



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA

SUPERVIVENCIA DIFERENCIAL DE LOS MACHOS DE
Hetaerina titia (Drury,1773) (Odonata: Zygoptera) EN
RELACIÓN AL ÁREA ALAR PIGMENTADA

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O
P R E S E N T A:

MARTÍN OLVERA HERNÁNDEZ



DIRECTOR DE TESIS:
DR. ROBERTO EDMUNDO MUNGUÍA
STEYER

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPLANTLA,
ESTADO DE MÉXICO, 2016



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 UNAM, la máxima casa de estudios, cuyos cimientos son el esfuerzo, el trabajo y la lucha diaria del pueblo mexicano.

Con expresión de gratitud al Dr. Roberto Munguía Steyer, por todo el conocimiento compartido, por su tiempo, dedicación y apoyo incondicional. Por ser un tutor entregado a su trabajo, un maestro ejemplar y un gran amigo.

A los miembros de mi comité tutorial:

- Dr. Raúl Cueva del Castillo
- Dra. Leticia Ríos Casanova
- Dr. Jorge Ciro Pérez
- Dr. Alejandro Córdoba Aguilar

Gracias por sus revisiones y observaciones, fueron invaluable para la culminación de esta tesis.

Un agradecimiento particular a la Bióloga Rosamond Coates, responsable de la Estación de Biología Tropical, “Los Tuxtles”, por el apoyo y las facilidades otorgadas para la realización de este trabajo.

A los profesores que contribuyeron con su trabajo en mi formación académica, en especial a la profesora Rosario Fernández, por su apoyo y consejos al inicio y durante toda la carrera.

A toda mi familia, por su interés y su apoyo siempre.

A todos mis amigos y colegas de toda la carrera, Isabel, Brasil, Darío y Ángel, con quienes adquirí el amor por la Biología. A Mayra, Maggie, Michelle y Álvaro. Gracias por los buenos momentos.

A todos los amigos que han compartido algo de su tiempo conmigo, especialmente a Diana, Alejandro y Joyce, Nayeli, Roux, Lizbeth y Sarah.

A los integrantes del Laboratorio de Ecología Evolutiva de Artrópodos, Clarisa, Ceci, Adolfo, y Bruno. Gracias por escucharme y por sus valiosas aportaciones.

A Felipe, gracias ñaño por tan grande amistad.

A Karla, gracias por el cariño, la compañía y el apoyo en la última etapa de este camino.

A mis padres, Mayela y Martín, por luchar conmigo palmo a palmo, por darme las herramientas y enseñarme a vivir, por ser el mejor ejemplo y por hacer todo esto posible. Sin ustedes nada sería.

A mis hermanas Mayela y Mireya. Son lo más importante en mi vida.



Índice

Resumen	1
Introducción.....	3
Objetivos	13
Hipótesis.....	14
Predicciones.....	15
Materiales y Métodos	16
<input type="checkbox"/> Sitio de muestreo.....	16
<input type="checkbox"/> Marcaje y obtención de información morfológica.....	16
<input type="checkbox"/> Elaboración de la historia de encuentros.....	18
<input type="checkbox"/> Laboratorio	19
<input type="checkbox"/> Análisis de supervivencia	20
Resultados	23
<input type="checkbox"/> Análisis de variación fenotípica	23
<input type="checkbox"/> Análisis alométrico.....	25
<input type="checkbox"/> Análisis de supervivencia y recaptura	30
Discusión.....	36
Literatura Citada.....	49
Anexos	58

Resumen

La selección sexual puede definirse como el éxito reproductivo diferencial de los individuos en una población debido a su habilidad de competir o elegir parejas reproductivas, copular y fertilizarlas. Así, la selección sexual modula la expresión de los caracteres sexuales secundarios tales como ornamentos y armamentos que pueden favorecer el incremento del éxito reproductivo del organismo. Sin embargo, estos rasgos también pueden generar costos, al disminuir la expectativa de vida del individuo, ya sea por hacerlo más conspicuo a depredadores o presas, interfiriendo en la capacidad del vuelo o por resultar costoso de producir y mantener. Por lo tanto, sólo algunos organismos serán capaces de pagar esos costos y mostrar con ello una señal honesta de su calidad. De tal forma, los caracteres sexuales secundarios suelen ser buenos indicadores de la condición siempre y cuando cumplan ciertos requisitos: a) gran variabilidad en la expresión del rasgo; b) que su expresión esté asociada a procesos fisiológicos básicos del organismo; c) que la expresión de los mismos sea modulada por factores de estrés; y d) que sean rasgos hiperalométricos, es decir, individuos de tamaño grande presenten caracteres sexuales secundarios desproporcionadamente grandes.

En odonatos de la familia *Calopterygidae*, la pigmentación alar funge como un carácter sexual secundario vía competencia intrasexual. Los machos de *Hetaerina titia* presentan en las alas anteriores zonas pigmentadas de color negro

así como pequeñas manchas rojas. En el presente trabajo, evalué si la pigmentación alar, en los machos de *H. titia* resulta ser un buen indicador de condición. Para ello, analicé las relaciones alométricas de las áreas alares pigmentadas negras y rojas con el tamaño alar. Por otra parte, para saber si existe una relación entre la supervivencia y la expresión diferencial que presentan los machos en estos rasgos, estimé las probabilidades de supervivencia de los machos de *H. tita* en función de la variación que presentan en el área pigmentada alar, tanto el área negra, como la roja y el área alar total, por medio de modelos de marcaje y captura-recaptura.

Encontré que la relación entre la mancha negra y el área total del ala (medida de tamaño) es hiperalométrica, no así con la mancha roja, la cual presenta una relación hipoalométrica. Además demostré que al presentar un área pigmentada negra de mayor tamaño la supervivencia de los individuos aumenta. El área pigmentada roja no mostró relación con la supervivencia, contrario a lo que ocurre en especies del mismo género estudiadas previamente. La consistencia de estos resultados muestra que el área pigmentada alar negra pudo haber sustituido al área pigmentada alar roja como una señal de la condición del macho. Finalmente, este trabajo aporta información a la discusión de la evolución de las señales multicomponentes de los odonatos del género *Hetaerina*.

Introducción

La teoría de selección sexual fue propuesta por Darwin (1871) como la forma de explicar el dimorfismo sexual, esto es las diferencias morfológicas, fisiológicas y conductuales existentes entre machos y hembras (Andersson, 1994). La selección sexual supone que la competencia entre individuos de un sexo por el acceso reproductivo a individuos del sexo contrario ya sea por competencia o por elección de parejas, lleva a la evolución de rasgos particulares, conocidos como caracteres sexuales secundarios. Estos rasgos no están directamente implicados en la reproducción, sino en el acceso reproductivo y la fertilización (Andersson, 1994; Clutton-Brock, 2007). Al ser generalmente las hembras quienes realizan una mayor inversión prezigótica y postzigótica en su descendencia, son altamente selectivas en la elección de pareja, esto favorece la evolución de atributos fenotípicos, tales que les permitan conseguir parejas reproductivas (Andersson, 1994). Los caracteres sexuales secundarios, generalmente tienden a ser estructuras extravagantes, tales como ornamentos con coloraciones conspicuas que presentan los machos con la función de lucir atractivos para las hembras o como armamentos o estructuras involucradas en interacciones antagónicas entre machos (Berglund *et al.*, 1996; Emlen, 2008).

La elección de pareja que ejercen las hembras también puede contribuir a la evolución de la complejidad o tamaño de los ornamentos masculinos (Andersson y Simmons, 2006). La selección desbocada o *Fisheriana* explica la

presencia de estos rasgos exagerados. Supone la presencia de uno o más genes responsables de la expresión del carácter asociado a condición y uno o más genes responsables de la preferencia en el sexo opuesto. Las hembras obtendrán beneficios de su elección si sus crías, tanto machos como hembras, heredan el gen que codifica para la expresión del carácter y el gen que determina su preferencia. Así la coevolución entre la expresión del rasgo por parte de los machos y la preferencia al carácter sexual secundario que ejercen las hembras darían lugar a un expresión exagerada del mismo (Andersson, 1994; Ryan *et al.*, 2007; Kuijper, *et al.*, 2012).

Muchas de estas estructuras y comportamientos asociadas a la reproducción a menudo no parecen contribuir a la supervivencia de sus portadores (Cordero-Rivera, 2002), ya que hacen a los organismos más conspicuos o fáciles de depredar (Svensson y Friberg, 2007). Esta hipótesis inicialmente propuesta por Zahavi (1975), es llamada la hipótesis de la desventaja (*handicap hypothesis*). Los machos demuestran su calidad al sobrevivir, a pesar de sus rasgos exagerados. Así, en teoría, sólo los organismos en mejor condición, podrían pagar el costo de portar un carácter sexual exagerado. Esta señal es definida como “*señal honesta*” (Stuart-Fox, 2005).

Frecuentemente los caracteres asociados a señales honestas se encuentran vinculados a procesos fisiológicos básicos del organismo tales como respuesta inmune, respiración, transporte y comunicación celular, repuesta a factores de estrés, producción de energía y crecimiento entre otros (Hill, 2011;

Warren *et al.*, 2013). Hay por lo tanto una fuerte relación entre expresión del rasgo y la condición del portador (Warren *et al.*, 2013).

Los caracteres sexuales secundarios pueden ser indicadores de la calidad o condición de los machos, si se cumplen tres requisitos: 1) la expresión de estos rasgos exagerados está modulada por factores de estrés como pobre nutrición o enfermedades como carga parasitaria y patógenos (Zuk, 2009; Álvarez *et al.*, 2013; Córdoba-Aguilar y Munguía-Steyer, 2013). Por lo tanto, organismos que en etapas juveniles hayan sufrido alguno de esos factores de estrés no podrán expresar un carácter exagerado. 2) La expresión del carácter es variable de un individuo a otro a diferencia de otras partes del cuerpo, tal variación hace que estos rasgos sean señales para evaluar las diferencias entre los posibles rivales. 3) Estos rasgos pueden ser desproporcionadamente grandes en comparación con el resto del cuerpo. Su tamaño extremo hace que sean muy visibles, además de costosos de producir, por lo tanto esto los hace señales efectivas de la condición de los machos (Warren *et al.*, 2013).

La relación entre los caracteres sexuales secundarios y el tamaño puede ser evaluado a través de análisis alométricos (Klingenberg, 1996). La alometría es una herramienta para estudiar el crecimiento relativo de las partes de un organismo y su variación (Huxley, 1932). La alometría también puede ser definida como los cambios en la dimensión relativa de las partes corporales correlacionados con los cambios en el tamaño total del organismo (Gould, 1966). De acuerdo a esto se pueden obtener los coeficientes alométricos, los cuales son

los valores de la pendiente de dicha relación. Un coeficiente alométrico de 1 significa que la proporción de los rasgos morfológicos de los individuos será la misma en aquellos de menor y mayor tamaño, por lo tanto, la proporción es isométrica. Si el coeficiente es mayor a 1, la relación es hiperalométrica, o alométrica positiva, los individuos grandes tienden a desarrollar caracteres morfológicos proporcionalmente más grandes que los organismos de menor tamaño. Se piensa que la hiperalometría ocurre con mayor frecuencia en caracteres sexuales secundarios y no con caracteres que evolucionaron por selección natural (Simmons y Tomkins, 1996). Cuando el coeficiente alométrico es menor a 1, la relación es hipoalométrica o alométrica negativa, el tamaño del carácter en individuos mayores será menor en comparación con individuos de menor tamaño (Klingenberg, 1996).

En algunas especies de libélulas como en *Calopteryx splendens* y *C. virgo*, la pigmentación alar ha sido relacionada débilmente con la capacidad de termorregulación (Svensson y Waller, 2013). Sin embargo, en las especies *Hetaerina americana* y *H. vulnerata*, se encontró que la pigmentación alar no se relaciona con la tasa de ganancia de calor (Rivas *et al.*, 2016). Esto refuerza la idea de que la función principal de la pigmentación alar es la señalización sexual.

Es por lo anterior que la pigmentación alar en algunos odonatos funciona como carácter sexual secundario, ya que existe una relación entre la pigmentación alar y variables que afectan la elección femenina o la competencia entre machos territoriales (Córdoba-Aguilar y González-Tokman, 2014; Córdoba-Aguilar *et al.*,

2015). Por ejemplo, en el género *Calopteryx* se ha encontrado que el área alar está sujeta a elección femenina, pues los machos realizan un cortejo antes de la cópula. Los machos revolotean frente de la hembra manteniendo sus alas posteriores inmóviles mientras las alas anteriores sostienen el vuelo (Waage, 1973; Higashi, 1981; Siva-Jothy, 1999; Córdoba-Aguilar, 2000). Como no todos los eventos de cortejo terminan en cópula, las hembras pueden elegir aparearse con machos más pigmentados, por lo que se piensa que la pigmentación alar comunica a las hembras la calidad del macho durante el cortejo (Waage, 1973; Siva-Jothy, 1999; Córdoba-Aguilar, 2002).

También, la pigmentación alar en algunas especies tiene una relación positiva con el éxito en combates entre machos territoriales. Por ejemplo, en *H. americana* se ha encontrado que el área alar pigmentada es un carácter sexual secundario. Los machos presentan zonas rojas en la base de las alas y aquellos con una mayor área pigmentada ganan más combates territoriales a otros machos, obteniendo con ello, acceso reproductivo a las hembras (Grether, 1996a, 1996b; Serrano-Meneses *et al.*, 2007; Contreras-Garduño *et al.*, 2008).

