



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

**Respuestas conductuales de *Ischnura denticollis*,  
una especie polimórfica, ante cambios de  
temperatura**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

**Eduardo Ulises Castillo Pérez**



**DIRECTOR DE TESIS:**  
**Dra. Angela Nava Bolaños**

**CIUDAD UNIVERSITARIA, C.D.MX. 2018**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

1. Datos del alumno  
Castillo  
Pérez  
Eduardo Ulises  
5583400567  
Universidad Nacional Autónoma de  
México  
Biología  
310063115

2. Datos del tutor  
Dra.  
Angela  
Nava  
Bolaños

3. Datos del Sinodal 1  
M en C.  
Enrique  
González  
Soriano

4. Datos del Sinodal 2  
Dr.  
Alejandro  
Córdoba  
Aguilar

5. Datos del Sinodal 3  
Dr.  
Jesús Guillermo  
Jiménez  
Cortés

6. Datos del Sinodal 4  
Dr.  
Isaac  
González  
Santoyo

7. Datos del trabajo escrito

Respuestas conductuales de *Ischnura denticollis*, una especie polimórfica, ante cambios de temperatura.

47 p.

2018

*La selección natural crea un orden donde sólo había casualidad. Hace posible la formación de sistemas que de otra suerte serían altamente improbables. No hay nada que se le pueda comparar en cuanto a la sencillez e ingeniosidad de su funcionamiento: las constelaciones de genes aptas para el ambiente sobreviven más fácilmente y se reproducen con mayor frecuencia que las menos aptas. Y así como la satisfacción estética del artista y del espectador es lo que sirve de guía para la creación artística, así la supremacía de la vida sobre la muerte es el principio de la creación biológica.*

-Theodosius Dobzhansky-

*“Ser biólogo no es un trabajo; es elegir un estilo de vida”*

-Ernst Mayr-

## **Agradecimientos**

A mi país, a su gente trabajadora, a su biodiversidad y a su cultura.

A la UNAM por darme la dicha de poder aprender dentro y fuera de sus aulas.

A mi asesora, Dra. Angela Nava, por compartirme su conocimiento, por el apoyo en todo momento y por la confianza que ha depositado en mí. Por ser parte importante en mi formación como científico y por su paciencia a la hora de enseñarme. Por ser un excelente ser humano.

Al Dr. Alejandro Córdoba por todo el apoyo en el diseño experimental de la tesis, por sus consejos y por estar al pendiente de mis avances. Por demostrar que la ciencia debe disfrutarse y compartirse.

A todo el Laboratorio de Ecología de la Conducta de Artrópodos: Cata, Edday, Angie, Alice, Dave, Aldo, Monse, Iván, Anita, Ricardo, Laura y Kelly. Gracias por su amistad, por su apoyo en el trabajo de campo y por explicarme cosas que no entendía.

A Raúl Iván Martínez por el apoyo técnico durante la realización de mi tesis.

A mis sinodales: M. en C. Enrique González Soriano, Dr. Jesús Guillermo Jiménez Cortés, Dr. Isaac González Santoyo y Dr. Alejandro Córdoba Aguilar por la revisión y comentarios sobre mi trabajo escrito. Sus aportaciones fueron de vital importancia para que este trabajo pudiera concluirse con éxito.

A mis padres, Lalo y Chio, por todo el apoyo que me han dado siempre, por su amor y comprensión, por enseñarme a ser un buen ser humano. Gracias por enseñarme a valorar y apreciar la naturaleza, sin ustedes no hubiera podido llegar a este nivel, gracias por motivarme a seguir aprendiendo y a ser una persona crítica. Los amo infinitamente.

A mi hermano Atzin, quien ha sido mi compañero de travesuras, de muy buenos ratos y a quien me gusta compartirle un poco de lo que sé. Te amo carnal.

A Karen, por ser como mi hermana, por apoyarme y por todos los momentos divertidos cuando fuimos niños.

A mis tíos Elena y Arturo, por su apoyo en todo momento.

A mis primos Joskua, Chuy, Javi, Itzel y Juan quienes me han hecho muy feliz con sus ocurrencias, su apoyo y compañía.

A la familia Pérez y Correa que siempre estuvo al pendiente de mí y me apoyó cuando llegué a vivir a la Ciudad de México.

A mis amigos del CCH, que, aunque ya no los vea tan seguido, fueron una pieza importante: Pichus, Diana, Luis, Jessica, Dani Diaz, Magda, Jenny, Andrés, Alan, Jossie, Mayra, Rosa, Rossemmary, Lenin, Betty, Karina y a "La BEMPECK".

A las “cascabelitas” del CCH: Lety, Nara, Mariela, Lina y Luis, que a pesar de la distancia les guardo un gran cariño. Su amistad fue y será muy valiosa.

A mi gran amigo Irvin Alejandro por su buen sentido del humor y por su apoyo aún en la distancia. Te quiero.

Al “Colectivo Alebrijoso”, Frida, Pato, Ian, y a mis amigos cartoneros más viejos: Maetzi y Emiliano y, especialmente, a mi maestro y amigo Marcos Zenteno, quien me hizo encontrar en los alebrijes una manera de pasar un buen rato, de hacer buenas amistades y de explotar mi lado artístico.

A mi primera gran amiga de la Facultad de Ciencias: Jamilette, con quien siempre me divierto. Gracias por tu apoyo, te quiero.

A “La Familia”, Gaby, Nahui, Maru, Vero y Santiago. Quienes me han brindado muchos buenos ratos y me han apoyado en temas personales y académicos. Gracias por su amistad, los quiero. Larga vida a este grupo.

A Adriana y Aurea Sarabia, por ser unas excelentes personas y tratarme como parte de la familia.

A los “PPs”: Moyers, Vane Monti, Angel, Drake, Pao Rodríguez, Vic, Yulia, Sam y Karen. Gracias por todos los buenos ratos, por su apoyo en campo y por sus consejos. Que sean muchos años más de amistad. Los quiero.

A todas las demás personas de Ciencias con quienes pasé muy buenos ratos en las materias donde coincidimos o en los momentos de ocio: Vane Rincón, Paola, Lucero, Jenny, Monse, Diego, Scuish, Isra, Abril, Gustavo, Patraca, Oziel, “Las divinas”, Ray, Brenda Lo, Marina, Yoko, Joe, Pablo, Tere, Poncho, Laura Rodas, Tetsuya y Alma.

A Lidia, por ser tan maravillosa persona conmigo, por su cariño y su confianza. Por desvelarse conmigo en los días de experimentos. Por los buenos momentos juntos y por enseñarme a ser una mejor persona. Te adoro.

A las libélulas participes de mis experimentos; que este estudio sirva para que más gente se interese en la ecología de estos maravillosos insectos.

Gracias a todos los que han aportado su granito de arena en mi formación como científico y como persona.

Este estudio se realizó en el marco de los proyectos IN203115 y IN206618 (UNAM-DGAPA)

# ÍNDICE

## Contenido

<b>Resumen</b>	7
<b>1 Introducción</b>	9
1.1 Polimorfismo	9
1.2 Polimorfismo en el color limitado a las hembras en odonatos	11
1.3 Efectos de la temperatura sobre los odonatos polimórficos en el color	14
<b>2 Objetivo general</b>	15
2.1 Objetivos particulares	15
<b>3 Hipótesis</b>	16
<b>4 Predicciones</b>	16
<b>5 Materiales y métodos</b>	16
5.1 Zona de estudio	16
5.2 Especie de estudio	17
5.3 Monitoreo de la actividad de <i>Ischnura denticollis</i> en distintas temperaturas	19
5.4 Efecto del color en el tiempo para conseguir el vuelo	20
5.5 Sensibilidad a altas temperaturas	21
5.6 Análisis estadístico	22
<b>6 Resultados</b>	23
6.1 Actividad no sexual de <i>Ischnura denticollis</i> bajo distintas temperaturas y preferencia de microhábitat	23
6.2 Activación al vuelo	26
6.3 Supervivencia a altas temperaturas	26
<b>7 Discusión</b>	30
7.1 Polimorfismo, conductas de termorregulación y preferencia de microhábitat.	30
7.2 Polimorfismo y activación al vuelo	33
7.3 Polimorfismo y tolerancia a las altas temperaturas	35
7.4 Costos y beneficios entre polimorfismo y temperatura	36
7.5 Polimorfismo y cambio climático	37
<b>8 Conclusiones</b>	37
<b>9 Referencias</b>	39

## Resumen

El estudio del polimorfismo fenotípico ha sido de gran interés para los ecólogos evolutivos debido a su importancia en estudios de mantenimiento de la variación genética, selección e incluso especiación. Un ejemplo de este polimorfismo es el de color el cual está presente en varios grupos de animales, incluyendo a los odonatos. En varias especies de este grupo, el polimorfismo de color está limitado a las hembras y los morfos presentan variaciones en el color. Se ha hipotetizado que estas variaciones en el color pueden ser fundamentales para la absorción de la radiación solar. Este estudio tuvo como objetivo caracterizar las respuestas conductuales de importancia en la termorregulación y de supervivencia en libélulas de la especie *Ischnura denticollis* cuyo polimorfismo está limitado a las hembras. Uno de los morfos, el morfo ginocromo posee patrones de coloración oscuros y diferentes a los del macho mientras que el otro morfo, el androcromo, presenta patrones de coloración más claros, semejantes al macho. En este trabajo se documenta cómo la temperatura puede determinar, de manera diferencial entre los morfos, la actividad y preferencia de microhábitat de estos organismos. El color juega un papel importante, dado que, el morfo con la coloración más oscura (ginocromo) presenta una mayor actividad a menores temperaturas y una disminución de su actividad a las altas temperaturas como posible estrategia para evitar el sobrecalentamiento y encuentros no deseados con los machos. Sin embargo, el polimorfismo no tuvo un efecto en el tiempo que tardaron en alcanzar el vuelo ante un reto térmico de enfriamiento. Adicionalmente, las hembras androcromas tuvieron mayor tolerancia a las altas temperaturas (30, 35 y 40°C). Los



resultados de este estudio son apoyo empírico a la hipótesis de que la temperatura puede jugar un papel en el mantenimiento del polimorfismo al existir una diferencia en la tolerancia térmica y microhábitat de preferencia de los morfos.

