



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA

INTERACCIONES AGONÍSTICAS ENTRE MACHOS DE
LA LIBÉLULA *Hetaerina titia* (Odonata, Calopterygidae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O
P R E S E N T A:

ADOLFO CHAVARRÍA YÁÑEZ



DIRECTOR DE TESIS:
DR. ROBERTO EDMUNDO MUNGUÍA
STEYER

LOS REYES IZTACALA, ESTADO DE
MÉXICO, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Índice

Resumen	1
Introducción.....	3
Objetivos	15
Hipótesis.....	16
Materiales y Métodos	17
• Sitio de muestreo.....	17
• Marcaje.....	18
• Observación y registro de conducta agonística.....	20
• Análisis morfométrico.....	21
• Análisis de frecuencia de peleas con manipulación experimental.....	24
• Análisis alométrico.....	25
• Análisis de contiendas animales: Forma, tamaño y residencia.....	25
• Duración de peleas.....	26
Resultados.....	27
• Frecuencia de peleas con manipulación experimental	27
• Análisis morfométrico.....	31
• Análisis alométrico.....	35
• Análisis de contiendas animales: Forma, tamaño y residencia.....	42
•	
• Análisis de contiendas animales: Manipulaciones experimentales.....	50
• Duración de peleas.....	51
Discusión.....	53
Literatura citada.....	61

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por darme la oportunidad de formarme profesionalmente bajo los fundamentos y valores que la caracterizan. Particularmente por el financiamiento otorgado a este proyecto mediante el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT: IA204315).

Al Dr. Roberto Munguía Steyer, por su enseñanza e instrucción, por trasmitirme su entrega y disciplina por lo que hace, por su tiempo y dedicación como tutor, así como su gran apoyo, pero sobre todo por su paciencia. Gracias.

A los miembros de mi comité tutorial:

Dr. Raúl Cueva del Castillo

Dr. Jorge Ciros Pérez

Dra. Leticia Ríos Casanova

Dr. Alejandro Córdoba Aguilar

Gracias por el tiempo dedicado a la revisión de este trabajo y por sus valiosos comentarios y observaciones.

En especial a la bióloga Rosamond Ione Coates responsable de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” por sus atenciones y facilidades para llevar a cabo este trabajo, de igual manera al personal de la misma por su amabilidad durante nuestra estancia.

A Don José Flores y su esposa por abrirnos las puertas de su casa para trabajar en su jardín y por toda su cordialidad.

A mi madre Concepción Chavarría por su enorme amor y apoyo en cada momento. Por alentarme a cumplir mis sueños, gracias a tu esfuerzo diario y sacrificios estoy cumpliendo uno de ellos. Con todo mi cariño y admiración.

A mis abuelos José y Manuela, sin ustedes no sería quien soy.

A mi tía Sony por brindarme su apoyo y confianza, por fomentar en mí la dedicación y la constancia hacía las cosas que se desean aprender. A mi tía Betty por creer en mí y animarme a echarle ganas siempre. Gracias a las dos por su cariño e incondicional apoyo.

A mi hermano Humberto, eres mi gran motivación para seguir adelante.

A mi primo Alberto, Aurelio, Betín y a toda mi familia por su interés y apoyo.

A mis amigos:

Ilse, por estar a mi lado siempre y levantarme cada vez que estoy abajo, por ser mi ancla con el mundo. A Marce por echarme la mano y aconsejarme durante cada periodo de la carrera, así como por su entusiasmo y motivación para concluir esta etapa. A Monse por su amistad desde el día uno, y por confiar siempre en mí. A Gustavo por su ánimo, compañerismo y el tiempo compartido durante este tiempo. A Alby por escucharme y estar siempre pendiente de mí. A Ruth, por tanto tiempo de amistad y compartir momentos importantes para ambos.

De igual forma a Marco (Chino), José, Paola, Luz, Brenda, Jorge, Alicia y Monse R., por su apoyo y por seguir siendo parte importante de mi vida.

También a todos mis amigos y colegas de la carrera: Elena, Lucy, Mariana, Gaby, Rogelio y Yaz, por los gratos momentos dentro y fuera de la escuela.

A todos los miembros del Laboratorio de Ecología Evolutiva de Artrópodos: Martín, Clarisa y Bruno por su apoyo y compañía en campo, así como a Erik A., Erik G., Carla y Cesar por sus consejos y aportaciones. En general a todos por su amistad.

De igual manera quiero agradecer al Dr. Jhony Navat, David Schneider y Aldo Téllez por su indispensable ayuda en campo.

Resumen

Las peleas o contiendas animales pueden definirse como interacciones directas o indirectas entre dos rivales que determinan la propiedad de una unidad de recursos que es indivisible. Frecuentemente, los machos suelen presentar caracteres sexuales secundarios definidos como armas que son empleados en contiendas animales producto de la competencia intrasexual por acceso reproductivo a hembras.

Los odonatos de la familia *Calopterygidae* presentan pigmentación alar la cual es un indicador de condición en el combate intrasexual. En el caso específico de *Hetaerina titia* los machos presentan en sus alas anteriores manchas de color negro y pequeñas manchas rojas. Los machos compiten por territorios frecuentados por las hembras mediante enfrentamientos de vuelo de despliegues aéreos que terminan cuando uno de los individuos abandona el sitio.

El presente trabajo consistió en evaluar posibles determinantes de la resolución de las contiendas, como la residencia, la pigmentación, el tamaño y la forma alar de los individuos participantes. La forma y el tamaño alar fueron estimados a través de técnicas de morfometría geométrica con lo cual se pudieron estudiar las relaciones alométricas en los machos. Con los predictores de residencia, forma y tamaño alar e interacciones de segundo grado realicé regresiones logísticas que tuvieron un individuo focal y una variable de respuesta binaria (ganó-perdió) que me permitió entender como la forma y el tamaño de centroide inciden en la resolución de peleas.

En los resultados demuestro que los individuos modificados en su melanización alar presentan menos peleas que los individuos controles. Asimismo, encuentro que individuos de diferentes tamaños presentan distintas formas alares. Además, a diferencia de estudios previos en los cuales se ha evaluado solo el tamaño como indicador de ganar peleas, demuestro que existe una relación significativa entre la interacción del tamaño alar y la forma en las alas posteriores con la probabilidad de ganar una contienda territorial. Evaluando los valores predichos de la forma y tamaño entre contendientes demuestro que individuos que presentan determinadas formas y tamaños alares son exitosos, por ejemplo alas más alargadas y anchas hacen a los individuos más ágiles durante el vuelo. Finalmente, el presente trabajo pone en relevancia las variables predictoras determinantes en la resolución de conflictos aéreos que han sido poco estudiados o ignorados, en este caso la evaluación de la forma alar que podría ser considerada en trabajos subsecuentes.

Introducción

Una contienda o pelea animal puede definirse como una interacción conductual directa o indirecta que determina la propiedad de una unidad de recursos indivisible (Briffa y Hardy, 2013). Los animales luchan cuando la capacidad de acceder a estos recursos es una limitante importante en su adecuación. La adecuación de estos animales depende de las disputa de recursos limitantes como el acceso a parejas reproductivas, sitios de oviposición, territorio, la comida o sitios de refugio (Briffa y Hardy, 2013).

El comportamiento agresivo está muy extendido entre los taxones animales y ha evolucionado en múltiples linajes de manera independiente. Por ejemplo, los machos de peces de la familia Blennidae luchan por el territorio asociado al sitio de oviposición de las hembras, los cangrejos de costa *Carsinus maenas* pelean por las hembras que recién terminan de mudar debido a que solo son receptivas sexualmente durante un periodo breve después de la muda (Briffa y Hardy, 2013). Las peleas por el acceso reproductivo a parejas han generado caracteres sexuales secundarios llamados armas, usados en las contiendas animales. Por ejemplo, los machos de ciervo rojo poseen grandes astas que utilizan para establecer jerarquías o resolver conflictos por recursos de apareamiento, o los cuernos exagerados de los escarabajos rinocerontes macho *Trypoxylus*

dichotomus se utilizan en contiendas por recursos y acceso a cópulas (Warren *et al.*, 2013).

Los caracteres fenotípicos involucrados en las contiendas animales son conocidos como armas y son parte de los caracteres sexuales secundarios que incrementan el éxito reproductivo de los individuos a través de la selección sexual. Así, Carlos Darwin (1871) planteó que las armas y ornamentos son caracteres sexuales secundarios que han evolucionado como resultado de la competencia entre individuos del mismo sexo por el acceso a parejas reproductivas (selección intrasexual) y/o la elección de parejas sexuales (selección intersexual) (Andersson y Simmons, 2006). La variación en la capacidad de competir y/o elegir pareja de los individuos de una población otorga un éxito reproductivo diferencial, lo que se conoce como selección sexual (Andersson, 1994; Kokko *et al.*, 2006).

Los caracteres sexuales secundarios extravagantes como las astas, cuernos o mandíbulas pueden traer consigo costos energéticos, fisiológicos o de longevidad, o bien, al aumentar su conspicuidad puede tornar a los individuos vulnerables a la depredación y ocasionar una menor capacidad para atrapar presas potenciales. Por lo tanto, un mismo carácter puede estar favorecido por selección sexual al aumentar el éxito reproductivo de un individuo y a su vez puede ser penalizado por selección natural al disminuir su longevidad (Berglund *et al.*, 1996).

Estos rasgos exagerados frecuentemente varían en su expresión entre los individuos de las poblaciones, muchas veces debido a la condición fisiológica y reservas energéticas que los machos posean (Warren *et al.*, 2013). En múltiples sistemas animales se ha demostrado que los individuos que son sometidos a manipulaciones experimentales de estrés ambiental como limitación en la provisión de comida o retos inmunológicos con infecciones experimentales suelen presentar caracteres sexuales secundarios menos desarrollados o ausentes (Álvarez *et al.*, 2013). Por lo tanto estos rasgos son indicadores honestos de la condición (Warren *et al.*, 2013).

Sin embargo, los caracteres sexuales secundarios, pueden estar involucrados tanto en el combate entre machos como en la elección femenina (Berglund *et al.*, 1996). Por ejemplo, las moscas de la familia Diopsidae presentan ojos pedunculados que sirven como ornamentos y también como armas (Hingle *et al.*, 2001). Las armas en los machos así como sus variaciones morfológicas han sido estudiadas en la mayoría de varios órdenes de insectos, tales como coleópteros, ortópteros, hemípteros, himenópteros y dípteros, mostrando de manera consistente la existencia de patrones hiperalométricos (Berglund *et al.*, 1996; Emlen, 1997) que modulan la probabilidad de ganar una pelea entre dos contendientes. Por ejemplo, en la especie de coleóptero *Onthophagus*

acuminatus, en la cual existe dimorfismo intrasexual, los machos territoriales poseen un par de cuernos frontales empleados en el combate (Emlen, 1997).

En muchas ocasiones, las armas u ornamentos suelen funcionar como señales que le permiten al individuo evaluar el potencial de retención del recurso (*Resource holding power*: RHP) de otros machos antes de iniciar un combate directo con un rival más fuerte. En estos casos, es más probable que los combates sean más prolongados si los rivales poseen un RHP similar y tienen una probabilidad semejante de ganar la contienda (Emlen, 2008). Por lo tanto, el macho con un rasgo relativamente mayor suele ganar una pelea con rivales más pequeños y la duración de la pelea es menor (Judge y Bonanno, 2008).

Sin embargo, no todos los combates animales involucran contacto físico o un daño directo, por ejemplo, en especies que compiten a través de peleas aéreas como odonatos, mariposas, dípteros y avispas el potencial de retención del recurso (RHP) suele actuar como indicador de la habilidad masculina. En estos organismos los rasgos que tradicionalmente han sido empleados para estimar el RHP son principalmente el tamaño, la masa corporal, la edad, el color, el tamaño del ornamento y el rendimiento de vuelo (Guillermo-Ferreira *et al.*, 2015; Cardoso-Peixoto y Benson, 2011). Las peleas pueden ser asimétricas con respecto a los costos y beneficios que experimentan los participantes involucrados, los cuales pueden mostrar diferencias tanto en reservas de energía como en RHP. Así los

costos y beneficios diferenciales que experimentan los contendientes incidirán en la intensidad, duración y resultado de una pelea (Córdoba-Aguilar, 2008; Briffa y Hardy, 2013; Kokko, 2013).

En los odonatos, los patrones de apareamiento masculino se caracterizan desde la búsqueda activa de pareja hasta la defensa de territorio a largo plazo de los sitios de oviposición o bien sitios frecuentados por las hembras (Córdoba-Aguilar, 2008). La conducta territorial es común en los machos de especies de los órdenes Zygoptera y Anisoptera. En estos clados los machos suelen competir en peleas aéreas intra e interespecíficas en las cuales el contacto físico ocurre muy ocasionalmente. Este contacto a menudo parece más una colisión accidental que un contacto físico intencional (Suhonen *et al.*, 2008). El comportamiento agresivo en odonatos pueden ser clasificado en 5 tipos de interacciones: a) vuelo circular: el macho territorial detecta un intruso y vuela hacia él, ambos machos se persiguen en vuelos circulares hasta que el intruso se va y el macho territorial vuelve a su percha; b) persecución: el macho territorial vuela hacia un macho intruso mientras este se aleja varios metros hasta que regresa hacia atrás y persigue al territorial; c) vuelos frontales o zigzag: el macho territorial se enfrenta a un intruso que vuela de ida y vuelta, cara a cara, y arriba y abajo; d) perseguir y escapar: una vez que el macho territorial detecto un intruso, el primero vuela directamente hacia este último. El intruso no vuela de regreso contra el territorial, simplemente se aleja perseguido por el macho territorial por varios metros hasta que el último regresa a su percha original y e) comportamientos múltiples: el

macho territorial puede realizar más de uno de los comportamientos antes mencionados (Munguía-Steyer *et al.*, 2016).

En los odonatos, gran parte de la variación en el comportamiento territorial de los machos parece ser causada por limitaciones energéticas, por ejemplo, las reservas de grasa muscular, ya que estas influyen en su capacidad de lucha o en el potencial de retención de recurso (Suhonen *et al.*, 2008). En estas peleas los machos compiten por territorios en guerras de desgaste (Wars of attrition) que generalmente involucran exhibiciones aéreas prolongadas que terminan cuando uno de los involucrados consume sus reservas energéticas ya que los individuos tendrán diferentes umbrales de reservas fisiológicas y serán más o menos costosas dependiendo de su eficacia de vuelo (Guillermo-Ferreira *et al.*, 2015).

Un aspecto poco explorado en el contexto de las interacciones agonísticas aéreas en los odonatos es como la morfometría alar incide en la agilidad y maniobrabilidad de los contendientes. La agilidad es la capacidad con la cual un individuo puede modificar su velocidad mientras que la maniobrabilidad se refiere a la capacidad de alterar la dirección de la ruta de vuelo mientras se avanza a una velocidad fija (Wootton y Newman, 2008; Reyes, 2014). Estas cualidades son ejecutadas gracias a que los odonatos pueden mover cada una de sus cuatro alas independientemente, además de batir sus alas también son capaces de girarlas sobre su propio eje y pueden volar alternando los dos pares de alas (Abbott,

2010). Así, se sabe por estudios realizados con morfometría tradicional que alas anchas tienen un mejor rendimiento de deslizamiento (Wootton, 1991, Johansson *et al.*, 2009). Además, las alas relativamente grandes reducirán la carga alar que se refiere al peso soportado por unidad de área de las alas (Wootton y Newman, 2008). Una aproximación más eficiente al estudio de la forma alar es a través de la morfometría geométrica, disciplina que estudia la forma y tamaño de los individuos a través de la configuración de coordenadas geométricas de los caracteres morfológicos estudiados. Bajo la perspectiva de la morfometría geométrica se puede definir la forma como aquella información ajena a la rotación, traslación y reescalamiento del conjunto de coordenadas geométricas digitalizadas (Zeldich *et al.*, 2004). La morfometría geométrica permite separar forma y tamaño alar de manera inequívoca, cosa que los métodos de morfometría tradicional son incapaces de realizar a través de las medidas de longitud, profundidad y anchura (Zeldich *et al.*, 2004; Adams y Otarola-Castillo, 2013).