Al funcionar como carácter sexual secundario, la pigmentación alar, ha demostrado tener una clara relación con la condición inmunológica y física, cómo reservas de grasa, masa muscular y talla corporal de sus portadores. Por ejemplo, el tamaño de la mancha azul en el ala de los machos de la especie *C. splendens*, presenta una relación positiva con la tasa de encapsulamiento celular, producto de la melanización como respuesta a patógenos, es decir que individuos con

manchas alares grandes también presentan una mejor respuesta inmunológica (Rantala *et al.*, 2000). Asimismo, los machos de *H. americana* que tienen una mayor área pigmentada presentan una mayor respuesta inmune (Contreras-Garduño *et al.*, 2006, 2007) y se encuentran en mejor condición, al medir la cantidad de lípidos en los organismos (Contreras-Garduño *et al.*, 2006). En la especie *C. haemorrhoidalis*, los machos con mayor área alar pigmentada tienden a ser territoriales, tienen mejor calidad de inmunocompetencia al tener menor número de parásitos y tienen un mayor número de cópulas (Córdoba-Aguilar, 2002). Adicionalmente, los machos con una mayor área alar pigmentada presentan una mayor probabilidad de supervivencia que los machos con una menor área pigmentada (Munguía-Steyer *et al.*, 2010). Barceló-Atilano (2013) encontró que los machos con manchas alares más grandes de *H. americana* tienen una mayor probabilidad de supervivencia que los que tienen manchas pequeñas. Además, al manipular la expresión del carácter, aumentando el tamaño de la mancha, los organismos vivieron menos, posiblemente debido a que éstos se tornaron más conspicuos a depredadores, o a sus presas, con lo cual demostró que la mancha roja es costosa en términos de supervivencia y por lo tanto, una señal honesta.

La relación entre pigmentación alar y respuesta inmunológica está bien estudiada. La melanina es un componente principal en la pigmentación de las alas de los odonatos (Chapman, 1998; Gullan y Cranston, 2010). También es un componente esencial en el sistema inmune en los insectos, pues participa en el encapsulamiento de cuerpos extraños o parásitos, aislándolos y matándolos

(Cerenius y Söderhall, 2004). Por ello, pudiera existir una disyuntiva en la asignación de recursos entre usar la melanina con funciones de pigmentación o con funciones inmunológicas (González-Santoyo y Córdoba Aguilar, 2012).

Por otra parte, la fenoloxidasa, que es una enzima que inicia la respuesta inmune en los insectos, produciendo toda una cascada de químicos que actúan en la defensa contra bacterias, hongos y agentes virales, participa también en la polimerización de este pigmento (González-Santoyo y Córdoba Aguilar, 2012). La melanina puede ser un recurso limitante en los organismos, ya que es sintetizada a partir del aminoácido fenilalanina (Riley, 1997), el cual sólo se puede obtener ingiriéndolo en la dieta (Chapman, 1998). Por lo tanto, sólo aquellos machos que pueden procurarse una buena alimentación podrían producir suficiente melanina, que puedan invertir en las funciones tanto de pigmentación como de respuesta inmune (Siva-Jothy, 1999, 2000).

Al someter a las larvas de libélulas a experimentos de estrés ambiental como privación de alimento (Hooper *et al.*, 1999; Jiménez-Cortés *et al.*, 2012; Álvarez *et al.*, 2013) o estrés inmunológico como ataques infecciosos o carga parasitaria (Contreras-Garduño *et al.*, 2008) la expresión de la mancha disminuye, ya sea en su tamaño o intensidad. Esto indica que además de existir una relación entre la pigmentación y la condición, la expresión también está modulada por factores de estrés. Todo esto, en conjunto con la notoria variabilidad en la expresión del rasgo que se puede apreciar en campo entre los individuos, cómo

ha constatado Siva-Jothy (1999), forman parte de los demás requisitos para que un carácter sea un buen indicador de condición (Warren *et al.*, 2013).

Hetaerina titia es una especie poco estudiada, presenta un marcado dimorfismo sexual (Anexo 1), los machos tienen patrones de pigmentación alar muy particulares, presentan zonas negras que cubren gran parte de ambos pares alares, con pequeñas manchas rojas basales en las alas anteriores. Los machos de *H. titia* defienden parches de vegetación riparia y no muestran un cortejo precopulatorio, vuelan repentinamente y sujetan a las hembras con unos cercos ubicados en la parte distal de su abdomen. Esta posición llamada tándem puede durar varios minutos, hasta que se produce o no la cópula. Posteriormente, los individuos todavía en tándem, realizan vuelos para buscar un lugar de ovoposición. La hembra realiza inmersiones para colocar los huevos, mientras el macho realiza un resguardo de pareja, el proceso puede repetirse varias veces. (Córdoba-Aguilar *et al.*, 2007; Suhonen *et al.*, 2008).

Algunos científicos tienen interés en la señalización sexual compleja, es decir, los sistemas de señalización que involucran más de un rasgo o conducta asociados a selección sexual (Hebets y Papaj, 2005). En muchas especies animales se pueden encontrar señales complejas y se distinguen dos tipos: las señales multimodales y las multicomponentes. Las primeras son aquellas que involucran diferentes rasgos o conductas que emiten información a través de diversos canales sensoriales (Hebets y Papaj, 2005; Hebets, 2011; Stevens, 2013), como despliegues visuales con estructuras coloridas acompañadas de

cantos o movimientos que presentan los machos a la hora del cortejo. Las señales multicomponentes, presentan diferentes rasgos que emiten información por medio de un mismo canal sensorial, (Hebets y Papaj, 2005; Hebets, 2011), como auditivo, con diversos tipos de cantos o llamados, o visual, con estructuras de diferentes coloraciones. La forma y función de estas señales depende del contenido o la información que portan, es decir el mensaje que emiten (Hebets, 2011). Møller y Pomiankowski (1993), consideran que los diferentes componentes de señales complejas pueden estar transmitiendo diferente información (*Hipótesis de múltiples mensajes*), o que pueden estar señalando la misma información (*Hipótesis de señales redundantes*).

En nuestra especie de estudio parece que las pigmentaciones alares rojas y negras pudieran ser señales multicomponentes. En esta familia de odonatos, la coloración roja, característica del género *Hetaerina* es un carácter ancestral (Véase p.e., Misof *et al.*, 2000; Outomuro *et al.*, 2013; Svensson y Waller, 2013) y parece ser favorecida solamente por la competencia entre machos (Grether, 1996a; Contreras-Garduño *et al.*, 2006; Serrano-Meneses *et al.*, 2007). Por su parte, la pigmentación negra es un carácter derivado en la familia (Véase p.e., Misof *et al.*, 2000; Outomuro *et al.*, 2013; Svensson y Waller, 2013) y parece ser favorecida a través de la competencia entre machos, así como por elección femenina en el género *Calopteryx* (Siva-Jothy, 2000; Córdoba-Aguilar, 2002).

En *H. titia* no existen trabajos detallados que relacionen éxito reproductivo con mancha roja y negra. Es por ello que en este estudio se analizó

la variación fenotípica de la pigmentación alar presente en los machos y se evaluó el impacto de las relaciones alométricas del área pigmentada con el tamaño del ala. Esto con el fin de analizar si se cumplen los requisitos para que este rasgo sea considerado como una señal de la condición de los individuos. Con estos datos, evaluamos la relación entre la supervivencia de los machos de *H. titia* y el área pigmentada alar, pues se espera que sólo los organismos en mejor condición, sean capaces de pagar el costo de portar manchas alares más grandes y con ello, sobrevivir por más tiempo. Este trabajo espera dilucidar cómo interactúan la coloración roja y negra en un contexto de señalización sexual.

Objetivos

- Evaluar la variabilidad en la expresión de la pigmentación alar roja y negra entre los machos de *H. titia*.
- Establecer relaciones alométricas entre el área pigmentada alar negra y roja con el área alar total en los machos de *H. titia*.
- Analizar si existe una relación entre la probabilidad de supervivencia de los machos de *H. titia* y las áreas pigmentadas alares negras y rojas que presentan los machos.

Hipótesis

1. Habrá una amplia variación en la expresión de las pigmentaciones alares.
2. Existirá una relación hiperalométrica entre las áreas pigmentadas alares y el área total alar.
3. La supervivencia de los machos de *H. titia* variará en función del grado de pigmentación alar.
4. El área pigmentada alar negra por estar posiblemente asociada a resistencia inmunológica, estará más relacionada con la supervivencia diferencial de los individuos que el área pigmentada roja

Predicciones

1. Las áreas pigmentadas alares negras y rojas presentarán mayor variación fenotípica que el área alar total.
2. El coeficiente alométrico será mayor a 1 para las áreas pigmentadas alares contra el área total alar.
3. Los machos con mayores áreas pigmentadas alares tendrán una mayor probabilidad de supervivencia.
4. El área pigmentada alar negra se encontrará incluida en el modelo de supervivencia con mayor soporte a diferencia del área pigmentada roja.

Materiales y Métodos

- **Sitio de muestreo**

El estudio se llevó a cabo en el río La Palma (18° 33' N, 95° 03' W), a 5 Km de la estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas, Veracruz, México, en un periodo comprendido del 6 de julio al 2 de agosto de 2014. Este río se caracteriza por ser de baja profundidad, poseer un sustrato rocoso y aguas claras. Está rodeado de vegetación fragmentada de selva alta perennifolia y pastizales inducidos. La temperatura oscila entre los 21.5° C y 27.5° C en temporada de lluvias, la cual va de junio a febrero y presenta una precipitación anual de más de 4500 mm (Gutiérrez-García y Ricker, 2011).

- **Marcaje y obtención de información morfológica**

Dos personas realizamos las sesiones de captura, marcaje y recaptura de los organismos diariamente durante 28 días, en un horario de 9:00 a 15:00 horas. Establecimos este horario ya que estos organismos son ectotermos y por ello su pico de actividad es en horarios donde las temperaturas son altas (Véase p.e., May, 1979; Marden *et al.*, 1996; Hilfert y Ruppell, 1997; Norma-Rashid, 1999). Capturamos y marcamos 167 individuos usando redes entomológicas. Todos fueron adultos jóvenes y maduros sexualmente, de acuerdo al criterio estándar utilizado en estudios ecológico-evolutivos en odonatos (Véase p.e., Plaistow y Siva-Jothy, 1996; Grether 1996b). Los adultos jóvenes se distinguen por presentar

un color brillante y rigidez en el cuerpo, así como alas flexibles. En este estudio no consideramos aquellos individuos con lesiones o alas rotas (Anexo 2).

Colocamos a todos los individuos capturados sobre una caja petri y los inmovilizamos colocando sobre las alas un par de placas de cristal (Figura 1), esto se hizo con el objetivo de llevar a cabo un registro fotográfico estandarizado de cada organismo capturado. Posteriormente en el laboratorio usamos estas imágenes para obtener las medidas morfométricas que consideramos en los análisis alométricos y de supervivencia. Para nuestro trabajo consideramos como variables predictoras al área alar pigmentada negra (mancha negra: *mn*) y roja (mancha roja: *mr*) del ala anterior izquierda de los individuos, así como el área total alar izquierda (*aa*).

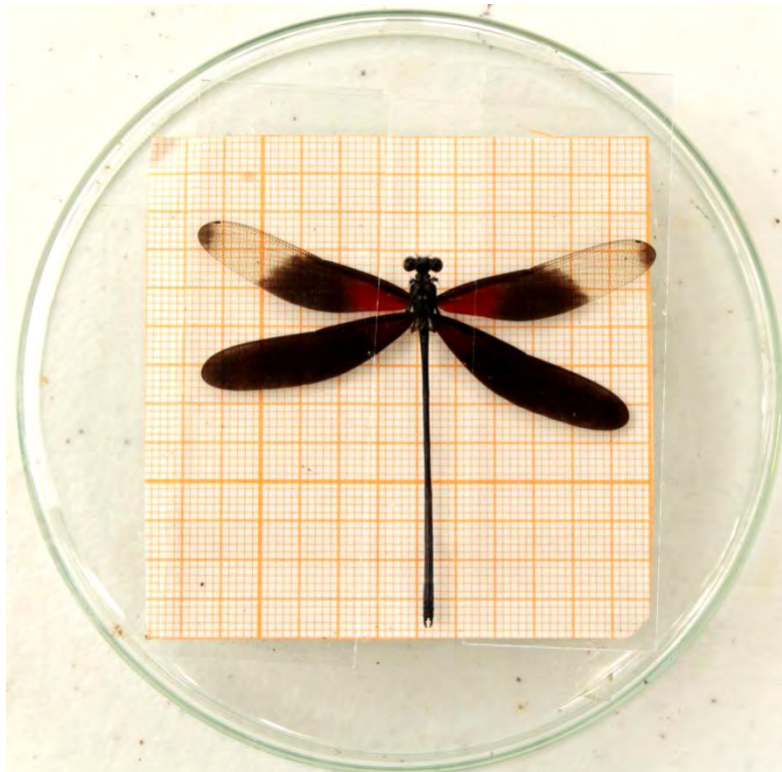


Figura 1. Montaje de macho de *Hetaerina titia* para el registro fotográfico.

Una vez tomada la fotografía, marcamos a cada individuo capturado utilizando una combinación única de puntos de pintura de diferentes colores en el abdomen. Los odonatos, tienen diez segmentos abdominales (Chapman, 1998), nosotros colocamos las marcas del segmento 4 al 7 contando de la parte anterior a la posterior. Cada color representa un número, y la combinación de ellos respondió al siguiente código: Blanco=1, Naranja =2, Guinda=3, Verde=4, Amarillo=5 y Azul=6. Procedimos a liberar a cada organismo en un lugar cercano a su captura. Observando su patrón de vuelo, nos cercioramos de que los machos marcados no hubieran sido lesionados durante las manipulaciones.

- **Elaboración de la historia de encuentros**

Realizamos visitas diarias para llevar un registro de los organismos vistos con vida en campo, colocando un 1 para la observación de un individuo particular en una visita determinada y con un 0 cuando no se le observó, así se construye la historia de encuentros, y a partir de ella se pueden realizar las inferencias sobre las tasas de supervivencia de los organismos. Los machos perchan sobre la vegetación emergente, pastos, arbustos y árboles, por ello, se usaron binoculares 10×30 para identificar a los organismos, sobre todo si se encontraban a distancias que complicaban su visualización.

- **Laboratorio**

En el laboratorio medimos el área alar y el al área alar pigmentada tanto negra cómo roja de las alas anteriores izquierdas, con el programa ImageJ versión 1.47v desarrollado por Wayne Rasband, del National Institutes of Health, USA (Abràmoff *et al.*, 2004).

Asimismo, analizamos la variabilidad fenotípica de la pigmentación alar roja y negra, así como del área alar mediante la estimación del coeficiente de variación (CV) (desviación estándar/media) y dicha variación se visualizó con la elaboración de un diagrama de frecuencias.