## 1 Introducción

### 1.1 Polimorfismo

Podemos definir al polimorfismo como la presencia de dos o más variantes discontinuas comunes en una población natural (Passarge, 2007). El término polimorfismo se suele restringir al polimorfismo genético, que se refiere a la variación genética observada en las poblaciones de una especie, utilizando el término polifenismo para la variación no genética, por ejemplo, para las variaciones que se presentan a lo largo del desarrollo de un organismo o con la estacionalidad (González de Castro, 2006). El polimorfismo está ampliamente extendido en la naturaleza, desde bacterias hasta vertebrados (González de Castro, 2006) y puede ser observado a nivel del individuo completo (fenotipo), como en el pez guppy de Cumaná (*Poecilia reticulata*), el cual muestra una variación extrema en la coloración masculina (Alexander y Breden, 2004); en formas variantes de las proteínas como las estudiadas en *Drosophila pseudoobscura* (Lewontin y Hubby, 1966) y sustancias de grupos sanguíneos en humanos (polimorfismo bioquímico); en configuraciones morfológicas de los cromosomas (polimorfismo cromosómico) que está relacionado con el comportamiento social y plumaje en el gorrión de garganta blanca *Zonotrichia albicollis* (Thomas et al., 2008), o bien, a nivel de DNA en diferencias en los nucleótidos (polimorfismo de DNA) que en humanos ocurre una vez cada 1000 bases en el genoma (Passarge, 2007).

Un tipo particular de polimorfismo en el fenotipo es la variación polimórfica que se observa en los patrones de color, el cual ha sido un tema de interés para la ecología

evolutiva debido a su posible papel en la especiación (McKinnon y Pierotti, 2010) y en el mantenimiento de la variación genética (Gray y McKinnon, 2007; Ting et al., 2009). El polimorfismo en color fue originalmente definido como “la coexistencia en el mismo espacio y en el mismo hábitat de dos o más fenotipos distintos en una especie, genéticamente definidos, cuyas proporciones no pueden ser mantenidas por mutación recurrente” (Ford, 1945).

Las variaciones en el color, en general, pueden influir en el desempeño y la adecuación del individuo. Por ejemplo: a) jugando un papel importante en la elección de pareja, como en las mariposas *Heliconius* en donde las hembras se aparean de forma significativa como resultado de la divergencia en la preferencia de los machos por los patrones de coloración de las alas (Kronforst et al., 2006); b) como una señal de alerta, como sucede en las rana *Oophaga pumilio* en donde la coloración brillante es una señal aposemática para los posibles depredadores (Saporito et al., 2007); c) como camuflaje, por ejemplo, las arañas de la especie *Misumena vatia*, las cuales pueden cambiar su color como el de las flores donde forrajean y capturar sus presas (Chittka, 2001), d) protección física contra el desgaste y degradación bacteriana, como se encontró en las plumas oscuras de *Melospiza melodia morphna* las cuales tienen una mayor resistencia en comparación con las aves que presentan plumas claras (Burt e Ichida, 2004); e) protección fisiológica, como el daño oxidativo y defensa inmune (Stuart- Fox et al., 2017); y f) termorregulación, como en el camaleón saltamontes *Kosciuscola tristis* y en libélulas de varios géneros (por ejemplo, *Austrolestes*, *Diphlebia* y *Aeshna*) donde los machos se vuelven

rápidamente azules cuando sus cuerpos se calientan (e.g. *K. tristis*: temperatura corporal > 25°C) (Key y Day, 1954a,b; Veron, 1974; Sternberg, 1996).

### *1.2 Polimorfismo en el color limitado a las hembras en odonatos*

El polimorfismo de color es común en muchas especies de animales tanto vertebrados como invertebrados. De los polimorfismos en color limitados a las hembras que se han documentado, han sido reportados en aves, peces, lagartos e insectos como los lepidópteros y odonatos (Cordero, 1992; Hammers et al., 2009). En odonatos (i.e. libélulas y caballitos del diablo) el polimorfismo de color limitado a las hembras es común ya que se ha encontrado en 15 géneros (Corbet, 1999). En el género *Ischnura* el polimorfismo de color limitado a las hembras se ha descrito en varias especies (ej. 19 de las 19 especies estudiadas) (Robertson, 1985; Fincke et al., 2005) y se caracteriza porque normalmente se presentan dos o más morfos, aunque lo más común es que exista un morfo femenino llamado “androcromo”, el cual posee patrones de coloración brillantes que son casi idénticos a los machos y además pueden imitar el comportamiento del macho, mientras que el otro morfo femenino, “ginocromo”, es de un color más críptico y distinto al del macho.

Experimentos de cruce en varias especies de libélulas han encontrado que las proporciones fenotípicas son consistentes con la hipótesis de que el polimorfismo está controlado por la variación genética en un solo locus autosómico con la expresión limitada al sexo, en este caso, son las hembras las que muestran fenotipos discretos (Sánchez-Guillén et al., 2005). Dentro de los odonatos se sabe que el polimorfismo de color puede estar mediado por las densidades poblacionales,

que tiene implicaciones no solo morfológicas sino también conductuales y que presenta una segregación de tipo mendeliana, que es una estrategia que conlleva costos y beneficios en términos de adecuación para los organismos y que la expresión polimórfica se mantiene de generación en generación. Debido a esto, se han propuesto diferentes hipótesis para explicar la evolución de los polimorfismos de las hembras y difieren considerablemente en sus fundamentos teóricos (Joop et al. 2006) (ver Cuadro 1 sobre hipótesis de polimorfismo en odonatos).

Se ha propuesto que existen diferentes presiones selectivas que pueden favorecer la evolución del polimorfismo limitado a las hembras en Odonatos. Una de ellas es a) el apareamiento interespecífico (Johnson, 1975): se propuso que existía una ventaja para la hembra que imitaba al macho al tener menos apareamientos heteroespecíficos aunque tenía un mayor riesgo de depredación; b) depredación sesgada al sexo (Ohsaki, 1995): se documentó que las hembras no miméticas de las familias Papilionidae, Pieridae y Danaidae fueron atacadas con más frecuencia que los machos y hembras miméticas; c) protección de radiación solar (Cooper, 2010): en el caballito del diablo *Megalagrion calliphyala* la pigmentación roja se correlacionó con una capacidad antioxidante superior que puede proteger contra el daño UV y conferir un beneficio en hábitats expuestos; y d) el conflicto sexual sobre la tasa de apareamiento, que establece que existe una selección dependiente de la frecuencia negativa en donde el morfo menos común sufre un menor acoso masculino el cual puede ser muy costoso (Fincke, 2004; Hammers y Van Gossum, 2008; Svensson et al., 2009; Sánchez-Guillén et al., 2011).

**Cuadro 1. Hipótesis de mantenimiento del polimorfismo en odonatos, (modificada de Fincke 2004).**

<b>Hipótesis</b>	<b>Beneficio de imitar al macho</b>	<b>Costo morfo-específico</b>	<b>Fuente</b>
<b>(1) trade-offs de adecuación (aislamiento sexual versus depredación).</b>	Menos apareamientos interespecíficos.	Mayor costo de depredación.	Johson,1975.
<b>(2) Selección dependiente de la frecuencia negativa solo en androcromas.</b>	Dependiente de la frecuencia; menos apareamientos no deseados con conspecíficos.	Riesgo independiente de la frecuencia.	Robertson, 1985.
<b>(3) Selección denso-dependiente</b>	Menos apareamientos no deseados con conspecíficos a alta densidad.	Mayor fracaso de apareamiento a baja densidad.	Hinnekind, 1987.
<b>(4) Selección dependiente de la frecuencia negativa solo en androcromas.</b>	Menos apareamientos no deseados con conspecíficos a baja frecuencia.	Más apareamientos no deseados para hembras androcromas a alta frecuencia.	Sherratt, 2001.
<b>Hipótesis</b>	<b>Beneficio para el morfo raro</b>	<b>Costo para el morfo común</b>	<b>Fuente</b>
<b>(5) Selección dependiente de la frecuencia negativa en ambos morfos.</b>	Menor acoso (por machos conespecíficos y heteroespecíficos).	Acoso dependiente de la detección positiva.	Miller y Fincke, 1999; Fincke, 2004.

### *1.3 Efectos de la temperatura sobre los odonatos polimórficos en el color*

En organismos ectotermos, como las libélulas, la temperatura puede jugar un papel crucial (Corbet, 1999) debido a que afecta directamente su desarrollo, supervivencia y el rango de distribución (Bale et al., 2002). La variación de factores ambientales, como la temperatura, puede ser importante para la variación en las frecuencias de los morfos (Hammers y Van Gossum, 2008). Las diferencias fenotípicas entre machos y los morfos femeninos pueden afectar las tasas de calentamiento, la temperatura corporal y, en última instancia, la actividad aérea (Bots et al., 2008). Alcanzar las temperaturas corporales adecuadas para la actividad puede basarse en propiedades fenotípicas como el color (Bots et al., 2008), el cual puede ayudar a regular la temperatura corporal. Sin embargo, el color solo afecta la cantidad de radiación solar absorbida, mientras que todos los tejidos biológicos absorben la radiación de otras fuentes, como la radiación térmica del aire, suelo y otros objetos, independientes del color (Stuart-Fox et al., 2017). Bouton et al. (2011) sugirieron que una fuerza de selección natural que puede potencialmente afectar diferencialmente a los morfos de caballitos del diablo es la temperatura ambiental. Se ha reportado que odonatos de colores oscuros pueden estar activos a temperaturas más frías, permitiéndoles acumular más recursos o incrementar su éxito de apareamiento (Willmer, 1991). Estas adecuaciones de los organismos también se han documentado en estudios a gran escala geográfica como el de Zeuss et al. (2014) y (Pinkert et al., 2017), quienes tomaron medidas del área, color del cuerpo y alas en especies de mariposas y libélulas europeas. En dichos estudios encontraron que los insectos con coloración oscura son favorecidos en climas fríos

y organismos con coloración más clara en climas cálidos, debido a que una coloración oscura permite absorber la radiación solar de una forma más eficiente en el frío y, por otro lado, una coloración clara permite reflejar de una manera más eficiente la radiación solar y evitar sobrecalentamiento. Esta adaptación al clima modela los patrones biogeográficos de la distribución de las especies.