Las especies del suborden Zygoptera, conocidas coloquialmente como caballitos del diablo, se caracterizan por mantener las alas unidas cuando están en posición de percha. Los dos pares de alas están unidos al tórax, el primer par de alas más cercano a la cabeza son las alas anteriores y el par detrás de estas son las posteriores. Estas alas presentan numerosas venas alares que forman celdas. La vena más anterior en cada ala es llamada costa (Figura 1). El pterostigma es un área coloreada en la punta del ala a lo largo del margen costal y se piensa que estabiliza el ala durante el vuelo (Abbott, 2010).

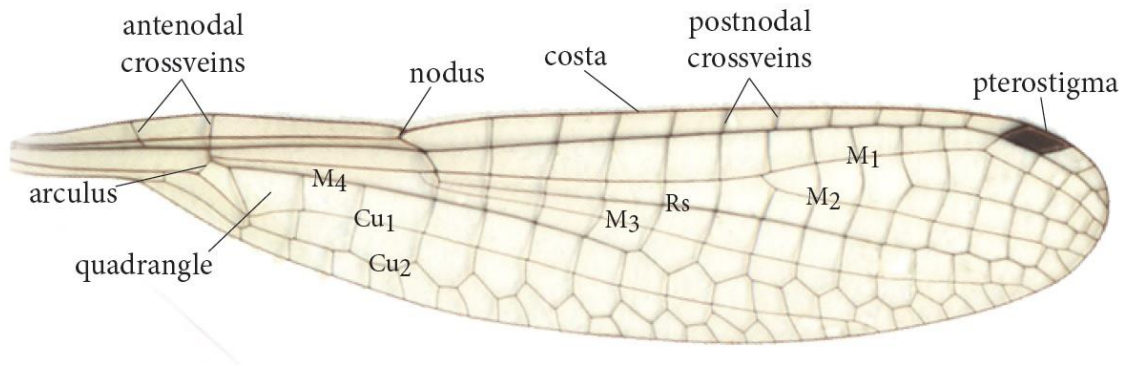


Figura 1. Morfología y venación general del ala de un odonato (Abbott, 2010).

Las alas son frecuentemente usadas en despliegues sexuales, debido a que pueden mostrar rasgos sexuales secundarios, los cuales son importantes en la elección de pareja y reconocimiento entre especies. Un ejemplo de dichos caracteres sexuales secundarios es la pigmentación alar. En las especies de calopterígidios se encuentran pigmentaciones alares en varios colores, una de ellas es la pigmentación negra que se basa en la melanina, la cual es costosa de producir y es usada como precursor en el sistema inmunológico en el encapsulamiento de agentes infecciosos (Rantala *et al.*, 2000). El grado de melanización ha mostrado ser un indicador de RHP en las contiendas animales entre los machos de esta familia así como un rasgo sujeto a elección femenina (Siva-Jothy, 1999; Outomuro *et al.*, 2013), mientras que las tonalidades amarillas naranjas y rojas están determinadas principalmente por pigmentos llamados omocromos (Futahashi, 2016).

En diversas especies de la familia Calopterygidae las hembras visitan los arroyos y cuerpos de agua únicamente durante el apareamiento y la oviposición. Durante estas visitas las hembras no reciben recursos por parte de los machos con los que se aparearon (Córdoba-Aguilar, *et al.*, 2009). Un territorio defendido por un macho es esencialmente espacio aéreo dentro del cual el macho residente tiene un mayor acceso reproductivo a las hembras que pasan.

El establecimiento de estos territorios está relacionado con la luz solar y la termorregulación de los machos pues hay evidencia que sugiere que los odonatos requieren cierta temperatura para llevar a cabo actividades incluyendo apareamiento, oviposición y vuelo, alcanzando el pico de su actividad durante las temperaturas más altas del día (Anderson y Grether, 2010; Córdoba-Aguilar *et al.*, 2009).

Los machos de las libélulas pertenecientes a la familia Calopterygidae han mostrado ser un sistema de estudio para evaluar cómo la forma del ala, tamaño del ala y su ornamentación inciden en las conductas sexuales y agonísticas (Outomuro *et al.*, 2013). Estudios recientes en especies de esta familia como *Mnais costalis*, *Calopteryx xanthostoma* y *Hetaerina americana* sugieren fuertemente que la pigmentación de las alas es seleccionada sexualmente (Córdoba-Aguilar, 2002). El macho de la especie *Calopteryx virgo* vigila desde su percha soleada, realizando rituales en los cuales muestran a sus competidores su potencial físico a través de señales como la coloración de sus alas o vuelos llamativos, atacando únicamente cuando advierten la entrada de algún macho en

su territorio (Sánchez *et al*, 2009). Se ha registrado que las peleas pueden reducirse por el reconocimiento intra y/o interespecífico del competidor basado en la coloración del ala (Anderson y Grether, 2011).

Los machos del género *Hetaerina* se caracterizan por su pigmentación alar que consiste en una mancha roja en la base de las alas. Estudios realizados en las especies *H. americana* y *H. vulnerata* han demostrado que esta pigmentación alar está asociada con la capacidad de adquirir y defender territorios. Así los machos con mayor área pigmentada o intensidad de la mancha permanecen más días en el territorio, por lo que su éxito reproductivo aumenta (Córdoba-Aguilar y Cordero-Rivera, 2005).

A diferencia de las otras especies del género, los machos de *H. titia* presentan además de la mancha roja, una pigmentación negra en sus alas producto de la melanización. Los machos muestran una extensa variación en dicha pigmentación, las alas posteriores van desde el negro solo en la base del ala (el resto es transparente) hasta completamente negro (Figura 2), y existe una diferencia geográfica y estacional en el grado de esta variación (Anderson y Grether, 2010; Drury *et al.*, 2015; Castaños *et al.*, 2017).

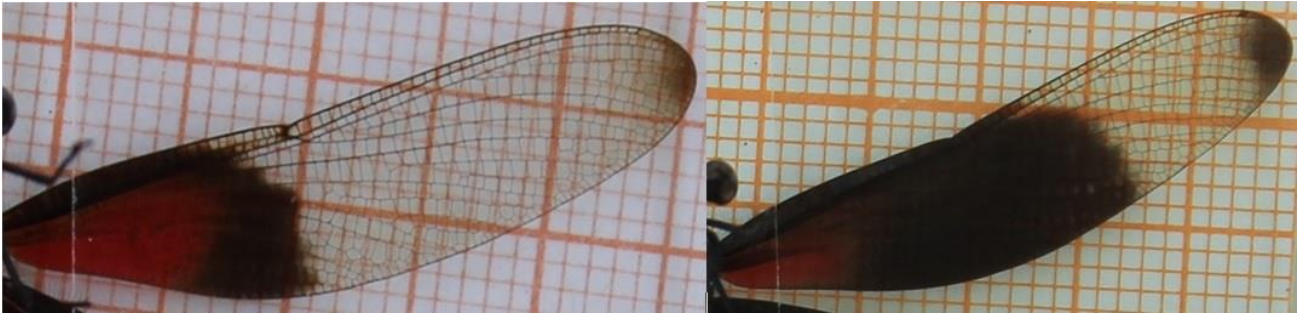


Figura 2. Variación de la pigmentación alar en machos de *Hetaerina titia*.

La variación estacional de esta especie se observa en los machos que emergen en primavera los cuales tienen poca o ninguna coloración negra en sus alas, mientras que aquellos que emergen en verano se encuentran muy melanizados. El aumento estacional en la coloración negra alar en *H. titia* reduce las peleas interespecíficas asimismo la agresión es reducida al manipular experimentalmente la coloración negra en otras especies del género (Grether *et al.* 2015). Sin embargo, para odonatos son raros los trabajos que vinculen las relaciones agonísticas intraespecíficas que ocurren a largo plazo y que vinculen además del tamaño corporal, reservas energéticas y pigmentación a la forma alar, y menos aún que utilicen morfometría geométrica para analizar la variación de la forma y tamaño alar en machos que participan en contiendas por territorios.

En algunos casos la residencia, es decir, el momento en que un individuo es propietario de un territorio puede afectar resolución de la lucha por dicho espacio. Por ejemplo, en contiendas entre machos de la mariposa moteada *Pararge aegeria* donde se alternaban los roles de propietario e intruso, el residente siempre ganaba, además las peleas solo escalaban cuando ambos individuos

asumían el rol de residente (Davies, 1978).

Durante el presente estudio registramos la morfometría alar y la conducta agonística de machos de *H. titia* en condiciones naturales diariamente por un total de dos meses en un periodo de dos años y analizamos la relación entre la variabilidad de la forma y tamaño alar de los machos involucrados en peleas. Asimismo, determinamos el papel de la melanización alar en la frecuencia y probabilidad de ganar una pelea ya que tradicionalmente se considera este rasgo como una señal de condición (Contreras-Garduño *et al.*, 2006). Adicionalmente, determinamos el efecto de la residencia, las diferencias de tamaño y forma alar de los contendientes en la probabilidad de ganar o no una pelea y la duración de la misma.

Objetivo General

Estudiar las interacciones agonísticas en los machos de *H. titia* y determinar las variables predictoras relevantes en la resolución de dichas contiendas animales.

Objetivos particulares

- Caracterizar la forma alar de machos de *H. titia* involucrados en interacciones agonísticas por territorio mediante el uso de la morfometría geométrica.
- Estimar relaciones alométricas entre el tamaño y la variación de la forma de las alas anteriores y posteriores de años diferentes.
- Analizar si existe una relación entre la residencia, la variación del tamaño y la forma alar y la probabilidad de ganar o no una pelea.
- Determinar si existen diferencias en la frecuencia, duración y resultado de los combates en función de la pigmentación alar manipulada experimentalmente.

Hipótesis

1. La forma alar diferirá de acuerdo al tamaño de las alas de los machos.
2. La residencia, forma y el tamaño alar de los machos contendientes incidirá en la duración y probabilidad de ganar una pelea.
3. La manipulación experimental del área melanizada alar modificará la frecuencia y la probabilidad de ganar una pelea.

Material y métodos

- **Sitio de muestreo**

El estudio se llevó a cabo en los periodos del 27 de Junio al 25 de Julio del 2015 y del 6 de Julio al 4 de Agosto del 2016, en las márgenes del río de La Palma (18° 33' N, 95° 03' W), a 5 km de la estación de Biología Tropical de los Tuxtlas, Veracruz, México. Durante 2015 las sesiones de captura, marcaje, y registro de peleas de los organismos las realizamos tres personas diariamente durante 28 días. Las sesiones correspondientes al periodo de 2016 las llevamos a cabo 4 personas diariamente durante 29 días. En ambos años se realizaron estas actividades en un horario de 10:00 a 15:00 horas, el cual fue establecido debido a que estos organismos son ectotermos y presentan mayor actividad cuando la temperatura es elevada. Alrededor del río La Palma se observa vegetación fragmentada de selva alta perennifolia y pastizales inducidos. En esta región la temperatura promedio oscila entre los 24.1°C y 27.2°C en temporada de lluvias la cual abarca de Junio a Febrero y presenta una precipitación anual de 1272 a 4201 mm en promedio (Gutiérrez-García y Ricker, 2011).

- **Marcaje**

Con el fin de identificar individualmente a los machos involucrados en las peleas marcamos un total de 604 individuos en los dos años que fueron capturados usando redes entomológicas. Para este estudio fueron considerados únicamente adultos jóvenes y sexualmente maduros, estos se diferencian por tener las alas flexibles con un color brillante y rigidez en el cuerpo (Plaistow y Siva-Jothy, 1996). Aquellos organismos con alas rotas o algún tipo de lesión no fueron considerados en el estudio porque impediría determinar adecuadamente la forma alar mediante morfometría geométrica y su desempeño en las contiendas animales.

Todos los individuos capturados fueron colocados sobre una caja Petri y se inmovilizaron colocando un par de placas de cristal sobre sus alas. Después se fotografiaron con una cámara (Rebel T3i, Canon) montada en un tripié, tomando la imagen con la cámara orientada de manera perpendicular para evitar sesgos en los análisis morfométricos (Figura 3). Estas imágenes fueron utilizadas en el laboratorio para realizar las mediciones morfométricas requeridas para los análisis alométricos y de probabilidad de ganar peleas.

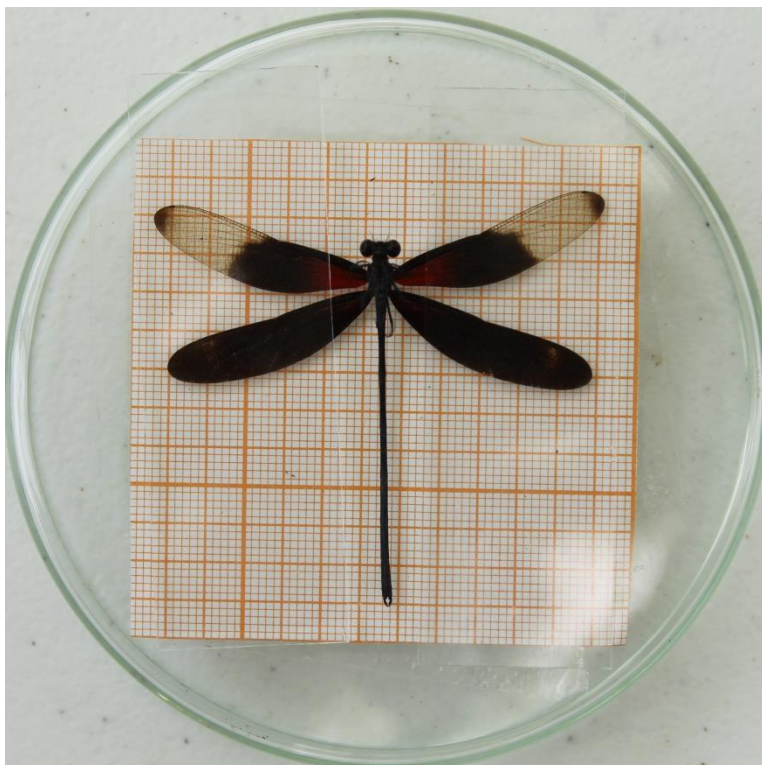


Figura 3. Macho de *H. titia* montado para el registro fotográfico.

