tamaño y los patrones de coloración de las aves están bajo selección sexual (Andersson, 1994), cuando se analiza la diversidad de las especies de aves, ambos atributos no están relacionados. Las diferencias en el tamaño corporal entre los sexos están asociadas a la variación en sistemas de apareamiento y diferencias en el cuidado parental (Dale, *et al.* 2007; Tzekely *et al.*, 2007), mientras que las diferencias en el color del plumaje entre hembras y machos están asociadas con la frecuencia en la que ocurre la paternidad extra pareja (Owens, *et al.* 1998). Tzekely y colaboradores en una revisión realizada en 2007 encontraron que las familias Otidae y Phasianidae exhiben un dimorfismo sexual en tamaño sesgado hacia los machos de manera consistente, mientras que, Accipitridae, Tytonidae y Turnicidae muestran el patrón opuesto. Las familias Otidae, Tytonidae, Centropidae, Bombycillidae, Gaviidae, Tytonidae, Otidae, Trochilidae, Ciconiidae, Falconidae, Tytonidae, Otidae, Phasianidae, Spheniscidae, Accipitridae, Eurylaimidae, Otidae, Trochilidae, Threskiornithidae, Pelecanidae, Nectariniidae, Menuridae, Cerylidae, Spheniscidae, Tytonidae tienen una gran variación en los niveles de dimorfismo sexual en diversos atributos morfológicos. El dimorfismo sexual en tamaño en el que los machos son más grandes es común en la mayoría de las especies, aunque hay excepciones donde hembras son de mayor tamaño. El dimorfismo sexual extremo sesgado hacia machos o hembras está presente en pocas especies, por ejemplo, los gansos, aves del paraíso, avutardas, aves acuáticas y estorninos son casos de dimorfismo sexual extremo orientado a machos. Contrario a esto, en rapaces el sesgo extremo es hacia las hembras. Otro atributo en el que puede haber diferencias en tamaño son los picos; en tucanes y kiwis el dimorfismo sexual extremo se observa en machos, mientras que los zarapitos del género *Numenius* (Scolopacidae) cuentan con un sesgo extremo hacia las hembras. En un gran número de grupos de aves se cumple la regla de Rensch, entre los que

se encuentran Passeriformes, Pelecaniformes, Procellariiformes (Dale, *et al.* 2007; Székely *et al.*, 2007; Fairbairn, 1997), Galliformes (Saether y Andersen, 1988; Fairbairn 1997), Colibries (Fairbairn, 1997; Colwell, 2000), avutardas (Payne, 1984), urogallos (Payne, 1984; Lislevand, *et al.* 2009) y playeras (Székely *et al.*, 2004), por lo que se considera que la selección sexual ha favorecido un incremento en el tamaño corporal de los machos de estos Taxa. No obstante, diversos grupos no siguen la regla de Rench, entre los que destacan los Falconiformes, Strigiformes, Anseriformes (Székely *et al.* 2007), Charadriiformes (Fairbairn, 1997), y las aves marinas (Serrano-Meneses y Székely, 2006). En estos Taxa no se ha reportado que el aumento de tamaño en las hembras esté relacionado con un incremento en su fecundidad (Székely, *et al.* 2007) y se ha especulado que la selección sexual ha favorecido un menor tamaño en los machos debido a que la agilidad en los despliegues que realizan los machos en el cortejo o en el combate con otros machos ha favorecido un tamaño pequeño en los machos en algunos taxa (Figueroa, 1999; Székely *et al.*, 2004; Serrano-Meneses & Székely, 2006).

Mientras que las diferencias en tamaño entre los sexos en las aves se originarían por la competencia entre los machos por el acceso a las hembras, el dimorfismo cromático se atribuiría a la elección de pareja (Owens & Hartley, 1998). En este sentido hay evidencias de que los picos rojos de los pinzones cebra, *Taeniopygia guttata*, y la pechera negra de los machos gorriones comunes; *Passer domesticus*, son consecuencia de la elección de pareja femenina (Burley & Coopersmith, 1987; Möller, 1988; Möller & Erritzøe, 1992). No obstante, la variación en los patrones cromáticos entre los sexos también puede ser resultado de cambios en los niveles de crípsis exhibidos por el sexo que cuida a los hijos. La selección natural favorecería que el progenitor que cuida a las crías fuera críptico incrementando sus posibilidades de supervivencia y de criar a la progenie hasta que esta fuera independiente (Irwin, 1994; Martin & Badyaev, 1996; Bleiweiss, 1997).

En promedio en los mamíferos los machos son más grandes que las hembras, aunque algunos órdenes no tienen dimorfismo en tamaño o el dimorfismo está sesgado a las hembras. Rodentia; el orden más numeroso de mamíferos (45% del total de especies de mamíferos), evidencia un sesgo en el tamaño corporal hacia los machos, mientras que dentro de las excepciones a este patrón general están los lagomórfos y los quirópteros. En los

primeros hay una desviación significativa en el tamaño corporal hacia las hembras, mientras que los segundos presentan un ligero sesgo hacia las mismas. En general en los mamíferos el dimorfismo sexual en tamaño se incrementa conforme aumenta el tamaño corporal de acuerdo con la regla de Rensch, por lo que en la mayoría de los grupos la selección sexual puede explicar las diferencias entre los sexos, aunque en lagomorfos, quirópteros y un menor número de especies distribuidas en otros órdenes la selección en fecundidad puede explicar la divergencia en el tamaño corporal entre hembras y machos (Lindenfors, *et al.* 2007).

1.1.3 Registro fósil

En organismos extintos la información que se tiene está limitada por la presencia de registro fósil y/o la existencia de representantes actuales. Los fósiles pueden tener información directa (restos del organismo) o bien indirecta (rastros de actividad biológica). Esta preservación se da de manera selectiva ya que se conservan en mayor medida partes duras, como conchas y esqueletos por citar ejemplos. En casos excepcionales se llegan a fosilizar estructuras blandas; esto quiere decir que los tejidos originales permanecen intactos. Asimismo, existen factores biológicos, mecánicos y diagenéticos, que afectan la calidad del fósil y que se presentan en diferentes etapas durante el proceso de fosilización (Prothero, 2013). Por este motivo hay caracteres que son difíciles de delimitar si indican diferencias entre especies o sexos, o bien si representan variaciones morfológicas u ontogenéticas de una misma especie. Reconocer el dimorfismo sexual en fósil es complejo debido a que el proceso tafonómico (formación del fósil) afecta las condiciones y características originales del organismo, por ende, hay una pérdida de información. Aun así, el dimorfismo sexual ha sido reportado en numerosas ocasiones en el registro fósil de metazoos incluyendo trilobites, amonitas y vertebrados (Mallon, 2017); sin embargo, es complejo distinguir los atributos favorecidos por selección natural o por selección sexual, ya que las características tanto conductuales como internas de los organismos rara vez quedan registradas. Por esta razón, el presente trabajo busca exponer las evidencias de dimorfismo sexual que se conservan en el registro fósil, así como las problemáticas que existe en torno a la información conservada en el mismo.

CAPÍTULO 2

2.1 Planteamiento del problema

Existe un gran número de trabajos sobre dimorfismo sexual en organismos actuales de diferentes linajes de animales invertebrados y vertebrados (Fairbairn, 2007). No obstante, existen pocos trabajos en los que se explora la tendencia del dimorfismo sexual en organismos extintos, debido a que se depende de la existencia de registro fósil y de manera ideal de la presencia de organismos actuales que estén emparentados con estos fósiles.

2.2 Justificación

El presente trabajo recaba información asociada a evidencias de dimorfismo sexual en el registro fósil y discute si estas evidencias son congruentes con las tendencias evolutivas que muestran grupos actuales. Se ha planteado que estas pueden ser resultado de la acción histórica de la selección natural y de la selección sexual. Dependiendo de la condición ancestral de los grupos se podría esperar que por resultado de la selección sexual o natural operando de manera diferente en hembras y machos, los niveles de dimorfismo sexual variaran (fuesen mayores o menores) respecto a que los que se encuentran en los linajes actuales.

2.3 Objetivos

2.3.1 Objetivo General

- Documentar la información que el registro fósil brinda con relación al dimorfismo sexual.

2.3.2 Objetivos particulares

- Realizar una búsqueda bibliográfica en la que se documente dimorfismo sexual en fósiles.
- Determinar el nivel de conocimiento que se tiene sobre dimorfismo sexual en el registro fósil.
- Determinar si existen cambios históricos en la magnitud del dimorfismo sexual.

CAPÍTULO 3

3.1 Metodología

La investigación bibliográfica se centró exclusivamente en publicaciones enfocadas en registros fósiles de cordados, artrópodos y moluscos, excluyéndose organismos no bilaterales. Este criterio se empleó para facilitar la comparación de los resultados de este estudio con niveles de dimorfismo sexual encontrados en la diversidad animal actual (Fairbairn, 2013). Se realizó una revisión exhaustiva en la internet en busca de artículos científicos en los que se reportaran evidencias de dimorfismo sexual en el registro fósil utilizando las siguientes palabras clave: *fossil*, *sexual dimorphism*, *ornaments*, *sexual size dimorphism*.

La información se organizó en una base de datos en excel donde la literatura encontrada se clasificó tomando en cuenta el año de publicación, el Filo, la Clase, si los organismos eran vertebrados o bien invertebrados, edad geológica, y el tipo de dimorfismo sexual estudiado o mencionado en las publicaciones (dimorfismo sexual secundario: en tamaño corporal, en la forma del cuerpo, en apéndices, en morfología integumental y en color). Esto con la finalidad de determinar la frecuencia relativa de cada uno de los criterios antes mencionados. Se prestó especial interés a los trabajos en los que los organismos fósiles cuentan con descendientes directos; debido a que se consideró que durante la formación del registro fósil el proceso tafonómico afecta las condiciones y características originales de los mismos, lo que provoca una pérdida de parte de la información de los organismos por lo que utilizar evidencia fósil asociada a grupos que tienen representantes directos en la actualidad reduce el margen de especulación asociada a la interpretación de los niveles de dimorfismo sexual asociados al pasado de los linajes.

CAPÍTULO 4

4.1 Resultados

4.1.1 Artículos de dimorfismo sexual en fósiles

A partir de la búsqueda bibliográfica se encontraron un total de 130 artículos científicos en los que se reportan evidencias de dimorfismo sexual en fósiles (Anexo 1); las primeras publicaciones se remontan a 1930, año en el que no se publicaron más de 5 artículos. A partir de 1950, este número se fue incrementando, sin embargo, desde el 2000 los trabajos desarrollados pasaron de 25 a 45 artículos para el 2010 (Fig. 1).

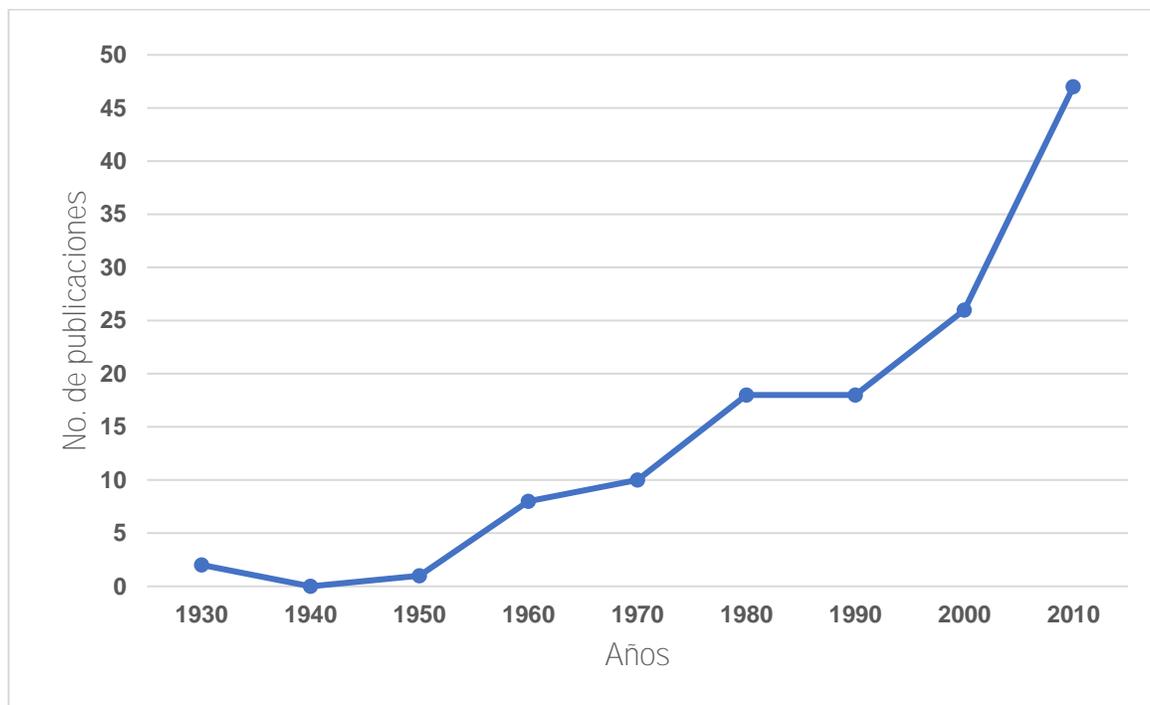


Figura 1 Número de publicaciones por año

Por otro lado, en cuanto a los organismos los trabajos se distribuyeron, en los siguientes Fila: Arthropoda (29%), Chordata (64%) y Mollusca (7%) (Fig. 2).