La temperatura ambiental es de gran importancia para el desempeño de los organismos ectotermos como los odonatos. Existe evidencia de que el color puede afectar la temperatura interna de los animales y se han discutido escenarios de cómo las variaciones en la temperatura podrían afectar diferencialmente a morfos oscuros y claros en algunas especies animales (Roulin, 2014). Sin embargo, no existen trabajos donde se evalúe el efecto de las variaciones en la temperatura en la conducta y supervivencia en las especies con polimorfismo limitado a las hembras.

## **2 Objetivo general**

Caracterizar las respuestas conductuales y la supervivencia en la libélula *Ischnura denticollis*, una especie con hembras polimórficas, ante cambios de temperatura.

### **2.1 Objetivos particulares**

- Caracterizar las respuestas conductuales de importancia en la termorregulación ante diferentes temperaturas.
- Determinar la importancia del color en la ganancia de calor para alcanzar el vuelo.
- Estudiar el efecto de los cambios de temperatura en la supervivencia.



### **3 Hipótesis**

Las hembras de las libélulas de la especie *I. denticollis* responderán de manera diferencial a cambios de temperatura debido a sus diferencias polimórficas, lo cual tendrá implicaciones en algunos aspectos de la adecuación.

### **4 Predicciones**

- Al observar las conductas de importancia en la termorregulación, las hembras de morfo androcromo y los machos presentarán mayor actividad a mayor temperatura, mientras que hembras oscuras (morfo ginocromo) presentarán menor actividad a mayor temperatura.
- Las hembras oscuras (morfo ginocromo) comenzarán el vuelo en un menor tiempo debido a su coloración oscura ante una temperatura ambiental óptima.
- Machos y hembras claras (morfo androcromo) tendrán una mayor supervivencia a las altas temperaturas.

### **5 Materiales y métodos**

#### *5.1 Zona de estudio*

El estudio se llevó a cabo en la Cantera Oriente (CO) de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel en la Ciudad de México. Este lugar cuenta con un clima templado subhúmedo, con una precipitación promedio anual de 833 mm y una

temperatura anual de 15.6 °C. La época de lluvias es de junio a octubre y la de secas de noviembre a mayo (García-Villar y Ríos-Casanova, 2015).

## 5.2 Especie de estudio

*Ischnura denticollis* es la especie más pequeña de la REPSA, de acuerdo con González Soriano y Barba (2009). Los machos de *I. denticollis* tienen una longitud total de 22-26 mm y las hembras de 23-26 mm. El dorso del tórax del macho es de color oscuro con reflejos verde metálico (figura 1). Existe polimorfismo limitado a las hembras: un morfo es muy parecido al macho en color (de ahora en adelante, “hembra androcroma o HA”, figura 2) e imita bastante bien su comportamiento (Córdoba-Aguilar, 1992) y el otro morfo que tiene una coloración más grisácea u oscura (de ahora en adelante, “hembra ginocroma o HG”, figura 3). En la CO, los individuos de ambos sexos y edades son observados entre los pastos emergentes de la orilla de los cuerpos de agua (González-Soriano y Barba, 2009).

**Fotografías de *Ischnura denticollis***



**Figura1. Macho**



**Figura 2. Hembra androcroma**



**Figura 3. Hembra ginocroma**

### *5.3 Monitoreo de la actividad de *Ischnura denticollis* en distintas temperaturas*

Las observaciones y la toma de la temperatura ambiental se llevaron a cabo entre el 16 de agosto y el 9 de septiembre de 2016. Para la temperatura se utilizó una data logger marca HOBO®. El monitoreo de la actividad consistió en caminar por las orillas de los tres lagos principales y una vez localizado un individuo (al azar), se colocó el data logger cerca del individuo (aproximadamente 10 cm) para tener registro de la temperatura ambiental en torno a cada individuo observado y se registró por cinco minutos la frecuencia de las conductas de: forrajeo (cuando se observó a un individuo capturar una presa), vuelo (vuelos cortos de un pasto a otro), pelea (persecución de un individuo a otro), balanceo abdominal (movimiento abdominal de arriba hacia abajo, “abdominal bobbing”, Bick y Bick, 1963), aleteo (movimiento rápido de las alas cuando el individuo estaba perchado), percha (organismo posado en una planta), intento de tándem (macho intenta tomar la hembra por el cuello) y cópula (contacto genital). Al final de cada observación se marcaba al individuo para evitar datos de observaciones de un mismo organismo, lo cual podría sesgar el muestreo. Las conductas de vuelos cortos y el balanceo abdominal fueron las que se tomaron en cuenta para los análisis estadísticos debido a que son conductas de importancia en la termorregulación. Por ejemplo, los vuelos indican que el organismo ha alcanzado la temperatura suficiente para emprender el vuelo y además le permite llegar a nuevos microhábitats en donde la cantidad de incidencia de luz solar cambia (Corbet, 1962). Mientras que el balanceo abdominal es una conducta que al igual que el vuelo, puede favorecer la modificación de la temperatura corporal del organismo, tal como sucede en pequeños perchadores,

que al ajustar su postura, evitan la pérdida de calor (Corbet y May, 2008). Estos movimientos fueron realizados comúnmente cuando la temperatura fue favorable (observación personal).

#### *5.4 Efecto del color en el tiempo para conseguir el vuelo*

En este experimento se midió el tiempo en el que los organismos comenzaron el vuelo después de disminuir su temperatura corporal al ser expuestos a bajas temperaturas. El vuelo fue considerado ya que indica que el organismo ha alcanzado una temperatura óptima para realizar sus actividades. Individuos adultos de cada morfo, androcromo (n=34), ginocromo (n=34) y machos adultos (n=35), fueron colectados en las instalaciones de la CO entre las 10:00 y 11:00 hrs. Posteriormente, fueron marcados y puestos en tubos de ensayo de plástico con un poco de agua y un palillo para que pudieran sostenerse. Posteriormente, se introdujeron a una hielera que contenía cubos de hielo y donde se aseguraba con un termómetro que la temperatura se mantuviera a 10° C, dicha temperatura era la mínima que alcanzaba la hielera y en donde se observó que los organismos dejaron de estar activos después de media hora. Entonces, en el mismo sitio donde fueron colectados y a una temperatura ambiente, la cual se procuró que fuera la misma en todos los casos (cielo despejado y zona abierta), cada individuo fue sacado del tubo por el mismo manipulador sujetando con ayuda de unas pinzas el palillo donde se sostenían las libélulas, posteriormente, se les colocó en el pasto y se registró el tiempo total desde que el organismo fue sacado del tubo hasta que comenzó a volar. La temperatura ambiental y la de la hielera fue monitoreada con ayuda de una termocupla marca Fluke®.

### *5.5 Sensibilidad a altas temperaturas*

La respuesta de los organismos polimórficos a altas temperaturas ha sido poco explorada en odonatos, por ello, se realizó un experimento donde se sometió a estrés térmico a los dos morfos femeninos y a los machos, y se registró su supervivencia. El experimento fue realizado entre el 25 de octubre de 2017 al 16 de noviembre de 2017 en condiciones de laboratorio. Del sitio de estudio (CO), se colectaron individuos adultos de cada morfo femenino y machos, entre las 10:00 am y 11:00 hrs., los cuales fueron depositados en tubos de ensayo de plástico con un poco de agua y con un palillo. Posteriormente los individuos fueron trasladados al laboratorio en una hielera a temperatura ambiente y puestos en gradillas para las pruebas de sensibilidad a las altas temperaturas, el tiempo de traslado desde el sitio de captura al laboratorio fue de 30 minutos. El experimento consistió en poner a diferentes grupos conformados por 30 organismos de cada morfo femenino y a los machos en una cámara ambiental marca Conviron® en diferentes tratamientos de temperatura: el primer grupo a 30, el segundo a 35 y el tercero a 40 °C, todos con humedad al 70%. Cada 30 minutos se registró la supervivencia hasta que el último organismo murió. Todas las observaciones y registros fueron realizados por el mismo manipulador. Se consideró a un organismo como muerto cuando no realizó ningún movimiento después de que se le realizó un pequeño estímulo con un alambre delgado y sin punta. Cada tratamiento fue realizado en días distintos. Una vez terminado el experimento, los organismos se depositaron en microtubos de propileno con alcohol al 90%.

## 5.6 Análisis estadístico

Para conocer si existía una relación entre la conducta de *I. denticollis* y la temperatura, y además si había una diferencia entre sexos y morfos, se realizaron modelos lineales generalizados con distribución Poisson debido a que cada observación fue un conteo (Salinas-Rodríguez et al., 2009). Se hicieron tres modelos en donde se compararon HG con HA, machos con HG, y machos con HA. En dichos modelos la conducta fue la variable de respuesta en función de la temperatura y el morfo, así como la interacción entre ellas.

Para conocer si el color del morfo tenía un efecto sobre el tiempo en el cual las libélulas comienzan a volar después de ser sometidas a una temperatura por debajo del óptimo, se realizó un modelo lineal generalizado con distribución normal. En dicho modelo, el tiempo, el cual fue medido desde que el organismo fue sacado del tubo hasta que comenzó a volar, fue la variable de respuesta en función del morfo y la temperatura ambiental (momento en el que se realizó el experimento) como variables explicativas, así como la interacción entre ellas.

Para determinar si existían diferencias en la vulnerabilidad de los morfos a morir en tres diferentes temperaturas, se realizó un modelo lineal generalizado mixto con distribución binomial el cual permite analizar diferentes tipos de variables de respuesta. En dicho modelo se utilizó la proporción de la supervivencia como variable de respuesta en función del morfo y la temperatura (30, 35 y 40°C) como variables explicativas y la interacción entre ellas y el tiempo como factor aleatorio debido a que colocamos varios individuos por tratamiento de temperatura y por

morfo. Posteriormente se hizo una prueba post hoc para hacer comparaciones múltiples entre las variables significativas, las cuales fueron el morfo y el tratamiento de temperatura (30, 35 y 40°C).

