



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

COMPARACIÓN DE TIEMPO DE EMERGENCIA, PROPORCIÓN  
DE SEXOS Y DIMORFISMO SEXUAL DE ESPECIES  
TERRITORIALES Y NO TERRITORIALES DEL ORDEN  
ODONATA

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

PRESENTA

**WONG MUÑOZ JESÚS**

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR

MÉXICO, D.F

NOVIEMBRE 2009



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.



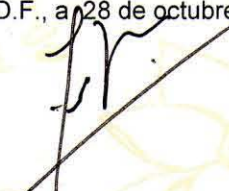
**Dr. Isidro Ávila Martínez**  
**Director General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 28 de Septiembre de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del alumno **WONG MUÑOZ JESUS** con número de cuenta **97297011** con la tesis titulada **"COMPARACION DE TIEMPO DE EMERGENCIA, PROPORCION DE SEXOS Y DIMORFISMO SEXUAL DE ESPECIES TERRITORIALES Y NO TERRITORIALES DEL ORDEN ODONATA."**, realizada bajo la dirección del **DR. ALEJANDRO CORDOBA AGUILAR:**

Presidente: DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS  
Vocal: M. EN C. MARIA DEL PILAR VILLEDA CALLEJAS  
Secretario: DR. RAUL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA  
Suplente: DR. MARIO ENRIQUE FAVILA CASTILLO  
Suplente: M. EN C. ENRIQUE GONZALEZ SORIANO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 28 de octubre de 2009

  
Dr. Juan Núñez Farfán  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

## AGRADECIMIENTOS

*Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la oportunidad brindada de estudiar una maestría.*

*A CONACyT por el otorgamiento de la beca No. 210545 y al apoyo de la DGEP, que me permitió sostenerme económicamente durante este tiempo.*

*Al Dr. Alejandro Córdoba Aguilar, por tu gran apoyo a lo largo de este tiempo. Por transmitirme tus conocimientos y experiencias. Gracias por compartir tus éxitos conmigo, por ser un gran maestro, por brindarme la confianza cuando más la necesitaba y sobre todo porque eres una gran persona.*

*Al Dr. Raúl Cueva Del Castillo Mendoza, por complementar este proyecto con tus grandes ideas. Por ayudarme a comprender las bases de este trabajo...tú sabes bien lo difícil que fue.*

*Al M. en C. Enrique González Soriano, por contribuir en este proyecto con tu gran experiencia. Gracias por enriquecer mi conocimiento acerca de los odonatos. Siempre ha sido agradable platicar contigo.*

*Al Dr. Mario Enrique Favila Castillo, por sus valiosas observaciones y su disposición para ayudarme a entender algunos aspectos del proyecto.*

*Al Dr. Atilano Contreras, por su amabilidad y ayuda en la revisión de la tesis.*

*A la M. en C. María del Pilar Villeda callejas, sus observaciones fueron importantes.*

## **AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL**

*Al Dr. John Caleb Payne, por compartir su base datos y sus muestras a Alex y a mí. Sin estas este trabajo no se hubiera llevado a cabo.*

*A Martín Serrano Meneses, porque siempre estuviste al tanto de mis avances. Gran parte de este trabajo está respaldado por ti. Gracias por animarme siempre y por compartir conmigo buenos momentos (jamás los olvidare).*

*A Jesús Guillermo Jiménez Cortes, por tu gran apoyo a lo largo de este tiempo. Siempre disfrute las tardes en que intercambiamos nuestros puntos de vista de diferentes temas. Por ser una gran persona y sobre todo un gran amigo. He aprendido mucho de ti. “Gracias totales”.*

*A mis compañeros del laboratorio: Adriana Nava, Ángela Nava, Daniel González, Daniela Ruíz, Haydee Peralta e Isaac González, por sus sugerencias y momentos compartidos.*

*A Lizeth Abundis, Nubia Caballero, Víctor M. Sánchez y Jorge Contreras. Ustedes simplemente son grandes personas. Gracias por permitir conocerlos.*

*Pero la sabiduría... ¿dónde puede hallarse, y dónde, pues, está el  
lugar del entendimiento?  
El hombre mortal no ha llegado a conocer su valoración, y no se halla  
en la tierra de los vivientes.  
La profundidad acuosa misma ha dicho:  
'¿No está en mí?'.  
El mar también ha dicho: '¿No está conmigo?'.  
Oro puro no se puede dar en cambio por ella, y plata no se puede  
pesar como precio suyo.  
No se puede pagar con oro de Ofir, con la rara piedra de ónice y el  
zafiro.  
Oro y vidrio no se pueden comparar con ella, ni es cambio por ella  
vaso alguno de oro refinado.  
Coral y cristal de roca mismos no se mencionarán, pero una bolsa  
llena de sabiduría vale más que una llena de perlas.*

*Job 28:12-18*

*A mis padres.*

*A mi hermana Pety,*

*A la familia Ramírez.*

*Siempre están y estarán en mi mente y corazón.*

## Contenido

Resumen	¡Error! Marcador no definido.
Abstract	¡Error! Marcador no definido.
1. Introducción	¡Error! Marcador no definido.
1.1 Atributos ecológicos en organismos con ciclo de vida complejo	¡Error! Marcador no definido.
1.2 Ecología del Orden Odonata	¡Error! Marcador no definido.
1.3 Tamaño	¡Error! Marcador no definido.
1.4 Dimorfismo sexual en tamaño	¡Error! Marcador no definido.
1.5 Proporción sexual en la emergencia	¡Error! Marcador no definido.
2. Hipótesis	¡Error! Marcador no definido.
3. Objetivos	¡Error! Marcador no definido.
4. Material y Métodos	¡Error! Marcador no definido.
4.1 Área de estudio	¡Error! Marcador no definido.
4.2 Métodos y criterios de captura	¡Error! Marcador no definido.
4.3 Tamaño del cuerpo, dimorfismo sexual en tamaño e inicio de la emergencia de los adultos.	¡Error! Marcador no definido.
4.4 Proporción sexual	¡Error! Marcador no definido.
5. Seasonal changes in body size, sexual size dimorphism and sex ratio in relation to mating system in an adult odonate community	¡Error! Marcador no definido.
5.1 Introduction	¡Error! Marcador no definido.
5.2 Material and Methods	¡Error! Marcador no definido.
<i>Study area</i>	¡Error! Marcador no definido.
<i>Methods of odonate capture and data criteria</i>	¡Error! Marcador no definido.
<i>Body size, SSD and onset of adult emergence (OAE)</i>	¡Error! Marcador no definido.
<i>Sex ratio</i>	¡Error! Marcador no definido.
5.3 Results	¡Error! Marcador no definido.
<i>Species and mating systems</i>	¡Error! Marcador no definido.
<i>Body size and SSD and onset of adult emergence (OAE)</i>	¡Error! Marcador no definido.
<i>Sex ratio</i>	¡Error! Marcador no definido.
5.4 Discussion	¡Error! Marcador no definido.
5.5 Conclusions	¡Error! Marcador no definido.
5.6 Acknowledgements	¡Error! Marcador no definido.
5.7 Literature Cited	¡Error! Marcador no definido.
6. Discusión general	¡Error! Marcador no definido.
7. Conclusiones	¡Error! Marcador no definido.
8. Perspectivas	¡Error! Marcador no definido.

9. Literatura citada (Introducción, discusión general y perspectivas)  
**definido.**

**¡Error! Marcador no**



## **Resumen**

Los ambientes estacionales imponen restricciones de tiempo en los ciclos de vida de los insectos. Por ejemplo, las larvas de odonatos tienen un tiempo limitado para alcanzar la etapa adulta, lo que puede afectar su tamaño del cuerpo y proporción sexual. Tomando estos dos últimos aspectos en la emergencia de adultos de 14 especies de una comunidad de odonatos de un ambiente estacional, se investigó si a) el tamaño del cuerpo de ambos sexos varía conforme la temporada reproductiva avanza; b) los patrones del dimorfismo sexual en tamaño (DST) están relacionados con el sistema de apareamiento; c) los sesgos en la proporción sexual pueden ser explicados por la tasa de mortalidad asociada al sistema de apareamiento.

Se predice que el tamaño del cuerpo disminuirá en ambos sexos, por efectos del ambiente, pero habrá diferencias entre esta reducción dependiendo del sexo y de su sistema de apareamiento: Las hembras serán más grandes que los machos en especies no territoriales, mientras que en las territoriales serán monomorfas. En cuanto a la proporción sexual, se espera que en especies donde los machos son más grandes que las hembras, haya mayor número de hembras; mientras que en especies donde las hembras son más grandes que los machos, se espera mayor número de machos.

Los resultados de este trabajo indican que los adultos en la mayoría de las especies analizadas tienden a alcanzar un tamaño pequeño conforme la temporada avanza. Sin embargo, un patrón opuesto fue encontrado en algunas especies. Las predicciones acerca de la relación entre DST y el sistema de apareamiento fueron en general confirmadas: Existe DST con hembras más grandes que machos en especies no territoriales y monomorfismo en especies territoriales. Sin embargo, no fueron encontradas en todas las especies relaciones entre los sesgos en la proporción sexual y el DST. Estos resultados sugieren que el ambiente y la selección sexual actúan sobre el tamaño y la proporción sexual como se ha documentado en otros trabajos de odonatos. Aun así, se está lejos de entender las restricciones estacionales en estos animales.

## **Abstract**

Seasonal environments impose developmental time constraints on insects which can be reflected in body size and sex ratio. By tracking these two aspects in recently emerged adults of 14 species of an odonate community, we investigated whether a) body size in both sexes decreased as the flight season progressed and whether this led to seasonal changes in sexual size dimorphism (SSD); b) SSD patterns were related to mating systems ; c) biases in sex ratio could be explained by mortality rates associated with the largest sex (e.g. in species with male-biased SSD, a female-biased sex ratio; in species with female-biased SSD, a male-biased sex ratio). Our results indicated that adults in most species, but not all, tend to reach a smaller body size as the season progressed. However, the opposite pattern was found in a few species. Predictions about the relation between SSD and mating systems were confirmed: a female-biased SSD in nonterritorial species and monomorphism for territorial species. However, predictions of biases in sex ratio according to SSD were not met in all species. These results, although partially supportive of environmental and sexual selection patterns acting on size and sex ratio as documented in other odonate species, indicate that we are still far from understanding seasonal constraints in these animals.

## **1. Introducción**

### **1.1 Atributos ecológicos en organismos con ciclo de vida complejo**

Varios animales presentan ciclos de vida complejos (CVC) que se caracterizan por tener etapas discretas donde los animales contrastan notablemente entre distintas etapas en morfología, fisiología, conducta y/o atributos ecológicos. Algunos ejemplos son las efímeras, los dípteros, los lepidópteros y los odonatos (Moran, 1994). El entendimiento de la ecología de estos animales se limita a unas pocas especies (Van Buskirk, 1987; De Block & Stoks, 2005a). La presente tesis se enfoca en el entendimiento de algunos aspectos de la ecología y presiones selectivas (v. gr. tiempo de desarrollo limitado; adquirir un tamaño apropiado en la etapa adulta) usando para ello las especies de una comunidad de odonatos. La manera en que abordaré este problema será desglosando la biología referente para este estudio de los odonatos y luego algunos aspectos ecológicos y de la historia de vida de estas especies: tamaño del cuerpo, dimorfismo sexual en tamaño y proporción sexual, exponiendo también la relación de todos estos aspectos con el sistema de apareamiento. La parte central de esta tesis comprende los métodos para llevar a cabo los análisis en este estudio (referentes a la variación del tamaño en la temporada reproductiva, la relación del DST y el sistema de apareamiento), los resultados y la discusión (la cual es presentada como manuscrito, sometido a publicación a la revista *Evolutionary Ecology*). Las dos últimas partes de esta tesis comprenden una discusión general de las implicaciones ambientales y ecológicas en organismos con ciclo de vida complejo y las perspectivas en los estudios sobre estos insectos.

### **1.2 Ecología del Orden Odonata**

Los odonatos, llamados comúnmente libélulas o caballitos del diablo, han existido desde el período Carbonífero (hace 300 millones de años), tienen una distribución mundial amplia y habitan una gran diversidad de cuerpos de agua dulce, aunque se han localizado especies de aguas salobres y otras en termales sulfurosas. Aunque son cosmopolitas, hay mayor riqueza de especies en zonas tropicales. Su actividad es diurna, prefiriendo los días soleados y calurosos, aunque algunas especies tienen también hábitos crepusculares (González-Soriano, 1997).

Los odonatos son insectos depredadores con ojos grandes, que les proporciona un amplio campo de visión; poseen alas estrechas, largas y con venación reticular (Ruppert & Barnes, 1996). Su tórax está constituido por un protórax pequeño y móvil, un sintórax robusto e inmóvil compuesto por la unión del meso y metatórax. Su abdomen es alargado y consta de diez segmentos. Un rasgo importante que los diferencia de los demás pterigotos, es la presencia de un aparato copulador en la base del abdomen de los machos (González-Soriano, 1997).

