



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA

POSGRADO DEL CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA

**EVOLUCIÓN DE LA PIGMENTACIÓN ALAR EN
HEMBRAS ADULTAS DE INSECTOS DEL ORDEN
ODONATA**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P R E S E N T A

BIÓL. ANA LAURA MARTÍNEZ GARCÍA

Codirectores:

**DR. ALEX CÓRDOBA AGUILAR
DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO MENESES**

Comité tutor:

**DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ
DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA**

TLAXCALA, TLAX.

FEBRERO 2012



Universidad Autónoma de Tlaxcala
Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta



Maestría en Ciencias Biológicas

COORDINACIÓN DE LA MAESTRÍA
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
PRESENTE

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Proyecto de tesis que Ana Laura Martínez García realiza para la obtención del grado de Maestro en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es "Evolución de la pigmentación alar en hembras adultas de insectos del orden Odonata".

Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., SEPTIEMBRE 5 DE 2011


DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR


DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ

DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO


DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO MENESES


DR. AMANDO BAUTISTA ORTEGA


M. EN C. JORGE VÁZQUEZ PÉREZ



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado Bajo la Norma:
ISO 9001:2000-NMX-CC-9001-IMNC-2000



Km. 1.5 Carretera Tlaxcala-Puebla CP 90070 Tel/Fax: 01(246)462-15-57 e-mail: posgradoctbcuat@gmail.com
Tlaxcala, Tlax.

Resumen

La teoría de la selección sexual explica la presencia de caracteres extravagantes llamados caracteres sexuales secundarios (CSS). Los machos de numerosas especies animales presentan uno o varios CSS. Si bien su función sexual está bien documentada, indicando que están ligados al éxito reproductivo de los machos, poco se sabe sobre su origen evolutivo. Un CSS notable en machos adultos de algunas especies de Odonatos es la presencia de pigmentación alar. Usando a las libélulas como grupo central, un estudio filogenético comparativo reciente, demostró que la pigmentación alar evoluciona únicamente si niveles altos de selección sexual evolucionan primero. La pigmentación alar en Odonata no es exclusiva de los machos, pues existen especies donde las hembras la presentan. Aunque se sabe que este carácter advierte su potencial reproductivo, mostrando una correlación negativa entre la cantidad de pigmentación alar y el número de parásitos presentes, se desconoce completamente su origen evolutivo. Se ha observado además, en especies territoriales, una tendencia en las hembras a presentar patrones pigmentados en sus alas, lo cual sugiere que la evolución de la pigmentación alar femenina ha ido a la par de la pigmentación alar en machos. A partir de un acervo fotográfico de 146 especies de Odonata, se realizó una reconstrucción filogenética a partir de datos de presencia- ausencia mediante el método de máxima verosimilitud. Mediante métodos filogenéticos comparativos direccionales (Bayes Traits-DISCRETE) usando 1) la pigmentación alar masculina y 2) la territorialidad en machos como variables predictivas de la pigmentación alar femenina, se puso a prueba si esta característica evoluciona en las hembras de forma correlacionado con los cambios en la presencia de pigmento en machos. Los resultados sugieren que la pigmentación alar de machos y hembras han coevolucionado, y que las hembras adquirieron la pigmentación poco después de que los machos lo hicieron. Probablemente la pigmentación en las hembras pudo haber evolucionado tras la aparición de niveles cada vez más intensos de selección sexual actuando en machos. Sin embargo, la pigmentación en hembras no permanece constante, existen regresiones al estado ancestral, seguidas por transiciones en las que se adquiere nuevamente el carácter. Si bien la evolución de la pigmentación alar en machos va de la mano con intensidades diferentes de selección sexual, no es el caso para las hembras.

ÍNDICE

	Pág.
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVOS.....	6
2.1 Objetivo general.....	6
2.2. Objetivos particulares.....	6
3. METODOLOGÍA.....	7
3.1 Datos.....	7
3.2 Arboles filogenéticos.....	7
3.3 Reconstrucción del ancestro.....	8
3.4 Análisis direccionales.....	8
4. RESULTADOS.....	11
4.1 Reconstrucción filogenética.....	11
4.2 Análisis direccionales.....	13
5. DISCUSIÓN.....	17
6. CONCLUSIONES.....	22
7. LITERATURA CITADA.....	23

Introducción

En 1871, Darwin introdujo la teoría de la selección sexual para explicar la presencia de caracteres extravagantes, a los cuales llamó caracteres sexuales secundarios (CSS) debido a que no participaban directamente en la reproducción (Andersson 1994). Darwin notó que ornamentos (astas de ciervos machos por ejemplo el ciervo *Cervus elaphus*), colores vistosos, apéndices y protuberancias (cuernos y enormes mandíbulas de algunos escarabajos por ejemplo el escarabajo *Lucanus cervus*) son la norma en muchas especies y que se presentan comúnmente más desarrolladas en los machos (Andersson 1994, Contreras-Garduño et al. 2009).

Según la teoría de la selección sexual, los CSS están ligados al éxito reproductivo, donde a mayor grado de expresión de un CSS, mayor el éxito reproductivo del animal que lo porta (Andersson 1994). Estos caracteres evolucionan mediante tres procesos:

1. Competencia macho-macho: durante esta competencia los machos se enfrentan directa o indirectamente por el acceso a las hembras. En estos enfrentamientos, los CSS son utilizados para dirimir encuentros. Por ejemplo, en los dípteros *Phitalmia alcicornis* y *P. cervicornis*, las astas más elaboradas son cruciales en los combates cuerpo a cuerpo, y las menos elaboradas, como las de *P. mouldsi* y *P. robertsi* sólo se utilizan para evaluar el tamaño del contrincante (Schutze et al. 2007).
2. Elección femenina: en este proceso las hembras discriminan entre parejas potenciales con base en la expresión de sus CSS, lo que puede reflejar su condición. Por ejemplo, las hembras de la mariposa *Pieris protodice* prefieren copular con los machos de cortejos más elaborados (Rutowski 1982).
3. Conflicto sexual: surge cuando los intereses reproductivos de cada sexo difieren, por lo que cada uno intentará aumentar su adecuación a costa de los intereses del sexo opuesto (Contreras-Garduño et al. 2009). Los CSS, según este proceso, son una especie de armamento que se usará para contrarrestar los intereses del sexo opuesto. Por ejemplo, en la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* los machos introducen en su fluido seminal proteínas que son tóxicas para las hembras y que a medida que aumenta la cantidad de proteínas también lo hace la toxicidad del fluido (Chapman et al. 2003).

Se sabe además que entre más tóxico es el fluido, mayor es el éxito reproductivo del macho (Chapman et al. 2003).

Pigmentación alar en Odonata

Los odonatos son un orden de insectos que agrupa aproximadamente 5500 especies (Corbet 1999). Se trata de animales de origen tropical, con una biología reproductiva muy compleja. La conducta reproductiva de los odonatos ha sido estudiada intensamente en las últimas décadas, ya que estos insectos son relativamente grandes y fáciles de observar en condiciones naturales (Córdoba-Aguilar 2008).