Todos los análisis estadísticos se realizaron en el programa RStudio (R Core Team, 2017).

## **6 Resultados**

### *6.1 Actividad no sexual de *Ischnura denticollis* bajo distintas temperaturas y preferencia de microhábitat*

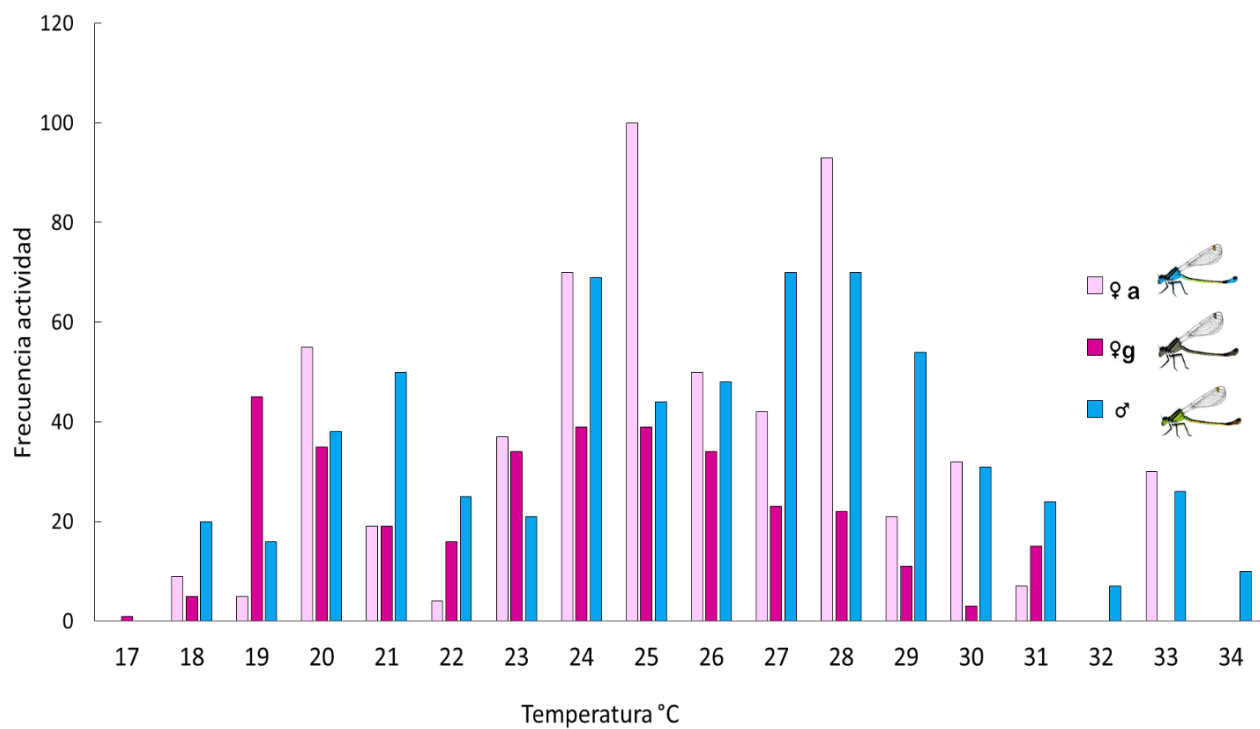
Se realizaron un total de 256 observaciones que correspondieron a 112 machos, 83 hembras androcromas (HA) y 62 hembras ginocromas (HG), existiendo diferencias en la frecuencia y temperatura de actividad. Las temperaturas registradas durante el periodo de estudio (16 de agosto al 9 de septiembre de 2016) fueron: temperatura máxima de 34.2°C y temperatura mínima de 13.4°C.

A partir de los 17.4°C, algunas HG empezaron su actividad que consistió en vuelos cortos principalmente y se les observó comúnmente ocultas en la vegetación. Cuando la temperatura alcanzó los 31.6°C ya no se observó actividad de HG. Por otro lado, las hembras androcromas comenzaron a realizar vuelos cortos a partir de los 18°C y no se observó actividad después de los 33.1°C. Con base en observaciones personales, no mostraron preferencia por un determinado sitio ya que estuvieron presentes tanto en sitios abiertos y cerrados. Por otro lado, los machos comenzaron su actividad a los 18.48°C y se les observó realizando vuelos cortos en áreas abiertas y cerradas. Cuando en campo la temperatura superó los



34.2 °C no se registró actividad de machos, HA o HG. Las actividades más comunes, y que además de están relacionadas con termorregulación, fueron los vuelos cortos y el balanceo abdominal. La frecuencia de todas estas conductas entre sexos y morfos a diferentes temperaturas se resume en la figura 4.

Existió una diferencia significativa entre la actividad de los machos y hembras androcromas ( $\chi^2=5.683$ ,  $p= 0.017$ ) a diferentes temperaturas. Sin embargo, la actividad de hembras androcromas y ginocromas no fueron diferentes ( $\chi^2=1.08$ ,  $p= 0.29$ ) aunque sí entre machos y hembras ginocromas ( $\chi^2=7.94$ ,  $p=0.004$ ).



**Figura 4.** Actividad de las hembras androcromas, hembras ginocromas y los machos a diferentes temperaturas.

Respecto a la preferencia de microhábitat, con base en observaciones personales y en los datos obtenidos de los registros de conducta y temperatura, se encontró que HG tienden a estar en mayor porcentaje en el lago 1, el cual tuvo una menor temperatura promedio y en donde se observó una menor cantidad de machos, por el contrario, en el lago 3 con una temperatura promedio más alta y una mayor cantidad de machos, hubo una menor cantidad de HG. HA estuvieron presentes en porcentajes similares en los tres lagos. Dichos resultados se resumen en el cuadro 2.

Lugar	Temperatura promedio (C°)	Morfo	Porcentaje
Lago 1	23	Androcromas	32%
		Ginocromas	35%
		Machos	33%
Lago 2	25.1	Androcromas	38%
		Ginocromas	26%
		Machos	36%
Lago 3	26	Androcromas	27%
		Ginocromas	16%
		Machos	57%

**Cuadro 2. Porcentaje de individuos registrados por lago.**

## 6.2 Activación al vuelo

Las HG tardaron más tiempo en promedio para empezar a volar con 56.2 s, mientras que HA tardaron 52.82 s y los machos 51.9 s (Figura 5), sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre morfos y sexos ( $F=0.6475$ ,  $p=0.52$ ) ni entre la interacción del morfo y la temperatura ( $F=1.5078$ ,  $p=0.22$ ).

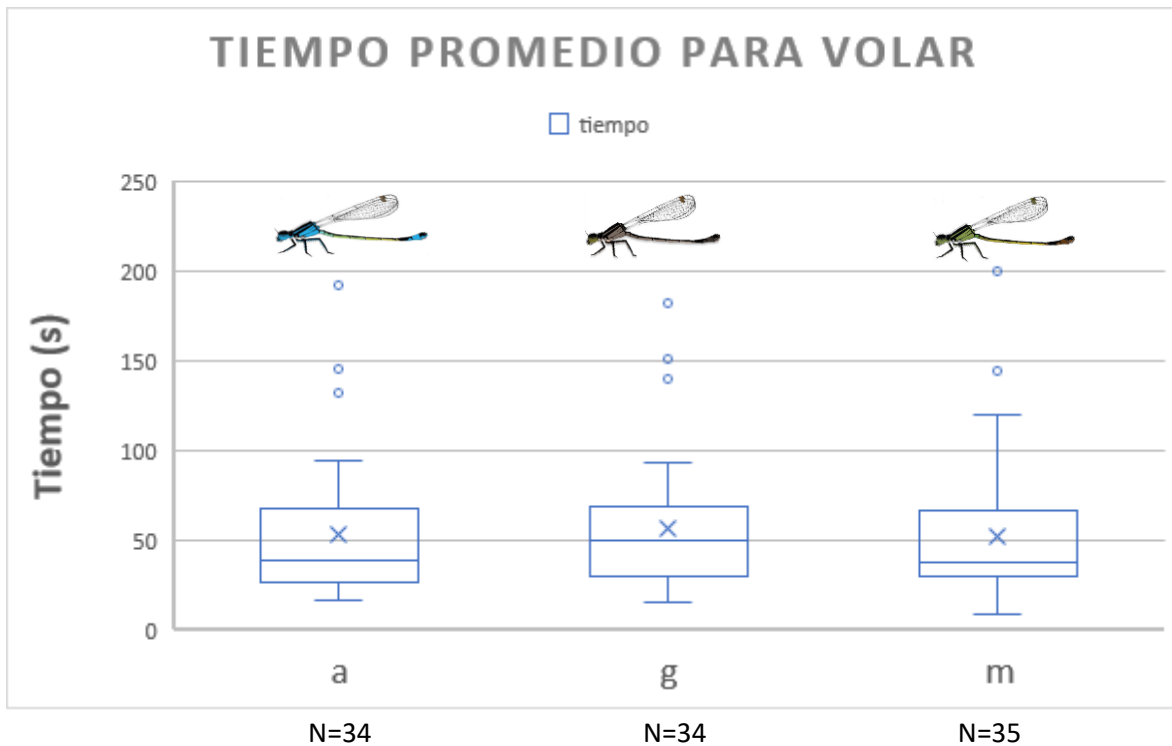
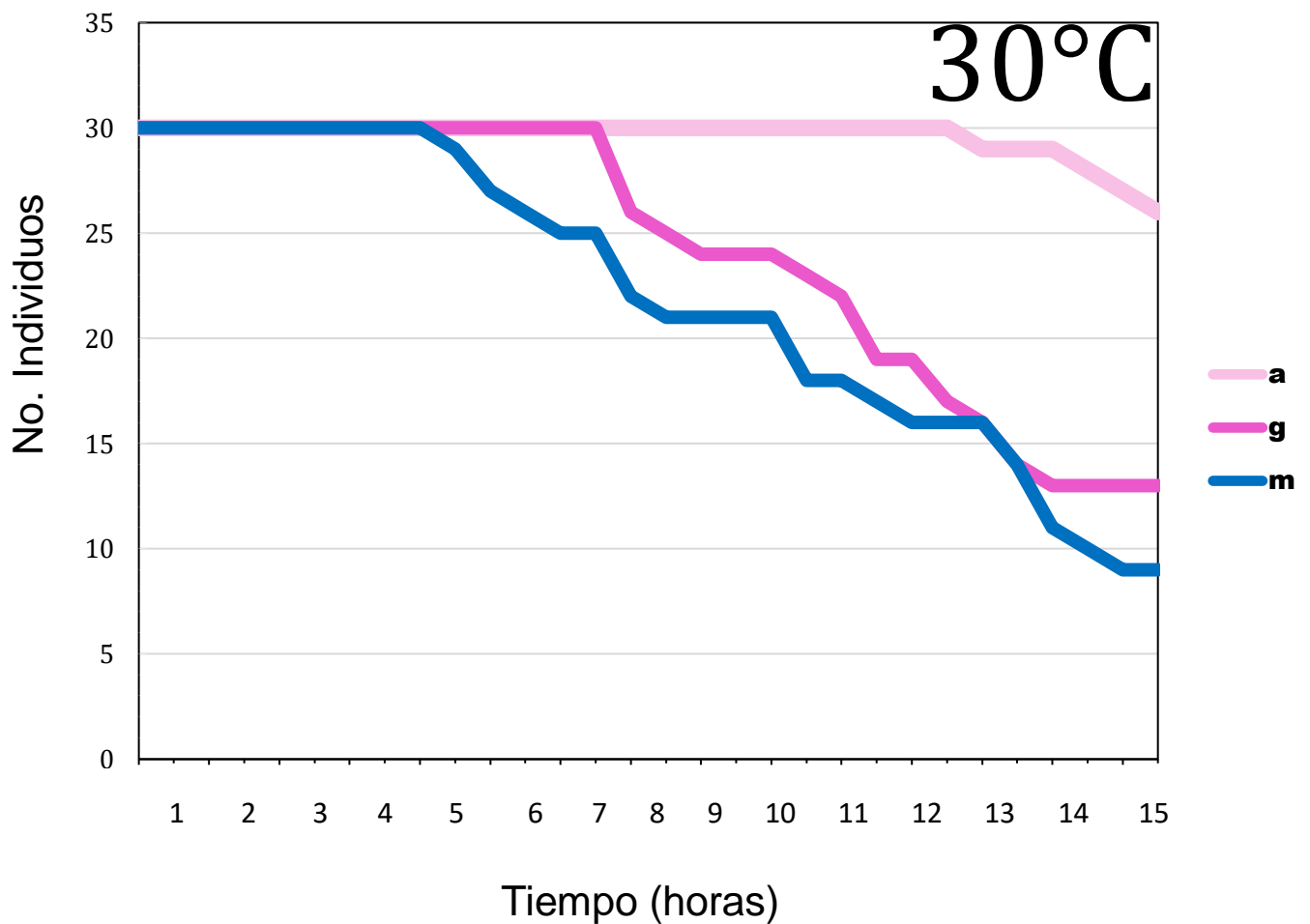