Sus huevos dan lugar a larvas que permanecen en este estado hasta tres o más años y que están adaptadas para vivir en diferentes tipos de ambientes acuáticos, todas son depredadoras. Cuando las larvas han madurado, abandonan el agua para convertirse en adultos, por lo que se los odonatos son hemimetábolos (Ruppert & Barnes, 1996).

El orden Odonata se divide en dos subórdenes: Zygoptera, o caballitos del diablo, los cuales son pequeños y de cuerpo delgado; sus alas anteriores y posteriores son similares y durante el reposo quedan en posición vertical; y el suborden Anisoptera, o libélulas, que tienen un cuerpo robusto; sus alas anteriores difieren de las alas posteriores, además de que al estar en reposo se mantienen en posición horizontal (González-Soriano, 1993).

### **1.3 Tamaño**

El tamaño del cuerpo es considerado como clave determinante de las propiedades ecológicas y fisiológicas de los organismos (Klingenberg & Spence, 1997). Estudios teóricos (modelos ecológicos) y empíricos han explorado sus conexiones con otras características de historia de vida, tales como el tiempo de desarrollo y la reproducción (v. gr. Stearns, 1992). Existe una relación entre la emergencia con la etapa adulta y el tamaño del cuerpo. La maduración temprana y el desarrollo de un tamaño grande en la transición larva-adulto son atributos relacionados a la adecuación en insectos (Honek, 1993; De Block & Stoks, 2005b). Por ejemplo, en diversos taxa existe una correlación positiva entre el tamaño de las hembras y su fecundidad (Berrigan, 1991; Honek, 1993). En el caso de los machos, es bien conocido que en algunas especies, los machos grandes tienen ventajas cuando compiten y/o defienden territorios (Thornhill & Alcock, 1983; Andersson, 1994).

En varias especies de insectos estacionales, la etapa de reproducción está restringida a unos pocos meses del año (Rowe & Ludwig, 1991). Algunas larvas de insectos son sensibles a la variación de temperatura y el fotoperiodo, por lo que pueden detectar la temporada reproductiva. Inclusive pueden acelerar su desarrollo al final de la temporada reproductiva, acelerando su tasa de desarrollo, lo que puede traer costos en el tamaño del cuerpo de los adultos (Leimar, 1996; Blanckenhorn, 1998; Gotthard, 1998, Nylin & Gotthard, 1998; Johansson & Rowe, 1999; Plaistow & Siva-Jothy, 1999). Esto es debido a que en ambientes estacionales, varios insectos tienen que alcanzar la madurez sexual antes de un tiempo límite, para así maximizar su éxito reproductivo (v. gr. Plaistow & Siva-Jothy, 1999; Thornhill & Alcock, 1983). Algunas larvas que se aproximan al final de la temporada reproductiva pueden incrementar el forrajeo y la tasa de actividad, reduciendo la tasa de crecimiento y teniendo una masa pequeña en la emergencia, por lo que sugiere un posible compromiso entre la tasa de crecimiento y la tasa de desarrollo (Johansson *et al.*, 2001). Nylin y Gotthard (1998) indican que en condiciones estresantes, la tasa de desarrollo de los individuos se maximiza, lo cual explica porque la edad y

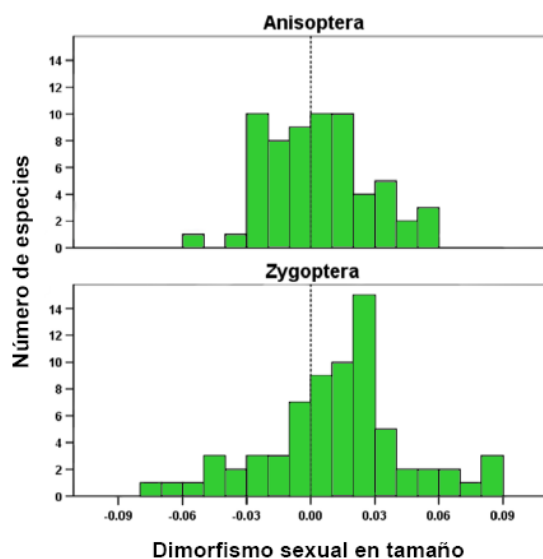
el tamaño durante la transición de la historia de vida pueden estar fuertemente asociados. Sin embargo, la tasa de desarrollo no está necesariamente relacionada con la tasa de crecimiento. Por ejemplo, algunas larvas pueden acelerar su tasa de desarrollo sin incrementar la tasa de crecimiento (Johansson & Rowe, 1999; Johansson *et al.*, 2001).

En regiones templadas, la emergencia en las etapas tempranas de periodos estacionales bien definidos, sugiere una selección direccional que ha favorecido dicha emergencia temprana, debido a que los individuos que aparecen al inicio de la temporada reproductiva presentan tamaños grandes al haber tenido más tiempo de desarrollo; mientras que los individuos que aparecen al final de la temporada, al tener menor tiempo para desarrollarse, adquieren un tamaño pequeño (Corbet, 1999). Los odonatos pequeños pueden desarrollarse a una tasa más rápida que los individuos más grandes, pero el costo que conlleva la aceleración de su desarrollo es la reducción del tamaño (v.gr. Plaistow & Siva-Jothy, 1999). Lo anterior ha servido como explicación al patrón observado en la temporada reproductiva en odonatos, donde el tamaño del cuerpo decrece.

#### **1.4 Dimorfismo sexual en tamaño**

En varias especies de odonatos los sexos no solamente difieren en la tasa de desarrollo y de crecimiento en la etapa adulta, sino también en el tamaño del cuerpo (Crowley & Johansson, 2002; Blanckenhorn, 2005; Fairbain *et al.*, 2007; Serrano-Meneses *et al.*, 2008), estas diferencias en el tamaño de los sexos se conocen como dimorfismo sexual en tamaño (DST). El DST se presenta cuando procesos selectivos actúan de manera diferencial sobre el tamaño de los sexos (Serrano-Meneses *et al.*, 2008). Por ejemplo, el DST puede surgir si uno de los sexos compete más intensamente por parejas que el otro (Webster, 1992; Owen & Hartley, 1998). La dirección del DST dependerá del sexo que sea más competitivo (Figuerola, 1999; Székely *et al.*, 2004, 2007). La selección sexual puede favorecer tamaños grandes en machos en relación a las hembras, vía competencia macho-macho llevada a cabo en el suelo (Székely *et al.* 2000; Lindenfors *et al.*, 2002). Por otra parte, los machos pequeños pueden ser favorecidos si la competencia entre machos se lleva a cabo en el aire y donde el tamaño pequeño favorece la agilidad (Székely *et al.*, 2000; Raihani *et al.*, 2006; Serrano-Meneses & Székely, 2006; Serrano-Meneses *et al.*, 2008). Tamaños grandes en las hembras también pueden ser favorecidos mediante selección si ésta incrementa al aumentar el tamaño (Honek, 1993; Preziosi *et al.*, 1996). Otra hipótesis de la causa del DST es la del “uso diferencial del nicho”, ésta ocurriría si la selección actúa sobre el tamaño de los machos y hembras simultáneamente evitando la competencia entre los sexos o aumentando la eficiencia de forrajeo cuando los recursos son escasos. La especialización en la explotación de los recursos podría llevar a una divergencia morfológica (Serrano-Meneses *et al.*, 2008).

Varias especies del orden Odonata presentan DST, donde los machos son más grandes que las hembras o donde las hembras son más grandes que los machos. Estudios de DST en odonatos han revelado ciertos patrones. Por ejemplo, en Zygoptera, los machos son generalmente más grandes que las hembras (Fig. 1). Además se ha observado un claro patrón en el DST y su correlación con el sistema de apareamiento, donde el tamaño aumenta del sistema no territorial al territorial (Serrano-Meneses *et al.*, 2008). Serrano-Meneses y colaboradores (2008) argumentan que un tamaño grande en este suborden da ventajas a los machos para defender y pelear sus territorios por más tiempo, lo que conllevaría a obtener más cópulas que los machos pequeños. Esto ha sido sustentado por distintos estudios (Suhonen *et al.*, 2008).



**Figura 1. Dimorfismo sexual en el orden Zygoptera y Anisoptera (tomado de Serrano-Meneses *et al.*, 2008). 0 = monomorfismo; valores > 0 = DST donde los machos son más grandes que las hembras; valores < 0 = DST donde las hembras son más grandes que los machos.**

En cambio en anisópteros, si bien existe un rango de diferencias que causa un DST, los sexos tienden a ser monomórficos (Fig. 1) (Serrano-Meneses *et al.*, 2008). En especies territoriales de Anisoptera los machos no son más grandes que las hembras. Serrano-Meneses *et al.* (2007) argumentan que el tipo de competencia entre los machos de algunas especies territoriales de Anisoptera demanda un alto nivel de maniobrabilidad en los machos, por lo que tallas pequeñas son beneficiosas para dichos machos, ya que esto aumenta la maniobrabilidad durante la competencia entre machos. La relación de otras presiones selectivas con el DST, aparte de la selección sexual, se hace evidente al no existir una clara relación entre el incremento de la territorialidad y DST con machos más grandes en este suborden. Los anisópteros muestran diferentes conductas. Un ejemplo es que varias especies exhiben conducta migratoria, en la cual ambos sexos migran y donde la selección natural puede frenar un DST tanto con machos más grandes que las hembras y viceversa.

## 1.5 Proporción sexual en la emergencia

Los modelos de proporción de sexos predicen una proporción primaria de 1:1 para la mayoría de los organismos (Trivers, 1985). Hay ventajas de un individuo de producir una proporción sexual 1:1 en su descendencia, pues cada individuo de una especie bisexual tiene una madre y un padre, los cuales suministran cada uno la mitad del genoma de cada descendiente. Sin embargo, las poblaciones de insectos diploides presentan permanentemente o temporalmente una desproporción sexual (Stoks, 2001a, b). Una explicación está relacionada con los costos por alcanzar tamaños grandes de un sexo en específico. Si la selección de un tamaño grande es más intensa en comparación a las hembras, se asume que los machos requieren adquirir más energía, lo cual implica enfrentar más riesgos y un aumento en su tasa de mortalidad (Baker *et al.*, 1992; Stoks & Johansson, 2000; Fuselier *et al.*, 2007). En estos casos se esperaría una proporción sexual sesgada hacia hembras. Si las hembras no manipulan la proporción sexual en sus huevos, la explicación más plausible para una proporción sesgada en la emergencia a la etapa adulta es la mortalidad diferencial durante la etapa larval (Falck & Johansson, 2000; Crowley & Johansson, 2002; Johansson *et al.*, 2005).

Los trabajos de proporción de sexos en odonatos en la emergencia a lo largo de la temporada de reproducción muestran que los machos de Zygoptera generalmente superan en número a las hembras y en Anisoptera sucede lo contrario (cuadro 1), pero estos trabajos son escasos por lo que el patrón de sexos en los dos subórdenes resulta poco consistente.

Un trabajo realizado sobre la proporción de los sexos en relación con el tamaño es el de Crowley y Johansson (2002). Estos autores realizaron una predicción del DST en odonatos y su relación con el tiempo de crecimiento en ambos sexos. Los autores proponen que la proporción de sexos podría estar inclinada más hacia las hembras en especies territoriales que en las no territoriales. Esto se debería a las diferencias en el tiempo de desarrollo y en la intensidad de actividad. En las especies territoriales, los machos presentan mayor mortalidad en comparación a las hembras debido a su intensidad de forrajeo en la etapa larval o por la competencia entre su mismo sexo. Mientras que en las especies no territoriales, una mayor mortalidad se presentaría en las hembras si un tamaño grande es favorecido por la selección. Una evidencia de esto fue encontrada por Johansson *et al.* (2005) usando 10 especies territoriales y 11 no territoriales. Se podría esperar, por ejemplo, que la selección por adquirir territorios afecte la proporción de los sexos (Falck & Johansson, 2000; Crowley & Johansson, 2002; Johansson *et al.*, 2005). Pero por otra parte, se ha argumentado que un sesgo en la proporción de los sexos puede ser debido a las diferencias de probabilidad de recaptura entre los sexos, ya sea porque uno de los sexos pueda ser más fácil de capturar, o porque ambos sexos difieren en los patrones de distribución (Stoks, 2001a, b).

**Cuadro 1. Proporción de sexos en la emergencia (tomado de Corbet, 1999). Los registros están basados de colecciones exhaustivas de exuvias, realizadas regularmente (casi diario) o en intervalos regulares durante el periodo de emergencia donde la estacionalidad es restringida.**

<b>Familia</b>	<b>No. de especies analizadas por familia</b>	<b>Porcentaje de registros en las cuales los machos excedieron el 50%</b>
Zygoptera		
Coenagrionidae	8	75
Lestidae	7	55
Anisoptera		
Gomphidae	14	27
Cordullidae	4	17
Aeshnidae	11	13
Libellulidae	15	7

En estudios relacionados con el dimorfismo sexual en tamaño, la intensidad de las presiones selectivas y la variación estacional de la proporción sexual, es importante obtener muestras grandes considerando toda la temporada. En la presente tesis se han incorporado los registros de adultos en la emergencia de 14 especies del Orden Odonata. Se investigó la variación en el tamaño del cuerpo, el dimorfismo sexual en tamaño y la proporción sexual en la emergencia a lo largo de la temporada reproductiva. Tomando como base las siguientes hipótesis y objetivos:



## 2. Hipótesis

**Hipótesis 1:** Existe una relación entre el tamaño de cada sexo con los tiempos de emergencia del adulto a lo largo de la temporada de apareamiento en los subórdenes.