Un CSS notable en los machos adultos de ciertas especies de Odonatos es la presencia de pigmentación alar (Córdoba-Aguilar 2002; Fig. 1). Los machos de un gran número de especies, particularmente del suborden Zygoptera (familia Calopterygidae), desarrollan una pigmentación alar poco después de emerger al estado adulto. Durante este periodo, los individuos alcanzan la madurez sexual y se fija el pigmento alar, el cual ya no cambia durante el resto de la vida del animal (Córdoba-Aguilar 1993).

Sin embargo, la cantidad de pigmento alar en los adultos puede ser muy variable, sobre todo, entre los individuos de una misma especie. Por ejemplo, en el caballito del diablo *Calopteryx haemorrhoidalis* (Fig. 1), la pigmentación alar puede variar desde un 58% hasta un 92% entre machos (Córdoba-Aguilar 2002). Entre especies, la proporción de pigmentación puede variar entre 1% y 100% (Fig. 2).



Fig. 1. Ejemplo de variación de la pigmentación alar en machos de *Calopteryx haemorrhoidalis* (tomado de Córdoba-Aguilar y Cordero-Rivera 2005)

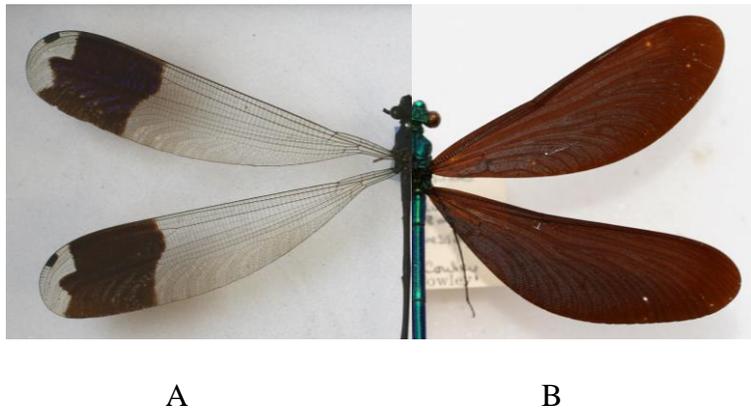


Fig. 2. Ejemplo de diferencias en la proporción de pigmentación alar entre diferentes especies en machos. A) *Megaloprepus coerulatus* y B) *Matrona basilaris* (foto cortesía de M. A. Serrano-Meneses).

Una vez que la pigmentación se ha desarrollado en especies territoriales, los machos establecen territorios donde las hembras llegan para copular y ovipositar (Grether 1996, Siva-Jothy 1999, Córdoba-Aguilar 2002, Contreras-Garduño et al. 2007; Serrano-Meneses et al. 2008). Estos territorios son defendidos contra otros machos de forma tal que los machos residentes muestran sus alas pigmentadas a sus conespecíficos. La explicación de esta conducta es que los machos son capaces de (i) evaluar los patrones de pigmentación de otro macho y (ii) con base en esta información, decidir si enfrentar al macho residente o no (Córdoba-Aguilar y Cordero-Rivera 2005). De forma similar, en algunas especies, los machos muestran sus alas pigmentadas a las hembras durante el vuelo precopulatorio de cortejo (como es el caso del género *Calopteryx*; Siva-Jothy 1999). Diferentes estudios, particularmente en la familia Calopterygidae, han demostrado que los machos altamente pigmentados son usualmente los que defienden un territorio y lo hacen por períodos más largos comparados con machos menos pigmentados. Además estos machos con alas más pigmentadas tienen mayor éxito de apareamiento (Grether 1996, Siva-Jothy 1999, Córdoba-Aguilar 2002, Serrano-Meneses et al. 2008).

No tan solo los machos pueden estar pigmentados, también la pigmentación alar puede ocurrir en hembras de algunas especies; sin embargo poco se sabe sobre la función de este carácter. Hay algunas pistas que sugieren que la pigmentación alar en hembras puede

evolucionar por un proceso parecido a lo que ocurre en machos. Córdoba-Aguilar y colaboradores (2003) examinaron la relación entre la pigmentación alar femenina y una serie de rasgos conductuales y aspectos de la condición en *Calopteryx haemorrhoidalis*. Los machos de esta especie defienden sustratos fluviales que las hembras usan después de la cópula para la oviposición. Después de la cópula y durante la oviposición, las hembras son vigiladas y resguardadas por el macho (de otros machos intrusos). Las hembras pueden también evitar el apareamiento y robar un sitio de oviposición en el territorio de un macho (Córdoba-Aguilar et al. 2003). Córdoba-Aguilar et al. (2003), encontraron que la cantidad de pigmentación alar se correlacionó negativamente con el número de eugregarinas (parásitos intestinales) presentes. Las hembras con más parásitos produjeron menos huevos, sobrevivieron menos días, aceptaron cortejos cortos por parte de los machos, inspeccionaron menos a los machos antes del apareamiento, tuvieron un éxito de apareamiento más bajo y fueron custodiadas por menos tiempo durante la oviposición. La reducción de la producción de huevos y la menor supervivencia de las hembras infectadas pueden deberse al agotamiento de las reservas alimenticias por la presencia de eugregarinas parásitas. Posiblemente la pigmentación alar femenina puede ser signo del valor reproductivo de la hembra que los machos pueden identificar. Una ventaja de esto es que una hembra de mayor pigmentación podría tener un compañero de guardia más efectivo al momento de defenderla contra machos intrusos en la oviposición (Córdoba-Aguilar et al. 2003).

Si bien sabemos poco a nivel microevolutivo, sabemos menos sobre la evolución del pigmento a nivel macroevolutivo. Por ejemplo en un estudio filogenético comparativo reciente, Serrano-Meneses et al. (en prep.), usando 142 especies de Odonata, demostraron que la pigmentación alar evoluciona únicamente si niveles altos de selección sexual (medidos como la aparición de sistemas de apareamiento territoriales o leks) evolucionan primero. Una observación menos cuantitativa indica que es en las especies cuyos machos practican la territorialidad, donde las hembras presentan patrones pigmentados de sus alas (Córdoba-Aguilar y Cordero-Rivera 2005) lo cual sugiere que la evolución de la pigmentación alar femenina ha ido a la par de la pigmentación alar en machos.

En este respecto es frecuente que las hembras desarrollen CSS similares a los masculinos, incluso en especies donde los papeles sexuales no están invertidos, aunque

normalmente no llegan a ser tan exagerados (Andersson 1994, Clutton-Brock y Vincent 1999). Tradicionalmente este hecho se ha explicado por una correlación genética no funcional entre los sexos (Martín-Vivaldi y Cabrera 2002), aunque recientemente se ha propuesto que esos caracteres podrían haber evolucionado por selección sexual en las hembras (Clutton-Brock y Vincent 1999). Este es el caso de especies en las que ambos sexos realizan una gran inversión, por tanto, son selectivos a la hora de elegir pareja. Un ejemplo de esto son las aves monógamas que comparten las labores de los cuidados y alimentación de las crías (Martín-Vivaldi y Cabrera 2002). Actualmente hay pocos estudios sobre este tema, y no está claro hasta qué punto la existencia de señales en las hembras es resultado de la selección sexual.