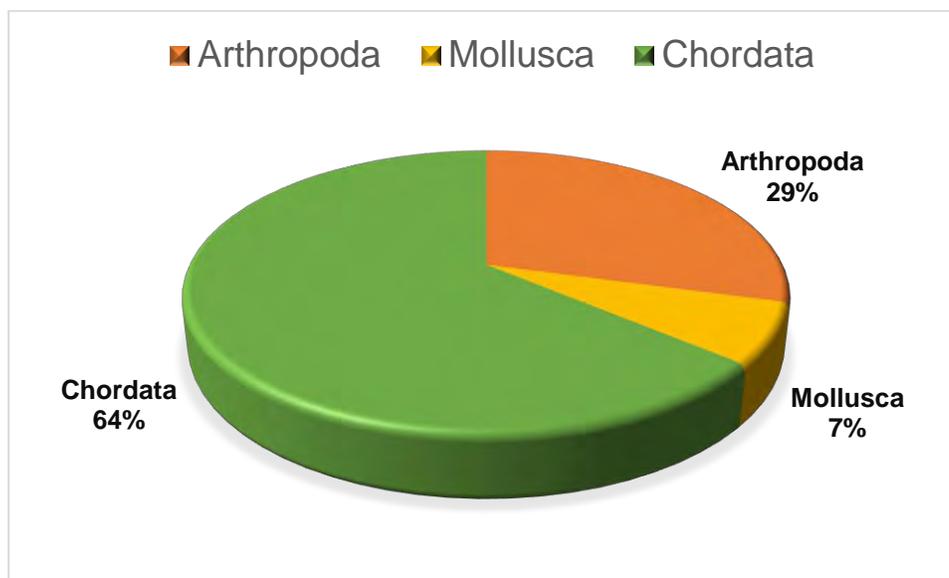


Figura 2 Distribución de fósiles en las publicaciones consultadas

Los organismos que constituyeron al grupo de los artrópodos fueron los siguientes: trilobites (32%), insectos (24%), ostrácodos (21%), malacostraca (13%), quelicerados (5%) braquiópodos y crustáceos (5%) (Fig.3).

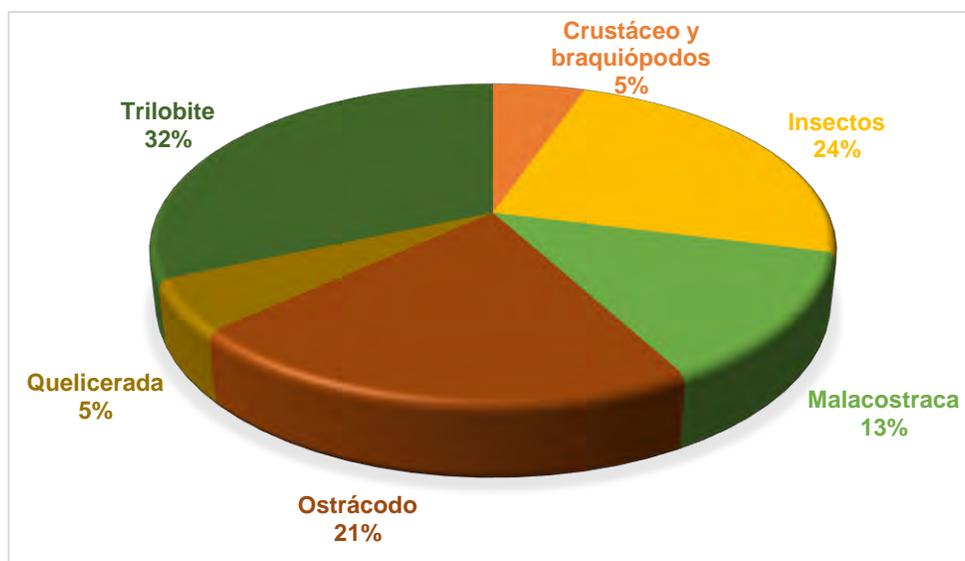


Figura 3 Distribución de artrópodos

Para moluscos, el total de trabajos correspondieron a cefalópodos (100%). En cordados, los mamíferos (49%), saurópsidos (30%), aves (10%), actinopterigios (6%), reptiles (2%) y anfibios (1%) (Fig. 4).

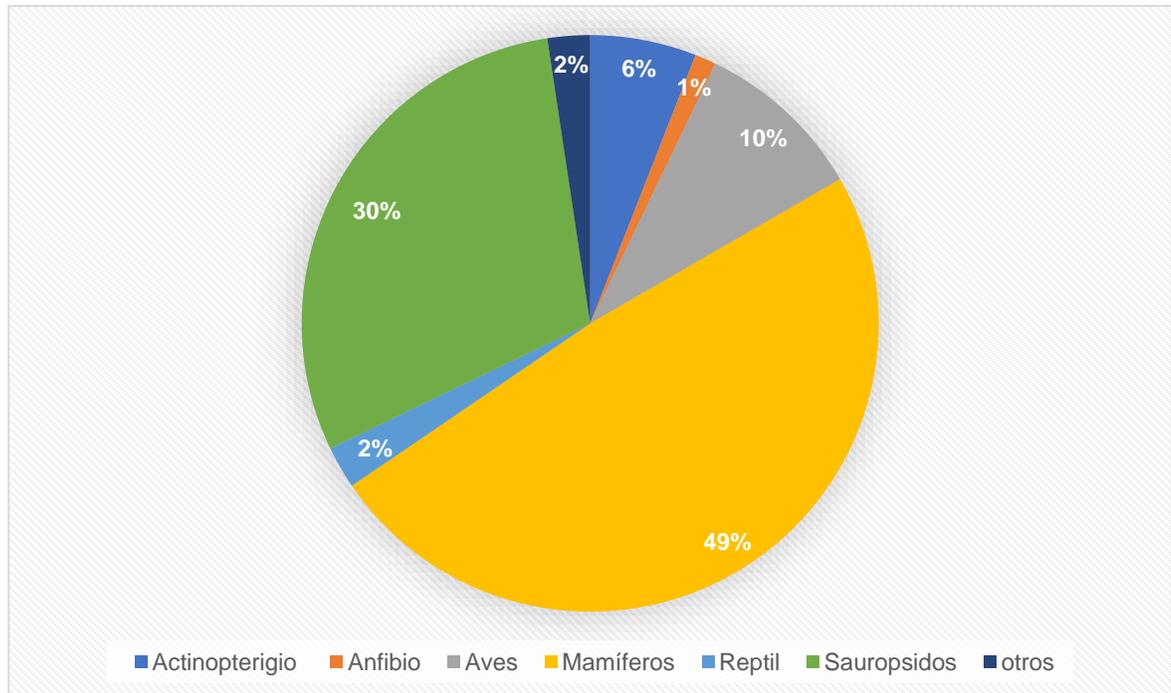


Figura 4 Distribución del grupo Chordata

Con relación a la ubicación temporal, los fósiles en los que se determinó el dimorfismo se ubicaron en la Era Cenozoica (54.4%), Mesozoico (51.3%) y Paleozoico (24.1%) (Fig. 5).

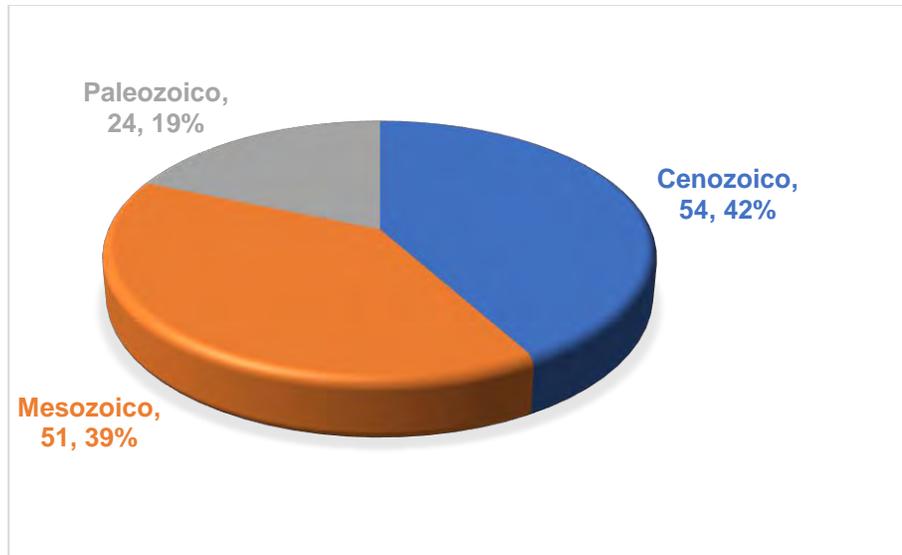


Figura 5 Distribución temporal del registro fósil

En conjunción de los grupos por tiempo geológico la era Mesozoica presentó a los tres phylum: Arthropoda, Mollusca y Chordata (Fig. 6).

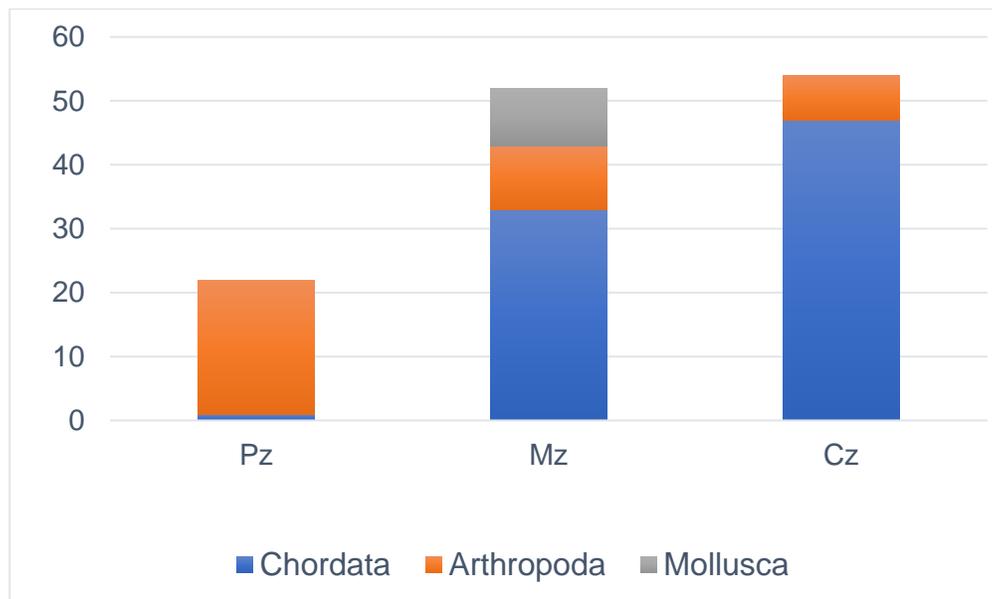


Figura 6 Distribución de los grupos en las diferentes Eras geológicas

4.1.2 Dimorfismo sexual en el registro fósil

Los artículos encontrados exhibieron que las variantes de dimorfismo sexual (DST, DSFC, DSI, DSA y DSC) estuvieron asociadas al registro fósil de los Fila: Arthropoda, Mollusca y Chordata, considerando la clasificación del dimorfismo sexual planteada por Fairbairn, (2016). El dimorfismo sexual que mayormente estuvo representado en las distintas publicaciones fue el DST (44%), seguido de este el DSFC (26%), luego DSI (16%), DSA (12%) y finalmente el DSC el cual fue el menos representado (2%) (Fig. 7).