- **Predicción:** El tamaño de ambos sexos decrece a lo largo de la temporada.

**Hipótesis 2:** Existen diferencias en la relación del DST y el sistema de apareamiento en los dos subórdenes.

- **Predicción 1:** En zigópteros territoriales hay DST y este será sesgado a machos; mientras que en especies no territoriales las hembras serán de mayor talla.
- **Predicción 2:** En anisópteros, no existe relación entre la territorialidad y el DST. Si es que la hay, los machos territoriales tienden a tener menor tamaño que las hembras, mientras que no se encuentra esta diferencia en especies no territoriales.

**Hipótesis 3:** Existe relación entre la proporción de los sexos y el sistema de apareamiento en los dos subórdenes.

- **Predicción:** A lo largo de la temporada reproductiva habrá más hembras en especies territoriales, mientras que en especies no territoriales la proporción es mayor en los machos.

### **3. Objetivos**

1. Analizar el patrón del tamaño en adultos de ambos sexos a lo largo de la temporada reproductiva de una comunidad de odonatos en un ambiente estacional.
2. Comparar el DST a lo largo de la temporada reproductiva de especies territoriales y especies no territoriales en ambos subórdenes: Zygoptera y Anisoptera.
3. Analizar la proporción de los sexos y determinar si existe una relación con los sistemas de apareamiento.

## 4. Material y Métodos

### 4.1 Área de estudio

Individuos adultos de 14 especies del orden Odonata (cuadro 2) fueron recolectados en 27 lagos del Columbia National Wildlife Refuge (EUA) en 1997 en el centro de Columbia Basin en el este del estado de Washington (46° 55' N, 119° 15' W; cuadro 3 y figura 2; Payne 2003).

**Cuadro 1. Especies recolectadas en Columbia National Wildlife Refuge. Se muestra el número de individuos (N) y el sistema de apareamiento de cada especie según la literatura revisada.**

Especies	N	Sistema de apareamiento	Referencia
<i>Aeshna californica</i>	50	Territorial	Manolis, 2003
<i>Aeshna multicolor</i>	68	Territorial	Manolis, 2003
<i>Anax junius</i>	48	Territorial	Fuselier, et al. 2007
<i>Erythemis collocata</i>	91	Territorial	Manolis, 2003
<i>Libellula forensis</i>	33	Territorial	Manolis, 2003
<i>Pachydiplax longipennis</i>	180	Territorial	Corbet, 1999
<i>Sympetrum costiferum</i>	91	Territorial	Manolis, 2003
<i>Enallagma boreale</i>	987	No territorial	Corbet, 1999
<i>Enallagma carunculatum</i>	4271	No territorial	Corbet, 1999
<i>Ischnura cervula</i>	1358	No territorial	Manolis, 2003
<i>Ischnura perparva</i>	231	No territorial	Manolis, 2003
<i>Lestes congener</i>	750	No territorial	Manolis, 2003
<i>Sympetrum occidentale</i>	20	No territorial	Manolis, 2003
<i>Tramea lacerata</i>	94	No territorial	Manolis, 2003

### 4.2 Métodos y criterios de captura

Adultos de odonatos fueron capturados al emerger utilizando trampas colocadas sobre la superficie del agua. Las trampas fueron construidas de acero y malla de 5 cm X 10 cm, cubiertas con fibra de vidrio. Dos variantes fueron usadas: las trampas flotantes de 60 cm X 60 cm y 30 cm de alto, que tenían tiras de unisel de 6 cm X 6 cm por 60 cm de largo, los cuales sirvieron de flotadores, las trampas fueron colocadas en el agua a lo largo de la línea del lago al borde de la vegetación emergente tales como juncos. Los tallos fueron recortados periódicamente para evitar el levantamiento de las trampas. La otra variante fueron las trampas de costa, la caja tenía la cara inferior descubierta, estas trampas fueron colocadas en la costa con la parte abierta sumergida. Los odonatos se introducían en las trampas cuando emergían.

Se colocaron las trampas a finales de abril a inicios de septiembre regularmente (cuadro 3), dos trampas de cada tipo, por un total de 4 trampas en cada lago. Estas se revisaban al menos una vez por semana. Los adultos y exuvias eran removidas y se les identificaba la especie y el

sexo. Las exuvias eran combinadas con adultos en cada trampa; en los casos donde el adulto estaba perdido, la exuvia contaba como un adulto.

**Cuadro 2. Lagos muestreados en 1999. Se muestran los meses en las que se obtuvieron registros. En algunos lagos los registros fueron incompletos debido a que las trampas fueron dañadas o removidas a los pocos días de ser colocadas.**

Lago	Meses muestreados (Mes/Día)
Coot	4/30 - 9/5
Dollar	4/30 - 10/9
E. Royal	4/30 - 9/4
Hen	7/28 - 9/3
Hampton Slough	6/2 - 8/28
Juvenile Pocket	6/3 - 9/3
Juvenile	4/30 - 9/3
Katy	4/30 - 9/4
Lost	4/30 - 9/3
Lyle	6/2 - 9/5
Marie	4/30 - 9/3
Morgan	6/3 - 9/3
Marco Polo	4/30 - 9/4
N. Goose	4/30 - 9/4
N. Royal	4/30 - 9/4
NW June	4/30 - 9/4
P19	---
Pillar	4/30 - 9/5
Pillar H	4/30 - 9/5
Pit	6/2 - 9/5
Quail	4/30 - 9/5
S. Soda	4/30 - 9/3
Susan	4/30 - 9/4
SW Migraine	4/30 - 9/5
Upper Hampton	4/30 - 9/3
UH North Shore	6/2 - 9/4
Willow	6/2 - 9/4

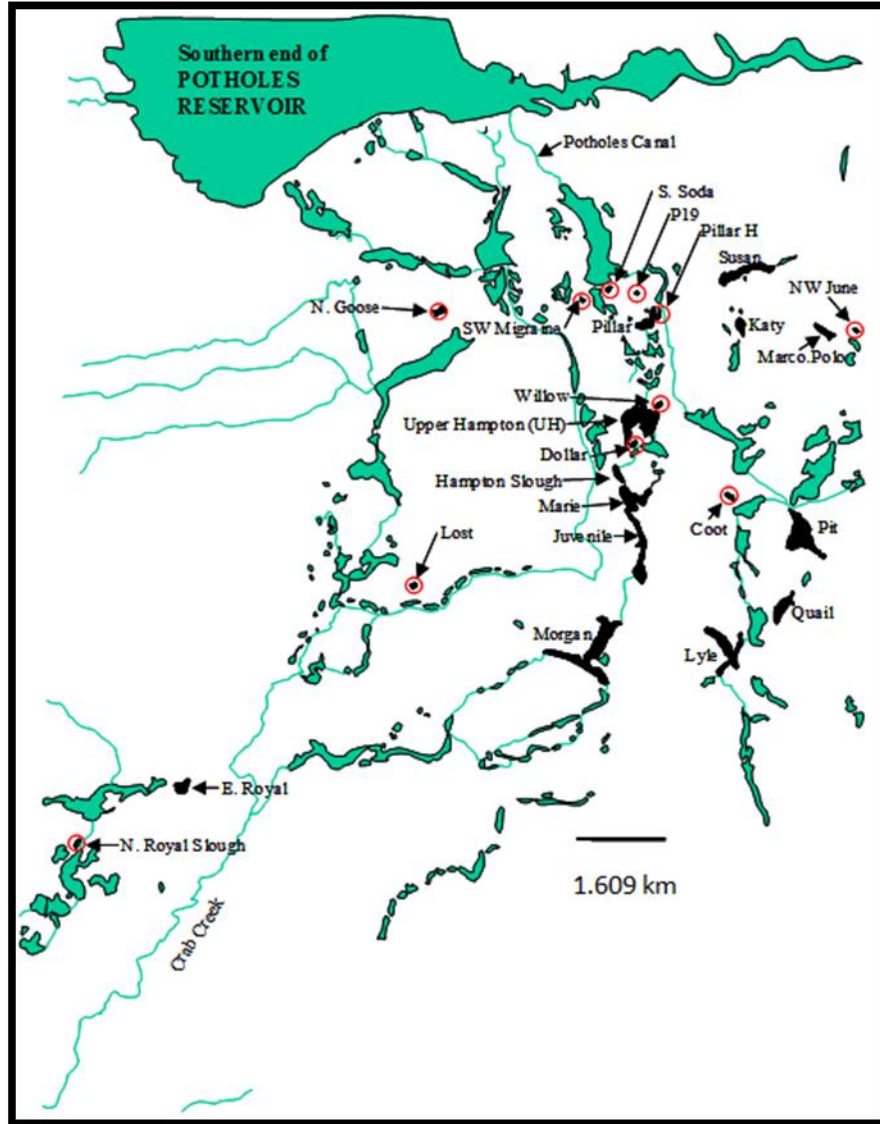


Figura 1. Área de estudio (Columbia National Wildlife Refuge, este del estado de Washington). Nombre de los lagos (negro) que fueron muestreados; los lagos pequeños se encuentran en círculo.

#### 4.3 Tamaño del cuerpo, dimorfismo sexual en tamaño e inicio de la emergencia de los adultos.

La longitud del ala anterior derecha de cada animal fue medida, la cual fue usada como indicador del tamaño del ala (Serrano-Meneses *et al.*, 2007). Se considero el comienzo de la temporada de cada especie como el primer día del mes donde algún individuo fue encontrado en las trampas. Tal día fue considerado como el inicio de la emergencia en los adultos. El tamaño de ambos sexos fue transformado a  $\log_{10}$ . El DST fue calculado como  $\log_{10}$  (tamaño del cuerpo de los machos, en cm) –  $\log_{10}$  (tamaño del cuerpo de las hembras, en cm). Usando una submuestra (N=4098) de los organismos recolectados, fue probado mediante un análisis de covarianza de tres

niveles, las diferencias entre especies, hembras y machos y su relación con el inicio de la emergencia de los adultos, estimando la interacción entre las variables.

#### **4.4 Proporción sexual**

Se analizó los sesgos de la proporción sexual 1:1 mediante la prueba de Chi cuadrada. La desviación en el número de hembras y machos fue comparada contra el número de individuos esperado como:  $(\text{número de hembras} + \text{número de machos})/2$ . Para explorar las fluctuaciones de la proporción sexual (número de machos/número de hembras) en la temporada, se llevó a cabo un análisis de covarianza

**5. SEASONAL CHANGES IN BODY SIZE, SEXUAL SIZE DIMORPHISM AND SEX RATIO IN RELATION TO MATING SYSTEM IN AN ADULT ODONATE COMMUNITY**

## 5.1 Introduction

In many insects the mating season is restricted to a few months of the year. This selects for mechanisms that regulate insect emergence and development rates so that the rates can be optimized to maximize fitness (reviewed by Yang *et al.*, 2005). For example, a large body size and early maturation time can be adaptive for females and males. Natural selection may favor large female body size due to its positive relationship with fecundity (Ridley, 1983; Fairbairn, 1997). On the other hand, large males often have advantages in male-male competition and female choice (Thornhill & Alcock, 1983; Blanckenhorn, 2005). Natural selection is also expected to favor an early maturation, as this reduces the risk of a pre-reproductive death (Zonneveld & Metz, 1991; Cueva del Castillo & Núñez-Farfán, 2002), and an early arrival to the reproductive areas as this increases mating and reproductive success in both sexes (Morby & Ydenberg, 2001; Cueva del Castillo & Núñez Farfán, 2002).

In seasonal environments, a trade-off between maturation time and body size can emerge (Johansson & Rowe, 1999; Johansson *et al.*, 2001, De Block & Stoks, 2005). Some aquatic insects accelerate their larval development rate at the end of the season in order to emerge to the terrestrial habitat as sexually mature adults. However, sexual maturity may be reached at expenses of a smaller body size, which is associated with lower competitive capacities (e.g. Leimar, 1996; Blanckenhorn, 1998; Gotthard, 1998; Nylin & Gotthard, 1998; Johansson & Rowe 1999; Plaistow & Siva-Jothy, 1999). Larvae that are near to the season end, increase their foraging and general activities, thereby leading to a trade off in terms of reduced growth rate and mass at sexual maturity (Johansson & Rowe, 1999; Johansson *et al.*, 2001; De Block & Stoks, 2005). On the other hand, if the mating season is long enough to allow for more than one generation (so that males emerging at different times overlap), adults that emerge first (usually those that started as eggs from the previous year), had a longer development time compared to those organisms that initiated and completed their development in the same season. The former males are more likely to attain a larger size at emergence compared to the latter males (e.g. Roff 1980, 1986). Several studies have confirmed this pattern, since a decline in body size at emergence of both sexes has been observed as season advances (reviewed by Tauber *et al.*, 1986, Atkinson, 1994).