Figura 5. Tiempo promedio de inicio de vuelo.

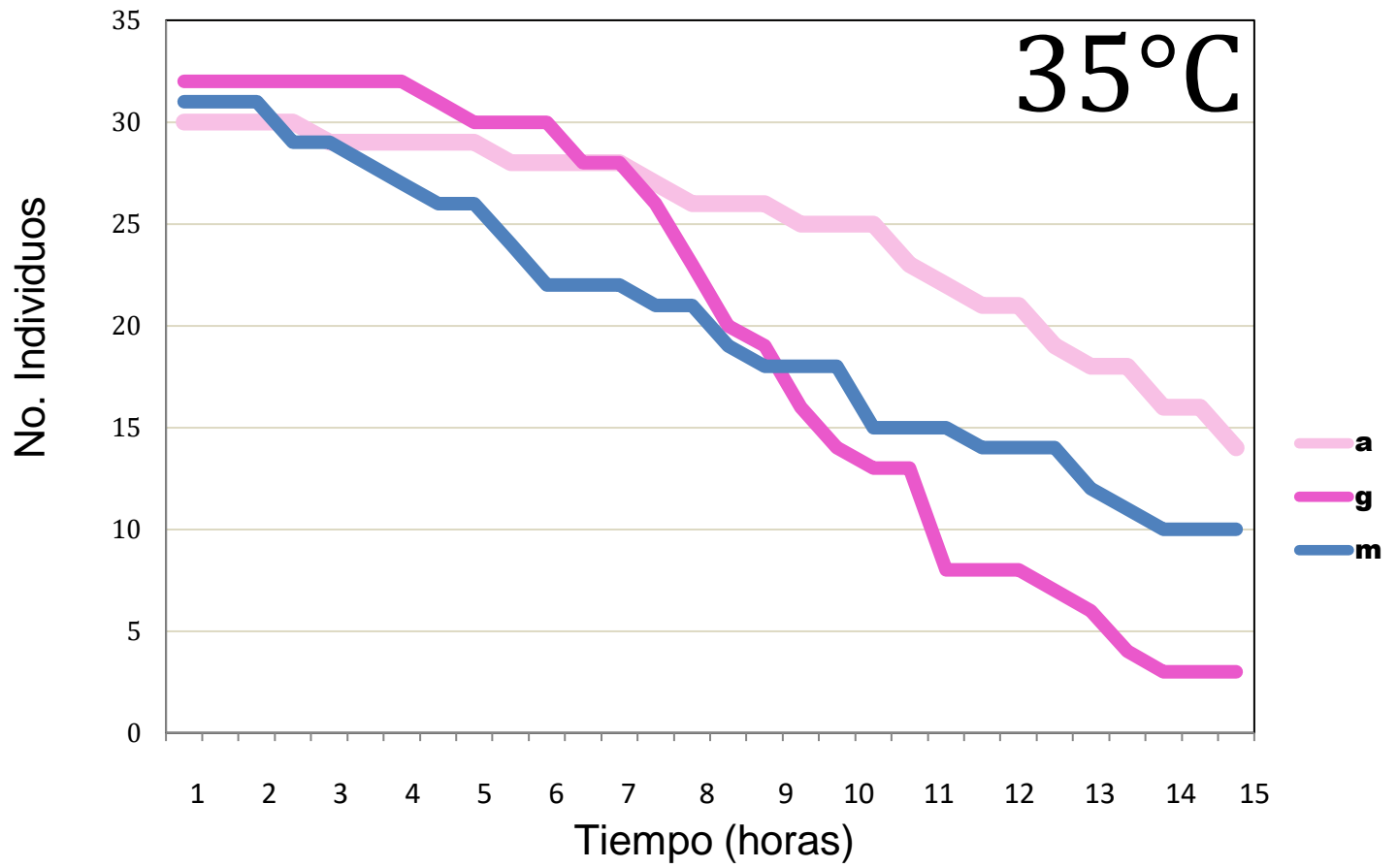
## 6.3 Supervivencia a altas temperaturas

HA registraron una mayor tolerancia a todas las temperaturas (30, 35 y 40 °C) en las primeras 15 horas del experimento. Sin embargo, machos y HG fueron más vulnerables, ya que empezaron a morir primero. El modelo que nos permitió

determinar su vulnerabilidad arrojó un resultado significativo ( $p < 0.05$ ). Al realizar una prueba post hoc para hacer comparaciones múltiples entre las variables significativas, se encontró que la supervivencia de las hembras androcromas fue significativamente mayor con respecto a los machos ( $z = -6.959$ ,  $p < 0.05$ ) y con respecto a las hembras ginocromas ( $z = -6.001$ ,  $p < 0.05$ ). Entre machos y hembras ginocromas no se encontraron diferencias significativas ( $z = -1.098$ ,  $p = 0.18$ ).