Inmediatamente después de ser fotografiado, marcamos a cada organismo capturado, colocando cuidadosamente un código de pintura de diferentes colores único para cada individuo en la parte dorsal del abdomen con plumones de diferentes colores (DecoColor, Fine Line, Marvy Uchida of America Corp, Torrance CA) colocando las marcas en los segmentos del 4 al 7 contados a partir de la parte posterior a la anterior. Estos marcadores han sido utilizados y recomendados de manera frecuente para el marcaje de libélulas de la familia Calopterygidae sin que haya reportes de algún efecto perjudicial hacia los individuos (Anderson *et al.*, 2011). Cada color indicaba un número los cuales correspondían al siguiente código: Blanco=1, Naranja=2, Guinda=3, Verde=4, Amarillo=5 Azul=6. Posteriormente procedimos a manipular experimentalmente el área pigmentada

del ala de los individuos. Dicha manipulación consistió en un factor con tres niveles, Control negativo: no hubo ningún tipo de manipulación en el área pigmentada, Control Positivo: hubo manipulación con un plumón transparente (Prismacolor, Premier PM-121) hasta el nodus del ala, y Experimental: hubo manipulación con un plumón negro (Prismacolor, Premier PM-98) aumentando artificialmente el área pigmentada del organismo. A diferencia de otras especies, *H. titia* presenta un grado de pigmentación alar muy variable, por lo que resulta imposible fijar un porcentaje definido de área manipulada en todos los individuos (Castaños *et al.*, 2017). La asignación de los individuos a cualquiera de los tres grupos fue realizada de manera aleatoria. Ambos plumones utilizados para marcar las alas, han sido utilizados en estudios previos con esta especie (Drury y Grether, 2015; Grether *et al.*, 2015) y el plumón transparente con *H. americana* (Barceló-Atilano, 2013).

- **Observación y registro de conducta agonística**

Realizamos recorridos diarios en un segmento de 320 metros del río para registrar únicamente las interacciones entre individuos marcados, anotando el código de cada individuo, así como la duración de la pelea, y las condiciones del tiempo en el momento de encuentro. Todos los observadores ubicamos individuos territoriales focales. Estos individuos se encontraban asentados en un territorio, y esperábamos a que sucediera una interacción agonística, esto por el hecho de que resulta más complicado identificar individualmente de manera simultánea a los

dos individuos mientras se encuentran peleando. Todas las peleas registradas cuentan con la identificación individual de ambos participantes. Las peleas observadas en estos machos son exhibiciones aéreas en donde el contacto físico es poco frecuente (Suhonen *et al.*, 2008). Asimismo, se registró el grupo experimental al que pertenecían los individuos observados en las peleas y la duración de las mismas. En todas las observaciones se utilizaron binoculares Nikon Prostaff 7s 8x30 para registrar la identidad de cada individuo durante el vuelo.

- **Análisis morfométrico**

1. Selección y digitalización de marcas anatómicas

Con las imágenes de los individuos involucrados en las interacciones registradas de ambos años, realizamos un análisis de morfometría geométrica para evaluar la forma y tamaño del ala derecha anterior y posterior de los individuos que participaron en las peleas. Utilizamos el programa TpsDig versión 2.04 (Rohlf, 2005) para ubicar marcas anatómicas homólogas y repetibles en las alas de todos los individuos también llamadas landmarks, que nos permiten describir adecuadamente la forma y el tamaño alar. A partir de estas marcas anatómicas generamos proyecciones radiales mediante el software MakeFan versión 8 con las cuales pudimos ubicar semimarcas, llamadas así porque se encuentran a lo largo de una curva o bien no es posible establecer un criterio de homología para definir su posición (Zelditch *et al.*, 2004). En nuestro caso la pigmentación del ala impedía visualizar algunas venas en las alas anteriores mientras que las posteriores se

encontraban completamente melanizadas, lo que evitaba identificar la mayoría de la venación.

En las alas anteriores fueron digitalizadas quince posiciones de las cuales nueve son marcas anatómicas y seis son semimarcas, mientras que en las alas posteriores se ubicaron cuatro marcas anatómicas y nueve semimarcas (Figuras 4 y 5). Para medir el área alar melanizada natural y aumentada artificialmente, además del área roja utilizamos el programa ImageJ, versión 1.47v (NIH, Bethesda, Maryland) (Abràmoff *et al.*, 2004).

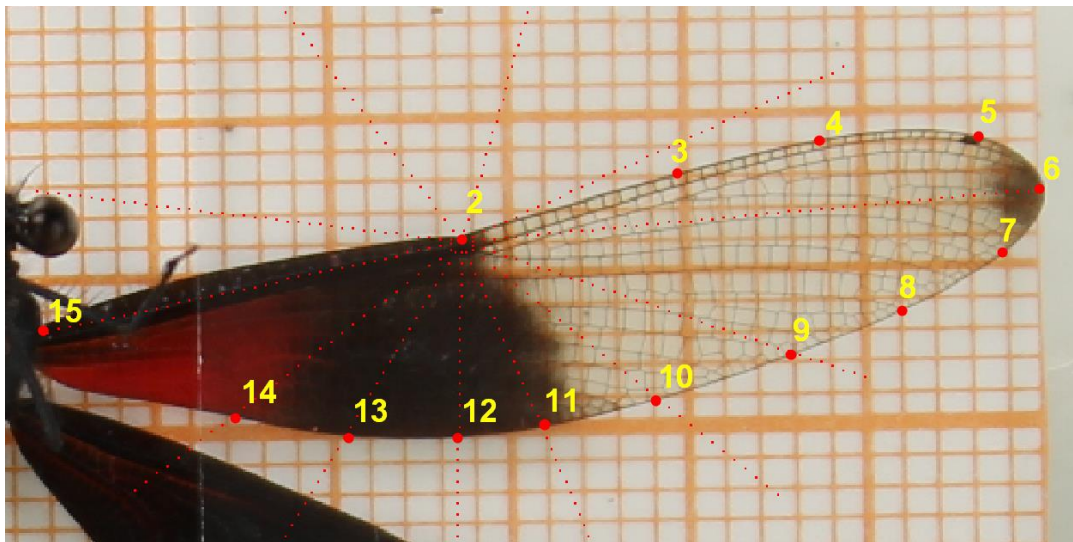


Figura 4. Ubicación de las marcas y semimarcas anatómicas en el ala anterior derecha.

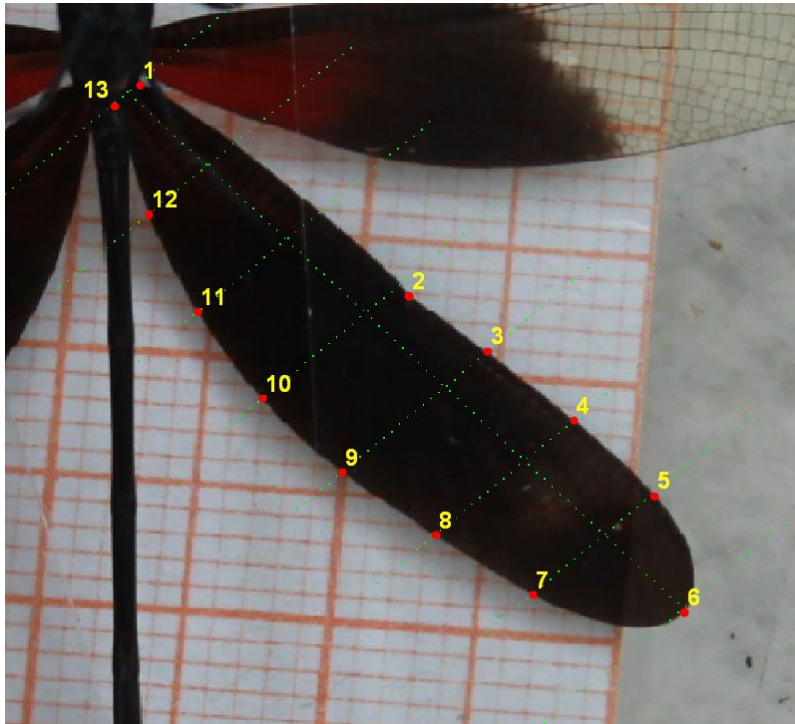


Figura 5. Ubicación de las marcas y semimarcas anatómicas en el ala posterior derecha.

2. Obtención de coordenadas Procrustes

A partir de las coordenadas geométricas provenientes de las digitalizaciones anteriormente descritas realizamos un análisis de Procrustes. Los análisis de Procrustes consisten en obtener la forma y tamaño de los individuos a partir de la rotación, reescalamiento y traslación de la configuración geométrica de cada individuo usando un criterio de mínimos cuadrados hasta que las coordenadas correspondientes se alinean lo más cerca posible (Adams y Otarola-Castillo, 2013), obteniendo así las coordenadas de Procrustes que describen los cambios en la forma a lo largo del ala con relación a la forma consenso de todos los machos y un conjunto de rejillas de deformación que muestran los cambios en la posición de cierto punto anatómico con respecto a otro. El análisis también permite

estimar el tamaño de centroide (TC), calculando el cuadrado de cada una de las distancias de las coordenadas, sumando todas las distancias al cuadrado y luego tomando la raíz cuadrada de la suma: $TC(x) = \sqrt{\sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^m (x_{ij} - c_j)^2}$ y es una medida de tamaño que es matemáticamente independiente de la forma (Zelditch *et al.*, 2004; Outomuro *et al.*, 2013).

Las coordenadas resultantes permiten calcular las variables de la forma o distancias Procrustes las cuales utilizamos para comparar las diferencias de la forma y tamaño alar a través de rejillas de deformación y la influencia que tienen en el resultado de una pelea.

- **Análisis de frecuencia de peleas con manipulación experimental**

Realizamos un modelo lineal generalizado de distribución binomial que consideró los individuos registrados en peleas y el número de individuos marcados en cada tratamiento para determinar si los individuos diferían en la probabilidad de encontrarlos peleando según el tipo de manipulación experimental en su área alar. De igual forma, calculamos los valores predichos de la probabilidad de encontrar peleando a individuos siendo residentes o invasores de cada tratamiento experimental a partir del modelo lineal generalizado de distribución binomial anteriormente descrito.

- **Análisis alométrico**

Con el fin de determinar si la forma alar de los individuos depende del tamaño que presentaban realizamos análisis alométricos en las alas anteriores y posteriores derechas en machos experimentales, controles negativos y positivos teniendo como variable predictora el tamaño del centroide (TC) y a las coordenadas de Procrustes como variables de respuesta, estos análisis se realizaron mediante la función `plot.procD.allometry` y el argumento `RegScore` el cual calcula puntajes de la forma a partir de la regresión de forma en el tamaño. Para un solo grupo, estos puntajes de forma son matemáticamente idénticos al componente alométrico común (CAC). La función `pot.procD.allometry` se encuentra en el paquete de R llamado `geomorph` versión 2.0 (Adams y Otarola-Castillo, 2013).

- **Análisis de contiendas animales: forma, tamaño y residencia**

Una vez obtenidas las coordenadas Procrustes realizamos sobre ellas un análisis de componentes principales (ACP), el cual es utilizado para examinar la variación de los datos y reducir la dimensionalidad de los mismos, una vez que se obtienen los componentes principales (CP), algunos de estos pueden ser utilizados como variables de la forma en análisis posteriores (Zeldich *et al.*, 2004), en nuestro caso, correspondientes a los dos primeros componentes principales debido a que incluyen el 76% de variación explicada. Así, realizamos un modelo lineal generalizado de distribución binomial sobre el resultado de las contiendas animales, teniendo como variable de respuesta binaria si el individuo focal ganó o

perdió la pelea. Los machos focales fueron elegidos de manera aleatoria entre los contendientes participantes (Briffa *et al.*, 2013). Las variables de respuesta consideradas fueron la residencia, la diferencia de tamaño (TC) y la diferencia en forma (CP1 y CP2) de los contendientes. En el modelo global (el más parametrizado) consideramos interacciones de segundo grado entre estas variables. Realizamos la selección de modelos a través del criterio de información de Akaike (AIC) y un análisis de devianza para poner a prueba la significancia de las variables contenidas en el modelo con mayor soporte (Johnson y Omland, 2004). A partir de este modelo calculamos las diferencias en forma y tamaño a través de las rejillas de deformación y las relacionamos con su probabilidad de ganar una pelea.

- **Duración de peleas**

Se realizó un análisis de la duración de las peleas registradas el segundo año con información de tiempo en segundos exactos de cada combate, y otro análisis con una categorización binaria para ambos años, donde 0 indica tiempo menor a un minuto y 1 mayor a un minuto. Lo anterior se realizó con la finalidad de encontrar una relación entre la duración de los combates y el tamaño y la forma del ala.

Resultados

Durante ambos años fueron capturados y marcados individualmente 604 machos de *Hetaerina titia*, 361 en el 2015 y 243 en 2016, asignando a estos machos los siguientes tratamientos: control negativo (c-) 200 individuos, control positivo (c+) 202 individuos y experimental con 202 organismos. Se registró un total de 269 peleas en los dos años, 119 en 2015 y 150 durante el 2016.

- **Frecuencia de peleas con manipulación experimental en la pigmentación alar**

Para determinar si los individuos diferían en la probabilidad de encontrarlos peleando según el tipo de manipulación experimental en el aérea melanizada, realizamos un modelo lineal generalizado de distribución binomial que consideró los individuos involucrados en peleas y el número de individuos marcados en cada tratamiento. Encontramos que los individuos del grupo experimental, a los que les aumentamos el área melanizada, eran encontrados con menor frecuencia en las peleas que los controles ya fuera en su papel de residentes o como invasores.

Calculamos los valores predichos de la probabilidad de encontrar peleando a individuos siendo residentes o invasores de cada tratamiento experimental mediante un modelo lineal generalizado de distribución binomial. La probabilidad

de ser residente en el grupo control negativo (c-) es mayor con un valor predicho de 0.250 (IC95% = 0.201-0.305) con respecto al grupo experimental (e) con valor de probabilidad de 0.056 (IC95% = 0.030-0.92) (Figura 6). De la misma manera la probabilidad de ser un macho invasor fue mayor en el grupo control negativo con un valor predicho de probabilidad de 0.264 (IC95% = 0.214-0.319) a diferencia que el grupo experimental con un valor de 0.110 IC al 95% (Figura 7).

Tabla 1. Anova de la frecuencia de individuos que participaron en peleas según su categoría.

	Grados de libertad	Grados de libertad residuales	Devianza	Devianza residual	P
Nulo	0	2		36.376	
Residente	2	0	36.376	0.000	< 0.001
Nulo	0	2		21.784	
Invasor	2	0	21.784	0.000	< 0.001

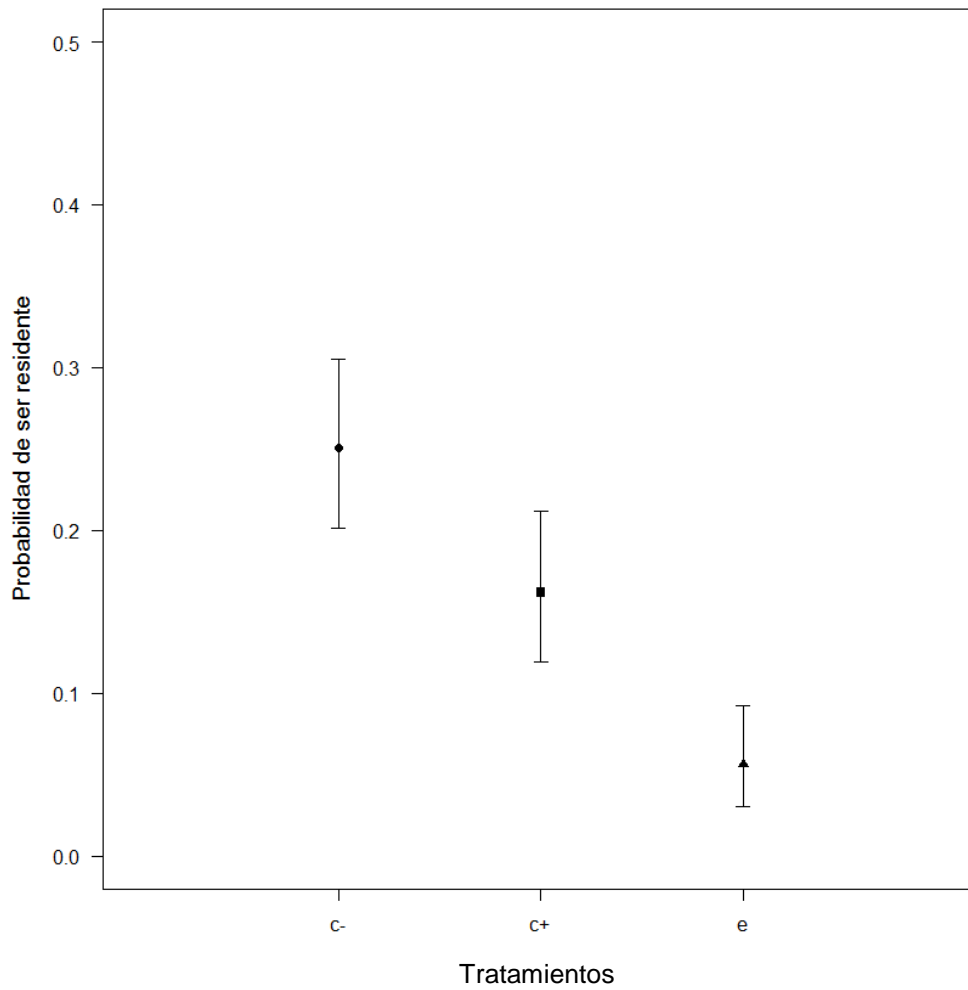


Figura 6. Probabilidad de encontrar a un individuo de cada tratamiento como residente del territorio durante una contienda. Los puntos representan los valores predichos de la forma, y las barras los intervalos de confianza al 95%.