Para la estimación de los coeficientes alométricos utilizamos regresiones del tipo II, puesto que se asume que ambas variables, X e Y , son aleatorias y así mismo presentan una distribución normal (Legendre y Legendre, 1998). La regresión utilizada fue del tipo Eje Mayor (MA) debido a que las variables morfológicas estudiadas no tienen una clara relación de causa-dependencia y ambas se encuentran en las mismas dimensiones (área; cm^2) (Warton *et al.*, 2006). Además, se graficó el Eje Mayor Estandarizado (EMS), pues a pesar de que los valores de la coloración roja y negra, son ambas medidas de área, la mancha negra es una magnitud mucho mayor. Realizamos los análisis estadísticos para estimar los coeficientes alométricos en el programa estadístico R, versión 3.0.0 (R Core Development Team, 2014, versión 3.2.2).

- **Análisis de supervivencia**

Con la historia de encuentros que construimos en campo se realizaron las inferencias sobre las tasas de supervivencia de los organismos. Se emplearon métodos de captura-recaptura que evitan los problemas intrínsecos de detectabilidad imperfecta que los animales tienen en vida silvestre (Amstrup *et al.*, 2010), pues al no encontrar a determinado individuo un día no quiere decir que se encontraba muerto. Por lo tanto, la historia de encuentros es producto de dos procesos, uno de carácter biológico que es la supervivencia diaria de un individuo y otro que es meramente observacional y depende de sí un individuo fue visto o no en una visita determinada y se conoce como recaptura (Pollock y Alpizar-Jara, 2005). Utilizamos los modelos Cormack-Jolly-Seber (CJS) de captura- recaptura, pues consideran que los individuos de una población tienen una detectabilidad imperfecta y así, es posible disociar la probabilidad de supervivencia de la recaptura a partir de esa historia de encuentros (Lebreton *et al.*, 1992).

Los supuestos de los modelos CJS son:

- 1) Cada animal marcado en el tiempo (i) tiene la misma probabilidad de ser recapturado.
- 2) Cada animal marcado en la población en el tiempo (i) tiene la misma probabilidad de sobrevivir al tiempo (i+1).

- 3) Las marcas no se caen o borran y son detectables.
- 4) El proceso de colecta de la información durante las visitas es instantáneo, relativo al intervalo de tiempo transcurrido entre el tiempo (i) y el tiempo (i+1).

En este trabajo se relajaron los primeros dos supuestos del modelo CJS al incorporar las covariables individuales que medimos (área alar, área pigmentada negra y roja), esto permite a los individuos tener diferentes probabilidades de supervivencia y recaptura de acuerdo a las variables predictoras mencionadas.

Se estimaron los parámetros de recaptura y supervivencia en los distintos modelos CJS utilizando el programa MARK versión 7.1, desarrollado por Gary C. White, Universidad de Colorado (White y Burnham, 1999).

Mediante una selección de modelos puse a competir múltiples hipótesis con todas las combinaciones posibles de las variables para los parámetros de supervivencia y recaptura, hasta llegar a aquellos que mejor explicaron nuestros datos con la mayor parsimonia posible, es decir, con el menor número de parámetros (Johnson y Omland, 2004). Estos modelos son hipótesis de relación entre las probabilidades de supervivencia y recaptura en función del tamaño del ala, tamaño del área pigmentada alar negra y roja, así como del posible efecto aditivo e interactivo que puedan tener estas covariables.

Realizamos una prueba de bondad de ajuste para conocer si nuestros datos cumplen los supuestos del modelo. Si se quiere resolver la falta de ajuste en un modelo se debe tener una medida que nos indique cuanta variación hay en nuestros datos, si existe una eventual sobredispersión de los datos, nosotros podemos calcularla con una medida que se conoce como factor de inflación de la variancia o valor de c -estimado (\hat{c}) (Pollock y Alpizar-Jara, 2005). Para hacerlo se realiza una regresión a los datos simulados y replicados con un grado creciente de sobredispersión y varios valores intermedios, cuando la devianza de c es igual a la mediana de todos los posibles valores generados de c , se obtiene el valor de \hat{c} . Estos valores van de 1 a 3, cuando el modelo se ajusta a los datos. Mientras el valor sea más cercano a 1, mejor será el ajuste (Lebreton *et al.*, 1992). Nuestro valor de \hat{c} fue de 1.230, lo cual indica un buen ajuste de nuestro modelo (Véase p.e., Munguía-Steyer y Macías-Ordóñez, 2007)

Para encontrar el modelo con mayor soporte para nuestros datos obtenidos en campo se utilizó el criterio de información de Akaike, que combina el grado de ajuste del modelo penalizado por el número de parámetros que contiene o parsimonia, corrigiendo una eventual sobredispersión de los datos ($QAIC$), mientras más bajo sea el valor de $QAIC$ el modelo estará mejor soportado.

Resultados

- **Análisis de variación fenotípica**

Se encontró en campo una variación natural en la expresión de la pigmentación alar tanto negra como roja, en la temporada en la que se realizó la toma de datos (Figura 2). Además al obtener los coeficientes de variación encontramos que el área pigmentada roja y negra siendo caracteres sexuales secundarios son más variables que el área alar total. La mancha roja obtuvo un CV de 17.5%, por su parte, la mancha negra obtuvo un valor de CV de 16.1%, mientras que el área alar presentó un CV de 5.8%.

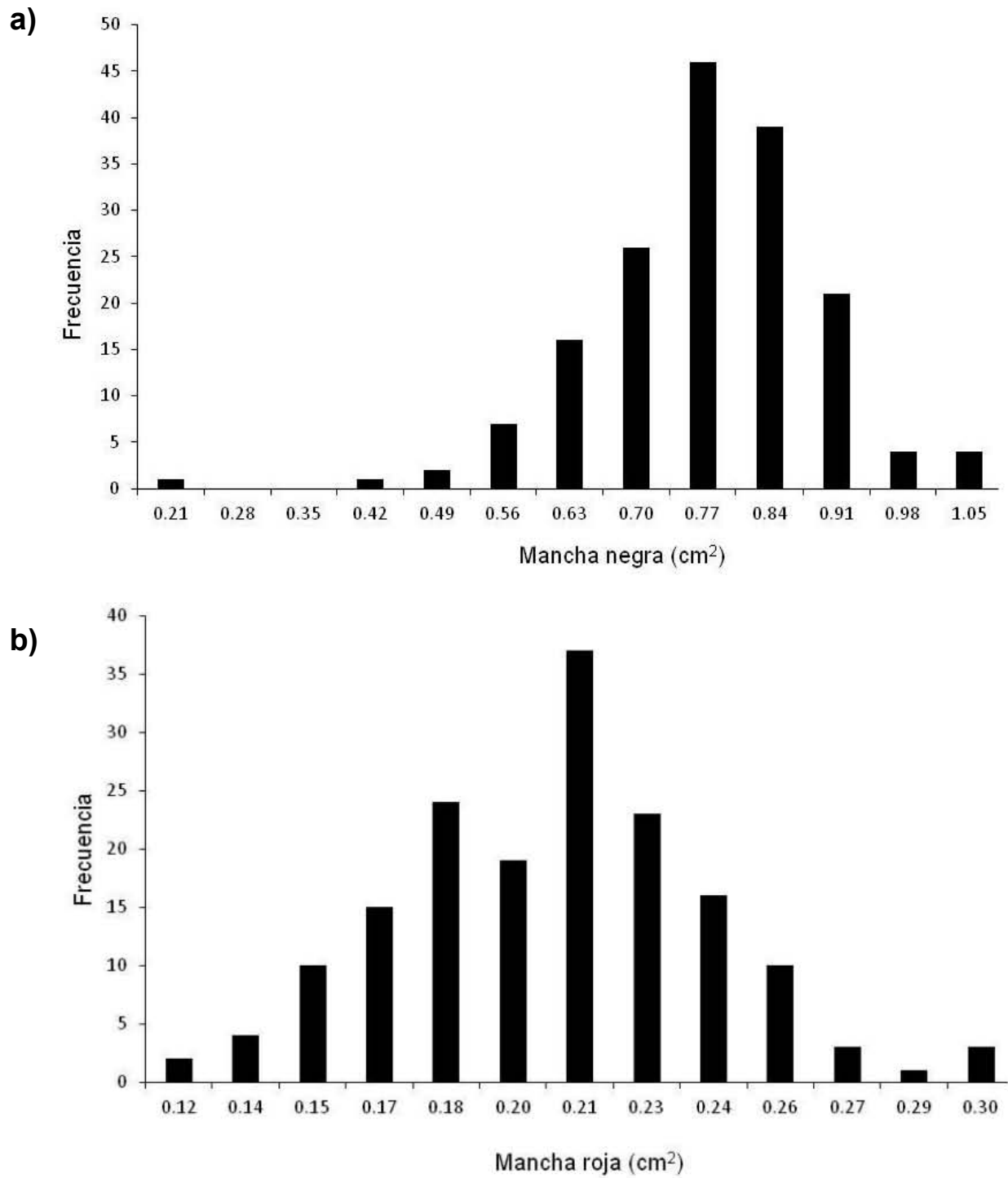


Figura 2. Distribución de frecuencias de la pigmentación alar encontrada en campo. a) Mancha negra, b) Mancha roja.

- **Análisis alométrico**

La relación entre el área pigmentada alar negra (*mn*) y el área alar (*aa*) en *H. titia* es hiperalométrica (Figura 3). El valor del coeficiente alométrico en la regresión de Eje Mayor (*EM*) es de 5.69 y en la regresión de Eje Mayor Estandarizado (*EMS*) es de 2.04 (Tabla 1). Ambos valores son mayores a 1, además, también los valores de los intervalos de confianza tanto inferiores como superiores en ambas regresiones son mayores a 1, con un valor de $p < 0.05$.

Sin embargo la relación entre el área pigmentada alar roja (*mr*) y el área alar (*aa*) resultó ser hipoalométrica (Figura 4). El valor del coeficiente alométrico de la regresión de *EM* y *EMS* fue de 0.35 y 0.60 respectivamente con los valores de los intervalos de confianza para ambas regresiones igualmente menores a 1 y un valor de $p=2.335909e-12$ (Tabla 2).

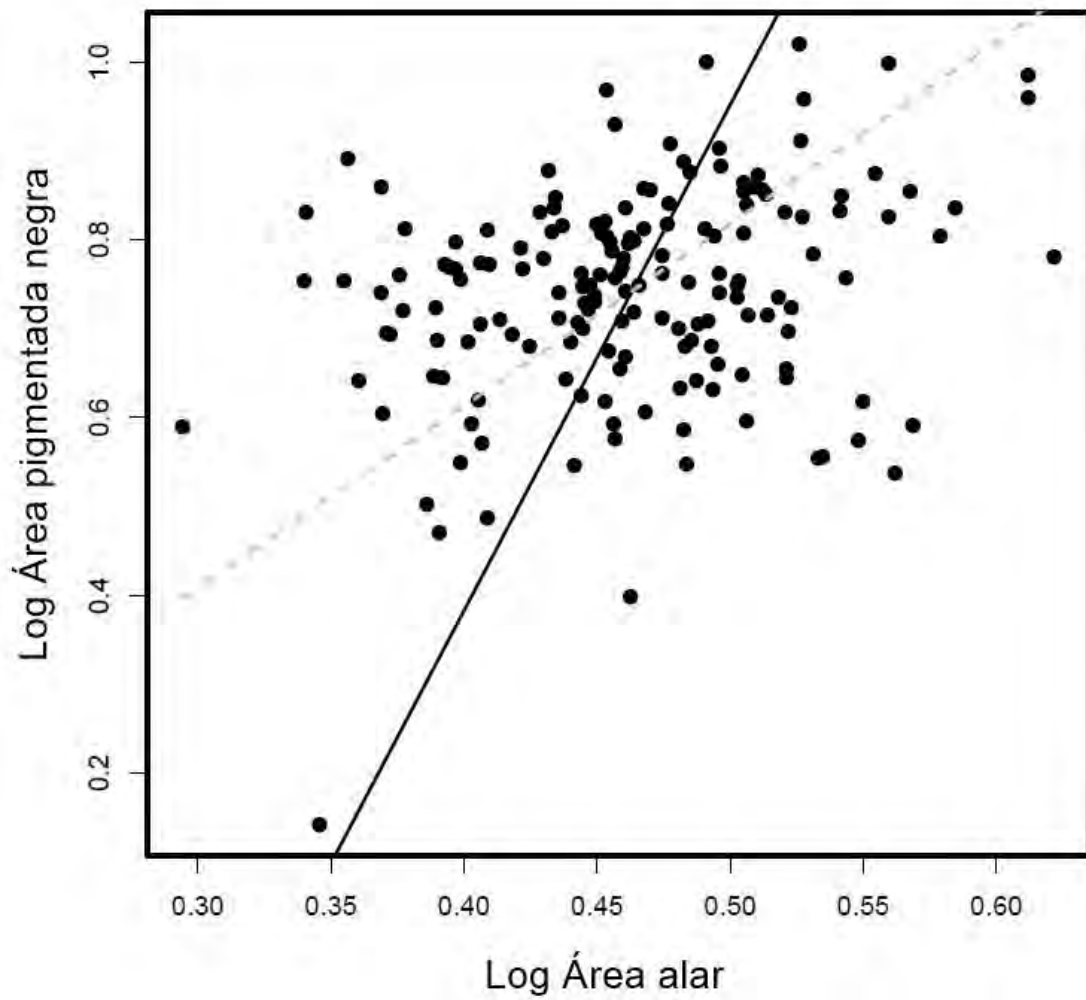


Figura 3. Relación alométrica entre el área pigmentada negra (eje de las y) y el tamaño del ala (eje de las x). *EM*: línea negra continua; *EMS*: línea punteada gris.