The direction and magnitude of selection on body size may differ between sexes and generate sexual size dimorphism (SSD). Patterns of SSD may result from an interplay between sexual and natural selection (Hedrick & Temeles, 1989; Shine, 1989; Fairbairn, 1997; Blanckenhorn, 2005). The magnitude of a SSD bias towards females is expected to be smaller or even biased towards males in those insect taxa where sexual selection favors large males (see Fairbairn & Preziosi, 1994; Cueva del Castillo & Núñez-Farfán, 2008). In males, the selective advantage of a given body size usually depends on (i) whether the competition occurs on the ground or in the air (i.e. Székely *et al.*, 2007) and (ii) the intensity of mating competition among



them (i.e. determined by mating systems; see below). Small body size may be favored if competition between males takes place in the air and if small body size enhances agility (Fairbairn & Preziosi, 1994; Blanckenhorn *et al.*, 1995; Székely *et al.*, 2007). On the other hand, large male size may be favored if males compete on the ground, since large size is usually correlated with increased muscle size (and hence strength; e.g. Lindenfors *et al.*, 2007). Furthermore, mating systems with high levels of competition among males (e.g. polygyny, resource-defense polygyny) may favor large male size (relative to female size; Clutton-Brock & Harvey, 1977; Owens & Hartley, 1998; Lindenfors *et al.*, 2007) due to an increased competition over females. Also, note that in species in which males defend territories, large body size may be positively selected as it allows for higher resource holding potential (reviewed by Lailvaux & Irschick, 2006). This, in turn, may explain why larger males tend to fight for and secure a territory. Female-biased SSD is expected when natural selection is stronger in females than sexual selection on males. As indicated above, a large female size may be favored via increased fecundity (Honěk, 1993; Preziosi *et al.*, 1996). This is likely to be true if egg production, egg size or clutch size increase with female body size (Honěk, 1993; Fairbairn *et al.*, 2007).

In a recent comparative study in odonates, Serrano-Meneses *et al.* (2008a) found that males were larger than females in zygopteran territorial species and female-biased SSD were found for zygopteran nonterritorial odonate species. In fact, single-species studies in this insect order have confirmed this predicted pattern, since larger zygopteran males are more likely to find and defend a territory, while smaller males usually adopt nonterritorial mating tactics (reviewed by Suhonen *et al.*, 2008). In Anisoptera, interestingly, mating systems do not predict the degree or direction of SSD: either males or females may be the larger sex in territorial or nonterritorial species (Serrano-Meneses *et al.*, 2008a). Note, however, that the nature of Serrano-Meneses *et al.*'s (2008a) data (museum specimens and individuals sampled during a limited period in the mating season) and their analytical technique prevents any conclusion to be drawn with regards to seasonal fluctuations in SSD (see below). Thus, two interesting issues regarding the evolution and maintenance of SSD are (i) whether the observed pattern of SSD within a single species can fluctuate during the mating season and (ii) whether these fluctuations are due to changes in the intensity of the selective pressures that are likely to act on each sex (reviewed by Danks, 2006). One reason to expect fluctuation in SSD throughout the mating season is that selection for finding and defending a territory is usually higher at the season onset than at the end. In fact, in several territorial species, territorial behavior breaks up and males adopt nonterritorial, energetically efficient mating tactics (e.g. scramble competition). This is most likely to occur when male density is too high and when the mating season is well advanced (reviewed by Suhonen *et al.*, 2008). If such situations are common, then territoriality could be seen as facultative state in many species; the rationale is that changes in mate competition may affect selection for large size throughout the season. Given that such density-dependent mating tactics may not only occur in odonates but also in a plethora of species (reviewed by Kokko & Rankin, 2006), changes in sexual selection intensity are likely to be a rule rather than an exception.

As indicated before, a large body size in insects would demand, for example, an extended larval period to gain more food but, at the same time, the animal could face more risky situations such as predator attacks, pathogen exposure, among others (e.g. Ball & Baker, 1996; Anholt & Werner, 1998). In fact, selection for increased body size can be linked to mating systems given the associated costs to attain a large size. In territorial odonates, it is customary to expect males to be generally larger than females while the opposite is expected for nonterritorial species (e.g. Johansson *et al.*, 2005). Under this rationale, one would expect female-biased sex ratios to occur in territorial species, while male-biased sex ratios would be expected to occur in nonterritorial species. Based on a previous model that allowed for the female-biased sex ratio prediction (Crowley & Johansson, 2002), Johansson *et al.* (2005) put forward this idea and tested it using odonates. In this order, sex determination is genetic (Kiauta, 1969) so that a 1:1 primary sex ratio is expected. Despite this, deviations in adult sex ratio are frequent (reviewed by Corbet & Hoess, 1998; Cordero-Rivera & Stoks, 2008). Using 10 territorial and 11 nonterritorial odonate species, Johansson *et al.* (2005) provided support for these expectations. The relationship, however, became non-significant when comparative methods were implemented to control for common ancestry (Johansson *et al.*, 2005). However, as it occurs with several SSD studies, this study investigated a limited number of species, and variation along the season was also considered. Given the reasons we explained before in relation to fluctuating SSD, the intensity of selective pressures and the determination of seasonal changes in sex ratio, it is thus important to consider larger sample sizes which also include recordings for the whole season.

Odonates are a good model for testing the issues described above: several species live in seasonal environments, show distinct patterns of SSD, biased adult sex ratios, different mating systems, and can be easily found and followed in the field (Corbet, 1999; Córdoba-Aguilar, 2008). In fact, several studies have used odonates to address the questions we have put forward here; nevertheless, we aimed to circumvent some of the problems these studies encountered by increasing individual sample sizes and/or tracking emergence patterns throughout the season. Furthermore, we have incorporated dates of adult emergence as another variable in our analysis to see whether the time window of adult emergence for the whole mating season, can serve to understand the above questions. Thus, using an adult odonate community that consisted of 14 species, we have investigated changes in body size, SSD and sex ratio at emergence along the mating season. We had three predictions. First, body size at adult emergence of both sexes would decrease later in the mating season (as occurs in other odonates; e.g. Plaistow & Siva-Jothy, 1999). We further predicted no change in the pattern of SSD exhibited by all species. Second, we predicted that mating systems would not be a good predictor of SSD for anisopterans but it would for zygopterans in which a male-biased SSD is likely to be found in territorial species, while a female-biased SSD is likely to be found in nonterritorial species. Finally, we expected sex ratio to be related to each species' SSD: we predicted female-biased sex ratios in species in which males are larger than females and male-biased sex ratios in species in which females are the larger sex.

## 5.2 Material and Methods

### *Study area*

Adults of both sexes of 14 odonate species (Table 1) were collected in 27 lakes of the Columbia National Wildlife Refuge (USA) in 1997, which occur in the center of the Columbia Basin in eastern Washington State (46° 55' N, 119° 15' W; Payne, 2003). The lakes varied in size from a few square meters to several square kilometers.

### *Methods of odonate capture and data criteria*

The emerging adult odonates were caught using open-bottom screen cages placed on the water surface. These devices were constructed with steel fencing with 2" X 4" mesh, covered with fiberglass window screening. There were two trap variants. The "floating trap" of ca. 60 X 60 X 30 cm, which had strips of closed-cell foam (ca. 6 X 6 cm in cross section by 60 cm long) attached as floats to two sides of the trap. These traps were placed in water along the shoreline at the outer edge of the emergent vegetation, tied to and enclosing stems of emergent vegetation such as reeds or grass. The stems were trimmed regularly to prevent them from lifting the traps. The other variant, the "shore trap", was shaped like a box with one side lifted up and the bottom missing, so that the dimensions of the open bottom were ca. 60 cm by 90 cm. The closed end was placed out of the water on shore and the open side was submerged, and approximately the same area of open bottom as the floating trap was actually in the water. The traps frequently enclosed some vegetation. Recently emerged adult odonates climbed into the traps when emerging, and were unable to escape.

On average, two floating and two shore traps were placed, for a total of 4 traps, in each lake and were checked about once per week (see sampled period for each species in Table 1). Adults of all species and exuviae were removed from the trap and stored in envelopes. Specimens were identified to species and sex. Exuviae that could be matched to an adult for a particular trap and date were not added to the total count; in cases where the adult was missing, the exuvia was counted as an adult.

We set the criteria of having at least 30 individuals of each sex for each species for statistical analysis. Although this number is arbitrary, it allowed more certainty in terms of statistical analysis. Using bibliographical sources, we determined the mating system (territorial, nonterritorial) of each species.

### *Body size, SSD and onset of adult emergence (OAE)*

The length of the right forewing wing of each animal was measured, which was used as an indicator of body size (Serrano-Meneses *et al.*, 2007). We considered the beginning of the season of each species as the first day of the month that any individual(s) was(were) found in the traps. Such day was considered as the onset of adult emergence (OAE). Male and female body sizes were log<sub>10</sub> transformed prior to analyses. SSD was calculated as log<sub>10</sub> (male body size, in

cm) - log<sub>10</sub> (female body size, in cm). In an overview of SSD indices, Smith (1999) concluded that this is a robust measure of SSD. Using a subsample (N= 4098) of the collected organisms, differences on body size between species, females and males and its relationship with the OAE were tested performing a three level analysis of covariance (ANCOVA), estimating the interaction between variables. OAE was entered as a covariate.

### *Sex ratio*

For each species, deviations from a 1:1 sex ratio were analyzed using a Chi-square test. The observed deviation in the number of females and males was compared against an expected number of individuals for each sex estimated as: (number of females+ number of males)/2. In order to explore daily sex ratio (estimated as: number of males/number of females) fluctuations as the mating season progressed in each species, an analysis of covariance was carried out. OAE was considered as a covariate, and the interaction Species\* OAE was estimated to explore temporal differences in sex ratio fluctuations between species.

## 5.3 Results

### *Species and mating systems*

Seven species were territorial, all of them anisopteran (*Aeshna californica*, *A. multicolor*, *Anax junius*, *Erythemis collocata*, *Libellula forensis*, *Pachydiplax longipennis* and *Sympetrum costiferum*; Table 1). The other seven species were nonterritorial (Table 1). Of these, five were zygopteran (*Enallagma boreale*, *E. carunculatum*, *Ischnura cervula*, *I. perparva* and *Lestes congener*) and two anisopteran (*Sympetrum occidentale* and *Tramea lacerata*; Table 1).

**Table 1. Species collected of 27 lakes of the Columbia National Wildlife Refuge (USA) in 1997. Sample size, mating system, season period sampled and reference from which mating system was obtained.**

Species	N	Mating system	Season period	Reference
<i>Aeshna californica</i>	50	Territorial	May-June	Manolis, 2003
<i>Aeshna multicolor</i>	68	Territorial	May-July	Manolis, 2003
<i>Anax junius</i>	48	Territorial	May-September	Fuselier, et al. 2007
<i>Erythemis collocata</i>	91	Territorial	June-September	Manolis, 2003
<i>Libellula forensis</i>	33	Territorial	May-August	Manolis, 2003
<i>Pachydiplax longipennis</i>	180	Territorial	June-August	Corbet, 1999
<i>Sympetrum costiferum</i>	91	Territorial	July-September	Manolis, 2003
<i>Enallagma boreale</i>	987	Nonterritorial	May-August	Corbet, 1999
<i>Enallagma carunculatum</i>	4271	Nonterritorial	May-September	Corbet, 1999
<i>Ischnura cervula</i>	1358	Nonterritorial	May-September	Manolis, 2003
<i>Ischnura perparva</i>	231	Nonterritorial	May-September	Manolis, 2003
<i>Lestes congener</i>	750	Nonterritorial	June-August	Manolis, 2003
<i>Sympetrum occidentale</i>	20	Nonterritorial	June-August	Manolis, 2003
<i>Tramea lacerata</i>	94	Nonterritorial	June-July	Manolis, 2003

*Body size and SSD and onset of adult emergence (OAE)*

We used only 10 species for the analysis, as the small sample size of the remaining four prevented statistical analysis. The analyzed species were: *A. multicolor*, *E. collocata*, *P. longipennis*, *S. costiferum*, *E. boreale*, *E. carunculatum*, *I. cervula*, *I. perparva*, *L. congener*, *S. occidentale* and *T. lacerate*. The ANCOVA detected significant differences in body size between species, sexes and magnitude of SSD between species (Interaction Species\*Sex; Table 2; Fig. 1). OAE did not explain seasonal differences on body size. Nevertheless, as season progressed, the species showed highly significant differences on the recruitment patterns on adults' body size (Interaction: Species\*OAE; Table 2), even though there were not differences in recruitment patterns between females and males (Interaction: Sex\*OAE), or between the size that females and males of all species reached along the season (Interaction: Species\*Sex\*OAE). The largest organisms of four nonterritorial zygopteran species (*I. cervula*, *L. congener*, *E. carunculatum*, *E. boreale*) and a territorial anisopteran (*S. costiferum*), emerged at the beginning of mating season. On the other hand, in two Anisoptera, *A. multicolor* and *E. collocata*, the largest organisms emerged at the end of the mating season while in *I. perparva*, *P. longipennis* (Zygoptera) and *T. lacerata* (Anisoptera), there was no seasonal fluctuation in body size (see Fig. 2; for comparative purposes, only *A. multicolor* and *P. longipennis* are shown).

