



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
BIOLOGIA EVOLUTIVA

Tamaño corporal asociado al éxito de apareamiento y supervivencia de machos y hembras adultos de la libélula *Hesperagrion heterodoxum* (Odonata: Coenagrionidae)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Aldo Isaac Carrillo Muñoz

TUTOR PRINCIPAL: Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses
(Facultad de Ciencias, UNAM)

COTUTOR: M. en C. Enrique González Soriano (Instituto de Biología, UNAM)

COMITÉ TUTOR: Dr. Alejandro Córdoba Aguilar (Instituto de Ecología, UNAM)

Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza (UBIPRO, FES Iztacala, UNAM)

MÉXICO, D.F. ABRIL, 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
BIOLOGIA EVOLUTIVA

Tamaño corporal asociado al éxito de apareamiento y supervivencia de machos y hembras adultos de la libélula *Hesperagrion heterodoxum* (Odonata: Coenagrionidae)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Aldo Isaac Carrillo Muñoz

TUTOR PRINCIPAL: Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses
(Facultad de Ciencias, UNAM)

COTUTOR: M. en C. Enrique González Soriano (Instituto de Biología, UNAM)

COMITÉ TUTOR: Dr. Alejandro Córdoba Aguilar (Instituto de Ecología, UNAM)

Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza (UBIPRO, FES Iztacala, UNAM)

MÉXICO, D.F. ABRIL, 2014



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/196/14

ASUNTO: Oficio de Jurado

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 **13 de mayo de 2013** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de del (la) alumno (a) **CARRILLO MUÑOZ ALDO ISAAC** con número de cuenta **98098543** con la tesis titulada "**Tamaño corporal asociado al éxito de apareamiento y supervivencia de machos y hembras adultos de la libélula *Hesperagrion heterodoxum* (Odonata: Coenagrionidae)**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO MENESES**:

Presidente: DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ
Vocal: DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS
Secretario: DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA
Suplente: DRA. MARÍA ISABEL LÓPEZ RULL
Suplente: M. EN C. ENRIQUE GONZÁLEZ SORIANO

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 19 de marzo de 2014

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

MCAA/MJFM/ASR/grf*



Agradecimientos

Por la oportunidad y el apoyo que me han brindado agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM.

Al CONACYT por la beca que me otorgó para la realización de mis estudios. No. CVU/Becario: 363885/249623.

Al apoyo PAEP de la UNAM que me permitió llevar este trabajo a Colombia y también me permitió gozar de esa gran experiencia.

Al apoyo que brinda el banco Santander con la beca de ECOES, con el tuve la oportunidad de expandir mis horizontes hacia Tlaxcala.

A los miembros de mi comité tutorial, los cuales me han apoyado y corregido durante el transcurso de este proyecto:

Alejandro Serrano, mi director de tesis, quien me ha enseñado a trabajar con los odonatos y me ha orientado en la realización de este proyecto tanto en la teoría como en la resolución de los problemas que se presentaron.

Enrique González Soriano, mi codirector, Alex Córdoba y Raúl Cueva, quienes me han apoyado durante el transcurso de mi maestría y han aportado buenas ideas para la culminación de esta tesis.

A Roberto Munguía quien me ha ayudado en gran manera para el análisis de la supervivencia y ha aportado muy buenas sugerencias.

Agradecimientos a título personal

Agradezco a todos mis amigos (*) que me apoyaron desde antes y durante el transcurso del estudio de mi maestría, tanto los que me acompañaron al campo como a los que con sus comentarios y sugerencias hicieron posible la culminación de este proyecto. A mi papá (Antonio Carrillo) quien siempre me ha apoyado en mi vida y en mi carrera, a la comunidad de San Tadeo Huiloapan (Tlaxcala, México) quienes me permitieron el acceso a su río para poder realizar mis muestreos y especialmente a las libélulas (*Hesperagrion heterodoxum*) quienes me permitieron trabajar junto con ellas.

* (Si he olvidado alguno, espero no se ofenda):

Alejandro Serrano

Alejandro Córdoba

Enrique González

Guillermo Gil

Hugo Álvarez

Isidora Reyes

Juanita Fonseca

Kenia López

Lenin Mosso

Lilibeth Toledo

Lucy Salas

Martha Reyes

Martha Vega

Medardo Cruz

Miguel Rivas

Raúl Cueva

Regina Vega

Roberto Munguía

Verónica Carrizales

“So again, male dragon-flies (Libellulidae) are sometimes sensibly larger, and never smaller, than female...”

Charles Darwin, 1871.

Índice

Índice	7
Índice de Tablas.....	9
Índice de Figuras.....	10
Resumen.....	11
Abstract.....	12
Introducción.....	13
Hipótesis funcionales del DST.....	14
<i>Segregación sexual</i>	15
<i>Selección por fecundidad</i>	15
<i>Competencia por apareamiento</i>	16
<i>Agilidad del despliegue de los machos</i>	16
Odonata: estrategias reproductivas y DST.....	18
Especie de estudio.....	20
Objetivos.....	21
Hipótesis.....	22
Método.....	23
Marcaje-recaptura.....	23
Estimación del tamaño corporal.....	26

Análisis estadísticos y patrón de DST.....	26
Estimación del éxito de apareamiento y análisis de selección.....	28
Estimación de la supervivencia.....	29
Resultados.....	31
Tamaño corporal.....	31
Estimación del DST.....	36
Éxito de apareamiento y análisis de selección.....	38
Estimación de la supervivencia.....	38
Discusión.....	41
Hipótesis funcionales de DST.....	42
<i>Segregación sexual</i>	42
<i>Selección por fecundidad</i>	42
<i>Competencia por apareamiento</i>	43
<i>Agilidad del despliegue de los machos</i>	43
Significado adaptativo.....	44
<i>Éxito de apareamiento</i>	44
Supervivencia.....	46
Sugerencias.....	49
Conclusión.....	50
Literatura citada.....	51

Índice de Tablas

Tabla 1. Estadística descriptiva de los cuatro componentes de tamaño corporal medidos de <i>Hesperagrion heterodoxum</i>	34
Tabla 2. Correlaciones de Spearman entre los cuatro componentes de tamaño corporal medidos.....	34
Tabla 3. Análisis de componentes principales (ACP) para los cuatro componentes de tamaño corporal medidos entre ambos años de muestreo, durante una temporada reproductiva y entre los machos de una temporada reproductiva.....	35
Tabla 4. Patrón de DST en 2010 y 2011.....	36
Tabla 5. Patrón de DST durante la temporada reproductiva.....	37
Tabla 6. Diferenciales y gradientes de selección de los machos muestreados en 2011.....	38
Tabla 7. Modelos de CJS con el mejor ajuste para <i>H. heterodoxum</i>	39
Tabla 8. Probabilidades de supervivencia (Φ) y recaptura (p) del modelo (Φ (sexo T), p (EMR)).....	39

Índice de Figuras

Figura 1. Macho maduro de <i>Hesperagrion heterodoxum</i>	24
Figura 2. Hembra madura de <i>Hesperagrion heterodoxum</i>	24
Figura 3. Rio de San Tadeo Huiloapan, Tlaxcala, México.....	25
Figura 4. Marcaje fotografiado de <i>H. heterodoxum</i>	28
Figura 5. Cambio de coloración de los machos adultos de <i>H. heterodoxum</i> . El cambio de coloración es progresivo con respecto a la edad.....	32
Figura 6. Cambio de coloración de las hembras adultas de <i>H. heterodoxum</i> . El cambio de coloración es progresivo con respecto a la edad.....	33
Figura 7. Patrón de DST del CP-Tamaño-Año entre 2010 y 2011.....	36
Figura 8. Patrón de DST de una temporada de apareamiento para el CP-Tamaño-Temporada.....	37
Figura 9. Estimados de la probabilidad de recaptura del modelo (Φ (sexo), p (EMR)) para los organismos muestreados en 2011.....	39
Figura 10. Probabilidad de supervivencia del modelo (Φ (sexo), p (EMR)) para los organismos muestreados en 2011.....	40

Resumen

La adecuación y el tamaño corporal del organismo están relacionados y las fuerzas selectivas son las encargadas de su mantenimiento o modificación.

En insectos existe un compromiso entre la tasa de desarrollo y el tiempo de crecimiento, especialmente en aquellos que habitan ambientes estacionales. La interacción entre estos factores afecta sus tamaños en cualquier etapa de desarrollo, así como su adecuación.

Una observación común en muchos animales es la diferencia en tamaño entre ambos sexos, conocida como dimorfismo sexual en tamaño (DST). Para conocer cómo surge esta diferencia se ha sugerido la estimación cuantitativa de la selección natural, la sexual o ambas, usando varios rasgos morfológicos asociados a los componentes de adecuación.

En el presente trabajo se describe el patrón de DST en tamaño corporal así como la influencia de la selección natural (supervivencia y estacionalidad) y sexual (éxito de apareamiento), sobre estos rasgos, en una población del caballito del diablo no territorial, *Hesperagrion heterodoxum* (Odonata: Coenagrionidae), mediante el monitoreo (marcaje-recaptura) de dos temporadas reproductivas en el estado de Tlaxcala.

Se estimó el DST de ésta especie de zigoptero en base a cuatro medidas de longitudes corporales (Ab, Tx, Al y Tt). EL patrón de DST en tamaño corporal encontrado para esta especie presenta sesgo hacia los machos. También se detectó influencia selectiva positiva de la relación al tamaño corporal de los machos y su adecuación relativa respecto al número de cópulas. Del mismo modo se detectó la influencia del tamaño corporal de ambos sexos en relación directa a su supervivencia. La hipótesis *de agilidad en el despliegue de los machos* es la que mejor explica el patrón de DST en *H. heterodoxum*.

Abstract

Body size, fitness and selective forces are related, and that are responsible for the maintenance or modification of the same body size.

In insects there is a tradeoff between the rate of development and growth time, especially in those living in seasonal environments. The interaction between these factors affects their sizes at any stage of development and their fitness.

A common observation in many animals is the difference in size between the sexes, known as sexual dimorphism in size (SSD or DST for Spanish). To learn how this difference arises is suggested quantitative estimation of natural selection, sexual selection or both, using various morphological features associated with the components of fitness.

In this study is described the pattern of SSD in body size and the influence of natural selection (survival and seasonality) and sexual selection (mating success) on these features, in a population of non-territorial damselflies: *Hesperagrion heterodoxum* (Odonata : Coenagrionidae) by monitoring (mark-recapture) two breeding seasons in the state of Tlaxcala.