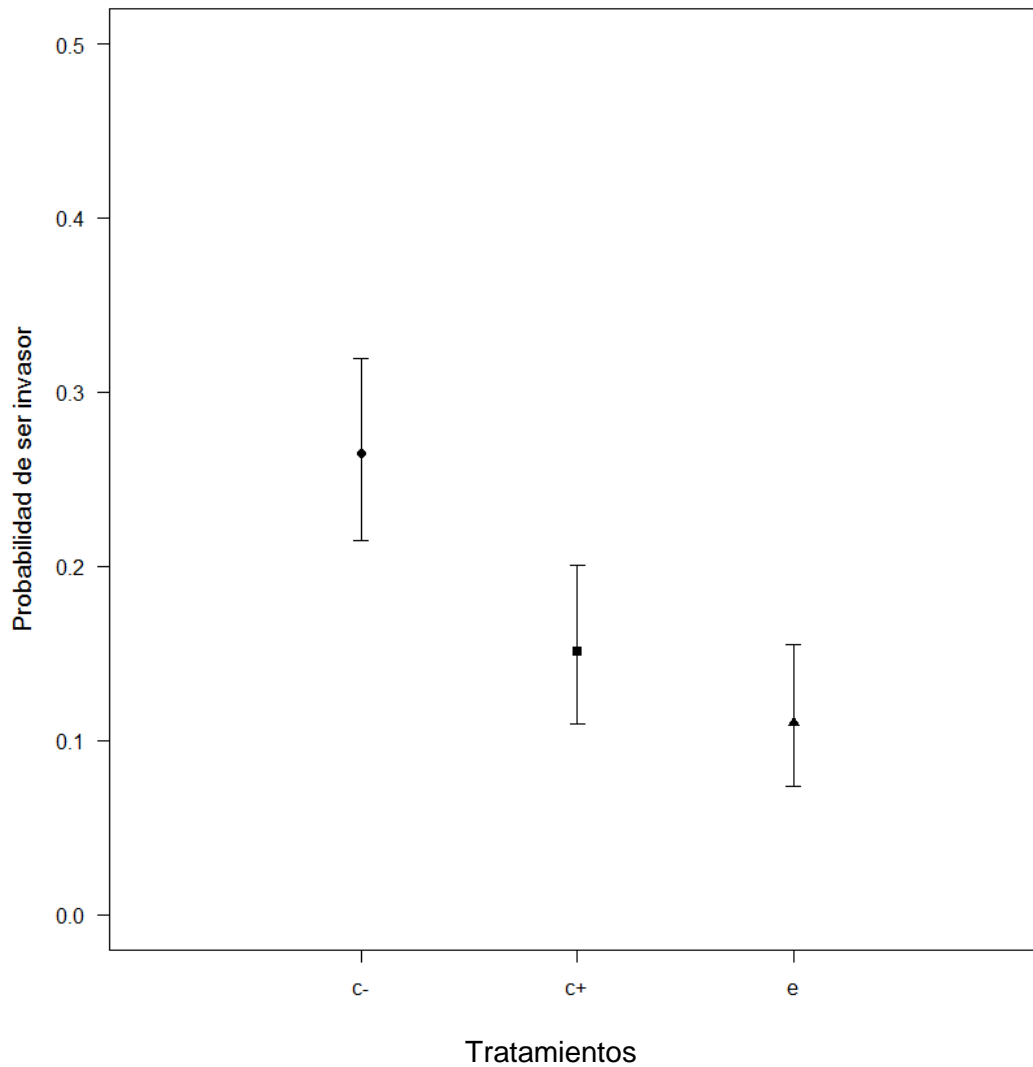


Figura 7. Probabilidad de encontrar a un individuo de cada tratamiento como invasor durante una contienda. Los valores predichos están representados por los puntos y las barras los intervalos de confianza al 95%.

- **Análisis morfométrico**

Una vez realizado el análisis de Procrustes en el cual se realizó la rotación, traslación y escalamiento de todas las imágenes con las coordenadas digitalizadas de ambos años obtuvimos las coordenadas de todos los individuos alrededor de la forma consenso para las alas anteriores (Figura 8) y posteriores (Figura 9). Posteriormente se realizó un análisis de componentes principales (ACP) el cual nos permitió simplificar el número de variables de la forma obtenidos previamente con el análisis de Procrustes, en nuestro caso los primeros dos componentes de la forma (CP1 y CP2) incluyen el 76% de la variación explicada de la forma (Tabla 2, Figura 10).

Tabla 2. Desviación estándar y proporción acumulativa de los primeros 5 componentes principales.

	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5
Desviación Estándar	0.0122	0.0084	0.0052	0.0039	0.0023
Proporción de la varianza	0.5192	0.2496	0.0968	0.0547	0.0191
Proporción de varianza acumulada	0.5192	0.7688	0.8657	0.9205	0.9396

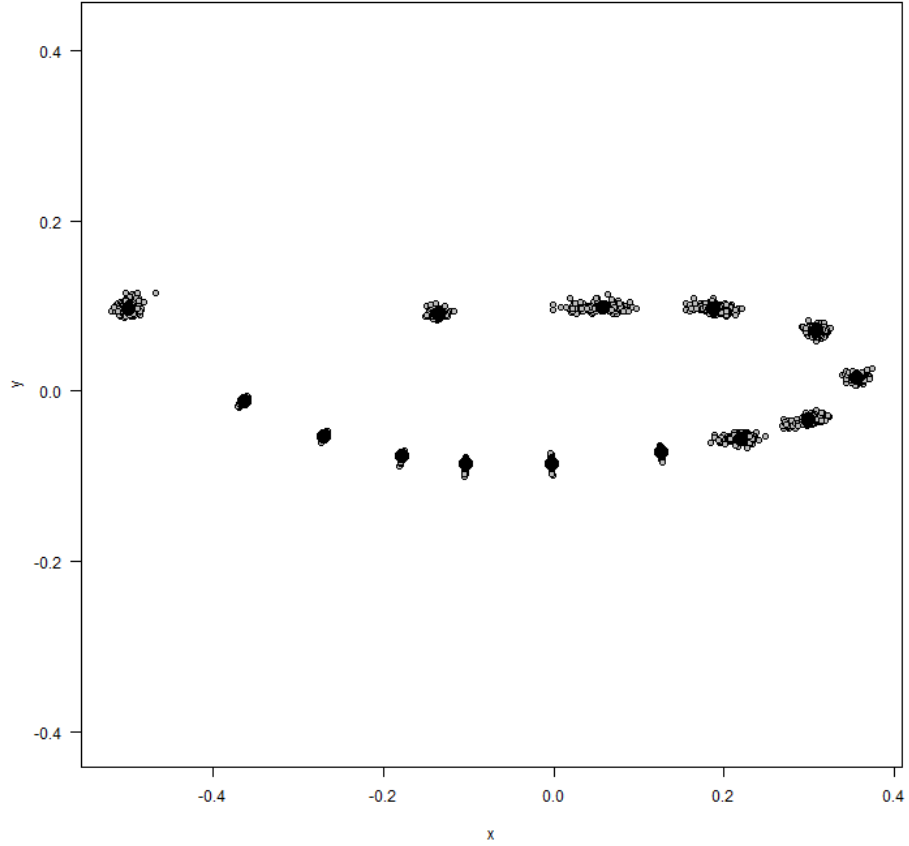


Figura 8. Forma consenso del ala anterior de ambos años. La forma consenso está representada por los puntos negros y las coordenadas de Procrustes de todos los individuos por los puntos grises.

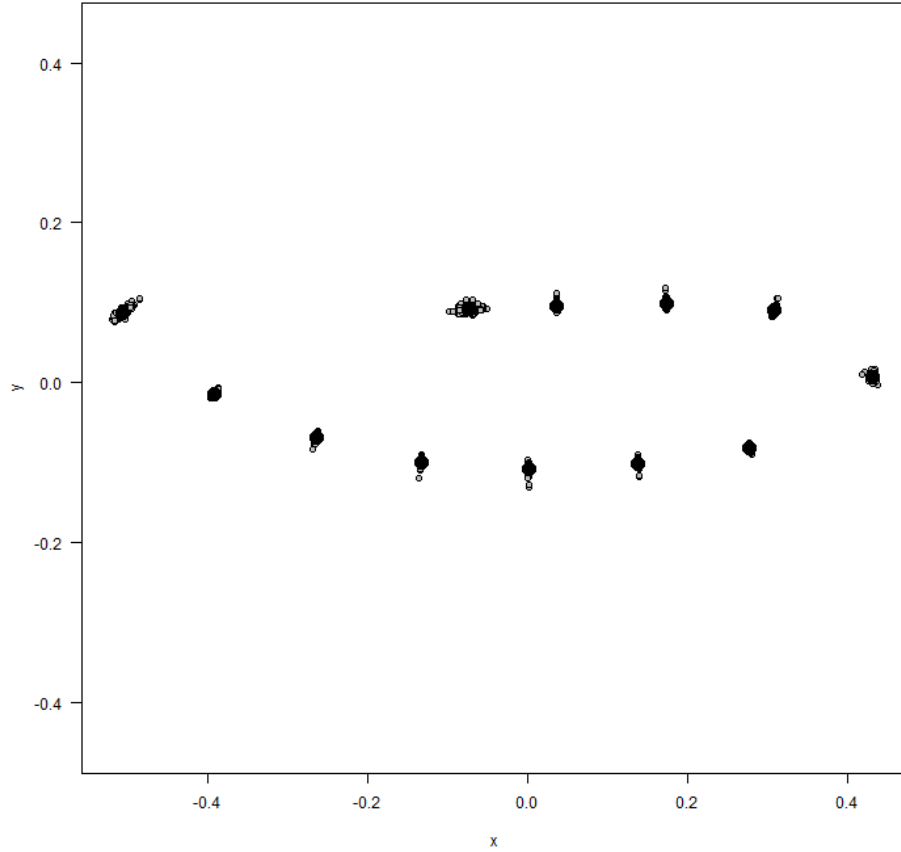
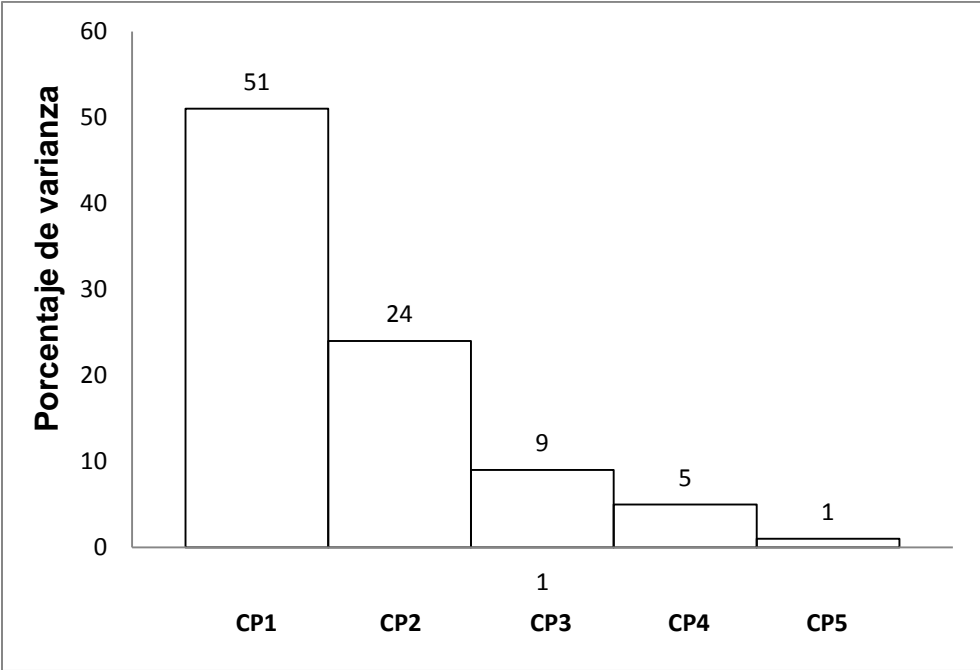


Figura 9. Forma consenso del ala posterior de ambos años. La forma consenso está representada por los puntos negros y las coordenadas de Procrustes de todos los individuos por los puntos grises.

Figura 10. Porcentaje de la varianza de los primeros 5 componentes principales.



- **Análisis alométrico**

Las regresiones alométricas muestran que los machos presentaron una variación en la forma alar de acuerdo a su tamaño tanto en 2015 como en 2016. Durante 2015 se registraron coeficientes alométricos significativos tanto en las alas anteriores, ($P = 0.046$, Figura 11) como en las posteriores, ($P = 0.004$, Figura 12) (Tabla 3), mientras que en 2016 también se registraron coeficientes alométricos significativos tanto en las alas anteriores, ($P = 0.001$, Figura 13) como en las posteriores, ($P = 0.001$, Figura 14) (Tabla 4).