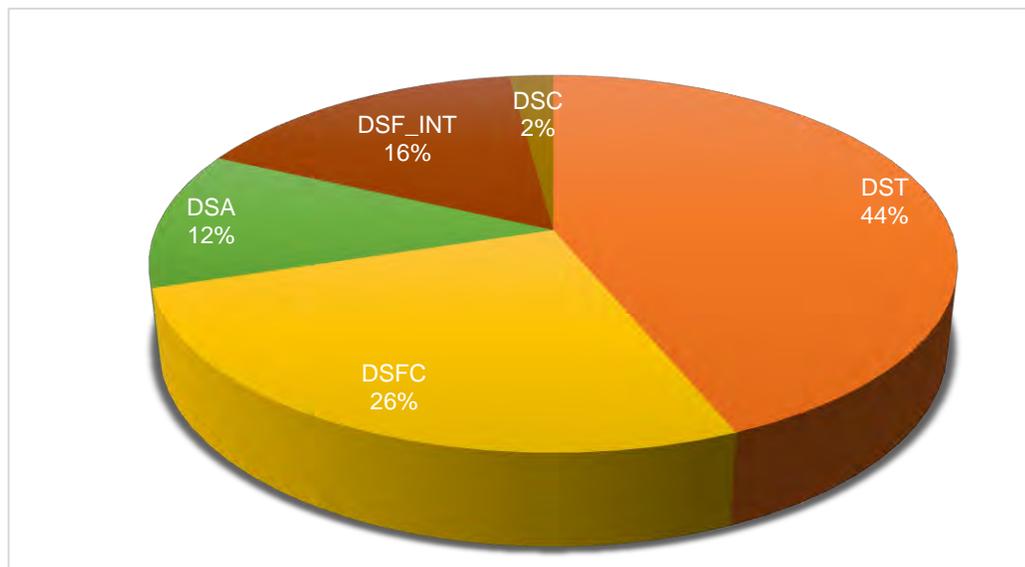


Figura 7 Distribución de los diferentes dimorfismos sexuales observados en el registro fósil.

Los artrópodos debido a que fue el Filo en el que se presentaron todos los tipos de dimorfismo sexual (Fig. 8).

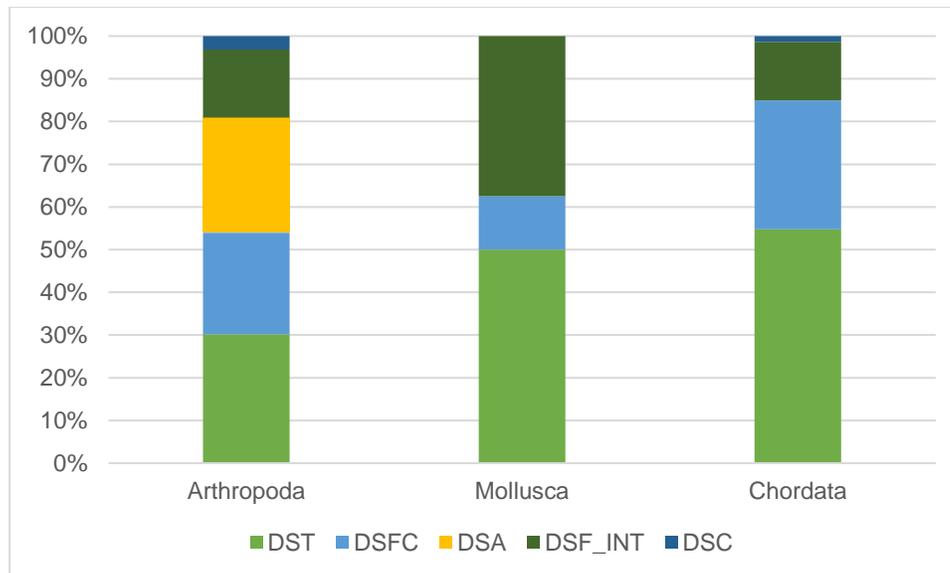


Figura 8 Distribución de los diferentes tipos de dimorfismo sexual por grupos de organismos.

4.2 Discusión

4.2.1 Tendencias en la producción de artículos sobre dimorfismo sexual y registro fósil.

A partir de los resultados se observó que la publicación de trabajos en los que se aborda el dimorfismo sexual en fósiles se ha incrementado en tiempos recientes (Fig. 1). Esta tendencia se podría explicar debido a que las estrategias de muestreo de los paleontólogos han mejorado con el tiempo, como consecuencia, los nuevos fósiles que se han encontrado reducen los huecos en información producto de la naturaleza del registro fósil, el cual es sesgado e incompleto (Benton & Storrs, 1994). Esta revisión arrojó que el mayor número de trabajos está orientado a fósiles que pertenecen a Eras más recientes, como la Cenozoica y Mesozoica. Esto puede ser porque registro fósil no sólo es incompleto, sino que su distribución no es aleatoria con respecto al tiempo, ya que las rocas más antiguas han estado

expuestas a períodos prolongados de destrucción, por lo que la probabilidad de que se conserven fósiles en buenas condiciones correspondientes a tiempos más antiguos es mucho más baja. Además, muchas especies pueden no fosilizarse debido a que no tienen partes duras o bien el medio en el que habitaban no presentaba las condiciones para que ocurriera la fosilización (Benton y Storrs, 1994). Aún así, existen fósiles que hacen evidente que las diferencias entre los sexos se presentan desde el Paleozoico. Esto puede ser porque las diferencias entre los sexos están relacionadas a una serie de atributos, algunos de los cuales pueden ser fosilizados (Boucot & Poinar, 2010).

Se debe señalar que, la mayoría de los trabajos, son descriptivos. Sin embargo, se encontraron publicaciones en las que se estiman tasas de divergencia entre los sexos (Cullen, *et al.* 2014) y estimaciones indirectas de selección natural y sexual (Yamaguchi, *et al.* 2017) así como sus implicaciones en la evolución del dimorfismo sexual.

4.2.2 Dimorfismo sexual en fósiles

4.2.2.1 Artrópodos y Moluscos

Los artrópodos y moluscos son invertebrados. El origen de los invertebrados se plantea ocurrió hace 540 millones de años, en un evento que se denominó explosión del Cámbrico por lo que los fósiles más antiguos tanto de artrópodos y moluscos se remontan a ese momento histórico. Algunos de estos fósiles pertenecientes a este tiempo geológico son importantes porque son considerados como miembros base de los Fila Arthropoda, Mollusca y Chordata. El registro fósil de invertebrados conserva estructuras articuladas de diferentes tipos, así como estructuras duras de protección, como se mencionó anteriormente.

En el caso de los artrópodos, los trilobites y los ostrácodos tienen mayor representación fósil debido a la presencia de exoesqueletos mineralizados. A diferencia de ellos, los insectos, ácaros, camarones y arañas no cuentan con un registro fósil vasto (aún cuando son grupos dominantes en la actualidad) porque su exoesqueleto está constituido de quitina la cual puede ser conservada en ámbar o circunstancias excepcionales de fosilización

(Prothero, 2013). Esto causa que la observación de fósiles que exhiben dimorfismo sexual en el Phylum Arthropoda esté sesgada a trilobites y a ostrácodos, aunque, hay algunos fósiles de otros grupos.

Los trilobites, si bien son un linaje extinto (540-251 millones de años), el dimorfismo que se observó está relacionado al tamaño corporal, apéndices e integumento. Al estar dentro de los artrópodos se presume se reproducían de forma similar a los representantes actuales del Phylum (Prothero, 2013). En los fósiles de trilobites, los machos muestran bulbos cefálicos medios y en algunos casos la presencia de espinas, mientras que, en las hembras hay bulbos prelabelares y las bolsas para las crías. Se puede pensar que estos caracteres morfológicos estuvieron vinculados a diferencias funcionales entre los sexos o bien haber evolucionado por selección sexual. La variación del tamaño en los fósiles puede sugerir dimorfismo sexual en tamaño, no obstante, esta evidencia no es concluyente debido a que los trilobites no cuentan con representantes actuales con los cuales comparar sus potenciales patrones de desarrollo (Błazejowski, *et al.* 2016).

Por otro lado, en ostrácodos se ha documentado dimorfismo sexual en fósiles que pertenecen al Ordovícico. Los ostrácodos tienen tres estructuras corporales propensas a dimorfismo sexual: los apéndices; por ejemplo, en machos las extremidades son largas y los apéndices quintos muestran un fuerte dimorfismo sexual ya que los utilizan para asirse de las hembras (Prothero, 2013); superficies ornamentadas: en algunas hembras son mayores que en machos y el tamaño y forma de los caparazones. En el caso de las hembras el caparazón es de mayor tamaño y en su parte posterior existe una cámara para crías (Forelm, *et al.* 2015). Es posible reconocer el dimorfismo sexual en fósiles de malacostracos cuando la antena se preserva. En machos de leptostáceos (*Nebalia* y *Sarsinebalia*) el flagelo de la antena exhibe una proyección extrema y en algunos casos es tan largo como el cuerpo. Los machos de *Nebalia* presentan un flagelo antenal con flagelómeros. Por otro lado, ejemplares de *Nebaliopsis typica* exhiben una antena copuladora recurvada posteroventralmente (Jones, *et al.* 2015).

Otro registro son las impresiones de escorpiones del Pérmico; este fósil pertenece a los bosques petrificados de Chemnitz, en Alemania. En este caso se encontraron los fósiles de dos escorpiones que presentaron un tamaño similar con diferencias sutiles entre el holotipo

y el paratipo, ya que éste último cuenta con peines más grandes y delgados que el holotipo. En escorpiones actuales estas placas pectinales tienen una función mecanorreceptora y son específicas para cada especie. Además, el número de dientes pectinales es una evidencia de dimorfismo sexual. Los machos tienen un mayor número de dientes y son marcadamente más largos que los de las hembras (un tamaño largo en los dientes pectinales en los machos les permite tener un alto número de sensilas con mucho mayor campo olfatorio), por lo que el paratipo correspondería a un macho y el holotipo a una hembra) (Dunlop, *et al.* 2016).

Las hembras de distintos grupos actuales de arácnidos evidencian un “gigantismo extremo”, sin embargo, existe evidencia fósil de que esto no siempre fue así. Por ejemplo, el fósil de un macho de una especie de araña emparentada con el género *Nephila*, muestra que el macho tenía las mismas dimensiones que la hembra, se puede suponer que en algún momento de la historia del grupo la selección sexual pudo haber favorecido una tendencia a la reducción del tamaño corporal en los machos (Blankenhorn, 2000; Moya-Laraño, *et al.* 2009).

En el caso de los insectos se encontró dimorfismo en fósiles de nuevas especies que son troncales en Orthoptera. En *Protomiamia yangi* (Pensilvanico temprano) fue posible identificar tanto machos como hembras basándose en una terminalia distintiva en uno y un patrón de coloración en alas distintivo en el otro. Adicionalmente los machos son dos tercios más pequeños que las hembras (Du, *et al.* 2016). En el caso de los dípteros hay fósiles en los que los machos de la especie *Strashila daohugouensis* de mediados del Jurásico muestran apéndices modificados similares a los de algunas especies de coleópteros actuales que se pudieron emplear en el combate con otros machos por el acceso a las hembras, o bien para sujetar a estas durante el apareamiento (Huang, *et al.* 2013). El hecho de que existan diferencias en tamaño en varios de estos grupos puede sugerir que la selección sobre la fecundidad en hembras ocasionó la divergencia en el tamaño corporal entre hembras y machos (Rasnitsyn, *et al.* 2006; Yue, *et al.* 2012; Zheng, *et al.* 2017). Asimismo, hay atributos en fósiles de trilobites que sugieren la evolución de ornamentos similares a los que presentan los machos de grupos de artrópodos actuales (Emlen, 2008).

Así, en el caso de distintos grupos de crustáceos no se reportan diferencias en el tamaño corporal de hembras y machos, aunque las quelas de los machos en varios casos ya

tienden a ser más grandes que las de las hembras (Hopkins & Feldmann, 1997; Feldmann & Schweitzer, 2007; Hyžný & Schlogl, 2011; Stigall, *et al.* 2014; Forelm, *et al.* 2015; Jones, *et al.* 2015). En la actualidad las hembras de un gran número de crustáceos tienden a ser más grandes que los machos, aunque los machos tienen quelas más grandes que las hembras y con frecuencia las emplean en despliegues y/o enfrentamientos con sus rivales cuando compiten por el acceso a las hembras (Fairbairn, 2013).

Estas disimilitudes entre los grupos ancestrales y los actuales podrían sugerir que la selección sobre la fecundidad femenina no generaba aún la divergencia en tamaño entre hembras y machos de los crustáceos ancestrales, aunque la selección sexual ya habría ocasionado la divergencia en las estructuras asociadas a la competencia entre machos. En este sentido en el Mesozoico hubo escarabajos machos más grandes que las hembras, el macho del género *Ferganolyda* tenía una cabeza enorme y la flagela antenal se encontraba modificada en una estructura delgada, larga, elástica y enroscada (Rasnitsyn, *et al.* 2006).

En moluscos, el registro fósil más común de este grupo es el de los amonoideos, se caracterizan por tener una variación intraespecífica en la forma de la concha, ornamentación, tamaño y en la forma de la línea de sutura (De Baets *et al.* 2015). El dimorfismo puede observarse en diferencias en tamaño, proporción de la concha, en el desarrollo diferencial de la rostra

4.2.3 Cordados (vertebrados).

El registro fósil de vertebrados por varios motivos es más informativo sobre los patrones de adquisición de caracteres a lo largo de los linajes culminando en taxas superiores que el de invertebrados. Este hecho radica en que los esqueletos están constituidos de minerales de calcio y fosfato y las características de las estructuras blandas son posibles de inferirse a partir del establecimiento de homologías (Kemp, 2016).

