



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
ECOLOGÍA

**DINÁMICA POBLACIONAL E HISTORIA NATURAL DE  
*HETAERINA VULNERATA* (ODONATA: CALOPTERYGIDAE) EN LA  
ZONA URBANA DE LA CIUDAD DE MÉXICO.**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:  
**ECÓL. ROCÍO JAZMÍN GUZMÁN OJEDA**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: M. EN C. ENRIQUE GONZÁLEZ SORIANO**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. RODOLFO NOVELO GUTIÉRREZ**

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C.

**DR. ALBERTO MACÍAS DUARTE**

UNIVERSIDAD ESTATAL DE SONORA

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., SEPTIEMBRE, 2020



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.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

OFICIO CPCB/513/2020

ASUNTO: Oficio de Jurado

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas, Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 24 de febrero de 2020, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** de la alumna **GUZMÁN OJEDA ROCÍO JAZMÍN** con número de cuenta **518018414** con la tesis titulada "**Dinámica poblacional e historia natural de *Hetaerina vulnerata* (Odonata: Calopterygidae) en la Zona Urbana de la Ciudad de México**", realizada bajo la dirección del

**M. EN C. ENRIQUE GONZÁLEZ SORIANO**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS  
Vocal: DR. JESÚS GUILLERMO JIMÉNEZ CORTÉS  
Secretario: DR. RODOLFO NOVELO GUTIÉRREZ  
Suplente: DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO  
Suplente: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA

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

**A T E N T A M E N T E**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 28 de agosto de 2020

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



## **Agradecimientos**

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la oportunidad de llevar a cabo mis estudios de maestría, así como el apoyo logístico para el desarrollo de mi proyecto.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para mis estudios de maestría de 2018 a 2019 (CVU: 881417).

Agradezco a mi tutor principal, M. en C. Enrique González Soriano, por aceptarme como su alumna, por su tiempo y su apoyo para desarrollar este proyecto.

A los doctores Rodolfo Novelo Gutiérrez y Alberto Macías Duarte por formar parte de mi Comité Tutoral, por sus aportes y por sus revisiones, que fueron indispensables para la realización de este proyecto.

***Agradezco también:***

A los miembros del jurado: Dr. Atilano Contreras Ramos, Dr. Jesús Guillermo Jiménez Cortés, Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez, Dr. Santiago Zaragoza Caballero y Dr. José Jaime Zúñiga Vega por sus comentarios para mejorar este trabajo.

A la Dirección General de Medio Ambiente, Desarrollo Sustentable y Fomento Económico de la Alcaldía Tlalpan y al personal administrativo del Parque Nacional Fuentes Brotantes de Tlalpan, por permitirme desarrollar este proyecto en esta Área Natural Protegida.

A mis compañeros Héctor y Perla, por sus consejos, enseñanzas y por integrarme en el laboratorio.

A Alba, por regalarme su amistad y estar siempre dispuesta a brindar su ayuda, en campo y en la vida.

A Rubén, Marie, Juan y Gustavo, que siempre me han apoyado y por todos estos años que me han acompañado, tanto en las buenas como en las malas.

A mi familia, que sin sus palabras de aliento y su apoyo incondicional este proyecto no hubiera sido posible.

Y a todas las Hetaerinas que pacientemente (y algunas que no) me permitieron trabajar con ellas.

*Esta tesis está dedicada mis padres y mi hermana*

# CONTENIDO

<b>Resumen .....</b>	<b>v</b>
<b>Abstract .....</b>	<b>vi</b>
<b>1. Introducción .....</b>	<b>1</b>
<b>2. Antecedentes .....</b>	<b>3</b>
2.1 Generalidades del Orden Odonata .....	3
2.2 Ecología y conservación de Odonata .....	5
2.3 Estudios sobre ecología poblacional en Odonata.....	6
2.4 El manejo de aguas en la Ciudad de México .....	7
2.5 Familia Calopterygidae y el género <i>Hetaerina</i> .....	9
2.5.1 <i>Hetaerina vulnerata</i> .....	10
<b>3. Objetivos.....</b>	<b>13</b>
3.1 Objetivo general .....	13
3.2 Objetivos específicos .....	13
<b>4. Materiales y métodos.....</b>	<b>14</b>
4.1 Área de estudio.....	14
4.2 Obtención de datos de campo .....	16
4.3 Análisis de datos .....	19
4.3.1 Patrón de dispersión.....	19

4.3.2 Movimiento diario .....	21
4.3.3 Tamaño poblacional y longevidad.....	21
<b>5. Resultados .....</b>	<b>24</b>
5.1 Historia natural de <i>Hetaerina vulnerata</i> .....	24
5.1.1 Capturas y morfología .....	24
5.1.2 Comportamiento .....	26
5.2 Patrón de dispersión .....	32
5.3 Movimiento diario.....	33
5.4 Tamaño poblacional y longevidad .....	35
<b>6. Discusión.....</b>	<b>38</b>
<b>7. Conclusiones.....</b>	<b>44</b>
<b>Recomendaciones.....</b>	<b>45</b>
<b>Referencias .....</b>	<b>46</b>
<b>Apéndices.....</b>	<b>54</b>
Apéndice 1. Fotografías de especies de Odonata en el área de estudio .....	54
Apéndice 2. Modelos evaluados para el 2017.....	56
Apéndice 3. Modelos evaluados para el 2019.....	57

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Localización de la Cuenca de México .....	8
<b>Figura 2.</b> Registros históricos de <i>Hetaerina vulnerata</i> .....	11
<b>Figura 3.</b> Localización del Parque Nacional Fuentes Brotantes de Tlalpan.....	17
<b>Figura 4.</b> Individuo macho marcado durante el muestreo. ....	18
<b>Figura 5.</b> Diferencias en coloración en adultos maduros y juveniles de <i>H. vulnerata</i> .....	19
<b>Figura 6.</b> Comparación de longitud total corporal entre períodos de muestreo y sexos .....	25
<b>Figura 7.</b> Comparación de longitud de ala posterior izquierda entre períodos de muestreo y sexos .....	25
<b>Figura 8.</b> Hembra de <i>H. vulnerata</i> ovipositando sumergida bajo el agua. ....	28
<b>Figura 9.</b> Sitios de oviposición de hembras de <i>H. vulnerata</i> .....	29
<b>Figura 10.</b> Movimiento diario de <i>H. vulnerata</i> en ambos períodos. ....	34
<b>Figura 11.</b> Tamaño poblacional diario estimado ( <i>N</i> ) de <i>H. vulnerata</i> para el 2017.....	36
<b>Figura 12.</b> Tamaño poblacional diario estimado ( <i>N</i> ) de <i>H. vulnerata</i> para el 2019.....	36
<b>Figura 13.</b> Diferencias en el hábitat de <i>H. vulnerata</i> entre 2017 y 2019.....	43

## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Especies de Odonata encontradas en el Parque Nacional Fuentes Brotantes de Tlalpan.....	16
<b>Cuadro 2.</b> Porcentajes de perchas utilizadas por <i>H. vulnerata</i> en el 2017.....	30
<b>Cuadro 3.</b> Porcentajes de perchas utilizadas por <i>H. vulnerata</i> durante el 2019.....	32

**Cuadro 4.** Supervivencia aparente promedio y longevidad del adulto estimada para especies de *Hetaerina* .....42

## RESUMEN

*Hetaerina vulnerata* es una libélula de amplia distribución en México. Esta especie se consideraba extirpada del área urbana de la Ciudad de México debido a la contaminación o entubado de los cuerpos de agua corriente que requiere como hábitat. Sin embargo, existe una población aislada de esta especie en el Parque Nacional Fuentes Brotantes de Tlalpan, Ciudad de México. El objetivo de este trabajo fue conocer la condición actual de esta población de *H. vulnerata*. Se utilizó el método de Marcaje-Recaptura durante 2017 y 2019 para estimar sus parámetros poblacionales y obtener detalles de su historia natural útiles para su conservación. El patrón de dispersión, movimiento diario y longevidad del adulto son consistentes con lo registrado para poblaciones silvestres de otras especies del género *Hetaerina*. El tamaño poblacional medio estimado obtenido en el año 2017 fue menor que el del año 2019 (IC95% [ $N_{2017}$ ] = 29.94 - 36.52 individuos; IC95% [ $N_{2019}$ ] = 124.15 – 148.18 individuos). Esto puede deberse a las diferencias temporales de los períodos de muestreo de cada año. Se encontró una disminución en supervivencia y longevidad del 2017 al 2019. Una de las posibles causas de esta disminución es la modificación a su hábitat debido a obras de mantenimiento del parque. Los resultados de este estudio indican que la población de *H. vulnerata* en el Parque Nacional Fuentes Brotantes de Tlalpan se encuentra en una condición similar a poblaciones silvestres de otras especies de *Hetaerina*. Este estudio también demuestra la importancia de las Áreas Naturales Protegidas dentro de las ciudades como zonas de preservación de especies de insectos sensibles a la urbanización.

## ABSTRACT

*Hetaerina vulnerata* is a widely distributed damselfly in Mexico. This species was considered to have disappeared from the urban area of Mexico City due to pollution or enclosed channelization of rivers. However, there is an isolated population of this species at Fuentes Brotantes de Tlalpan National Park, Mexico City. The aim of this study was to know the current condition of this population of *H. vulnerata*. We used a Mark-Recapture technique during 2017 and 2019 to estimate population parameters and note natural history information useful for the species conservation. The dispersion pattern, daily movement, and adult's longevity were consistent with the recorded values for wild populations of other *Hetaerina* species. The estimated mean population size in 2017 was lower than the one for 2019 (95%CI[ $N_{2017}$ ] = 28.0 – 39.6 individuals; 95%CI[ $N_{2019}$ ] = 121.27 – 168.55 individuals). This could probably be due to the seasonal difference in sampling periods for each year. There was a decline in both the survival and the adult's longevity from 2017 to 2019. One possible cause for this decline is the habitat modification by the park's management. This study suggests that the population of *H. vulnerata* at Fuentes Brotantes de Tlalpan National Park is in a similar condition to wild population of other *Hetaerina* species. This study also shows the importance of Natural Protected Areas within cities as preservation areas for insect species that are sensitive to urbanization.

# 1. INTRODUCCIÓN

A nivel mundial, menos de 1% de la superficie terrestre está cubierta por aguas continentales, siendo reconocidas como el hábitat más amenazado debido a los efectos de la antropización (Vörösmarty et al., 2010). A pesar de su escasez, los cuerpos de agua dulce albergan 9.5% de las especies animales conocidas en el mundo, de las cuales 60% son insectos (Balian et al., 2008). El orden Odonata (libélulas, *sensu lato*) es el segundo orden más grande de insectos estrictamente acuáticos, con alrededor de 6,286 especies a nivel mundial y 363 especies en México (Dijkstra et al., 2014; González-Soriano y Novelo-Gutiérrez, 2014; Paulson y González-Soriano, 2019; Schorr y Paulson, 2020). Los odonatos son afectados por los cambios en su hábitat provocados por la urbanización, por lo cual algunas de sus especies son consideradas indicadoras de perturbación (Oertli, 2008; Simaika y Samways, 2008; Villalobos-Jiménez et al., 2016).

*Hetaerina* (familia Calopterygidae) es un género de odonatos que requiere de cuerpos de agua lóticos para su reproducción (Johnson, 1961). *Hetaerina vulnerata* es una especie de amplia distribución en Norteamérica (Westfall y May, 1996). Aunque existen registros históricos de esta especie en la zona urbana de la Ciudad de México (Calvert, 1901), se pensaba desaparecida del área por la falta de registros en las décadas de 1990 y 2000, posiblemente debido a la desaparición o contaminación de su hábitat (Mendoza-Trejo y González-Soriano, 1999; González-Soriano, 2016). En 2016 se descubrió una población de esta especie en el Parque Nacional Fuentes Brotantes de Tlalpan (González-Soriano, 2016). Esta población se encuentra aislada de otras poblaciones (por ejemplo, en

Los Dínamos, Alcaldía La Magdalena Contreras; González-Soriano, com. pers.) por el ambiente urbano a su alrededor, lo cual la hace vulnerable a la desaparición.

La Ciudad de México ha sufrido grandes impactos en su hidrología a lo largo de su historia, donde actualmente los únicos dos ríos que corren a cielo abierto son el Río Magdalena y el Río de los Remedios, que se encuentran altamente contaminados (Sosa-Rodriguez, 2010). El arroyo que se encuentra dentro del Parque Nacional Fuentes Brotantes de Tlalpan es uno de los últimos hábitats lóticos en relativo buen estado de salud que se encuentran dentro del área urbana de la Ciudad de México. Además, debido a la alta demanda hídrica de la ciudad, la escasa agua del parque pudiera tener un grado de sobreexplotación por el abastecimiento de agua a colonias aledañas. Esta sobreexplotación pudiera ocasionar la desaparición de la corriente superficial de este cuerpo de agua y, con ello, la desaparición de esta población de libélulas. Es por esto que es necesario un programa de monitoreo que permita la detección oportuna de tendencias poblacionales de odonatos vulnerables a la urbanización.

Los estudios sobre dinámica poblacional han sido de gran relevancia para determinar el estado de las poblaciones silvestres de odonatos y tomar decisiones en cuanto a su conservación (Hannon y Hafernik, 2007; Watts et al., 2007; Cordero-Rivera, 2016; Xue et al., 2017). Conocer el estado poblacional de *H. vulnerata* en un cuerpo de agua urbano, además de indicar la condición actual de la población ante las constantes perturbaciones a su hábitat, puede proporcionar herramientas necesarias para su permanencia y conservación en la Ciudad de México.