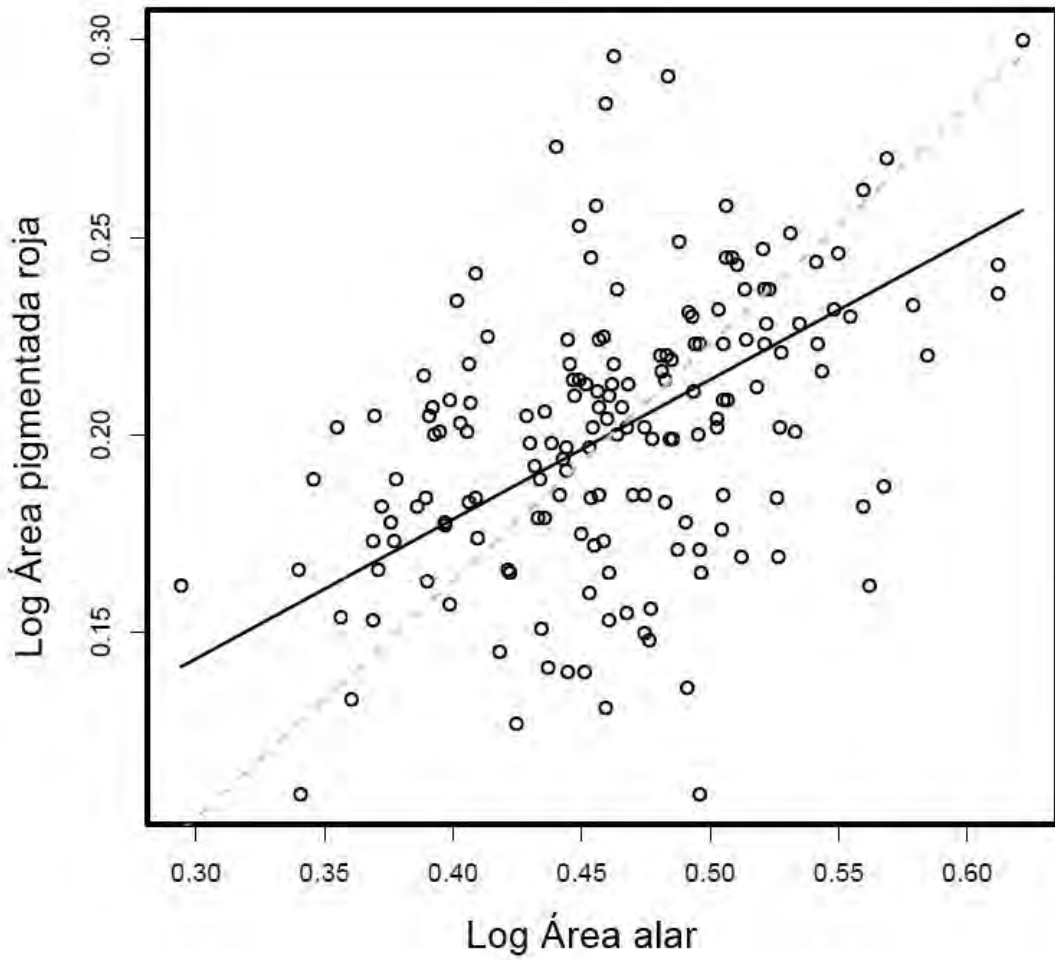


Figura 4. Relación alométrica entre el área pigmentada roja (eje de las y) y el tamaño del ala (eje de las x). *EM*: línea negra continua; *EMS*: línea punteada gris.

Tabla 1. Resultados de las regresiones de Eje Mayor (*EM*) y Eje Mayor Estandarizado (*EMS*) en las alas de los machos de *H. titia* en relación al área pigmentada negra (*mn*).

	Coeficiente alométrico	Intervalos de confianza 95%		<i>p</i>
		Inferior	Superior	
<i>EM</i>	5.69	3.71	11.78	<i>p</i> <0.001
<i>EMS</i>	2.04	1.76	2.37	

Tabla 2. Resultados de las regresiones de Eje Mayor (*EM*) y Eje Mayor Estandarizado (*EMS*) en las alas de los machos de *H. titia* en relación al área pigmentada roja (*mr*).

	Coeficiente alométrico	Intervalos de confianza 95%		
		Inferior	Superior	<i>p</i>
<i>EM</i>	0.35	0.024	0.47	2.335909e-12
<i>EMS</i>	0.60	0.52	0.68	

- **Análisis de supervivencia y recaptura**

La probabilidad de supervivencia diaria promedio estimada fue de $\Phi = 0.86$, $SE= 0.011$. En la Tabla 3 podemos observar los 10 modelos que mejor explican la supervivencia y recaptura en relación a las variables predictoras: área pigmentada negra, área pigmentada roja y área alar total. El modelo con mayor soporte con un valor de $QAIC$ de 1487.55 es el que considera que la supervivencia varía en función del tamaño de la mancha negra y el área alar (Figura 5 y Figura 6) mientras que la recaptura varía en función del área alar a lo largo del tiempo (Figura 7). La fórmula del modelo con mayor soporte es:

Φ (área negra + área alar), p (área alar + tiempo).

Y los valores estimados de supervivencia del modelo se obtienen a partir de la siguiente ecuación:

$$(\text{Logit}(\Phi)) = 2.522 + 2.503 * \text{área negra} - 1.602 * \text{área alar}$$

La mancha roja no mostró relación con la supervivencia de los individuos, pues los modelos que consideraban esta coloración presentan un valor alto de $QAIC$, por lo que están muy por debajo en la tabla de selección de modelos, es decir que están muy poco soportados (Tabla 4 y Anexo 3).

Tabla 3. Selección de modelos que mejor explican las probabilidades de supervivencia y recaptura de acuerdo a las variables predictoras: área pigmentada negra, área pigmentada roja y área alar total.

Descripción del Modelo						
Componentes de Supervivencia Φ	Componentes de Recaptura p	QAICc	Δ QAICc	Peso QAICc	Parám.	Devianza
área negra + área alar	área alar + tiempo	1487.55	0	0.18	31	1422.60
área negra	área alar + tiempo	1487.59	0.04	0.18	30	1424.82
área negra + área al cuadrado	área alar + tiempo	1488.28	0.73	0.13	32	1421.13
área negra + área alar	área negra + área alar + tiempo	1488.72	1.16	0.10	32	1421.57
área alar + área negra al cuadrado	área alar + tiempo	1489.70	2.15	0.06	32	1422.55
área negra + área alar	área alar + área roja + tiempo	1489.74	2.19	0.06	32	1422.59
área negra al cuadrado	área alar + tiempo	1489.78	2.22	0.06	31	1424.82
área negra + área alar	interacción área roja área alar	1490.13	2.58	0.05	33	1420.78
área negra + área alar	interacción área negra área alar + tiempo	1490.25	2.70	0.05	33	1420.90
área negra + área al cuadrado	área alar + tiempo	1490.73	3.18	0.04	32	1423.58

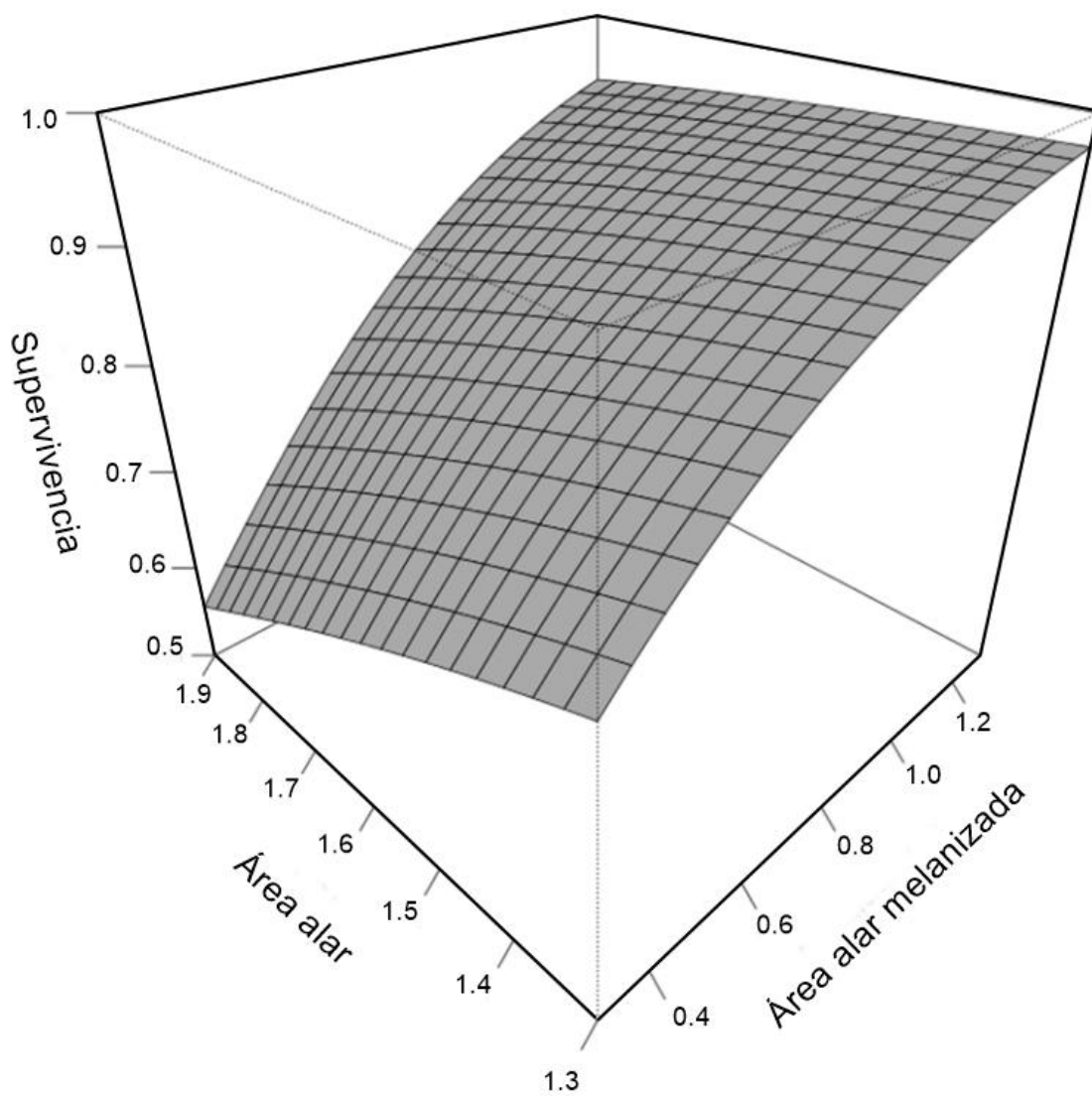


Figura 5. Supervivencia de los individuos de *H. titia* (eje de las z) en función del tamaño del área pigmentada negra (eje de las x) y área alar (eje de las y).

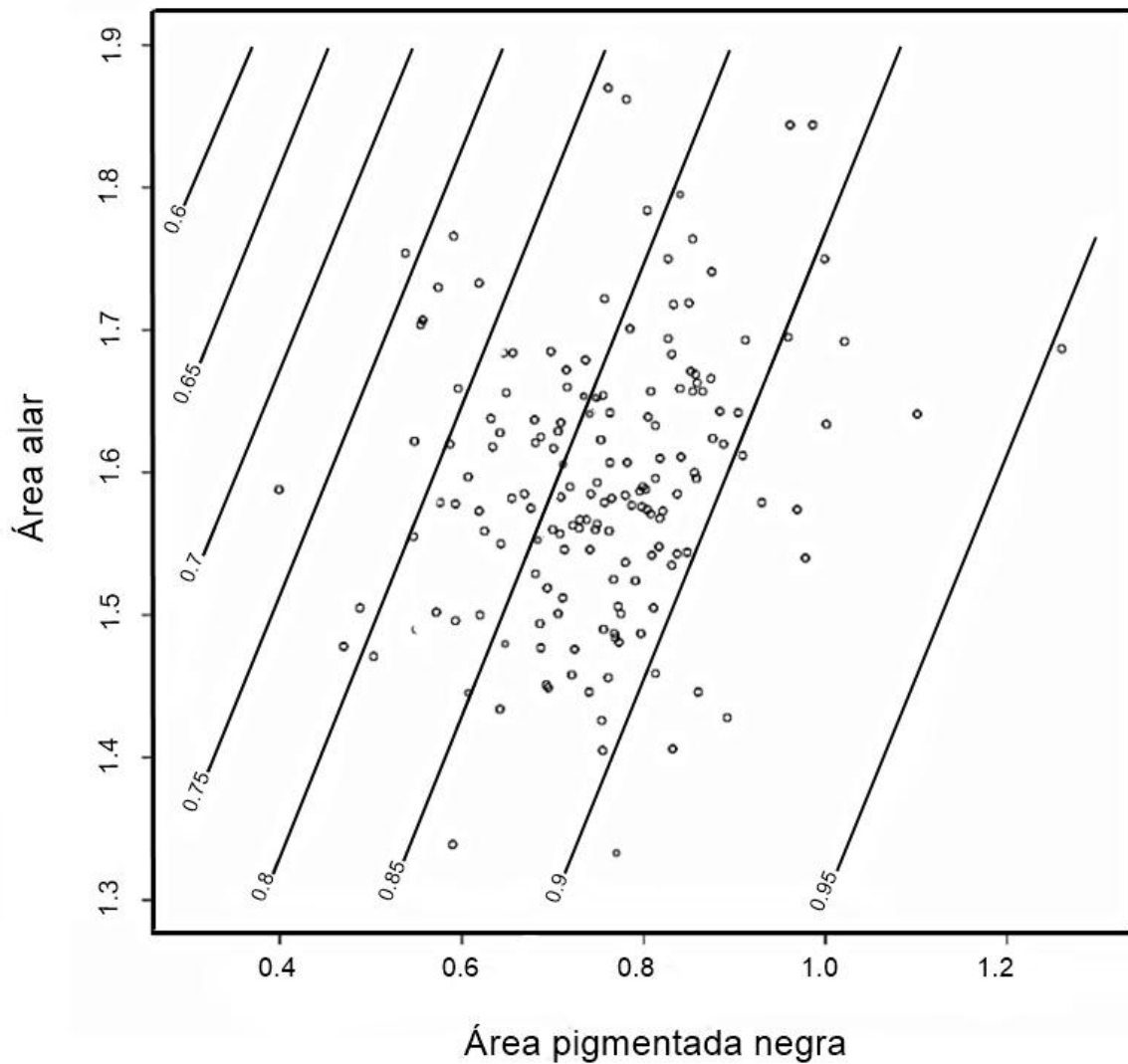


Figura 6. Gráfica de contornos que muestra los datos sobre una superficie de adecuación. Esta gráfica en conjunto con la anterior, muestran los mismos valores predichos, sin embargo, aquí cada círculo representa a un individuo. Muestra además, las probabilidad de supervivencia en las líneas diagonales.