En este trabajo me planteé conocer si el origen y transición en la evolución de la pigmentación alar en hembras de libélulas está correlacionado con los cambios en la presencia de pigmento en machos. La idea es explorar cómo ha evolucionado la pigmentación en las hembras en relación a la pigmentación de los machos en este grupo de insectos usando métodos comparados. Siguiendo un análisis parecido a lo que Serrano-Meneses et al. (en prep) hicieron, usando el principio de si la intensidad de selección sexual (teniendo la presencia de territorialidad como mayor intensidad, y ausencia de territorialidad como menor intensidad) va de la mano con la evolución de la pigmentación, se debería esperar que la aparición de la territorialidad esté correlacionada con la aparición de la pigmentación en hembras. En mi análisis, comparo la correlación de ambos rasgos entre los dos sexos lo cual me permitirá proveer pistas sobre el surgimiento de este rasgo en las hembras para así proponer hipótesis sobre su posible función y mantenimiento.

Objetivo General

Poner a prueba si la pigmentación alar de hembras adultas de Odonata evoluciona en respuesta a la selección sexual que actúa en machos.

Objetivos Particulares

- 1.- Poner a prueba si la pigmentación alar de las hembras evoluciona de forma correlacionada con la pigmentación alar de los machos.
- 2.- Poner a prueba si la pigmentación alar de las hembras evoluciona de forma correlacionada con altos niveles de selección sexual actuando en los machos.

Material y métodos

Datos

A partir de un acervo fotográfico existente (fotografías de especímenes pertenecientes a la colección de Odonata del Museo de Historia Natural del Reino Unido, y de la Colección de Odonata del Instituto de Biología de la UNAM; tomadas por M. A. Serrano-Meneses con una cámara Canon 20D con un lente macro de 60-mm; Canon Inc., Tokyo, Japan; distancia constante de 0.5 m) integrado por 70 especies de Anisoptera distribuidos en 6 familias, y 34 géneros y 76 especies de Zygoptera pertenecientes 9 familias y 31 géneros, se determinó si las hembras presentan o no pigmentación alar. Las imágenes fueron seleccionadas por contar con información de la historia natural de la especie además de datos disponibles de filogenia.

La determinación de presencia o ausencia de pigmento se llevó a cabo con la ayuda de un programa de análisis digital de imágenes ImageJ 1.34s (National Institutes of Health, <http://rsb.info.nih.gov/ij/>). Este programa permitió ampliar las fotografías para visualizar el área cubierta por pigmento: a partir de una celda pigmentada se consideró la pigmentación alar. De acuerdo con la disponibilidad de imágenes se analizaron un total de 3 a 5 fotos por especie. En caso de discrepancia entre la determinación de presencia o ausencia del pigmento en la misma especie, es decir que en algunas fotos existe y en otras no, se tomó en cuenta la determinación con el mayor número de repeticiones.

Árboles filogenéticos

Se reconstruyó un árbol filogenético basado en el árbol más parsimonioso de Bybee (2008) el cual se generó a partir de datos moleculares y morfológicos. Debido a que esta filogenia solo llega a género y no incluye especies, las relaciones a este nivel se obtuvieron como sigue: las familias Aeshnidae, Chlorogomphidae, Cordulegastridae, Gomphidae y Petaluridae fueron tomadas de Misof et al. (2001) y Libellulidae de Carle y Kjer (2002). Calopterygidae, Chlorocyphidae, Euphaeidae, Hetaerinae, y Platycnemididae de Dumont et al. (2005), *Enallagma* (Coenagrionidae) de Brown et al. (2000) e *Ischnura* (Coenagrionidae) de

Chippindale et al. (1999). Las especies de la familia Corduliidae se acomodaron de acuerdo a la posición de género correspondiente en la filogenia de Bybee (2008).

Reconstrucción del ancestro

La reconstrucción filogenética del ancestro se realizó con el programa Mesquite versión 2.7. (Madison y Madison 2009) a partir de datos de presencia- ausencia mediante el método filogenético de Máxima Verosimilitud.

El método de Máxima Verosimilitud (MV) emplea modelos probabilísticos para seleccionar el mejor árbol, i.e., aquel con la más alta probabilidad de reflejar el proceso evolutivo real. MV es un método exhaustivo que busca todas las posibles topologías y considera cada posición en un alineamiento (no sólo sitios informativos). Empleando un modelo particular de substitución de residuos, MV calcula la verosimilitud total de las secuencias ancestro que evolucionan en nodos internos y eventualmente a las secuencias existentes (De Luna et al. 2005).

Así, para un set de datos D y una hipótesis evolutiva (topología) H, la verosimilitud de dichos datos viene dado por la expresión: $LD=Pr(D|H)$ que es la probabilidad de obtener D dada H (una probabilidad condicional). Por tanto la topología que hace nuestros datos el resultado evolutivo más probable corresponde a la estima de máxima verosimilitud de la filogenia (likelihood score ó valor de verosimilitud) (De Luna et al. 2005).

Análisis direccionales

Se utilizó el método de las variables discretas de Pagel, Discrete, para llevar a cabo el análisis de variables discretas binarias (Pagel 1994). El método usa un modelo de cadenas de Markov de tiempo continuo que permite hacer pruebas para detectar evolución correlacionada, además de poner a prueba el orden y la dirección de la evolución de caracteres binarios.

La evolución correlacionada se detecta mediante la comparación de un modelo donde dos características pueden evolucionar de forma independiente (modelo independiente) con un modelo donde la evolución de un carácter se antepone a la evolución del otro (modelo dependiente) sobre la filogenia, estableciendo una coevolución. Para determinar si existe

coevolución, se obtiene el estimado de verosimilitud $LR = -2\log [L(I)/L(C)]$, donde $L(I)$ es el estimado de verosimilitud en el modelo independiente y $L(C)$ es el estimado de verosimilitud del modelo dependiente. El modelo independiente tiene cuatro transiciones (parámetros): dos hacia adelante 0 a 1 y dos transiciones 1 a 0 para cada uno de los dos rasgos (Fig. 3). En contraste, el modelo dependiente tiene ocho parámetros donde los rasgos pueden coevolucionar (Fig. 4).

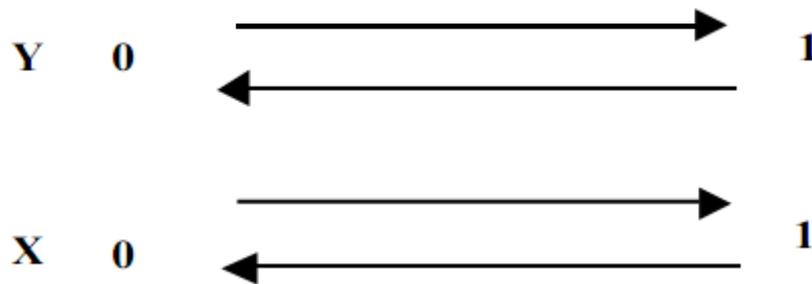


Fig.3. Transiciones independientes entre las dos características binarias. Se muestran los cuatro parámetros posibles del modelo independiente.