## 2. ANTECEDENTES

### 2.1 Generalidades del Orden Odonata

El orden Odonata pertenece a la clase Insecta, que es el grupo más grande de seres vivos conocidos, con cerca de un millón de especies descritas (IUCN, 2019). Los odonatos son considerados dentro de los órdenes de insectos más antiguos, con fósiles de Zygoptera y Protanisoptera que datan de hace aproximadamente 250 millones de años, en el Pérmico Inferior (Corbet, 1999; Misof et al., 2014). Actualmente se conocen alrededor de 6,313 especies de odonatos en el mundo (Schorr y Paulson, 2020) y se calcula que pudieran existir alrededor de 7,000 especies a nivel mundial (Kalkman et al., 2008). Habitan en cuerpos de agua dulce tanto lénticos como lóticos y su distribución es cosmopolita, exceptuando los polos (Corbet, 1999). Algunas especies se han adaptado a aguas salobres y una menor proporción tienen larvas semiterrestres (Corbet, 1999). Los patrones de diversidad de odonatos están íntimamente ligados a patrones climatológicos, teniendo mayor riqueza en aquellas áreas con precipitaciones altas a lo largo del año (Suhling et al., 2015). Es por esto que las regiones biogeográficas con mayor riqueza de especies de odonatos son las Indo-Malaya y Neotropical con más de 1600 especies en cada región (Kalkman et al., 2008). En México se han registrado 363 especies de odonatos, de las cuales alrededor de 50 son endémicas (González-Soriano y Novelo-Gutiérrez, 2014; Paulson y González-Soriano, 2019). En la Ciudad de México se han registrado 43 especies de 27 géneros y siete familias, lo cual representa el 12% de las especies estimadas para el país (González-Soriano, 2016).

Los odonatos son insectos hemimetábolos, es decir, no poseen una fase pupal en su desarrollo postembrionario. Su etapa juvenil, llamada larva o náyade, es completamente acuática, permaneciendo sumergida en cuerpos de agua lénticos o lóticos durante toda esta fase (Corbet, 1999).

Por lo general, los adultos de Odonata se encuentran ausentes durante el invierno en las regiones templadas y frías. En algunas especies, las larvas de último estadio pasan por una diapausa durante las temperaturas más bajas, propiciando una emergencia sincronizada durante primavera (Suhling et al., 2015). Las larvas que pasan el invierno en estadios previos tienen una emergencia asincrónica, que se extiende a través del verano. Sin embargo, estos patrones no son fijos, y varían dependiendo de los cambios en temperatura entre años, latitudes y ecosistemas (Suhling et al., 2015).

Los adultos reproductivamente maduros se agrupan cerca de cuerpos de agua para el apareamiento y la oviposición. Los machos usualmente permanecen en los cuerpos de agua por mucho más tiempo, donde algunas especies compiten para defender sus territorios antes de la llegada de las hembras, los cuales por lo general presentan sitios óptimos para la oviposición. Las hembras, por otro lado, visitan el área de manera más intermitente una vez que han madurado un paquete de huevos, para seleccionar machos con los cuales copularán antes de la oviposición (Corbet, 1999). Estos comportamientos diferenciales pueden llevar a un sesgo en la proporción sexual con más machos en los sitios de reproducción (proporción sexual operacional), lo cual no necesariamente implica una proporción sexual primaria distinta a 1:1 (Corbet, 1999).

Los odonatos son depredadores generalistas durante todas sus etapas de vida que se alimentan de presas vivas. La dieta de las náyades se compone por larvas de invertebrados

hasta renacuajos y peces pequeños, como ocurre con aquellas de mayor tamaño, así como de invertebrados terrestres durante la etapa adulta (Suhling et al., 2015).

## **2.2 Ecología y conservación de Odonata**

Los odonatos son considerados indicadores de calidad de agua e integridad ecológica (Oertli, 2008; Simaika y Samways, 2008) e indicadores tempranos de cambio climático (Hassall y Thompson, 2008; Bush et al., 2013; Hassall, 2015). También son importantes reguladores de poblaciones de insectos, algunos de los cuales son vectores de enfermedades para los seres humanos como los mosquitos (Sebastian et al., 1990; Corbet, 2000). Tienen un nivel de riesgo muy bajo comparado con otros taxones evaluados por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), estimándose que aproximadamente 10% de las especies se encuentran amenazadas a nivel mundial (Clausnitzer et al., 2009). Sin embargo, los odonatos son especialmente sensibles a los efectos de la urbanización, principalmente a la pérdida de vegetación (Samways et al., 2011; Villalobos-Jiménez et al., 2016).

Los efectos de la urbanización en odonatos varían dependiendo de las características propias tanto de las especies como de los ecosistemas dulceacuícolas urbanos (Villalobos-Jiménez et al., 2016). En general, la fragmentación de hábitats y la contaminación provocada por la urbanización conlleva a la reducción de la diversidad de odonatos (Villalobos-Jiménez et al., 2016). Además de esto, la presencia de “trampas ecológicas” (señales ambientales que son detectadas como indicadores de un hábitat con buena calidad cuando no lo es) afecta negativamente a las poblaciones de odonatos en ambientes urbanos. Un ejemplo de estas “trampas” es la luz polarizada reflejada por automóviles, la cual es

similar a la de los cuerpos de agua, y que ha llevado a especies como *Pantala flavescens* a preferir áreas de estacionamiento y ovipositar sobre la superficie de automóviles (Villalobos-Jiménez et al., 2016). Sin embargo, la presencia de cuerpos de agua con vegetación nativa en áreas urbanas aumenta la conectividad paisajística y pueden funcionar como refugios para los odonatos (Goertzen y Suhling, 2015, 2019; Villalobos-Jiménez et al., 2016).

### **2.3 Estudios sobre ecología poblacional en Odonata**

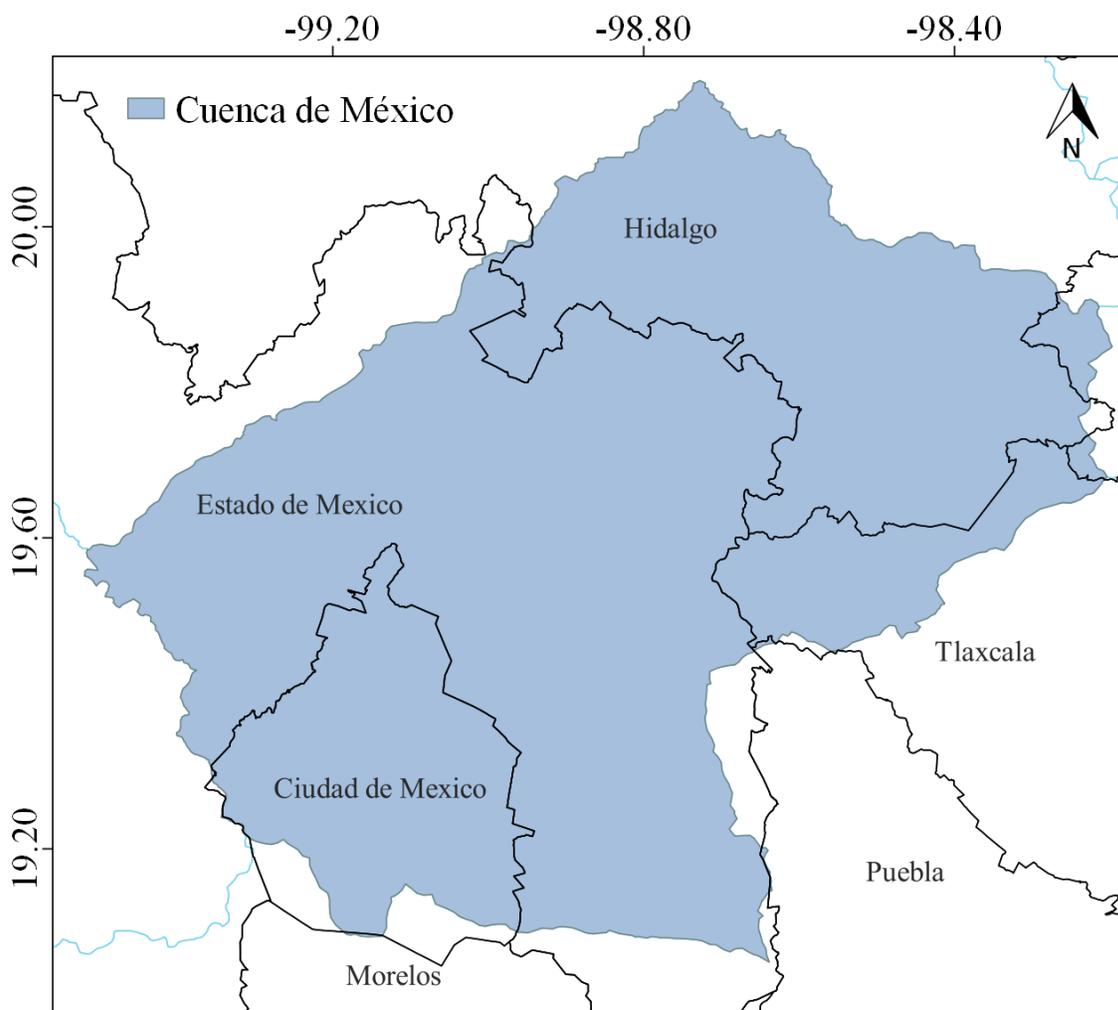
Estimar el tamaño real de las poblaciones de especies silvestres ha sido una de las preguntas de investigación más frecuentes en la historia de la ecología. Los odonatos han sido usados como organismos modelo para el desarrollo de métodos estadísticos de análisis demográficos. Por ejemplo, Manly y Parr (1968) desarrollaron un método de análisis de datos de marcaje-recaptura que toma en cuenta la variabilidad en la supervivencia diaria, y Van Noordwijk (1978) desarrolló un método de regresión para analizar datos de marcaje-recaptura. No obstante, fue hasta la segunda mitad del siglo XX que se popularizaron los estudios demográficos en Odonata, debido al desarrollo de métodos de marcaje que permitieron el reconocimiento de individuos (Cordero-Rivera y Stoks, 2008). La familia Calopterygidae ha sido una de las más estudiadas utilizando el marcaje, primordialmente para conocer su comportamiento sexual (e. g. Johnson, 1961; Alcock, 1982; Eberhard, 1986; Contreras-Garduño et al., 2009; Peixoto et al., 2009). El método de Marcaje-Recaptura (MR) ha sido ampliamente utilizado en la odonatología (Cordero-Rivera y Stoks, 2008). Este método se ha utilizado para realizar estimaciones estadísticas de tamaño poblacional, proporción sexual, tasa de supervivencia y longevidad del adulto de varias

familias de odonatos (Aeshnidae, Cordulidae, Libellulidae, Calopterygidae, Gomphidae, Platycnemidae, Coenagrionidae, Lestidae, Platystictidae), aunque, en mayor medida, se han utilizado para el estudio de comportamiento (Cordero-Rivera y Stoks, 2008). En el caso de la familia Calopterygidae, se ha usado el método MR en estudios sobre comportamiento y evolución (e. g. *Hetaerina americana*, Serrano-Meneses et al., 2007; Bello-Bedoy et al., 2015), experimentales (e. g. *Calopteryx aequabilis*, Conrad y Herman, 1987; *H. americana*, González-Tokman et al., 2012, 2013) y de estimación de parámetros poblacionales (e. g. *Calopteryx cornelia*, Higashi y Uéda, 1982; *Calopteryx haemorrhoidalis*, *C. virgo*, *C. xanthostoma*, Cordero, 1989; *Hetaerina cruentata*, Córdoba-Aguilar, 1994; *Calopteryx japonica*, Watanabe et al., 1998; *Hetaerina aurora*, *H. fuscoguttata*, Gabela-Flores et al., 2019).

## **2.4 El manejo de aguas en la Ciudad de México**

La Cuenca de México es una región que se encuentra ubicada entre la Ciudad de México, y los estados de Estado de México, Hidalgo, Tlaxcala y, en menor extensión, Puebla (Fig. 1). Esta cuenca es endorreica y hasta la llegada de los españoles en el siglo XVI poseía cinco grandes lagos interconectados: Zumpango, Xaltocan, Texcoco, Xochimilco y Chalco. Durante la época prehispánica la cuenca presencié modificaciones antropogénicas por las culturas propias de la región como las chinampas, que se utilizaron como técnica agrícola para su sustento; las calzadas, que facilitaban el transporte entre Tenochtitlan y otras islas dentro del lago y la zona terrestre externa; acueductos, para abastecer de agua dulce a Tenochtitlán; y el albarradón de Nezahualcóyotl, que fue un

dique construido para disminuir el impacto de inundaciones y separar el agua dulce del agua salobre del Lago de Texcoco (Sosa-Rodriguez, 2010).



**Figura 1.** Localización de la Cuenca de México

Sin embargo, las mayores modificaciones que sufrió esta cuenca fueron a partir de la colonización española. Debido a las constantes inundaciones que presenciaba la capital de Nueva España, posterior a la destrucción de la infraestructura hidrológica prehispánica, y de que las aguas residuales vertidas en los mismos lagos se convirtieron en un problema

de salud, durante el siglo XVII las autoridades coloniales decidieron iniciar un proceso de drenado de lagos y canales. Esto continuó durante el Porfiriato con la construcción de infraestructura hidráulica como el Gran Canal de Desagüe, un canal abierto de 50km de longitud para dirigir el agua residual de la Ciudad de México a los ríos Tula y Pánuco, y la continua extracción de agua de lagos y ríos con el propósito de secarlos por las fuertes inundaciones que aún seguían afectando la ciudad.

Actualmente, la demanda hídrica sobre el acuífero es alta debido a la extracción para consumo humano que supera su tasa de recarga natural y a que los asentamientos ilegales alrededor de la ciudad afectan a las zonas naturales de recarga del acuífero (Sosa-Rodríguez, 2010). Además de esto, los cuerpos de agua superficiales se encuentran, por lo general, en grave deterioro por contaminación o han sido entubados, reduciendo su disponibilidad a la flora y fauna nativa (Mazari Hiriart y Zambrano González, 2016).