SSD was estimated for this zygopteran species based on four measures of body lengths (Ab, Tx, Al and Tt). The SSD pattern in body size found for this specie has bias towards males. Positive selective influence was also detected in the relation of the male's body size and their relative fitness related to the number of copulations. Similarly, it was detected the influence of body size of both sexes in direct relation to their survival. The hypothesis of *agility in the deployment of males* is the one that best explains the pattern of SSD in the *H. heterodoxum*.

Introducción

La adecuación de los organismos está relacionada con su tamaño corporal, interviniendo en su fecundidad, supervivencia y éxito de apareamiento (Lebreton *et al.*, 1992; Andersson, 1994; Fairbairn, 2007). Se asume que la selección por fecundidad, la viabilidad y la selección sexual participan en el mantenimiento y la modificación del tamaño corporal (Andersson, 1994; Blanckenhorn, 2007).

El tamaño corporal refleja la adaptación a las presiones selectivas, por lo que se espera que se encuentre cercano a su óptimo y maximice la adecuación para cada sexo (Hendrick y Temeles, 1989; Fairbairn *et al.*, 2007). Existen dos maneras principales de alcanzar un tamaño particular, el tiempo que asignan al crecimiento y la velocidad con la que crece el organismo (Blanckenhorn, 2000).

Generalmente, tener un tamaño corporal grande confiere ventajas reproductivas a hembras y a machos. Las hembras más grandes pueden gozar de una mayor fecundidad, un mejor cuidado parental, preferencia por tamaños grandes y dominancia en encuentros agonísticos cuando los roles son inversos. Los machos más grandes pueden ganar más contiendas para obtener acceso a las hembras y a otros recursos, preferencia por tamaños grandes y mayor éxito en la competencia espermática (Andersson, 1994; Fairbairn, 1997; Blanckenhorn, 2005, 2007). No obstante, el poseer un tamaño corporal grande genera riesgos en su supervivencia, ya que al aumentar la tasa de crecimiento aumenta su mortalidad. Al aumentar el tiempo que se asigna al crecimiento, crece el riesgo de muerte pre-reproductiva por depredación, parasitismo o inanición. Así mismo, acelerar la velocidad de crecimiento aumentan los costos metabólicos y la cantidad de tiempo y energía que se requiere para obtener los recursos para crecer (Blanckenhorn, 2000).

Existen también ventajas por poseer un tamaño pequeño para cada sexo: las hembras pequeñas pueden madurar en un tiempo más corto, mientras que los

machos pequeños ganaran en las contiendas que requieran de mayor agilidad, tendrán maduración temprana y un gasto energético más eficiente que los machos grandes, así como la preferencia de tamaños chicos (Andersson, 1994).

Comúnmente, machos y hembras de una especie difieren en sus tamaños corporales, lo cual se denomina dimorfismo sexual en tamaño (DST). Esta diferencia en tamaño entre los sexos está asociada a distintas características reproductivas y conductuales propias de cada sexo. En la mayoría de los animales se presenta una variación considerable entre taxones y poblaciones en la dirección y el grado del DST (Fox *et al.*, 2007). El DST puede estar sesgado hacia las hembras o hacia los machos, dependiendo de cuál es el sexo más grande. Por ejemplo, la araña *Argiope aurantia* presenta un DST sesgado hacia las hembras, las cuales miden alrededor de 20 mm y los machos miden solo 6 mm. Por otro lado, en los elefantes marinos (*Mirounga angustirostris*) el DST está sesgado hacia los machos, los cuales llegan a pesar más de 2,000 kg, mientras que las hembras pesan menos de 1,000 (Fairbairn, 2007).

Hipótesis funcionales del DST

Para poder explicar por qué y cómo ocurre la variación en el tamaño entre los sexos se han propuesto varias hipótesis funcionales, sin embargo, cuatro han recibido la mayor atención: *segregación sexual*, *selección por fecundidad*, *competencia por apareamientos* y *agilidad de despliegue de los machos* (Fairbairn, 2007; Székely *et al.*, 2007).

Segregación sexual

La segregación sexual es promovida cuando los recursos son limitados, generando una especialización para la explotación de dichos recursos. Esta especialización causa diferencias en el tamaño corporal de machos y hembras de una especie. Sin embargo, cada sexo presenta características propias para su supervivencia y reproducción, por lo que no se puede predecir la magnitud o la dirección del DST generado de la selección por la explotación de diferentes recursos (Hedrick y Temeles, 1989; Fairbairn, 2007).

Los ciervos *Cervus elaphus* se segregan en grupos de machos y de hembras con sus crías y presentan DST con sesgo hacia los machos y. Los machos de esta especie poseen una mayor eficiencia digestiva y pueden tolerar una dieta de menor calidad que las hembras, aunque no es clara la relación entre el tamaño y el hábitat, el ambiente puede estar influyendo en estas diferencias (Miranda *et al*, 2012).

Selección por fecundidad

La fecundidad y el tamaño corporal en las hembras presentan una relación positiva, ya que si estas poseen un mayor tamaño tendrán mayor capacidad de portar un mayor número de huevos y puestas o que cada uno de estos sea de mayor y mejor calidad (Andersson, 1994)

En el caso de los anuros, en el 90 % de las especies estudiadas, las hembras son las de mayor tamaño (Kupfer, 2007). Lo mismo ocurre con el tamaño del abdomen de varias especies en mariposas (Blanckenhorn, 2007). Es probable que la progenie tenga mayor oportunidad de sobrevivir, ya que la madre provee de recursos energéticos de alta calidad, favoreciendo un rápido crecimiento de las crías durante las primeras etapas de desarrollo (Honek, 1993; Andersson, 1994; Fairbairn, 2007).

Competencia por apareamiento

La dirección y magnitud del DST de una especie dependerá de cuál de los sexos es más competitivo y de sus estrategias reproductivas. La selección sexual promueve el aumento o disminución del tamaño corporal del sexo más competitivo (parejas, territorios de alimentación, de apareo u oviposición) (Raihani *et al.*, 2006; Fairbairn, 2007). En estrategias reproductivas polígamas, los organismos de mayor tamaño corporal del sexo más competitivo ganarán las disputas por acceso al otro sexo. Por ejemplo, entre los machos de la lagartija *Crotaphytus collaris*, su éxito reproductivo se asocia a la fuerza de su mordida, por lo que un tamaño mayor les confiere mayor éxito en los encuentros agonísticos (Cox *et al.*, 2007). Mientras que en los sistemas monógamos los sexos tienden a tener tamaños similares, ya que no existe una ventaja selectiva asociada al tamaño corporal.

Agilidad del despliegue de los machos

En especies en las cuales los machos buscan a sus parejas de manera activa o en las que realizan despliegues llamativos para cortejar, los de menor tamaño corporal tendrán mayor ventaja, ya que se pueden desplazar más fácilmente y realizar despliegues más llamativos para atraer a las hembras, generando un DST sesgado hacia hembras. En cambio, las especies con cortejos menos elaborados y de menor agilidad presentaran un DST sesgado hacia machos o serán monomórficas (Fairbairn, 2007, Székely *et al.*, 2007, Serrano-Meneses *et al.*, 2008b). Un ejemplo de este tipo lo encontramos en el ave playera *Calidris alpina*, en el cual la tasa y duración de despliegue de maniobras para conseguir pareja es mayor en los machos de menor tamaño (Blomqvist *et al.*, 1997). Lo mismo ocurre en varias especies de aves de la familia Scolopacidae, Otidae y en varias familias de aves marinas (Székely, *et al.*, 2004; Raihani *et al.*, 2006; Serrano-Meneses y Székely, 2006) y en varias especies de murciélagos (Lindenfors *et al.*, 2007).

La dirección del DST también puede depender en dónde se llevan a cabo las disputas por el acceso a las hembras, dónde se realizan los cortejos o ambos. Si estos se llevan a cabo en la tierra, los machos más grandes o más ornamentados serán los que ganen las contiendas y obtengan mayor acceso a las hembras; en cambio, si la disputa es en el aire, los machos más pequeños serán los que posean un mayor éxito de apareamiento, ya que su agilidad es mayor (Székely *et al.*, 2000; Raihani *et al.*, 2006).

Un ejemplo de cómo estas presiones selectivas modifican el DST se puede apreciar en los insectos, en los cuales, generalmente, son las hembras las de mayor tamaño corporal debido al sistema de competencia masculino por acceso a la pareja que es por rebatinga (*scramble competition*). Sin embargo, pueden poseer DST con sesgo hacia machos en caso de que exista una competencia intensa entre ellos (Fox *et al.*, 2007).

El ambiente influye en la duración de las temporadas reproductivas y es determinante en la expresión del tamaño de los caracteres morfológicos y las tasas de crecimiento y de emergencia a la etapa adulta en la mayoría de los organismos, incluidos los insectos. En especies que habitan en ambientes estacionales existe una disyuntiva entre el tamaño corporal a la emergencia del adulto y el tiempo de maduración (Johansson *et al.*, 2001). Reducir la duración de la etapa larval y emerger más pronto al estado adulto puede reducir la mortalidad en etapas tempranas de desarrollo y puede ser ventajoso en la adquisición de parejas, sin embargo, el tamaño corporal del adulto puede ser menor (Jarosik y Honek, 2002). Así mismo, el tamaño corporal en la etapa adulta puede variar en caso de que en la misma temporada reproductiva se desarrollen más de una generación. Los organismos que emergen como adultos al inicio de la temporada tendrán un mayor tiempo de desarrollo y emergerán con un tamaño corporal mayor que los que maduren posteriormente (Tauber *et al.*, 1986).

El tamaño corporal está bajo distintas presiones selectivas (Lebreton *et al.*, 1992; Andersson, 1994; Blankenhorn, 2000; Fairbairn, 2007) y para poder averiguar cómo están actuando estas presiones en los organismos, se pueden medir sus

componentes de adecuación, por ejemplo, el éxito de apareamiento y la supervivencia, y compararlos con el tamaño corporal entre los integrantes de una población. Es posible hacer inferencias de la dirección que las fuerzas selectivas aplican en diferentes rasgos de los organismos (Carchini *et al.*, 2005), ya sea estas fuerzas direccionales, estabilizadoras o disruptivas, mediante el método desarrollado por Lande y Arnold (1983) que asocia rasgos morfológicos al éxito de apareamiento (ver adelante). También se puede investigar la influencia de las fuerzas selectivas sobre diferentes rasgos morfológicos de los organismos de una población asociando estos rasgos a su supervivencia, la cual se puede estimar mediante métodos de marcaje-recaptura, que hacen posible el reconocimiento y monitoreo individual de los organismos de una población. Uno de los mejores métodos desarrollados es el de Cormack-Jolly-Seber (CJS), fundamentado en la presencia o ausencia de los individuos durante el tiempo de vida de una cohorte (Lebreton *et al.*, 1992; Cordero-Rivera y Stocks, 2008). La probabilidad de sobrevivir depende, principalmente, del genotipo, fenotipo (sexo, tamaño, edad, masa corporal) y las características del ambiente. (Lebreton *et al.*, 1992).