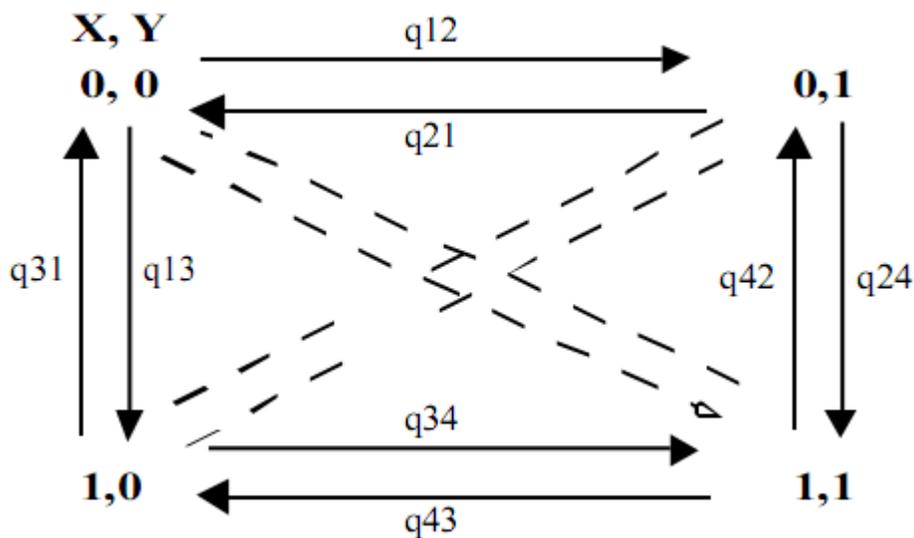


Fig.4. Transiciones correlacionadas entre las dos características binarias. Se muestran los ocho parámetros posibles del modelo dependiente.

Los ocho tipos posibles de transición de ambos caracteres se estiman simultáneamente como combinaciones de las transiciones de un solo estado. Si la diferencia en el estimado de máxima verosimilitud es suficientemente grande entre ambos modelos, existe evidencia de coevolución entre un par de caracteres (ver abajo).

El estadístico LR (estimado de verosimilitud) se distribuye como una variable chi-cuadrada con grados de libertad iguales a la diferencia en el número de parámetros entre los dos modelos cuando los modelos están anidados (Pagel 1994). Los modelos independientes y dependientes se diferencian por cuatro parámetros; por lo tanto, se usan cuatro grados de libertad ya que esta es una medida conservadora. Las ocho transiciones posibles, desde el estado i al estado j en el modelo dependiente se caracterizan por el parámetro Q_{ij} . Pagel (1994) describe varias pruebas en las que uno de los ocho parámetros se excluye *a priori* por forzar el parámetro Q_{ij} pertinente a cero o igual al valor de máxima verosimilitud de otro tipo de parámetro (Fig. 4.) Los modelos dependientes restringido y completo se anidan y entonces se puede comparar con el estadístico LR con un grado de libertad. El programa para llevar a cabo estas pruebas está disponible en: <http://www.evolution.reading.ac.uk/BayesTraits.html>.

Para este estudio las variables utilizadas fueron: 1) La presencia de pigmentación alar masculina y la presencia de la pigmentación alar femenina (presente, ausente: 1,0). 2) El estatus de territorialidad en machos y la pigmentación alar en hembras. En una primera prueba, se reconstruyó el estado ancestral de machos y hembras y posteriormente, se probaron las rutas evolutivas más probables por las cuales pueden haber evolucionado estos caracteres.

Resultados

Reconstrucción filogenética

Se obtuvo una hipótesis filogenéticas para el orden Odonata, basada en el trabajo Bybee (2008; Fig. 5 y 6).

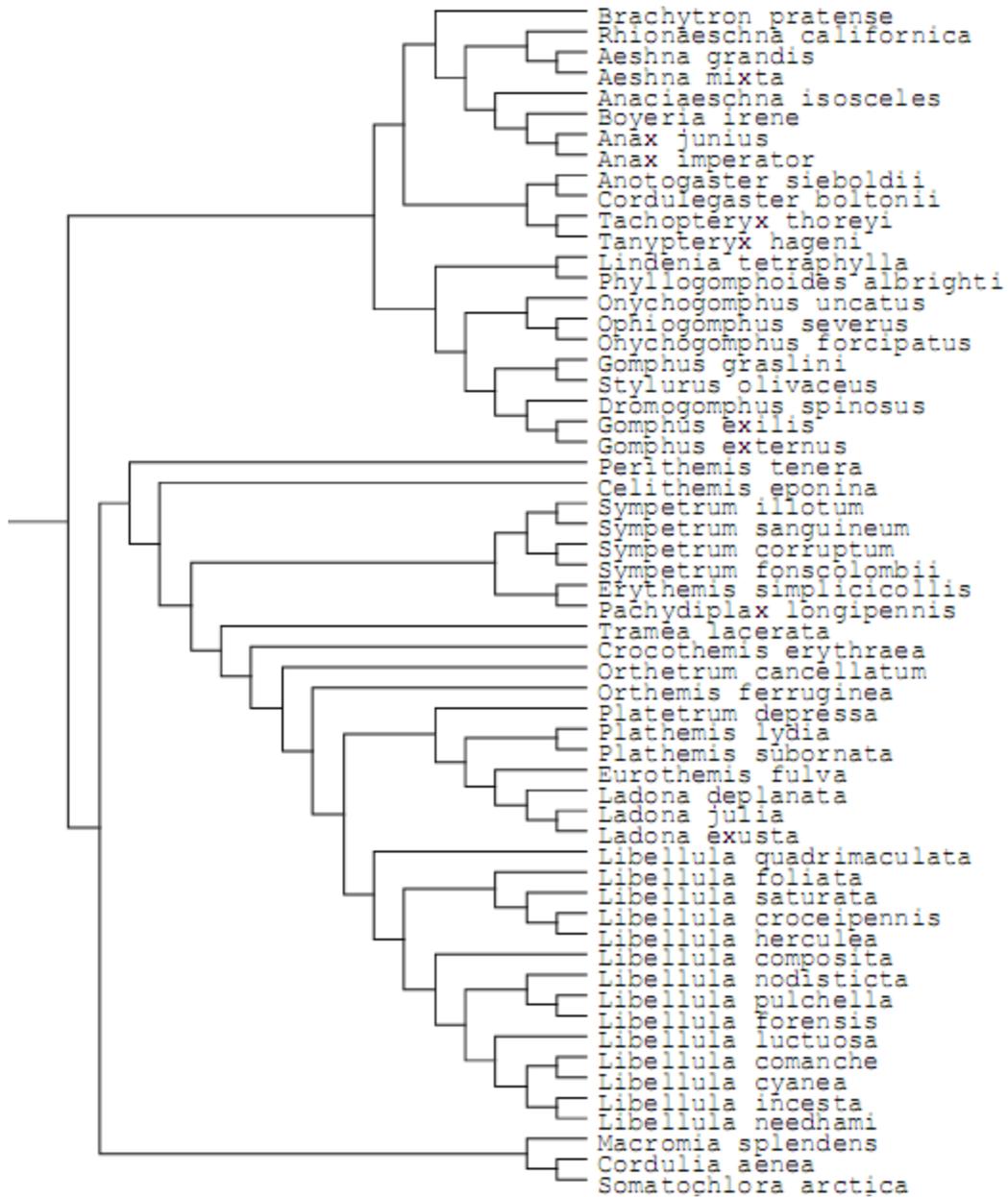


Fig. 5. Reconstrucción filogenética del suborden Anisoptera basada en la filogenia de Bybee 2008