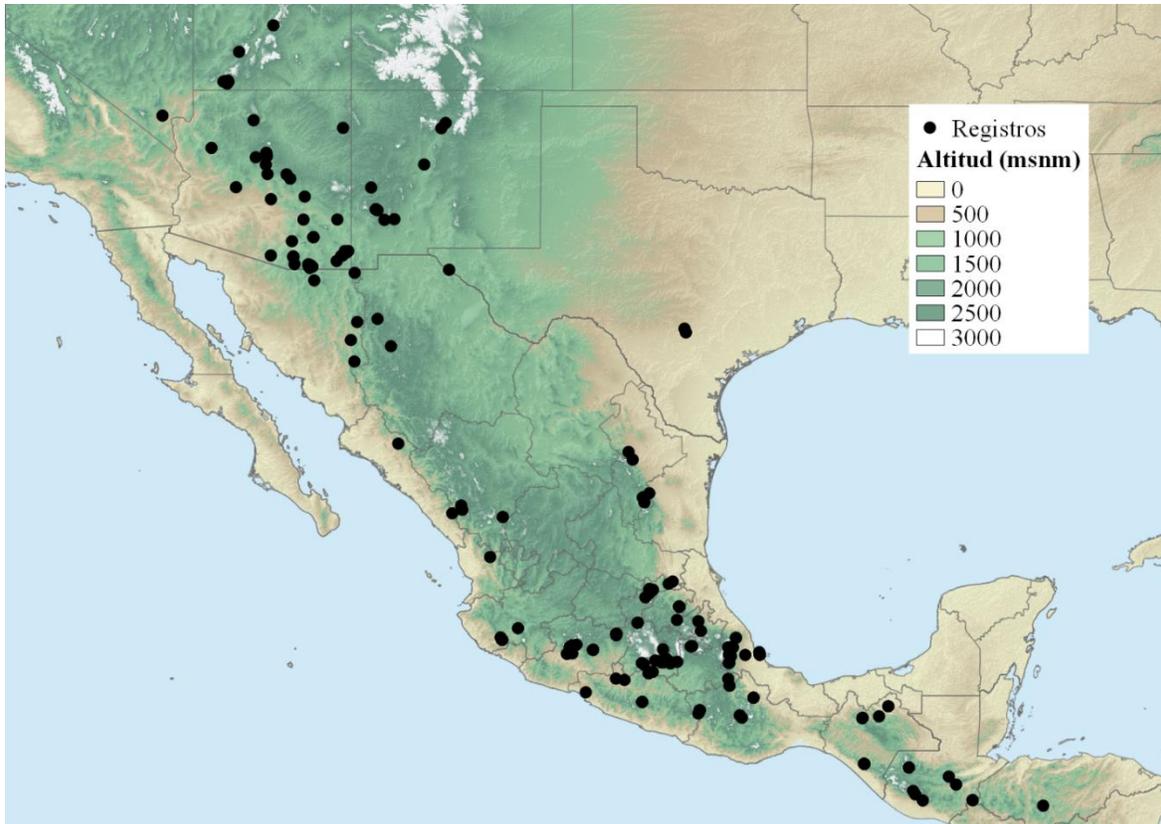
## **2.5 Familia Calopterygidae y el género *Hetaerina***

La familia Calopterygidae (Zygoptera) tiene una distribución mundial amplia. Se caracteriza por no poseer alas pecioladas, tener una gran cantidad de venas antenodales transversales (más de 5, llegando a cerca de 30) y porque en una gran cantidad de especies los machos presentan pigmentación llamativa en sus alas (Westfall y May, 1996; Garrison et al., 2010). El género *Hetaerina*, llamados comúnmente “caballitos escarlata”, es un género exclusivamente neotropical que se caracteriza porque los machos poseen una mancha basal roja en sus alas. Existen más de 30 especies del género distribuidas en el continente americano, de las cuales, 10 especies se encuentran en México (Garrison, 1990; González-Soriano y Novelo-Gutiérrez, 2014). Las especies de este género se encuentran en

cuerpos de agua lóticos y su oviposición es endofítica generalmente en vegetación sumergida (Johnson, 1961). El género *Hetaerina* ha sido objeto de estudios diversos, como sobre su fisiología (e.g. Álvarez et al., 2013; Rivas et al., 2016), demografía (e. g. Córdoba-Aguilar, 1994; Gabela-Flores et al., 2019), y primordialmente comportamiento y selección sexual (e. g. Johnson, 1961; Alcock, 1982, 1987; Grether, 1996; Serrano-Meneses et al., 2007; Vega-Sánchez et al., 2011, 2013; Munguía-Steyer et al., 2016).

### ***2.5.1 Hetaerina vulnerata***

*Hetaerina vulnerata* Hagen in Selys, 1853, es llamado “caballito escarlata de montaña” (en inglés “canyon rubyspot”). A diferencia de otros miembros del mismo género, se encuentra en lugares de elevación por encima de 1200 msnm, siendo una de las tres especies de *Hetaerina* en México que puede habitar en lugares con altitudes mayores a 2,000 msnm (además de *H. rudis* y *H. cruentata*) (Upton et al., 2007; Escoto-Moreno et al., 2017). Esta especie habita en cuerpos de agua lóticos con una alta oxigenación y presencia de vegetación ribereña y sumergida para la oviposición (Williamson, 1923; Johnson, 1961; García-García et al., 2017). *Hetaerina vulnerata* tiene una distribución amplia en Norteamérica y parte de Centroamérica (Fig. 2).



**Figura 2.** Registros históricos de *Hetaerina vulnerata* (datos de la Colección Nacional de Insectos; Odonata Central; Global Biodiversity Information Facility; Upson et al., 2007; Córdoba-Aguilar et al., 2009; Smith-Gómez, 2013; Dunkle, 2014; Munguía-Steyer et al., 2016; Tirado-Hernández, 2016).

Esta especie tiene una distribución amplia en el territorio nacional y no se encuentra en ninguna categoría de amenaza según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, Paulson, 2017). Aunque existían registros históricos en la ciudad, esta especie se creía desaparecida en zona urbana de la Ciudad de México por su ausencia en los muestreos en el área (Calvert, 1901; Mendoza-Trejo y González-Soriano, 1999). Mendoza-Trejo y González-Soriano (1999) explicaron que su ausencia posiblemente se había debido a la desaparición de cuerpos de agua corriente superficiales de la zona o a la contaminación

de los cuerpos de agua requeridos por esta especie. Sin embargo, recientemente se descubrió una población pequeña y aislada de dicha especie en el Parque Nacional Fuentes Brotantes de Tlalpan (González-Soriano, 2016). Tomando en cuenta que las especies de Zygoptera por lo general tienen una baja capacidad de dispersión (Corbet, 1999), es posible que esta población de *H. vulnerata* se haya encontrado en este parque desde antes del crecimiento de la ciudad a su alrededor. Este es uno de los pocos lugares de la ciudad con un arroyo en relativo buen estado de salud y que mantiene al único representante de la familia Calopterygidae que se encuentra actualmente en la zona urbana de la Ciudad de México.

### 3. OBJETIVOS

#### 3.1 Objetivo general

Conocer la dinámica poblacional e historia natural de *Hetaerina vulnerata* en el Parque Nacional Fuentes Brotantes de Tlalpan mediante la estimación de parámetros poblacionales por marcaje-recaptura.

#### 3.2 Objetivos específicos

1. Describir detalles de historia natural de *H. vulnerata* que sean útiles para su conservación *in situ*.
2. Calcular el patrón de dispersión de *H. vulnerata* a través del Índice de Morisita y el Índice de agregación de Lloyd.
3. Calcular el movimiento diario de los individuos de *H. vulnerata* con el método sugerido por Scott.
4. Estimar el tamaño de esta población de *H. vulnerata* por marcaje-recaptura, utilizando el modelo Cormack-Jolly-Seber para capturas.
5. Calcular la longevidad del adulto de *H. vulnerata* con el método sugerido por Cook et al. a través de la estimación de supervivencia del modelo Cormack-Jolly-Seber.

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1 Área de estudio

El Parque Nacional Fuentes Brotantes de Tlalpan (de aquí en adelante PNFb) se encuentra entre las coordenadas geográficas 19° 17' 21.15" N, 99 ° 10' 31.88" W y 19° 16' 53.26" N, 99° 11' 3.14" W, dentro de la Alcaldía Tlalpan al sur de la Ciudad de México (Fig. 3).

El área de estudio se encuentra en la provincia fisiográfica Eje Neovolcánico y en la subprovincia de Lagos y Volcanes de Anáhuac, la cual se caracteriza por una masa de rocas volcánicas acumuladas desde la Era Cenozoica. El sistema de topofomas es llanura de vaso lacustre (INEGI, 2000b). El tipo de roca que caracteriza al área de estudio es volcanoclástica. Esta roca es de origen ígneo extrusivo de la era Cenozoica y sistema Neógeno (INEGI, 1998). El tipo de suelo del área de estudio es Faeozem háplico de textura media (Hh/2). El Feozem háplico de textura media es un suelo de fertilidad moderada, que tolera el exceso de agua y que contiene menos de 35% de arcilla y menos del 65% de arena (INEGI, 2007).

La vegetación del área original es matorral xerófilo, pero fue reforestada principalmente con eucalipto (*Eucalyptus globulus*), además de fresno (*Fraxinus* sp), cedro (*Cupressus* sp), tepozán (*Buddleja cordata*) y ahuehuete (*Taxodium mucronatum*). El área de estudio tiene un tipo de clima C(w1)(w) (sensu García, 1987). Este tipo de clima se caracteriza por ser templado subhúmedo, con temperatura media anual entre 12° C y 18° C, con un índice de humedad P/T entre 43.2 y 55. Las temperaturas del mes más frío se encuentran entre -3° C y 18° C, mientras que la temperatura del mes más cálido se

encuentra debajo de 22° C. Tiene régimen de lluvia de verano (mayo-octubre), con menos de 5% de lluvia invernal y con menos de 40mm de lluvia en el mes más seco (INEGI, 2000a). La región hidrológica a la que pertenece el área de estudio es el Río Pánuco, en la cuenca Río Moctezuma, subcuenca Pachuca-Ciudad de México (CNA, 1998; CONABIO, 1998; CONAGUA, 2007).

EL PNFB fue declarado Parque Nacional en 1936 (Diario Oficial de la Federación, 1936), con un territorio de 129 ha. Sin embargo, debido a asentamientos irregulares en el lugar, actualmente cuenta sólo con 17.2 ha, 87% menos del territorio originalmente decretado (Gómez Flores, 2016). También, parte del agua de este parque es canalizada a través del pozo “Fuentes Brotantes” para abastecer a colonias aledañas.

El arroyo presente dentro del parque se extiende por alrededor de 800 m en dirección suroeste-noreste y cumple las características que Williamson (1923) describe como el hábitat de *Hetaerina*: “La corriente es angosta, de dos a seis pies de ancho, con pequeñas caídas, varias ondulaciones y charcas tranquilas. Usualmente en bosques o matorrales, con arbustos sobresaliendo encima del agua. [...] La corriente tendrá cualquier parte de su curso alternado entre sol y sombra, y las ondulaciones reciben generalmente más sol que las charcas. En tal ondulación soleada y cauces adyacentes de la corriente, descansando en hojas o ramas de arbustos sobre el agua o en vegetación acuática, y revoloteando de una percha a otra, *Hetaerina*, hasta lo que hemos podido observar, pasa su vida adulta”.

Además de *H. vulnerata*, en el PNFB, también se encontraron otras nueve especies de libélulas en el área de estudio, cuatro de las cuales se pueden considerar residentes del área (Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Especies de Odonata encontradas en el Parque Nacional Fuentes Brotantes de Tlalpan. RV: registro visual. Fotografías en Apéndice 1.

<b>Suborden</b>	<b>Familia</b>	<b>Especie</b>	<b>Encuentros</b>
Zygoptera	Calopterygidae	<i>Hetaerina vulnerata</i>	Residente
	Lestidae	<i>Lestes alacer</i>	2 (2019)
	Coenagrionidae	<i>Enallagma praevarum</i>	2 (2017, 2019)
		<i>Ischnura denticollis</i>	Residente en 2019
Anisoptera	Aeshnidae	<i>Rhionaeschna multicolor</i>	Residente
	Libellulidae	<i>Erythemis vesiculosa</i>	1 (2017, RV)
		<i>Macrothemis pseudimitans</i>	1 (2017, RV)
		<i>Orthemis discolor</i>	Residente (RV)
		<i>Sympetrum illotum</i>	Residente
	Cordulegastridae	<i>Cordulegaster diadema</i>	1 (2017)

## 4.2 Obtención de datos de campo

Se realizaron visitas prospectivas al sitio para determinar áreas de mayor probabilidad de captura antes del muestreo. Se ubicaron 139 parcelas de 3 m × 3 m repartidas entre los 100 a 500 m del arroyo en dirección a la corriente (Fig. 3), cubriendo 1,251 m<sup>2</sup> a lo largo de 186 m.



**Figura 3.** Localización del Parque Nacional Fuentes Brotantes de Tlalpan.

El primer muestreo de Marcaje-Recaptura (MR) se realizó del 11 de septiembre al 5 de noviembre de 2017 (26 días muestreados en 56 días desde el primero hasta el último día de muestreo) y el segundo del 13 de mayo al 24 de junio de 2019 (14 días muestreados en 43 días desde el primero hasta el último día de muestreo). Se utilizaron redes aéreas para capturar individuos adultos en las parcelas asignadas, evitando capturar individuos tenerales (adultos recién emergidos). Se realizaron recorridos entre las 10:00 h y las 15:00 h. Los individuos fueron marcados con un marcador de tinta negra indeleble a prueba de

agua y de punta de fieltro (Pilot ® Super Color Marker Pen Extra Fine) anotando un identificador numérico único en el ala posterior izquierda (Fig. 4).



**Figura 4.** Individuo macho marcado durante el muestreo.

Para cada individuo se registró el sexo, longitud corporal (incluyendo de la cabeza a apéndices caudales), longitud del ala posterior izquierda, altura de percha, hora de captura y estado de madurez. Se consideró como adultos maduros a los individuos que poseían una coloración completa del tórax y ojos oscuros, y adultos juveniles cuando los colores del tórax no estaban completamente definidos y los ojos presentaban una coloración más clara (Fig. 5) (Córdoba-Aguilar, 1994). Debido a que una vez que los adultos endurecen su exoesqueleto después de emerger, su tamaño no cambia, se tomaron medidas morfológicas sólo una vez. Estas medidas fueron tomadas utilizando un vernier de precisión milimétrica.

Las marcas eran claramente visibles, por lo cual rara vez se requirió atrapar una segunda vez a los individuos para reconocer la marca en la recaptura. Estas actividades de muestreo se realizaron bajo un permiso de colecta científica autorizado por SEMARNAT (Oficio No SGPA/DGVS/5272/19).