4.2.3.1 Peces

En Neopterigios, un grupo de peces que tuvo una rápida radiación después de la extinción del Pérmico, dentro de este grupo están los fósiles de peces del género *Peltopleurus* está representado por peces que no miden más de 60 mm, son conocidos desde el Triásico. Se ha

observado un dimorfismo morfológico, en especial en la estructura del cráneo y la espina anal, estas diferencias pueden sugerir dimorfismo sexual (Bürgin, 1990). En diversas especies de *Peltopleurus*, los machos al parecer se caracterizan por tener estas modificaciones en la aleta anal y en la parte craneal, en fósiles de la especie *Peltopleurus nuptialis* aparentemente los machos tienen una aleta anal modificada y los tubérculos grandes en el rostro y huesos nasales. Por el contrario, las hembras tienen tubérculos pequeños sólo en el área nasal, con la superficie del rostro lisa y una aleta anal modificada (Lombardo, 1999).

4.2.3.2 Dinosaurios

Los dinosaurios son un grupo llamativo ya que en ellos determinar dimorfismo sexual no es sencillo ya que no todas las especies que existieron cuentan con representantes actuales, sin embargo, se han realizado estudios en los que los datos morfométricos sugieren que las hembras eran mucho más grandes y robustas por ejemplo las hembras de raptores, además, en grupos de Hadrosaurus, Ceratopsianos, Ceratosaurus y Paquicefalosaurus se observó que contaban con estructuras elaboradas en la cabeza como: cuernos, espinas, escudos y crestas las cuales se piensa pudieron ser armas o bien atributos de exhibición como los que actualmente se encuentran en muchos ungulados y que se emplean en el enfrentamiento por el acceso a las hembras (Horner, J.R., 2000). También, se han utilizado las estructuras femorales para determinar el dimorfismo sexual, por ejemplo, en *Coelophysis rhodesiensis* los morfos robustos se proponen que pertenecen a las hembras. También en el *T. rex* los morfos robustos pertenecen a las hembras. Adicionalmente se ha descubierto que en la médula del hueso femoral es robusta, en aves esta condición se ha observado durante el ciclo reproductivo ya que actúa como un reservorio de calcio para favorecer la formación de los cascarrones de los huevos (Barden, H.E. 2011).

4.2.3.3 Aves

Su origen se remonta al Jurásico Tardío. Actualmente se han registrado más de 9,900 especies de aves en el mundo (Chatterjee, 2015). Estas especies se encuentran distribuidas en dos superórdenes: Palaeognathae (mandíbulas viejas) y Neognathae (mandíbulas nuevas). Este último contiene a dos infraórdenes: Galloanserae y Neoaves. En total, el grupo de las aves reúne hasta 200 familias (Steffoff, 2007).

Las aves son uno de los grupos con mayor dimorfismo sexual (incluso puede ser extremo). Este se puede manifestar por diferencias en pigmentos, la coloración de índole estructural, el tipo de plumaje o el tamaño del cuerpo (Jamieson, 2007). Además, el peso y el dedo medio tienen un desarrollo hiperalométrico respecto a la longitud alar, mientras que en las hembras se comporta de manera alométrica (Alonso et al., 2009). El ave con mayor dimorfismo sexual es *Otis tarda*. Los machos son 2.48 veces más pesados que las hembras y sus medidas lineales son 18-30% mayores que las de las hembras. En algunos casos el dimorfismo sexual extremo llevó a considerar a hembras y machos como especies distintas, cuando las diferencias únicamente estaban asociadas al sexo de los organismos, y que pudieron originarse por los sistemas de apareamiento y hábitos parentales (Owens & Hartley, 1998).

En aves fósiles las mediciones realizadas en la investigación del dimorfismo sexual dependen mucho de las estructuras que se conservan: normalmente se utiliza longitud del fémur y del tibio-tarso (Cohen & Serjeantson, 1996). En estos huesos, al igual que el húmero, la tibia, fibula y metatarsos, se ha visto que presentan dos tamaños distintos, y no una serie continua de formas que cambian gradualmente, por lo que se les ha atribuido la utilidad para el estudio de dimorfismo sexual (Muséum d'histoire naturelle de Genève, 2007).

En fósiles de *Dinornis* (Moa), las hembras presentan un dimorfismo sexual extremo inverso, esto quiere decir que las hembras son un 150% más grandes y un 280% más pesadas que los machos más grandes. También, en los huevos de estas aves extintas se ha encontrado ADN de machos, lo que indica que los machos los incubaban (Bunce, et al., 2003). Actualmente, estas dos características, el dimorfismo sexual inverso y la incubación de los huevos por parte de los machos, se observa en ratites como el kiwi en donde las hembras producen huevos grandes los cuales son incubados exclusivamente por los machos (Taborsky

y Taborsky, 1999). Al igual que los kiwis, los emu, casuarios, y rhea; los dinornis pertenecen a los paleoagnatos, el cual es un grupo basal en la filogenia de las aves. Esto permite sugerir que la condición ancestral del cuidado parental desempeñado exclusivamente por el macho pudo ser la condición original en el grupo de las aves actuales (Prum, R. O., 2008). Adicionalmente, el dimorfismo sexual inverso observado entre los machos y hembras de los *Dinornis* plantean que la regla de Rensch no se cumple para los paleoagnatos, esto permite ampliar el conocimiento en la evolución de los patrones del tamaño corporal de machos y hembras de los moa y otras especies del grupo (Olson & Turvey, 2013).

4.2.3.4 Mamíferos

Hay diferentes grupos que pertenecen a los mamíferos de los cuales se conserva registro fósil. Un ejemplo, son los Perisodáctilos, los cuales aparecieron en la transición del Paleoceno-Eoceno, en la especie *Pachynolophus eulaliensis* se observaron dos mandíbulas de las cuales se asumió que no existieron dos morfotipos los cuales posiblemente pertenecían a machos y hembras. Ambas mandíbulas no presentaban dimorfismo en tamaño (Bronnert *et al.* 2017).

El caballo ancestral *Hyracotherium* del Eoceno temprano presenta dimorfismo en el canino y tamaño corporal. Los cráneos y caninos grandes están vinculado a machos y los pequeños a hembras (Gingerich, P.D. 1981). En el género *Equus*, en fósiles del Pleistoceno se ha observado que existen algunas diferencias en tamaño entre machos y hembras. En promedio los machos son ligeramente más grandes, sin embargo, en ambos sexos se observa un gran solapamiento en el tamaño. Además, no existe diferencias en la forma, un ejemplo es la robustez donde los machos y hembras no difieren. La mayoría de estos ensambles del Pleistoceno no son diferentes de los caballos actuales por lo que la variación a través del Pleistoceno Medio es similar en grado que en los caballos criados (Van Asperen, 2010).

Los rinocenrontes del Mioceno tardío (*Chilotherium wimani*) el dimorfismo sexual se define a partir del hueso mandíbular posiblemente está relacionado al tamaño de los colmillos, un tamaño grande colmillo requiere de una mandíbula grande, también su masa corporal es mayor. Por el contrario, los colmillos de las hembras son pequeños y su tamaño

corporal es menor. En rinocerontes actuales, las diferencias entre machos y hembras es variable, en *Rhinoceros sondaicus* y *Dicerorhinus sumatrensis* hay dimorfismo en los incisivos más que en la masa corporal o tamaño del cuerno por otro *Diceros bicornis* es monomórfico. Otro caso es *Rhinoceros unicornis* el cual es dimórfico en el tamaño del incisivo, masa corporal y musculatura del cuello, el macho puede ser 1000 kg más pesado que la hembra. Se ha propuesto que el grado del dimorfismo sexual está cercanamente relacionado a la variación geográfica (Chen *et al.* 2010).

Los pinnípedos son un grupo de mamíferos poligínicos con un dimorfismo sexual en tamaño sesgado hacia los machos. No obstante, el nivel de diferencias en tamaño señala una gran variación interespecífica, y se planteaba una tendencia evolutiva hacia el incremento en las diferencias corporales entre los sexos. Cullen y colaboradores (2014) realizaron un trabajo comparativo considerando representantes actuales y fósiles del grupo. Sus resultados apoyan la hipótesis de la tendencia evolutiva en el incremento en el dimorfismo sexual ya que los representantes fósiles exponen un nivel de dimorfismo sexual acorde a su posición y edad dentro de la filogenia de los pinnípedos.

En el caso de los homínidos, los primates presentan las formas más extremas de dimorfismo sexual, en Europa, Africa y Asia las hembras son cerca de un 70% el tamaño de los machos y los caninos son menos prominentes. En el caso de los seres humanos el dimorfismo sexual puede ser mínimo, se pueden llegar a apreciar ligeras variaciones en cuanto al tamaño y en el caso de las hembras la pelvis tienen una apertura mayor que la de los machos (Prothero, 2013).

4.2.4 Cambios históricos en la magnitud del dimorfismo sexual

Dependiendo del origen y antigüedad de los linajes, los ancestros pudieron mostrar poco o ningún dimorfismo sexual, o en un caso extremo mostrar una dirección opuesta en los representantes actuales. En diversos casos se encontraron evidencias de diferencias relativas en el dimorfismo sexual de linajes fósiles que tienen representantes en la actualidad.

Al menos en un caso la evidencia fósil evidenció que los supuestos que se habían considerado en la reconstrucción de la evolución de los atributos bajo selección sexual han sido erróneos. Las moscas de ojos pedunculados (Díptera: Diopsidae) han sido un modelo para estudiar la evolución de los ornamentos bajo selección sexual. En estas moscas hay una gran variación intra e interespecífica en la distancia interocular, en todas las especies estudiadas las hembras prefieren aparearse con machos con la mayor distancia interocular (Chapman, *et al.* 2005). A partir de reconstrucciones filogenéticas se había planteado que los machos del ancestro no tendrían ojos pedunculados o que la distancia entre los ojos fuera mínima (Baker, *et al.* 2001). No obstante, un fósil de un macho del Mesozoico (Era en la que se estimó la raíz de la filogenia del grupo), señaló que la evolución de los ojos pedunculados puede ser mucho más antigua de lo que se había supuesto (Kotrba, 2004). También, es posible que los ojos pedunculados evolucionaran múltiples ocasiones durante la historia del grupo. En contraposición con este hallazgo, en otro caso la evidencia fósil ha corroborado los supuestos sobre las tendencias en la evolución del dimorfismo sexual.

La dirección y magnitud de la selección natural y de la selección sexual determinan el grado de las diferencias entre los sexos por lo que las presiones selectivas que operan sobre hembras y machos ocasionan la evolución del dimorfismo en forma y tamaño entre los sexos (Fairbairn, *et al.* 2007). En muchos casos por selección sexual se favorece la evolución de machos grandes altamente competitivos que pueden monopolizar a un gran número de hembras, sin embargo, en otros casos, la misma selección sexual favorece la evolución de machos pequeños que pueden alcanzar un gran éxito de apareamiento debido a una gran movilidad y capacidad para localizar y copular con múltiples hembras (Thornhill & Alcock, 1983; Andersson, 1994, Blanckenhorn, 2000). No obstante, la divergencia en tamaño y forma también está mediada por la intensidad de la selección sobre las hembras (Cueva del Castillo & Núñez-Farfán, 2008; Cueva del Castillo & Fairbairn, 2012; Jiménez-Arcos, *et al.* 2017). Si ha habido una intensa presión de selección sobre la fecundidad, la divergencia evolutiva entre hembras y machos puede disminuirse si los machos del linaje eran más grandes que las hembras o incluso a incrementar desproporcionadamente el sesgo en el dimorfismo corporal hacia las hembras, como se presenta en los arácnidos (Blanckenhorn, 2000; Moya-Laraño, *et al.* 2002; Moya-Laraño, *et al.* 2009).

Una gran mayoría de los artículos encontrados son únicamente descriptivos. Sin embargo, en los últimos años se han desarrollado trabajos en los que se une la evidencia fósil, las reconstrucciones filogenéticas (Cullen, *et al.* 2014) e inferencias poblacionales (Yamaguchi, *et al.* 2017) para analizar las presiones selectivas y las tendencias evolutivas en el dimorfismo sexual. La incorporación de investigaciones paleontológicas a los estudios comparativos y los experimentales permitirá comprender de manera integral la evolución de las diferencias entre los sexos, por lo que es de esperarse que en el futuro las publicaciones sobre la evolución del dimorfismo sexual incorporen la evidencia paleontológica con una mayor frecuencia. El dimorfismo por selección sexual surge cuando existe competencia entre dos individuos del mismo sexo (machos generalmente) por el acceso y la elección del sexo opuesto (hembras). Los cambios evolutivos en el tamaño corporal de los organismos son promovidos por la selección sexual, en los machos se favorece un tamaño óptimo que incrementa el éxito de apareamiento. En especies poligínicas se puede favorecer la evolución de un gran tamaño, que incremente las ventajas en el enfrentamiento con machos rivales, pero también, la evolución de machos pequeños, con una gran movilidad y capacidad de evadir a sus rivales para encontrar hembras (Serrano-Meneses *et al.* 2008).