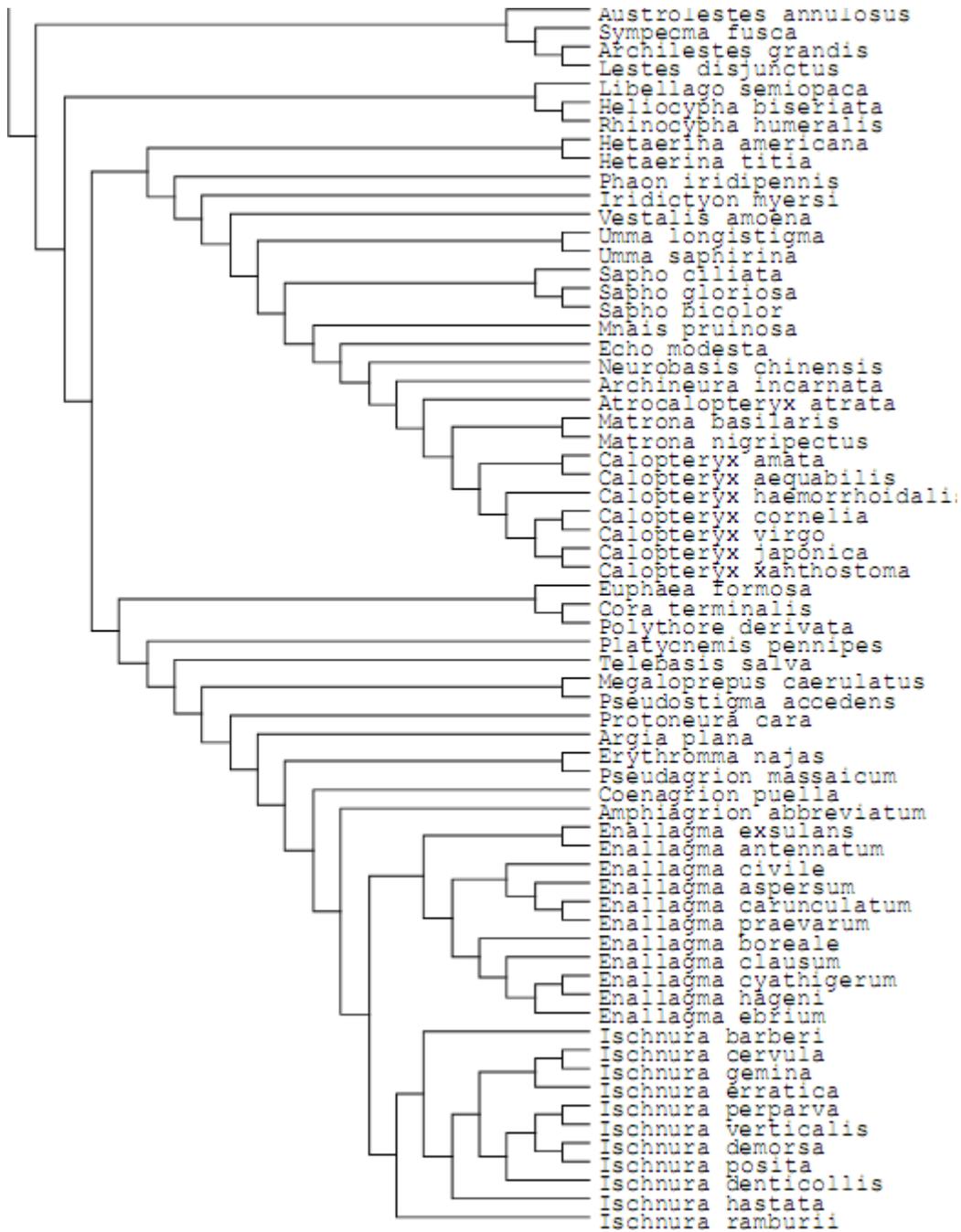


Fig. 6. Reconstrucción filogenética del suborden Zygoptera basada en la filogenia de Bybee 2008

Análisis direccionales

Análisis de evolución correlacionada entre la pigmentación alar en hembras y machos

Los análisis de Discrete para evolución correlacionada entre la pigmentación alar en hembras y la pigmentación alar en machos, usando la pigmentación en machos como predictor (basado en la filogenia de Bybee 2008), revelan evolución correlacionada entre ambas características (LR = 60.032, P = 0.001).

El análisis de las rutas evolutivas, indica que de un ancestro donde ambos sexos carecían de pigmento (LR machos: 0 = 0.632, 1 = 0.367; LR hembras: 0 = 0.982, 1 = 0.017) es más probable que este se adquiriera primero en los machos y posteriormente en las hembras (Fig. 7). Se indica también como una vez que ambos sexos han adquirido el pigmento es probable que éste se pierda en las hembras, pero no en los machos donde permanece constante (Fig. 7).

Modelo Alternativo	L (D ₇)	Valor de verosimilitud	Valor de p
q12 = 0	-97.650	1.748	0.186
q13 = 0	-98.811	4.07	0.043
q21 = 0	-97.161	0.77	0.380
q24 = 0	-97.650	1.748	0.186
q31 = 0	-97.847	2.142	0.141
q34 = 0	-100.020	6.488	0.010
q42 = 0	-98.611	3.67	0.054
q43 = 0	-102.960	12.368	0.001

Tabla 1. Se muestran los valores de las rutas evolutivas. Los parámetros Q_{ij} indican las transiciones entre los estados *i* y *j*. Los cuatro estados diferentes son 1= 0,0 2=0,1 3=1,0 y 4=1,1. Donde la primera variable se corresponde con la pigmentación alar en machos y la segunda variable con la pigmentación alar en hembras.