Odonata: estrategias reproductivas y DST

En insectos las estrategias reproductivas masculinas utilizadas para obtener apareamientos pueden estar determinadas genéticamente o epigámicamente (por ejemplo, el hábitat específico o la densidad momentánea). Las estrategias reproductivas de este orden se basan principalmente en la utilización de los recursos por parte de los machos para la obtención de parejas (Corbet, 1999). Se pueden reconocer dos principales tipos de estrategias reproductivas masculinas: i) territorialidad, los machos defienden de sus coespecíficos un área que puede o no poseer recursos útiles para las hembras (p. ej. sitios de oviposición). ii) no territorialidad, los machos realizan una búsqueda activa de las hembras (competencia por rebatinga o *scramble competition*). Estas dos estrategias

reproductivas se relacionan a diferentes magnitudes y direcciones del DST (Serrano-Meneses *et al.*, 2007a).

El orden Odonata se encuentra representado por aproximadamente 6000 especies (Corbet, 1999) y está dividido en dos subórdenes: Anisoptera (libélulas) y Zygoptera (caballitos del diablo). Después de alcanzar la etapa adulta estos organismos poseen un tamaño fijo y son de fácil seguimiento en condiciones naturales. En un estudio comparativo con 133 especies de Odonata, Serrano-Meneses *et al* (2008a) encontraron que los machos de especies territoriales y no ágiles evolucionan a tamaños mayores que las hembras (DST sesgado hacia machos), mientras que los machos de especies territoriales ágiles pueden tener el mismo tamaño (monomorfismo) o incluso ser más pequeños que las hembras (DST sesgado hacia hembras). En las especies no territoriales los machos tienden a evolucionar tamaños corporales similares a las de las hembras o a un DST sesgado hacia hembras (como en zigópteros no territoriales). Este patrón se explica porque los machos más pequeños gastan menos energía por unidad de tiempo comparados con los machos grandes, lo que les permite asignar más de su tiempo en la búsqueda de posibles parejas. Sin embargo, aunque existen trabajos de campo que confirman la validez de los resultados de este estudio teórico (ej. *Hetaerina americana*, Serrano-Meneses *et al.*, 2007b), la mayoría de ellos se han concentrado en especies territoriales, lo cual no permite hacer conclusiones sólidas sobre las fuerzas selectivas que actúan en las especies no territoriales.

En odonatos no territoriales, como la mayoría de los Zygoptera, los adultos de ambos sexos emergen con la misma masa corporal (Anholt, 1990). Una vez alcanzada la madurez sexual las hembras incrementan su peso en relación a los machos (Anholt, 1990), lo cual se relaciona con su fecundidad (Corbet, 1999); mientras que en los machos de la mayoría de las especies, el tamaño no tiene relación con el éxito de apareamiento (Anholt, 1997; Cordero-Rivera, 2002). Según Conrad y Pritchard (1992) en estos machos la selección sexual favorece el surgimiento y mantenimiento de aquellas características que aumentan la habilidad para competir por hembras receptivas (agudeza visual, maniobrabilidad o la

capacidad para mantenerse en los lugares donde es más probable encontrar hembras).

Especie de estudio

El caballito del diablo *Hesperagrion heterodoxum* (Odonata: Coenagrionidae) (Figuras 1 y 2) es un zigóptero no territorial que busca activamente a sus parejas. Pasado el estado larvario, su periodo de vida como adulto es de, aproximadamente, seis semanas y se les puede hallar desde el mes de marzo hasta el mes de diciembre (Carrillo-Muñoz, datos no publicados). Se distribuye en el norte de América; en Estados Unidos de América se distribuye en los estados de Arizona, Colorado, Nuevo México y Texas. En México se puede encontrar en los estados de Chihuahua, Coahuila, Durango, Hidalgo, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tlaxcala y Veracruz (IUCN, 2009). A esta especie se la puede localizar en áreas cercanas a ríos con poco flujo que contengan pequeños estanques y con bastante vegetación, así mismo, también se pueden hallar dentro de la vegetación aledaña a estos ríos (Carrillo-Muñoz, datos no publicados).

Hasta la realización del presente estudio se desconocía si esta especie no territorial presentaba DST o la influencia de las fuerzas selectivas que pudieran estar actuando para moldear sus tamaños corporales.

En esta tesis, he estudiado el éxito de apareamiento y la supervivencia, en relación con el tamaño corporal de los adultos del zigoptero *Hesperagrion heterodoxum* durante dos temporadas reproductivas. Se analizó la intensidad y dirección de la selección sobre el tamaño corporal.

Objetivos

i) Determinar el patrón de DST del zigóptero *Hesperagrion heterodoxum* en el tamaño corporal en dos años de muestreo y a lo largo de la temporada de apareamiento.

ii) Determinar si el tamaño corporal influye en el éxito de apareamiento de los machos y en la supervivencia de ambos sexos.

Hipótesis

El tamaño corporal afecta el éxito de apareamiento de los machos del caballito del diablo *Hesperagrion heterodoxum*

El tamaño corporal influye en la supervivencia de ambos sexos de *H heterodoxum*.

Método

Marcaje-recaptura

Con la finalidad de estimar la supervivencia y determinar los tamaños de los organismos de ambos sexos durante dos temporadas reproductivas (del 15 de junio al 4 de agosto del 2010 y del 3 de junio al 15 de diciembre del 2011) se realizó el marcaje-recaptura del caballito del diablo *H. heterodoxum* en una sección de 150m, aproximadamente, a la orillas de un arroyo en la localidad de San Tadeo Huiloapan, Tlaxcala (19° 23.53' N y 98° 15.51' W) (Figura 3). Se llevó a cabo diariamente un muestreo de captura-recaptura desde las 10:00 hasta las 17:00 hrs.

En cada día de muestreo se capturaron todos los individuos adultos posibles (excluyendo a los adultos recién emergidos o tenerales) con una red entomológica. Cada individuo fue marcado con un número único de tres dígitos en el ala posterior derecha y se determinó su sexo mediante la observación directa de los genitales. Iniciando el segundo día de muestreo se realizaron censos a lo largo de las orillas del río y con la ayuda de binoculares para obtener las recapturas visuales, identificando a los individuos previamente marcados. En cada día de muestreo se identificaron las marcas numéricas de los individuos y se registró si se encontraban copulando o no. Ambas actividades se alternaron, un día se comenzó con el marcaje y al siguiente se comenzó con la recaptura visual (censo), para así poder abarcar todo el espectro de actividades de los organismos. Debido a que la actividad es muy baja en esta especie, las observaciones focales realizadas en el estudio piloto no arrojaron datos significativos.



Figura 1. Macho maduro de *Hesperagrion heterodoxum*.



Figura 2. Hembra madura de *Hesperagrion heterodoxum*.



Figura 3. Rio de San Tadeo Huiloapan, Tlaxcala, México.

Previo a la liberación de los organismos, cada individuo fue fotografiado con una cámara digital (Canon Powershot SX 100 IS) sobre una tarjeta gris (gris neutro, 18 % de reflectancia) a una distancia constante (30 cm), junto a una escala milimétrica y el uso del flash integrado a la cámara (Figura 4). Al terminar este procedimiento los individuos fueron liberados en el mismo sitio de su captura. Las fotografías se usaron para obtener las medidas de los componentes de tamaño corporal (ver adelante).

Estimación del tamaño corporal

Las fotografías digitales de cada individuo se analizaron con el programa Image J 1.34s (National Institutes of Health, 2005). La escala de cada imagen fue establecida al definir en el programa el número de pixeles equivalentes a un milímetro. Una vez establecida la escala fue posible obtener la medida de cada componente de tamaño corporal en milímetros.

Las medidas de los componentes de tamaño corporal obtenidas fueron: longitud del tórax (Tx), medida desde la unión de la cabeza con el protórax hasta la unión del tórax con el abdomen; longitud del abdomen (Ab), medida desde la unión del tórax con el abdomen, hasta la parte final del abdomen; longitud del ala posterior derecha (Al), medida desde la inserción del ala con el tórax hasta la parte apical de la misma, y la longitud total (Tt), medida desde los apéndices bucales hasta la punta del abdomen, sin incluir los apéndices abdominales.

Análisis estadísticos y patrón de DST

A cada día de muestreo se le asignó un número consecutivo empezando con el 1 para el primer día de muestreo de cada temporada reproductiva. Posteriormente se estandarizaron las fechas de captura ($Y = (x - \text{media}) / \text{desviación estándar}$) a media de cero y varianza de 1. A este nuevo parámetro se le denominó evento de marcaje recaptura (EMR) y se utilizó en los análisis de DST durante la temporada reproductiva y en los análisis de supervivencia.

En la Tabla 1 se presentan las medidas obtenidas de los cuatro componentes de tamaño corporal. Se realizó una correlación múltiple entre los cuatro componentes de tamaño corporal para descartar la redundancia de la variabilidad de los rasgos morfológicos. Debido a que las correlaciones fueron significativas (correlaciones de Spearman, Tabla 2) se realizó una reducción de términos (análisis

de componentes principales, ACP) para evitar violaciones a los supuestos de los modelos lineales generalizados (MLGz). De tal manera, los datos Tx, Ab, Al t Tt fueron transformados a \log_{10} y posteriormente se redujeron las variables aplicando ACP. Se realizaron tres ACP: el primero incluye los datos de ambos sexos en periodos similares para ambos años de muestreo (Tamaño-Año), el segundo ACP incluye los datos de ambos sexos capturados en 2011 (Tamaño-Temporada) y el tercero solo incluye a los machos capturados en 2011 (Tamaño-Machos) (Tabla 3). Debido a que en cada ACP el primer componente principal fue el único que presentó un valor propio (*eigen value*) mayor a uno (Tabla 3), solo se utilizaron éstos para los análisis de DST, los análisis de selección entre los machos y los análisis de supervivencia, respectivamente. El primer componente de cada ACP presenta vectores propios (*eigen vectors*) positivos para cada una de los cuatro componentes de tamaño corporal en cada uno de los tres ACP realizados, por lo que se le denominó “CP-Tamaño-Año”, “CP-Tamaño-Temporada” y “CP-Tamaño-Machos”, respectivamente.

Para conocer el patrón de DST de la población estudiada se realizaron modelos lineales generalizados (MLGz) con los datos de los organismos procesados en ambos años de muestreo. Se realizaron análisis para conocer las diferencias entre temporadas reproductivas y a lo largo de una temporada reproductiva.

Para comparar el DST entre dos temporadas reproductivas se realizó un MLGz entre los organismos muestreados en julio de 2010 y julio de 2011, se usó el CP-Tamaño-Año como variable dependiente, mientras que los factores independientes fueron sexo y año de muestreo (Tabla 4).