CAPÍTULO 5

5.1 Conclusiones

El registro fósil documenta la historia de la vida en la Tierra. Es importante que no se le conceptualice como una mera colección de formas biológicas debido a que es la evidencia tangible de que la evolución ocurre. Su importancia radica en el hecho de que provee el marco para entender las características que los organismos extintos tuvieron, así como las relaciones filogenéticas existentes con algunos descendientes. Esto permite establecer comparaciones entre el registro fósiles y organismos actuales.

Por este motivo es adecuado pensar que se puede utilizar para determinar el dimorfismo sexual en organismos extintos, establecer los patrones que siguen en linajes actuales .

5.2 Recomendaciones

La revisión de la literatura permitió determinar que, gracias a la recopilación de artículos primariamente descriptivos, actualmente es posible el realizar estudios integrativos dentro del marco de la teoría evolutiva, por lo que se recomienda establecer patrones macroevolutivos integrando análisis filogenéticos y la información ya publicada sobre dimorfismo sexual en grupos fósiles y los niveles de dimorfismo sexual en grupos actuales.

LITERATURA CITADA

- Abouheif, E & Fairbairn, D. J. 1997. A Comparative Analysis of Allometry for Sexual Size Dimorphism: Assessing Rensch's Rule. *The American Naturalist* 149: 540-562. doi.org/10.1086/286004
- Andersson, M. B. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press. Princeton NJ.
- Baker, R. H., Wilkinson, G. S. & De Salle, R. 2001. Phylogenetic Utility of Different Types of Molecular Data Used to Infer Evolutionary Relationships among Stalk-Eyed Flies (Diopsidae), *Systematic Biology* 50: 87–105. <https://doi.org/10.1080/10635150118679>
- Barden, H. E. & Maidment, S.C. R. 2011. Evidence for sexual dimorphism in the stegosaurian dinosaur *Kentrosaurus aethiopicus* from the Upper Jurassic of Tanzania, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31:3, 641-651 DOI: 10.1080/02724634.2011.557112
- Benton, M. J., & Storrs, G. W. 1994. Testing the quality of the fossil record: Paleontological knowledge is improving. *Geology* 22: 111–114. doi: 10.1130/0091-7613(1994)022<0111:TTQOTF>2.3.CO;2
- Blanckenhorn, W.U. 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small? *The quarterly review of biology* 75: 385-407.
- Blanckenhorn, W.U. 2007. Case studies of the differential-equilibrium hypothesis of sexual size dimorphism in two dung fly species. En: *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism* (DJ Fairbairn, W.U. Blanckenhorn, T Szekely Eds.). Pp: 106-114. Oxford University Press, Oxford.
- Blanckenhorn, W.U., Rudolf Meier, R., Teder, T. 2007. Rensch's rule in insects: patterns among and within species. En: *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual*

- size dimorphism (DJ Fairbairn, W.U. Blanckenhorn, T Szekely Eds.). Pp: 60-70. Oxford University Press, Oxford.
- Bleiweiss, R. 1997. Covariation of sexual dichromatism and plumage colors in lekking and non-lekking birds: A comparative analysis. *Evolutionary Ecology* 11:217. <https://doi.org/10.1023/A:1018456017643>
- Boucot, A. J. & Poinar, G. O. 2010. *Fossil Behavior Compendium*. Taylor & Francis. Boca Raton, FL.
- Bronnert, C., Gheerbrant E., Godinot M. & Métais G. 2017. A primitive perissodactyl (Mammalia) from the early Eocene of Le Quesnoy (MP7, France), *Historical Biology*, DOI: 10.1080/08912963.2017.1341502
- Bunce, M., Worthy, T.H., Ford, T., Hoppitt, W., Willerslev, E., Drummond, A. & Cooper, A., 2003. Extreme reversed sexual size dimorphism in the extinct New Zealand moa *Dinornis*. *Nature* 425: 172–175. Burley, N. & Coopersmith, C. B. 1987. Bill Color Preferences of Zebra Finches. *Ethology* 76: 133–151. doi:10.1111/j.1439-0310.1987.tb00679.x
- Butler, M. A. & Losos, J. B. 2002. Multivariate sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in greater antillean *Anolis* lizards. *Ecological Monographs*, 72: 541–559. doi:10.1890/0012-9615(2002)072[0541: MSDSSA]2.0.CO;2
- Butler, M. A., Sawyer, S. A. & Losos, J. B. 2007. Sexual dimorphism and adaptive radiation in *Anolis* lizards. *Nature* 447, pages 202–205. doi:10.1038/nature05774
- Chapman, T., Pomiankowski, A. & Fowler, K. 2005. Quick Guide, Stalk-eyed flies. *Current Biology* 15: R533-R535.
- Chen, S., Deng, T., Hou, S., Shi, Q. & Pang, L. 2010. Sexual dimorphism in perissodactyl rhinocerotid *Chilotherium wimani* from the late Miocene of the Linxia Basin (Gansu, China). *Acta Palaeontologica Polonica* 55 (4): 587–597.
- Colwell, R. K. 2000. Rensch's Rule Crosses the Line: Convergent Allometry of Sexual Size Dimorphism in Hummingbirds and Flower Mites. *The American Naturalist* 156: 495-

- Cox, R.M., Butler, M.A. and John-Alder, H. B. 2007. The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. En: Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism (DJ Fairbairn, W.U. Blanckenhorn, T Szekely Eds.). Pp: 38-49. Oxford University Press, Oxford.
- Cueva del Castillo, R. 2015. Body size, fecundity and sexual size dimorphism on the neotropical cricket *Macroanaxipha macilenta* (De Saussae). *Neotrop. Entomol.* 44:116-122 DOI:10.1007/s13744-014-0266-1
- Cueva del Castillo, R., & Núñez-Farfán, J. 2008. The evolution of sexual size dimorphism: the interplay between natural and sexual selection. *Journal of Orthoptera Research*, 17(2), 197–200. <https://doi.org/10.1665/1082-6467-17.2.197>
- Cueva del Castillo, R. & Fairbairn, D. 2012. Macro evolutionary patterns on bumblebee body size: Detecting the interplay between natural and sexual selection. *Ecol. and Evol.* 2: 46-57. DOI: 10.1002/ece3.65
- Cullen, T. M., Fraser, D., Rybczynski, N., & Schreder-Adams, C. 2014. Early evolution of sexual dimorphism and polygyny in pinnipedia. *Evolution*, 68(5), 1469–1484. <https://doi.org/10.1111/evo.12360>
- Dale, J., O Dunn, P., Figuerola, J., Lislevand, T., Székely, T. & Whittingham, L. A. 2007. Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. *Proceedings of The Royal Society of London B.* 274: 2971-2979. doi: 10.1098/rspb.2007.1043.
- Darwin, Ch. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life.* John Murray. London.
- Darwin, Ch. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex.* 7th thousand. London: John Murray.
- De Baets K., Bert, D., Hoffman, R., Monnet, C., Yacobucci, M. M. & Klug, C. 2015. Ammonoid Intraspecific Variability. In: Klug C., Korn D., De Baets K., Kruta I., Mapes

- R. (eds) Ammonoid Paleobiology: From anatomy to ecology. Topics in Geobiology, vol 43. Springer, Dordrecht.
- Du, S., O. Béthoux, J.-J. Gu & Ren, D. 2016. *Protomiamia yangi* gen. et sp. nov. (Early Pennsylvanian; Xiaheyan, China), a sexually dimorphic Palaeozoic stem –Orthoptera. *Journal of Systematic Palaeontology*, DOI:10.1080/14772019.2016.1154899
- Dunlop, J.A., Legg, D.A., Selden, P.A., Fet, V., Schneider, J.W. & Rößler, R. 2016. Permian scorpions from the Petrified Forest of Chemnitz, Germany. *BMC Evolutionary Biology*. 16:72. DOI 10.1186/s12862-016-0634-z
- Emlen, D.J. 2008. The Evolution of Animal Weapons. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 39: 387–413.
- Emlen, D.J. 2014. *Animal weapons: the evolution of battle*. Henry Holt and Company. NY.
- Fairbairn, D. J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 659-687
- Fairbairn, D. J. 2013. *Odd couples: extraordinary differences between the sexes in the animal kingdom*. Princeton University Press. Princeton.
- Fairbairn, D.J., W.U. Blanckenhorn, W. & Székely, T. 2007. *Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. Oxford University Press. Oxford.
- Feldmann, R. M. & Schweitzer, C. E. 2007. Sexual dimorphism in extinct and extant raninidae (Decapoda: Brachyura). *Annals of Carnegie Museum*, 76:39-52.
- Figuerola, J. 1999. A comparative study on the evolution of reversed size dimorphism in monogamous waders, *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 1–18-
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01926.x>
- Foellmer, M. W. & Moya-Laraño, J. 2007. Sexual size dimorphism in spiders: patterns and processes. En: *Sex, size and gender roles: Evolutionary studies of sexual size dimorphism*. (Ed. D.G. Fairbairn, W.U. Blanckenhorn & T. Székely). pp 71-81. Oxford University Press. Oxford.

- Forelm, B., Crasquin, S., Chitnarin, A., Angiolini, I. & Gaetani, M. 2015. precocious sexual dimorphism and the lilliput effect in neo-tethyan ostracoda (crustacea) through the permian–Triassic boundary. *Palaeontology*. 58: 409–454.
- Gingerich, P.D. 1981. Variation, sexual dimorphism, and social structure in the early Eocene horse *Hyracotherium* (Mammalia, Perissodactyla). *Paleobiology*, 7(4), 1981, pp. 443-455.
- Himuro, C. & Fujisaki, K. 2014. Evolutionary causes of male-biased sexual size dimorphism from a female perspective in the seed bug *Togo hemipterus* (Heteroptera: Lygaeidae). *Applied Entomology and Zoology Blanckenhorn* 49: 347-352.
- Hochkirch, A. & Gröning, J. 2008. Sexual size dimorphism in Orthoptera (sens. str.)—a review. *J Orthoptera Res* 17:189–196.
- Honek, A. 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* 66:483–492.
- Hopkins, C.S. & Feldmann, R.M. 1997. Sexual dimorphism in fossil and extant species of *Callianopsis* de Saint Laurent. *Journal of Crustacean Biology*. 17: 236-252.
- Horner, J. R. 2000. Dinosaur reproduction and parenting. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci. Annual Reviews*.28 19-45.
- Huang, D., Nel, A., Ca C., Lin, Q. & Engel, M.E. 2013. Amphibious flies and paedomorphism in the Jurassic period. *Letter Nature*. doi:10.1038/nature11898
- Hyžný, M. & schlögl, J. 2011. An early Miocene deep-water decapod crustacean faunule from the Vienna Basin (Western Carpathians, Slovakia). *Palaeontology*, 54: 323–349. doi:10.1111/j.1475-4983.2011. 01033.x
- Irwin, R. E. 1994. The Evolution of Plumage Dichromatism in the New World Blackbirds: Social Selection on Female Brightness. *The American Naturalist* 194 144: 890-907.
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K. & Mooers, O. A. 2012 The global diversity of birds in space and time. *Nature* 491: 444–448. doi:10.1038/nature11631

- Jiménez-Arcos, V. H., Sanabria-Urbán, S. & Cueva del Castillo, R. 2017. The interplay between natural and sexual selection in the evolution of sexual size dimorphism in *Sceloporus* lizards (Squamata: Phrynosomatidae). *Ecol and Evol.* 7 (3): 905-917. DOI: 10.1002/ece3.2572
- Jones, W.T., Feldmann, R. M. & Mikulic, D.G. 2015. Archaeostracan (Phyllocarida: Archaeostraca) antennulae and antennae: sexual dimorphism in early malacostracans and *Ceratiocaris* McCoy, 1849 as a possible stem eumalacostracan. *Journal of Crustacean Biology.* 35: 191-201.
- Joyce, W. G., Micklich, N., Schaal, S. F. K. & Scheyer, T. M. 2012. Caught in the act: the first record of copulating fossil vertebrates. *Biol. Lett.* 8:846–848.
- Knell, R. J., Naish, D., Tomkins, J. L., & Hone, D. W. E. (2013). Sexual selection in prehistoric animals: Detection and implications. *Trends in Ecology and Evolution.* <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.015>
- Kotrba, M. 2004. Baltic amber fossils reveal early evolution of sexual dimorphism in stalk-eyed flies (Diptera: Diopsidae). *Organisms, Diversity & Evolution* 4: 265–275.
- Kupfer, A. 2007. Sexual size dimorphism in amphibians: An overview. En: Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism (DJ Fairbairn, W.U. Blanckenhorn, T Szekely Eds.). Oxford University Press. Oxford.
- Linderfors, P., Gittleman, J., & Jones, K. 2007. Sexual size dimorphism in mammals. En: Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism (DJ Fairbairn, W.U. Blanckenhorn, T Szekely Eds.). 19–26. Oxford University Press. Oxford.
- Lislevand, T., Figuerola, J. & Székely, T. 2009. Evolution of sexual size dimorphism in grouse and allies (Aves: Phasianidae) in relation to mating competition, fecundity demands and resource division. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 1895–1905. doi:10.1111/j.1420-9101.2009.01802.x
- Lombardo, C. 1999. Sexual dimorphism in a new species of the actinopterigian *Peltopleurus* from Triassic of Northern Italy. *Palaeontology.* 42 (4) pp. 741–760.