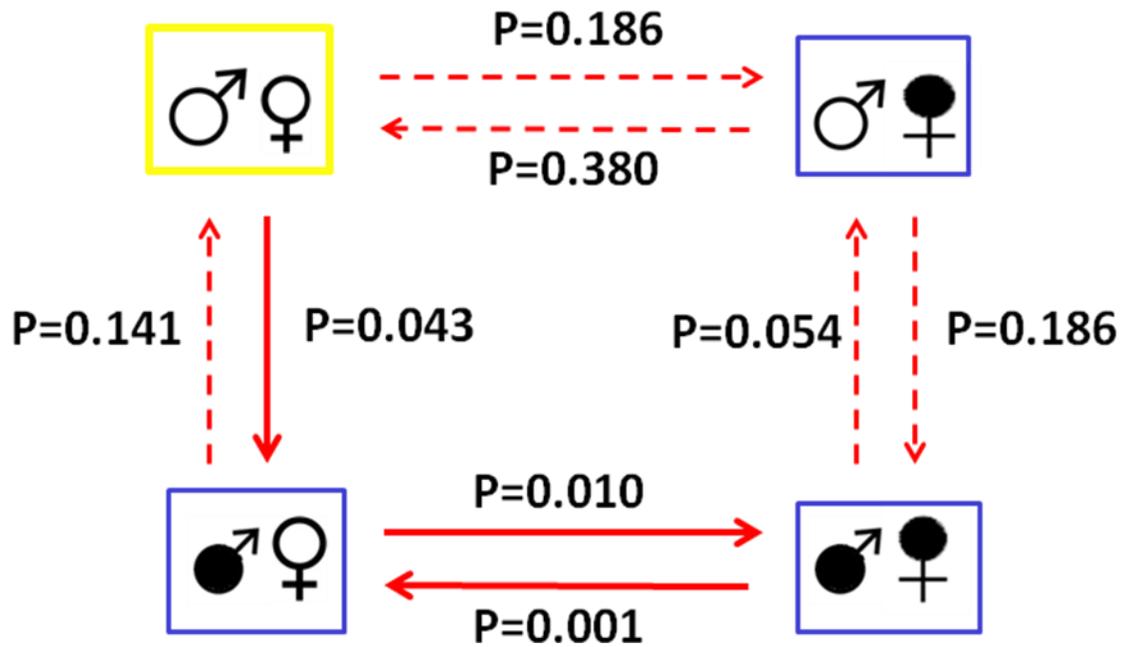


Fig. 7. Evolución direccional de la pigmentación alar femenina, se indican el estado ancestral (recuadro amarillo, esquina superior derecha) y las rutas probables por las cuales evolucionó el carácter. Líneas sólidas indican valores estadísticamente significativos de p y líneas punteadas indican valores no significativos.

Análisis de evolución correlacionada entre la pigmentación alar en hembras y la territorialidad en machos

Los análisis de Discrete para evolución correlacionada entre la territorialidad en machos y la pigmentación alar en hembras, usando la territorialidad en machos como predictor (basado en la filogenia de Bybee 2008), revelan evolución correlacionada entre ambas características (LR = 16.556, P = 0.002).

El análisis de las rutas evolutivas, indica que es probable que de un ancestro donde el macho era territorial y la hembra carecía de pigmento (LR machos: 0 = 0.115, 1 = **0.884**, LR hembras: 0 = **0.982**, 1 = 0.017) es más probable que la pigmentación en las hembras haya evolucionado tras la aparición de niveles cada vez más intensos de selección sexual actuando en machos (Fig. 8). Se indica también como ambas características pueden tener regresiones a estados ancestrales (Fig. 8).

Modelo Alternativo	L (D ₇)	Valor de verosimilitud	Valor de p
q12 = 0	-115.238	0.606	0.436
q13 = 0	-117.181	4.492	0.034
q21 = 0	-114.902	0.066	0.797
q24 = 0	-115.392	0.914	0.339
q31 = 0	-126.695	23.52	0.001
q34 = 0	-123.955	18.04	0.001
q42 = 0	-118.536	7.202	0.007
q43 = 0	-130.609	31.348	0.001

Tabla 2. Se muestran los valores de las rutas evolutivas. Los parámetros q_{ij} indican las transiciones entre los estados i y j. Los cuatro estados diferentes son 1 = 0,0 2 = 0,1 3 = 1,0 y 4 = 1,1. Donde la primera variable se corresponde con la territorialidad en machos y la segunda variable con la pigmentación alar en hembras.

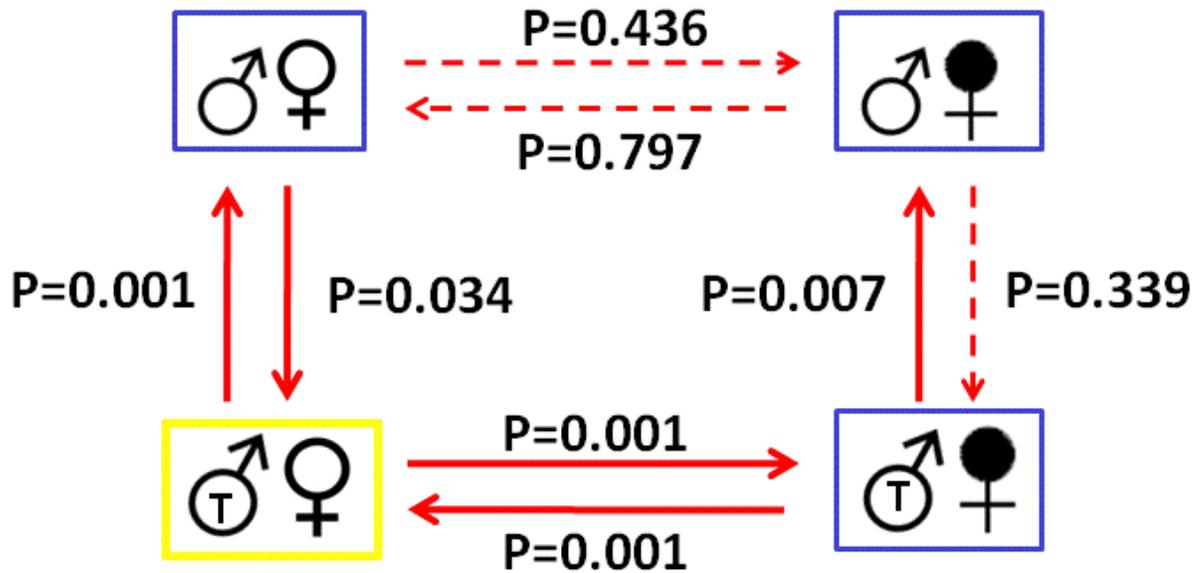


Fig. 8. Evolución direccional de la pigmentación alar femenina, se indican el estado ancestral (recuadro amarillo, esquina inferior izquierda) y las rutas probables por las cuales evolucionó el carácter. Líneas sólidas indican valores estadísticamente significativos de p y líneas punteadas indican valores no significativos.

Discusión

Los resultados sugieren que la pigmentación alar de machos y hembras han coevolucionado, y que las hembras adquirieron la pigmentación poco después de que los machos lo hicieron. Probablemente la pigmentación en las hembras pudo haber evolucionado tras la aparición de niveles cada vez más intensos de selección sexual actuando en machos. Sin embargo, la pigmentación en hembras no permanece constante, sino que existen regresiones al estado ancestral, seguidas por transiciones en las que se adquiere nuevamente el carácter. Si bien la evolución de la pigmentación alar en machos va de la mano con intensidades diferentes de selección sexual, no es el caso para las hembras. En adelante planteo algunas explicaciones tentativas de porqué ocurre este proceso.

Los resultados obtenidos para la pigmentación alar en el orden, mediante la reconstrucción del ancestro, indican que en un inicio ambos sexos carecían de pigmento. Este pigmento se adquirió posteriormente en los machos y por último en las hembras. La adquisición de pigmento en Odonata pudo darse primero en los machos ante la necesidad de enviar señales a sus conespecíficos, principalmente a las hembras aunque también a machos. Existe un enorme sustento a esta idea. Distintos estudios de la pigmentación alar en Odonata han indicado que está ligada al éxito de apareamiento de los machos (Siva-Jothy 1999, Grether 1996, Córdoba-Aguilar 2002, Contreras-Garduño et al. 2005). Estos estudios han sugerido que los machos con mayor pigmento son más elegidos por las hembras o son mejores en la defensa de territorios.