**Figura 5.** Diferencias en coloración en adultos maduros y juveniles de *H. vulnerata*. A) Macho maduro; B) Macho juvenil; C) Hembra madura; D) Hembra juvenil.

### 4.3 Análisis de datos

#### 4.3.1 Patrón de dispersión

Para conocer el patrón de dispersión de la población se utilizaron dos índices: el índice de Morisita y el índice de Lloyd. El índice de Morisita ( $I_\delta$ ) (1959), que se calcula mediante la expresión:

$$I_\delta = q \sum_{i=1}^q \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

donde  $q$  es el número de parcelas muestreadas,  $n$  es el número de individuos en la  $i$ -ésima parcela ( $i = 1, 2, 3, \dots, q$ ) y  $N$  es el número total de individuos en toda la muestra.

Para determinar si los resultados de  $I_\delta$  son significativos, se obtiene el valor de  $F_0$  mediante:

$$F_0 = \frac{I_\delta(N - 1) + q - N}{q - 1}$$

Posteriormente, el valor  $F_0$  se compara con el valor de  $F$  de tablas, con una significancia de 0.05. Si el valor de  $F_0$  es mayor al de  $F$  de tablas, los resultados se deben al azar.

El índice de agregación de Lloyd ( $m^*$ ) (1967) se calcula mediante:

$$m^* = m + \left( \left[ \frac{V_n}{m} \right] - 1 \right)$$

donde  $m$  es la densidad promedio por parcela, obtenida mediante:

$$m = \sum \frac{n_i}{T}$$

donde  $n$  es el número de individuos en la  $i$ -ésima parcela y  $T$  es el número total de parcelas.

$V_n$  representa la varianza en la densidad entre parcelas, obtenida como:

$$V_n = \frac{\sum n_i^2}{T} - m^2$$

En ambos índices, los valores menores a la unidad indican una distribución uniforme, iguales a la unidad una distribución aleatoria y mayores a la unidad una distribución agregada. A diferencia del índice de Morisita, el índice de Lloyd carece de una prueba estadística.

### **4.3.2 Movimiento diario**

Se utilizó la metodología de Scott (1973, 1975) para analizar los movimientos individuales (velocidad mínima,  $v$ ) tomando en cuenta las distancias en línea recta entre puntos de captura ( $d_i$ ) y la cantidad de días entre puntos ( $t_i$ ), según la siguiente ecuación:

$$v_i = d_i/t_i$$

Además, se calculó la velocidad total ( $V$ ) de la siguiente manera:

$$V = \frac{\sum d_i}{\sum t_i} = D/T$$

y el rango mínimo ( $R$ ), el cual es la distancia entre los puntos más lejanos de captura. De los valores individuales de  $V$ ,  $D$ ,  $T$  y  $R$  se estiman los valores medios de la muestra.

Se clasificaron los movimientos de la siguiente manera: corriente arriba cuando eran dirigidos en dirección opuesta a la corriente (suroeste), corriente abajo en dirección a la corriente (noreste), y estacionario cuando se mantenían en la misma posición de la corriente. Sólo se tomaron en cuenta machos con recapturas para el análisis de movimiento de 2017 ya que ninguna hembra se recapturó durante ese año.

### **4.3.3 Tamaño poblacional y longevidad**

Para estimar los parámetros poblacionales se utilizó la metodología de MR, con al menos 45 días de muestreo como es sugerido por Cordero-Rivera y Stoks (2008) para Calopterygidae. Así, los organismos recapturados se tomaron en cuenta para la recopilación de historias de captura necesarias para el análisis. Para estimar el tamaño poblacional se utilizó el modelo de Cormack-Jolly-Seber (CJS) para capturas vivas (Cormack, 1964; Jolly, 1965; Seber, 1965) en el programa MARK (White y Burnham, 1999).

Los supuestos del modelo CJS son: las marcas no se pierden y son leídas correctamente, tanto la probabilidad de recaptura ( $p$ ) como la probabilidad de supervivencia aparente ( $\varphi$ ) son homogéneas entre individuos, y el muestreo es instantáneo con respecto al tiempo transcurrido entre muestreos. Para mitigar posibles sesgos en las probabilidades  $p$  y  $\varphi$  se incluyeron covariables en los modelos que posiblemente influyen en la heterogeneidad en Odonata (Cordero-Rivera y Stoks, 2008). Sin embargo, el último supuesto no fue cumplido estrictamente en el diseño de muestreo, teniendo 5 horas de muestreo que en algunos casos sólo fueron separados por 24 horas. Aunque esto no difiere con diseños de estudios previos (e. g. Córdoba-Aguilar, 1994; Serrano-Meneses et al., 2007; González-Tokman et al., 2012; Bello-Bedoy et al., 2015) es posible que se produzcan sesgos en las estimaciones de las probabilidades  $p$  y  $\varphi$ .

Se relacionaron dos covariables con la probabilidad de supervivencia aparente ( $\varphi$ ): longitud corporal y longitud de ala posterior izquierda. La probabilidad de supervivencia es aparente ya que no es posible para el modelo distinguir entre mortalidad y migración. Del mismo modo, se relacionaron dos covariables con la probabilidad de recaptura ( $p$ ): sexo y altura mediana de percha (machos de *Hetaerina* tienden a perchar cerca del nivel del suelo, Johnson, 1961; Alcock, 1982; Eberhard, 1986). Debido a que en el muestreo del 2017 no se capturaron individuos juveniles y en el muestreo del 2019 sólo se recapturaron dos de 13 individuos juveniles, la edad no se incluyó como covariable en el diseño de modelos para la estimación de tamaño poblacional. De esta manera, se definieron 17 modelos en MARK y fueron evaluados a través del Criterio de Información Akaike (AIC) para seleccionar el mejor modelo (Anderson et al., 1994).

Utilizando los valores estimados de  $p$  obtenidos con MARK, se estimó el tamaño poblacional a través de la siguiente ecuación:

$$\hat{N}_t = \hat{p}_t / n_t$$

donde  $\hat{N}_t$  es la población estimada,  $n_t$  son las capturas y  $p_t$  es la probabilidad de recaptura en el  $t$ -ésimo día de muestreo. El error estándar se calculó de la siguiente manera:

$$\sigma_{N_t} = n_t \sigma_{p_t} / p_t^2$$

donde  $\sigma_{p_t}$  es el error estándar estimado para la probabilidad de recaptura en el  $t$ -ésimo día de muestreo. Se utilizaron Intervalos de Confianza al 95% (IC95%) del tamaño poblacional ( $N_t$ ) basado en la distribución log-normal:

$$IC95\%(N_t) = \left[ \hat{N}_t / C, C \hat{N}_t \right]$$

donde:

$$C = e^{Z_{0.05}/2\sigma_{\log \hat{N}_t}}$$

$$\sigma_{\log \hat{N}_t} = \sqrt{\log \left( 1 + \sigma_{\hat{N}_t}^2 / \hat{N}_t^2 \right)}$$

Para estimar la longevidad del adulto se utilizó el método sugerido por Cook et al. (1967) tomando en cuenta la tasa de supervivencia diaria promedio ( $\bar{\varphi}$ ):

$$longevidad\ esperada = \frac{-1}{\ln(\bar{\varphi})}$$

con varianza:

$$\sigma_{longevidad}^2 = error\ estándar(\hat{\varphi})^2 \left( \frac{1}{\hat{\varphi} \ln^2 \hat{\varphi}} \right)^2$$

## 5. RESULTADOS

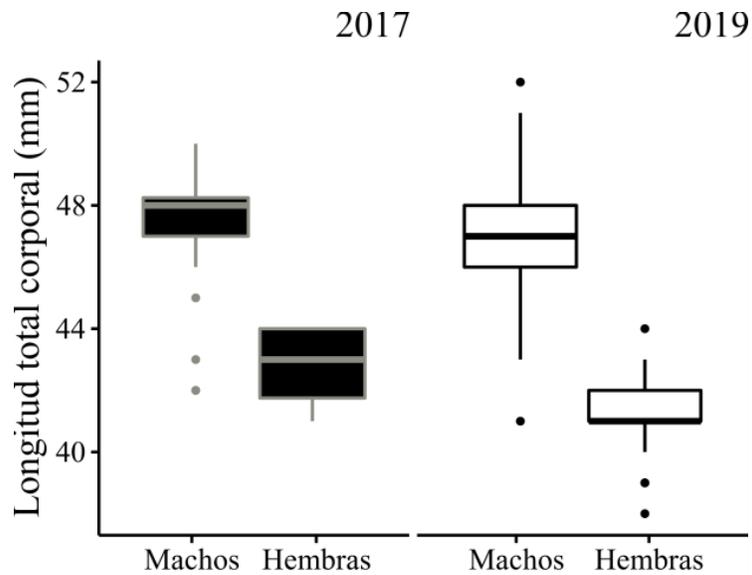
### 5.1 Historia natural de *Hetaerina vulnerata*

#### 5.1.1 Capturas y morfología

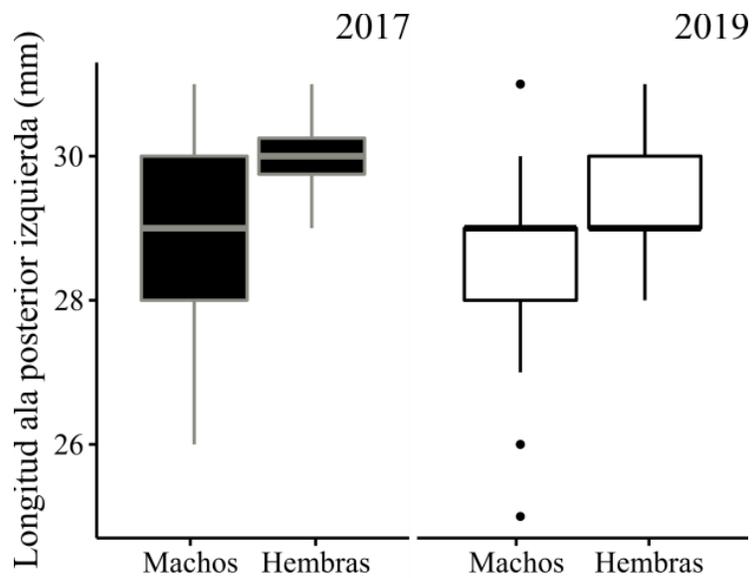
Durante el muestreo del 2017 se capturaron 68 individuos adultos maduros de *H. vulnerata*, de los cuales 64 fueron machos y cuatro hembras (proporción sexual de 16:1), con un porcentaje de individuos recapturados del 80.9%. No se recapturaron hembras. Durante el muestreo del 2019 se capturaron 330 individuos, de los cuales 294 fueron machos y 36 hembras (proporción sexual de 49:6) con un porcentaje de individuos recapturados de 56.3%. Únicamente se recapturó una hembra. Se capturaron 13 individuos juveniles durante este muestreo (cuatro hembras y nueve machos) de los cuales sólo se recapturaron dos machos.

La longitud total corporal promedio en el 2017 en hembras y machos fue de 47.27 mm  $\pm$  0.24 (rango 41 – 50 mm,  $n = 68$ ), mientras que en el 2019 la longitud total corporal promedio en hembras y machos fue de 46.51 mm  $\pm$  0.13 (rango 38 – 52 mm,  $n = 329$ ) (Fig. 6).

La longitud del ala posterior izquierda promedio en el 2017 en hembras y machos fue de 29.10 mm  $\pm$  0.13 (rango 26 – 31 mm,  $n = 68$ ), mientras que en el muestreo de 2019 la longitud del ala posterior izquierda promedio en hembras y machos fue de 28.82 mm  $\pm$  0.06 (rango 25 – 31 mm,  $n = 329$ ) (Fig. 7).



**Figura 6.** Comparación de longitud total corporal entre períodos de muestreo y sexos (diagramas de caja y bigotes). Las cajas oscuras representan las medidas del muestreo del 2017 y las claras del 2019.



**Figura 7.** Comparación de longitud de ala posterior izquierda entre períodos de muestreo y sexos (diagramas de caja y bigotes). Las cajas oscuras representan las medidas del muestreo del 2017 y las claras del 2019.

Las diferencias de las medidas corporales medias entre muestreos (para hembras y machos) fueron de menos de 1 mm, sin tener diferencias significativas ( $t = 0.61$ , g. l. = 191.96,  $P = 0.545$ ). Del mismo modo, no existieron diferencias significativas en la longitud de ala posterior izquierda entre machos y hembras durante el 2017 ( $t = 2.22$ , g. l. = 3.64,  $P = 0.097$ ), mientras que las diferencias de estas medidas sí fueron significativas en el 2019, siendo las alas de los machos 0.68 mm más grandes que las de las hembras ( $t = 4.35$ , g. l. = 47.48,  $P < 0.001$ ). Sin embargo, la diferencia en la longitud total corporal entre machos y hembras fue significativo, siendo los machos 4.81 mm (IC95% = 2.51 – 7.11 mm) más grandes que las hembras en 2017 ( $t = 6.21$ , g. l. = 3.43,  $P = 0.006$ ) y los machos 6.07 mm (5.61 – 6.52 mm) más grandes que las hembras en 2019 ( $t = 26.67$ , g. l. = 46.21,  $P < 0.001$ ).

### ***5.1.2 Comportamiento***

Los individuos de *H. vulnerata* se encontraron generalmente en perchas bien iluminadas, incluso cuando el área general se encontraba sombreada, con sus territorios moviéndose a lo largo del día de acuerdo con la posición del sol. Se observó que al momento de disminuir la luminosidad por presencia de nubes los individuos dejaban sus perchas bajas y perchaban sobre los árboles, por encima de los 2 m, y viceversa, al despejarse el cielo los individuos volvían a perchas cercanas a la corriente. También se observó que cuando un macho resultaba perdedor en las contiendas con otros machos, éste posteriormente perchaba en lo alto (> 250 cm). Se registraron tres individuos tenerales

hembras el 2019 entre las 10:30 y 14:00 h, encontrándose cerca del flujo del arroyo sobre pasto y restos vegetales entre los 15 y 120 cm de altura. No se registraron tenerales durante el muestreo de 2017.