- Mallon, J.C. 2017. Recognizing sexual dimorphism in the fossil record: lessons from nonavian dinosaurs. *Paleobiology* 1-13 DOI: 10.1017/pab.2016.51
- Martin, T. E. & Badyaev, A. V. 1996. Sexual dichromatism in birds: importance of nest predation and nest location for females versus males. *Evolution* 50: 2454-2460.
- Martin-Vivaldi, M., & Cabrero, J. (2002). Selección sexual. *Evolución: la base de la Biología*, 235–259. Recuperado a partir de: <http://www.ugr.es/~cvi165/papers/2002-seleccionsexual.pdf>
- Möller, A.P. 1988. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature* 332: 640.
- Möller, A.P. & Erritzøe, J. 1992. Acquisition of breeding coloration depends on badge size in male house sparrows *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31: 271-277. doi.org/10.1007/BF00
- Moya-Laraño, J., Halaj, J., & Wise, D. H. 2002. Climbing to reach females: Romeo should be small. *Evolution* 56: 420-425,
- Moya-Laraño, J., Vinković, D., Allard, C. M. & Foellmer, M. W. 2009. Optimal climbing speed explains the evolution of extreme sexual size dimorphism in spiders. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 954–963. doi:10.1111/j.1420-9101.2009. 01707.x
- Olson, V. A. & Turvey, S. T. 2013. The evolution of sexual dimorphism in New Zealand giant moa (*Dinornis*) and the other ratites. *Proc. R. Soc. B.* 280:20130401.
- Owens, I. P. F. & Hartley, I. R. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proceedings of The Royal Society of London B.* 265: 397-407; doi: 10.1098/rspb.1998.0308.
- Payne, R. 1984. Sexual Selection, Lek and Arena Behavior, and Sexual Size Dimorphism in Birds. *Ornithological Monographs* 33: 1-52. doi:10.2307/40166729
- Pincheira-Donoso, D. and Hunt, J. 2017. Fecundity selection theory: concepts and evidence. *Biological Review*, 92: 341–356. doi:10.1111/brv.12232

- Prothero, D. R. 2013 *Bringing fossils to life: an introduction to paleobiology*. Recuperado a partir de <http://www.jstor.org/stable/10.7312/prot15892>
- [Prum, R. O. 2008. Who's Your Daddy?. Science 32](#)
- Rasnitsyn, A.P., Zhang, H. & Wang, B. 2006. Bizarre fossil insects: web-spinning sawflies of the genus *Ferganolyda* (Vespida, Pamphilioidea) from the middle Jurassic of Daohugou, inner Mongolia, China. *Palaeontology*. 49: 907–916.
- Rensch, B. 1950. Die Abhängigkeit der relative Sexual differenz von der Körpergröße. *Bonner Zoologische Beiträge* 1: 58–69.
- Sahavi, A. 1975. Mate selection—a selection for a handicap. *Journal of theoretical Biology* 53 (1), 205-214
- Serrano-Meneses, M.-A. & Székely, T. 2006. Sexual size dimorphism in seabirds: sexual selection, fecundity selection and differential niche-utilisation. *Oikos*, 113: 385–394. doi:10.1111/j.0030-1299.2006.14246.x
- Serrano-Meneses, M.-A., Córdoba-Aguilar, A., Azpilicueta-Amorín, M., González-Soriano, E. & Székely, T. 2008. Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch's rule in Odonata. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 1259-1273.
- Shine, R. 1988. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *The American Naturalist*, 131(I), 124–131. <https://doi.org/10.2307/2678832>
- Shine, R. 2010. Ecological Causes for the Evolution of Sexual Dimorphism: A Review of the Evidence: Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology*, 64: 419–461. <https://doi.org/10.1086/416458>
- Simpson, G. G. 1951. *Horses, the story of the horse family in the modern world and through sixty million years of history*. Oxford University Press. New York.
- Slatkin, M. 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution*, 38: 622–630.

- Stigall, A. L., Hembree, D. I., Gierlowski-Kordesch, E. H. and Weismiller, H. C. (2014), Evidence for a dioecious mating system in Early Jurassic *Hardapestheria maxwelli* gen. et sp. nov. (Crustacea, Branchiopoda, Spinicaudata) from the Kalkrand Formation of Namibia. *Palaeontology*, 57: 127–140. doi:10.1111/pala.12055
- Székely, T., Freckleton, R. P., & Reynolds, J. D. 2004. Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 12224–12227. <https://doi.org/10.1073/pnas.0404503101>
- Székely, T., Lislevand, T. & Figuerola, J. 2007. Sexual size dimorphism in birds. In: Sex, Size and Gender Roles. En: En: Sex, size and gender roles: Evolutionary studies of sexual size dimorphism. (Ed. D.G. Fairbairn, W.U. Blanckenhorn & T. Székely). pp 27-37. Oxford University Press. Oxford.
- Taborsky, B. & Taborsky, M. 2010. The Mating System and Stability of Pairs inm Kiwi *Apteryx* spp. *Journal of Avian Biology*. 30: 143-151.
- Thornhill, R., and Alcock, J. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*, Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Tomkins, J. L., LeBas, N. R., Witton, M. P., Martill, D. M., & Humphries, S. (2010). Positive Allometry and the Prehistory of Sexual Selection. *The American Naturalist*, 176(2), 141–148. <https://doi.org/10.1086/653001>
- Van Asperen, E. N. 2010. Implications of Age Variation and Sexual Dimorphism in Modern Equids for Middle Pleistocene Equid Taxonomy. *International Journal of Osteoarchaeology*. Published online in Wiley Online Library: (wileyonlinelibrary.com) DOI: 10.1002/oa.1231.
- Yamaguchi, T., Honda, R., Matsui, H. & Nishi, H. 2017. Sexual shape dimorphism and selection pressure on males in fossil ostracodes. *Paleobiology* 43: 407–424. doi: <https://doi.org/10.1017/pab.2016.57>
- Yue, Y., Makranczy, G. & Ren, D. 2012. A mesozoic species of *Anotylus* (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) from Liaoning, China, With the earliest evidence of sexual

dimorphism in rove beetles. Source: *Journal of Paleontology*. 86:508-512.

Zahavi, A. 1975. Mate selection – A selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53: 205–214

Zheng, D., Nel, A., Jarzembowski, E.A., Chang, S. Ch., Zhang, H., Fangyuan Xia, F., Liu, H. & Wang, B. 2017. Extreme adaptations for probable visual courtship behavior in a Cretaceous dancing damselfly. *Scientific Reports* 7:44932 doi:10.1038/srep44932

ANEXO

Literatura en la que se marca dimorfismo sexual utilizando el registro fósil.

- 1 Averianov, A. O. 1996. Sexual dimorphism in the mammoth skull, teeth, and long bones. In: Shoshani J, Tassy P, eds. *The Proboscidea: evolution and palaeoecology of elephants and their relatives*. Oxford: Oxford University Press, 260–267.
- 2 Alberdi, M., Ortiz-Jaureguizar, E., & Prado, J. 1998. A quantitative review of European stenoroid horses. *Journal of Paleontology*, 72(2), 371-387. doi:10.1017/S0022336000036350.
- 3 Alexander, C. I. 1932. Sexual dimorphism in fossil Ostracoda: *Am. Midland Naturalist*. 13: 302-311.
- 4 Bkocgh, J. 1937. On certaiiii secondary sexual characters in the coninion dogfish (*S'yliorhinus c. crnirulus*). *Proceedings of the Zoological Royal Society of London B* 107: 2 I7-223.
- 5 Bronnert, C., Gheerbrant, E., Godinot, M.& Métais, G. 2017. A primitive perissodactyl (Mammalia) from the early Eocene of Le Quesnoy (MP7, France). *Historical Biology* 30: 237-250.
- 6 Burgin, T. 1990. Reproduction in Middle Triassic actinopterygians; complex fin structures and evidence of viviparity in fossil fishes. *Zoological Journal Linnean Society* 100:379–391.

- 7 Bardhan, S., Jana, S. K. & Roy, P. 2010. Sexual dimorphism and polymorphism in a Callovian Phlycticeras (Ammonoidea) assemblage of Kutch, India. *Geobios* 43:269–281.
- 8 Baudouin, C., Boselli, P. & Bert, D. 2011. The Oppeliidae of the Acanthicum zone (Upper Kimmeridgian) from Mount Crussol (Ardèche, France): ontogeny, variability and dimorphism of the genera *Taramelliceras* and *Streblites* (Ammonoidea). *Rev Paleobiol* 30:619–684.
- 9 Barden, H.E. and Maidment, S.C.R. 2011. Evidence for sexual dimorphism in the stegosaurian dinosaur *Kentrosaurus aethiopicus* from the Upper Jurassic of Tanzania. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 641–651.
- 10 Bennett, S. C. 1992. Sexual dimorphism of *Pteranodon* and other pterosaurs, with comments on cranial crests. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12: 422–434.
- 11 Berman, D. S., Reisz, R. R. & Eberth, D. A. 1987. *Seymouria sanjuanensis* (Amphibia, Batrachosauria) from the Lower Permian Cutler Formation of north-central New Mexico and the occurrence of sexual dimorphism in that genus questioned. *Can. J. Earth Sci.* 24: 1769-1780.
- 12 Błazejowski, E.J., Brett, C.E., Kin, A., Radwanski, A. & Gruszczy, A. 2016. Ancient animal migration: a case study of eyeless, dimorphic devonian trilobites from Poland. *Palaeontology*. 1–9. doi:10.1111/pala.12252.
- 13 Brochwicz-Lewiński, W. & Rózak, Z. 1976. Some difficulties in recognition of sexual dimorphism in Jurassic perisphinctids (Ammonoidea). *Acta Palaeontol Polonica* 21:115–124.

- 14 Bunce, M., Worthy, T.H., Ford, T., Hoppitt, W., Willerslev, E., Drummond, A., Cooper, A., 2003. Extreme reversed sexual size dimorphism in the extinct New Zealand moa *Dinornis*. *Nature* 425: 172–175.
- 15 Callomon, J. H. 1963. Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. *Trans Leicester Lit Philos Soc.* 57: 21–56.
- 16 Chan, N.R. 2014. Does size variation in *Genyornis newtoni* (Aves, Dromornithidae) encompass eggshell safety limits? *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 976-979.
- 17 Chapman, R. E., Weishampel, D. B., Hunt, G. & Rasskin-Gutman, D. 1997. Sexual dimorphism in dinosaurs. - In: WOLBERG, D.L., Ed., *Dinofest: Proceedings of a Symposium Held at the Academy of Natural Sciences, Philadelphia*: 83-93.
- 18 Cher, H., Chitnarim, A., Angiolini, I. & Gaetani, M. 2015. Data from: precocious sexual dimorphism and the Lilliput effect in Neo-Tethyan Ostracoda (Crustacea) through the Permian–Triassic boundary. *Dryad Digital Repository*, doi:10.506.
- 19 Cheng YiN, Holmes R, Wu XC, Alfonso N. 2009. Sexual dimorphism and life history of *Keichousaurus hui* (Reptilia: Sauropterygia). *J. Vertebrate Paleontol.* 29, 401–408. doi:10.1671/039.029.0230.
- 20 Chen, S., Deng, T., Sukuan, H., Qinqin, S., Libo, P. 2010. Sexual Dimorphism in *Perissodactyl Rhinocerotid Chilotherium wimani* from the Late Miocene of the Linxia Basin (Gansu, China). *Acta Palaeontologica Polonica.* 55:587-597.
- 21 Cederström, P., Ahlberg, P., Nilsson, C.H., Ahlgren, J. & Eriksson, M.E., 2011. Moulting, ontogeny and sexual dimorphism in the Cambrian ptychopariid trilobite *Strenuaeva inflata* from the northern Swedish Caledonides. *Palaeontology* 54: 685–703.