Tabla 3. Resultados del análisis alométrico en las alas anteriores y posteriores de

2015

Ala	Variables predictoras	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Anterior	Tamaño (log)	1	0.0035	0.0035	2.5104	0.046
	Residuales	79	0.1112	0.0014		
Posterior	Tamaño (log)	1	0.0007	0.0007	4.1696	0.004
	Residuales	77	0.0129	0.0001		

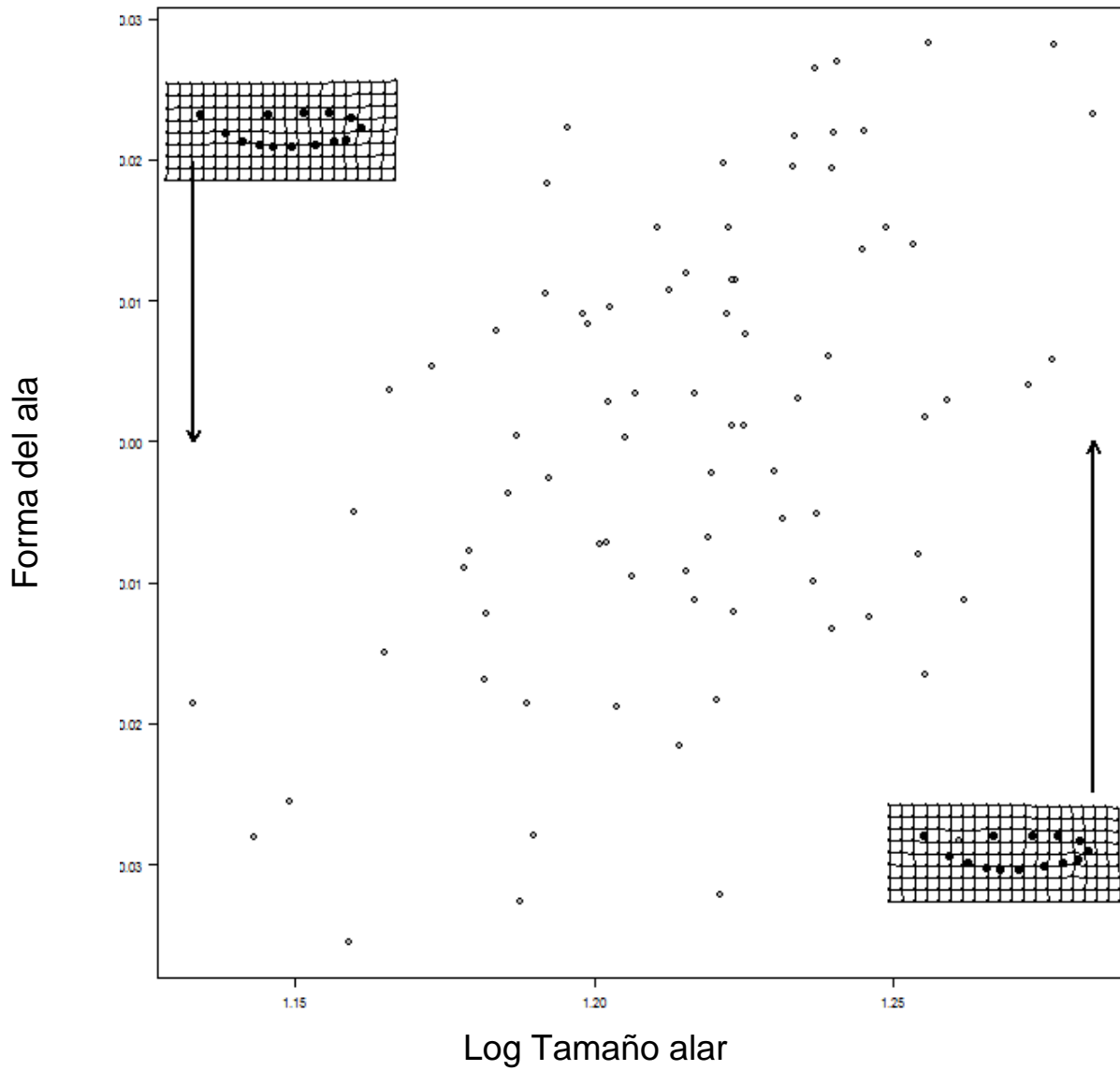


Figura 11. Relación alométrica del ala anterior en el año 2015 entre los CPs de la forma alar (eje de las y) y el tamaño del centroide (eje de las x).

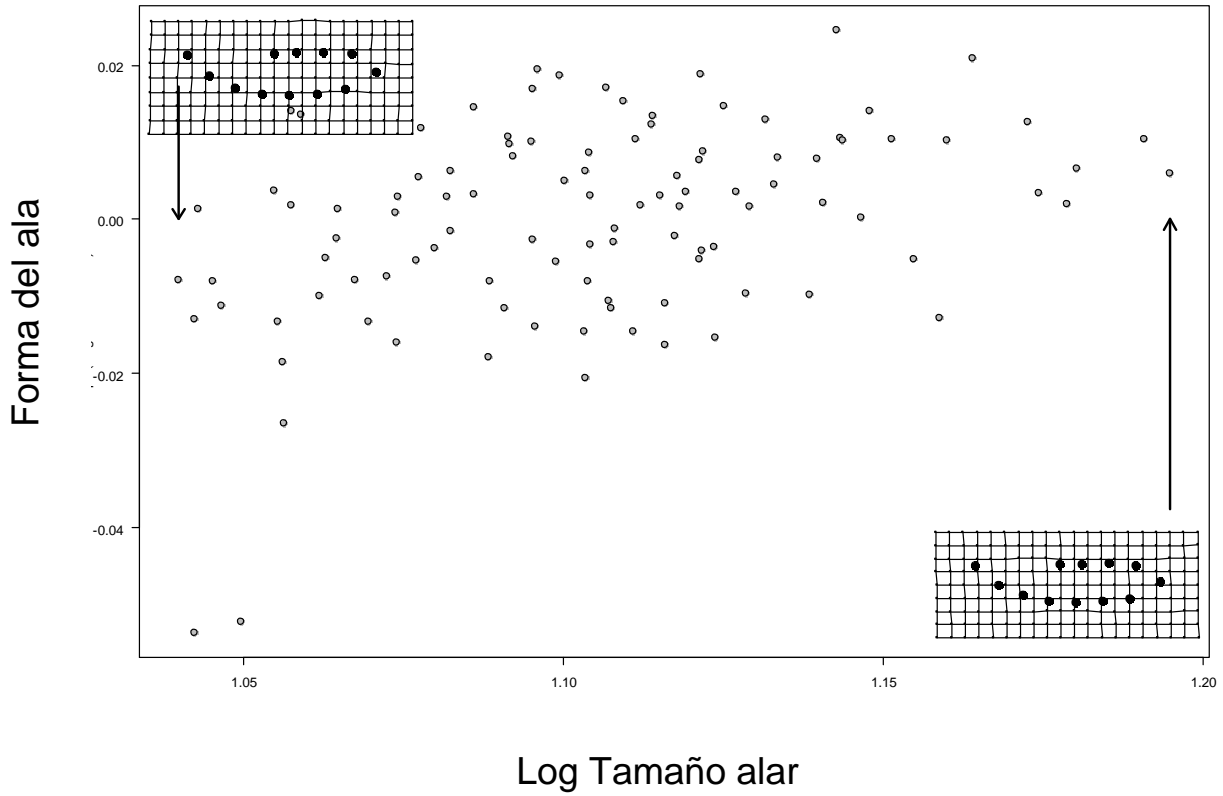


Figura 12. Relación alométrica de ala posterior en el año 2016 entre los CPs de la forma alar (eje de las y) y el tamaño del centroide (eje de las x).

Tabla 4. Resultados del análisis alométrico de las alas anteriores y posteriores de 2016

Alas	Variables predictoras	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	P
Anterior	Tamaño (log)	1	0.0063	0.0063	6.7951	0.001
	Residuales	99	0.0923	0.0009		
Posterior	Tamaño (log)	1	0.0027	0.0027	10.389	0.001
	Residuales	103	0.0271	0.0002		

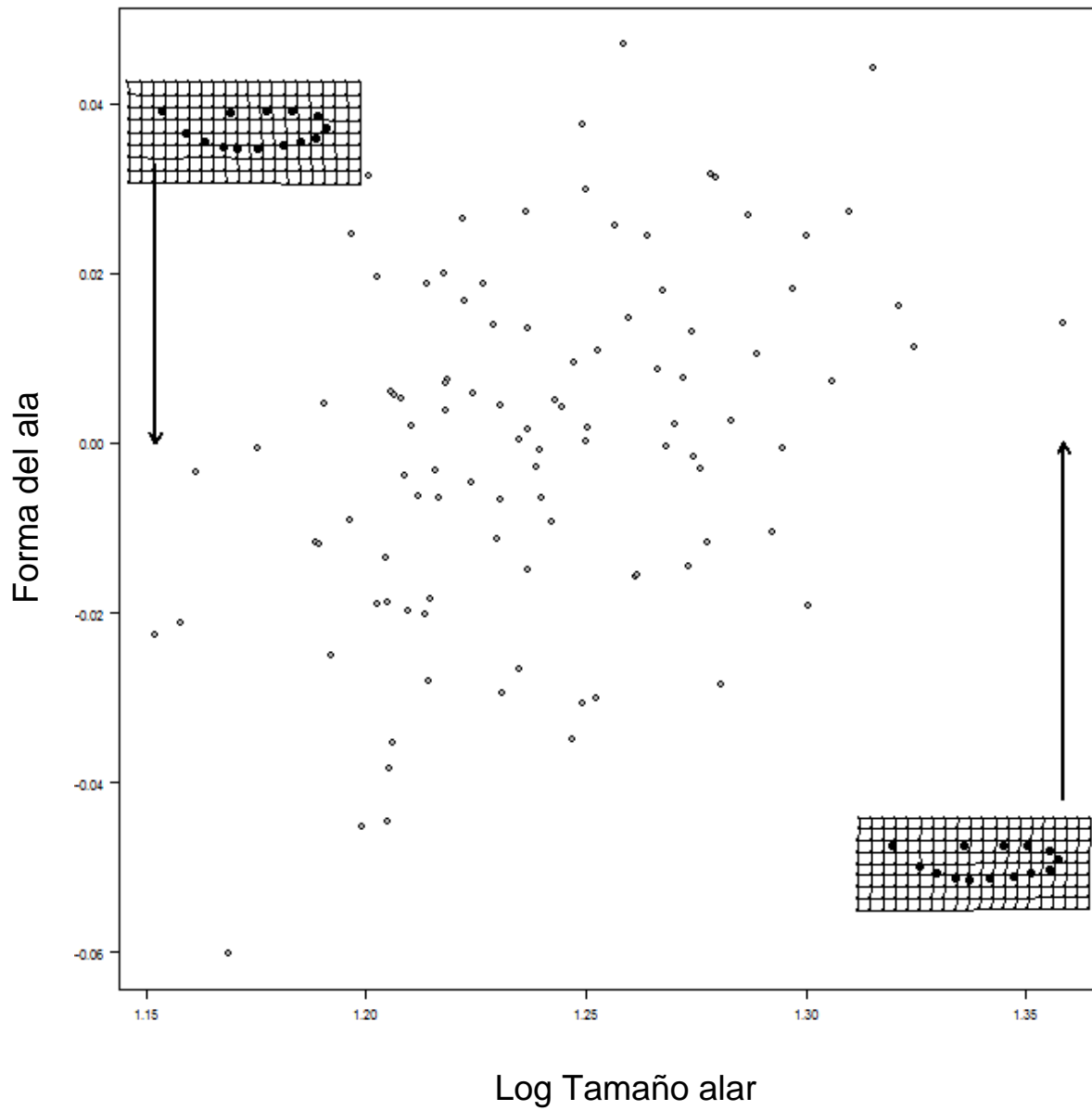


Figura 13. Relación alométrica del ala anterior en el año 2016 entre los CPs de la forma alar (eje de las y) y el tamaño del centroide (eje de las x).

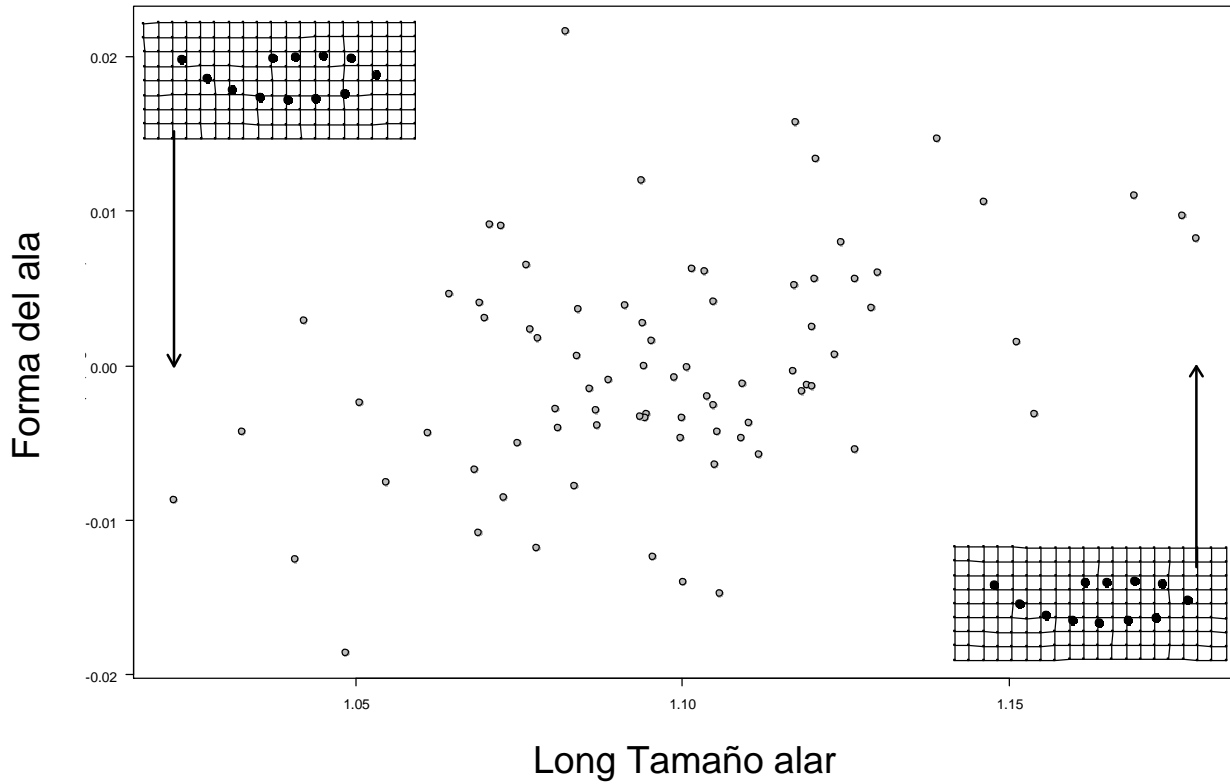


Figura 14. Relación alométrica de ala posterior en el año 2015 entre los CPs de la forma alar (eje de las y) y el tamaño del centroide (eje de las x).

- **Análisis de contiendas animales: forma, tamaño y residencia**

Debido a que la mayoría de las peleas registradas fueron entre individuos del grupo control, el análisis que evaluó las variables predictoras asociadas a la resolución del conflicto fue hecho solo con este grupo. Realizamos un modelo lineal generalizado que consideró el efecto de la forma (CP1 y CP2), la diferencia en tamaño de centroide, el año, residencia y las interacciones de segundo grado en la posibilidad de ganar una pelea con un valor de AIC = 73.57. Mientras que el modelo con mayor soporte no consideró el año, con un valor de AIC = 73.3 (Tabla 5). El análisis de las alas posteriores muestra que la probabilidad de ganar una pelea depende de si el individuo era residente o no y de la interacción de las diferencias de la forma y tamaño del centroide que presentaban los individuos. En la Figura 15 se muestra la probabilidad de ganar una pelea en función de la relación entre el primer componente de la forma CP1 y mayor tamaño alar, la Figura 16 muestra la misma relación sin embargo cada círculo representan un individuo y la probabilidad está representada por las líneas de contorno, mientras que en la Figura 17 y 18 la probabilidad de ganar un combate depende de la relación entre el segundo componente de la forma CP2 y las alas posteriores más grandes.