Para conocer el patrón de DST a lo largo de una temporada de apareamiento se realizó un MLGz utilizando a todos los organismos muestreados durante 2011; el CP-Tamaño-Temporada se usó como variable dependiente, mientras que el sexo se usó como factor y los EMR y los EMR^2 como covariables (Tabla 5).



Figura 4. Marcaje fotografiado de *H. heterodoxum*.

Estimación del éxito de apareamiento y análisis de selección

Se estimó la adecuación relativa de los machos mediante la fórmula " $w_i = W_i / \hat{W}$ ". Donde " W_i " es el número de apareamientos obtenidos por un macho " i ". \hat{W} es el número de cópulas totales obtenidas por todos los machos de una población en una sola temporada reproductiva (Lande y Arnold, 1983). La " w_i " obtenida se utilizó en

los análisis de selección para relacionarla con las fuerzas selectivas que pedirán estar actuando sobre el tamaño corporal.

Se calculó el diferencial de selección (s) como la covarianza entre “ w_i ” y CP-Tamaño-Machos. Este diferencial representa el cambio en las medias de los caracteres producidas por la selección directa e indirecta. Se obtuvo el valor de P del diferencial de selección de la correlación de Spearman entre las variables (Lande y Arnold, 1983).

Para estimar los gradientes de selección (β) se utilizaron análisis de regresión múltiple con respecto a “ w_i ” y al CP-Tamaño-Machos. Para estimar la selección direccional (β_i) y curvilínea (estabilizadora, β_{ii}) se realizaron regresiones lineales y no lineales (cuadráticas) múltiples de “ w_i ” contra CP-Tamaño-Machos. Para β_i se reportan las correlaciones parciales. Para β_{ii} , se reportan los coeficientes estandarizados de las regresiones, los cuales facilitan la asignación de la mayor asociación entre las variables independientes con la variable respuesta (Lande y Arnold, 1983).

Estos análisis fueron realizados con SPSS (versión 17.0, SPSS Inc., Chicago, IL) y R (versión 2.13.1 R Development Core Team, <http://www.R-project.org>).

Estimación de supervivencia

Se modeló la supervivencia de los individuos de ambos sexos monitoreados durante 2011 ($n=1500$), con 97 EMR en un periodo de 187 días, utilizando el método de Cormack-Jolly-Seber (CJS) implementado en MARK (White y Burnharm, 1999). El método de CJS separa las probabilidades de supervivencia (Φ) y de recaptura (p) y permite asignar el efecto de los encuentros individuales. Para seleccionar el modelo mejor ajustado se usa el principio de parsimonia (cuando aumenta el número de parámetros disminuye la verosimilitud de los estimadores) y los criterios de

información de Akaike (CIA) que asignan la verosimilitud de cada modelo calculado. Para la comparación entre los modelos obtenidos se utiliza el cambio del CIA entre ellos (ΔAIC). Cuando el ΔAIC entre el modelo que mejor se ajusta y el modelo a comparar es mayor a uno, se considera que el modelo comparado no presenta un buen ajuste y no se toma en cuenta para la interpretación de las probabilidades de captura y supervivencia (Lebreton *et al.*, 1992).

Se realizaron una serie de modelos sin incluir la variable de tamaño corporal (CP-Tamaño-Temporada) para obtener el de mejor ajuste y minimizar el número de modelos a realizar al adicionar el tamaño corporal.

Se realizó otra serie de modelos incorporando la interacción del CP-Tamaño-Temporada para conocer si este parámetro contribuía a un mejor ajuste de los modelos de CJS, de esta modelación se obtuvo el modelo que mejor se ajusta a la población muestreada de *H. heterodoxum*.

Resultados

Los adultos se encontraron en el sitio de muestreo desde las 08:30 hasta las 18:00 hrs. aproximadamente. Los teneral, juveniles y maduros de ambos sexos se observaron en la vegetación de las orillas del río y en la vegetación que se encuentra alrededor del río, hasta unos 20 m de la línea de costa. Esta especie presenta un cambio gradual en su coloración corporal conforme madura, después de emerger al estado teneral, los machos y las hembras pasan por varias etapas con colores distintos. El patrón de cambio de la coloración corporal de los machos es el siguiente: teneral-naranja, juvenil-rojo y maduro-azul y verde; el patrón de cambio de la coloración corporal de las hembras es: teneral-amarillo, juvenil-azul y maduro-azul y verde. Una vez que los individuos alcanzan la madurez, ambos sexos comienzan a cambiar a color negro y a opacarse conforme avanzan los días (Figuras 5 y 6).

Tamaño corporal

En esta población el tamaño de los adultos no sobrepasa los 37 milímetros de longitud total y sus alas no sobre pasan los 22 milímetros (Tabla 1). Se observa una correlación significativa entre los cuatro componentes de tamaño corporal medidos (Tabla 2).

Los tres ACP realizados presentan un buen ajuste con valores de Kaiser-Meyer-Olkin de 0.661 (Tamaño-Año), 0.661 (Tamaño-Temporada) y 0.660 (Tamaño-Machos). Todos ellos significativos a un nivel menor a 0.005 (significancia de la prueba de esfericidad de Bartlett). Lo que sugiere que el modelo es adecuado.

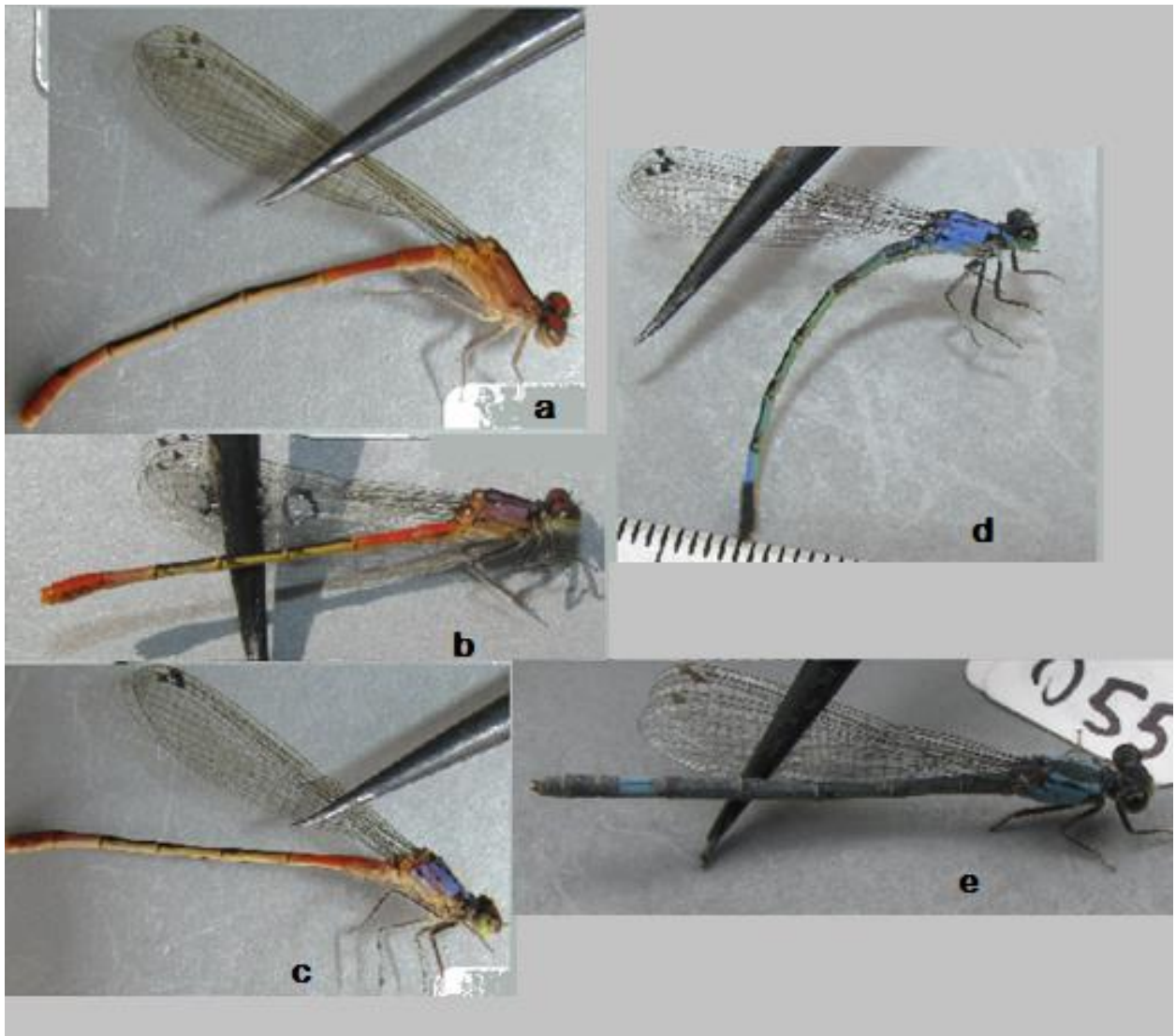


Figura 5. Cambio de coloración de los machos adultos de *H. heterodoxum*. El cambio de coloración es progresivo con respecto a la edad. a) teneral, b) juvenil, c) juvenil, d) maduro, e) senescente.