Durante el 2017 únicamente se registraron seis tándems, cuatro de dichas ocasiones se capturó a la hembra por primera y única ocasión. Estos eventos ocurrieron entre las 12:00 y 13:30 h, con alturas de percha entre 0 y 50 cm usando como perchas berraza (*Apium nodiflorum*), chilillo rojo (*Persicaria punctata*), floripondio (*Brugmansia sp*), roca y suelo. No se registró oviposición en ninguna ocasión durante el muestreo de 2017 y sólo una única cópula de una hembra sin marcar (14-septiembre-2017, 12:05 h). Por otro lado, en el 2019 se registraron 32 tándems, que ocurrieron entre las 12:00 y 15:00 h, con alturas de percha entre 0 y 82 cm usando como perchas *Apium nodiflorum*, restos vegetales, pasto (*Poaceae*), rocas y suelo.

De las hembras registradas en tándem durante el 2019, tres de ellas se registraron con dos machos diferentes y una de ellas con tres machos diferentes cada una en distintos momentos del mismo día. Mientras, los machos registrados en tándem únicamente se registraron con una sola hembra cada uno. Se registraron tres cópulas de las que no se observó oviposición posterior y ocurrieron a las 10:42 y 13:46 h el 17-mayo-2019 y a las 13:56 h el 18-junio-2019, con alturas de percha entre los 4 y 31 cm usando restos vegetales y *Apium nodiflorum* como percha. Se registró oviposición en tres ocasiones entre las 13:00 y 15:00 h, en una de las cuales se logró dar seguimiento a una hembra no marcada durante al menos una hora sumergida bajo la corriente (se sumergió a las 13:15 h del 18-junio-2019) (Fig. 8).



**Figura 8.** Hembra de *H. vulnerata* ovipositando sumergida bajo el agua.

En estos tres eventos de oviposición, en ninguna ocasión se observó a la pareja en tándem en la misma parcela previamente, por lo que muy probablemente se habrían apareado en otra parcela. En dos de estos eventos los machos permanecieron perchados cerca de donde se encontraba la hembra ovipositando, en aparente resguardo de la hembra. Estos tres eventos de oviposición endofítica se dieron en las raíces de una planta acuática exótica (*Apium nodiflorum*) en una posición relativamente superficial (aprox. a 5 cm bajo el agua) y en dos zonas del arroyo con corriente no estancada y poco profunda (Fig. 9).



**Figura 9.** Sitios de oviposición de hembras de *H. vulnerata*. Izquierda: lugar de oviposición sobre *A. nodiflorum*. Derecha: área general.

Durante el 2017, la altura media de las perchas utilizadas fue de  $36.41 \pm 2.14$  (rango 0 – 230 cm), con una mediana de 20 cm, encontrándose el 90% de los datos entre los 0 y 100 cm de altura. La percha con mayor porcentaje en las capturas fue la vegetación (49.3% de las perchas), seguido por rocas dentro o contiguas a la corriente (26.4%), restos vegetales (14.6%), suelo desnudo (6.6%) y estructuras antropogénicas (3.1%) (Cuadro 2). Las especies vegetales que tuvieron el mayor porcentaje fueron la berraza (*Apium nodiflorum*) con 17.22% de las perchas totales, chilillo rojo (*Persicaria punctata*) y hoja elegante (*Xanthosoma robustum*) ambos con 6.6%, pasto (familia Poaceae) con 6.1% y junco (*Typha latifolia*) con 5.2% de las perchas. *Apium nodiflorum* es una especie introducida al país. El resto de las especies (12) tuvieron cada una menos del 2% de las perchas totales. De los restos vegetales el material leñoso tuvo el mayor porcentaje con 12.7%, mientras que la hojarasca únicamente tuvo un 1.9%. Dentro de las estructuras antropogénicas, los tabiques construidos para detener la velocidad de la corriente tuvieron

el mayor porcentaje, con 1.4%, mientras que el resto tuvieron valores  $\leq 1\%$  (poste y basura).

**Cuadro 2.** Porcentajes de perchas utilizadas por *H. vulnerata* en el 2017.

<b>Categoría</b>	<b>Porcentaje</b>	<b>Subcategoría</b>	<b>Porcentaje</b>
Vegetación	49.29%	<i>Apium nodiflorum</i>	17.22%
		<i>Persicaria punctata</i>	6.60%
		<i>Xanthosoma robustum</i>	6.60%
		Poaceae	6.13%
		<i>Typha latifolia</i>	5.19%
		<i>Brugmansia sp</i>	1.65%
		<i>Abutilon pictum</i>	0.94%
		<i>Eucalyptus globulus</i>	0.94%
		<i>Buddleja cordata</i>	0.71%
		<i>Cortaderia selloana</i>	0.71%
		<i>Rumex obtusifolius</i>	0.71%
		Asteraceae	0.47%
		<i>Liquidambar styraciflua</i>	0.47%
		<i>Jaegeria bellidiflora</i>	0.24%
		<i>Ligustrum lucidum</i>	0.24%
<i>Persicaria amphibia</i>	0.24%		
<i>Prunus serotina</i>	0.24%		
Roca	26.42%	-	26.42%
Restos Vegetales	14.62%	Material Leñoso	12.74%
		Hojarasca	1.89%
Suelo	6.60%	-	6.60%
Estructura Antropogénica	3.07%	Tabique	1.42%
		Poste Caído	0.94%
		Basura	0.71%
<b>Total</b>	<b>100.00%</b>		<b>100.00%</b>

La altura media de las perchas utilizadas por la especie durante el 2019 fue de 64.6  $\pm$  2.81 (rango = 0 – 350 cm), con una mediana de 46.5 cm, encontrándose el 90% de los datos entre los 0 y 177 cm de altura. La percha con mayor porcentaje de capturas fue la

vegetación (76.6% de las perchas), seguido por rocas dentro o contiguas a la corriente (12.6%), restos vegetales (8%), suelo desnudo (2.6%) y estructuras antropogénicas (0.1%) (Cuadro 3). Las especies vegetales con mayor porcentaje fueron *Apium nodiflorum* con 50% de las perchas totales, fresno (*Fraxinus uhdei*) con 5.1%, trueno chino (*Ligustrum lucidum*) con 4.1%, *Typha latifolia* con 3.5%, pasto (familia Poaceae) con 3.2% y capulín (*Prunus serótina*) con 2.9% de las perchas totales. *Ligustrum lucidum* es una especie introducida en el país. El resto de las especies (14) tuvieron cada una menos del 2% de las perchas totales.

**Cuadro 3.** Porcentajes de perchas utilizadas por *H. vulnerata* durante el 2019.

<b>Categoría</b>	<b>Porcentaje</b>	<b>Subcategoría</b>	<b>Porcentaje</b>
Vegetación	76.60%	<i>Apium nodiflorum</i>	50.73%
		<i>Fraxinus uhdei</i>	5.09%
		<i>Ligustrum lucidum</i>	4.07%
		<i>Typha latifolia</i>	3.49%
		Poaceae	3.20%
		<i>Prunus serotina</i>	2.91%
		<i>Xanthosoma robustum</i>	1.74%
		Árborea no identificada	0.73%
		<i>Buddleja cordata</i>	0.73%
		<i>Cortaderia selloana</i>	0.73%
		<i>Abutilon pictum</i>	0.58%
		<i>Persicaria punctata</i>	0.58%
		<i>Taxodium mucronatum</i>	0.58%
		<i>Nasturtium officinale</i>	0.44%
		<i>Schoenoplectus americanus</i>	0.29%
		<i>Hedera sp</i>	0.15%
		<i>Persicaria amphibia</i>	0.15%
		<i>Rumex obtusifolius</i>	0.15%
		<i>Tecoma sp</i>	0.15%
		<i>Yucca sp</i>	0.15%
Roca	12.65%	-	12.65%
Restos Vegetales	7.99%	Material Leñoso	7.99%
Suelo	2.62%	-	2.62%
Estructura Antropogénica	0.15%	Tabique	0.15%
<b>Total</b>	<b>100.00%</b>		<b>100.00%</b>

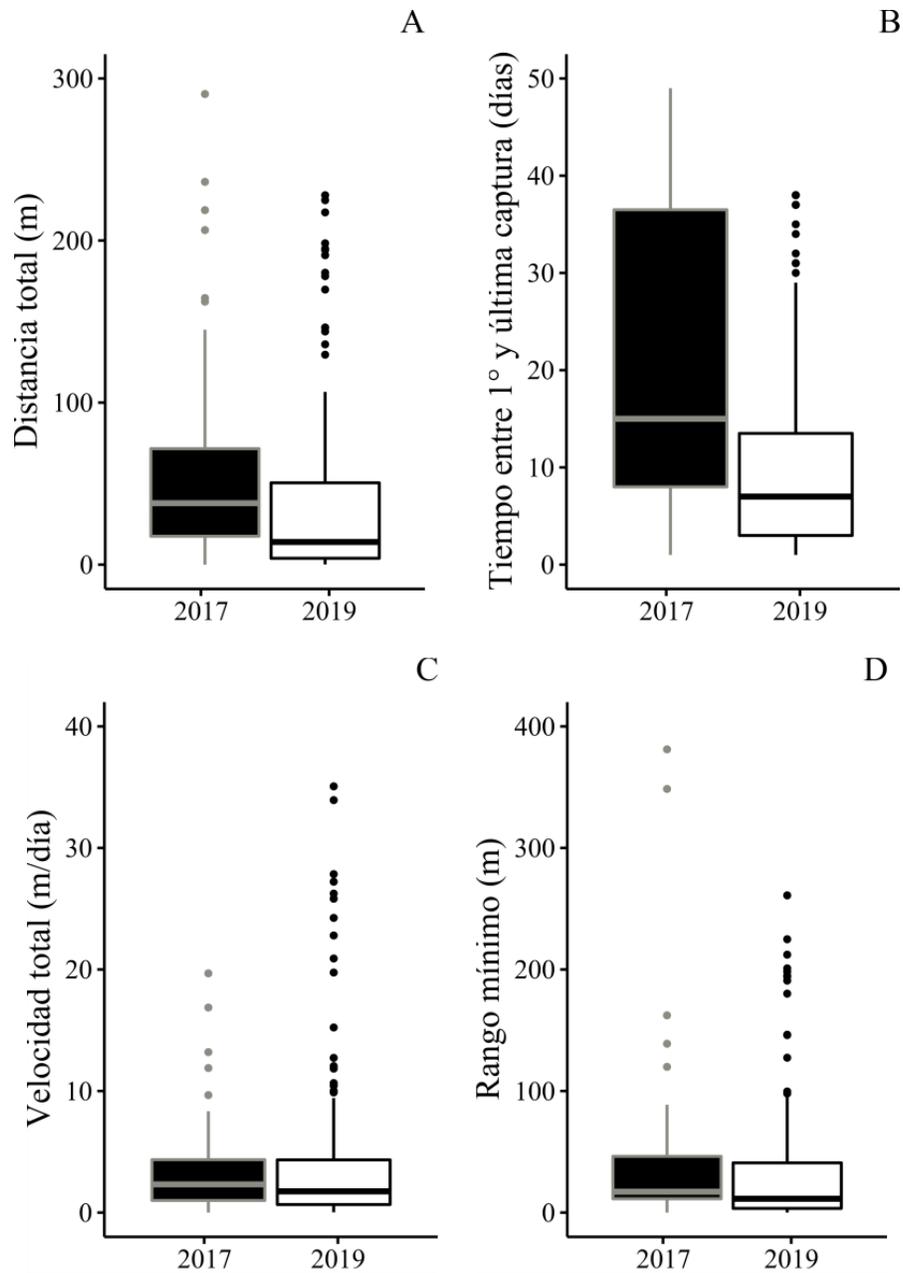
## 5.2 Patrón de dispersión

El índice de Morisita fue  $> 1$  en ambos años ( $I\delta_{2017} = 3.36$ ;  $I\delta_{2019} = 2.89$ ), indicando que la dispersión es agregada. Estos resultados no se deben al azar (prueba de aleatoriedad de Morisita  $F_{0,2017} = 2.14$ , g.l. = 138,  $P < 0.05$ ;  $F_{0,2019} = 5.49$ , g.l. = 138,  $P < 0.05$ ). De igual

modo, el índice de agregación de Lloyd, concordó que la dispersión es agregada ( $m^*_{2017} = 1.62$ ;  $m^*_{2019} = 6.83$ ).

### 5.3 Movimiento diario

La distancia media total navegada fue de 66.4 m durante el 2017 ( $n = 55$  individuos con recapturas), con una velocidad total media de 4.4 m/día y 23.6 días promedio entre la primer y última captura (Fig. 10). El rango mínimo promedio fue de 44 m. Dos individuos machos tuvieron la mayor distancia navegada en días consecutivos de captura con 82.6 y 116.9 m/día. Sólo el 1.6% de la distancia total navegada fue estacionaria, el 51.4% fue corriente abajo y 47% corriente arriba. Aunque una mayor parte de la distancia total navegada fue corriente abajo, no hubo una diferencia en las distancias entre las direcciones del movimiento no estacionario (prueba de  $\chi^2$  de Pearson,  $\chi^2 = 16836$ , d.f. = 16764,  $P = 0.346$ ).



**Figura 10.** Movimiento diario de *H. vulnerata* en ambos períodos. A) Distancia total navegada, B) días entre la primer y última captura, C) velocidad total, y D) rango mínimo. Las cajas oscuras representan las medidas del muestreo del 2017 y las claras del 2019.