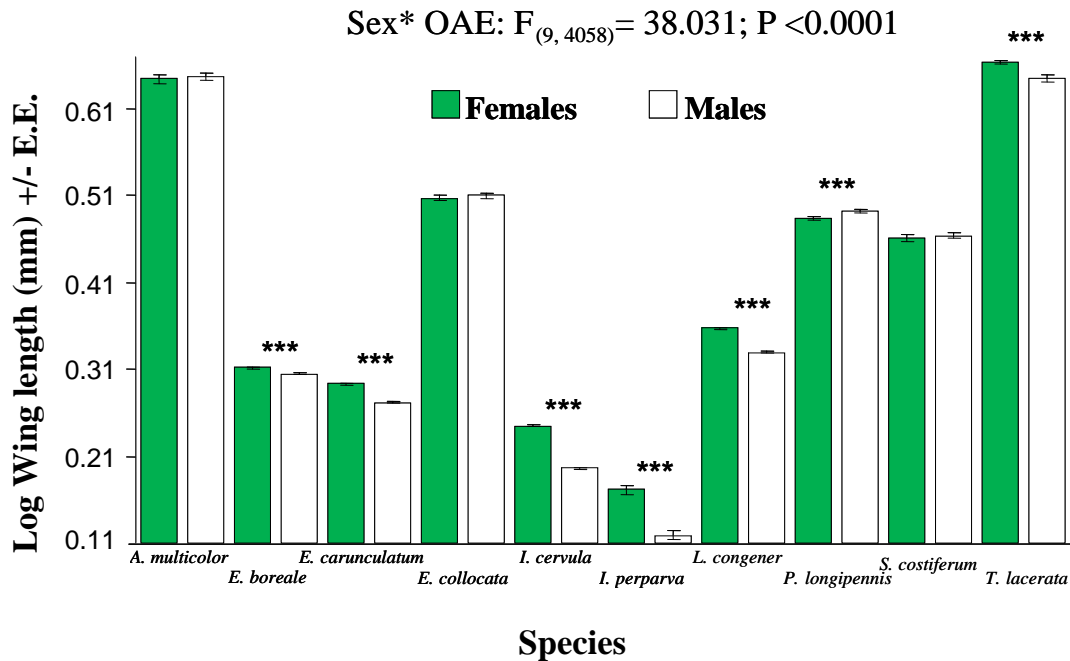
**Table 2. ANCOVA. Differences between sexes and the day of onset of adult emergence (OAE) in body size in ten odonate species of 27 lakes of the Columbia National Wildlife Refuge (USA) in 1997.**

Source	D.F.	S.S.	M.S.	F	P
Species	9	9.033	1.003	1729.33	<0.0001
Sex	1	0.008	0.008	14.40	0.0002
OAE	1	0.0001	0.0001	0.23	0.631
Species*Sex	9	0.198	0.022	38.03	<0.0001
Species*OAE	9	0.030	0.003	5.83	<0.0001
Sex*OAE	1	0.0000	0.0000	0.04	0.837
Species*Sex*OAE	9	0.0064	0.0007	1.23	0.268
Error	4058	1.864	0.0005		

The six analyzed nonterritorial species exhibited female-biased SSD; as for territorial species, *P. longipennis* showed male-biased SSD while three species were monomorphic (Table 3, Fig. 1). Interestingly, *P. longipennis* and *I. perparva* had a late OAE (Table 2; Fig. 1): *P. longipennis* is a territorial species with SSD, whereas *I. perparva* is nonterritorial with female-biased SSD. The anisopterans *A. multicolor* and *E. collocata* were larger than the zygopterans, but smaller than other anisopterans with an earlier OAE. *S. occidentale* was not analyzed given its low sample size.

**Table 3. SSD and sex ratio (males/females) according to mating system. Bold types indicate significant differences and significant sex ratio deviation from 1:1 (in all cases,  $d.f$  of  $\chi^2 = 1$ ). Negative SSD values indicate a female-bias, whereas positive values indicate a male-bias. Empty boxes imply small samples sizes, not amenable for statistical analysis.**

Species	Mating system	SSD	Sex ratio	$\chi^2$	P
<i>A. californica</i>	Territorial	-			
<i>A. multicolor</i>	Territorial	0.003	0.89	0.24	0.62
<i>A. junius</i>	Territorial	-			
<i>E. collocata</i>	Territorial	0.003	0.82	0.89	0.35
<i>L. forensis</i>	Territorial	-			
<i>P. longipennis</i>	Territorial	<b>0.010</b>	0.88	0.98	0.32
<i>S. costiferum</i>	Territorial	0.003	<b>0.49</b>	<b>10.56</b>	<b>0.001</b>
<i>E. boreale</i>	Nonterritorial	<b>-0.007</b>	0.94	1.10	0.29
<i>E. carunculatum</i>	Nonterritorial	<b>-0.022</b>	<b>0.91</b>	<b>8.72</b>	<b>0.003</b>
<i>I. cervula</i>	Nonterritorial	<b>-0.049</b>	0.96	0.41	0.52
<i>I. perparva</i>	Nonterritorial	<b>-0.052</b>	0.88	0.98	0.32
<i>L. congener</i>	Nonterritorial	<b>-0.027</b>	1.00	0.00	1.00
<i>S. occidentale</i>	Nonterritorial	-			
<i>T. lacerata</i>	Nonterritorial	<b>-0.019</b>	1.19	0.68	0.41



**Figure 1. Seasonal changes in adult body size for both sexes in all analyzed species of 27 lakes of the Columbia National Wildlife Refuge (USA) in 1997.**

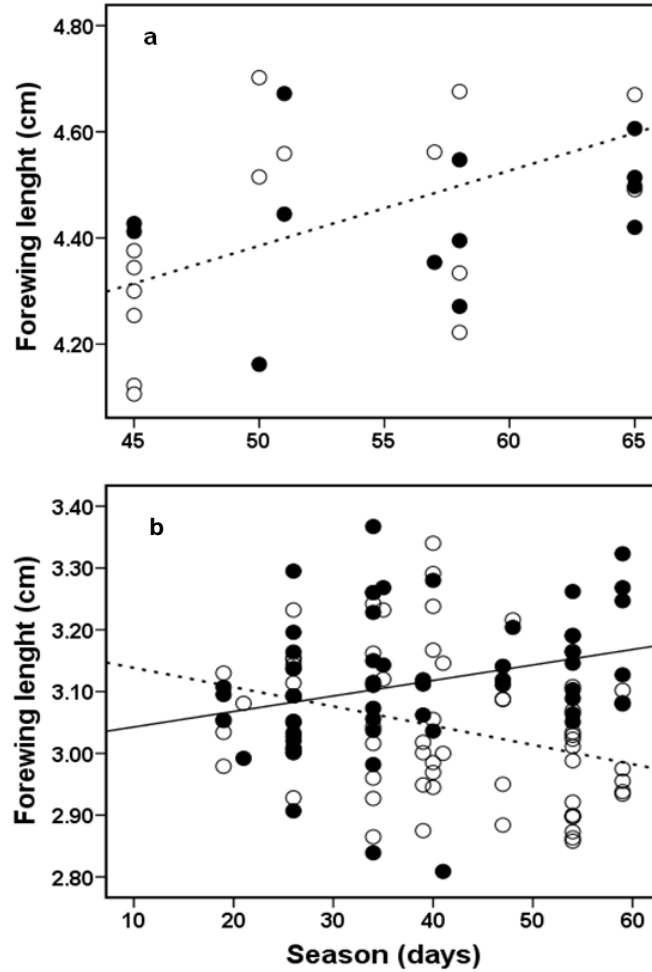


Figure 2. Changes in body size during the season for males (●) and females (○). Continuous lines indicate the relationship between both variables for males, and dotted lines for females. a) *A. multicolor*, and b) *P. longipennis*.

### Sex ratio

Only *E. carunculatum* and *S. costiferum* showed deviation in sex ratio towards females (Table 3). However, the results of the ANCOVA indicated that neither inter-specific nor OAE differences on sex ratio were significant. Nevertheless, species showed significant seasonal differences in sex ratio (interaction Species\*OAE; Table 4). According to this analysis, *S. costiferum* (territorial), *I. cervula* and *I. perparva* (both nonterritorial) recruited more males (sex ratio bias to males) at the beginning of the season (Fig. 3a, c, d) while *E. boreale* (nonterritorial) showed the opposite pattern to these three species: sex ratio was female-biased at the beginning and male-biased at the end of the season (Fig. 3b).

Table 4. ANCOVA results in relation to species and day of onset of adult emergence (OAE) to explain sex ratio (males/females).

Source	D.F.	S.S.	M.S.	F	P
Species	13	7.33	0.563	0.926	0.526
OAE	1	0.052	0.052	0.086	0.770
Species*OAE	13	16.214	1.247	2.048	<b>0.018</b>
Error	210	127.87	0.609		

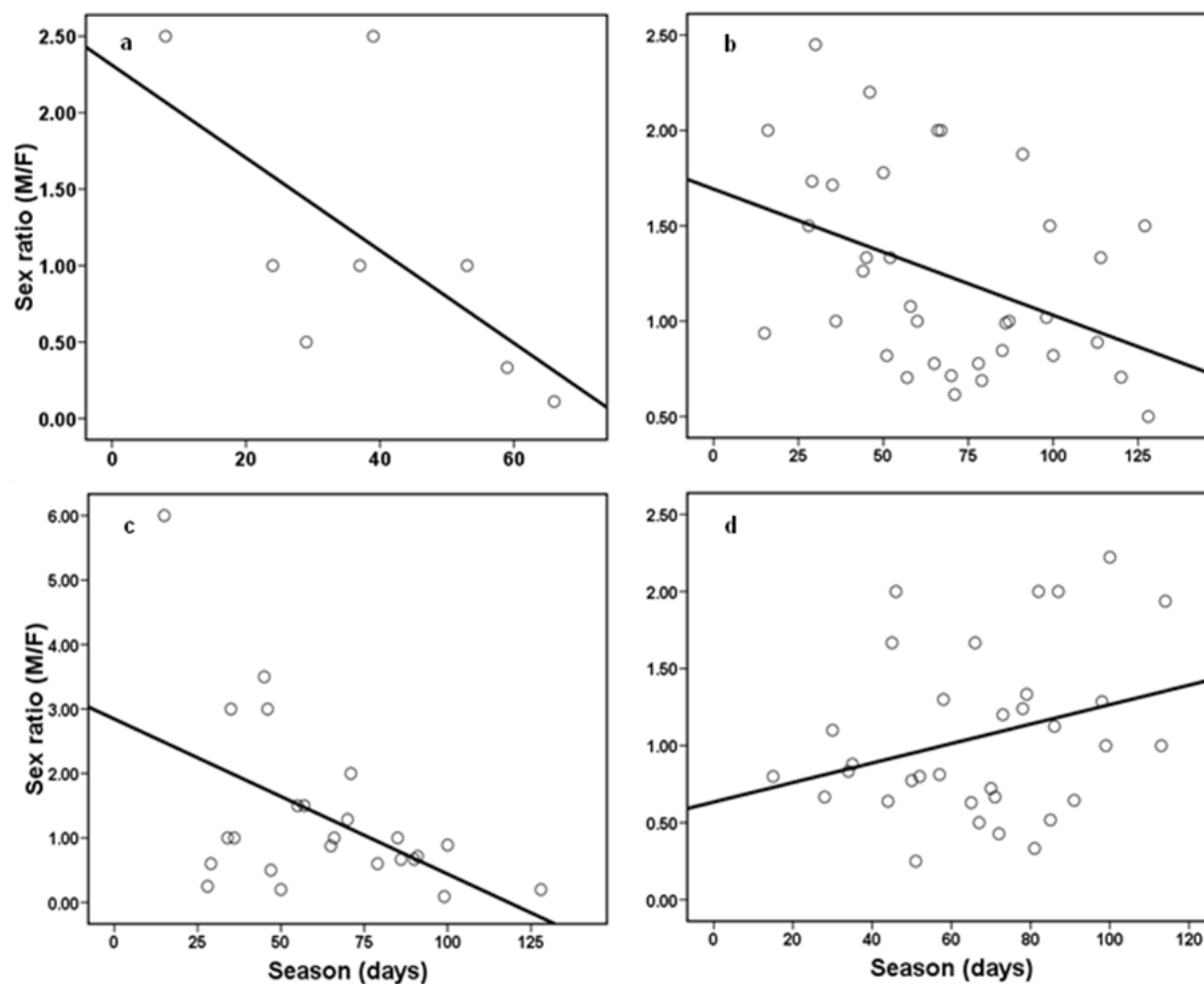


Figure 3. The relation between sex ratio (M/F) and season date in a) *S. costiferum*, b) *I. cervula*, c) *I. perparva* and d) *E. boreale*. The continuous line denotes a statistically significant relationship.