Tradicionalmente se ha asumido que cuando la selección sexual actúa en los machos, no actúa en las hembras, explicando la presencia de ornamentos femeninos, principalmente como resultado de una correlación genética de la selección sexual actuando en los machos (Andersson 1994, Clutton-Brook 2007, 2009). Esta hipótesis de evolución correlacionada ha servido para explicar no sólo las versiones rudimentarias de ornamentos de los machos, sino también los casos en que las hembras y machos poseen los mismos ornamentos (Amundsen 2000). Por lo tanto, con excepción de las especies donde los roles sexuales se encuentran invertidos, la presencia de ornamentos en las hembras con frecuencia se ha considerado que no es funcional (Amundsen 2000, Clutton-Brook 2007, 2009). Dado que la mayor parte del genoma se comparte entre machos y hembras, la correlación genética entre los sexos es

inevitable, independientemente de si el rasgo se expresa en ambos sexos o no. Por lo tanto, el problema no es si los ornamentos femeninos están correlacionados o no con los de los machos, la verdadera cuestión es si la selección sexual está actuando en la expresión de los rasgos femeninos (Andersson 1994, Amundsen 2000, Clutton-Brook 2009). Al menos, en parte, se podría decir que las hembras tienen una "preadaptación" para la ornamentación funcional (Amundsen 2000). Potencialmente, los ornamentos de las hembras podrían ser seleccionados a través de una función de señalización igual a la de sus compañeros machos.

En Odonata existen pistas que sugieren que la pigmentación alar en hembras puede evolucionar por un proceso similar a lo que ocurre en los machos y que ésta surgió tras la aparición de niveles cada vez más intensos de selección sexual actuando en machos (Córdoba-Aguilar et al. 2003). Según esta idea, la pigmentación femenina podría ser una señal por parte de las hembras que comunica su condición a los machos conespecíficos. Más específicamente, la pigmentación alar femenina puede ser un signo del valor reproductivo de las hembras, lo que les da la oportunidad de indicar su mayor calidad o capacidad (por su condición física o experiencia) reproductiva permitiendo a los machos discriminar entre las hembras mejor pigmentadas. Existe un único estudio en aves donde se ha puesto a prueba la preferencia de los machos por las hembras más ornamentadas. Los machos de la especie monógama *Aethia cristatella* (nombre común: mérgulo empenachado) mostraron preferencia por las hembras más ornamentadas (Jones y Hunter 1993), confirmando la idea de que los ornamentos que se expresan en los dos sexos puede ser favorecido por las preferencias sexuales mutuas. En odonatos no existen datos que sugieran preferencias abiertas pre-copulatorias por parte de los machos a hembras más pigmentadas. Sin embargo, un estudio ha sugerido que puede haber preferencias masculinas por hembras más pigmentadas a nivel post-copulatorio. En el zygóptero *Calopteryx haemorrhoidalis asturica* ha indicado que las hembras más pigmentadas son resguardadas más tiempo por sus parejas al momento que ellas están poniendo huevos, después de la cópula (Córdoba-Aguilar et al. 2003). El resguardo post-cópula es clave en odonatos ya que previene que otros machos tomen en cópula a la hembra (Corbet, 1999). La razón aparente de mayor tiempo de resguardo es que las hembras más pigmentadas tuvieron más huevos. De manera interesante, las hembras más pigmentadas también estuvieron menos

parasitadas, lo cual sugiere que la pigmentación podría indicar no tan sólo fecundidad, sino también capacidad inmune (Córdoba-Aguilar et al. 2003).

La pérdida de la pigmentación en hembras no es fácil de explicar. Las regresiones a estados ancestrales no son exclusivas de los odonatos. En aves muchos estudios han indicado la selección en el plumaje de las hembras como la causa principal de la presencia o ausencia de monomorfismo (Price y Birch 1996). En un estudio filogenético similar al mío (usando la filogenia de Sibley y Alquist con 5,398 especies de aves) se encontró que las transiciones evolutivas entre el dimorfismo y monomorfismo se han producido al menos 150 veces en las aves passerinas (Price y Birch 1996). Los autores concluyeron que las transiciones en los estados alternativos no son difíciles de producir siempre y cuando existan las presiones de selección adecuadas, lo cual sugiere que la correlación genética juega un papel menor en el desarrollo evolutivo de los cambios en el plumaje. Este podría también ser el caso para mis resultados.

Una explicación más funcional de perder el pigmento es que el costo de mantenerlo sea muy elevado. La competencia por acceder a un macho o el producir un ornamento puede reducir la fecundidad o la inversión parental de las hembras lo que podría tener efectos directos sobre la reproducción (Clutton-Brook 2002). Estos efectos pueden limitar el desarrollo de caracteres sexuales secundarios a un nivel donde los costos de mantenerlos no sean muy elevados para la supervivencia de las hembras (Clutton-Brook 2007, 2009), lo que a la larga puede limitar la evolución de nuevos aumentos. Poner esto a prueba no es fácil. Sin embargo, citando nuevamente el caso de la libélula *Calopteryx haemorrhoidalis asturica*, es claro que puede existir una relación entre fecundidad y pigmentación (Córdoba-Aguilar et al. 2003). La relación entre estas dos variables puede tener de fondo la competencia por recursos dietéticos. Aunque esto no se ha explorado en hembras, se sabe que en etapas juveniles del macho, la producción de pigmento está directamente relacionada con la cantidad de presas (Jiménez-Cortés et al. en prensa). A este respecto, se podría experimentar con hembras suministrando cantidades variables de alimento para ver si esto afecta la pigmentación y fecundidad.

Otro costo que explicaría la pérdida de la pigmentación en hembras es que la pigmentación facilita que las hembras sean detectadas por depredadores. Existe evidencia que

indica que los machos más pigmentados de *Calopteryx*, son más intensamente capturados por aves (Svensson y Friberg 2007) lo cual apoyaría esta idea. Esto podría ponerse a prueba mediante la exposición experimental de hembras con y sin pigmento a depredadores.

Otro costo puede emanar de un conflicto de distribución de recursos entre el pigmento y la respuesta inmune. Se sabe que el pigmento precursor de las alas oscuras en machos es melanina (Siva-Jothy 2000). La melanina es a su vez usada para encapsular parásitos relativamente grandes como son las eugregarinas (Siva-Jothy 1999). En machos de *Calopteryx splendens* la presencia e intensidad del pigmento se ha asociado con la capacidad de combatir gregarinas (Siva-Jothy 1999, 2000). Esta capacidad se indica a las hembras durante el cortejo (Siva-Jothy 1999). Sin embargo en caso de no existir eugregarinas, no tendría porque existir pigmento expresado en las alas. Así, quizá las oscilaciones de pérdida y ganancia de pigmento en hembras podrían explicarse por mayor o menor presión de eugregarinas. Una forma de poner esto a prueba es buscar directamente la presencia o ausencia de estos parásitos en hembras con y sin pigmento. Se podría esperar que las hembras de especies con hembras pigmentadas tengan estos parásitos, y no las hembras de especies cuyas hembras no tengan pigmento.

Finalmente, mi estudio es único en su género porque el énfasis es entender a nivel macroevolutivo los rasgos femeninos que de primera instancia parecen tan extravagantes como cualquier carácter sexual secundario en machos. No existe un estudio que haya emprendido un objetivo similar en otros animales, a pesar de que los caracteres extravagantes están ampliamente diseminados en hembras, Arriba señalé algunos puntos que podrían ponerse a prueba, pero definitivamente el punto de inicio debe ser investigar si la selección sexual está detrás de la pigmentación alar femenina, tal y como se ha hecho en algunos mamíferos (Clutton-Brook 2007, 2009).