La distancia media total navegada fue de 38.2 m durante el 2019 ( $n = 176$  individuos con recapturas), con una velocidad total media de 6.2 m/día y 10.9 días

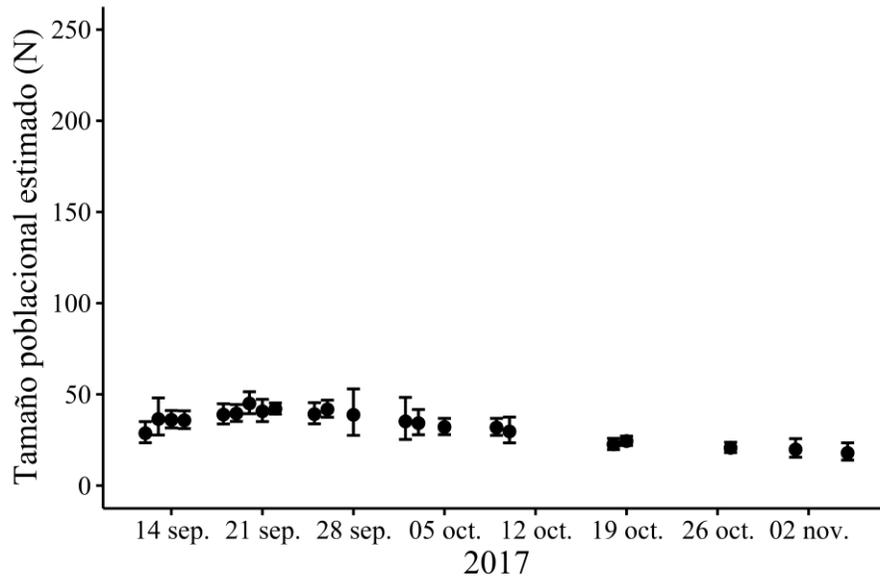
promedio entre la primer y última captura (Fig. 10). El rango mínimo promedio fue de 32 m. Dos individuos tuvieron la mayor distancia navegada en días consecutivos de captura con 78 y 198.3 m/día. El 2% de la distancia total navegada fue estacionaria, el 49.3% fue corriente abajo y 48.7% corriente arriba.

#### **5.4 Tamaño poblacional y longevidad**

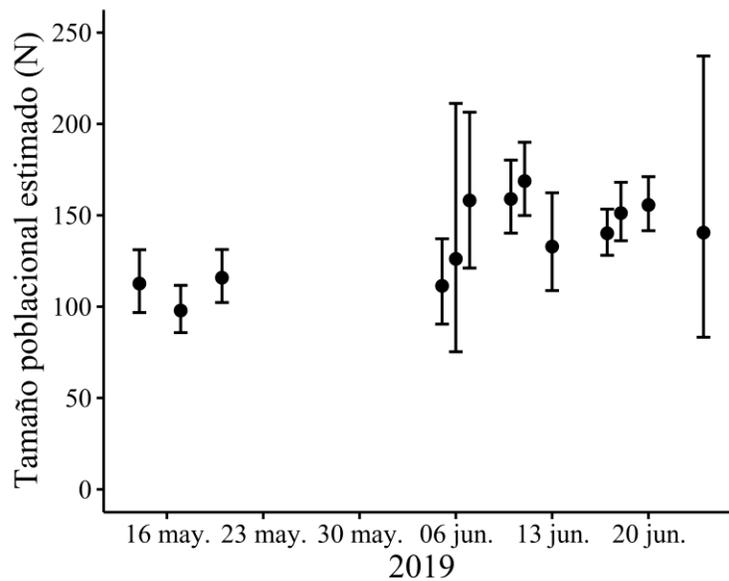
El tamaño poblacional ( $N$ ) promedio fue de  $33.25 \pm 1.67$  individuos (Intervalo de Confianza al 95% [IC95%] = 29.94 - 36.52 individuos) en el 2017 según el mejor modelo (Apéndice 2). Durante el 2017, el tamaño poblacional diario estimado fue mayor durante la segunda mitad de septiembre (Fig. 11) y, a partir de dicha fecha, comenzó a descender.

La supervivencia aparente estimada para este mismo período fue de 0.967 (IC95%( $\phi$ ) = 0.957 – 0.976). Utilizando el método de Cook et al. (1967) se obtuvo una longevidad promedio estimada de 30.09 días (IC95% = 28.99 – 31.17 días) en el 2017. Además, se registraron dos machos el día 11-Sep-2017 y uno el día 12-Sep-2017 que fueron recapturados hasta el día 05-Nov-2019, por lo cual estos individuos vivieron al menos 55 y 54 días, respectivamente.

El tamaño poblacional promedio estimado para el 2019 fue de  $136.16 \pm 6.13$  individuos (IC95% 124.15 – 148.18 individuos) en el 2019 según el mejor modelo (Apéndice 3). Durante el 2019, el tamaño poblacional diario estimado fue mayor después de la primera semana de junio (Fig. 12).



**Figura 11.** Tamaño poblacional diario estimado ( $N$ ) de *H. vulnerata* para el 2017. Los puntos indican el tamaño poblacional estimado promedio y las barras el Intervalo de Confianza al 95%.



**Figura 12.** Tamaño poblacional diario estimado ( $N$ ) de *H. vulnerata* para el 2019. Los puntos indican el tamaño poblacional estimado promedio y las barras el Intervalo de Confianza al 95%.

La supervivencia aparente estimada para este período fue de 0.934 (IC95%( $\phi$ ) = 0.922 – 0.946). Utilizando el método de Cook et al. (1967) se obtuvo una longevidad promedio estimada de 14.58 días (IC95% = 14.43 – 14.73 días) en el 2019. También se encontraron tres machos el día 13-May-2019 y otros cuatro machos el día 14-May-2019 que fueron recapturados hasta el día 20-Jun-2019, por lo que estos individuos vivieron al menos 38 y 37 días, respectivamente.

## 6. DISCUSIÓN

Las medidas morfológicas de ambos muestreos se encuentran dentro del rango registrado para la especie (Westfall y May, 1996). La proporción sexual sesgada hacia machos es encontrada frecuentemente en muestreos de adultos de Odonata (proporción sexual operacional). Aunque, en general, la proporción sexual durante la emergencia de los adultos debería ser 1:1 (proporción sexual primaria), se ha encontrado que en Zygoptera tiende a haber un sesgo hacia machos incluso en muestras grandes de exuvias (Cordero-Rivera y Stoks, 2008). Las causas de este sesgo han sido poco exploradas, por lo cual no existe una razón clara para explicar la mayor proporción de machos que predomina en la mayoría de los estudios. En una revisión realizada por Cordero-Rivera y Stoks (2008) se exponen las siguientes hipótesis: Primero, la coloración y comportamientos más crípticos de las hembras conlleva a una menor detección en los muestreos, aunque este sesgo permanece aún en poblaciones donde la probabilidad de recaptura es igual entre sexos. Segundo, la emergencia no sincronizada y diferencias en tiempos de maduración entre sexos puede provocar un sesgo a corto plazo, lo cual no debería afectar la proporción sexual a largo plazo. Tercero, las hembras inmaduras pudieran tener una mayor tasa de mortalidad debido a un mayor tiempo de forrajeo comparado con machos inmaduros, lo cual las hace más vulnerables a depredación. Este mayor tiempo de forrajeo y tiempo de maduración de las hembras puede cambiar la proporción sexual de 1:1 durante la emergencia de los adultos, a una proporción con más machos después de la maduración. Y, finalmente, ha sido observado que las hembras maduras pudieran tener una probabilidad de supervivencia menor. Sin embargo, esta probabilidad es altamente variable entre especies y, en

Calopterygidae, se ha encontrado que las hembras tienen mayor probabilidad de supervivencia que los machos.

Tomando en cuenta lo anterior, es posible que en este estudio se haya encontrado un sesgo hacia machos en *H. vulnerata* debido a una menor detección por el comportamiento diferencial entre sexos y no necesariamente por una menor supervivencia de las hembras.

Al igual que en los resultados de este estudio, se ha encontrado previamente que los machos tienen una tendencia de perchar a alturas bajas, cercanas a la corriente, como ocurre en varias especies del género *Hetaerina*, tales como *H. vulnerata* (Alcock, 1982), *H. americana* (Johnson, 1961) y *H. occisa* (Eberhard, 1986 [como *H. macropus*]). Se ha propuesto que esto se debe a que la actividad sexual en estas especies ocurre primordialmente en áreas bajas, lo cual se encontró en este estudio, donde se obtuvieron registros de actividad reproductiva por debajo del metro de altura en ambos períodos de muestreo. Además, se ha propuesto que los machos de *Hetaerina* tienden a encontrarse en perchas bien iluminadas por dos posibles razones: la necesidad de alcanzar una cierta temperatura corporal para realizar sus actividades y una mejor detección de las hembras que pasan cerca bajo la luz solar (Córdoba-Aguilar et al., 2009). Aunque únicamente se registraron tres hembras ovipositando, en las tres ocasiones fue en raíces de *A. nodiflorum*, misma especie que fue la planta más utilizada como percha, tanto para individuos solitarios como tandems, indicando la importancia de la presencia de plantas acuáticas para la actividad de *H. vulnerata*, independientemente si son especies nativas o no.

Según los resultados de los índices de Morisita y Lloyd, el patrón de dispersión fue agregado en ambos años de estudio. Esto se encuentra en especies de odonatos en las que los machos son territoriales (Córdoba-Aguilar, 1994). A diferencia de otros géneros de odonatos, los machos de *Hetaerina* defienden territorios que no necesariamente son

utilizados por las hembras para la oviposición (Raihani et al., 2008). Esto puede deberse a que los machos aparentemente no tienen la capacidad de determinar la calidad del hábitat debido a que las hembras ovipositan en vegetación sumergida (Alcock, 1987). Aun así, los machos mantienen territorios definidos alrededor de sus sitios de percha debido que la defensa de estos sitios les permite visualizar e interceptar a las hembras que se dirigen al agua con el propósito de copular y ovipositar. Este sistema de apareamiento en *Hetaerina* ha sido descrito como “lek” por algunos autores (Córdoba-Aguilar et al., 2009). Un tipo de sistema de apareamiento similar ha sido descrito en los machos de *Heteragrion alienum*, en donde los machos se sitúan en elevadas perchas a lo largo de riachuelos tropicales, esperando la llegada de las hembras, las cuales utilizan las hojas flotantes como sitios de oviposición (González-Soriano y Verdugo-Garza, 1982).

La velocidad media de 4.4 y 6.2 m/día indica que la mayoría de los machos se mantuvieron ya sea dentro de una sola parcela o muy cerca de ella (tamaño de parcela  $3 \times 3$  m), indicando una alta fidelidad de los machos por áreas particulares del arroyo (únicamente se recapturó una hembra en 2019). Esto está relacionado con la alta territorialidad de los machos, siendo que sólo 10% tuvieron una velocidad total mayor a 10 m/día en ambos años. Los dos individuos machos del año 2017 que se desplazaron 82.6 y 116.9 m/día posiblemente lo hayan hecho como resultado de interacciones con otros machos, ya que se registró al primer macho un día antes desplegando comportamiento agresivo contra otro macho (lucha circular) y el segundo macho había sido registrado en una misma parcela en tres días de muestreo previos al desplazamiento. No se registró ningún comportamiento territorial para los machos con mayor distancia recorrida entre días consecutivos durante el 2019.

La diferencia en el tamaño poblacional estimado entre 2017 y 2019 no necesariamente indican un crecimiento poblacional, sino que más bien parecen reflejar los dos distintos períodos en los que sucedieron los muestreos. El muestreo del 2017 se realizó cerca del final de la temporada de vuelo reportada para la especie (reportada de abril a noviembre en Estados Unidos; Stevens y Bailowitz, 2009), mientras que el muestreo del 2019 se realizó entre mayo y junio, en la temporada de lluvias de la zona, lo cual se ha relacionado con mayores abundancias para algunas especies de *Hetaerina* (Córdoba-Aguilar, 1994; De Marco Jr y Peixoto, 2004).

Tanto la supervivencia aparente como la longevidad estimada se encontraron dentro del rango encontrado para otras especies de *Hetaerina* (Cuadro 4). Esto puede indicar que el estado de salud de esta población de *H. vulnerata* no es muy distinto con respecto a poblaciones silvestres de otras especies del género. En este estudio se encontró que hubo una reducción tanto en la supervivencia aparente como en la longevidad en el año 2019. Corbet (1999) menciona que es posible que un tamaño poblacional mayor promueva la dispersión en Odonata por comportamientos territoriales, por lo tanto, esto provocaría un sesgo en la estimación de la probabilidad de supervivencia aparente debido a que el modelo no puede distinguir entre la muerte y la migración.

Sin embargo, también es posible que esta reducción se deba a una reducción en el estado de salud de esta población debido a alteraciones en el hábitat entre años. Estas alteraciones se deben primordialmente al manejo propio del parque, ya que se entre ambos períodos se llevó a cabo limpieza y poda de vegetación, además de la construcción de un muro tabique que redujo el flujo del arroyo de manera importante (Fig. 13).

Los cambios en la cobertura vegetal en zonas ribereñas pueden afectar los ensamblajes de insectos acuáticos (Astudillo et al., 2016) y, en consecuencia, esto pudiera

afectar la disponibilidad de presas para las especies de Odonata que se encuentran en la zona de estudio, como *H. vulnerata*. También, el género *Hetaerina* necesita de áreas con un flujo rápido para la oviposición, ya que las larvas requieren un hábitat con buena oxigenación (Johnson, 1961; García-García et al., 2017). Estos efectos en conjunto pudieran haber influido en los cambios en la supervivencia por una reducción en la calidad del hábitat de la población estudiada de *H. vulnerata* entre los años de 2017 y 2019.

**Cuadro 4.** Supervivencia aparente promedio y longevidad del adulto estimada para especies de *Hetaerina*. (1) Este estudio; (2) Bello-Bedoy et al. (2015); (3) González-Tokman et al. (2012); (4) Gabela-Flores et al. (2019); (5) Córdoba-Aguilar (1994); (6) Castaños (2017). Todos estos estudios utilizaron modelos Cormack-Jolly-Seber excepto (5), que utilizó modelos Jolly (1965).