## 5.4 Discussion

The evolution of body size and maturation time can be constrained by environmental variables like temperature and/or food availability (Nylin & Gotthard, 1998). Furthermore, a trade off between both traits can emerge: time of adult emergence can be promptly reached but at



the expense of a small body size, which would be associated with lower sexual competitive capacities (Wiklund & Fagerström, 1977; Thornhill & Alcock, 1983). Our results suggest that the environment can affect both adult body size and OAE. It is known that the size of recruited adult odonates decreases as the season advances which would be indicative of a trade off between both traits (reviewed by Corbet, 1999; but see Rantala *et al.*, 2001). In our study, inter- and intra-species variation on body size was associated with OAE patterns. The largest organisms of both sexes of four zygopterans and two anisopterans reached the adult stage at the beginning of the mating season. Large body size and an early adult emergence (seen as adult maturation in other insects) can be attained simultaneously (Wall & Begon, 1987; Ahnesjö & Forsman, 2003; Berner & Blanckenhorn, 2006) which applies to several of the species we studied here and showed large size at the beginning of the season. However, the expected trade off did not apply to all species. For example, in *E. carunculatum*, animals reached the adult stage until the end of the season with a small body size; *I. perparva*, *P. longipennis* and *T. lacerata* did not show temporal variation on body size, although the time window of adult emergence was shorter than in the other species which is worth discussing. *T. lacerata* is one of the largest species and its average OAE occurs at the beginning of the season (mean = 38.4 days), with a shorter time window of emergence (CV = 19.6). *P. longipennis* is the second in size of the three species, with a similar OAE (mean = 39.6 day; CV = 31.4), while the smallest species, *I. perparva*, reached the adult stage at the end of the season (mean = 74.3; CV = 28.83). These differences in emergence time and how long adults each species “lives” during the season may affect the adult body size although the mechanism is not clear. Perhaps by emerging later in the season, there will be no effects on size. The alternative hypothesis is that environmental stressors do not affect emergence time and body size as has been experimentally documented for *E. cyathigerum* (Strobbe & Stoks, 2004). Such a result can be expected on the basis that some animals may not be able to accelerate their development even when food is plenty (Rolff *et al.*, 2004). Whether this is the case for the “anomalous” species we described here, needs to be investigated.

Large males often have advantages in male-male competition and female choice (Thornhill & Alcock, 1983). On the other hand, if females are larger than males, this is suggestive of natural selection acting on female fecundity and being stronger than the sexual selection action on males (Ridley, 1983; Wiklund & Karlsson, 1988). Our results indicated that the nonterritorial zygopterans showed a female-biased SSD while the territorial anisopteran species showed no dimorphism or SSD towards males. This pattern, may suggest that selection pressures on male body size have been stronger on males than on females. Interestingly, the body size of the territorial *A. multicolor* was as large as *T. lacerata*, the only nonterritorial anisopteran. Despite this, *A. multicolor* shows a late OAE ( $\bar{X} = 54.1$  days; CV = 14) than *T. lacerata* ( $\bar{X} = 38.44$  days; CV = 19.6). Moreover, *A. multicolor* has no dimorphism, whereas in *T. lacerata* females are larger than males. Although in general our results fit well with what had been found previously (Serrano-Meneses *et al.*, 2008a, b), they seem more complex than initially thought, i.e.

when OAE is incorporated, and thus deserve further research using a species-specific approach. For example, the selective pressures for and costs of reaching a certain size should be examined.

Given that in many insects species females are bigger than males, it has been suggested that the latter can have a shorter development time than the former (Wiklund & Fagerström, 1977; Thornhill & Alcock, 1983). Thus, when a female-biased SSD is found, a shift in sex ratio towards males is expected. All zygopteran species showed SSD bias to females, suggesting that natural selection for high female fecundity could be stronger than sexual selection on males (Ridley, 1983; Wiklund & Karlsson, 1988). Nevertheless, only *E. carunculatum* showed a significant sex ratio bias toward males. Biases in adult sex ratio are common in Odonata (reviewed by Corbet & Hoess, 1998; Cordero-Rivera & Stoks 2008). Although we ignore whether such biases can be determined during fertilization and/or egg laying, there is evidence that such biases can emerge due to the different costs both larvae (e.g. Stoks & Johansson, 2000) or adults (e.g. Stoks, 2001a, b) face. Perhaps this can be the explanation of a global sex ratio bias towards females in *S. costiferum* and *E. carunculatum*, two species that not only belong to different suborders but also show different levels of SSD and mating strategies. Independently of the proximal causes that lead to such biases, there is the expectation that when sexes differ in size this will skew sex ratios. Interestingly but paradoxically, in *E. boreale*, the sex ratio showed a radical seasonal transition: females were more common at the season onset but there was a switch towards males the season end. This species could represent a good subject to test the assumed relationship between large size achievement costs and sex ratios. Furthermore, females of this species were always larger than males so that the skew in sex ratio is more difficult to understand and cannot reconcile easily with the above prediction. Previous studies have documented a female bias in size and mass in this species (Anholt, 1992) but no evidence of changes in sex ratio has been reported. Possibly, the selective pressures that this species faces change as season progresses. This would imply more costs for males at the beginning that later shifted towards females at season end. Anholt (1994) documented that eggs laid late in the season in this species were more likely to be predated by larvae of the same species. Survival thus decreased at the end of the season but no further investigation addressed whether this survival was sex-dependent.

We found evidence that for a few species, protandry was operating. Protandry is associated with high population densities where the probability of encounter between the sexes is high (Thornhill & Alcock, 1983; Zonneveld & Metz, 1991). The fitness consequences of such phenomenon are high for both sexes: protandrous males can gain a high mating success, whereas females can reduce their risk of pre-reproductive death (Zonneveld & Metz, 1991; Cueva del Castillo & Núñez Fárfan, 2002). That protandry exists in odonates has been already examined and put forward (Corbet, 1999), although its adaptive consequences has never been examined in detail.

## 5.5 Conclusions

In summary, our results indicate that the environment plays a role on predicting size and sex differences in this trait and mortality. Some of these results are likely to be explained by sexual selection. However, the patterns already found in other odonates were not detected, except for SSD in relation to mating system and suborder. This indicates that we are still far from having a clear picture in relation to natural and sexual selection pressures shaping size and emergence patterns in this insect order.

## 5.6 Acknowledgements

Collection of animals complied with legal regulations. JW-M was supported by a CONACyT grant.

## 5.7 Literature Cited

- Ahnesjö, J. & Forsman, A. 2003. Correlated evolution of color pattern and body size in polymorphic pygmy grasshoppers, *Tetrix undulata*. *J. Evol. Biol.* 16: 1308-1318.
- Anholt, B. R. 1992. Sex and habitat differences in feeding by adult *Enallagma boreale* (Zygoptera, Coenagrionidae). *Oikos*. 65: 428-432.
- Anholt, B. R. 1994. Cannibalism and early instar survival in *Enallagma boreale* (Zygoptera, Coenagrionidae). *Oecologia*. 99: 60-65.
- Anholt, B. R. & Werner, E. E. 1998. Predictable changes in predation mortality as a consequence of changes in food availability and predation risk. *Evol. Ecol.* 12: 729-738.
- Atkinson, D. 1994. Temperature and organism size – a biological law for ectotherms? *Adv. Ecol. Res.* 25: 1-54.
- Baker, R. M., Forbes, M. R. & Proctor, H. C. 1992. Sexual differences in development and behavior of larval *Ischnura verticalis* (Odonata: Coenagrionidae). *Can. J. Zool.* 70: 1161-1165.
- Ball, S. L. & Baker, R. L. 1996. Predator-induced life history changes: antipredator behavior costs or facultative life history shifts? *Ecology*. 77: 1116-1124.

- Baird, J. M. & May, M. L. 2005. Fights at the dinner table: agonistic behavior in *Pachydiplax longipennis* (Odonata: Libellulidae) at feeding sites. *J. Insect Behav.* 16: 189-216.
- Berner, D. & Blanckenhorn, W. U. 2006. Grasshopper ontogeny in relation to time constraints: adaptive divergence and stasis. *J. Anim. Ecol.* 75: 130–139.
- Blanckenhorn, W. 1998. Adaptive phenotypic plasticity in growth, development, and body size in the yellow dung fly. *Evolution.* 52: 1394-1407.
- Blanckenhorn, W. 2005. Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology.* 111: 977-1016.
- Blanckenhorn, W. R., Preziosi, R. F. & Fairbairn, D. J. 1995. Time and energy constraints and the evolution of sexual size dimorphism-to eat or to mate? *Evol. Ecol.* 9: 369-381.
- Clutton-Brock, T. H. & Harvey, P. H. 1977. Primate ecology and social organization. *J. Zool.* 183: 1-39.
- Corbet, P. S. 1999. **Dragonflies: behaviour and ecology of odonata.** Ed. Harley Books, England.
- Corbet, P. S. & Hoess, R. 1998. Sex ratio of Odonata at emergence. *Int. J. Odonatology.* 1: 99-118.
- Córdoba-Aguilar, A. (ed.). 2008. **Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research.** Oxford University Press, Oxford.
- Cordero-Rivera, A. & Stoks, R. 2008. Mark-recapture studies and demography. In: Córdoba-Aguilar A. (ed.) **Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research.** Oxford University Press, Oxford, pp. 7-20.
- Crowley, P. & Johansson, F. 2002. Sexual dimorphism in Odonata: age, size, and sex ratio at emergence. *Oikos.* 96: 364-378.
- Cueva del Castillo, R. & Núñez-Farfán, J. 1999. Sexual selection on maturation time and body size in *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pyrgomorphidae): correlated response to selection. *Evolution.* 53: 209-215.
- Cueva del Castillo, R. & Núñez-Farfán J. 2002. Female mating success and risk of prereproductive death in a protandrous grasshopper. *Oikos.* 96: 217-224.

- Cueva del Castillo, R. & Núñez-Farfán, J. 2008. The evolution of sexual size dimorphism: the interplay between natural and sexual selection. *J. Orthoptera Res.* 17: 197-200.
- Danks, H. V. 2006. Key themes in the study of seasonal adaptations in insects II. Life-cycle patterns. *Appl. Entomol. Zool.* 41: 1-13.
- De Block, M. & Stoks, R. 2005. Fitness effects from egg to reproduction: bridging the life history transition. *Ecology.* 86: 185-197.
- Ehrlich, P. R. et al. 1984. Can sex ratio be determined? The case of a population of checkerspot butterflies. *Am. Nat.* 124: 527-539.
- Fairbairn, D. J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: Pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 28: 659-687.
- Fairbairn, D. J. & Preziosi, R. 1994. Sexual selection and the evolution of allometry for sexual size dimorphism in the water strider, *Aquarius remigis*. *Am. Nat.* 144: 101-118.
- Fairbairn, D. J., Launer, A. E. & Murphy, D. D. 2007. **Sex, size, and gender roles: Evolutionary studies of sexual size dimorphism.** Oxford University Press, Oxford.
- Fuselier, L. P., Decker, P., Lunski, J., Mastel, T. & Skolness, S. 2007. Sex differences and size at emergence are not linked to biased sex ratios in the common green darner, *Anax junius* (Odonata: Aeshnidae). *J. Freshwater Ecol.* 22: 107-117.
- Gotthard, K. 1998. Life history plasticity in the satyrine butterfly *Lasiommata petropolitana*: Investigating an adaptive reaction norm. *J. Evol. Biol.* 11: 21-39.
- Hardy, C. W. 2002. **Sex Ratios. Concepts and Research Methods.** Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Haro, R. J., Edley, K. & Wiley, M. J. 1994. Body size and sex ratio in emergent stonefly nymphs (*Isogenus olivaceus*: Perlodidae): variation between cohorts and populations. *Can. J. Zool.* 72: 1371-1375.
- Hedrick, A. V. & Temeles, E. J. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends Ecol. Evol.* 4: 136-138.
- Honěk, A. 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos.* 66: 483-492.