Diferentes interacciones entre el tamaño alar y los dos primeros componentes de la forma así como diferentes probabilidades de que un individuo pueda ganar una pelea se dan manipulando estas variaciones de la forma. A partir de diferentes combinaciones entre el primer y segundo componente de la

forma ($\Delta -0.02, 0, 0.02$) y tamaño de centroide ($\Delta -50, 0, 50$) calculamos distintas probabilidades de ganar una pelea entre contendientes, así como visualizamos sus diferencias en forma a través de las rejillas de deformación. Con el fin de determinar las probabilidades de ganar una pelea calculamos diferentes combinaciones de diferencias en forma y tamaño entre los contendientes (Tabla 6). En la figura 19 (a) se muestra la forma promedio comparada con CP1 ($\Delta 0,02$), (b) la forma promedio comparada con CP2 ($\Delta 0.02$), (c) cuando los valores de CP1 y CP2 son positivos con valor predicho de ganar un combate de 0.3150 y (d) variación de la forma cuando los valores de CP1 y CP2 son negativos con 0.6131 de valor de ganar. No hay variación en el tamaño en ninguno de los casos.

Tabla 5. Probabilidad de ganar una pelea de la residencia, tamaño y forma.

Variables predictoras	Grados de libertad	Grados de libertad residuales	Devianza	Devianza residual	P
Prob. de residencia	1	101	64.713	78	0.001
Dif. de tamaño	1	100	0.162	77	0.687
Dif. de forma 1	1	99	1.107	76	0.293
Dif. de forma 2	1	98	4.492	72	0.034
Dif. De tamaño:Dif. forma 1	1	97	5.420	66	0.020
Dif. De tamaño:Dif. forma 2	1	96	7.547	59	0.006

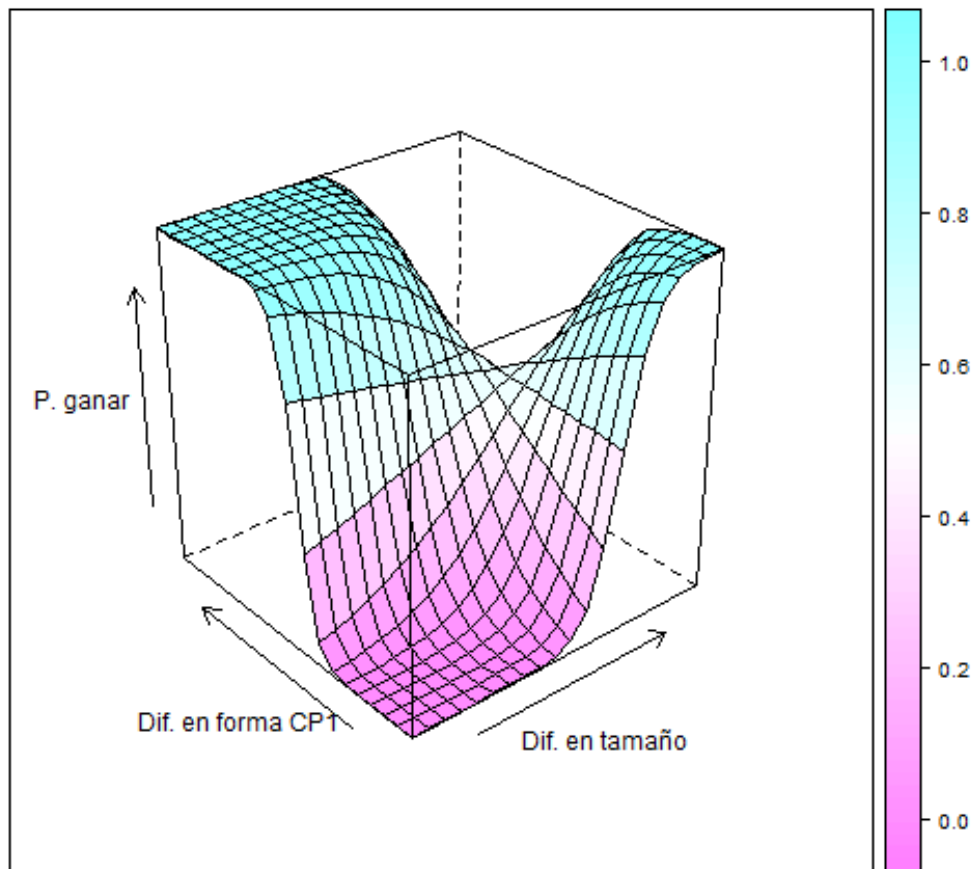


Figura 15. Probabilidad de ganar una pelea en machos de *H. titia* (eje de las z) en función de la diferencia de la forma en CP1 (eje de las y) y al tamaño del centroide del ala posterior (eje de las x).

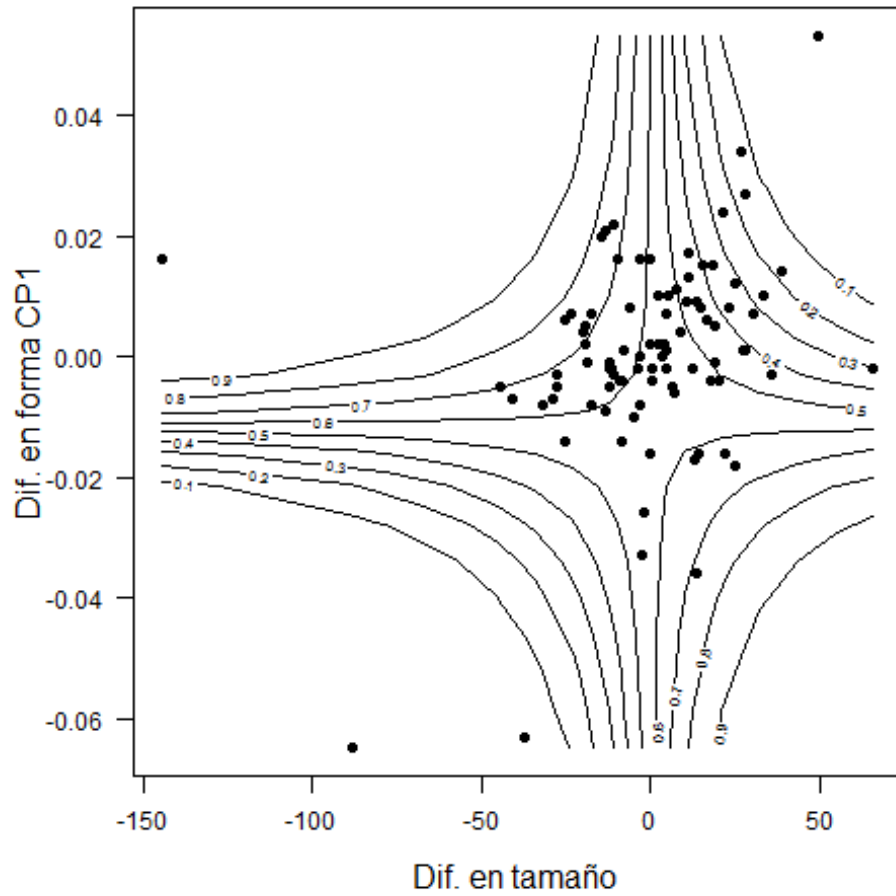


Figura 16. Probabilidad de ganar (isolíneas) con respecto a la variación de CP1 y el tamaño del centroide alar. Los puntos representan a los individuos analizados y su posición sobre la superficie de adecuación.

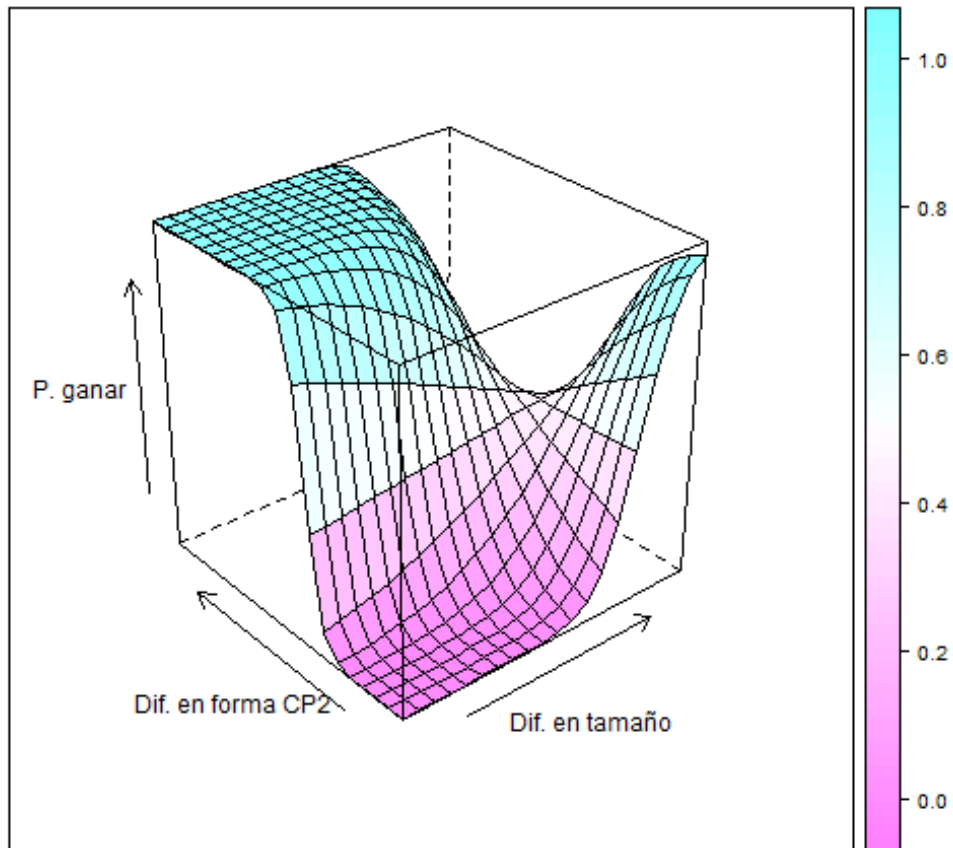


Figura 17. Probabilidad de ganar una pelea en machos de *H. titia* (eje de las z) en función de la diferencia en la forma CP2 (eje de las y) y al tamaño del centroide del ala posterior (eje de las x).

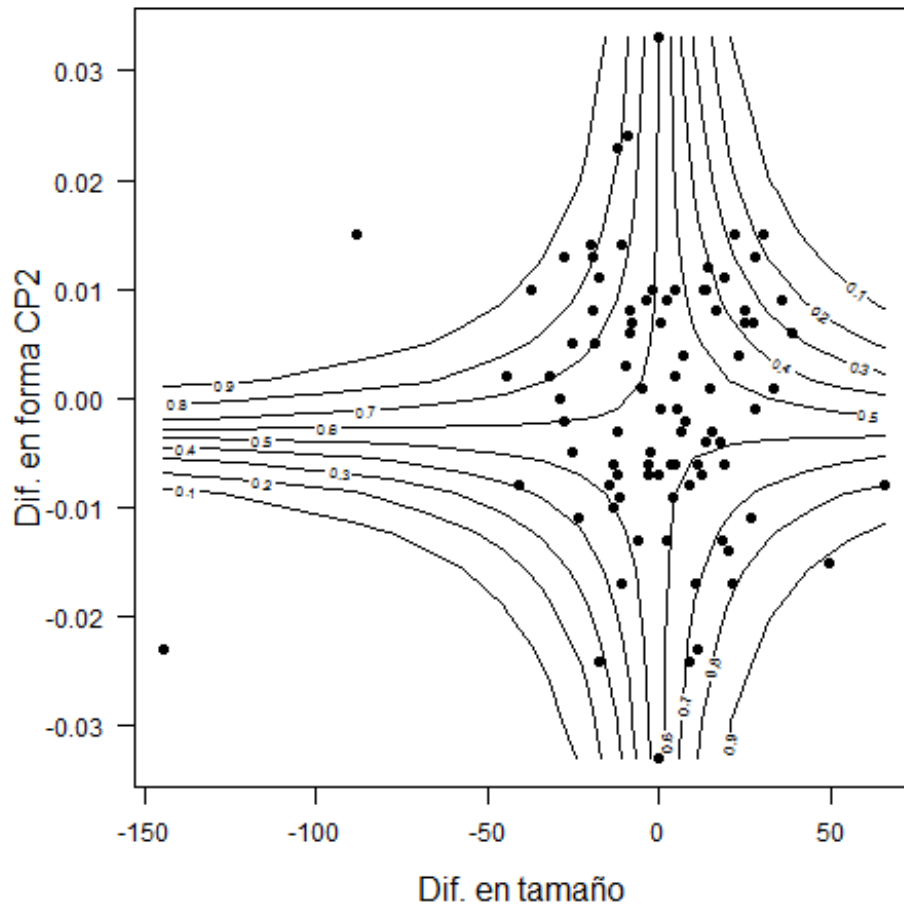


Figura 18. Probabilidad de ganar (isolíneas) con respecto a la variación de CP2 y el tamaño del centroide alar. Los puntos representan a los individuos analizados y su posición sobre la superficie de adecuación.

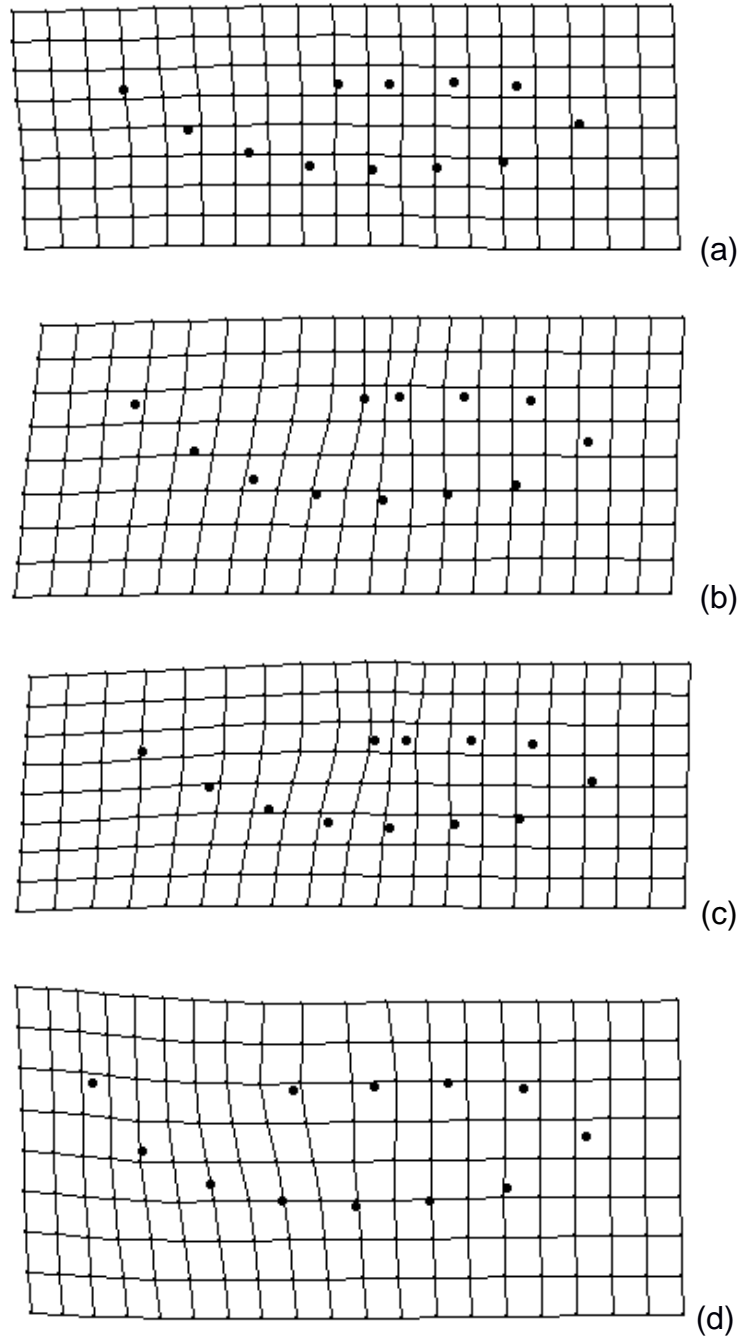


Figura 19. Rejillas de deformación de la variación de los valores predichos de la forma del ala posterior. (a) Forma promedio y ($\Delta 0.02$) de CP1 (b) Forma promedio y ($\Delta 0.02$) de CP2. (c) Variación en la forma con los valores positivos de CP1 ($\Delta 0.02$) y CP2 ($\Delta 0.02$), (d) Variación de la forma con valores negativos de CP1 ($\Delta -0.02$) y CP2 ($\Delta -0.02$)

Tabla 6. Valores predichos de la probabilidad de ganar de acuerdo con la combinación de los componentes de la forma (CP1 y CP2) positivos y negativos con la diferencia de tamaño del centroide.