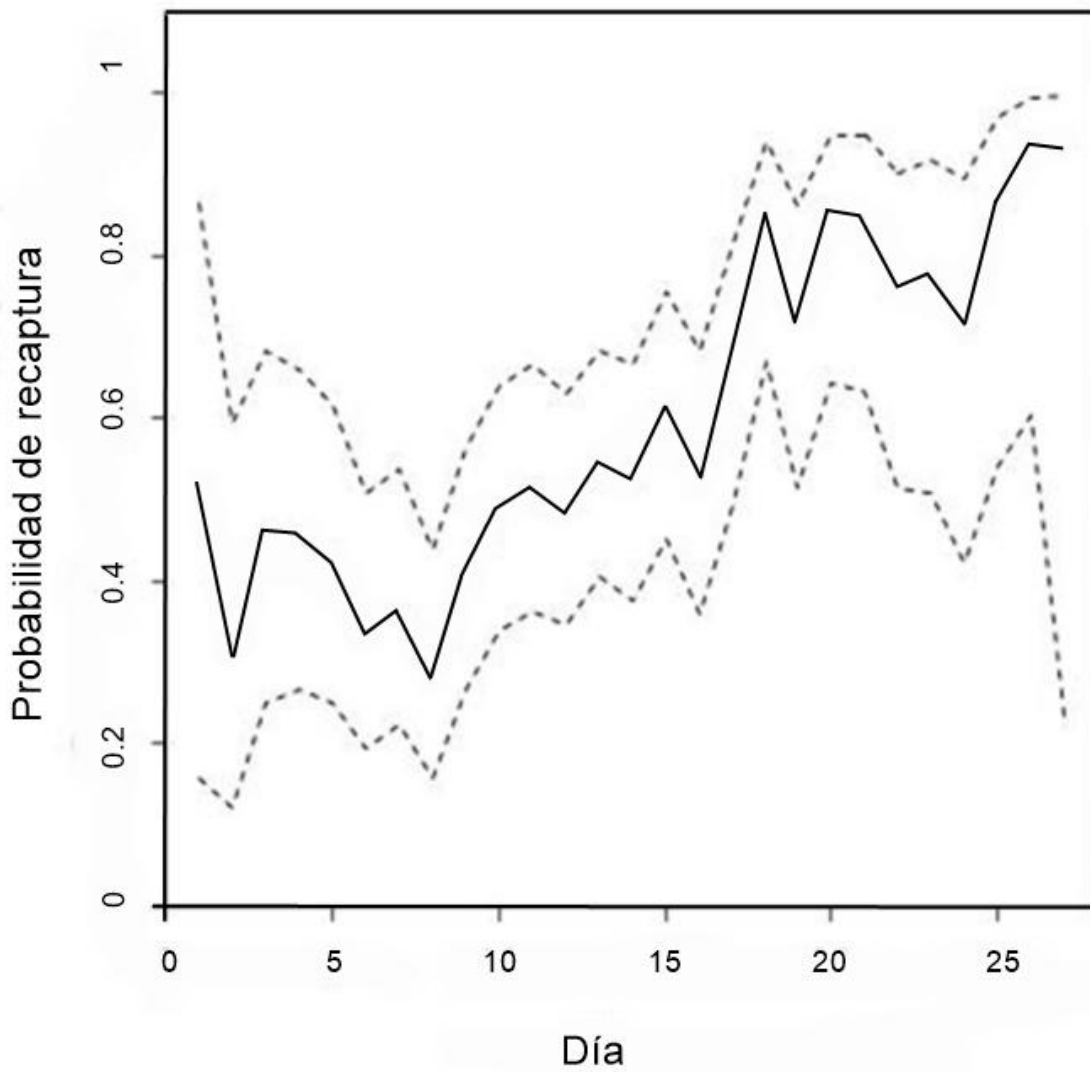


Figura 7. Probabilidad de recaptura y su variación temporal a lo largo del periodo de muestreo (línea negra) y sus intervalos de confianza al 95 % (líneas punteadas).

Tabla 4. Modelo de supervivencia mejor soportado que considera la mancha negra, contrastado con el modelo que considera la mancha roja que más se le acerca en la tabla de selección de modelos.

Descripción del Modelo						
Componentes de Suervivencia Φ	Componentes de Recaptura p	QAICc	Δ QAICc	Peso QAICc	Parám.	Devianza
área negra + área alar	área alar + tiempo	1487.55	0	0.18	31	1422.60
área alar + área roja al cuadrado	área alar + tiempo	1495.54	7.99	0	32	1428.39

Discusión

Muchos de los caracteres sexuales secundarios en los animales, pueden haber evolucionado como señales de la calidad individual en un contexto de elección y/o competencia por pareja (Andersson, 1994). Estos rasgos pueden ser buenos indicadores de la condición de sus portadores si cumplen los siguientes requisitos:

- La expresión del rasgo se encuentra vinculada a procesos fisiológicos básicos del organismo, tales como capacidad inmune, producción de energía, crecimiento entre otros (Hill, 2011; Warren *et al.*, 2013);
- Expresión modulada por factores de estrés tales como pobre nutrición o infecciones parasitarias en edades tempranas del desarrollo (Warren *et al.*, 2013);
- Gran variación en su expresión entre individuos (Warren *et al.*, 2013) e;
- Hiperálometría (Warren *et al.*, 2013).

Nosotros probamos que la mancha negra en esta especie, cumple con estos últimos dos requisitos. Por una parte, hay una gran variabilidad en la expresión del rasgo en los individuos de la población. Además, nuestros resultados concuerdan con Warren *et al.* (2013) y Møller y Pomiankowski (1993), quienes mencionan que la expresión de los caracteres sexuales secundarios es más variables de un individuo a otro, a diferencia de otras partes del cuerpo, como en nuestro caso, en el que el coeficiente de variación fue mayor para las áreas alares pigmentadas que para el tamaño del ala.

Además, el tamaño de la mancha negra tiene una relación hiperalométrica con el tamaño del ala, es decir, que individuos más grandes tienden a presentar caracteres morfológicos desproporcionadamente más grandes a diferencia de los organismos más pequeños (Klingenberg, 1996).

Petrie (1992) y Simmons y Tomkins (1996) mencionan que la hiperalometría ocurre con mayor frecuencia en caracteres sexuales secundarios y no en caracteres que han evolucionado por selección natural, ésta es una más de las razones del porqué los caracteres sexuales secundarios son mejores indicadores de condición, ya que son primordiales para el acceso a parejas reproductivas (Petrie, 1988; Green, 1992). Nuestros resultados apoyan esta idea de que los caracteres sexuales secundarios tienen mayor probabilidad de presentar una relación hiperalométrica. Gould (1974) indicó que la hiperalometría es una consecuencia evolutiva de la señalización de la condición de los individuos, ya que por su tamaño extremo, estos caracteres son costosos de producir y de mantener, además de hacer a los organismos más vistosos y más depredados.

Existen una gran cantidad de trabajos que hablan sobre la exageración de los rasgos usados para conseguir pareja y de su relación con aspectos de la calidad y la condición de sus portadores: Los peces cola de espada (*Xiphophorus* sp y *X. nezahualcoyotl*) con una aleta caudal más larga, tienen una mayor capacidad de escape, sugiriendo con esto que la longitud del rasgo es un buen indicador de la calidad entre los machos de la misma edad (Royle *et al.*, 2006). También los cuernos del ciervo *Cervus elaphus* han mostrado ser una señal

honestas de la calidad fenotípica de sus portadores, traducida como capacidad para defender un territorio y éxito de apareamiento (Malo *et al.*, 2005; Vanpé *et al.*, 2007). La cola del ave obispo colilargo (*Euplectes ardens*) (Pryke *et al.*, 2001), los cuernos del escarabajo *Allomyrina dichotoma* (Iguchi, 1998; Karino *et al.*, 2004) y los ojos pedunculados de la mosca *Teleopsis dalmanni* (Hingle *et al.*, 2001), son otros ejemplos clásicos, mientras que para el caso de los odonatos están los trabajos realizados con especies de alas pigmentadas pertenecientes a la familia *Calopterygidae* (Grether, 1996a, 1996b; Siva-Jothy, 1999; Rantala *et al.*, 2000; Córdoba-Aguilar, 2002; Contreras-Garduño *et al.*, 2006, 2007; Córdoba-Aguilar *et al.*, 2007; Munguía-Steyer *et al.*, 2010; Barceló-Atilano, 2013).

Los costos de portar rasgos exagerados pueden ser diferenciales, es decir que pueden ser más bajos para organismos en buena condición y más altos para aquellos con mala condición (Rowe y Houle, 1996; Kotiaho, 2001). También podría haber beneficios diferenciales, traducidos en mayor supervivencia de los machos con mayor calidad (Getty, 1998). Aunado a esto la hipótesis de señal honesta asume que sólo los machos en buena condición son capaces de pagar los costos de portar rasgos exagerados, así, se espera que estos tengan una supervivencia mayor (Stuart-Fox, 2005).

Nuestros resultados muestran que existe una relación positiva entre la supervivencia de los individuos y el área pigmentada negra. Organismos con áreas pigmentadas negras más grandes tienen una mayor probabilidad de

supervivencia de un día a otro que aquellos que presentan manchas negras menores.

Algunos trabajos han arrojado resultados similares con otras especies. En *H. americana* el tamaño de la mancha del ala está correlacionado positivamente con la longevidad de los machos (Grether, 1996b). En ese trabajo se consideró que el último día en que se aparecía un individuo equivalía a la edad de su muerte (longevidad). Esto puede arrojar un valor subestimado de longevidad, pues no se considera la detectabilidad imperfecta que presentan los animales en vida silvestre (Lebreton *et al.*, 1992). También podría existir un sesgo al detectar más a organismo con mayor grado de pigmentación o a los más grandes por el hecho de ser más visibles (Véase p.e., Munguía-Steyer *et al.*, 2010; Barceló-Atilano, 2013). Nosotros al emplear modelos Cormack-Jolly-Seber (CJS) de captura- recaptura disociamos la supervivencia de la recaptura para evitar este problema. Munguía-Steyer *et al.* (2010) encontraron en la especie *C. haemorrhoidalis* que los machos con mayor área pigmentada presentan una mayor probabilidad de supervivencia que los machos con menor área pigmentada y Barceló-Atilano (2013) demostró que los machos de *H. americana* con mayor área alar pigmentada, presentaban una mayor probabilidad de supervivencia.

Por su parte Córdoba-Aguilar *et al.* (2007), trabajando con *H. titia*, evaluaron la supervivencia de los organismos al correlacionar la mancha negra con los días que cada organismos fue observado en campo. También evaluaron la posible relación entre el área pigmentada negra y roja con aspectos de la calidad

del macho, tales como defensa de territorio, capacidad inmune, resistencia a parásitos y reserva de grasas. Ellos tampoco consideraron la detectabilidad imperfecta de los organismos. Por otro lado, al usar las proporciones de las áreas pigmentadas con respecto al tamaño total del ala en vez de los valores absolutos, no se considera la variación que puede haber entre organismos de distintos tamaños, es decir, no se consideran las relaciones alométricas que pudieran existir y que de hecho existen.

¿Por qué organismos con manchas negras mayores en las alas tienen una mayor probabilidad de supervivencia? Esto puede ser debido a que quizás el rasgo está funcionando como una señal de la condición del individuo.

Para poder determinar que esto es cierto habría que considerar las demás características propuestas por Warren *et al.* (2013) para que un rasgo sea un buen indicador de condición, además de la variabilidad y la hiperalometría encontrada. Por ejemplo, su expresión puede ser sensible o modulada por factores de estrés como carga parasitaria, enfermedades e infecciones y pobre nutrición (Warren *et al.*, 2013). Existen trabajos experimentales en otras especies que han probado esta relación. Los organismos en etapa larval que son sometidos a estrés alimenticio, es decir dietas deficientes, o retos inmunológicos como estrés parasitario, desarrollan una menor expresión del ornamento, es decir, manchas alares más pequeñas o tenues. Al contrario de los individuos controles que no son sometidos a estrés de ningún tipo (Hooper *et al.*, 1999; Contreras-Garduño *et al.*, 2008; Jiménez-Cortés *et al.*, 2012; Álvarez *et al.*, 2013).

Por otra parte, la pigmentación alar está vinculada con la respuesta inmunológica a patógenos y parásitos (Rantala *et al.*, 2000; Siva-Jothy, 2000; Córdoba-Aguilar, 2002; Córdoba-Aguilar *et al.*, 2003; Contreras-Garduño *et al.*, 2006, 2007). Es posible que exista una disyuntiva en la asignación de recursos o "trade off", ya que la melanina tiene un uso compartido para dos funciones, la coloración y la respuesta inmune (González-Santoyo y Córdoba Aguilar, 2012).

La pigmentación alar es usada en interacciones antagónicas entre machos rivales por la defensa de un territorio, en forma de despliegues aéreos (Córdoba-Aguilar y Cordero-Rivera, 2005), y se ha documentado ampliamente que en el género *Hetaerina* no es la excepción, (Véase p.e., Johnson, 1962, 1963; Bick y Sulzbach, 1966; Alcock, 1982, 1987; Eberhard, 1986; Córdoba-Aguilar, 1995; Grether, 1996a, 1996b; Lefevre y Muehter, 2004; Córdoba-Aguilar *et al.*, 2007). En estas batallas los contendientes podrían estar evaluando la condición del macho rival así como su capacidad energética, ya que se ha visto que en especies como *C. haemorrhoidalis*, *Paraphlebia zoe* y *H. americana*, la condición de macho territorial así como su éxito a la hora de defender su territorio está correlacionada positivamente con la pigmentación alar (Grether, 1996a, 1996b; Siva-Jothy, 1999; Córdoba-Aguilar, 2002; Contreras-Garduño *et al.*, 2006; Contreras-Garduño *et al.*, 2008; Munguía-Steyer *et al.*, 2010). La mancha negra estaría funcionando como un indicador de la capacidad o el potencial de los machos para retener un recurso, en este caso territorio, tal como proponen Koskimäki *et al.* (2004) que *C. virgo* hace al defender su territorio.