Conclusiones

- La pigmentación alar de machos y la pigmentación alar de hembras han coevolucionado.
- La pigmentación en las hembras pudo haber evolucionado tras la aparición de niveles cada vez más intensos de selección sexual actuando en machos.
- Potencialmente, la pigmentación de las hembras podría ser seleccionada a través de una función de señalización igual que la de sus compañeros machos
- La pigmentación en hembras no permanece constante, esta puede ganarse o perderse probablemente en respuesta a que tan altos sean los costos de mantenerla.

Literatura citada

- Amundsen T. 2000. Why are female birds ornamented? *Trends in Ecology and Evolution* 15:149–155.
- Andersson M. 1994. *Sexual selection*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Bybee MS, Ogdendb TH, Branham MA y Whiting MF. 2008. Molecules, morphology and fossils: a comprehensive approach to odonate phylogeny and the evolution of the odonate wing. *Cladistics* 24: 477–514.
- Brown JM, McPeck MA y May ML. 2000. A phylogenetic perspective on habitat shifts and diversity in the North American *Enallagma* damselflies. *Syst. Biol.* 49: 697–712.
- Carle FL y Kjer KM. 2002. Phylogeny of *Libellula* Linnaeus (Odonata: Insecta). *Zootaxa* 87: 1–18.
- Chapman T, Arnqvist G, Bangham J y Rowe L. 2003. Sexual conflict. *Trends in Ecology and Evolution* 18:41-47.
- Chiari Y, Vences MH, Vieites DR, Rabemananjara F, Bora P, Ramilijaona O y Meyer A. 2004. New evidence for parallel evolution of colour patterns in Malagasy poison frogs (*Mantella*). *Molecular Ecology* 13: 3763–3774.
- Chippindale PT, Dave VK, Whitmore DH y Robinson JV. 1999. Phylogenetic relationships of North American damselflies of the genus *Ischnura* (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae) based on sequences of three mitochondrial genes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 11: 110–121.
- Clutton-Brock TH. 2007. Sexual selection in males and females. *Science* 318: 1882–1885.
- Clutton-Brock TH. 2009. Sexual selection in females. *Animal Behaviour* 77: 3–11.
- Clutton-Brock TH y Vincent ACJ. 1999. Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature* 351:58-60.

- Contreras-Garduño J, Buzatto BA, Abundis L, Nájera-Cordero K y Córdoba-Aguilar A. 2007. Wing colour properties do not reflect male condition in the American Rubyspot (*Hetaerina americana*). *Ethology*. 113: 944-952.
- Contreras-Garduño J, Córdoba-Aguilar A, Peretti A y Drummond H. 2009. Selección sexual. En: *Evolución Biológica. Una visión actualizada desde la revista Ciencias*. Morrone, J. J., y Magaña, P. (editores). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 193-236.
- Corbet PS. 1999. *Dragonflies: Behaviour and ecology of Odonata*. Essex, Harley Books.
- Córdoba-Aguilar A. 1993. Cambios de coloración en adultos de *Hetaerina cruentata* (Rambur) (Odonata: Calopterygidae). *Brenesia*, 39–40, 181–183.
- Córdoba-Aguilar A. 2002. Wing pigmentation in male territorial damselflies, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. *Anim. Behav.* 63: 759-766.
- Córdoba-Aguilar A. 2008. *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press.
- Córdoba-Aguilar A, Salamanca-Ocaña JC y Lopezaraisa M. 2003. Female reproductive decisions and parasite burden in a calopterygid damselfly (Insecta: Odonata). *Anim. Behav.* 66: 81-87.
- Córdoba-Aguilar A y Cordero-Rivera A. 2005. Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): status of knowledge and research perspectives. *Neotrop. Ent* 34: 861-837.
- Dumont HJ y Hinnekint BON. 1973. Mass migration in dragonflies, especially in *Libellula quadrimaculata* L.: a review, a new ecological approach and a new hypothesis. *Odonatologica* 2: 1–20.
- Grether G. 1996. Sexual selection and survival selection on wing coloration and body size in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. *Evolution*. 50 (5): 1939-1948.

- Jiménez-Cortés JG, Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A. En prensa. The effects of food shortage during larval development on adult body size, body mass, physiology and developmental time in a tropical damselfly. *Journal of Insect Physiology*.
- Jones IL y Hunter FM. 1993. Mutual sexual selection in a monogamous seabird. *Nature* 362, 238–239.
- Maddison WP y Maddison DR. 2009. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.72 <http://mesquiteproject.org>
- Martín-Vivaldi M. y Cabrera J. 2002. Selección sexual. En: Evolución. La base de la biología. Manuel Soler (editor). Madrid, España. 235-259 pp.
- Misof B, Rickert AM, Buckley TR, Fleck G y Sauer KP. 2001. Phylogenetic signal and its decay in mitochondrial SSU and LSU rRNA gene fragments of Anisoptera. *Mol. Biol. Evol.* 18: 27–37.
- Pagel M. 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 255:37-45.
- Plaistow S. 1997. Variation in non-territorial behavior in male *Calopteryx splendens xanthostoma* (Zygoptera: Calopterygidae) 26: 171-181.
- Price T y Birch GL. 1996. Repeated evolution of sexual color dimorphism in passerine birds. *Auk* 113: 842–848.
- Rutowski RL. 1982. Epigamic selection by males as evidenced by courtship partner preferences in the checkered white butterfly (*Pieris protodice*). *Anim. Behav.* 30: 108–112.
- Seehausen O, van Halpen JJM, Lande R. 1999. Color polymorphism and sex ratio distortion in a cichlid fish as an incipient stage in a sympatric speciation by sexual selection. *Ecology Letters* 2: 376–378.

- Serrano-Meneses MA, Sánchez-Rojas G y Córdoba-Aguilar A. 2008. Sexual selection as the possible underlying force in calopterygid wing pigmentation: comparative evidence with *Hetaerina* and *Calopteryx* (Zygoptera:Calopterygidae). *Odonatologica* 37(3): 221-233.
- Serrano-Meneses MA, Milligan HT, Córdoba-Aguilar A y Szekely T. Territoriality as a predictor of the evolution of male wing pigmentation in Odonata. En preparación.
- Schutze MK, Yeates DK, Graham GC y Dodson G. 2007. Phylogenetic relationships of antlered flies, *Phytalmia* Gerstaecker (Diptera: Tephritidae): The evolution of antler shape and mating behaviour. *Australian Journal of Entomology* 46: 281 – 293.
- Siva-Jothy MT. 1999. Male wing pigmentation may affect reproductive success via female choice in a calopterygid damselfly (Zygoptera). *Behaviour* 136: 1365-1377.
- Siva-Jothy MT. 2000. A mechanistic link between parasite resistance and expression of a sexually selected trait in a damselfly. *Proceedings of the Royal Society of London . B* 267: 2523-2527.
- Svensson EI y Friberig M. 2007. Selective predation on wing morphology in sympatric damselflies. *The American Naturalist* 170:101-112.