<b>Especie</b>	<b>Supervivencia (<math>\phi</math>)</b>	<b>Longevidad (días)</b>
<i>H. vulnerata</i> (1)	0.967±0.01	30.09±1.089
<i>H. vulnerata</i> (1)	0.934±0.012	14.58±0.149
<i>H. americana</i> (2)	♂ 0.945	-
<i>H. americana</i> (3)	♂ (control) 0.908	-
<i>H. aurora</i> (4)	0.903±0.022	9.84
<i>H. cruentata</i> (5)	♂ 0.978	♂ 44.9
<i>H. fuscoguttata</i> (4)	♂ 0.957±0.009	♂ 22.6
<i>H. fuscoguttata</i> (4)	♀ 0.926±0.018	♀ 13.03
<i>H. fuscoguttata</i> (4)	♂ 0.852±0.044	♂ 6.2
<i>H. titia</i> (6)	♂ (control) 0.929	-
<i>H. titia</i> (6)	♂ (control) 0.944	-



**Figura 13.** Diferencias en el hábitat de *H. vulnerata* entre 2017 y 2019. Arriba: fotografía de sección del área de muestreo en septiembre de 2017. Abajo: fotografía de sección del área de muestreo en mayo de 2019.

## 7. CONCLUSIONES

En general, los resultados de este estudio indican que el estado de salud de la población de *H. vulnerata* en el Parque Nacional Fuentes Brotantes de Tlalpan no es distinto de poblaciones silvestres del género *Hetaerina*. Su morfología, comportamiento, patrones de dispersión, movimiento diario, tamaño poblacional, supervivencia y longevidad son similares a lo registrado en estudios previos en otras poblaciones del género *Hetaerina*. Sin embargo, la reducción de la supervivencia aparente y, por lo tanto, de la longevidad estimada entre los períodos estudiados pudiera estar demostrando cambios negativos en la calidad de su hábitat que afectan a esta población.

Con este trabajo, podemos confirmar la importancia de las Áreas Naturales Protegidas urbanas, ya que gracias a la presencia de esta área ha podido conservar a una especie de Odonata que pudo haber desaparecido de la zona urbana de la Ciudad de México por la pérdida de su hábitat. Su importancia también puede notarse en la riqueza de especies de libélulas encontradas en este parque, la cual es ligeramente menor e incluye especies que no han sido encontradas en el área de La Cantera Oriente en Ciudad Universitaria (González Soriano y Barba Medina, 2007).

## RECOMENDACIONES

Debido a que los cambios en el hábitat pueden afectar la supervivencia y longevidad de *H. vulnerata*, es necesario dar un seguimiento más prolongado a la población de esta especie en el Parque Nacional Fuentes Brotantes de Tlalpan. Este seguimiento debe tomar en cuenta las distintas acciones de manejo propias del Parque, incluyendo aquellas que modifiquen la estructura vegetal y el flujo del arroyo. Por ejemplo, la construcción de estructuras que detengan la corriente o la desviación del flujo de agua para abastecimiento de colonias aledañas. Primordialmente, es necesario promover acciones que beneficien la presencia de *H. vulnerata*, como el aumento de cobertura de vegetación ribereña, de preferencia con especies nativas que fomenten la presencia y abundancia de insectos presa, y permitir que la corriente del arroyo fluya sin obstáculos.

Además de esto, otra opción para asegurar la permanencia de *H. vulnerata* en la zona urbana de la Ciudad de México es la reintroducción de esta especie en otras áreas de la ciudad, como ha sido realizado para otras especies de Odonata (e. g. *Ischnura gemina*, Hannon y Hafernik, 2007; *Leucorrhinia dubia*, Dolný et al., 2018). Esto pudiera efectuarse trasladando algunas larvas y/o hembras grávidas de la población de PNFB a algún cuerpo de agua corriente en buen estado. Un posible lugar es la Cantera Oriente en Ciudad Universitaria, la cual forma parte del área de amortiguamiento de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Al ser un Área Natural Protegida dentro de la ciudad, ésta puede propiciar la existencia de una nueva población urbana de *H. vulnerata* y disminuir la posibilidad de una extinción local de esta especie.

## REFERENCIAS

- Alcock, J. 1982. Post-copulatory mate guarding by males of the damselfly *Hetaerina vulnerata* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Animal Behaviour* 30: 99–107.
- Alcock, J. 1987. The effects of experimental manipulation of resources on the behavior of two calopterygid damselflies that exhibit resource-defense polygyny. *Canadian Journal of Zoology* 65: 2475–2482.
- Álvarez, H.A., Serrano-Meneses, M.A., Reyes-Márquez, I., Jiménez-Cortés, J.G., 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.
- Anderson, D.R., Burnham, K.P., White, G.C. 1994. AIC model selection in overdispersed capture-recapture data. *Ecology* 75: 1780–1793.
- Astudillo, M.R., Novelo-Gutiérrez, R., Vázquez, G., García-Franco, J.G., Ramírez, A. 2016. Relationships between land cover, riparian vegetation, stream characteristics, and aquatic insects in cloud forest streams, Mexico. *Hydrobiologia* 768: 167-181.
- Balian, E.V., Segers, H., Martens, K., Lévêque, C. 2008. The Freshwater Animal Diversity Assessment: an overview of the results. En Balian, E. V., Lévêque, C., Segers, H., Martens, K. (eds.), *Freshwater Animal Diversity Assessment*, Developments in Hydrobiology, pp. 627-637. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Bello-Bedoy, R., González-Santoyo, I., Serrano-Meneses, M.A., Vrech, D., Rivas, M., Munguía-Steyer, R., Córdoba-Aguilar, A. 2015. Is allometry of sexual traits adaptive? A field test with territorial damselflies. *Biological journal of the Linnean Society* 114: 327–334.
- Bush, A., Theischinger, G., Nipperess, D., Turak, E., Hughes, L. 2013. Dragonflies: climate canaries for river management. *Diversity and Distributions* 19: 86-97.
- Calvert, P.P. 1901. Odonata. En Godman, F. D. C., Salvin, O. (eds.), *Biologia Centrali Americana*, pp. 420. R. A. Porter & Dulau, London.
- Castaños, C.E. 2017. *Costos fisiológicos y de superviviencia de los caracteres sexuales secundarios: patrones de pigmentación alar en el odonato Hetaerina titia (Odonata: Calopterygidae)*. Tesis de Maestría. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México., Ciudad de México.
- Clausnitzer, V., Kalkman, V.J., Ram, M., Collen, B., Baillie, J.E.M., Bedjanič, M., Darwall, W.R.T. et al. 2009. Odonata enter the biodiversity crisis debate: The first global assessment of an insect group. *Biological Conservation* 142: 1864-1869.

- CNA. 1998. Cuencas hidrológicas. Escala 1:250 000. Comisión Nacional del Agua, México.
- CONABIO. 1998. Subcuencas hidrológicas. Escala 1:1 000 000. En: *Boletín hidrológico* (1970). Subcuencas hidrológicas en Mapas de regiones hidrológicas. Secretaría de Recursos Hidráulicos, Jefatura de irrigación y control de Ríos, Dirección de Hidrología. México.
- CONAGUA. 2007. Regiones Hidrológicas. Escala 1:250 000. República Mexicana. Comisión Nacional del Agua - Subdirección General Técnica. México, D. F.
- Conrad, K.F., Herman, T.B. 1987. Territorial and reproductive behavior of *Calopteryx aequabilis* Say (Odonata: Calopterygidae) in Nova Scotia, Canada. *Advances in odonatology* 3: 41–50.
- Contreras-Garduño, J., Canales-Lazcano, J., Jiménez-Cortés, J.G., Juárez-Valdez, N., Lanz-Mendoza, H., Córdoba-Aguilar, A. 2009. Spatial and temporal population differences in male density and condition in the American rubyspot, *Hetaerina americana* (Insecta: Calopterygidae). *Ecological Research* 24: 21–29.
- Cook, L.M., Brower, L.P., Croze, H.L. 1967. The accuracy of a population estimation from multiple recapture data. *Journal of Animal Ecology* 36: 57-60.
- Corbet, P.S. 1999. *Dragonflies: Behavior and ecology of Odonata*. 2.<sup>a</sup> ed. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Corbet, P.S. 2000. Use of odonate larvae for biocontrol of insect pests. *Agrion* 4: 22–27.
- Cordero, A. 1989. Estructura de tres comunidades de *Calopteryx* (Odonata: Calopterygidae) con diferente composición específica. *Limnética* 5: 83–91.
- Cordero-Rivera, A. 2016. Demographics and adult activity of *Hemiphlebia mirabilis*: a short-lived species with a huge population size (Odonata: Hemiphlebiidae). *Insect Conservation and Diversity* 9: 108–117.
- Cordero-Rivera, A., Stoks, R. 2008. Mark-recapture studies and demography. En *Dragonflies and Damselflies: Model organisms for ecological and evolutionary research*, pp. 7-20.
- Córdoba-Aguilar, A. 1994. Adult survival and movement in males of the damselfly *Hetaerina cruentata* (Odonata: Calopterygidae). *Florida Entomologist* 77: 256–264.
- Córdoba-Aguilar, A., Raihani, G., Serrano-Meneses, M.A., Contreras-Garduño, J. 2009. The lek mating system of *Hetaerina* damselflies (Insecta: Calopterygidae). *Behaviour* 146: 189–207.
- Cormack, R.M. 1964. Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika* 51: 429–438.

- De Marco Jr, P., Peixoto, P.C. 2004. Population dynamics of *Hetaerina rosea* Selys and its relationship to abiotic conditions (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 33: 73–81.
- Diario Oficial de la Federación. 1936. Decreto que establece el Parque Nacional “Fuentes Brotantes de Tlalpan”, en terrenos del antiguo rancho de Teochihuitl, Presidencia de la República, México.
- Dijkstra, K.-D.B., Monaghan, M.T., Pauls, S.U. 2014. Freshwater Biodiversity and Aquatic Insect Diversification. *Annual Review of Entomology* 59: 143-163.
- Dolný, A., Šigutová, H., Ožana, S., Choleva, L. 2018. How difficult is it to reintroduce a dragonfly? Fifteen years monitoring *Leucorrhinia dubia* at the receiving site. *Biological Conservation* 218: 110-117.
- Dunkle, S.W. 2014. A list of the Odonata of Honduras. *Ceiba* 29: 42–49.
- Eberhard, W.G. 1986. Behavioral ecology of the tropical damselfly *Hetaerina macropus* Selys (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 15: 51–60.
- Escoto-Moreno, J.A., Novelo-Gutiérrez, R., Márquez, J., Adabache-Ortiz, A. 2017. Odonata from the cloud forests of Hidalgo State, Mexico. *Notulae odonatologicae* 8: 369–392.
- Gabela-Flores, M.V., Sanmartin-Villar, I., Rivas-Torres, A., Encalada, A.C., Cordero-Rivera, A. 2019. Demography and territorial behaviour of three species of the genus *Hetaerina* along three tropical stream ecosystems (Odonata: Calopterygidae). *Odonatologica* 48: 79–100.
- García, E. 1987. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- García-García, P.L., Vázquez, G., Novelo-Gutiérrez, R., Favila, M.E. 2017. Effects of land use on larval Odonata assemblages in cloud forest streams in central Veracruz, Mexico. *Hydrobiologia* 785: 19-33.
- Garrison, R.W. 1990. A synopsis of the genus *Hetaerina* with descriptions of four new species (Odonata: Calopterygidae). *Transactions of the American Entomological Society (1890-)* 116: 175-259.
- Garrison, R.W., von Ellenrieder, N., Louton, J.A. 2010. *Damselfly genera of the New World: an illustrated and annotated key to the Zygoptera*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Goertzen, D., Suhling, F. 2015. Central European cities maintain substantial dragonfly species richness – a chance for biodiversity conservation? *Insect Conservation and Diversity* 8: 238-246.

- Goertzen, D., Suhling, F. 2019. Urbanization versus other land use: Diverging effects on dragonfly communities in Germany. *Diversity and Distributions* 25: 38–47.
- Gómez Flores, L. 2016. La Jornada: Invasiones en Fuentes Brotantes se comieron 87% de su superficie. *La Jornada*.
- González Soriano, E., Barba Medina, H.C.P. 2007. Libélulas. En Lot, A. (ed.), *Guía Ilustrada de la Cantera Oriente: caracterización ambiental inventario biológico*, pp. 133-160. Coordinación de la Investigación Científica, Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria, UNAM, México.
- González-Soriano, E. 2016. Libélulas (Odonata). En *La biodiversidad en la Ciudad de México.*, pp. 285-289. CONABIO/SEDEMA, México.
- González-Soriano, E., Novelo-Gutiérrez, R. 2014. Biodiversidad de Odonata en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 243-251.
- González-Soriano, E., Verdugo-Garza, M. 1982. Studies on neotropical Odonata: the adult behavior of *Heteragrion alienum* Williamson (Odonata: Megapodagrionidae). *Folia Entomológica Mexicana*.
- González-Tokman, D., González-Santoyo, I., Munguía-Steyer, R., Córdoba-Aguilar, A. 2013. Effect of juvenile hormone on senescence in males with terminal investment. *Journal of evolutionary biology* 26: 2458–2466.
- González-Tokman, D.M., Munguía-Steyer, R., González-Santoyo, I., Baena-Díaz, F.S., Córdoba-Aguilar, A. 2012. Support for the immunocompetence handicap hypothesis in the wild: hormonal manipulation decreases survival in sick damselflies. *Evolution: International Journal of Organic Evolution* 66: 3294–3301.
- Grether, G.F. 1996. Intrasexual competition alone favors a sexually dimorphic ornament in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. *Evolution* 50: 1949–1957.
- Hannon, E.R., Hafernik, J.E. 2007. Reintroduction of the rare damselfly *Ischnura gemina* (Odonata: Coenagrionidae) into an urban California park. *Journal of Insect Conservation* 11: 141–149.
- Hassall, C. 2015. Odonata as candidate macroecological barometers for global climate change. *Freshwater Science* 34: 1040-1049.
- Hassall, C., Thompson, D.J. 2008. The effects of environmental warming on Odonata: a review. *International Journal of Odonatology* 11: 131-153.
- Higashi, K., Uéda, T. 1982. Territoriality and movement pattern in a population of *Calopteryx cornelia* (Selys) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 11: 129–137.

