



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Posgrado en Ciencias Biológicas

**“Cambios direccionales en la evolución del
dimorfismo sexual en tamaño en libélulas y
caballitos del diablo (Insecta: Odonata)”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Presenta:

Martha Reyes Hernández

Director:

Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses

Comité tutorial:

Dr. Jorge Contreras Garduño

Dr. Carlos Lara Rodríguez



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



COORDINACIÓN MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Proyecto de tesis que **Martha Reyes Hernández** realiza para la obtención del grado de Maestra 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 "**Cambios direccionales en la evolución del dimorfismo sexual en tamaño en libélulas y caballitos del diablo (*Insecta Odonata*)**".

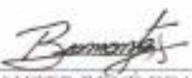
Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., JULIO 12 DE 2013


DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO
MENESES


DR. JORGE CONTRERAS GARDUÑO


DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ


DR. FAUSTO RENÉ BEAMONTE
BARRIENTOS


DR. AMANDO BAÑISTA ORTEGA



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.

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, por abrirme las puertas para desarrollar estos dos años de formación académica. Así como, por los enlaces con otras instituciones, para desarrollar actividades educativas complementarias, en particular con el Instituto de Ecología A.C. (INECOL).

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento otorgado para el desarrollo de este proyecto de investigación, en el periodo 2011-2013, beca número 261721.

A Santander Espacio Común de Educación Superior (ECOES) por beca de movilidad estudiantil.

A mi director de tesis, al Dr. Martin Alejandro Serrano Meneses por su valioso apoyo y transmisión de conocimientos en el desarrollo de este proyecto de investigación. Además expreso mi gratitud por tus consejos, algunas veces muy duros pero siempre con afán de acrecentar el compromiso por este trabajo y para el crecimiento en mi vida profesional. Gracias por tu confianza y paciencia.

A los miembros del comité tutorial, sus comentarios han hecho mejoras en el desarrollo del proyecto. Al Dr. Jorge Contreras Garduño por su participación, apoyo y alojamiento en las ocasiones de visita a las instalaciones de la Universidad de Guanajuato, así como por sus comentarios para ampliar mis conocimientos. Al Dr. Carlos Lara Rodríguez por su participación activa, comentarios y cuestionamientos tanto en el trabajo escrito como dentro de los tutorales.

Con mucho respeto y admiración a los profesores investigadores del posgrado que participaron en mi formación durante esta estancia. Principalmente gracias al Dr. Arturo Estrada Torres, por sus observaciones constructivas y enseñanzas en este periodo, gracias a ellas se formó en mí una cultura crítica y un incremento en las herramientas dentro del área de la investigación.

A la Dra. Margarita por su ardua y diaria labor, así como, su compromiso y entrega por esta institución.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi familia que nunca me ha permitido estar sola, gracias por esa unión. A mi mamá, porque su enseñanza siempre ha sido la de una mujer capaz de mover cielo y tierra por amor a su familia. A mí papá porque siempre tiene un buen consejo y ama lo que yo amo. A mis hermanos: Juan y Esther (ambos mis hermanos) entre risas y lágrimas nunca nos hemos distanciado, son un excelente ejemplo para mí. A Luis porque ha escuchado y ha centrado su atención en mí, en este periodo de maestría (gracias por volvernos a encontrar hermanito). Eus y Ana, por estar ahí, sé que el día que les pida auxilio acudirán sin titubeos. A mis sobrinas hermosas Belem, Brenda, Elena, Ana y Mari Jo. Gracias familia saben perfectamente que pueden contar conmigo.

A Belem que ilumina mis días con sus sonrisas. Eres una niña inteligente, fuerte y bonita serás una gran mujer, te quiero mucho preciosa mía.

Gracias Gabriel por impulsarme a alcanzar este objetivo, por poner tu confianza y creer siempre en mí, gracias por las clases particulares de inglés y de GIMP.

Gracias a mis amigos y compañeros del laboratorio por hacer de esto algo divertido, Isi, Jael, David y Oly, aprecio mucho su amistad.

Muchas gracias a todas las personas lindas que he conocido en este lapso de mi vida, deseo que su amistad perdure por mucho tiempo más. Lucy con sus caritas sonrientes siempre, Mine y esas comidas llenas de pláticas, Belgica y nuestras aventuras en Jalapa, Laura no me extrañes nos seguiremos viendo gracias por todo niña.