- 22 Cerda, I. A., Chinsamy, A., Pol, D., Apaldetti C., Otero, A., Powell J.E., et al. 2017. Novel insight into the origin of the growth dynamics of sauropod dinosaurs. PLoS ONE 12(6): e0179707.
- 23 Chinsamy, A., Chiappe, L. M., Marugán-Lobón, J., Chunling, G. & Fengjiao, Z. 2013. Gender identification of the Mesozoic bird *Confuciusornis sanctus*. Nature Communications 4:1381.
- 24 Cullen, T. M., Fraser, D., Rybczynski, N. & Schröder-Adams, C. 2014. Early evolution of sexual dimorphism and polygyny in pinnipedia. *Evolution*, 68: 1469–1484. doi:10.1111/evo.12360.
- 25 Deng, T. 2005. New discovery of *Iranotherium morgani* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the late Miocene of the Linxia Basin in Gansu, China, and its sexual dimorphism. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 442–450.
- 26 Dodson, P. 1976. Quantitative aspects of relative growth and sexual dimorphism in Protoceratops. *Journal of Paleontology* 50:929–940.
- 27 Du, S., O. Béthoux, J.-J. Gu & Ren, D. 2016. *Protomiamia yangi* gen. et sp. nov. (Early Pennsylvanian; Xiaheyan, China), a sexually dimorphic Palaeozoic stem –Orthoptera. *Journal of Systematic Palaeontology*, DOI:10.1080/14772019.2016.1154899.
- 28 Dunlop, J.A., Legg, D.A., Selden, P.A., Fet, V., Schneider, J.W. & Rößler, R. 2016. Permian scorpions from the Petrified Forest of Chemnitz, Germany. *BMC Evolutionary Biology*. 16:72. DOI 10.1186/s12862-016-0634-z.
- 29 Dzik J (1994) Sexual dimorphism in the virgatitid ammonites. *Palaeopelagos Spec Publ* 1:129–141.

- 30 Engelman, R. K. & Croft, D. A. 2016. Evidence for Sexual Dimorphism in the Early Miocene Palaeothentid *Acdestis owenii* (Marsupialia: Paucituberculata). *Ameghiniana* 53: 444-462.
- 31 Feldmann, R. M. & Schweitzer, C. E. 2007. Sexual dimorphism in extinct and extant raninidae (Decapoda: Brachyura). *Annals of Carnegie Museum*, 76:39-52.
- 32 Fleagle, J. G. 1989. Sexual dimorphism in *Laccopithecus robustus* a Late Miocene hominoid from China. *American Journal of Physical Anthropology* 79:137.
- 33 Fleagle, J. F., Kay, R. F. & Simons, E. L. 1980. Sexual dimorphism in early anthropoids. *Nature* 287:328-330.
- 34 Frayer DW. 1980. Sexual dimorphism and cultural evolution in the late Pleistocene and Holocene of Europe. *Journal of Human Evolution*. 9: 399-415.
- 35 Forelm. B., Crasquin, S., Chitnarin, A., Angiolini, I. & Gaetani, M. 2015. precocious sexual dimorphism and the lilliput effect in neo-tethyan ostracoda (crustacea) through the permian–Triassic boundary. *Palaeontology*. 58: 409–454.
- 36 Galton, P. M. 1997. Comments on sexual dimorphism in the prosauropod dinosaur *Plateosaurus engelhardti* (Upper Triassic, Trossingen). - *Neues Jahrbuch für N Jahrb Geol Palaeontol.* 11: 674-682.
- 37 Gilbert, J. P. 2008. Taxonomy and palaeobiology of the largest-ever marsupial, *Diprotodon* (Diprotodontidae, Marsupialia), *Zoological Journal of the Linnean Society*. 153:369–397.

- 38 Gingerich, P. D. 1981. Variation, sexual dimorphism, and social structure in the early Eocene horse *Hyracotherium* (Mammalia, Perissodactyla). *Paleobiology* 7:443–455.
- 39 Gingerich, P. D. 1981. Cranial morphology and adaptations in Eocene Adapidae. I. Sexual dimorphism in *Adapis magnus* and *Adapis parisiensis*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 56:107-125.
- 40 Gingerich, P. D., Ul-Haq, M., von Koenigswald, W., Sanders, W. J., Smith, B. H. & Zalmout, I. S. 2009. New protocetid whale from the Middle Eocene of Pakistan: birth on land, precocial development, and sexual dimorphism. *PLoS One* 4:1–20.
- 41 Godfrey, L. R., Lyon, S. K. and Sutherland, M. R. 1993. Sexual dimorphism in large-bodied primates: The case of the subfossil lemurs. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 90: 315–334. doi:10.1002/ajpa.1330900306.
- 42 Göhlic, U. B. 2000. On a pelvis of the straight-tusked elephant *Elephas antiquus* (Proboscidea, Mammalia) from Binsfeld near Speyer (Rhineland-Palatinate, Germany). *Palaontologische Zeitschrift* 74(1/2) 205-214.
- 43 Guber, A. L. 1971. Problems of sexual dimorphism, population structure and taxonomy of the Ordovician genus *Tetradella* (Ostracoda). *Journal of Paleontology*, 45, 6–22.
- 44 Handley, W.D., Chinsamy, A., Yates, A.M. & Worthy, T.H. 2016. Sexual dimorphism in the late Miocene mihirung *Dromornis stirtoni* (Aves: Dromornithidae) from the Alcoota Local Fauna of central Australia, *Journal of Vertebrate Paleontology*. doi.org/10.1080/02724634.2016.1180298.

- 45 Hegna, T.A., Martin, M.J. & Darroch, S.A.F. 2017. Pyritized in situ trilobite eggs from the Ordovician of New York (Lorraine Group): Implications for trilobite reproductive biology. *Geology*. 45: 199–202.
- 46 Hopkins, C.S. & Feldmann, R.M. 1997. Sexual dimorphism in fossil and extant species of *Callianopsis* de Saint Laurent. *Journal of Crustacean Biology*. 17: 236-252.
- 47 Horner, J. R. 2000. Dinosaur reproduction and parenting. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*. 28:19-45.
- 48 Hu, C.H., 1964a. Ontogeny and dimorphism of the trilobite *Peltura scarabeoides* (Wahlenberg) from the Upper Cambrian of Norway. *Journal of the Palaeontological Society of India* 5–9: 39–44.
- 49 Hu, C.H., 1964b. The ontogeny and dimorphism of *Welleraspis lata* Howell (Trilobita). *Journal of Palaeontology* 38: 95–97.
- 50 Hu, C.H. 1968. Notes on the ontogeny and sexual dimorphism of Upper Cambrian trilobites of the *Welleraspis* faunule from Pennsylvania. *Journal of Nanyang University* 2: 321–357.
- 51 Hu, C.H., 1969. Ontogeny and sexual dimorphism of three Upper Cambrian trilobites. *Journal of Nanyang University* 3: 438–462.
- 52 Hu, C.H., 1970. Ontogenies and sexual dimorphisms of two Upper Cambrian trilobites. *Proceedings of the Geological Society of China* 13: 143–155.
- 53 Hu, C.H., 1971. Ontogeny and sexual dimorphism of lower Paleozoic Trilobita. *Palaeontographica Americana* 7: 31–155.

- 54 Huang, D., Nel, A., Ca C., Lin, Q. & Engel, M.E. 2013. Amphibious flies and paedomorphism in the Jurassic period. *Letter Nature*. doi:10.1038/nature11898.
- 55 Hughes, N. C. & Fortey, R. A. 1995 Sexual dimorphism in trilobites, with an Ordovician case study. In *Ordovician Odyssey: Short papers for the Seventh International Symposium on the Ordovician System*, SEPM book 77 (Ed. J. Cooper, M. L. Droser & S. C. Finney), pp. 419–422. Fullerton, CA: Pacific Section Society for Sedimentary Geology.
- 56 Hyžný, M. & Schlogl, J. 2011. An early miocene deep-water decapod Crustacean faunule from the vienna basin (Western Carpathians, Slovakia). *Palaeontology*. 54: 323–349.
- 57 Hyžný, M. & Gašparič, R. 2015. Ghost shrimp *Calliax* de Saint Laurent, 1973 (Decapoda: Axiidea: Callianassidae) in the fossil record: systematics, palaeoecology and palaeobiogeography. *Zootaxa*.; 3821: 37–57.
- 58 Ibiricu L. M., Martínez, R. D., Casal, G. A., Cerda, I. A. 2013. The Behavioral Implications of a Multi-Individual Bonebed of a Small Theropod Dinosaur. *PLoS ONE* 8(5): e64253. doi: 10.1371/journal.pone.0064253.
- 59 Isles, T. 2009. The socio-sexual behaviour of extant archosaurs: Implications for understanding dinosaur behaviour. *Historical Biology*. 21: 139-214.
- 60 Jasinowski, S. C., Abdala, F. 2017. Aggregations and parental care in the Early Triassic basal cynodonts *Galesaurus planiceps* and *Thrinaxodon liorhinus*. *PeerJ* 5: e2875 <https://doi.org/10.7717/peerj.2875>.

- 61 Jones, W.T., Feldmann, R. M. & Mikulic, D.G. 2015. Archaeostracan (Phyllocarida: Archaeostraca) antennulae and antennae: sexual dimorphism in early malacostracans and *Ceratiocaris* M'coy, 1849 as a possible stem eumalacostracan. *Journal of Crustacean Biology*. 35: 191-201.
- 62 Joyce, W. G., Micklich, N., Schaal, S. F. K. & Scheyer, T. M. 2012. Caught in the act: the first record of copulating fossil vertebrates. *Biol. Lett.* 8:846–848.
- 63 Kaszycka, K. A. 2016. *Australopithecus robustus* societies - one-male or multimale? *South African Journal of Science*, 112: 1-8. doi.org/10.17159.
- 64 Kay, R. F. 1982. Sexual dimorphism in Ramapithecinae. *Proc. natl Acad. Sci. USA* 79, 209-212.
- 65 Kong, D., Cart, K., Martin, J. & Hadden, G. 2016. Theropod courtship: large scale physical evidence of display arenas and avian-like scrape ceremony behaviour by Cretaceous dinosaurs *Scientific Reports*. 6. 18952. doi. 10.1038/srep18952
- 66 Kelley, J. & Qinghua, X. 1991. Extreme sexual dimorphism in a Miocene hominoid. *Nature* 352: 151–153 doi:10.1038/352151a0.
- 67 Knell, R. J. & Fortey, R. A. 2005. Trilobite spines and beetle horns: ¿sexual selection in the Palaeozoic? *Biol. Lett.* 1: 196-199.
- 68 Kotrba, M. 2004. Baltic amber fossils reveal early evolution of sexual dimorphism in stalk-eyed flies (Diptera: Diopsidae). *Organisms, Diversity & Evolution* 4: 265–275.
- 69 Krishtalka, L., Stucky, R. K. & Beard, K. C. 1990. The earliest fossil evidence for sexual dimorphism in primates. *PNAS* 87: 5223-5226.

- 70 Kurtén, B. 1969. Sexual dimorphism in fossil mammals. In: G.E.G. Westermann (ed.), *Sexual Dimorphism in Fossil Metazoa and Taxonomic Implications*. International Union of Geological Sciences, Series A1: 226–233. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- 71 Kurzanov, S. M. 1972. Sexual dimorphism in protoceratopsians. *Paleontological Journal* 1972 1: 91-97.
- 72 Lambert, O., Bianucci, G. & Post, K. 2010. Tusk-bearing beaked whales from the Miocene of Peru: ¿sexual dimorphism in fossil ziphiids? *Journal of Mammalogy* 91:19–26.
- 73 Larson, P. L. & Frey, E. 1992. Sexual dimorphism in the abundant Upper Cretaceous theropod *Tyrannosaurus rex*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12:38A.
- 74 Larson, P. L. 2008. Variation and sexual dimorphism in *Tyrannosaurus rex*. In: Larson P, Carpenter K, editors. *Tyrannosaurus rex, the tyrant king*. Bloomington: Indiana University Press. p 102–128.
- 75 Laurentiaux-Vieira, F. & Laurentiaux, D. 1981. Mise en évidence d'un dimorphisme sexuel chez les Blattes *Dictyomyllacris* du Stephanien de Commeny (Allier). *Annales de la Société Géologique du Nord*. 100: 175-182.
- 76 Lehman, T.M. 1990. The ceratopsian subfamily Chasmosaurinae: sexual dimorphism and systematics. - In: CARPENTER, K. & CURRIE, P.J., eds., *Dinosaur systematics: approaches and perspectives*: 211-229, Cambridge (Cambridge University Press).