- INEGI. 2000a. Conjuntos de datos vectoriales de la Carta de Clima, Territorio Nacional. Escala 1:1 000 000.
- INEGI. 2007. Conjuntos de datos vectoriales de la Carta de Edafología, Ciudad de México (E14A39). Escala 1:250 000.
- INEGI. 2000b. Conjuntos de datos vectoriales de la Carta de Fisiografía, Territorio Nacional. Escala 1:1 000 000.
- INEGI. 1998. Conjuntos de datos vectoriales de la Carta de Geología, Ciudad de México (E14A39). Escala 1:250 000.
- IUCN. 2019. The IUCN Red List of Threatened Species. Summary Statistics. Table 1a. Disponible en: <https://www.iucnredlist.org/resources/summary-statistics#Summary%20Tables> [Accedido 18 de diciembre de 2019].
- Johnson, C. 1961. Breeding behaviour and oviposition in *Hetaerina americana* (Fabricius) and *H. titia* (Drury) (Odonata: Agriidae). *The Canadian Entomologist* 93: 260–266.
- Jolly, G.M. 1965. Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika* 52: 225–247.
- Kalkman, V.J., Clausnitzer, V., Dijkstra, K.-D.B., Orr, A.G., Paulson, D.R., Tol, J. van. 2008. Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 351-363.
- Lloyd, M. 1967. Mean crowding. *The Journal of Animal Ecology* 36: 1–30.
- Manly, B.F.J., Parr, M.J. 1968. A new method for estimating population size, survivorship, and birth rate from capture-recapture data. *Transactions of the Society for British Entomology* 18: 81-89.
- Mazari Hiriart, M., Zambrano González, L. 2016. Sistemas acuáticos superficiales. En *La biodiversidad en la Ciudad de México.*, pp. 139-144. CONABIO/SEDEMA, México.
- Mendoza-Trejo, R., González-Soriano, E. 1999. Libélulas de la región de montaña del sur de la Cuenca de México. En Velázquez, A., Romero, F. J. (eds.), *Biodiversidad de la región de montaña del sur de la Cuenca de México*, pp. 215-216. UAM-Xochimilco, México, D. F.
- Misof, B., Liu, S., Meusemann, K., Peters, R.S., Donath, A., Mayer, C., Frandsen, P.B. et al. 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science* 346: 763-767.
- Morisita, M. 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu University, Series E* 2: 215-235.

- Munguía-Steyer, R., Córdoba-Aguilar, A., Maya-García, J.S. 2016. Rubyspot territorial damselflies behave as “nasty neighbors”. *Journal of Insect Behavior* 29: 143-152.
- Oertli, B. 2008. The use of dragonflies in the assessment and monitoring of aquatic habitats. En Córdoba-Aguilar, A. (ed.), *Dragonflies and Damselflies: Model organisms for ecological and evolutionary research*, pp. 79-95. Oxford University Press, Oxford.
- Paulson, D.R. 2017. *Hetaerina vulnerata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T164990A80693642. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T164990A80693642.en> [Accedido 8 de febrero de 2017].
- Paulson, D.R., González-Soriano, E. 2019. Odonata of Mexico, by state. Slater Museum of Natural History, University of Puget Sound. Disponible en: <https://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/mexican-odonata/> [Accedido 30 de septiembre de 2019].
- Peixoto, C., Enrique, P., De Marco Jr, P. 2009. No size or density effect on alternative mate-locating tactics in the tropical damselfly *Hetaerina rosea* males (Odonata: Calopterygidae). *Revista de biología tropical* 57: 361–370.
- Raihani, G., Serrano-Meneses, M.A., Córdoba-Aguilar, A. 2008. Male mating tactics in the American rubyspot damselfly: territoriality, nonterritoriality and switching behaviour. *Animal Behaviour* 75: 1851-1860.
- Rivas, M., Martínez-Meyer, E., Muñoz, J., Córdoba-Aguilar, A. 2016. Body temperature regulation is associated with climatic and geographical variables but not wing pigmentation in two rubyspot damselflies (Odonata: Calopterygidae). *Physiological Entomology* 41: 132–142.
- Samways, M.J., Sharratt, N.J., Simaika, J.P. 2011. Effect of alien riparian vegetation and its removal on a highly endemic river macroinvertebrate community. *Biological Invasions* 13: 1305-1324.
- Schorr, M., Paulson, D.R. 2020. World Odonata List. Slater Museum of Natural History, University of Puget Sound. Disponible en: <https://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/world-odonata-list2/> [Accedido 13 de agosto de 2020].
- Scott, J.A. 1973. Adult behavior and population biology of two skippers (Hesperiidae) mating in contrasting topographic sites. *Journal of Research on the Lepidoptera* 12: 181-196.
- Scott, J.A. 1975. Flight patterns among eleven species of diurnal Lepidoptera. *Ecology* 56: 1367-1377.

- Sebastian, A., Sein, M.M., Thu, M.M., Corbet, P.S. 1990. Suppression of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) using augmentative release of dragonfly larvae (Odonata: Libellulidae) with community participation in Yangon, Myanmar. *Bulletin of Entomological Research* 80: 223-232.
- Seber, G.A. 1965. A note on the multiple-recapture census. *Biometrika* 52: 249–259.
- Serrano-Meneses, M.A., Córdoba-Aguilar, A., Méndez, V., Layden, S.J., Székely, T. 2007. Sexual size dimorphism in the American rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. *Animal Behaviour* 73: 987-997.
- Simaika, J.P., Samways, M.J. 2008. Valuing dragonflies as service providers. En Córdoba-Aguilar, A. (ed.), *Dragonflies and Damselflies: Model organisms for ecological and evolutionary research*, pp. 109-123. Oxford University Press, Oxford.
- Smith-Gómez, S. 2013. Primeros registros de tres especies de Zygoptera (Insecta: Odonata) para el estado de Jalisco, México. *Dugesiana* 20: 83-84.
- Sosa-Rodriguez, F.S. 2010. Impacts of water-management decisions on the survival of a city: from ancient Tenochtitlan to modern Mexico City. *International Journal of Water Resources Development* 26: 675–687.
- Stevens, L.E., Bailowitz, R.A. 2009. Odonata biogeography in the Grand Canyon ecoregion, southwestern USA. *Annals of the Entomological Society of America* 102: 261-274.
- Suhling, F., Sahlén, G., Gorb, S., Kalkman, V.J., Dijkstra, K.-D.B., van Tol, J. 2015. Chapter 35 - Order Odonata. En Thorp, J. H., Rogers, D. C. (eds.), *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates (Fourth Edition)*, pp. 893-932. Academic Press, Boston.
- Tirado-Hernández, E.L. 2016. Diversidad del Orden Odonata en la localidad de Surutato, Badiraguato, Sinaloa. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Entomología* Número especial 2: 6-10.
- Upton, S., Danforth, D., González-Soriano, E., Behrstock, R.A., Bailowitz, R. 2007. A preliminary checklist of the Odonata of Sonora, Mexico. *Bulletin of American Odonatology* 10: 23–51.
- Van Noordwijk, M. 1978. A mark-recapture study of coexisting zygopteran populations. *Odonatologica* 7: 353–374.
- Vega-Sánchez, Y., Isarrarás-Hernández, L., Ayala-Castillo, P., Cuenca-Mendoza, L. 2011. Morfología alar y territorialidad en *Hetaerina vulnerata*. *Biológicas* 13: 29–35.
- Vega-Sánchez, Y.M., Camacho-Morales, E., Chassin-Noria, O., Mendoza-Cuenca, L. 2013. Efecto del tipo de hábitat, genética y selección sexual sobre la morfología alar en *Hetaerina* (Odonata: Calopterygidae). *Biológicas* 14: 53–60.

- Villalobos-Jiménez, G., Dunn, A.M., Hassall, C. 2016. Dragonflies and damselflies (Odonata) in urban ecosystems: A review. *European Journal of Entomology* 113: 217-232.
- Vörösmarty, C.J., McIntyre, P.B., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., Glidden, S. et al. 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467: 555-561.
- Watanabe, M., Taguchi, M., Ohsawa, N. 1998. Population structure of the damselfly *Calopteryx japonica* Selys in an isolated small habitat in a cool temperate zone of Japan (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 27: 213–224.
- Watts, P.C., Saccheri, I.J., Kemp, S.J., Thompson, D.J. 2007. Effective population sizes and migration rates in fragmented populations of an endangered insect (*Coenagrion mercuriale*: Odonata). *Journal of Animal Ecology* 76: 790–800.
- Westfall, M.J., May, M.L. 1996. *Damselflies of North America*. Scientific Publishers, Inc, Gainesville, Florida.
- White, G.C., Burnham, K.P. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird study* 46: S120–S139.
- Williamson, E.B. 1923. Notes on the habitats of some tropical species of *Hetaerina* (Odonata). *Occasional Papers of the Museum of Zoology* 130: 1-46.
- Xue, J., Yu, X., Zhang, H., Chen, X., Bu, W. 2017. Population genetics and ecological niche modeling shed light on conservation of the island endemic damselfly *Pseudolestes mirabilis* (Odonata, Pseudolestidae). *Hydrobiologia* 790: 273–286.

## APÉNDICES

### Apéndice 1. Fotografías de especies de Odonata en el área de estudio



*Hetaerina vulnerata* ♂♀ (en tándem).



*Enallagma paevarum* ♂



*Ischnura denticollis* ♂



*Lestes alacer* ♀

Apéndice 1. Continuación



*Rhionaeschna multicolor* ♂



*Cordulegaster diadema* ♂



*Erythemis vesiculosa* ♂



*Macrothemis pseudimitans* ♂



*Orthemis discolor* ♂



*Sympetrum illotum* ♂

## Apéndice 2. Modelos evaluados para el 2017

Los modelos evaluados fueron una combinación la probabilidad de supervivencia ( $\varphi$ ) con las covariables relacionadas: longitud corporal (TL), longitud de ala posterior izquierda (HW); y la probabilidad de recaptura ( $p$ ) con sus covariables: sexo (SEX) y altura mediana de percha (MP). Además, se utilizaron modelos en los que  $\varphi$  y  $p$  fueran constantes en el tiempo (.) o dependientes del tiempo ( $t$ ). El modelo con menor valor de AIC es aquel que se ajusta mejor a los datos.

Modelo	AIC	$\Delta$ AIC	Peso AIC	Verosimilitud de Modelo	No. Par.
$\varphi(\text{HW})p(t)$	<b>1075.8922</b>	<b>0</b>	<b>0.44495</b>	<b>1</b>	<b>24</b>
$\varphi(\text{TL+HW})p(t)$	1076.7662	0.874	0.28742	0.646	25
$\varphi(\text{TL})p(t)$	1076.954	1.0618	0.26166	0.5881	24
$\varphi(t)p(t)$	1120.9764	45.0842	0	0	47
$\varphi(\text{TL})p(\text{SEX+MP})$	1259.8098	183.9176	0	0	4
$\varphi(\text{HW})p(\text{SEX+MP})$	1259.8865	183.9943	0	0	4
$\varphi(\text{TL+ HW})p(\text{SEX+MP})$	1261.7209	185.8287	0	0	5
$\varphi(\text{HW})p(\text{SEX})$	1267.4007	191.5085	0	0	3
$\varphi(\text{TL})p(\text{SEX})$	1267.4867	191.5945	0	0	3
$\varphi(\text{TL+HW})p(\text{SEX})$	1269.1226	193.2304	0	0	4
$\varphi(\text{HW})p(\text{MP})$	1278.3743	202.4821	0	0	4
$\varphi(\text{TL})p(\text{MP})$	1278.5374	202.6452	0	0	4
$\varphi(\text{TL+HW})p(\text{MP})$	1278.7482	202.856	0	0	5
$\varphi(.)p(.)$	1285.2162	209.324	0	0	2
$\varphi(\text{HW})p(.)$	1285.2728	209.3806	0	0	3
$\varphi(\text{TL+HW})p(.)$	1285.958	210.0658	0	0	4
$\varphi(\text{TL})p(.)$	1286.5025	210.6103	0	0	3

### Apéndice 3. Modelos evaluados para el 2019

Al igual que los modelos evaluados para el 2017, estos modelos fueron una combinación la probabilidad de supervivencia ( $\phi$ ) con las covariables relacionadas: longitud corporal (TL), longitud de ala posterior izquierda (HW); y la probabilidad de recaptura ( $p$ ) con sus covariables: sexo (SEX) y altura mediana de percha (MP). Además, se utilizaron modelos en los que  $\phi$  y  $p$  fueran constantes en el tiempo (.) o dependientes del tiempo ( $t$ ). El modelo con menor valor de AIC es aquel que se ajusta mejor a los datos.

Modelo	AIC	$\Delta$ AIC	Peso AIC	Verosimilitud de Modelo	No. Par.
$\phi(\text{TL+HW})p(t)$	<b>1592.0993</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.9825</b>	<b>1.0000</b>	<b>16</b>
$\phi(\text{TL})p(t)$	1600.3323	8.2330	0.0160	0.0163	15
$\phi(\text{HW})p(t)$	1605.0429	12.9436	0.0015	0.0015	15
$\phi(t)p(t)$	1616.3865	24.2872	0.0000	0.0000	25
$\phi(\text{HW})p(\text{SEX+MP})$	1711.1472	119.0479	0.0000	0.0000	5
$\phi(\text{TL})p(\text{SEX+MP})$	1711.3111	119.2118	0.0000	0.0000	5
$\phi(\text{TL+HW})p(\text{SEX+MP})$	1712.3468	120.2472	0.0000	0.0000	6
$\phi(\text{HW})p(\text{SEX})$	1726.6787	134.5794	0.0000	0.0000	4
$\phi(\text{TL+HW})p(\text{SEX})$	1727.5972	135.4979	0.0000	0.0000	5
$\phi(\text{TL})p(\text{SEX})$	1727.6643	135.5650	0.0000	0.0000	4
$\phi(\text{TL+HW})p(\text{MP})$	1752.8940	160.7947	0.0000	0.0000	5
$\phi(\text{TL})p(\text{MP})$	1760.2377	168.1384	0.0000	0.0000	4
$\phi(\text{HW})p(\text{MP})$	1763.6767	171.5774	0.0000	0.0000	4
$\phi(\text{TL+HW})p(.)$	1769.1448	177.0455	0.0000	0.0000	4
$\phi(\text{HW})p(.)$	1779.5944	187.4951	0.0000	0.0000	3
$\phi(\text{TL})p(.)$	1780.3580	188.2587	0.0000	0.0000	3
$\phi(.)p(.)$	1788.2349	196.1356	0.0000	0.0000	2