Agradezco a Lupita y a Sara por su cálida hospitalidad estos dos años en San Lucas Cuauhtelulpan, Tlax. donde pasé agradables momento, platicas amenas y comidas muy ricas.

Gracias Alfredo por tu apoyo estos días y por echarme porras para salir adelante, alejando las tristezas y trayendo nuevos sueños a mí vida, te quiero mucho.

DEDICATORIA

Dedico esta tesis a ese ser supremo que mantiene un orden, a aquel que permite levantarte cada día y te llena de regalos a cada paso, a ese que renueva tú vida de fortaleza cuando parece que el camino se ha terminado y te concede seguir construyendo nuevas aventuras cada mañana.



RESUMEN

Machos y hembras de una misma especie raramente exhiben el mismo tamaño corporal, a esta diferencia de tamaño entre los sexos se le conoce como dimorfismo sexual en tamaño (DST). Los odonatos (libélulas y caballitos del diablo) son excelentes organismos para poner a prueba hipótesis funcionales de los DST, ya que presentan una gama de DST (especies con machos más grandes que hembras y viceversa). Además de que exhiben sistemas de apareamiento que varían en la intensidad de selección sexual operante en los machos (territorial y no territorial), esto es muy importante porque los sistemas de apareamiento podrían estar implicados en el DST. De tal forma, en esta tesis fueron planteamos tres objetivos principales: (1) Determinar si los cambios evolutivos de los sistemas de apareamiento están relacionados con el DST. (2) Identificar si los cambios evolutivos de los sistemas de apareamiento están relacionados con la agilidad del macho. (3) Conocer si los cambios evolutivos de los sistemas de apareamiento preceden a cambios en el DST de machos y hembras de Odonata. Se asignaron rasgos binarios al DST y a sistemas de apareamiento sobre dos hipótesis filogenéticas de Odonata, e investigamos la influencia de la selección sexual sobre el DST en: Odonata, Anisoptera (libélulas) y Zygoptera (caballitos del diablo). Se utilizó el método de las variables discretas de Pagel para investigar los cambios direccionales en el DST de Odonata en respuesta a cambios evolutivos en los sistemas de apareamiento. Los resultados mostraron (bajo pruebas de máxima verosimilitud y simulaciones de Monte Carlo) que existe evolución correlacionada entre los sistemas de apareamiento y el DST (longitud corporal), en Odonata y Zygoptera. La estimación de los caracteres ancestrales revelaron DST sesgado a machos con sistema de apareamiento territorial. En conjunto, los resultados sugieren que en presencia del sistema de apareamiento territorial el DST puede ser sesgado a machos pero también hacia hembras, por otro lado la evolución del sistema de apareamiento no territorial presenta también cambios en el DST y este puede presentarse sesgado a machos y hembras, cambios en el DST en Odonata evolucionaron en concordancia con los cambios en los sistemas de apareamiento. No se encontró relación significativa entre sistemas de apareamiento y DST (longitud alar), tampoco en las pruebas realizadas con el rasgo agilidad en machos en ninguno de los sets de datos analizados. Finalmente, se observó relación nula entre las variables puestas a prueba dentro del set Anisoptera.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 HIPÓTESIS FUNCIONALES DEL DST	2
1.1.1 HIPÓTESIS DE SELECCIÓN SEXUAL	3
1.1.2 HIPÓTESIS DE SEGREGACIÓN SEXUAL	3
1.1.3 HIPÓTESIS DE SELECCIÓN POR FECUNDIDAD	3
1.2 SISTEMAS DE APAREAMIENTO	4
1.3 GENERALIDADES DEL ORDEN ODONATA	4
1.4 LOS MÉTODOS COMPARATIVOS EN EVOLUCIÓN BIOLÓGICA	7
2. ANTECEDENTES	9
3. JUSTIFICACIÓN	11
4. HIPÓTESIS	11
5. OBJETIVOS	12
5.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	12
6. METODOLOGÍA	13
6.1 RECOLECCIÓN DE DATOS	13
6.2 ESTIMACIÓN DEL DST Y VARIABLES DISCRETAS	13
6.3 CONSTRUCCIÓN DE ÁRBOLES FILOGENÉTICOS	14
6.3.3 PRUEBAS DE DIRECCIONALIDAD	22
6.4 ANÁLISIS FILOGENÉTICOS	20
6.4.1 ESTIMACIÓN DEL CARACTER ANCESTRAL	20
6.4.2 PUESTA A PRUEBA DE EVOLUCIÓN CORRELACIONADA	20
7. RESULTADOS	25
7.1 DISTRIBUCIÓN DE DST	25
7.2 ANÁLISIS FILOGENÉTICOS	27
7.2.1 PUESTA A PRUEBA DE EVOLUCIÓN CORRELACIONADA SET ODONATA	27
7.2.1.1 ESTIMACIÓN DEL CARACTER ANCESTRAL Y PRUEBAS DE DIRECCIONALIDAD	28
7.2.2 PUESTA A PRUEBA DE EVOLUCIÓN CORRELACIONADA SET ZYGOPTERA	29