Para un odonato, el ser territorial puede ocasionar costos energéticos, riesgo de lesiones, pérdidas de oportunidad de forrajeo así como aumentar el riesgo de depredación (Suhonen *et al.*, 2008). También son más visibles a presas y depredadores (Grether y Grey, 1996). Sin embargo, los machos al defender un territorio, obtienen un espacio dónde tienen la prioridad de acceso a las hembras que llegan a él. Es por esto que aquellos machos que son capaces de cuidar un territorio tienen usualmente un mayor éxito de apareamiento, comparado con aquellos que son incapaces de asegurarse uno (Grether, 1996a, 1996b; Contreras-Garduño *et al.*, 2006). La territorialidad está relacionada con el tamaño del individuo, la reserva de grasas y masa muscular, aspectos que han mostrado también estar ligados a la pigmentación alar (Grether, 1996a, 1996b; Contreras-Garduño *et al.*, 2006; Serrano-Meneses *et al.*, 2007).

Grafen (1990a, 1990b) y Zahavi (1975, 1977), mencionan que una señal es honesta si es costosa. Para saber si la mancha negra en las alas de *H. titia* es costosa, se sugieren hacer manipulaciones experimentales, en las que se incrementa el tamaño del área pigmentada, de tal forma que ningún organismo podrá ser capaz de pagar los costos de portarla, así la supervivencia se verá afectada. No se puede asegurar con este trabajo correlativo que la pigmentación alar en esta especie es costosa. Sin embargo trabajos con manipulaciones experimentales realizados en especies de odonatos del mismo género como el de Barceló-Atilano (2013) sugieren esta relación.

¿Por qué la coloración roja no mostró tener relación con la supervivencia y resultó tener una relación hipoalométrica, contrario a lo ocurrido con la mancha negra?

Algunos trabajos han podido relacionar la coloración roja de la especie *H. americana* con aspectos de la calidad y/o condición de los machos (Grether, 1996a, 1996b; Contreras-Garduño *et al.*, 2006) Incluso se ha relacionado positivamente con la supervivencia (Barceló-Atilano, 2013). Esto nos haría pensar que en *H. titia* la mancha roja, tanto como la negra, proporcionan información de la calidad de los machos y estarían funcionando como una señal multicomponente, es decir, una señal, con diferentes aspectos que se emiten por medio de un mismo canal sensorial, en este caso visual (Hebets y Papaj, 2005; Hebets, 2011).

Las señales multicomponentes tienen la ventaja de que conllevan mucho más información de lo que tendría una señal unimodal, por ejemplo, identidad individual o de especies y calidad de los organismos (Hebets y Papaj, 2005), así estas señales podrían reducir la probabilidad de aparearse con una especie equivocada o identificar genuinamente una posible pareja o un rival (Stevens, 2013). Este tipo de señales, también afectan la honestidad del mensaje, pues si una señal contiene múltiples componentes, será más difícil de falsificar por posibles individuos tramposos ya que puede ser más costosa de producir y mantener (Krakauer y Jhontone, 1995; Hebets y Papaj, 2005).

Otro de los beneficios clave de las señales multicomponentes es que pueden involucrar redundancia, es decir que diferentes componentes podrían estar portando la misma información (Møller y Pomiankowski, 1993), así, las señales redundantes pueden incrementar la posibilidad de que la señal sea detectada e identificada, haciendo que el mensaje se transmita más eficazmente (Møller y Pomiankowski, 1993; Stevens, 2013). Nuestros resultados no parecen apuntar que la pigmentación roja y negra estén actuando como señales redundantes, ya que la mancha roja no parece estar comunicando la misma información que la mancha negra, al no mostrar relación con la supervivencia, es por ello que se deben analizar otras explicaciones.

Córdoba-Aguilar *et al.* (2007), trabajando con *H. titia*, reportan resultados similares a los nuestros, pues no encontraron relación alguna entre la mancha roja con ninguno de los aspectos de la calidad individual que ellos midieron: defensa de territorio, habilidad inmune, reserva de grasas, supervivencia y resistencia a parásitos. Ellos proponen que la pigmentación roja pudo haber perdido su valor adaptativo, el cual se mudó a la pigmentación negra. Esto es fácil de ver si se considera la posición filogenética de la especie dentro de la familia *Calopterygidae*, en especial con respecto a su género hermano *Calopteryx*. Gran parte de las especies de esta familia presentan una mancha roja en sus alas, de ahí su nombre común "*Rubyspot*", siendo *H. americana*, una especie basal en la filogenia. Sin embargo, la mancha negra sólo aparece en el género *Hetaerina* y *Calopteryx*, siendo éste último, más derivado que *H. titia*, de donde se traduce que la pigmentación negra es derivada y surgió después de la aparición de la mancha

roja como carácter ancestral (Véanse las filogenias de: Misof *et al.*, 2000; Outomuro *et al.*, 2013; Svensson y Waller, 2013). Si inicialmente la pigmentación roja representaban una señal de la calidad de los machos, al estar relacionada con algunos aspectos de ésta como demuestran algunos trabajos (Grether, 1996a, 1996b; Contreras-Garduño *et al.*, 2006, 2007; Álvarez *et al.*, 2013; Barceló-Atilano, 2013), esta función pudo haber recaído sobre la mancha negra cuando ésta surgió (Córdoba-Aguilar *et al.*, 2007), así, la mancha roja sería un remanente de presiones de selección pasadas (Candolin, 2003).

Lo anterior podría explicar porque la relación alométrica de la mancha roja con respecto del tamaño del ala fue negativa. Como Green (1992) indicó, la hipotalometría resultará si el beneficio neto de desarrollar caracteres de mayor tamaño aumenta más lentamente que el beneficio de invertir en el crecimiento total. Es decir, en donde se reporte el mayor beneficio al invertir un recurso ya sea en formar un carácter o el cuerpo, es donde la inversión será concentrada. En este caso, posiblemente al no haber un beneficio de aportar recursos a la formación de la mancha roja, estos se asignan a la formación del ala, dando lugar a que organismos más grandes presenten manchas menores en comparación con los individuos más pequeños.

Si esto es cierto, ¿por qué se ha mantenido la pigmentación roja?. Møller y Pomiankowski (1993) esbozan otras hipótesis, además de las señales redundantes, por las que algunos organismos pueden portar múltiples ornamentos:

La "*Hipótesis de los mensajes múltiples*" igualmente propuesta por Møller y Pomiankowski (1993) dice que los organismos podrían portar diferentes ornamentos que estén proporcionando cada uno, diferente información. Cada carácter podría señalar diferentes propiedades de la condición de un individuo. Quizá, como Córdoba-Aguilar *et al.* (2007) mencionan, la coloración roja podría tener alguna función que ha pasado desapercibida, además, de que podría no estar constituida de melanina, por lo que su función aún no es clara. En libélulas y caballitos del diablo, por ejemplo, las coloraciones amarillas, naranjas y rojas pueden deberse a un tipo de pigmentos llamados omocromos (Chapman, 1998; Futahashi, 2016) aunque Hooper *et al.* (1999) encontraron mediante análisis experimentales que la coloración naranja de la especie *Mnais costalis* puede ser constituida al menos en parte por melanina.

Badyaev y Hill (2000) mencionan que al no conocerse la estructura de los pigmentos que están dando lugar a una u otra coloración ni la posible combinación estructural de estos, estas coloraciones deberían ser consideradas como rasgos independientes. Mientras que Møller y Pomiankowski (1993) consideran también como dos ornamentos separados si presentan claramente características distintas, tal como lo han mostrado la coloración negra y roja en *H. titia*. A su vez, Grether *et al.* (2004), consideran que los parches de color deberían ser considerados como rasgos multicomponentes, ya que cada coloración debido a la estructura de sus pigmentos, puede haber evolucionado por una variedad de mecanismos diferentes y portar por lo tanto diferente información.

Por otra parte, la expresión de muchos de los caracteres sexuales dependen de las presiones de selección cambiantes en la dinámica temporal y espacial, es decir de las condiciones ambientales ecológicas cambiantes. Esto redundaría en cambios en los diferentes componentes de adecuación como la supervivencia, la fecundidad y el éxito reproductivo en general (Siepielski *et al.*, 2011). Es decir, la fuerza, la dirección y la forma de la selección sobre los rasgos sexuales puede diferir o cambiar en distintas temporadas o sitios (Cornwallis y Uller, 2010).

Existen algunos ejemplos en cuanto a dinámica temporal en los odonatos. En *H. americana* se han encontrado valores menores de supervivencia, melanización vía fenoloxidasa, reserva de grasas y proteínas en los meses de invierno (Córdoba-Aguilar *et al.*, 2009). También, cambia la proporción sexual y la densidad poblacional entre estaciones, así como la duración e intensidad de las interacciones entre machos, atribuido a una mayor disponibilidad de recursos en verano (Contreras-Garduño *et al.*, 2009).

En *H. titia*, diferentes expresiones de la pigmentación alar predominan en diferentes temporadas del año. Este polifenismo estacional es descrito en 2 fases, una "*temprana*", donde la pigmentación negra es menor, con predominancia de la coloración roja así como de las áreas hialinas y una fase "*tardía*", donde la pigmentación negra es la predominante. (Drury *et al.*, 2015). Debido a esto, las relaciones interespecíficas e intraespecíficas son muy complejas, ya que varían temporal y geográficamente (Grether *et al.*, 2015).

Estos cambios en el ambiente podrían contribuir al mantenimiento de rasgos multicomponentes. La "*Hipótesis de entornos fluctuantes*" (Bro-Jørgensen, 2010) supone que las condiciones ambientales cambiantes podrían influir en que algún carácter deje de señalar la condición o la calidad del organismo, por lo que se necesita de otro rasgo que señale de la calidad en condiciones ambientales diferentes, o como Møller y Pomiankowski (1993) señalaron en la "*Hipótesis de los mensajes múltiples*" los diferentes ornamentos podrían reflejar la condición en diferentes escalas o momentos de tiempo.

Por lo tanto, se podría pensar que la mancha roja pudiera ser una señal de la condición de los machos en ambientes con pocos recursos, mientras que en condiciones con abundancia de recursos, en la que todos los organismos pueden portar manchas rojas mayores, esta coloración deja de ser un rasgo fiable a la hora de evaluar la habilidad en combate, por lo que se requieren otras pistas que la mancha negra puede proporcionar.

En este trabajo hemos encontrado que en la especie *H. titia*, existe una gran variabilidad en la expresión de la pigmentación alar, así como una relación hiperalométrica entre la pigmentación negra y el tamaño del ala, con lo cual podemos pensar que la mancha negra es un indicador de la condición de los machos, ya que se observó una relación positiva entre la mancha negra de las alas con la probabilidad de supervivencia, más no así con la mancha roja.

Literatura Citada

- Abràmoff, M. D., Magalhães, P. J., y Ram, S. J. (2004). Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11: 36-42.
- Alcock, J. (1982). Post-copulatory mate guarding by males of the damselfly *Hetaerina vulnerata* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Animal Behaviour*, 30: 99-107.
- Alcock, J. (1987). The effects of experimental manipulation of resources on the behavior of two calopterygid damselflies that exhibit resource-defense polygyny. *Canadian Journal of Zoology*, 65: 2475-2482.
- Álvarez, H. A., Serrano-Meneses, M. A., Reyes-Márquez, I., Jiménez-Cortés, J. G., y Córdoba-Aguilar, A. (2013). Allometry of a sexual trait in relation to diet experience and alternative mating tactics in two rubyspot damselflies (Calopterygidae: *Hetaerina*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 108: 521-533.
- Amstrup, S. C., McDonald, T. L., y Manly, B. F. (Eds.). (2010). *Handbook of capture-recapture analysis*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Andersson, M. y Simmons, L. W. (2006). Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology & Evolution*, 21: 296-302.
- Badyaev, A. V., y Hill, G. E. (2000). Evolution of sexual dichromatism: contribution of carotenoid-versus melanin-based coloration. *Biological Journal of the Linnean Society*, 69: 153-172.
- Barceló-Atilano, A. (2013). Dimorfismo sexual, caracteres sexuales secundarios y supervivencia diferencial en la libélula de alas pigmentadas, *Hetaerina americana* (Fabricius, 1798)(Odonata, Calopterygidae). Tesis de licenciatura. Universidad de las Américas de Puebla. 58 pp.
- Berglund, A., Bisazza, A., y Pilastro, A. (1996). Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58: 385-399.
- Bick, G. H., y Sulzbach, D. (1966). Reproductive behaviour of the damselfly, *Hetaerina americana* (Fabricius)(Odonata: Calopterygidae). *Animal Behaviour*, 14: 156-158.

- Bro-Jørgensen, J. (2010). Dynamics of multiple signalling systems: animal communication in a world in flux. *Trends in Ecology & Evolution*, 25: 292-300.
- Candolin, U. (2003). The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews*, 78: 575-595.
- Cerenius, L., y Söderhäll, K. (2004). The prophenoloxidase-activating system in invertebrates. *Immunological Reviews*, 198: 116-126.
- Chapman, R. F. (1998). *The insects: structure and function*. Cambridge: Cambridge university press.
- Clutton-Brock, T. (2007). Sexual selection in males and females. *Science*, 318: 1882-1885.
- Contreras-Garduño, J., Buzatto, B. A., Serrano-Meneses, M. A., Nájera-Cordero, K., y Córdoba-Aguilar, A. (2008). The size of the red wing spot of the American rubyspot as a heightened condition-dependent ornament. *Behavioral Ecology*, 19: 724-732.
- Contreras-Garduño, J., Canales-Lazcano, J., Jimenez-Cortes, J. G., Juárez-Valdez, N., Lanz-Mendoza, H., y Córdoba-Aguilar, A. (2009). Spatial and temporal population differences in male density and condition in the American rubyspot, *Hetaerina americana* (Insecta: Calopterygidae). *Ecological Research*, 24: 21-29.
- Contreras-Garduño, J., Canales-Lazcano, J., y Córdoba-Aguilar, A. (2006). Wing pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in males of the rubyspot damselfly, *Hetaerina americana*. *Journal of Ethology*, 24: 165-173.
- Contreras-Garduño, J., Lanz-Mendoza, H., y Córdoba-Aguilar, A. (2007). The expression of a sexually selected trait correlates with different immune defense components and survival in males of the American rubyspot. *Journal of Insect Physiology*, 53: 612-621.
- Cordero-Rivera, A. (2002). Influencia de la selección sexual sobre el comportamiento reproductor de los Odonatos. En: Soler, M. (Ed.) *Evolución: la base de la biología* (pp. 497-507). España: Universidad de Vigo.
- Córdoba-Aguilar, A. (1995). Male territorial tactics in the damselfly *Hetaerina cruentata* (Rambur)(Odonata: Calopterygidae). *Odonatologica*, 24: 441-449.
- Córdoba-Aguilar, A. (2000). Reproductive behaviour in the territorial damselfly *Calopteryx haemorrhoidalis asturica* Ocharan (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 29: 295-305.