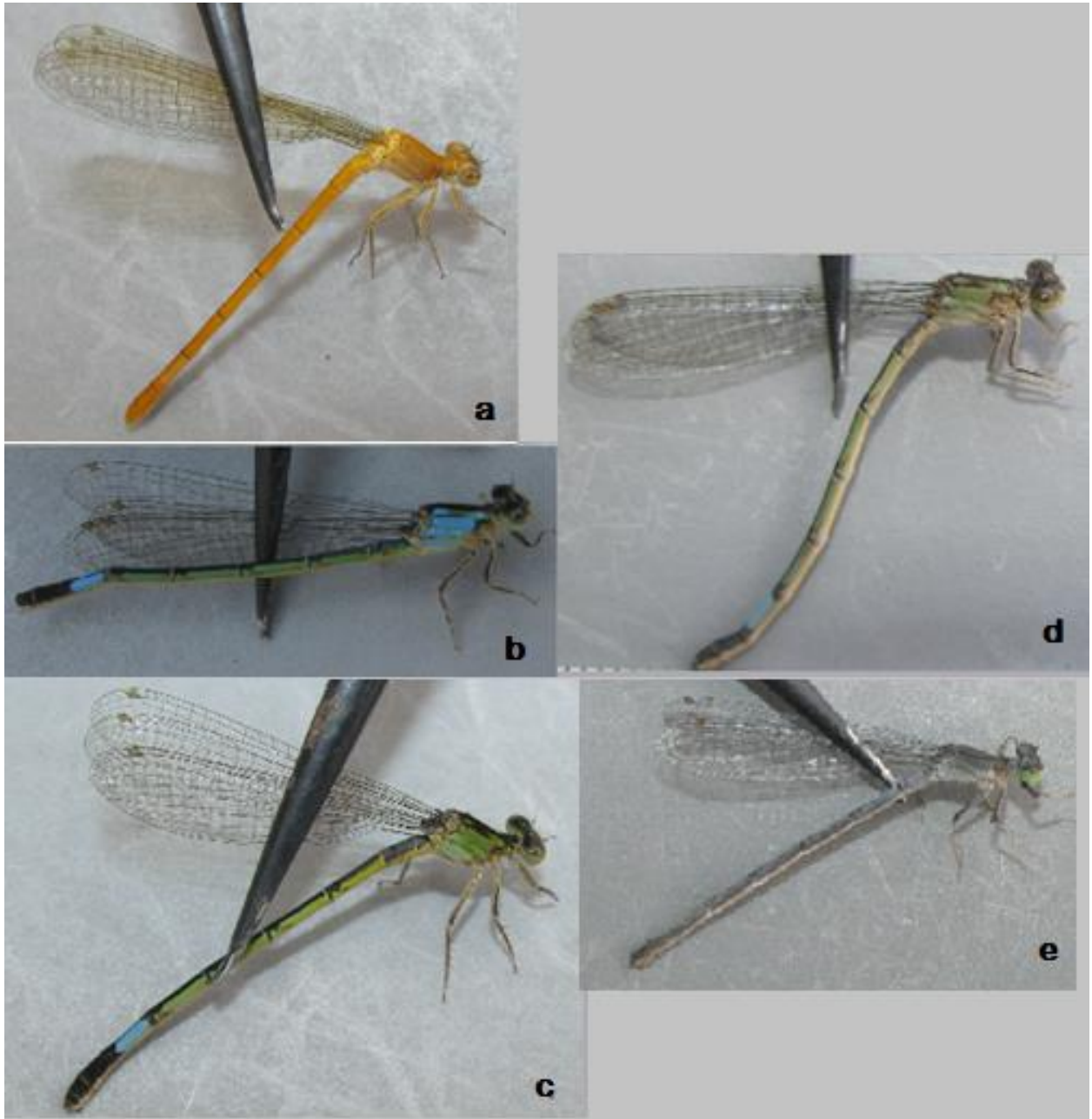


Figura 6. Cambio de coloración de las hembras adultas de *H. heterodoxum*. El cambio de coloración es progresivo con respecto a la edad. a) teneral, b) juvenil, c) madura, d) madura, e) senescente.

Tabla 1. Estadística descriptiva de los cuatro componentes de tamaño corporal medidos de *Hesperagrion heterodoxum*.

	N	Tórax	Abdomen	Ala	Longitud total
2010 Machos	154	5.681 (0.189)	25.689 (2.216)	21.515 (1.974)	33.575 (3.630)
Hembras	130	5.646 (0.197)	25.601 (1.985)	21.678 (1.848)	33.560 (3.118)
Ambos	284	5.665 (0.026)	25.648 (0.086)	21.590 (0.082)	33.568 (0.109)
2011 Machos	856	5.772 (0.183)	25.985 (2.106)	21.675 (1.660)	36.962 (3.243)
Hembras	634	5.638 (0.197)	25.479 (2.367)	22.080 (2.213)	33.487 (3.617)
Ambos	1490	5.715 (0.011)	25.769 (0.039)	21.847 (0.036)	36.759 (0.048)
Todos Machos	1010	5.758 (0.185)	25.94 (2.131)	21.651 (1.709)	33.903 (3.316)
Hembras	764	5.639 (0.197)	25.499 (2.301)	22.010 (2.171)	33.500 (3.528)
Ambos	1774	5.701 (0.104)	25.750 (0.356)	21.806 (0.0331)	33.729 (0.441)

N: Tamaño de muestra; se presentan medias y varianzas (entre paréntesis). Las medidas están en milímetros. *: significativo al nivel 0.05; **: significativo al nivel 0.005 para la prueba de Kolmogorov-Smirnov con corrección de Lilliefors.

Tabla 2. Correlaciones de Spearman entre los cuatro componentes de tamaño corporal medidos.

	Tx	Ab	Al	Tt
Tx	1			
Ab	0.551**	1		
Al	0.579**	0.662**	1	
Tt	0.583**	0.857**	0.626**	1

N = 1774. *: significativo al nivel 0.05; **: significativo al nivel 0.005. La significancia se obtuvo de las correlaciones de Spearman.

En la Tabla 3 se presentan los vectores propios del primer componente principal obtenido de cada ACP realizado, así como su valor propio y el porcentaje de variación explicada. En cada uno de los tres ACP realizados solo el primer CP presenta valores propios mayores a uno, por lo que es el único que se usó para los análisis de DST, de selección y de supervivencia. En el primer CP de cada ACP se observan valores positivos altos de los vectores propios de cada uno de los cuatro componentes de tamaño corporal medidos. A este primer CP con valores propios mayores a uno y con influencia positiva para cada vector propio se le nombro como CP-Tamaño-Año, CP-Tamaño-Temporada y CP-Tamaño-Machos, respectivamente a cada ACP realizado.

Tabla 3. Análisis de componentes principales (ACP) para los cuatro componentes de tamaño corporal medidos entre ambos años de muestreo, durante una temporada reproductiva y entre los machos de una temporada reproductiva.

Variable	CP-Tamaño-Año	CP-Tamaño-Temporada	CP-Tamaño-Machos
Tx	0.765	0.803	0.788
Ab	0.923	0.913	0.929
Al	0.844	0.856	0.888
Tt	0.942	0.897	0.965
Valor propio	3.036	3.016	3.204
Porcentaje de variación	75.901	75.408	80.106

Se presentan los vectores propios del primer componente principal obtenido de cada ACP, su valor propio y el porcentaje de varianza explicada.

Estimación del DST

En esta población no se observan diferencias entre los sexos cuando se comparan periodos similares en dos temporadas reproductivas (Tabla 4 y Figura 7). Mientras que en el MLGz realizado para toda la temporada reproductiva si se exhibe DST (Tabla 5): los machos presentan valores más altos del CP-Tamaño-Temporada con una diferencia de 0.185 y un error estándar de 0.05 (Figura 8).

Tabla 4. Patrón de DST en 2010 y 2011.

Variables	χ^2 de Wald	GL	P
Sexo	3.278	1	0.07
Año	1.068	1	0.301

N = 587.

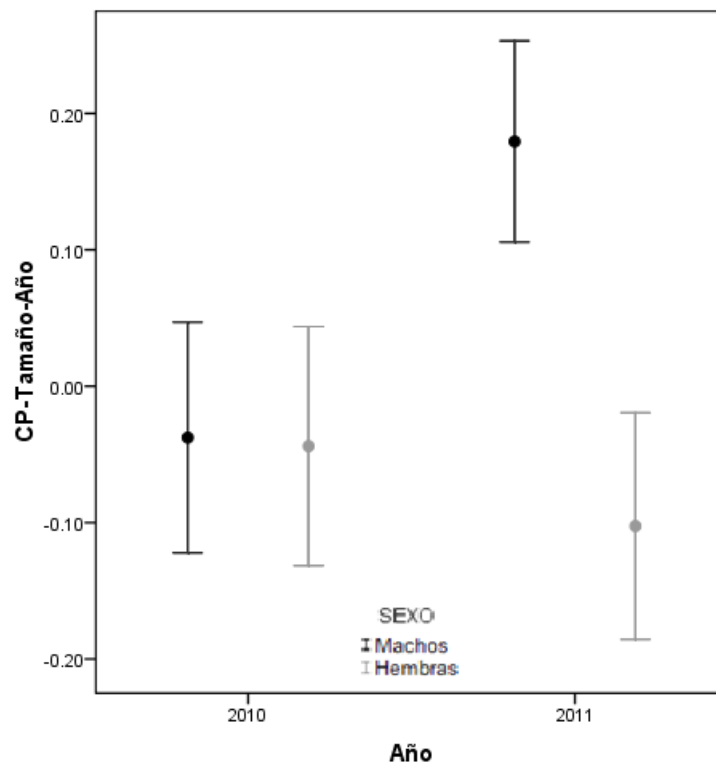


Figura 7. Patrón de DST del CP-Tamaño-Año entre 2010 y 2011. Los puntos representan las medias y las barras representan el error estándar.

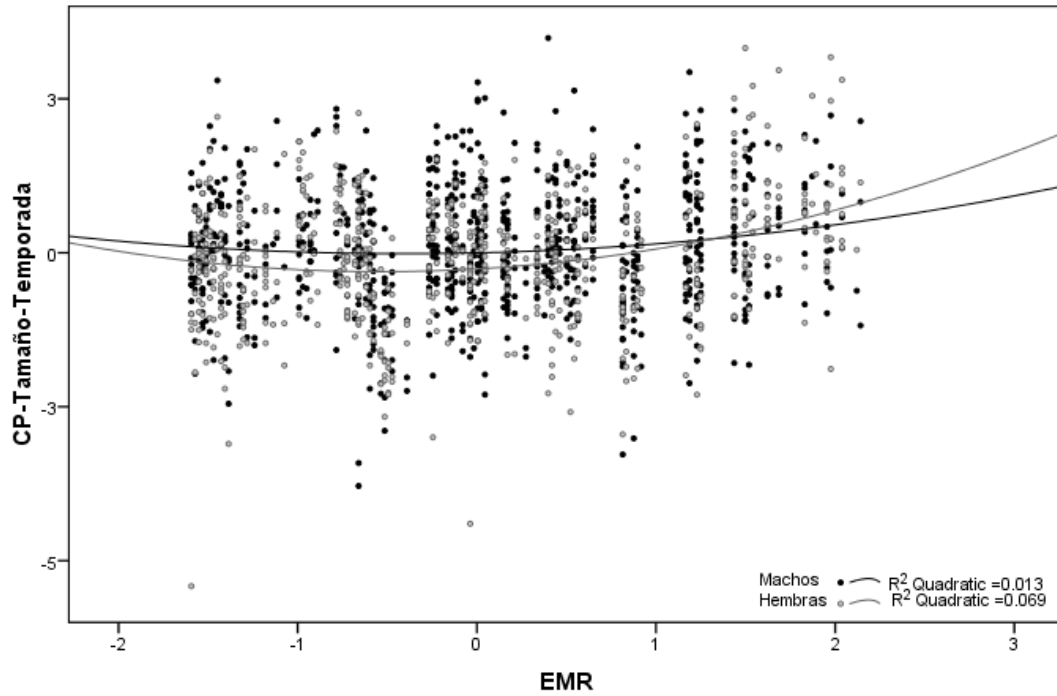


Figura 8. Patrón de DST de una temporada de apareamiento para el CP-Tamaño-Temporada.