Dif. de forma (CP1)	Dif. de forma (CP2)	Dif. de tamaño	Valores predichos
0.02	0	50	0.005
0	0.02	50	0.006
0.02	0.02	0	0.315
-0.02	-0.02	50	0.613
0.02	-0.02	50	0.420
0.02	0.02	50	0.000
-0.02	0	-50	0.896

- **Análisis de contiendas animales: manipulaciones experimentales**

Para determinar si la manipulación experimental en el área melanizada de cada individuo incidía en la probabilidad de ganar un combate territorial realizamos un modelo lineal generalizado que consideró 158 interacciones en las que se evaluó a los invasores como individuos focales teniendo la siguiente combinación c- contra c-, c+ y e. El modelo con mayor soporte fue el modelo nulo con un valor de AIC= 120 mientras que el modelo global tuvo un valor de AIC= 128.1, por lo tanto no encontramos una relación entre la probabilidad de ganar y el grupo experimental de individuos invasores porque los valores no son significativos.

De igual forma analizamos la probabilidad de los individuos residentes de ganar una contienda considerando 149 interacciones donde los residentes solo pertenecían al grupo control negativo c-. El modelo global tuvo un valor de AIC = 141.13, mientras que el modelo con mayor soporte tuvo un valor de AIC=135, estos valores son poco significativos por lo tanto la manipulación experimental tampoco influye en el resultado de una pelea en individuos residentes (Tabla 7).

Tabla 7. Probabilidad de individuos residente de ganar.

Variables predictoras	Grados de libertad	Grados de libertad residuales	Devianza	P
Nulo		148		
Dif. de tamaño	1	147	3.55	0.059

- **Duración de peleas**

Se realizó un análisis de la duración de las peleas con una categorización binaria para ambos años, donde 0 indica menor a un minuto y 1 mayor a un minuto. El modelo global tuvo un valor de AIC = 114.3, mientras que el modelo nulo resultó con mayor soporte (AIC= 106.2), por lo que no existe una relación entre la duración de los combates y el tamaño del centroide y la forma del ala, y está no influye en el resultado de las interacciones entre machos. Realizamos un análisis solo con peleas registradas del segundo año con información de tiempo en segundos exactos de cada pelea con valor de AIC= 42.67. En la Figura 20 se muestra el histograma de la duración de los combates en la que se observa que la mayoría de las peleas tuvieron una duración menor a un minuto.

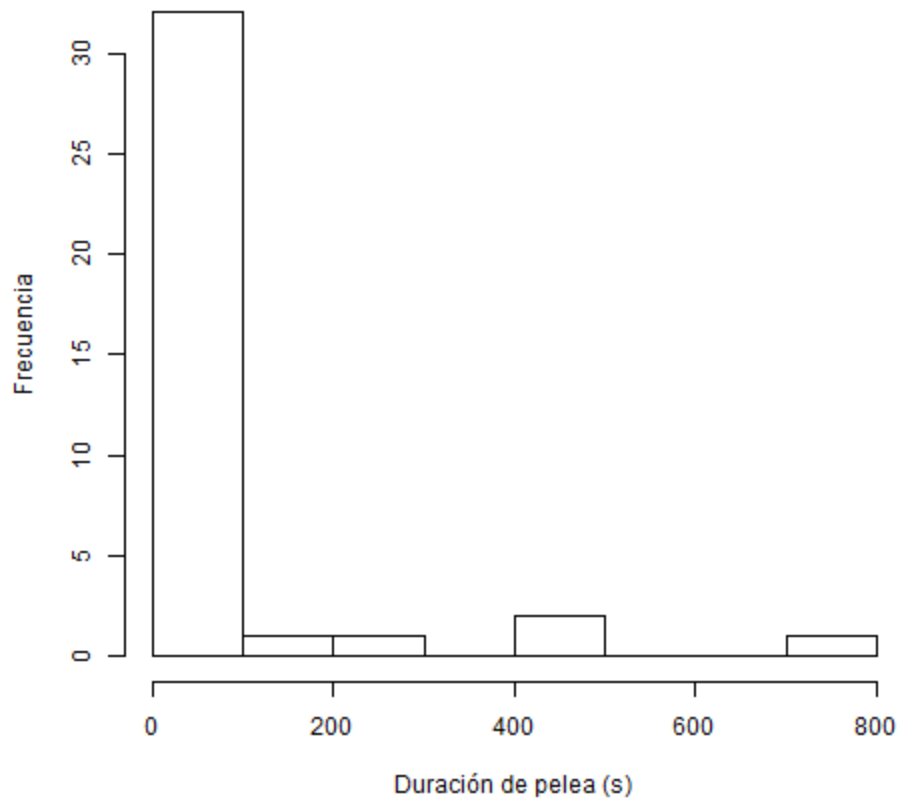


Figura 20. Histograma frecuencias de la duración (s) de peleas del año 2016.

Discusión

Los machos del género *Hetaerina* defienden territorios ribereños que son frecuentados por las hembras para aparearse, por lo cual la competencia por estos sitios es muy intensa (Suhonen *et al.*, 2008; Kemp, 2013; Munguía-Steyer *et al.*, 2016). Por lo tanto los machos que consiguen apropiarse y defender un territorio suelen presentar un mayor éxito reproductivo que aquellos que son incapaces de hacerlo (Suhonen *et al.*, 2008). Los machos no territoriales deambulan por los márgenes ribereños en busca de sitios disponibles o de alguna hembra pasajera (Munguía-Steyer *et al.*, 2016).

Sin embargo, defender un territorio puede generar costos para los machos, como pueden ser riesgos de lesiones, pérdida de tiempo de forrajeo (Waage, 1988), costos fisiológicos, deterioro de la función inmune contra parásitos, patógenos y costos energéticos como el agotamiento de las reservas de energía (Suhonen *et al.*, 2008). Por ejemplo, en grillos ganadores de enfrentamientos hay un incremento en la octopamina que muestran fluctuaciones dramáticas antes de las contiendas hasta después haber acabado (Briffa y Sneddon, 2007),

En las interacciones agonísticas entre los machos mediante vuelos prolongados para ganar o defender un territorio, los contendientes podrían estar evaluando la condición y/o la capacidad de retención del recurso de sus rivales, como lo hace *Calopteryx virgo*, donde se ha demostrado que los machos

dominantes tienen una mejor inmunocompetencia, lo que sugiere que el resultado de la competencia entre machos puede usarse para predecir la calidad masculina en términos de defensa inmunológica (Koskimäki *et al.*, 2004). En moscas, mariposas y odonatos territoriales el RHP suele estar relacionado con el gasto energético involucrado en el vuelo, que incluye reservas de grasa abdominal y factores biomecánicos tales como la morfología corporal y/o alar (Kemp, 2013).

En especies como *H. americana* y *C. haemorrhoidalis* la pigmentación alar suele estar ligada a la capacidad de defender un territorio (Grether, 1996; Córdoba-Aguilar, 2002; Contreras-Garduño *et al.*, 2006). Asimismo en *H. americana* las reservas de grasa se han relacionado con la pigmentación alar, en donde los machos territoriales con mayor pigmentación en las alas presentan mayores reservas de grasa y una respuesta inmune superior en comparación a los machos no territoriales (Contreras-Garduño *et al.*, 2006).

En *H. titia*, individuos con más pigmentación negra en las alas muestran una mayor tasa de encapsulamiento de melanina a filamentos de nylon que individuos menos pigmentados o no territoriales (Córdoba-Aguilar *et al.*, 2007). Asimismo se ha encontrado que individuos de temporada temprana tienen alas menos melanizadas y cuentan con menos reservas de carbohidratos, glucógeno y proteína que los machos de la temporada tardía (Castaños *et al.*, 2017).

La frecuencia de interacciones entre individuos pertenecientes al control negativo fue mayor que los machos experimentales, debido al grado de

melanización alar resultado de las manipulaciones experimentales. La menor frecuencia en las interacciones agonísticas involucrando machos experimentales podría deberse a que: a) machos más pigmentados son menos retados en combates o b) pueden presentar una menor supervivencia (Anderson y Grether, 2011). La idea subyacente en la primera hipótesis reside en que la pigmentación alar puede transferir información entre los concursantes sobre los costos futuros sin infligir todavía daño al oponente, estas exhibiciones pueden modificar el comportamiento del oponente potencial ya que se relacionan con los costos recibidos si la pelea se intensifica (Kokko, 2013). Se ha demostrado que la pigmentación alar puede incidir en el resultado de un concurso entre machos, por ejemplo, los machos de *Mnesarete pudica* con alas más opacas y manchas rojas más grandes tienen más probabilidades de ganar una pelea, además son capaces de evaluar su propio estado fisiológico interno y en última instancia evaluar la pigmentación del rival (Guillermo-Ferreira *et al.*, 2015).

Por otro lado, al hacer un estudio longitudinal de peleas a lo largo de un mes los machos manipulados podrían presentar una menor longevidad, por lo tanto tenemos menos registros de peleas. Lo anterior puede deberse al hecho de aumentar artificialmente la mancha alar de los machos se genera un costo de supervivencia, por ejemplo, en *Hetaerina americana* la probabilidad de supervivencia disminuye al aumentar el tamaño de la mancha alar (Barceló-Atilano, 2013), como consecuencia de un incremento en la visibilidad hacia los depredadores y además pueden ser más visibles para sus potenciales presas (Grether, 1997). Esto apoyaría la hipótesis de la señal honesta la cual asume que

solo individuos con buena condición son capaces de pagar los costos de portar rasgos exagerados (Stuart-Fox, 2005).

Otros estudios de manipulación experimental en poblaciones simpátricas de *Hetaerina*, por ejemplo, *H. titia*, *H. americana*, *H. occisa* y *H. cunctata* han probado que los machos usan la coloración alar para identificar a sus competidores conespecíficos, *Hetaerina occisa*, por ejemplo, es capaz de discriminar fuertemente a los machos congéneres y a los de *H. titia* en temporada tardía, es decir, cuando estos últimos son más abundantes portando una coloración oscura. Sin embargo, *H. titia* es más agresivo hacia machos conespecíficos que hacia *H. occisa* en ambas temporadas (Drury *et al.*, 2015), por lo que son más agresivos con intrusos de la misma especie que con intrusos de otras especies de *Hetaerina*. Estas observaciones se obtuvieron mediante peleas simuladas con un macho (considerado intruso) atado a un hilo delgado manteniéndolo cerca del territorio del macho focal durante algunos minutos (Anderson y Grether, 2010).

El modelo de “guerra de desgaste” (War of attrition model) asume que los individuos son capaces de estimar el potencial de retención del recurso de sus oponentes y que el valor del recurso es el mismo para ambos rivales, este modelo también supone que no hay contacto físico durante todo el combate y que el ganador debe ser el individuo que es capaz de persistir más tiempo en la interacción (Junior-Lopes y Cardoso-Peixoto, 2013). En este sentido el potencial de retención del recurso RHP equivale a cualquier factor que determine la

resistencia al vuelo.

Una herramienta que es utilizada para evaluar la relación entre el tamaño y la forma alar es la alometría (Klingenberg, 1996). La alometría puede definirse como los cambios en el tamaño relativo de las partes corporales correlacionados con los cambios en el tamaño total del organismo (Huxley, 1932). Con lo anterior podemos estimar los coeficientes alométricos, es decir, los valores de la pendiente de la relación. Nuestros resultados en ambos años muestran que el tamaño del centroide alar tiene una relación hiperalométrica con el cambio en la forma alar, es decir, que individuos con alas más grandes tienen un mayor cambio en la forma haciendo sus alas más anchas. Esta relación es relevante en el resultado de las contiendas entre los machos de esta especie ya que señala que hay una relación positiva entre la probabilidad de ganar un enfrentamiento territorial y las diferencias en el tamaño y forma de las alas entre los contendientes. Organismos con alas más grandes (tamaño del centroide) y más anchas (forma alar) tienen mayor probabilidad de ganar un combate aéreo.

Tradicionalmente se ha considerado el tamaño como el indicador más relevante en la resolución de una contienda animal, por ejemplo en peces, arañas y mariposas (Wells, 1988; Kemp, 2000; Subahie, 2015). En los machos de *H. miniata* el estatus territorial y capacidad de ganar disputas no está determinado por el tamaño corporal, ya que no se han encontrado diferencias entre ganadores y perdedores (Lefevre, 2004). Sin embargo, puede existir una relación entre la forma y el tamaño alar que incide en los patrones de vuelo, por ejemplo en

Calopteryx virgo, el tamaño corporal puede ser relevante en la habilidad de defender un territorio ya que se relaciona con la variación de la forma en las alas delanteras (Koskimäki *et al.*, 2009; Outomuro *et al.*, 2013).

Es por lo anterior que nosotros consideramos el tamaño del centroide del ala de cada individuo en vez de la longitud de la cabeza a los cercos anales. Se ha demostrado que en los machos de *H. titia* existe una relación hiperalométrica entre la pigmentación negra y el tamaño del ala, lo que hace pensar que la mancha negra en las alas es un indicador de condición de los machos (Olvera-Hernández, 2016). En nuestros modelos estadísticos no hubo una relación entre la mancha negra y el tamaño alar con respecto a la probabilidad de ganar en un enfrentamiento, sin embargo observamos una interacción entre el tamaño alar y la forma en las alas posteriores, en donde a mayor tamaño del centroide alar existe mayor variación en la forma dependiendo de los valores de CP1 y CP2 son positivos o negativos, debido a esto observamos un incremento en la probabilidad de ganar un concurso territorial del macho focal analizado, lo que contrasta con lo evaluado en *Calopteryx virgo*, donde no se encontraron diferencias en forma de las alas entre ganadores y perdedores de concursos territoriales (Bots *et al.*, 2012).

Los análisis en las alas posteriores de los machos de *H. titia* muestran que los individuos con mayor probabilidad de ganar enfrentamientos aéreos tienen las alas más alargadas (tamaño del centroide) además tienden a ser más anchas (forma alar), en este caso las alas relativamente grandes reducen la carga alar, es decir, el peso del organismo dividido por el área del ala, y crean movimientos de

giro largos, estas características aumentan tanto la maniobrabilidad como la agilidad (Wootton y Newman, 2008) permitiendo a los individuos un menor desgaste energético durante el vuelo incrementando así sus posibilidades de ganar o mantener un territorio.