- Córdoba-Aguilar, A. (2002). Wing pigmentation in territorial male damselflies, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. *Animal Behaviour*, 63: 759-766.
- Córdoba-Aguilar, A., González-Tokman, D., Nava-Bolaños, Á., Cuevas-Yáñez, K., Rivas, M., y Nava-Sánchez, A. (2015). Female choice in damselflies and dragonflies. En: Peretti, A. V., y Aisenberg, A. (Ed.). *Cryptic Female Choice in Arthropods* (pp. 239-253). Springer, New York: Springer International Publishing.
- Córdoba-Aguilar, A., Jiménez-cortés, J. G., y Lanz-Mendoza, H. (2009). Seasonal variation in ornament expression, body size, energetic reserves, immune response, and survival in males of a territorial insect. *Ecological Entomology*, 34: 228-239.
- Córdoba-Aguilar, A., Leshner-Treviño, A. C., y Anderson, C. N. (2007). Sexual selection in *Hetaerina titia* males: a possible key species to understand the evolution of pigmentation in calopterygid damselflies (Odonata: Zygoptera). *Behaviour*, 144: 931-952.
- Córdoba-Aguilar, A., Salamanca-Ocaña, J. C., y Lopezaraiza, M. (2003). Female reproductive decisions and parasite burden in a calopterygid damselfly (Insecta: Odonata). *Animal Behaviour*, 66: 81-87.
- Córdoba-Aguilar, A., y Cordero-Rivera, A. (2005). Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): status of knowledge and research perspectives. *Neotropical Entomology*, 34: 861-879.
- Córdoba-Aguilar, A., y González-Tokman, D. M. (2014). The behavioral and physiological ecology of adult rubyspot damselflies (*Hetaerina*, Calopterygidae, Odonata). En: Naguib, M., Mitani, J. C., Simmons, L. W., Brockmann, H. J., Roper, T. J., Barrett, L., Healy, S. (Ed.). *Advances in the Study of Behavior*. (pp. 46, 311-341). Burlington: Academic Press.
- Córdoba-Aguilar, A., y Munguía-Steyer, R. (2013). The sicker sex: understanding male biases in parasitic infection, resource allocation and fitness. *PLoS ONE*, 8: e76246.
- Cornwallis, C. K., y Uller, T. (2010). Towards an evolutionary ecology of sexual traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 25: 145-152.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Drury, J. P., Anderson, C. N., y Grether, G. F. (2015). Seasonal polyphenism in wing coloration affects species recognition in rubyspot damselflies (*Hetaerina* spp.). *Journal of Evolutionary Biology*, 28: 1439-1452.

- Eberhard, W. G. (1986). Behavioral ecology of the tropical damselfly *Hetaerina macropus* Selys (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 15: 51-60.
- Emlen, D. J. (2008). The evolution of animal weapons. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39: 387-413.
- Futahashi, R. (2016). Color vision and color formation in dragonflies. *Current Opinion in Insect Science*, 17: 32-39.
- Getty, T. (1998). Handicap signalling: when fecundity and viability do not add up. *Animal Behaviour*, 56: 127-130.
- González-Santoyo, I., y Córdoba-Aguilar, A. (2012). Phenoloxidase: a key component of the insect immune system. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 142: 1-16.
- Gould, S. J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, 41: 587-638.
- Gould, S. J. (1974). The origin and function of 'bizarre' structures: antler size and skull size in the 'Irish Elk,' *Megaloceros giganteus*. *Evolution*, 28: 191-220.
- Grafen, A. (1990a). Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology*, 144: 517-546.
- Grafen, A. (1990b). Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *Journal of Theoretical Biology*, 144: 473-516.
- Green, A. J. (1992). Positive allometry is likely with mate choice, competitive display and other functions. *Animal Behaviour*, 43: 170-172.
- Grether, G. F. (1996a). Intrasexual competition alone favors a sexually dimorphic ornament in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. *Evolution*, 50: 1949-1957.
- Grether, G. F. (1996b). Sexual selection and survival selection on wing coloration and body size in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. *Evolution*, 50: 1939-1948.
- Grether, G. F., Drury, J. P., Berlin, E., y Anderson, C. N. (2015). The role of wing coloration in sex recognition and competitor recognition in rubyspot damselflies (*Hetaerina* spp.). *Ethology*, 121: 674-685.
- Grether, G. F., Kolluru, G. R., y Nersissian, K. (2004). Individual colour patches as multicomponent signals. *Biological Reviews*, 79: 583-610.

- Grether, G. F., y Grey, R. M. (1996). Novel cost of a sexually selected trait in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*: conspicuousness to prey. *Behavioral Ecology*, 7: 465-473.
- Gullan, P. J., y Cranston, P. S. (2010). *The insects: an outline of entomology*. Chichester: Wiley-Blackwell.
- Gutiérrez-García, G., y Ricker, M. (2011). Climate and climate change in the region of Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico): A statistical analysis. *Atmósfera*, 24: 347-373.
- Hebets, E. (2011). Current status and future directions of research in complex signaling. *Current Zoology*, 57: i-v
- Hebets, E. A., y Papaj, D. R. (2005). Complex signal function: developing a framework of testable hypotheses. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57: 197-214.
- Higashi, K. (1981). A description of territorial and reproductive behaviours in *Mnais pruinosa* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Faculty of Liberal Arts, Saga University*, 13: 123-140.
- Hilfert, D., y Rüppell, G. (1997). Early morning oviposition of dragonflies with low temperatures for male-avoidance (Odonata: Aeshnidae, Libellulidae). *Entomologia Generalis*, 21: 177-188.
- Hill, G. E. (2011). Condition-dependent traits as signals of the functionality of vital cellular processes. *Ecology Letters*, 14: 625-634.
- Hingle, A., Fowler, K., y Pomiankowski, A. (2001). Size-dependent mate preference in the stalk-eyed fly *Cyrtodiopsis dalmanni*. *Animal Behaviour*, 61: 589-595.
- Hooper, R. E., Tsubaki, Y., y Siva-Jothy, M. T. (1999). Expression of a costly, plastic secondary sexual trait is correlated with age and condition in a damselfly with two male morphs. *Physiological Entomology*, 24: 364-369.
- Huxley, J. S. (1932). *Problems of Relative Growth*. Methuen: London. (Re-impreso en 1972). New York: Dover Publications.
- Iguchi, Y. (1998). Horn Dimorphism of *Allomyrina diclwtoma septentrionalis*. *Annals of Entomology Society of America*, 91: 845-847.
- Jiménez-Cortés, J. G., Serrano-Meneses, M. A., y Córdoba-Aguilar, A. (2012). The effects of food shortage during larval development on adult body size, body mass, physiology and developmental time in a tropical damselfly. *Journal of Insect Physiology*, 58: 318-326.

- Johnson, C. (1962). A description of territorial behavior and a quantitative study of its function in males of *Hetaerina americana* (Fabricius)(Odonata: Agridae). *The Canadian Entomologist*, 94: 178-190.
- Johnson, C. (1963). Interspecific territoriality in *Hetaerina americana* (Fabricius) and *H. titia* (Drury)(Odonata: Calopterygidae) with a preliminary analysis of the wing color pattern variation. *The Canadian Entomologist*, 95: 575-582.
- Johnson, J. B., y Omland, K. S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 19: 101-108.
- Karino, K., Seki, N., y Chiba, M. (2004). Larval nutritional environment determines adult size in Japanese horned beetles *Allomyrina dichotoma*. *Ecological Research*, 19: 663-668.
- Klingenberg, C. P. (1996). Multivariate allometry. En: Marcus, L. F. (Ed.) *Advances in morphometrics* (pp. 23-49). Plenum, New York: Springer US.
- Koskimäki, J., Rantala, M. J., Taskinen, J., Tynkkynen, K., y Suhonen, J. (2004). Immunocompetence and resource holding potential in the damselfly, *Calopteryx virgo* L. *Behavioral Ecology*, 15: 169-173.
- Kotiaho, J. S. (2001). Costs of sexual traits: a mismatch between theoretical considerations and empirical evidence. *Biological Reviews*, 76: 365-376.
- Krakauer, D. C., y Johnstone, R. A. (1995). The evolution of exploitation and honesty in animal communication: a model using artificial neural networks. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 348: 355-361.
- Kuijper, B., Pen, I., y Weissing, F. J. (2012). A guide to sexual selection theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43: 287-311.
- Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J., y Anderson, D. R. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62: 67-118.
- Lefevre, K., y Muehter, V. (2004). Competition for mating resources in a territorial damselfly (Odonata: Calopterygidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 39: 159-165.
- Legendre, P. y Legendre, L. (1998). *Numerical Ecology*. 2nd English Edition. Amsterdam: Elsevier Science.
- Malo, A. F., Roldan, E. R., Garde, J., Soler, A. J., y Gomendio, M. (2005). Antlers honestly advertise sperm production and quality. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272: 149-157.

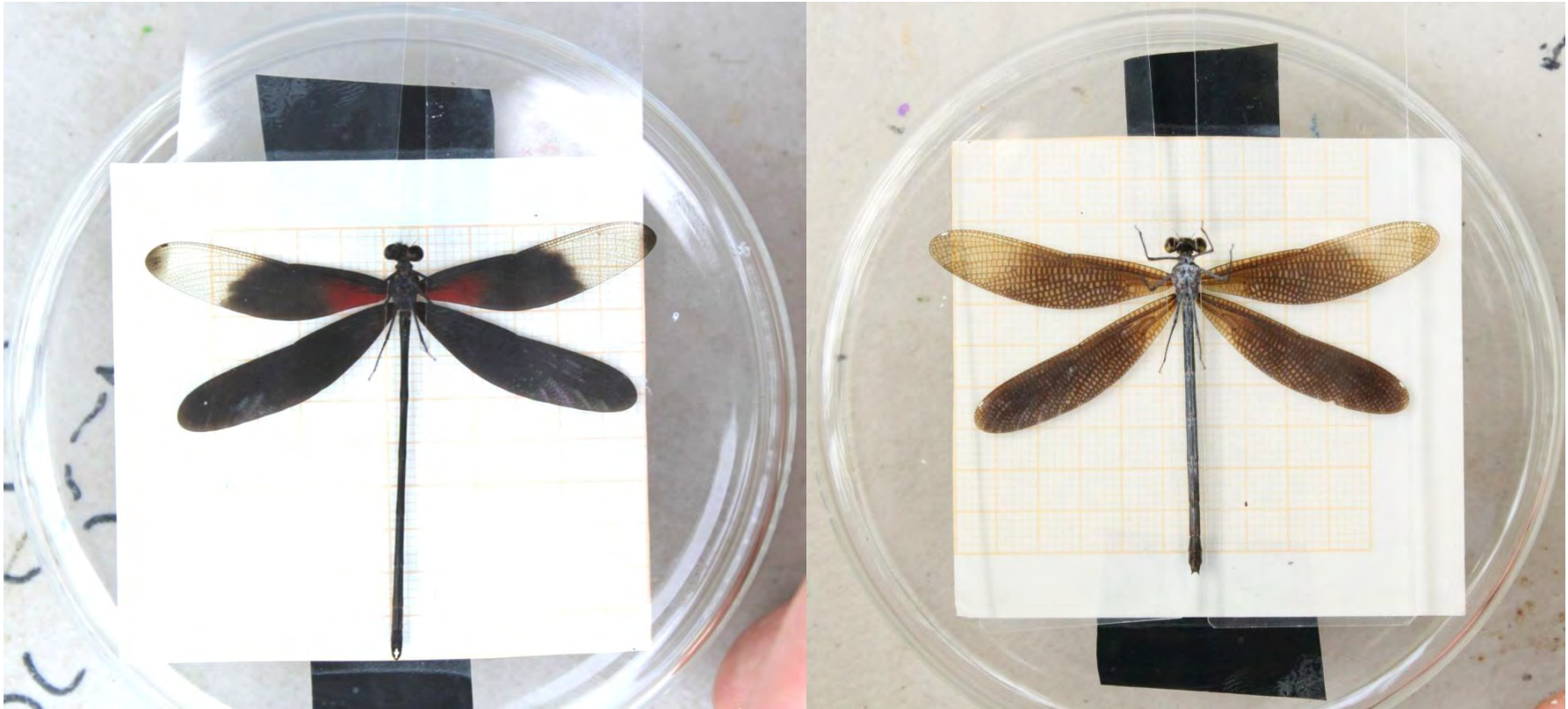
- Marden, J., Kramer, M., y Frisch, J. (1996). Age-related variation in body temperature, thermoregulation and activity in a thermally polymorphic dragonfly. *Journal of Experimental Biology*, 199: 529-535.
- May, M. L. (1979). Insect thermoregulation. *Annual Review of Entomology*, 24: 313-349.
- Misof, B., Anderson, C. L., y Hadrys, H. (2000). A phylogeny of the damselfly genus *Calopteryx* (Odonata) using mitochondrial 16S rDNA markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15: 5-14.
- Møller, A. P., y Pomiankowski, A. (1993). Why have birds got multiple sexual ornaments?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32: 167-176.
- Munguía-Steyer, R., Córdoba-Aguilar, A., y Romo-Beltrán, A. (2010). Do individuals in better condition survive for longer? Field survival estimates according to male alternative reproductive tactics and sex. *Journal of Evolutionary Biology*, 23: 175-184.
- Munguía-Steyer, R., y Macías-Ordóñez, R. (2007). Is it risky to be a father? Survival assessment depending on sex and parental status in the water bug *Abedus breviceps* using multistate modelling. *Canadian Journal of Zoology*, 85: 49-55.
- Norma-Rashid, Y. (1999). Behavioural ecology of *Tyriobapta torrida* Kirby at the breeding and resting sites (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 28: 139-150.
- Outomuro, D., Adams, D. C., y Johansson, F. (2013). The evolution of wing shape in ornamented-winged damselflies (Calopterygidae, Odonata). *Evolutionary Biology*, 40: 300-309.
- Petrie, M. (1988). Intraspecific variation in structures that display competitive ability: large animals invest relatively more. *Animal Behaviour*, 36: 1174-1179.
- Petrie, M. (1992). Are all secondary sexual display structures positively allometric and, if so, why?. *Animal Behaviour*, 43: 173-175.
- Plaistow, S., y Siva-Jothy, M. T. (1996). Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 263: 1233-1239.
- Pollock, K. H. y Alpizar-Jara, R. (2005) Classical open-population capture-recapture models. En: Amstrup, S.C., McDonald, T. L. y Manly B.F.J. (Ed)(2005). *Handbook of capture-recapture analysis*. (pp. 36-57). Princeton, NJ: Princeton University Press.