- Johansson, F. & Rowe, L. 1999. Life history and behavioral responses to time constraints in a damselfly. *Ecology*. 80: 1242-1252.
- Johansson, F. R., Stoks, R., Rowe, L. & De Block, M. 2001. Life history plasticity in a damselfly: effects of combined time and biotic constraints. *Ecology*. 82: 1857-1869.
- Johansson, F. P., Crowley, P. & Brodin, T. 2005. Sexual size dimorphism and sex ratios in dragonflies (Odonata). *Biol. J. Linn. Soc.* 86: 507-513.
- Kiauta, B. 1969. Sex chromosomes and sex determination mechanisms in Odonata, with a review of the cytological conditions in the family Gomphidae, and references to the karyotypic evolution of the order. *Genetica*. 40: 127-157.
- Kokko, H. & Rankin, D. J. 2006. Lonely hearts or sex in the city? Density-dependent effects in mating systems. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 361: 319-334.
- Lailvaux, S. P. & Irschick, D. J. 2006. A functional perspective of sexual selection: insights and future prospects. *Anim. Behav.* 72: 263-273.
- Leimar, O. 1996. Life history plasticity: influence of photoperiod on growth and development in the common blue butterfly. *Oikos*. 76: 228-234.
- Lindfors, P., Gittleman, J. L. & Jones, K. E. 2007. Sexual size dimorphism in mammals. In: **Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism** (Fairbairn, D. J. Blanckenhorn, W. and Székely, T. eds.) Oxford University Press, Oxford. pp 16-26.
- Manolis, T. 2003. **Dragonflies and damselflies of California**. University of California Press, USA.
- Nylin, S. & Gotthard, K. 1998. Plasticity in life-history traits. *Ann. Rev. Entomol.* 43: 63-83.
- Owens, I. P. & Hartley, I. R. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proc. R. Soc. Lond.* 265: 397-407.
- Payne, J. 2003. **Dispersal and dynamics of dragonfly communities in a lake network**. Ph D Dissertation. University of Washington.
- Plaistow, S. & Siva-Jothy, M. 1999. The ontogenetic switch between odonate life history stages: effects on fitness when time and food are limited. *Anim. Behav.* 58: 659-667.

- Preziosi, S. D., Fairbairn, D., Roff, D. & Brennan, J. 1996. Body size and fecundity in the waterstrider *Aquarius remigis*: a test of Darwin's fecundity advantage hypothesis. *Oecologia*. 108: 424-431.
- Rantala, M. J., Hovi, M., Korkeamäki, E. & Suhonen, J. 2001. No seasonal variation in size of damselfly *Calopteryx virgo* L. *Ann. Zool. Fenn.* 38: 117-122.
- Ridley, M. 1983. **The explanation of organic diversity: the comparative method and adaptations for mating.** Oxford University Press, Oxford.
- Roff, D. A. 1980. Optimizing development time in a seasonal environment: the "ups and downs" of clinal variation. *Oecologia*. 45: 202-208.
- Roff, D. A. 1986. Predicting body size with life history models. *BioScience*. 36: 316-323.
- Rolff, J., Van de Meutter, F. & Stoks, R. 2004. Time constraints decouple age and size at maturity and physiological traits. *Am. Nat.* 164: 559-565.
- Serrano-Meneses, M. A., Cordoba-Aguilar, A., Méndez, V., Layen, S. J. & Székely, T. 2007. Sexual size dimorphism in the American rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. *Anim. Behav.* 73: 987-997.
- Serrano-Meneses, M. A. Cordoba-Aguilar, A., Azpilicueta-Amorín, M., González-Soriano, E. & Székely, T. 2008a. Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch's rule in Odonata. *J. Evol. Biol.* 21: 1259-1273.
- Serrano-Meneses, M. A., Córdoba-Aguilar, A. & Székely, T. 2008b. Sexual size dimorphism: patterns and processes. In: Córdoba-Aguilar, A. (ed.) **Dragonflies and damselflies: Model organisms for ecological and evolutionary research.** Oxford University Press, Oxford, pp. 231-248.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Q. Rev. Biol.* 64: 419-464.
- Smith, R. J. 1999. Statistics of sexual size dimorphism. *J. Human Evol.* 36: 423-459.
- Stoks, R. 2001a. Male-biased sex ratios in mature damselfly populations: real or artifact? *Ecol. Entomol.* 26: 181-187.
- Stoks, R. 2001b. What causes male-biased sex ratios in mature damselfly populations? *Ecol. Entomol.* 26: 188-197.

- Stoks, R. & Johansson, F. 2000. Trading off mortality risk against foraging effort in damselflies that differ in life cycle length. *Oikos*. 91: 559-567.
- Stoks, R., Johansson, F. & De Block, M. 2008. Life-history plasticity under time stress in damselfly larvae. En- Córdoba-Aguilar, A. Ed. **Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research**. Oxford University Press, Oxford.
- Strobbe, F. & Stoks, R. 2004. Life history reaction norms and time constraints in a damselfly: differential effects on size and mass. *Biol. J. Linn. Soc. Lond.* 83: 187-196.
- Suhonen, J., Rantala, M., & Honkavaara, J. 2008. Territoriality in odonates. En- Córdoba-Aguilar, A. Ed. **Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research**. Oxford University Press, Oxford.
- Székely, T., Lislevand, T. & Figuerola, J. 2007. Sexual size dimorphism in birds. **Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism** (ed. by D.J. Fairbairn, W. Blanckenhorn & T. Székely). Oxford University Press, Oxford.
- Tauber, M. J., Tauber, C. A. & Masaki, S. 1986. **Seasonal adaptations of insects**. Oxford University Press, Oxford.
- Thornhill, R. & Alcock, J. 1983. **The evolution of insect mating systems**. Harvard University Press.
- Trivers, R. 1985. **Social evolution**. Benjamin Cummings. Menlo Park, California.
- Wall, R. & Begon, M. 1987. Population density, phenotype, and reproductive output in the grasshopper *Chorthippus brunneus*. *Ecol. Entomol.* 12: 331-339.
- Werner, E. E. 1986. Amphibian metamorphosis; growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. *Am. Nat.* 128: 319-341.
- Wiklund, C. & Fagerström, T. 1977. Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. *Oecologia*. 31: 153-158.
- Wiklund, C. & Karlsson, B. 1988. Sexual size dimorphism in relation to fecundity in some Swedish satyrid butterflies. *Am. Nat.* 131: 132-138.



A mis padres.  
A mi hermana  
Patty,  
A la familia

Yang, Y. Y., Wang C. C. & Lee, H. J. 2005. Timing regulation in insect reproduction. *Invert. Reprod. Develop.* 48: 185-196.

Zonneveld, C. & Metz, J. A. 1991. Models on butterfly protandry: virgin females are at risk to die. *Theor. Popul. Biol.* 40: 308–321.

## 6. Discusión general

Los insectos pueden acelerar o retardar su desarrollo en una o en más etapas de su vida de acuerdo a la información del ambiente (e.g. Plaistow y Siva-Jothy, 1999; Stoks *et al.*, 2008). Como resultado, sus adaptaciones son sumamente complejas. Varias características del ciclo de vida (e.g. tamaño del cuerpo, proporción sexual, sistema de apareamiento) pueden estar relacionadas por lo que es posible encontrar múltiples y simultáneos compromisos, especialmente en ambientes estacionales.

Ha sido bien documentado que el tamaño de los odonatos adultos decrece al avanzar la temporada (Corbet, 1999). Sin embargo, en nuestros resultados no hay un patrón consistente ya que incluso se encontraron patrones contrarios. Es decir, hubo un incremento del tamaño así como también diferencias del tamaño del cuerpo en los sexos. La explicación general de que el tiempo restringido en las larvas de odonatos puede acelerar su desarrollo y emerger con un tamaño más pequeño al término de la temporada (Johansson & Rowe, 1999), puede no estar operando para algunas especies que se examinaron en este trabajo. Las características de historia de vida tales como la edad, masa y tasa de desarrollo larval, pueden ser afectadas por diferentes presiones (e.g. tiempo, depredación, alimento, temperatura) (Stoks *et al.*, 2008). Sin embargo, los efectos no siempre son los mismos en todas las especies, lo que podría explicar la poca o nula variación del tamaño en algunas especies. Aunque se desconocen cuáles son las presiones o restricciones que enfrentan la comunidad de odonatos de este estudio. Algunas explicaciones pueden ser las siguientes: a) un incremento en el tamaño en algunas especies puede ser explicado vía un incremento de la selección que actúa sobre el tamaño del cuerpo, conforme la temporada reproductiva avanza. Un caso así sería la competencia entre machos seleccionando machos más grandes; y b) la selección por fecundidad puede actuar sobre el tamaño del cuerpo de las hembras y seleccionar hembras más grandes.

Los resultados acerca del dimorfismo sexual en tamaño confirman lo encontrado por Serrano-Meneses *et al.* (2008). Las especies territoriales no mostraron dimorfismo sexual en tamaño, por lo que no se ajustan a la regla del DST la cual indica que los machos tienden a ser grandes en estas especies al tener que competir por territorios en el aire (Corbet, 1999). Serrano-Meneses *et al.* (2008) sugirieron dos hipótesis a este patrón. Primero, los machos de tamaño pequeño pueden adquirir mayor agilidad (Robey, 1975). Segundo, los machos de tamaño pequeño pueden ser energéticamente más eficientes. El vuelo, por ejemplo, tendría un bajo costo fisiológico en comparación a los machos más grandes. En cuanto a las especies de zigópteros no territoriales, estas presentaron DST siendo las hembras el sexo con el tamaño de cuerpo más grande, lo que también confirma el estudio de Serrano-Meneses *et al.* (2008). Esto puede ser explicado mediante dos procesos. Por un lado, la selección estabilizadora mantiene tamaños intermedios en machos (Koenig, 2008). Por otra parte, la selección por fecundidad puede seleccionar hembras más grandes (Ridley, 1983; Wiklund & Karlsson, 1988).

Es común hallar sesgos en la proporción sexual en odonatos adultos (Corbet & Hoess, 1998; Cordero-Rivera & Stoks, 2008). Aunque se ignora si estos sesgos pueden ser controlados durante la fertilización o la oviposición, hay evidencia de que los sesgos en la proporción sexual pueden aparecer debido a las diferentes presiones que enfrentan los odonatos tanto en la etapa larval (e.g. Stoks & Johansson 2000) como en la adulta (e.g. Stoks 2001a, b). Independientemente de las razones que han llevado tales sesgos, se espera que las diferencias de tamaño de los sexos puedan causar sesgos en la población. Sin embargo, el presente trabajo no confirma esta hipótesis ya que no se detectó una relación clara entre el tamaño del cuerpo y la proporción sexual. Los resultados no significan que el sexo de mayor tamaño no tenga una alta mortalidad. Es posible que el sexo más pequeño este enfrentando ciertas presiones que no están relacionadas a su tamaño.

## 7. Conclusiones

En la comunidad de odonatos estudiada existe una relación entre el tamaño de cada sexo con los tiempos de emergencia del adulto a lo largo de la temporada de apareamiento. No todas las especies siguieron el patrón de reducción de tamaño en la emergencia a lo largo de la temporada.

Se encontró relación entre el DST y el sistema de apareamiento en Zygoptera no territoriales: las hembras fueron las de mayor tamaño. Esto sugiere que la selección por fecundidad opera más intensamente comparada con la selección sexual actuando en los machos.

No existió relación entre el DST y el sistema de apareamiento en especies territoriales. Es posible que la selección impida a alguno de los sexos tener un mayor tamaño. Un tamaño pequeño conferiría ventajas como agilidad y menor coste energético.

Los sesgos en la proporción sexual no están totalmente relacionados con el sistema de apareamiento. Es posible, que las presiones selectivas que enfrentan las especies estudiadas cambian conforme la temporada avanza.

Los resultados del presente trabajo indican que el ambiente juega un papel importante en la predicción del tamaño y las diferencias de los sexos. Sin embargo, algunos aspectos de este estudio pueden ser explicados por la selección sexual. Aún así, nos encontramos lejos de tener una clara idea de cómo la selección natural y la sexual influyen en el tamaño y en los patrones en la emergencia en el orden Odonata.

## 8. Perspectivas

Los estudios en insectos de ciclo de vida complejo que lleven a cabo muestreos en el momento de la emergencia son aun necesarios para entender cómo influyen la selección natural y la sexual en sus historias de vida. También son necesarios estudios experimentales en las etapas larvales para entender las presiones de selección en larvas y adultos.

Las respuestas de las historias de vida como la tasa de desarrollo y de crecimiento así como sus costos, pueden ser explicados por presiones relacionados con el ambiente como son el foto período y la temperatura (Stoks *et al.*, 2008). Sería interesante e informativo realizar un estudio que tome años consecutivos midiendo cambios de temperatura y luz del cuerpo del agua. Esto podría dejar en claro si los patrones observados en este trabajo están relacionados con los cambios estacionales.

Una interacción que puede afectar las características de historia de vida es la que se da entre depredador y presa. Las presiones que enfrentan las larvas han llevado a modificaciones conductuales o morfológicas (Johansson y Mikolajewski, 2008), lo que a la larga pudiera ocasionar también diferencias en el tamaño y proporción sexual en los individuos.