**Figura 6.** Supervivencia de *Ischnura denticollis* a 30 °C.



**Figura 7.** Supervivencia de *I. denticollis* a 35°C.

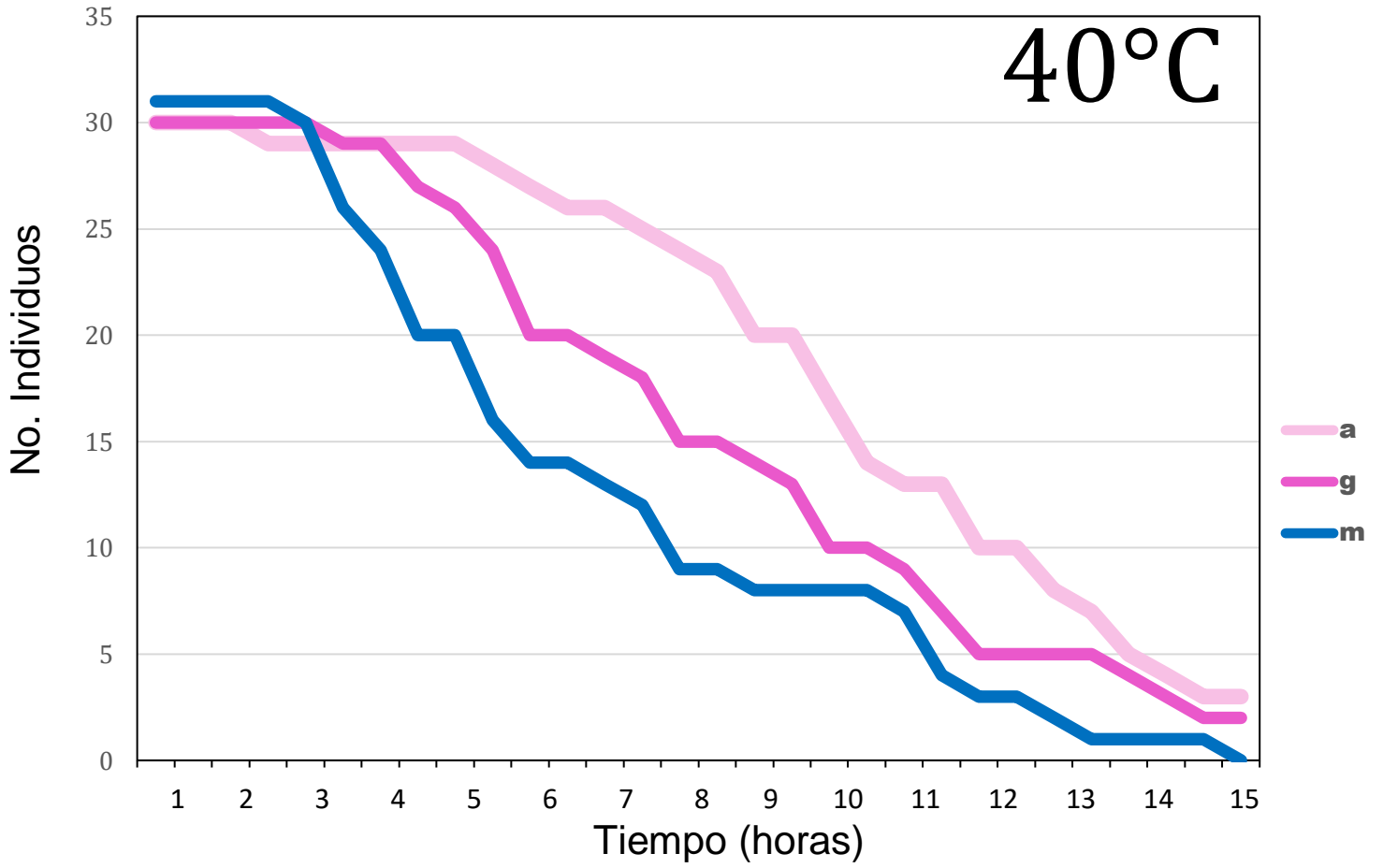


Figura 8. Supervivencia de *I. denticollis* a 40°C.

## 7 Discusión

### *7.1 Polimorfismo, conductas de termorregulación y preferencia de microhábitat.*

Las actividades de termorregulación y la preferencia de microhábitat fueron distintas entre los morfos. Se observó que las hembras ginocromas comienzan y también terminan su actividad a temperaturas más bajas, lo cual podría tener una relación con sus diferencias polimórficas de coloración. La hipótesis del melanismo térmico establece que los organismos de coloración oscura pueden absorber mayor radiación solar debido a que poseen menor reflectancia en el exoesqueleto, lo cual les permite elevar la temperatura corporal más rápido y a niveles más altos que organismos de coloración más clara (Forsman, 1997; Ahnesjö y Forsman, 2006; Kovac et al., 2010). Esta hipótesis podría explicar por qué las hembras ginocromas fueron vistas volando con más frecuencia a temperaturas más bajas. Mis datos dan un apoyo empírico de la ganancia de calor diferencial de acuerdo con el fenotipo tal como es el estudio propuesto por Berry y Willmer (1986), quienes encontraron que los morfos no melánicos de la especie *Philaenus spumarius* (Insecta: Hemiptera) tenían reflectancias más altas y mostraron excesos de temperatura (la diferencia entre temperatura corporal y ambiental) más bajos cuando se irradiaban.

Además de iniciar la actividad a menores temperaturas, las hembras ginocromas dejaron de estar activas a temperaturas menores en comparación con hembras androcromas y machos. Bots et al. (2009a) han documentado que esto puede ser debido a que las hembras ginocromas son más propensas a la desecación y al sobrecalentamiento ya que encontraron un efecto negativo de la temperatura sobre

la masa corporal relativa en hembras ginocromas. El riesgo de sobrecalentamiento en los morfos oscuros ha sido documentado en otros organismos ectotermos, como el grillo polimórfico *Isophya rizeensis* (Kuyucu et al., 2018). En este grillo se observó una correlación negativa significativa entre el exceso de temperatura (la diferencia entre temperatura corporal y ambiental) y la altura de la vegetación, lo cual indica un mayor riesgo de sobrecalentamiento en áreas con vegetación más corta y por ello, en las zonas donde la vegetación fue de menor tamaño el morfo oscuro estuvo ausente. En general, el sitio donde se realizó el estudio posee pastos de pequeño tamaño que probablemente no permitan que la temperatura sea más baja cerca del suelo. Sin embargo, la cubierta de estos pastos sí puede modificar la radiación solar que reciben los organismos lo cual es fundamental para la ganancia de calor. Dada la importancia de la altura de los pastos, en futuros estudios se podría medir las alturas de los pastos de diferentes sitios donde habita *I. denticollis* y si está relacionado con la frecuencia del morfo oscuro (ginocromo).

Para HG de *I. denticollis*, comenzar actividades tales como el forrajeo a temperaturas menores, lo cual es común a las primeras horas de actividad (entre las 9 y 10 hrs., observación personal), puede reducir el acoso por parte de los machos, pues en este horario los machos presentan menor actividad. Además de tener distintos horarios de actividad, las hembras ginocromas fueron observadas ocultas entre la vegetación, a diferencia de HA y machos los cuales están constantemente activos y visibles. Dicha conducta ha sido observada en hembras ginocromas de otras especies del mismo género (ver Van Gossum, 2001; Sánchez-Guillén et al., 2017). Se ha observado que las libélulas *Megalagrion nigrohamatum*



*nigrolineatum* eligen sitios de percha más oscuros, lo que hace a los machos solitarios y a las parejas en tándem que sean más difíciles de ver en consonancia con una estrategia para evitar el acoso y la depredación (Henry et al., 2017), por lo que es probable que la preferencia de microhábitat y los rangos de temperatura en donde se observó la actividad de HG de *I. denticollis* sea una estrategia que permita reducir los costos impuestos por el acoso y la sobreexposición a las altas temperaturas, aunque requiere ser evaluado a más detalle.

La actividad de hembras androcromas y machos a mayores temperaturas también puede ser atribuida, entre otros factores, a la coloración. En estudios de reflectancia con las especies *Ischnura ramburii* (Gering, 2013) e *I. heterosticta* (Huang et al., 201) se ha encontrado que la longitud de onda reflejada es similar entre machos y HA. De acuerdo con Sternberg (1996) y Corbet (1999), en la libélula *Aeshna caerulea* los colores brillantes de los machos les permite estar activos durante las horas más cálidas del día ya que sus cuerpos reflejan más luz y así evitan el sobrecalentamiento. Esta propiedad fenotípica podría explicar que en este estudio se encontraran tanto a las hembras androcromas como a los machos volando en mayores temperaturas. Sin embargo, los machos permanecieron activos a mayores temperaturas que las hembras androcromas. En un estudio con machos con polimorfismo en las alas de la libélula *Mnais costalis* y que además presentan territorialidad, se describió que aquellos individuos territoriales que estuvieron expuestos a la luz solar directa mostraron una mayor capacidad de vuelo y un mayor éxito reproductivo (Samejima y Tsubaki, 2010). En mi estudio, se observó que algunos machos tenían preferencia por sustratos donde la luz del sol fuera más

directa y en donde además se maximice la ganancia de calor, esto debido a que algunos machos fueron agresivos con otros conespecíficos e incluso heteroespecíficos que intentaban perchar en una de las rocas que se encontraba rodeada por agua y en donde la luz del sol era directa. Estos resultados y observaciones nos sugieren distintas estrategias de termorregulación, y el color parece estar jugando un papel en la manera en que los distintos morfos y sexos absorben el calor. Para Stuart-Fox et al (2017) las diferencias en la conducta como el comportamiento termorregulatorio o la selección de microhábitat entre los distintos morfos puede compensar cualquier diferencia en las temperaturas corporales con la ganancia de calor debido al color, de manera que no haya diferencias en las temperaturas corporales experimentadas por los distintos morfos (ejemplo Sandre et al, 2007, Muri et al, 2015).

### *7.2 Polimorfismo y activación al vuelo*

Para organismos ectotermos, la movilidad a menudo es limitada a bajas temperaturas y la coloración oscura puede sustancialmente reducir el tiempo en exponerse a la luz del sol y alcanzar una temperatura corporal activa (Stuart- Fox, et al., 2017). También, la eficiencia de la ganancia de calor lograda por los colores está relacionada con la propiedad de absorber la luz por parte del pigmento de las libélulas, y con la longitud de onda e intensidad de la luz incidente (Corbet, 1999). Cuando se realizó el experimento de activación al vuelo, no se encontraron diferencias significativas de tiempo en comenzar el vuelo entre morfos ni entre sexos. Un resultado similar fue reportado por Bots et al. (2008) en la especie *Enallagma cyathigerum*, ya que ellos no encontraron diferencias en la temperatura

ganada al someter a los morfos a bajas temperaturas y posteriormente exponerlos a una fuente de calor. Sin embargo, en dicho estudio midieron la temperatura corporal introduciendo una termocupla en el abdomen del individuo lo cual puede resultar muy invasivo. Tal como el autor señala en un artículo posterior (ver Bots et al. 2009), únicamente midieron la temperatura del tórax y la actividad aérea por lo que los efectos mediados por la temperatura en otras funciones fisiológicas no pueden ser descartadas.

Es importante considerar que el intercambio de calor también toma lugar por otras fuentes, como pueden ser: conducción, convección y evaporación (Corbet, 1999). Una vez que un individuo alcanza una temperatura corporal activa, puede depender más de las estrategias conductuales para su termorregulación que de la coloración corporal (Smith et al, 2016 a). De hecho, el color y el comportamiento pueden estar actuando en conjunto, de manera que los individuos pueden maximizar el efecto del color en las tasas de calentamiento a través de ajustes en su postura que proporcionen la máxima exposición a la radiación solar mientras se asolean (Stuart-Fox et al., 2017).

Para conocer el efecto del color en la obtención del calor y las implicaciones evolutivas en los organismos, futuros estudios deberán considerar que los experimentos se lleven a cabo a temperaturas subóptimas ya que es donde podríamos encontrar diferencias tal como lo sugieren mis datos observacionales. Adicionalmente se puede hacer uso de tecnología que permita evaluar la temperatura corporal de una manera no invasiva en los organismos y sería recomendable que la fuente de calor sea directamente de radiación solar.