- Pryke, S. R., Andersson, S., y Lawes, M. J. (2001). Sexual selection of multiple handicaps in the red-collared widowbird: female choice of tail length but not carotenoid display. *Evolution*, 55: 1452-1463.
- R Core Development Team (2014). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rantala, M. J., Koskimäki, J., Taskinen, J., Tynkkynen, K., y Suhonen, J. (2000). Immunocompetence, developmental stability and wingspot size in the damselfly *Calopteryx splendens* L. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267: 2453-2457.
- Riley, P. A. (1997). Melanin. *The International Journal of Biochemistry y Cell Biology*, 29: 1235-1239.
- Rivas, M., Martínez-Meyer, E., Muñoz, J., y Córdoba-Aguilar, A. (2016). Body temperature regulation is associated with climatic and geographical variables but not wing pigmentation in two rubyspot damselflies (Odonata: Calopterygidae). *Physiological Entomology*. 41: 132–142.
- Rowe, L., y Houle, D. (1996). The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 263: 1415-1421.
- Royle, N. J., Metcalfe, N. B., y Lindström, J. (2006). Sexual selection, growth compensation and fast-start swimming performance in Green Swordtails, *Xiphophorus helleri*. *Functional Ecology*, 20: 662-669.
- Ryan, M. J., Akre, K. L., y Kirkpatrick, M. (2007). Mate choice. *Current Biology*, 17: R313-R316.
- Serrano-Meneses, M. A., Córdoba-Aguilar, A., Méndez, V., Layen, S. J., y Székely, T. (2007). Sexual size dimorphism in the American rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. *Animal Behaviour*, 73: 987-997.
- Siepielski, A. M., DiBattista, J. D., Evans, J. A., y Carlson, S. M. (2011). Differences in the temporal dynamics of phenotypic selection among fitness components in the wild. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278: 1572-1580.
- Simmons, L. W., y Tomkins, J. L. (1996). Sexual selection and the allometry of earwig forceps. *Evolutionary Ecology*, 10: 97-104.
- Siva-Jothy, M. T. (1999). Male wing pigmentation may affect reproductive success via female choice in a calopterygid damselfly (Zygoptera). *Behaviour*, 136: 1365-1377.

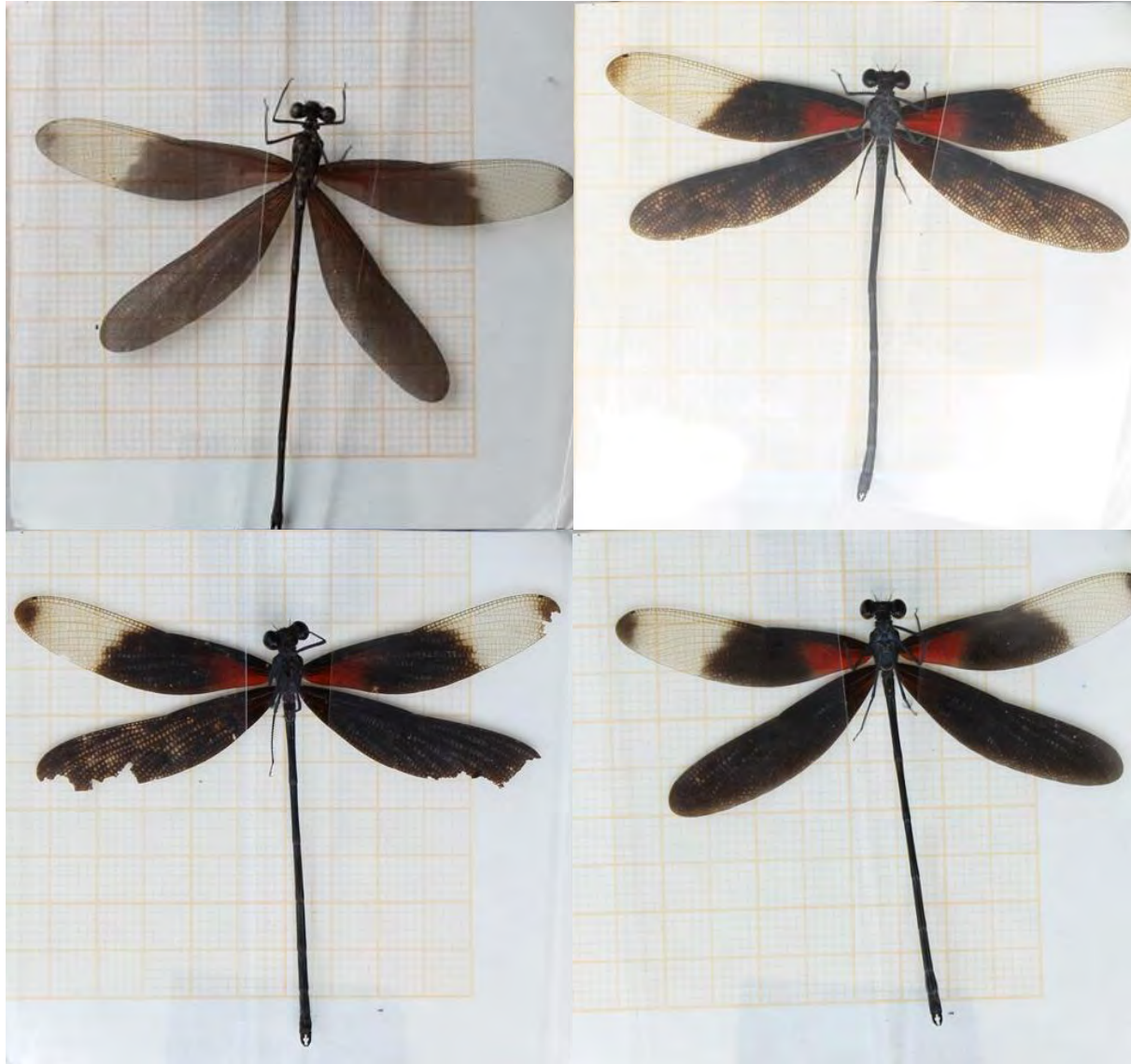
- Siva-Jothy, M. T. (2000). A mechanistic link between parasite resistance and expression of a sexually selected trait in a damselfly. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267: 2523-2527.
- Stevens, M. (2013). *Sensory Ecology, Behaviour, and Evolution*. Oxford: Oxford University Press
- Stuart-Fox, D. (2005). Deception and the origin of honest signals. *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 521-523.
- Suhonen, J., Rantala, M. J., y Honkavaara, J. (2008). Territoriality in odonates. En: Córdoba-Aguilar, A. (Ed.). *Dragonflies and damselflies: model organisms for ecological and evolutionary research* (pp. 203-218). Oxford: Oxford University Press.
- Svensson, E. I., y Friberg, M. (2007). Selective predation on wing morphology in sympatric damselflies. *The American Naturalist*, 170: 101-112.
- Svensson, E. I., y Waller, J. T. (2013). Ecology and sexual selection: evolution of wing pigmentation in calopterygid damselflies in relation to latitude, sexual dimorphism, and speciation. *The American Naturalist*, 182: E174-E195.
- Vanpé, C., Gaillard, J. M., Kjellander, P., Mysterud, A., Magnien, P., Delorme, D., y Hewison, A. M. (2007). Antler size provides an honest signal of male phenotypic quality in roe deer. *The American Naturalist*, 169: 481-493.
- Waage, J. K. (1973). Reproductive Behavior and Its Relation to Territoriality in *Calopteryx maculata* (Beauvois)(Odonata: Calopterygidae). *Behaviour*, 47: 240-256.
- Warren, I. A., Gotoh, H., Dworkin, I. M., Emlen, D. J., y Lavine, L. C. (2013). A general mechanism for conditional expression of exaggerated sexually-selected traits. *Bioessays*, 35: 889-899.
- Warton, D. I., Wright, I. J., Falster, D. S., y Westoby, M. (2006). Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81: 259-291.
- White, G. C., y Burnham, K. P. (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird study*, 46: S120-S139.
- Zahavi, A. (1975). Mate selection—a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53: 205-214.
- Zahavi, A. (1977). The cost of honesty: further remarks on the handicap principle. *Journal of Theoretical Biology*, 67: 603-605.
- Zuk, M. (2009). The sicker sex. *PLoS Pathog*, 5: e1000267.

Anexos

Anexo 1. Dimorfismo sexual en la especie *H. tita*. Izquierda, macho; derecha, hembra.



Anexo 2. Visualización de los criterios de inclusión y exclusión. Superior izquierda, macho teneral; superior derecha, macho senescente; Inferior izquierda macho, con lesiones; inferior derecha, macho joven usado en el estudio.



Anexo 3. Tabla completa de la selección de modelos que se pusieron a competir en el análisis de supervivencia.

Descripción del Modelo		QAICc	Δ QAICc	Peso QAICc	Parám.	Devianza
Componentes de Suervivencia Φ	Componentes de Recaptura p					
área negra + área alar	área alar + tiempo	1487.55	0	0.18	31	1422.60
área negra	área alar + tiempo	1487.59	0.04	0.18	30	1424.82
área negra + área al cuadrado	área alar + tiempo	1488.28	0.73	0.13	32	1421.13
área negra + área alar	área negra + área alar + tiempo	1488.72	1.16	0.10	32	1421.57
área alar + área negra al cuadrado	área alar + tiempo	1489.70	2.15	0.06	32	1422.55
área negra + área alar	área alar + área roja + tiempo	1489.74	2.19	0.06	32	1422.59
área negra al cuadrado	área alar + tiempo	1489.78	2.22	0.06	31	1424.82
{área negra + área alar	interacción área roja área alar	1490.13	2.58	0.05	33	1420.78
área negra + área alar	interacción área negra área alar + tiempo	1490.25	2.70	0.05	33	1420.90
área negra + área al cuadrado	área alar + tiempo	1490.73	3.18	0.04	32	1423.58
área negra + área alar	área negra + área roja + tiempo	1491.97	4.41	0.02	32	1424.81
área negra + área alar	área negra + tiempo	1491.99	4.43	0.02	31	1427.03
área negra	área negra + tiempo	1492.78	5.23	0.01	30	1430.01
área negra + área alar	interacción área negra área roja + tiempo	1494.13	6.58	0	33	1424.78
área negra + área alar	tiempo	1494.50	6.95	0	30	1431.74

Interacción área negra área alar	tiempo	1495.02	7.47	0	31	1430.06
área negra	tiempo	1495.17	7.62	0	29	1434.58
área negra + área alar	área roja + tiempo	1495.33	7.78	0	31	1430.37
área alar + área roja al cuadrado	área alar + tiempo	1495.54	7.99	0	32	1428.39
Constante	tiempo	1498.49	10.94	0	28	1440.08
interacción área negra área roja	tiempo	1499.25	11.69	0	31	1434.29
área roja	tiempo	1499.85	12.29	0	29	1439.26
área alar	tiempo	1500.12	12.57	0	29	1439.54
área roja + área alar	tiempo	1501.85	14.30	0	30	1439.09
interacción área roja área alar	tiempo	1503.91	16.35	0	31	1438.95
área negra + área alar	área alar	1522.23	34.68	0	5	1512.15
área negra	área alar	1522.30	34.74	0	4	1514.24
área negra + área alar	área roja + área alar	1523.62	36.07	0	6	1511.50
área negra + área alar	área negra + área alar	1524.20	36.65	0	6	1512.09
Tiempo	tiempo	1525.01	37.46	0	53	1410.18
Constante	área alar	1526.53	38.98	0	3	1520.50
área roja	área alar	1527.90	40.35	0	4	1519.85
área alar	área alar	1528.35	40.79	0	4	1520.29
área negra + área alar	área negra	1529.84	42.28	0	5	1519.76

área negra + área alar	constante	1530.19	42.64	0	4	1522.14
interacción área negra área alar	constante	1530.67	43.11	0	5	1520.58
área negra	área negra	1530.76	43.21	0	4	1522.71
área negra	constante	1531.03	43.48	0	3	1525.00
área roja + área alar	área roja + área alar	1531.36	43.81	0	6	1519.25
área negra + área roja	constante	1532.80	45.24	0	4	1524.74
área negra	área roja	1532.80	45.25	0	4	1524.75
interacción área negra área roja	constante	1534.81	47.26	0	5	1524.73
Constante	constante	1534.97	47.42	0	2	1530.96
área roja	constante	1536.14	48.59	0	3	1530.11
área alar	constante	1536.50	48.95	0	3	1530.47
Constante	área roja	1536.66	49.11	0	3	1530.63
área roja	área roja	1537.93	50.38	0	4	1529.88
área roja + área alar	constante	1538.03	50.47	0	4	1529.97
área negra interacción área alar	constante	1539.88	52.33	0	5	1529.80
Tiempo	constante	1553.20	65.64	0	26	1499.12
Tiempo	área negra	1553.43	65.88	0	27	1497.19