- 77 Lei Q. 2015. New ontogenetic information on *Duyunaspis duyunensis* Zhang & Qian in Zhou et al., 1977 (Trilobita, Corynexochida) from the Cambrian and its possible sexual dimorphism. *Alcheringa*: 40. DOI:10.1080/03115518.2015.1069485.
- 78 Leutenegger, W. & Shell, B. 1987. Variability and sexual dimorphism in canine size of *Australopithecus* and extant hominoids. *Journal of Human Evolution*. 16: 359-367. doi.org/10.1016/0047-2484(87)90066-2.
- 79 Lister, A. M. 1996. Sexual dimorphism in the mammoth pelvis: an aid to gender determination. In: Shoshani J, Tassy P, eds. *The Proboscidea: evolution and palaeoecology of elephants and their relatives*. Oxford: Oxford University Press, 254–259.
- 80 Lombardo, C. 1999. Sexual dimorphism in a new species of the actinopterigian *Peltopleurus* from Triassic of Northern Italy. *Palaeontology*. 42 (4) pp. 741–760.
- 81 Leutenegger, W. & B. Shell. 1987. Variability and sexual dimorphism in canine size of *Australopithecus* and extant hominoids. *Journal of Human Evolution* 16:359–367.
- 82 Lyubarsky, G.Y., Perkovsky, E.E., Ėpááðñêéé, Á. P. & Ĩăđêîâñêéé, A.Y. 2015. New genus *Microticus* from Upper Cretaceous of Taymyr (Coleoptera: Cryptophagidae), oldest silken fungus beetle with sexually dimorphic tarsal formula. *J. Russian Entomol.* 24: 61–66.
- 83 McHenry, H. M. 1984. Relative cheek tooth size in *Australopithecus*. *J. P.&A. Anthropol.* 64: 297-306.

- 84 McHenry, H. M. 1986. Size dimorphism in the postcranium of early *Australopithecus*. *Am. J. pks. Anthrop.* 69: 238.
- 85 Maiorino L, Farke AA, Kotsakis T, Piras P. 2015. Males Resemble Females: Re-Evaluating Sexual Dimorphism in *Protoceratops andrewsi* (Neoceratopsia, Protoceratopsidae). *PLoS ONE*. 10(5): e0126464. doi: 10.1371/journal.pone.0126464.
- 86 Mead, J.A. 2000. Sexual dimorphism and paleoecology in *Teleoceras*, a North American Miocene rhinoceros. *Paleobiology* 26: 689–706.
- 87 Meléndez G, Fontana B (1993) Intraspecific variability, sexual dimorphism, and non-sexual polymorphism in the ammonite genus *Larcheria* Tintant (Perisphinctidae) from the middle Oxfordian of western Europe. In: House MR (ed) *The Ammonoidea: environment, ecology, and evolutionary change*. Clarendon, Oxford.
- 88 Micklich, N. 1996. ¿Sexual dimorphism in a Lower Miocene moronid? *Palaontologische Zeitschrift*, 70, 547–554.
- 89 Mihlbachler, M.C. 2005. Linking sexual dimorphism and sociality in rhinoceroses: insights from *Teleoceras proterum* and *Aphelops malachorhinus* from the late Miocene of Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 45: 495–520.
- 90 Mihlbachler, M.C. 2007. Sexual dimorphism and mortality bias in a small Miocene North American rhino, *Menoceras arikarensis*: Insights into the coevolution of sexual dimorphism and sociality in rhinos. *Journal of Mammalian Evolution* 14: 217–238.
- 91 Moore, J. R. & Varricchio, D. J. 2016. The Evolution of Diapsid Reproductive Strategy with Inferences about Extinct Taxa. *PLoS ONE* 11(7): e0158496. doi: 10.1371/journal.pone.0158496.

- 92 Myskowiak, J., Huang, D., Azar, D., Cai, C., Garrouste, R. & Nel, A. 2016. New lacewings (Insecta, Neuroptera, Osmylidae, Nymphidae) from the Lower Cretaceous Burmese amber and Crato Formation in Brazil. *Cretaceous Research* 59: 214e227.
- 93 O'Connor, J. Wang, X., Sullivan, C., Zheng, X., Tubaro, P., Zhang, X. & Zhou, Z. 2013. Unique caudal plumage of Jeholornis and complex tail evolution in early birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 17404-17408.
- 94 O'Leary MA, Lucas SG, Williamson TE. 2000. A new specimen of Ankalagon (Mammalia, Mesonychia) and evidence of sexual dimorphism in mesonychians. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 387–393.
- 95 Padian, K. & Horner, J. R. 2010. The evolution of 'bizarre structures' in dinosaurs: ¿biomechanics, sexual selection, social selection or species recognition? *Journal of Zoology*. 283: 1469-7998.
- 96 Peters, W. S. & Peters, D. S. 2009. Life history, sexual dimorphism and 'ornamental feathers' in the mesozoic bird *Confuciusornis sanctus*. *Biology letters*. doi:10.1098/rsbl.2009.0574.
- 97 Pearson, W.S. IV, Funston, G. F., Currie, P. J., & Norell, M. A. 2015. A possible instance of sexual dimorphism in the tails of two oviraptorosaur dinosaurs. *Scientific Reports*, 5, 9472. <http://doi.org/10.1038/srep09472>.
- 98 Peteya, J. A., Clarke, J. A., Li, Q., Gao, K-Q- & Shawkey, M. D. 2017. The plumage and colouration of an enantiornithine bird from the early cretaceous of china *Palaeontology* 60: 1475-4983.

- 99 Pickford M. 1986. Sexual dimorphism in Proconsul. In M. Pickford and B. Chiarelli (eds.): *Sexual Dimorphism in Living and Fossil Primates*. Florence, Italy: Il Sedicesimo, pp. 133-170.
- 100 Pilbeam, D.R. & Zwell, M. 1972. The single species hypothesis, sexual dimorphism, and variability in early hominids. *Yearb. Phys. Anthropol.* 16: 69-79.
- 101 Plavcan, M. J. 2000. Inferring social behavior from sexual dimorphism in the fossil record. *J. Hum. Evol.* 39:327–344.
- 102 Ploch, I. 2003. Taxonomic interpretation and sexual dimorphism in the Early Cretaceous (Valanginian) ammonite *Valanginites nucleus* (ROEMER, 1841). *Acta Geol. Pol.* 53:201–208.
- 103 Powell, J. S. 2000. *Sexual Dimorphism in Archosaurs: a Phylogenetic, Morphological, and Morphometric approach*. Ph. D. Dissertation, George Washington University, Washington DC, 470 pp.
- 104 Rasnitsyn, A.P., Zhang, H. & Wang, B. 2006. Bizarre fossil insects: web-spinning sawflies of the genus *Ferganolyda* (Vespida, Pamphilioidea) from the middle Jurassic of Daohugou, inner Mongolia, China. *Palaeontology.* 49: 907–916.
- 105 Reyment, R. A. 1988. Does sexual dimorphism occur in Cretaceous ammonoids? *Senckenb Lethaea* 69:109–119.
- 106 Rohr, W. M. 1979. Nachweise von preadulten Sexual dimorphismus bei den Podocopa (Ostracoda) und Größeren Variabilität bei brackischer Ostracoden. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 158: 346–380.

- 107 Saitta ET (2015) Evidence for Sexual Dimorphism in the Plated Dinosaur *Stegosaurus mjosi* (Ornithischia, Stegosauria) from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Western USA. PLoS ONE 10(4): e0123503. doi:10.1371/journal.pone.0123503.
- 108 Sánchez IM, Quiralte V, Morales J, Azanza B, & Pickford M. 2010. Sexual Dimorphism of the Frontal Appendages of the Early Miocene African Pecoran *Prolibytherium Arambourg, 1961* (Mammalia, Ruminantia). *Journal of Vertebrate Paleontology*. 30: 1306-1310.
- 109 Sánchez-García, A., Delclòs, X., Engel, M. S., Bird, G. J., Perrichot, V. & Peñalver, E. 2017. Marsupial brood care in Cretaceous tanaidaceans. *Scientific Reports*. 7: 2045-2322. doi.org/10.1038/s41598-017-04050-8.
- 110 Selden, P.A., Shih, C. & Ren, D. 2013. A giant spider from the Jurassic of China reveals greater diversity of the orbicularian stem group *Naturwissenschaften*. 100: 1171. <https://doi.org/10.1007/s00114-013-1121-7>.
- 111 Shaver R. H. 1953. Ontogeny and Sexual Dimorphism in *Cytherella bullata*. *Journal of Paleontology* 27: 471-480.
- 112 Stigall, A. L., Hembree, D. I., Gierlowski-Kordesch, E.H. & Weismiller, H. C. 2014. Evidence for a dioecious mating system in early jurassic *Hardapestheria maxwelli* gen. Et sp. Nov. (Crustacea, Branchiopoda, Spinicaudata) from the Kalkrand formation of Namibia. *Palaeontology*. 57: 127–140.
- 113 Tereshchenko, W.S. 2001. Sexual dimorphism in the postcranial skeleton of protoceratopsids (Neoceratopsia, Protoceratopsidae) from Mongolia. *Paleontological Journal*. 35: 415-425.
- 114 Thackeray, J. F. 2007. Sexual dimorphism in early Homo. *South African Journal of Science*. 103: 273.

- 115 Turner, A. 1984. Dental sex dimorphism in European lions (*Panthera leo* L.) of the UpperPleistocene: Palaeoecological and palaeoethological implications. *Ann Zool Fennici* 21: 1–8.
- 116 Van Valkenburgh B, Sacco T (2002) Sexual dimorphism, social behavior, and intrasexual competition in large Pleistocene carnivorans. *J. Vert. Paleontol.* 22: 164–169.
- 117 Vaughn, P. P. 1966. Seymouria from the Lower Permian of southeastern Utah, and possible sexual dimorphism in that genus. *J. Paleontol.* 40, 603–612.
- 118 Wang, X. et al. 2014. Sexually Dimorphic Tridimensionally Preserved Pterosaurs and Their Eggs from China. *Current Biology*. doi. 10.1016/j.cub.2014.04.054.
- 119 Westermann, G. 1964. Sexual-Dimorphismus bei Ammonoideen und seine Bedeutung für die Taxonomie der Otoitidae (einschließlich Sphaeroceratinae; Ammonitina, M. Jura). *Palaeontography A*:33–73.
- 120 Whatley, R. C. & Stephens, M. 1977. Precocious sexual dimorphism in fossil and recent Ostracoda. 69–91. In Loeffler, H. and Danielopol, D. (eds). *Aspects of ecology and zoogeography of Recent and fossil Ostracoda*. Junk, The Hague, 521 pp.
- 121 Wilson, M. H. V. 1984. Year classes and sexual dimorphism in the Eocene catostomid fish *Amyzon aggregatum*. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 3: 137–142.
- 122 Wolpoff, M. H. 1973. Sexual dimorphism in the australopithecines. In (R. H. Tuttle, Ed.) *Paleoanthropology: Morphology and Paleoecology*, pp. 245-284. The Hague: Mouton.

- 123 Wood, B. 1985. Sexual dimorphism in the hominid fossil record. In (J. Ghesquiere, R. 1). Martin & F. Newcombe, Eds.) *Human Sexual Dimorphism*, pp. 105-123. London: Taylor & Francis.
- 124 Wu R. & Wang L. 1987. Sexual dimorphism of fossil apes in Lufeng. *Acta anthropologica Sinica* 6: 169-174.
- 125 Xue Y, Jiang D, Motani R, Rieppel O, Sun Y, Sun Z, Ji C, & Yang P. 2015. New information on sexual dimorphism and allometric growth in *Keichousaurus hui*, a pachypleurosaur from the Middle Triassic of Guizhou, South China. *Acta Paleontol. Pol.* 60: 681–687. doi:10.4202/app.00006.
- 126 Yamaguchi, T., Honda, R., Matsui, H. & Nishi, H. 2017. Sexual shape dimorphism and selection pressure on males in fossil ostracodes. *Paleobiology* 43: 407–424. doi: <https://doi.org/10.1017/pab.2016.57>
- 127 Yue, Y., Makranczy, G. & Ren, D. 2012. A mesozoic species of *Anotylus* (Coleoptera, Staphylinidae, Oxytelinae) from Liaoning, China, With the earliest evidence of sexual dimorphism In rove beetles. Source: *Journal of Paleontology*. 86:508-512.
- 128 Zeigler, K.E., Lucas, S.G. & Heckert, A.B., 2002, The Late Triassic Canjilon quarry (upper Chinle Group, New Mexico) phytosaur skulls: evidence of sexual dimorphism in phytosaurs: *New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin* 21: 179-188.
- 129 Zeigler, K.E., Lucas, S.G. & Heckert, A.B., 2003, Variation in the Late Triassic Canjilon quarry (upper Chinle Group, New Mexico) phytosaur skulls: a case for sexual dimorphism in phytosaurs: *Paläontologische Zeitschrift*. 77: 341-351.
- 130 Zheng, D., Nel, A., Jarzembowski, E.A., Chang, S. Ch., Zhang, H., Fangyuan Xia, F., Liu, H. & Wang, B. 2017. Extreme adaptations for probable visual courtship behaviour in a Cretaceous dancing damselfly. *Scientific Reports* 7:44932 doi:10.1038/srep44932