### 7.3 Polimorfismo y tolerancia a las altas temperaturas

Este estudio es pionero en registrar la tolerancia a las temperaturas y, además, encontrar diferencias entre los morfos femeninos en función de la temperatura. Aunque sabemos muy poco sobre el mecanismo interno de termorregulación en *I. denticollis*, podemos sugerir que una de las razones de la mayor supervivencia del morfo androcromo a las altas temperaturas es que poseen niveles más altos de Hsp70, una proteína de choque térmico, tal como fue propuesto por Abbott (2013). En dicho estudio (Abbott, 2013) con *Ischnura elegans* se encontró que las HA, así como su descendencia, tenían un mayor tamaño al desarrollarse en un ambiente frío cuando eran larvas. Lu et al. (2016) encontraron que en la especie *Nilaparvata lugens* (Insecta: Hemiptera) que posee polimorfismo en el tamaño de las alas, la expresión del gen que codifica para la proteína de choque térmico Hsp70 aumenta dramáticamente después del choque térmico de 32 a 38°C y es diferente entre morfos, por lo que en *I. denticollis* la expresión diferencial de dicho gen podría estar expresándose ante el estrés térmico de manera diferencial. También se documentó que HA de *Enallagma cyathigerum* tienden a tener valores de condición (masa corporal relativa y contenido proteico) más altos que HG en condiciones climáticas favorables (mayor temperatura), mientras que las HG tienden a tener una ventaja cuando las condiciones eran más desfavorables (menor temperatura) (Bots et al., 2009a).

Las altas temperaturas pueden afectar negativamente a los insectos a través de pérdida de agua por alta evaporación y la reducción de la actividad metabólica a través de la desnaturalización enzimática (Tomlinson y Phillips, 2009), por lo que en

futuros estudios se podría evaluar si la cutícula de las hembras androcromas es más gruesa, lo cual evitaría la pérdida de agua. Como se mencionó antes, el color solo afecta la cantidad de radiación solar absorbida (Stuart-Fox, 2017) por lo que distintos mecanismos, y no solo el color, pueden estar actuando de una manera más eficiente en las hembras androcromas, lo que permitiría que toleren temperaturas más altas.

#### *7.4 Costos y beneficios entre polimorfismo y temperatura*

Aunque HA poseen una mayor tolerancia a las altas temperaturas, ambos morfos tienen costos y están bajo presiones de selección. En diversos estudios se ha encontrado que HG ponen más huevos que HA (Banham, 1990; Svensson et al., 2005, Bots et al., 2009a) lo cual se explica por la mayor cantidad de presas ingeridas en comparación con HA (Santillán, 2017, observación personal).

Varios estudios (por ejemplo, Karl et al., 2011), sugieren que un corto periodo de estrés por calor puede reducir la longevidad y el rendimiento reproductivo. En este sentido, mis resultados indicarían que tanto machos y HG serían más vulnerables a dichos costos. HG podrían enfrentar dichos costos eligiendo microhábitats donde exista una menor temperatura como nuestros datos de observación indican. Por otro lado, los machos muestran una ligera tendencia a morir más rápido en altas temperaturas y, aunque se mostraron más activos en la parte de observaciones en campo, para ellos puede ser más costoso no reproducirse que sufrir algún daño por sobrecalentamiento. Además, es importante señalar que los machos pueden evitar los costos de las altas temperaturas moviéndose de un sitio a otro en comparación

de las hembras ginocromas, cuyo movimiento de un sitio a otro está más limitado a consecuencia del acoso masculino. Así, estos resultados apoyan la hipótesis de que la temperatura puede jugar un rol importante en el mantenimiento del polimorfismo (ver Bots, et al., 2009a,) y en la frecuencia de los morfos (ver Hammers y Van Gossum, 2008).

### *7.5 Polimorfismo y cambio climático*

Pequeños cambios en la temperatura pueden tener un gran impacto en la adecuación y los rasgos de ciclos de vida en los organismos (Angilletta et al., 2002; Wang et al., 2009). Eventos tales como el cambio climático suponen uno de los mayores retos, particularmente para organismos ectotermos como las libélulas. Estos resultados nos indican que los morfos no responden de la misma manera a las altas temperaturas, por lo que ante el cambio climático donde se espera que la temperatura siga aumentando, HG podrían ver afectada su adecuación con mayor intensidad.

## **8 Conclusiones**

La actividad de importancia en la termorregulación de *Ischnura denticollis* depende de la temperatura y es diferente entre sexos. Las hembras ginocromas presentan actividad a temperaturas más bajas y dejan de estar activas a mayores temperaturas, mientras que los machos y hembras androcromas fueron activos a mayores temperaturas. También se observó preferencia de microhábitat: las hembras ginocromas son más comunes en lugares con una menor cantidad de machos y a temperaturas menores que las hembras androcromas. En este estudio no encontré diferencias entre sexos ni entre morfos en el tiempo que les toma iniciar el vuelo después de disminuir el metabolismo de los organismos ante un reto

térmico y se documentó que las hembras androcromas poseen una mayor tolerancia a las altas temperaturas en comparación de los machos y las hembras ginocromas bajo condiciones experimentales. Estos resultados indican que los costos son diferentes para las hembras con diferentes fenotipos de color siendo más altos para aquellas con colores más oscuros.

## 9 Referencias

- Ahnesjö, J., y Forsman, A. (2003). Correlated evolution of colour pattern and body size in polymorphic pygmy grasshoppers, *Tetrix undulata*. *Journal of Evolutionary Biology*, 16(6), 1308-1318.
- Abbott, J. K. (2013). Morph-specific and sex-specific temperature effects on morphology in the colour polymorphic damselfly *Ischnura elegans*. *Animal Biology*, 63(2), 149-167.
- Alexander, H. J., y Breden, F. (2004). Sexual isolation and extreme morphological divergence in the Cumana guppy: a possible case of incipient speciation. *Journal of evolutionary biology*, 17(6), 1238-1254.
- Angilletta Jr, M. J., Niewiarowski, P. H., y Navas, C. A. (2002). The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of thermal Biology*, 27(4), 249-268.
- Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K. y Good, J. E. (2002). Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1), 1-16.
- Banham, W.M.T. (1990). Non-random mating in the polymorphic damselfly *Ischnura elegans* (Tesis doctoral), University of Manchester.
- Berry, A. J., & Willmer, P. G. (1986). Temperature and the colour polymorphism of *Philaenus spumarius* (Homoptera: Aphrophoridae). *Ecological Entomology*, 11(3), 251-259.
- Bick, G. H., & Bick, J. C. (1963). Behavior and population structure of the damselfly, *Enallagma civile* (Hagen)(Odonata: Coenagriidae). *The Southwestern Naturalist*, 57-84.



- Bots, J., De Bruyn, L., Van Damme, R., y Van Gossum, H. (2008). Effects of phenotypic variation onto body temperature and flight activity in a polymorphic insect. *Physiological entomology*, 33(2), 138-144.
- Bots, J., De Bruyn, L., Van Dongen, S., Smolders, R., y Van Gossum, H. (2009a). Female polymorphism, condition differences, and variation in male harassment and ambient temperature. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97(3), 545-554
- Bots, J., Van Dongen, S., Adriaens, T., Dumont, H. J., Stoks, R., y Van Gossum, H. (2009b). Female morphs of a colour polymorphic damselfly differ in developmental instability and fecundity. *Animal Biology*, 59(1), 41-54
- Bouton, N., Iserbyt, A., y Van Gossum, H. (2011). Thermal plasticity in life-history traits in the polymorphic blue-tailed damselfly, *Ischnura elegans*: No differences between female morphs. *Journal of Insect Science*, 11(1). 1 –11.
- Burt Jr, E. H., e Ichida, J. M. (2004). Gloger's rule, feather-degrading bacteria, and color variation among song sparrows. *The Condor*, 106(3), 681-686.
- Chittka, L. (2001). Camouflage of predatory crab spiders on flowers and the colour perception of bees (Aranida:Thomisidae/Hymenoptera: Apidae). *Entomologia generalis*, 25(3), 181-187.
- Cooper, I.A. (2010) Ecology of sexual dimorphism and clinal variation of coloration in a damselfly. *The American Naturalist*, 176(5), 566-572.
- Corbet, P.S. (1962). A biology of dragonflies. Witherby, London.
- Corbet, P. S. (1999). Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata. Harley books, Colchester, UK. 882 pp.
- Corbet, P. S., y May, M. L. (2008). Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. *International Journal of Odonatology*, 11(2), 155-171.

- Cordero, A. (1992). Density-Dependent Mating Success and Colour Polymorphism in Females of the Damselfly *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). *Journal of Animal Ecology*, 61(3), 769-780.
- Córdoba-Aguilar, A. (1992). Comportamiento reproductivo y policromatismo en *Ischnura denticollis* Burmeister (Zygoptera: Coenagrionidae). *Bulletin of American Odonatology*, 1, 57-64.
- Fincke, O. M. (2004). Polymorphic signals of harassed female odonates and the males that learn them support a novel frequency-dependent model. *Animal Behaviour*, 67(5), 833-845.
- Fincke, O. M., Jödicke, R., Paulson, D. R., & Schultz, T. D. (2005). The evolution and frequency of female color morphs in Holarctic Odonata: why are male-like females typically the minority?. *International Journal of Odonatology*, 8(2), 183-212.
- Ford, E. B. (1945). Polymorphism. *Biological Reviews*, 20(2), 73-88.
- Forsman, A. (1997) Thermal capacity of different colour morphs in the pygmy grasshopper *Tetrix subulata*. *Annales Zoologici Fennici*, 34, 145 – 149.
- Forsman, A., Ahnesiö, J., Caesar, S., y Karlsson, M. (2008). A Model of Ecological and Evolutionary Consequences of Color Polymorphism. *Ecology*, 89(1), 34-40.
- García-Villar, P., y Ríos-Casanova, L. (2015). Diversidad de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en una zona restaurada: La Cantera Oriente del Pedregal de San Ángel. *Coordinadores*, 139.
- Gering, E. J. (2013). *Causes and consequences of color polymorphism in Rambur's forktail (Ischnura ramburii)*. Tesis doctoral. Texas, EU: Universidad de Texas.