Tabla 5. Patrón de DST durante la temporada reproductiva.

Variables	χ^2 de Wald	GL	P
Sexo	12.910	1	0.001
EMR	21.714	1	0.001
EMR ²	21.620	1	0.001
Sexo*EMR	5.140	1	0.023

N = 1490.

Éxito de apareamiento y análisis de selección

De 856 machos muestreados durante 2011, solo 24 fueron observados en cópula (el número máximo de cópulas por macho fue uno). La adecuación relativa (w_i) para cada macho encontrado en cópula fue de 35.83.

Se observa correlación ligera, positiva y significativa (s) entre w_i y CP-Tamaño-Machos. El gradiente de selección direccional es positivo y significativo para el CP-Tamaño-Machos (B_i), mientras que no se detectaron gradientes de selección correlacional (B_{ii}) (Tabla 6).

Tabla 6. Diferenciales y gradientes de selección de los machos muestreados en 2011.

	S	B_i	B_{ii}
CP-Tamaño-Machos	0.082 *	0.097 (0.201) **	0.044 (0.127)

w_i : 35.83; S: diferenciales de selección; el valor de P fue obtenido de correlaciones de Spearman; β_i : gradientes de selección lineal; β_{ii} : gradientes de selección estabilizadora/disruptiva. El error estándar se encuentra entre paréntesis; *: significativo al nivel $P = 0.05$; **: significativo al nivel $P = 0.005$.

Estimación de la supervivencia

Para esta población, el modelo de CJS con un mejor ajuste antes de introducir el tamaño corporal considera una probabilidad de supervivencia distinta para cada sexo (Tabla 7). Al introducir la interacción del CP-Tamaño-Temporada el modelo tuvo un mejor ajuste (Tabla 7 y Figura 9). De este modelo se estimó Φ y p y se graficaron las Φ respecto a CP-Tamaño-Temporada. Son los machos los que presentan una mayor supervivencia, sin embargo, ambos sexos presentan una relación positiva entre su supervivencia y tamaño corporal (Tabla 8 y Figura 10).

Tabla 7. Modelos de CJS con el mejor ajuste para *H. heterodoxum*.

Modelo	AIC	Δ AIC	Peso de AIC	Verosimilitud	Parámetros	Desviianza
Φ (sexo T) p(EMR)	7333.7817	0	0.99625	1	98	7140.5299
Φ (sexo) p(EMR)	7345.2286	11.4469	0.00326	0.0033	98	7141.1638

Φ : probabilidad de supervivencia; p: probabilidad de recaptura; T: tamaño corporal; EMR: evento de marcaje-recaptura. AIC: Criterio de información de Akaike.

Tabla 8. Probabilidades de supervivencia (Φ) y recaptura (p) del modelo (Φ (sexo T), p (EMR)).

Modelo	Estimado (e. e.)	Límite superior	Límite inferior
Φ (sexo T), p (EMR) Machos Φ	0.916 (0.004)	0.909	0.923
	Hembras Φ	0.902 (0.005)	0.892
P	0.136 (0.009)		
	Ver Figura 9	Ver Figura 9	Ver Figura 9

Φ : probabilidad de supervivencia; p: probabilidad de recaptura; EMR: evento de marcaje-recaptura. Se presenta el error estándar (e. e.) entre paréntesis.

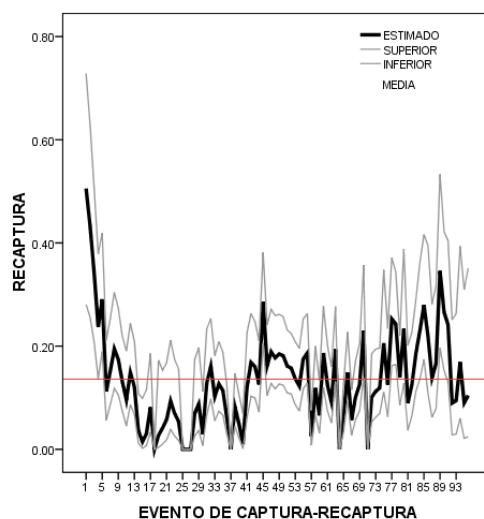


Figura 9. Estimados de la probabilidad de recaptura del modelo (Φ (sexo), p (EMR)) para los organismos muestreados en 2011. Se muestran los límites superior e inferior.

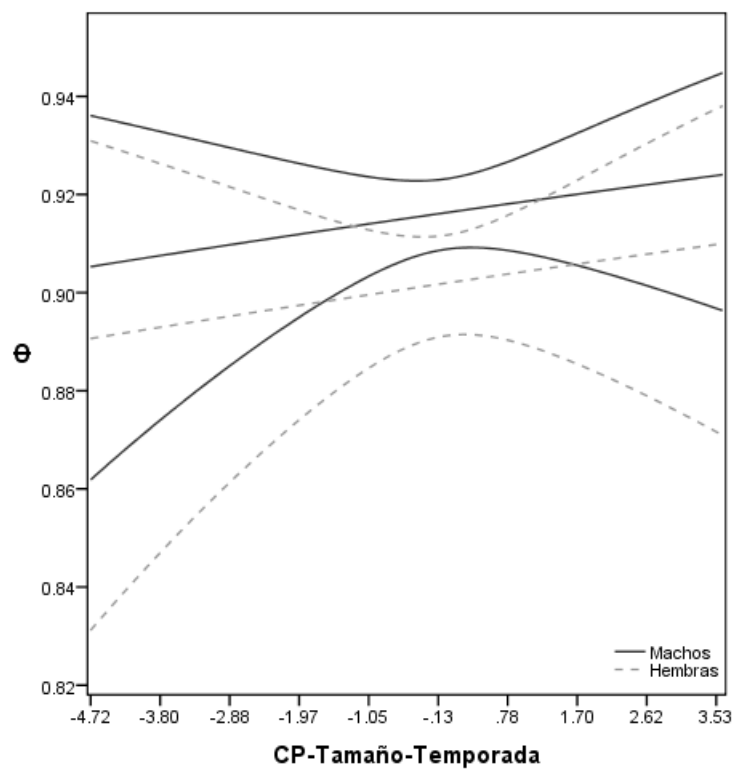


Figura 10. Probabilidad de supervivencia del modelo (Φ (sexo), p (EMR)) para los organismos muestreados en 2011. Se muestran los límites superior e inferior.

Discusión

El tamaño corporal estimado para la población de *H. heterodoxum* permitió evaluar su patrón de DST, el cual presenta un sesgo hacia los machos en dos temporadas reproductivas y a lo largo de una sola temporada reproductiva.

Los machos de esta especie no establecen ni defienden territorios, así como tampoco resguardan a las hembras después de la cópula. Solo se detectaron muy pocas cópulas durante la temporada reproductiva. No obstante, se detectó selección direccional positiva sobre el tamaño corporal de los machos, así como la influencia del tamaño corporal en la supervivencia de ambos sexos.

El patrón de DST en *H. heterodoxum* es consistente con lo encontrado en otros zigopteros, en los cuales, son los machos los que presentan tamaños corporales mayores (Serrano-Meneses *et al*, 2008b). También parece ser consistentes con las especies no territoriales (Serrano-Meneses *et al*, 2008b). Las especies territoriales presentan DST sesgado hacia machos cuando son poco ágiles y cambia el patrón hacia un DST con sesgo hacia hembras cuando los machos requieren de mayor agilidad. En las especies no territoriales y poco ágiles se presenta DST con sesgo hacia hembras, mientras que las más ágiles se presenta sesgo hacia machos (Serano-Meneses *et al*, 2008b). La existencia de DST sugiere que en esta especie el tamaño corporal de ambos sexos afecta su adecuación y el sesgo hacia machos sugiere que estos realizan despliegues de agilidad para obtener cópulas.

Hipótesis funcionales de DST

Segregación sexual

Existe poca evidencia de cómo se modela el tamaño corporal bajo la *segregación sexual*. Se sabe que los adultos de ambos sexos de la mayoría de los odonatos difieren en hábitat (Corbet, 1999). Se asume que las tasas de crecimiento, el tiempo de desarrollo y la cantidad de alimento que consumen como larvas pueden dirigir el patrón de DST en los adultos (Serrano-Meneses *et al.*, 2008b). Sin embargo, los estudios realizados en libélulas y caballos del diablo no han llegado a un consenso de cómo puede estar ocurriendo la modificación y mantenimiento de los tamaños corporales en ambos sexos.

En el presente estudio se pudo detectar que los adultos de ambos sexos en sus diferentes estadios de desarrollo (tenerales, juveniles, maduros y senescentes) se encuentran presentes casi en la misma proporción en las áreas muestreadas (orilla del río y vegetación circundante) cualquier día de muestreo, sin embargo, no se investigó si la utilización diferencial de nicho pudiera explicar las diferencias en tamaño entre los sexos. Considerando lo anterior, la hipótesis de *segregación sexual* no aplica para esta especie.

Selección por fecundidad

Pocos estudios han investigado la relación entre la *selección por fecundidad* y el tamaño corporal de las hembras (Serrano-Meneses *et al.*, 2008b). Aun así, se ha podido detectar el incremento de fecundidad en hembras de mayor tamaño en algunas especies como *Coenagrion puella*, *Ischnura graellsii*, *Plathemis lydia*, y *Pyrrhosoma nymphula*, así como la falta de relación entre el tamaño de las hembras y el tamaño de sus puestas de huevos en especies como *Enallagma cyathigerum* y *Hetaerina americana* (ver Serrano-Meneses *et al.*, 2008b).

En *H. heterodoxum* se desconoce si la presión de fecundidad dirige el tamaño corporal en las hembras. Debido a que las hembras tienen un menor tamaño corporal que los machos, esta fuerza selectiva parece no tener influencia sobre el mantenimiento o modificación de su tamaño corporal.

Competencia por apareamiento

La *selección sexual* en el orden Odonata puede influenciar la dirección y magnitud del DST (Serrano-Meneses *et al*, 2008a; Serrano-Meneses *et al*, 2008b). Poseer un mayor tamaño aumenta las probabilidades de obtener un mayor número de cópulas cuando existe una competencia intensa entre los machos por acceso a las hembras (o por territorios) (Serrano-Meneses *et al*, 2008b). Esto ocurre en al menos dos especies territoriales: *H. americana* (Serrano-Meneses *et al*, 2007b) y *Calopteryx haemorrhoidalis* (Córdoba-Aguilar, 2000). Cuando no hay territorialidad los machos de mayor o de menor tamaño pueden ser los que obtengan un mayor acceso a las parejas, lo cual dependerá del tipo de despliegue que realicen para obtener cópulas.