Por otra parte, la experiencia misma de ganar y ser residentes podría generar cambios fisiológicos y tener como consecuencia una mayor probabilidad de ganar eventos territoriales futuros, lo que podría explicar que el 84% de las peleas registradas fueron ganadas por machos que identificamos como residentes de un territorio, los cuales fueron capaces de defenderlo durante varios días y en algunos casos semanas, esta conducta también es observada en la mariposa moteada de madera (*Pararge aegeria*) donde los machos son fieles a su territorio y lo defienden durante periodos de tiempo prolongados (Kemp, 2013). Otros estudios con esta misma especie de mariposa sugieren que los machos más agresivos se mantienen como residentes y siguen ganando peleas territoriales debido a un efecto de auto-refuerzo de la experiencia ganadora del encuentro anterior (Kemp y Wiklund, 2004). Este efecto de residencia puede ser explicado mediante la “estrategia del burgués” en la cual se juegan dos roles (A y B), en donde A es el papel del dueño del territorio y B es el papel de intruso. Los individuos burgueses también ignoran explícitamente las diferencias de RHP (Kokko, 2013).

La pigmentación de las alas anteriores no tiene una relación directa con el

desempeño de las alas durante el vuelo, pero es sabido que la mancha negra puede funcionar como una señal de condición del individuo y pueda estar actuando antes de iniciar una disputa aérea, cuando un rival evalúa la capacidad de retención de recurso de su oponente, decidiendo si el combate puede escalar en una interacción más prolongada y por lo tanto este rasgo puede estar determinando la duración del conflicto. Sin embargo, en nuestro caso no encontramos un efecto positivo entre los machos manipulados y la probabilidad de ganar.

En conclusión, encontramos una relación hiperalométrica entre el tamaño del centroide y el cambio de la forma (alas más anchas) de las alas anteriores y posteriores de machos de *H. titia* registrados en peleas aéreas. La residencia, el tamaño de centroide y forma alar tienen una relación positiva con la probabilidad de ganar una contienda territorial, sugerimos que las alas posteriores más alargadas y anchas podrían hacer a los individuos más ágiles durante el vuelo. Los machos manipulados tuvieron una menor frecuencia de interacciones y no hubo una relación entre el área alar manipulado y el resultado de las peleas. Finalmente este trabajo aporta información sobre la conducta agonística de machos involucrados en combates aéreos registrados a lo largo de un mes en dos años y la relación de su morfología alar con el éxito de la defensa territorial en esta especie.

Literatura Citada

- Abbott, J.C. (2010). *Damselflies of Texas: A Field Guide*. University of Texas Press, Austin, Texas, 292 pp.
- Abràmoff, M. D., Magalhães, P. J., y Ram, S.J. (2004). Image processing with Image J. *Biophotonics International*, 11: 36–42.
- Álvarez, H.A., Serrano-Meneses, M.A., Reyes-Márquez, I., Jiménez-Cortés, J. G., y Córdoba-Aguila, A. (2013). Allometry of a sexual trait in relation to diet experience and alternative mating tactics in two rubyspot damselflies (Calopterygidae: *Hetaerina*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 108: 521-533.
- Adams, D.C., y Otarola-Castillo, E. (2013). *geomorph*: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4:393-399.
- Álvarez, H. A., Serrano-Meneses, M. A., Reyes-Márquez, I., Jiménez-Cortés, J. G., y Córdoba-Aguilar, A. (2013). Allometry of a sexual trait in relation to diet experience and alternative mating tactics in two rubyspot damselflies (Calopterygidae: *Hetaerina*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 108: 521-533.
- Andersson, M. (1994). *Sexual selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Andersson, M., y Simmons, L. W. (2006). Sexual selection and mate choice *Trends in Ecology & Evolution*, 21: 296-302
- Anderson, N. C., y Grether, F. G. (2010). Interspecific aggression and carácter displacement of competitor recognition in *Hetaerina* damselflies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 277: 549–555.
- Anderson, N. C., y Grether, F. G. (2011). Multiple routes to reduced interspecific territorial fighting in *Hetaerina* damselflies. *Behavioral Ecology*, 22: 527-534.
- Anderson, N. C., Córdoba-Aguilar, A., Drury, J. P., y Grether, G. F. (2011). An assessment of marking techniques for odonates in the family Calopterygidae. *Entomologia Experimentalis et applicate*, 141: 258-261.
- Barceló-Atilano, A. (2013). Dimorfismo sexual, caracteres sexuales secundarios y supervivencia diferencial en la libélula de alas pigmentadas, *Hetaerina*

- americana* (Fabricius, 1798) (Odonata, Calopterygidae). Tesis de licenciatura. Universidad de las Américas de Puebla. 58 pp.
- Berglund, A., Bisazza, A., y Pilastro, A. (1996). Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58: 385-399.
- Briffa, M., y Sneddon, L. U. (2007). Physiological constraints on contest behaviour. *Functional Ecology*, 21:627–637.
- Briffa, M., y Hardy, C. W. (2013). Introduction to animal contest. En: Hardy, C. W. y Briffa, M. *Animal Contest*. (pp. 1-4). Cambridge University Press.
- Briffa, M., Hardy, C. W., Gammel, M. P., Jennings D. J., Clarke, D. D., y Goubault, M. (2013). Analysis of animal contest data. En: Hardy, C. W. y Briffa, M. *Animal Contest*. (pp. 47-85). Cambridge University Press.
- Bots, J., Breuker, C. J., Kaunisto, K. M., Koskimäski, J., Van Gossum, H., y Suhonen, J. (2012). Wing shape and its influence on the outcome of territorial contests in the damselfly *Calopteryx virgo*. *Journal of Insect Science*, 12:1-13.
- Cardoso-Peixoto, P. E., y Benson, W. W. (2011). Fat and body mass predict residency status in two tropical satyrine butterflies. *Ethology: International Journal of Behavioural Biology*, 117: 722-730.
- Castaños, C. E., Córdoba-Aguilar, A., y Munguía-Steyer, R. (2017). Physiological condition and wing pigmentation expression in a damselfly with seasonal polyphenism. *Physiological Entomology*. DOI: 10.1111/phen.12203.
- Contreras-Garduño, J., Canales-Lazcano, J., y Córdoba-Aguilar, A. (2006). Wing pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in males of the rubyspot damselfly, *Hetaerina americana*. *Journal of Ethology*, 24: 165-173.
- Córdoba-Aguilar, A. (2002). Wing pigmentation in territorial male damselflies, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. *Animal Behaviour*, 63: 759-766.
- Córdoba-Aguilar, A., y Cordero-Rivera, A. (2005). Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): status of knowledge and research perspectives. *Neotropical Entomology*, 34: 861-879.
- Córdoba-Aguilar, A., Leshner-Treviño, A. C., y Anderson, C. N. (2007). Sexual selection in *Hetaerina titia* males: a possible key species to understand the evolution of pigmentation in calopterygid damselflies (Odonata: Zygoptera).

Behaviour, 144: 931-952.

Córdoba-Aguilar, A. (ed) (2008). *Dragonflies and damselflies. Model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford University Press, Oxford, 290 pp.

Córdoba-Aguilar, A., Raihani, G., Serrano-Meneses M.A., y Contreras-Garduño, J. (2009). The lek mating system of *Hetaerina* damselflies (Insecta: Calopterygidae). *Behaviour*, 146: 189–207.

Clutton-Brock, T. (2007). Sexual selection in males and females. *Science*, 318:1882-1885.

Davies, N. B. (1978). Territorial defence in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*: The resident always wins. *Animal Behaviour*, 26: 138-147.

Darwin, C. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex*. New Jersey: Princeton University Press.

Drury, J. P., Anderson, C. N., y Grether, G. F. (2015). Seasonal polyphenism in wing coloration affects species recognition in rubyspot damselflies (*Hetaerina* spp.). *Journal of Evolutionary Biology*, 28:1439-1452

Emlen, D. J. (2008). The evolution of animal weapons. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39: 387-413.

Futahashi, R. (2016). Color vision and color formation in dragonflies. *Current Opinion in Insect Science*, 17: 32-39.

Grether, G. F. (1996). Intrasexual competition alone favors a sexually dimorphic ornament in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. *Evolution*, 50: 1949-1957.

Grether, G. F. (1997). Survival cost of an intrasexually selected ornament in a damselfly. *Proceedings of The Royal Society London B*, 264: 207-210.

Grether, G. F., Drury, J.P., Berlin, E. & Anderson, C.N. (2015) The role of wing coloration in sex recognition and competitor recognition in rubyspot damselflies (*Hetaerina* spp.). *Ethology*, 121, 674–685.

Gutiérrez-García, G., y Ricker, M. (2011). Climate and climate change in the region of Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico): A statistical analysis. *Atmósfera*, 24: 347-373.

- Guillermo-Ferreira, R. Gorb, S. N., Appe, E., Kovalev, A., y Bospo, C. P. (2015). Variable assessment of wing colouration in aerial contests of the red-winged damselfly *Mnesarete pudica* (Zygoptera, Calopterygidae). *The Science of Nature*, 102: 1–10.
- Higle, A., Fowler, K., y Pomiankowski, A. (2001) Size-dependent mate preference in the stalk-eyed fly *Cyrtodiopsis dalmanni*. *Animal Behaviour*, 61: 589-595.
- Huxley, J. S. (1932). *Problems of Relative Growth*. Methuen: London. (Re-impreso en 1972). New York: Dover Publications.
- Johansson, F., Söderquist, M., y Bokma, F. (2009). Insect wing shape evolution: independent effects of migratory and mate guarding flight on dragonfly wings. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97:367-372.
- Johnson, J. B., y Omland, K. S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in ecology and evolution*, 19:2 101-108.
- Judge, K. A., y Bonanno V. L. (2008). Male weaponry in a fighting cricket. *Public Library of Science One*, 12: 1-10.
- Junior-Lopes, R. S., y Cardoso-Peixoto, P. E. (2013). Males of the dragonfly *Diastatops obscura* fight according to predictions from game theory models. *Animal Behaviour*, 85:663–669.
- Kemp, D. J. (2000). Contest behavior in territorial male butterflies: does size matter? *Behaviour Ecology*, 11: 591–596.
- Kemp, D. J., y Wiklud, C. (2004) Residency effects in animal contest. *Proceedings: Biological Sciences*, 271: 1707-1711.
- Kemp, D. L. (2013). Contest behaviour in butterflies: fighting without weapons. En: Hardy, C. W. y Briffa, M. (Ed.). *Animal Contest*. (pp. 134-146). Cambridge University Press.
- Klingenberg, C. P. (1996). Multivariate allometry. En: Marcus L.F. (Ed.) *Advances in morphometrics* (pp. 23-49). Plenum, New York: Springer US.
- Kokko, H., Jennions, M. D., y Brooks, R. (2006) Unifying and testing models of sexual selection. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 37:43-66.
- Kokko, H. (2013). Contest behaviour in butterflies: fighting without weapons. En: Hardy, C. W. y Briffa, M. (Ed.). *Animal Contest*. (pp. 134-146). Cambridge University Press.
- Koskimäki, J, Rantala. M. J., Taskinen, J., Tynnkynen, K., y Suhonen, J.

- (2004). Immunocompetence and resource holding potential in the damselfly *Calopteryx virgo* L. *Behavioral Ecology*, 15: 169-173.
- Koskimäki, J., Rantala, M. J., y Suhonen, J. (2009). Wandering males are smaller than territorial males in the damselfly *Calopteryx virgo* (L.) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 38: 159-165.
- Körner, M., Vogelweith, F., Foitzik, S., y Meunier, J. (2017). Condition-dependent trade-off between weapon size and immunity in males of the European earwing. *Scientific Reports*, 7:1-8.
- Lefevre, K., y Muehler, V. (2004). Competition for mating resources in a territorial damselfly. (Odonata: Calopterygidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 39: 159-165.
- Munguía-Steyer, R., Córdoba-Aguilar, A. y Maya-García, J. S. (2016). Rubyspot territorial damselflies behave as "Nasty neighbors". *Journal of Insect Behavior*, 29: 143-152.
- Olvera-Hernandez, M. (2016). Supervivencia diferencial de los machos de *Hetaerina titia* (Drury, 1773) (Odonata: Zygoptera) en relación al área alar pigmentada. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 62 pp.
- Outomuro, D., Adams, D.C., y Johansson F. (2013). The evolution of wing shape in ornamented-winged damselflies (Calopterygidae, Odonata). *Evolutionary Biology*, 40: 300-309.
- Ramírez A. (2010). Odonata. *Biología Tropical*, 58:97-136
- Rantala, M.J., Koskimäki, J., Taskien, J., Tinkkynen, K., y Suhonen, J. (2000). Immunocompetence, developmental stability and wingspot size in the damselfly *Calopteryx splendens* L. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267: 2453-2457.
- Reyes Marquez, I. (2014). Evolución del dimorfismo sexual en agilidad de vuelo en especies territoriales y no territoriales de Odonata. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma de Tlaxcala. 44 pp.
- Rohlf, F. J. (2005). tpsDig Program Version 2.04. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, NY.
- Plaistow, S., y Siva-Jothy, M. T. (1996). Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 263: 1233-1239.

- Sánchez, A., Pérez, J., Jimenez, E., y Tovar, C. (2009). Los odonatos d Extremadura. Consejería de Industria, energía y medio ambiente. 344 pp.
- Siva-Jothy, M. T. (1999). Male wing pigmentation may effect reproductive success via female choice in a calopterygid damselfly (Zygoptera). *Behaviour*, 136: 1365-1377.
- Stuart-Fox, D. (2005). Deception and the origin of honest signals. *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 521-523.
- Subaie, N. S. (2015). Selección natural y selección sexual sobre la forma y le tamaño corporal de los machos de *Poeciliopsis infans* (Pisces: Poeciliidae). Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 71 pp.
- Suhonen, J., Rantala, M. J., y Honkavaara, J. (2008). Territoriality in odonates. En: Córdoba-Aguilar, A. (Ed.). *Dragonflies and damselflies: model organisms for ecological and evolutionary research* (pp. 203-218). Oxford University Press.
- Svensson, E. I., y Waller, J. T. (2013). Ecology and sexual selection: evolution of wing pigmentation in calopterygid damselflies in relation to latitude, sexual dimorphism, and speciation. *The American Naturalist*, 182: 174-195.
- Waage, J.K. (1988). Confusion over residency and escalation of damselfly territorial disputes. *Animal Behaviour*, 36:586-595.
- Warren, I. A., Gotoh, H., Dworkin, I. M., Emlen, D. J., y Lavine, L. C. (2013). A general mechanism for conditional expression of exaggerated sexually-selected traits. *Bioessays*, 35: 889-899.
- Wells, M. S. (1988). Effects of body size and resource value on fighting behaviour in a jumping spider. *Animal Behaviour*, 36:321-326.
- Wickhman, P. O., y Wiklud, C. (1983). Territorial defence and its seasonal decline in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*). *Animal Behaviour*, 31:1206-1216.
- Wootton, R. J. (1991). The functional morphology of the wings of odonata. *Adv. Odonatol*, 5:153-169.
- Wootton, R. J., y Newman, D. J. S. (2008). Evolution, diversification, and mechanics of dragonfly wings. En: Córdoba-Aguilar, A. (Ed.). *Dragonflies and damselflies: model organisms for ecological and evolutionary research* (pp. 261-274). Oxford University Press.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D., y Fink, W. L. (2004). Geometric Morphometrics for Biologists: a Primer. Elsevier Academic Press.