- González de Castro, I. (2006). Estudio del mantenimiento del polimorfismo en larvas de *Ischnura graellsii* Rambur, 1842 (Odonata: Coenagrionidae). Tesis de licenciatura. Vigo, España: Universidad de Vigo.
- González-Soriano y E. Barba, H. (2009). *Libélulas*. En Lot, A. y Cano-Santa, Z. (Eds.) Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel. México: UNAM. 213-225.
- Gray, S. M., y McKinnon, J. S. (2007). Linking color polymorphism maintenance and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(2), 71-79.
- Hammers, M. y Van Gossum H. (2008). Variation in female morph frequencies and mating frequencies: random, frequency-dependent harassment or male mimicry? *Animal Behaviour*, 76(4), 1403-1410
- Hammers, M., Sánchez-Guillén, R. A., y Van Gossum, H. (2009). Differences in mating propensity between immature female color morphs in the damselfly *Ischnura elegans* (Insecta: Odonata), *Journal of insect behavior*, 22(4), 324-337.
- Henry, E. R., Rivera, J. A., Linkem, C. N., Scales, J. A., y Butler, M. A. (2017). Damselflies that prefer dark habitats illustrate the importance of light as an ecological resource. *Biological Journal of the Linnean Society*, 123(1), 144-154.
- Hinnekint, B. O. N. (1987). Population dynamics of *Ischnura e. elegans* (Vander Linden)(Insecta: Odonata) with special reference to morphological colour changes, female polymorphism, multiannual cycles and their influence on behaviour. *Hydrobiologia*, 146(1), 3-31.
- Huang, S. C., Chiou, T. H., Marshall, J., & Reinhard, J. (2014). Spectral sensitivities and color signals in a polymorphic damselfly. *PLoS One*, 9(1), e87972.

- Johnson, C. (1975). Polymorphism and natural selection in Ischnuran damselflies. *Evol. Theory*, 1, 81-90.
- Joop, G., Siva-Jothy, M. T., y Rolff, J. (2006). Female colour polymorphism: gender and the eye of the beholder in damselflies. *Evolutionary Ecology*, 20(3), 259-270.
- Karl, I., Stoks, R., De Block, M., Janowitz, S. A., y Fischer, K. (2011). Temperature extremes and butterfly fitness: conflicting evidence from life history and immune function. *Global Change Biology*, 17(2), 676-687.
- Key, K.H.L. y Day, M.F. (1954a). The physiological mechanism of colour change in the grasshopper, *Kosciuscola tristis* Sjöst. (Orthoptera: Acrididae). *Australian Journal of Zoology*, 2(3), 340-363.
- Key, K.H.L. y Day, M.F. (1954b). A temperature-controlled physiological colour response in the grasshopper, *Kosciuscola tristis* Sjöst. (Orthoptera: Acrididae). *Australian Journal of Zoology*, 2, 309-339.
- Kovac, H., Stabentheiner, A., y Schmaranzer, S. (2010). Thermoregulation of water foraging honeybees—balancing of endothermic activity with radiative heat gain and functional requirements. *Journal of insect physiology*, 56(12), 1834-1845.
- Kronforst, M. R., Young, L. G., Kapan, D. D., McNeely, C., O'Neill, R. J., y Gilbert, L. E. (2006). Linkage of butterfly mate preference and wing color preference cue at the genomic location of wingless. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(17), 6575-6580..
- Kuyucu, A. C., Sahin, M. K., & Caglar, S. S. (2018). The relation between melanism and thermal biology in a colour polymorphic bush cricket, *Isophya rizeensis*. *Journal of thermal biology*, 71, 212-220.
- Lewontin, R. C., y Hubby, J. L. (1966). A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and

degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 54(2), 595-609.

- Lu, K., Chen, X., Liu, W., & Zhou, Q. (2016). Characterization of heat shock cognate protein 70 gene and its differential expression in response to thermal stress between two wing morphs of *Nilaparvata lugens* (Stål). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 199, 47-53.
- McKinnon, J. S., y Pierotti, M. E. (2010). Colour polymorphism and correlated characters: genetic mechanisms and evolution. *Molecular Ecology*, 19(23), 5101-5125.
- Miller, M. N., & Fincke, O. M. (1999). Cues for mate recognition and the effect of prior experience on mate recognition in *Enallagma damselflies*. *Journal of Insect Behavior*, 12(6), 801-814.
- Muri, D., Schuerch, J., Trim, N., Golay, J., Baillifard, A., El Taher, A., y Dubey, S. (2015). Thermoregulation and microhabitat choice in the polymorphic asp viper (*Vipera aspis*). *Journal of thermal biology*, 53, 107-112.
- Ohsaki, N. (1995) Preferential predation of female butterflies and the evolution of batesian mimicry. *Nature*, 378(6553), 173–175
- Passarge, E. 2007. Color atlas of genetics 3° edition. Thieme. 486 pp.
- Pinkert, S., Brandl, R., y Zeuss, D. (2017). Colour lightness of dragonfly assemblages across North America and Europe. *Ecography*, 40(9), 1110-1117.
- Robertson, H. M. (1985). Female dimorphism and mating behaviour in a damselfly, *Ischnura ramburi*: females mimicking males. *Animal Behaviour*, 33(3), 805-809.

- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Roulin, A. (2014). Melanin-based colour polymorphism responding to climate change. *Global change biology*, 20(11), 3344-3350.
- Salinas-Rodríguez, Aarón, Manrique-Espinoza, Betty, y Sosa-Rubí, Sandra G. (2009). Análisis estadístico para datos de conteo: aplicaciones para el uso de los servicios de salud. *Salud Pública de México*, 51(5), 397-406.
- Samejima, Y., y Tsubaki, Y. (2010). Body temperature and body size affect flight performance in a damselfly. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(4), 685-692.
- Sánchez-Guillén, R. A., Van Gossum, H., y Cordero Rivera, A. (2005). Hybridization and the inheritance of female colour polymorphism in two ischnurid damselflies (Odonata: Coenagrionidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(4), 471-481.
- Sánchez-Guillén, R. A., Hansson, B., Wellenreuther, M., Svensson, E. I., y Cordero-Rivera, A. (2011). The influence of stochastic and selective forces in the population divergence of female colour polymorphism in damselflies of the genus *Ischnura*. *Heredity*, 107(6), 513.
- Sánchez-Guillén, R. A., Wellenreuther, M., Chávez-Ríos, J. R., Beatty, C. D., Rivas-Torres, A., Velasquez-Velez, M., y Cordero-Rivera, A. (2017). Alternative reproductive strategies and the maintenance of female color polymorphism in damselflies. *Ecology and evolution*, 7(15), 5592-5602.
- Sandre, S. L., Tammaru, T., Vanatoa, A., y Esperk, T. (2014). Maintenance of larval color polymorphism in *Orgyia antiqua* (Lepidoptera: Lymantriidae): evaluating the role of thermal adaptation. *Environmental entomology*, 36(6), 1303-1309.

- Saporito, R. A., Zuercher, R., Roberts, M., Gerow, K. G., y Donnelly, M. A. (2007). Experimental evidence for aposematism in the dendrobatid poison frog *Oophaga pumilio*. *Copeia*, 2007(4), 1006-1011.
- Sherratt, T. N. (2001). The evolution of female-limited polymorphisms in damselflies: a signal detection model. *Ecology Letters*, 4(1), 22-29.
- Smith, K. R., Cadena, V., Endler, J. A., Kearney, M. R., Porter, W. P., y Stuart-Fox, D. (2016 a). Color change for thermoregulation versus camouflage in free-ranging lizards. *The American Naturalist*, 188(6), 668-678.
- Sternberg, K. (1996) Colours, colour change, colour patterns and 'cuticular windows' as light traps. Their thermoregulatory and ecological significance in some *Aeshna* species (Odonata: Aeshnidae). *Zoologischer Anzeiger*, 235, 77-88.
- Stuart-Fox, D., Newton, E., y Clusella-Trullas, S. (2017). Thermal consequences of colour and near-infrared reflectance. *Philosophical Transactions Of The Royal Society B*, 372(1724), 20160345.
- Svensson, E. I., Abbott, J., y Härdling, R. (2005). Female polymorphism, frequency dependence, and rapid evolutionary dynamics in natural populations. *The American Naturalist*, 165(5), 567-576.
- Svensson, E. I., Abbott, J., Gosden, T., y Coreau, A. (2009). Female polymorphisms, sexual conflict and limits to speciation processes in animals. *Evolutionary Ecology*, 23(1), 93–108.
- Thomas, J. W., Cáceres, M., Lowman, J. J., Morehouse, C. B., Short, M. E., Baldwin, E. L., ... y Martin, C. L. (2008). The chromosomal polymorphism linked to variation in social behavior in the white-throated sparrow (*Zonotrichia albicollis*) is a complex rearrangement and suppressor of recombination. *Genetics*, 179(3), 1455-1468.

- Ting, J., Bots, J., Jvostov, F., Van Gossum, H., y Sherratt, T. (2009). Effects of extreme variation in female morph frequencies on the mating behaviour of male damselflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64(2), 225-236.
- Tomlinson, S., y Phillips, R. D. (2012). Metabolic rate, evaporative water loss and field activity in response to temperature in an ichneumonid wasp. *Journal of Zoology*, 287(2), 81-90.
- Willmer, P. (1991) Thermal biology and mate acquisition in ectotherms. *Trends in Ecology and Evolution*, 6(12), 396-399.
- Van Gossum, H., Stoks, R., & De Bruyn, L. (2001). Frequency-dependent male mate harassment and intra-specific variation in its avoidance by females of the damselfly *Ischnura elegans*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51(1), 69-75.
- Veron, J. E. N. (1974). The role of physiological colour change in the thermoregulation of *Austrolestes annulosus* (Selys)(Odonata). *Australian Journal of Zoology*, 22(4), 457-469.
- Wang, X. G., Johnson, M. W., Daane, K. M., y Nadel, H. (2009). High summer temperatures affect the survival and reproduction of olive fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Environmental entomology*, 38(5), 1496-1504.
- Zeuss, D., Brandl, R., Brändle, M., Rahbek, C., y Brunzel, S. (2014). Global warming favours light-coloured insects in Europe. *Nature Communications*, 5, 3874.