H. heterodoxum es una especie no territorial, en la cual no se detectaron interacciones agonísticas por el acceso a la pareja entre los machos y tampoco se observó que los machos resguardaran a las hembras. Sin embargo, con las pocas cópulas observadas se pudo detectar una selección direccional en el tamaño de los machos. Los machos de mayor tamaño corporal son los que tienen mayor probabilidad de copular.

Agilidad del despliegue de los machos

Cuando los machos necesitan de una mayor agilidad para la obtención de cópulas, como en varias especies no territoriales, los machos más pequeños tienen mayor ventaja que los machos más grandes (Serrano-Meneses *et al*, 2008a). En

estas especies los machos realizan una búsqueda activa de sus parejas y aquellos con tamaños corporales pequeños se ven favorecidos en relación al tiempo que utilizan en la búsqueda de parejas como sucede con *Lestes sponsa* (Stoks, 2000). Si los machos no realizan despliegues que requieran de agilidad, el DST tendrá un sesgo hacia los machos o será monomórfico (Serrano-Meneses *et al*, 2008a). *H. heterodoxum* presenta DST con sesgo hacia los machos y buscan a las hembras de manera activa. En esta especie se observó muy poco movimiento a lo largo del día, por lo que se puede esperar que esta especie caiga dentro del patrón observado en trabajo de Serrano-Meneses *et al.* (2008a) (Zigoptero no territorial con poco despliegue de agilidad).

Significado adaptativo

Éxito de apareamiento

Para entender el significado adaptativo de los rasgos morfológicos es necesario conocer el modo en que la selección afecta (de manera directa o indirecta) dichos rasgos en ambos sexos. Muchos de los estudios sobre DST tienen como objetivo principal investigar el significado adaptativo de las diferencias sexuales en tamaño y determinar en qué medida su evolución está influenciada por la estructura genética de los sexos (Fairbairn, 2007).

En el presente estudio se pudo detectar influencia de la selección direccional sobre el tamaño corporal de los machos en *H. heterodoxum*. Aquellos organismos que tienen tamaños grandes se ven favorecidos en la obtención de cópulas, lo que sugiere que podría existir selección femenina para estos tamaños corporales o que los machos de mayor tamaño corporal ganan en la adquisición de parejas sobre los pequeños. No se observaron encuentros agonísticos entre los machos de esta especie, así como tampoco se observaron a los machos que trataran de forzar a las hembras para aparearse.

Un estudio en el que ponen a prueba las rutas de cambio evolutivo correlacionado con el sistema de apareamiento y el DST, utiliza la filogenia de 133 especies del orden Odonata. En este estudio se observa que en Zygoptera, poseer la condición no territorial con DST sesgado hacia hembras puede tener una transición hacia DST con sesgo hacia los machos. Sin embargo, el cambio de ser no territorial con DST con sesgo masculino hacia un DST con sesgo hacia hembras no es posible (Reyes-Hernandez, 2013). Con dicha información se podría colocar a *H. heterodoxum* dentro de las especies que presentan ese patrón.

En el 50% de los estudios revisados por Koenig (2008) no se detectó selección de ningún tipo sobre el tamaño corporal de machos y hembras. Sin embargo, se pudo observar que la búsqueda de relaciones entre el tamaño corporal y la adecuación presenta dificultades de diseño experimental. La mayoría de los trabajos revisados no controlan los efectos de la estacionalidad o se realizan bajo condiciones artificiales, lo que limita las interpretaciones de los datos para las poblaciones silvestres. Existe también la dificultad de distinguir entre la selección natural y la selección sexual. Otra dificultad que se presenta en estos estudios de éxito reproductivo vitalicio es la interpretación de la oportunidad de selección de un componente para la reproducción en particular, aunque esta técnica permite, en principio, cuantificar la importancia de diferentes comportamientos y revelar los compromisos (trade-offs) entre los diferentes estados de desarrollo y los componentes de adecuación, su aplicación en estudios de campo genera una alta cantidad de covariables difíciles de interpretar, que reducen el valor de los análisis (Koenig, 2008).

Supervivencia

Cordero-Rivera y Stoks (2008) mostraron que el rango de la probabilidad de supervivencia para la familia Coenagrionidae (a la cual pertenece *H. heterodoxum*) es de 0.794 a 0.960. Solo *Ceriagrion tenellum* e *I. elegans* (0.905 y 0.960, respectivamente) superan la probabilidad de supervivencia de *H. heterodoxum* (0.917 para machos y 0.902 para hembras) mientras que otras cuatro especies muestran probabilidades menores (*A. chelata*, 0.850 para machos y 0.860 para hembras; *Coenagrion puella*, 0.860; *E. hageni*, 0.800 para machos y 0.850 para hembras; *Pyrrhosoma nymphula*, 0.794 para machos y 0.675 para hembras). Es posible que la alta probabilidad de supervivencia de *H. heterodoxum* esté relacionada con su bajo éxito de apareamiento, lo que sugiere que las presiones que causan mortalidad no tienen gran influencia en esta especie (Abrams *et al.*, 1996; Nylin y Gotthard, 1998). En otras palabras, es posible que estos caballitos del diablo no tengan un alto gasto energético, ya que en el campo se les puede ver perchados la mayor parte del tiempo (Carrillo-Muñoz, datos sin publicar). Del mismo modo parece la depredación o el parasitismo no afectan de manera importante su supervivencia.

En la población muestreada de *H. heterodoxum*, la probabilidad de supervivencia (Φ) de cada uno de los sexos es diferente. La supervivencia de los machos es superior (0.014) a la de las hembras y pudiera ser causada por un mayor gasto energético en las hembras asociado a la producción de huevos y la exposición a depredadores en el momento de la ovoposición.

En esta población se pudo observar una relación positiva entre el tamaño corporal de los individuos de ambos sexos y su supervivencia, lo que sugiere que la selección natural actúa sobre el tamaño corporal, siendo que la mayoría de los organismos aumentan su adecuación mientras más tiempo permanecen dentro de la población (Sherrat *et al.*, 2011).

En los odonatos es común observar mayores probabilidades de recaptura (p) para los machos adultos que para las hembras, ya que, generalmente, éstos pasan

la mayor parte de su tiempo en la búsqueda de parejas cerca de los cuerpos de agua comparado con las hembras que solo se acercan al agua para aparearse y ovipositar. Para *H. heterodoxum* las probabilidades de recaptura son iguales entre ambos sexos, lo que puede deberse a que los individuos de ambos sexos se acercan al área de muestreo con la misma frecuencia. Esto es evidente en el campo, ya que se pueden observar a los machos y a las hembras, desde tenerales hasta los maduros sexualmente, sobre las orillas del río.

En odonatos, el genoma no determina por completo el tamaño a la edad reproductiva (Corbet, 1999; Serrano-Meneses *et al.*, 2008b), ya que los cambios en el ambiente en donde se desarrollan las larvas (ej. la cantidad de alimento disponible, la densidad de depredadores, la temperatura y la cantidad de luz) influyen de manera importante en el tamaño de los adultos (Corbet, 1999), así como sus tasas de crecimiento y tiempo de desarrollo (Nylín y Gotthard, 1998; Blanckenhorn, 2005).

Los organismos con ciclos de vida complejos bajo condiciones de tiempo limitado para la emergencia como adultos presentan plasticidad fenotípica, la cual permite que los insectos alcancen la etapa adulta con un tamaño determinado durante la temporada de reproducción (Stocks *et al.*, 2008). En algunas especies de ambientes estacionales, los organismos que emergen primero son más grandes que los que emergen al final de la temporada, ya que los primeros tienen un mayor tiempo de desarrollo y una tasa de crecimiento más lenta (Johansson *et al.*, 2001; Lowe *et al.*, 2009) (p. ej. *Ischnura cervula*, *Lestes congener*, *Enallagma carunculatum*, *E. boreale* y *Sympetrum costiferum*; Wong-Muñoz *et al.*, 2010). No obstante, existen especies con un patrón de emergencia invertido (*Rhionaeshna multicolor* y *Erythemis collocata*; Wong-Muñoz *et al.*, 2010), en las cuales los organismos más grandes se observaron al final de la temporada. En cambio, otras especies (*I. perparva*, *Pachydiplax longipennis* y *Trameala cerata*; Wong-Muñoz *et al.*, 2010) no muestran variación en sus tamaños durante toda la temporada. En *Lestes virens* las larvas disminuyeron sus tasas de crecimiento y desarrollo, debido, probablemente, al deterioro de las condiciones del agua. En otro estudio, esta

especie aumento su tasa de crecimiento para evitar emerger con un tamaño pequeño (ver Stocks *et al*, 2008). Estos cambios y las condiciones en que ocurren pueden ser causa de las restricciones ambientales que impiden un desarrollo óptimo (Stoks, 2000).

El tamaño corporal de ambos sexos de *H. heterodoxum* varía a lo largo de la temporada reproductiva, lo que sugiere que las presiones ambientales puede estar moldeando el cambio del tamaño corporal.

El aumento de tamaño corporal en los organismos, eventualmente podría ser contrarrestado por la selección por viabilidad (Blanckenhorn, 2000), la cual mantiene estable el tamaño de una especie en particular, aunque solo tenga efectos directos en uno de los sexos, ya que existe una fuerte correlación genética en el tamaño corporal entre los sexos. Este tipo de selección afecta a los organismos en diferentes etapas de desarrollo, por ejemplo, en la etapa pre adulta (larvaria y juvenil) y en la adulta. En la etapa juvenil existen dos fuentes de mortalidad: el tiempo y la velocidad de crecimiento para conseguir una tamaño determinado en la etapa adulta (ambas son muy difíciles de detectar en la vida silvestre). En ambas etapas, la juvenil y la adulta, poseer un tamaño grande propicia mayor depredación y la necesidad de más suministros energéticos para el cuerpo y para las actividades cotidianas (en comparación con individuos de tamaño más pequeño). Mientras que los beneficios de un tamaño corporal grande ya han sido explicados anteriormente (como el aumento de la fertilidad y la obtención de un número mayor de parejas). Los riesgos de poseer una tamaño corporal pequeño son una menor fertilidad y un menor acaparamiento de los recursos limitados, como parejas sexuales o alimento de mejor calidad; sin embargo, los individuos más pequeños requieren de un menor suministro de alimento, lo que les permite asignar más tiempo a otras actividades, como sucede en especies que presentan una búsqueda activa de parejas. No es raro encontrar que diversos procesos selectivos favorecen distintos tamaños corporales óptimos, como en el caso de las especies que utilizan estrategias reproductivas alternativas (Blanckenhorn, 2000).