Las diferencias en las características de historia de vida de las especies no solo se dan entre los sexos, sino también es posible entre los diferentes morfos que pudieran tener un mismo sexo. Un caso particular es de la especie de Zygoptera estudiada por Tsubaki *et al.* (1997), *Mnais pruinosa*, donde existen dos morfos masculinos: con o sin pigmentación alar. Los dos tipos de machos presentan además diferencias fisiológicas y conductuales. Por ejemplo, los machos con pigmentación tienen un gasto extremadamente costoso en términos energéticos debido a que estos individuos defienden territorios (Plaistow & Siva-Jothy, 1996). En cambio, los machos sin pigmentación no defienden territorios, por lo que gastan menos energía. Las diferencias en las presiones de la selección natural y sexual en los dos morfos pudieran llevar a tamaños de cuerpo y proporciones sexuales desiguales. A partir de lo que se detectó en el presente estudio, podría ser que los morfos se ajusten a las presiones de especies territoriales, para el caso del morfo pigmentado, y especies no territoriales, para el caso del morfo no territorial. Sería interesante llevar a cabo este estudio.

Anteriormente, Watanabe y Taguchi (2000) estudiaron la posibilidad de que los odonatos presentaran una conducta estratégica conocida como protandria, donde los machos aparecen primero que las hembras en la temporada reproductiva, dando mayor probabilidad de establecer un territorio. Esto aumentaría la probabilidad de que un macho efectuó una o varias cópulas. En la presente tesis hubo cierta evidencia de protandria en algunas especies. Lo más sorprendente es que dos de las tres especies que presentaron evidencia de esta conducta fueron no territoriales. Más sorprendente fue aún encontrar una especie con un patrón opuesto, donde las hembras fueron

las que aparecieron primero en la temporada que los machos (*Enallagma boreale*). Seguir estudiando dichas especies sería interesante para saber si estos patrones son conductas estratégicas.

Ahora bien, las presiones ya sea por selección natural o sexual en ambientes estacionales se han comprobado, pero ¿qué sucede en ambientes donde las estaciones no son tan marcadas? Esto es el caso de ambientes acuáticos tropicales o semi-tropicales. Estudios previos hacen pensar que el ambiente semi-tropical ejerce presión sobre la condición de los individuos, como el estudio hecho por Córdoba-Aguilar *et al.* (2009), donde la pigmentación alar de los machos territoriales de la especie de zigóptero *Hetaerina americana* mostró un claro patrón estacional, con valores más altos en julio, disminuyendo paulatinamente hacia octubre. Los autores explican que este patrón probablemente se debió a un incremento de recursos alimenticios durante la temporada de lluvias y/o un aumento en la competencia intraespecífica. Un ambiente más ecuatorial es más complejo que uno más cercano a los polos. Sería interesante llevar a cabo un estudio como el que se hizo aquí, pero en un ambiente más tropical.

En la actualidad, los trabajos en especies de ciclo de vida complejo y las adaptaciones estacionales se concentran en características ecológicas muy específicas (tamaño del cuerpo, emergencia, proporción sexual, etc.). Sin embargo, es necesario integrar estas características como también los diferentes factores que ocasionan cambios a estas para obtener un esquema claro y coherente de las adaptaciones estacionales de los animales con ciclo de vida complejo. Una aproximación ecológica basada en el papel del hábitat que tome en cuenta los datos de fotoperiodo y temperatura es también necesaria. Para cualquier individuo, sus características del hábitat y su variación en el tiempo y espacio puede ser medida y analizada en mayor detalle de lo que usualmente se ha hecho cuando se estudian los ciclos de vida de los insectos de CVC.

## 9. Literatura citada (Introducción, discusión general y perspectivas)

- Andersson, M. 1994. **Sexual selection**. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Baker, R., Forbes, M. & Proctor, H. 1992. Sexual differences in development and behavior of larval *Ischnura verticalis* (Odonata: Coenagrionidae). *Can. J. Zoology*. 70: 1161-1165.
- Berrigan, D. 1991. The allometry of egg size and number in insects. *Oikos*. 60: 313-321.
- Blanckenhorn, W. 1998. Adaptive phenotypic plasticity in growth, development, and body size in the yellow dung fly. *Evolution*. 52: 1394-1407.
- Blanckenhorn, W. 2005. Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology*. 111: 977-1016.
- Corbet, P. S. 1999. **Dragonflies: behaviour and ecology of odonata**. Ed. Harley Books, England.
- Corbet, P. & Hoess, R. 1998. Sex ratio of Odonata at emergence. *International Journal of Odonatology*. 1: 99-118.
- Cordero-Rivera, A. & Stoks, R. 2008. Mark-recapture studies and demography. En- Córdoba-Aguilar, A. Ed. **Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research**. University Press, Oxford.
- Córdoba-Aguilar, A., Jiménez-Cortés, J. G. & Lanz-Mendoza, H. 2009. Seasonal variation in ornament expression, body size, energetic reserves, immune response and survival in males of a territorial insect. *Ecol. Entomol.* 34: 228-239.
- Crowley, P. & Johansson, F. 2002. Sexual dimorphism in Odonata: age, size, and sex ratio at emergence. *Oikos*. 96: 364-378.
- De Block, M. & Stoks, R. 2005a. Pond drying and hatching date shape the tradeoff age and size at emergence in a damselfly. *Oikos*. 108: 485-494.
- De Block, M. & Stoks, R. 2005b. Fitness effects from egg to reproduction: bridging the life history transition. *Ecology*. 86:185-197.
- Fairbain, D., Blanckenhorn, W. & Szekely, T. 2007. **Sex, size, and gender roles: Evolutionary studies of sexual size dimorphism**. Oxford University Press, Oxford.

- Falck, J. & Johansson, F. 2000. Patterns in size, sex ratio and time at emergence in a South Swedish population of *Sympetrum sanguineum* (Odonata). *Aquat. Ins.* 22: 311-317.
- Figuerola, J. 1999. A comparative study on the evolution of reversed size dimorphism in monogamous waders. *Biol. J. Linn. Soc.* 67: 1-18.
- Fuselier, L., Decker, P., Lunski, J., Mastel, T. & Skolness, S. 2007. Sex differences and size at emergence are not linked to biased sex ratios in the common green darner, *Anax junius* (Odonata: Aeshnidae). *J. Fresh. Ecol.* 22: 107-117.
- González-Soriano, E. 1993. Odonata de México: situación actual y perspectivas de estudio. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural.* XLIV: 291-302.
- González-Soriano, E. 1997. Odonata de México. En: González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R. (Eds.). **Historia Natural de los Tuxtlas**. UNAM y CONABIO.
- Gotthard, K. 1998. Life history plasticity in the satyrine butterfly *Lasiommata petropolitana*: Investigating an adaptative reaction norm. *J. Evol. Biol.* 11: 21-39.
- Honek, A. 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos.* 66: 483-492.
- Johansson, F., Crowley, P. & Brodin, T. 2005. Sexual size dimorphism and sex ratios in dragonflies (Odonata). *Biol. J. Linn. Soc.* 86: 507-513.
- Johansson, F., & Mikolajewski, D. 2008. Evolution of morphological defences. En- Córdoba-Aguilar, A. Ed. **Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research**. Oxford University Press, Oxford.
- Johansson, F. & Rowe, L. 1999. Life history and behavioral responses to time constraints in a damselfly. *Ecology.* 80: 1242-1252.
- Johansson, F., Stoks, R., Rowe, L. & De Block, M. 2001. Life history plasticity in a damselfly: effects of combined time and biotic constraints. *Ecology.* 82: 1857-1869.
- Klingenberg, C. & Spence, J. 1997. On the role of body size for life-history evolution. *Ecol. Entomol.* 22: 55-68.



- Koenig, W. 2008. Lifetime reproductive success and sexual selection theory. En- Córdoba-Aguilar, A. Ed. **Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research**. Oxford University Press, Oxford.
- Leimar, O. 1996. Life history plasticity: influence of photoperiod on growth and development in the common blue butterfly. *Oikos*. 76: 228-234.
- Lindenfors, P., Tullberg, B.S. & Biuw, M. 2002. Phylogenetic analyses of sexual selection and sexual size dimorphism in pinnipeds. *Behav. Ecol. Soc.* 52: 188-193.
- Moran, N. 1994. Adaptation and constraint in the complex life cycle of animals. *Anim. Rev. Ecol. Syst.* 43: 63-83.
- Nylin, S. & Gotthard, K. 1998. Plasticity in life-history traits. *Ann. Rev. Entomol.* 43: 63-83.
- Owens, I. & Hartley, I. 1998. Sexual dimorphism in birds: why are there so many different forms of dimorphism? *Proc. Roy. Soc. London, Series B.* 265: 397-407.
- Payne, J. 2003. **Dispersal and dynamics of dragonfly communities in a lake network**. Ph D Dissertation. University of Washington.
- Plaistow, S. & Siva-Jothy, M. 1999. The ontogenetic switch between odonate life history stages: effects on fitness when time and food are limited. *Anim. Behav.* 58: 659-667.
- Preziosi, S., Fairbairn, D., Roff, D. & Brennan, J. 1996. Body size and fecundity in the waterstrider *Aquarius remigis*: a test of Darwin's fecundity advantage hypothesis. *Oecologia*. 108: 424-431.
- Raihani, G., Székely, T., Serrano-Meneses, M., Pitra, C. & Goriup, P. 2006. The influence of sexual selection and male agility on sexual size dimorphism in bustards (Otididae). *Anim. Behav.* 71: 833-838.
- Ridley, M. 1983. **The Explanation of Organic Diversity: the Comparative Method and Adaptation for Mating**. Clarendon Press, Oxford.
- Robey, C. 1975. Observations on breeding behavior of *Pachydiplax longipennis* (Odonata: Libellulidae). *Pysche*. 82: 89-96.
- Rowe, L. & Ludwig, D. 1991. Size and timing of metamorphosis in complex life cycles: time constraints and variation. *Ecology*. 72: 413-427.

- Ruppert, E. & Barnes, R. 1996. **Zoología de los invertebrados**. ed. 6a. Ed. Panamericana. México. D.F. 903-904 p.
- Serrano-Meneses, M.A. & Székely, T. 2006. Sexual size dimorphism in seabirds: sexual selection, fecundity selection and differential niche-utilisation. *Oikos*. 113: 385-394.
- Serrano-Meneses, M., Azpilicueta-Amorín, M., Székely, T. & Córdoba-Aguilar, A. 2007. The development of sexual differences in body size in Odonata in relation to mating systems. *Eur. J. Entomol.* 104: 453-458.
- Serrano-Meneses, M., Córdoba-Aguilar, A. & Székely, T. 2008. Sexual size dimorphism: patterns and processes. En- Córdoba-Aguilar, A. Ed. **Dragonflies and damselflies: Model organisms for ecological and evolutionary research**. Oxford University Press, Oxford.
- Stearns, S. 1992. **The Evolution of Life Histories**. Oxford University Press, Oxford.
- Stoks, R. 2001a. Male-biased sex ratios in mature damselfly populations: real or artefact? *Ecol. Entomol.* 26: 181-187.
- Stoks, R. 2001b. What causes male-biased sex ratios in mature damselfly populations? *Ecol. Entomol.* 26: 188-197.
- Stoks, R. & Johansson, F. 2000. Trading off mortality risk against foraging effort in damselflies that differ in life cycle length. *Oikos*. 91: 559-567.
- Stoks, R., Johansson, F. & De Block, M. 2008. Life-history plasticity under time stress in damselfly larvae. En- Córdoba-Aguilar, A. Ed. **Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research**. Oxford University Press, Oxford.
- Suhonen, J., Rantala, M., & Honkavaara, J. 2008. Territoriality in odonates. En- Córdoba-Aguilar, A. Ed. **Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research**. Oxford University Press, Oxford.
- Székely, T., Reynolds, J.D. & Figuerola, J. 2000. Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls, and alcids: the influence of sexual and natural selection. *Evolution*. 54: 1404-1413.
- Székely, T., Freckleton, R. & Reynolds, J. 2004. Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 101: 1224-1227.

- Székely, T., Lislevand, T. & Figuerola, J. 2007. **Sexual size dimorphism in birds.** *Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism* (ed. by D.J. Fairbairn, W. Blanckenhorn & T. Székely). Oxford University Press, Oxford.
- Thornhill, R. & Alcock, J. 1983. **The evolution of insect mating systems.** Harvard University Press.
- Trivers, R. 1985. **Social evolution.** Menlo Park, California. Benjamin Cummings.
- Tsubaki, Y., Hooper, R. & Siva-Jothy, M. 1997. Differences in adult and reproductive lifespan in the two male forms of *Mnais pruinosa costalis* (Odonata: Calopterygidae). *Res. Popul. Ecol.* 39: 149-155.
- Van Buskirk, J. 1987. Influence of Size and Date of Emergence on Male Survival and Mating Success in a Dragonfly, *Sympetrum rubicundulum*. *Amer. Midl. Nat.* 118:169-176.
- Watanabe, M. & Taguchi, M. 2000. Behavioural protandry in the damselfly *Mnais pruinosa costalis* Selys in relation to territorial behaviour (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica.* 29: 307-316.
- Webster, M. 1992. Sexual dimorphism, mating system and body size in New World blackbirds (Icterinae). *Evolution.* 46: 1621-1641.
- Wiklund, C. & Karlsson, B. 1988. Sexual size dimorphism in relation to fecundity in some Swedish satyrid butterflies. *Amer. Nat.* 131: 132-138.