Sugerencias

En este estudio se pudo detectar que a) existe un DST, b) existe una variación del tamaño corporal de ambos sexos a lo largo de la temporada reproductiva y c) existen fuerzas selectivas que están influenciando el tamaño corporal de *H. heterodoxum*. Pero para poder tener un mejor panorama de cómo estas u otras fuerzas selectivas mantienen o modifican el tamaño de los machos y de las hembras se requiere mayor esfuerzo que nos aclaren estos procesos.

Por lo anterior sugiero realizar muestreos en campo y en laboratorio que generen datos para poner a prueba las hipótesis funcionales de DST que no se probaron en este estudio. En el caso de la hipótesis de *selección por fecundidad*, aunque no parece que esta presión afecte a esta especie, es necesario conocer el tamaño de las puestas de las hembras y relacionarlas con su tamaño corporal mediante el seguimiento de las hembras, este estudio probablemente se puede llevar a cabo en un ambiente de semicautiverio para monitorear individualmente a cada hembra. En *H. heterodoxum* no parece ser necesario poner a prueba la hipótesis de *segregación sexual*, dado el comportamiento y distribución en el sitio de reproducción de ambos sexos, los cuales se pueden encontrar juntos y en distinto grados de maduración. También es necesario realizar una búsqueda de cópulas intensiva para poder obtener datos de cuales tamaños son los que se ven más favorecidos. Otro estudio que aclararía como afectan las fuerzas selectivas a esta especie es concerniente a la agilidad. Se requiere conocer si esta especie requiere de agilidad en sus despliegues para conseguir pareja y si algún tamaño en particular es más competitivo.

Conclusión

El caballito del diablo *H. heterodoxum* es un coenagriónido no territorial que presenta DST con sesgo hacia machos en el tamaño corporal. Exhibe un cambio gradual en su coloración durante el desarrollo del adulto.

En esta especie se puede detectar la influencia selectiva direccional positiva en relación con el tamaño corporal de los machos en relación a su éxito de apareamiento y una influencia positiva en relación a la supervivencia y el tamaño corporal de ambos sexos.

La selección sexual puede estar manteniendo el DST en esta especie, explicado mediante la hipótesis de *agilidad de despliegue de los machos*. El patrón de DST para odonatos no territoriales y con despliegues no tan elaborados es monomórfico o con sesgo hacia los machos. También podemos observar, en esta especie, que entre mayor sean los organismos, de ambos sexos, podrán sobrevivir más y posiblemente aumentar su adecuación.

Estas dos evidencias nos sugieren que el tamaño corporal de *H. heterodoxum* está siendo dirigido hacia el aumento de tamaño y que un tamaño corporal mayor en los machos les permite tener un mayor acceso a las hembras.

Sin embargo es necesario realizar más observaciones, así como más experimentos que ayuden a dilucidar como están actuando las fuerzas selectivas para mantener el patrón de DST en esta especie y para conocer como es actúan los procesos evolutivos en especies similares.

Literatura citada

Abrams, P; O. Leimar, S. Nylin y C. Wiklund. 1996. **The effects of flexible growth rates and development times in a seasonal environment.** The American Naturalist. 147: 381-395.

Andersson, M. 1994. **Sexual Selection.** Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

Anholt, B. 1990. **An experimental separation of interference and exploitative competition in larval damselfly.** Ecology. 71:1483-1493.

Anholt, B. 1997. **Sexual size dimorphism and sex-specific survival in adults of the damselfly *Lestes disjunctus*.** Ecological Entomology. 22: 127-132.

Blanckenhorn, W. 2000. **The evolution of body size: What keeps organisms small.** The Quarterly Review of Biology. 75: 385-407.

Blanckenhorn, W. 2005. **Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism.** Ethology. 111: 977-1016.

Blanckenhorn, W. 2007. **Rensch's rule in insects: patterns among and within species.** En "Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism". Oxford University Press, Oxford.

Blomqvist, D; O. Johansson, U. Unger, M. Larsson y L. Flodin. 1997. **Male aerial display and reversed sexual size dimorphism in the Dunlin.** Animal Behaviour. 54: 1291 - 1299.

Carchini, G. M. Di Domenico, F. Chiarotti, C. Tanzilli y T. Pacione. 2005. **Fluctuating asymmetry, body size, reproductive period and life time mating**

success of males of *Cercion linden* (Odonata: Coenagrionidae). European Journal of Entomology. 102: 707-712.

Conrad, K. y G. Pritchard. 1992. **An ecological classification of odonate mating systems: the relative influence of inter- and intrasexual selection.** Biological Journal of Linnean Society. 45: 255-269.

Corbet, P. 1999. **Dragonflies. Behaviour and ecology of odonata.** Harley Books. England.

Cordero-Rivera, A. 2002. **Influencia de la selección sexual sobre el comportamiento reproductor de los odonatos.** En Evolución: la base de la biología. Ed. Soler. M. Granada.

Cordero-Rivera, A. y R. Stoks. 2008. **Mark-recapture and demography.** En "Dragonflies and damselflies". Oxford University Press, Oxford.

Cox R; M. Butler y H. John-Alder. 2007. **The evolution of sexual size dimorphism in reptiles.** En "Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism". Oxford University Press, Oxford.

Darwin, C. 1871. **The descent of man and selection in relation to sex.** Princeton University Press, Princeton, NJ.

Fairbairn, D. 1997. **Allometry for sexual size dimorphism. Pattern and process in the coevolution of body size in males and females.** Annu Rev. Ecol. 28: 659-687.

Fairbairn, D. 2007. **Introduction: the enigma of sexual size dimorphism.** En "Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism". Oxford University Press, Oxford.

Fairbairn, D; Blanckenhorn, W. y T. Székely. 2007. **Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism.** Oxford University Press, Oxford.

Fox, C; C. Stillwell y J. Moya-Laraño. 2007. **Variation in selection, phenotypic plasticity, and the ecology of sexual size dimorphism in two seed/feeding beetles.** En “Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism”. Oxford University Press, Oxford.

Hendrick, A. y E. Temeles. 1989. **The evolution of sexual size dimorphism in animals: Hypotheses and test.** TREE. 4: 136-1138.

Honek, A. 1993. **Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship.** Oikos. 66: 483-492.

IUCN. 2009. **IUCN Red List of Threatened Species.** Versión 2009.2.

Jarosik, V. y A. Honek. 2002. **Sexual differences in insect development time in relation to sexual size dimorphism.** En “Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism”. Oxford University Press, Oxford.

Johansson, F; R. Stocks, R. Rowe y M. De Block. 2001. **Life history plasticity in a damselfly: Effects of combined time and biotic constraints.** Ecology. 82:1857-1869.

Kupfer, A. 2007. **Sexual size dimorphism in amphibians: an overview.** En “Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism”. Oxford University Press, Oxford.

Lande, R y S. Arnold. 1983. **The measurement of selection in correlated characters.** Evolution. 37: 1210-1226.

Lebreton, J; K. Burnham, J. Clobert y D. Andersson. 1992. **Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach whit case studies.** Ecological Monographs. 62: 67-118.

Lowe, C; I. Harvey, P. Watts y D. Thompson. 2009. **Reproductive timing and patterns of development for the damselfly *Coenagrion puella* in the field.** Ecology. 90: 2202–2212.

Miranda, M; M. Sicilia, J. Bartolomé, E. Molina-Alcaide, L. Gálvez-Bravo y J. Cassinello. 2012. **Foraging sexual segregation in a Mediterranean environment: Summer drought modulates sex-specific resource selection.** Journal of Arid Environments. 85: 97-104.

Nylin, S. y K. Gotthard. 1998. **Plasticity in life-history traits.** Annu Rev. Entomol. 43: 63-83.

Raihani, G; T. Székely, A. Serrano-Meneses, C. Pitra y P. Goriup. 2006. **The influence of sexual selection and male agility on sexual size dimorphism in bustards (Otididae).** Animal Behavior. 71: 833-838.

Reyes-Hernández, M. 2013. **Cambios direccionales en la evolución del dimorfismo sexual en tamaño en libélulas y caballitos del diablo (Insecta: Odonata).** Tesis, Maestría en Ciencias Biológicas, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala, Tlaxcala.

Serrano-Meneses, A. y T. Székely. 2006. **Sexual size dimorphism in seabirds: sexual selection, fecundity selection and differential niche-utilisation.** Oikos 113: 385-394.

Serrano-Meneses, A; M. Azpiculeta-Amorín, T. Székely y A. Córdoba-Aguilar. 2007a. **The development of sexual differences in body size in Odonata in relation to matting systems.** European Journal of Entomology. 104: 453-458.

Serrano-Meneses, A; A. Córdoba-Aguilar, V. Méndez, S. Layen y T. Székely. 2007b. **Sexual size dimorphism in the American Rubyspot: male body size predicts male competition and mating success.** Animal Behaviour. 73: 987-997.

Serrano-Meneses, A; A. Córdoba-Aguilar, M. Azpiculeta-Amorín, E. González-Soriano y T. Székely. 2008a. **Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch's rule in Odonata.** J. Evol. Biol. 21: 1259-1273.

Serrano-Meneses, A; A. Córdoba-Aguilar y T. Székely. 2008b. **Sexual size dimorphism: Patterns and processes**. En "Dragonflies and damselflies". Oxford University Press, Oxford.

Sherrat, T; C. Hassall, R. Laird, D. Thompson y A. Cordero-Rivera. 2011. **A comparative analysis of senescence in adult damselflies and dragonflies (Odonata)**. J.of Evolutionary Biology. 24: 810-822.

Stoks, R. 2000. **Components of lifetime mating success and body size in males of a scrambling damselfly**. Animal Behavior. 59: 339-348.

Székely, T; J. Reynolds y J. Figuerola. 2000. **Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls and alcids: the influence of sexual and natural selection**. Evolution. 54: 1404-1413.

Székely, T; R. Freckleton y J. Reynolds. 2004. **Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds**. Proceedings of the national academy of sciences US. 101: 12224 - 12227.

Székely, T; T Lislevand y J. Figuerola. 2007. **Sexual size dimorphism in birds**. En "Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism". Oxford University Press, Oxford.

Tauber, M; C. Tauber y S. Masaki. 1986. **Seasonal adaptations of insects**. Oxford University Press, Oxford.

White, G y K. Burham. 1999. **Program MARK: survival estimation from populations and marked animals**. Bird study. 46: s120-s139.

Wong-Muñoz, J; A. Cordoba-Aguilar, R. Cueva del Castillo, A. Serrano-Meneses y J. Payne. 2010. **Seasonal changes in body size, sexual size dimorphism and sex ratio in relation to mating system in an adult odonate community**. Evol. Ecol. 25:59-75.