7.2.2.1 ESTIMACIÓN DEL CARACTER ANCESTRAL Y PRUEBAS DE DIRECCIONALIDAD	30
7.2.3 PUESTA A PRUEBA DE EVOLUCIÓN CORRELACIONADA SET ANISOPTERA	32
8. DISCUSIÓN	34
9. CONCLUSIÓN	41
10. PERSPECTIVAS	42
11. REFERENCIAS.....	43
12. ANEXOS	51

1. INTRODUCCIÓN

A menudo machos y hembras de muchas especies difieren sorprendentemente en tamaño, apariencia o comportamiento, a estas diferencias se les denomina dimorfismo sexual, en particular se conoce cómo Dimorfismo Sexual en Tamaño (DST) al fenómeno que ocurre en las poblaciones naturales cuando existen diferencias en la talla corporal de machos y hembras adultos dentro de una misma especie. Por lo general, tiene lugar en linajes de plantas y animales, cuando sus roles reproductivos se encuentran segregados en sexos separados (Fairbairn 2007). Un ejemplo de DST se presenta en el *Lamprologus callipterus* (pez ciclido africano); siendo el macho 12 veces más pesado en comparación con la hembra, y para acceder a ella, éste deberá proporcionarle un lugar donde podrá depositar sus huevos, defenderlo de posibles depredadores y de otros machos (Andersson 1994). Por el contrario, pueden ocurrir casos en la naturaleza en donde las hembras sea notoriamente más grandes que los machos; como sucede en el *Tremoctopus violaceus* (pulpo manta), en este caso la hembra puede llegar a ser hasta 40 000 veces más pesada que el macho (Norman y cols. 2002).

El DST refleja adaptación diferencial de machos y hembras en sus roles sexuales a lo largo del tiempo. El tamaño asociado a una mejor adecuación puede diferir para cada sexo (Fairbairn y cols. 2007). De esta forma, el DST tiene consecuencias relevantes en la ecología (uso del hábitad o elección del alimento), comportamiento (forrajeo y reproducción) y es un aspecto clave para entender la evolución de historias de vida (ej. crecimiento, desarrollo, edad de madures, edad de envejecimiento, sistema de apareamiento) Blanckenhorn (2005). La talla corporal es un rasgo variable entre los sexos, las edades y las especies, y está sujeto a presiones selectivas que lo mantienen o modifican a través del tiempo (Andersson 1994, Fairbairn 2007). Tres principales presiones selectivas afectan la evolución del tamaño del cuerpo de machos y hembras: la selección por fecundidad (selecciona por el tamaño corporal en hembras), la selección sexual (actuando en el incremento del tamaño corporal en machos) y la selección por viabilidad (selecciona tamaños corporales pequeños en ambos sexos), estas presiones equilibran y dan como resultado al DST, aunado a restricciones genéticas entre los sexos que limitan la evolución del DST en los organismos (Blanckenhorn 2000, 2005).

Darwin (1871) propuso que el DST se debía principalmente a dos grandes fuerzas actuando sobre las especies, por un lado; a la selección sexual, promoviendo tallas más grandes en machos, y confiriendo ventajas en el combate macho-macho. Por otro lado; la selección por fecundidad, favoreciendo a hembras más grandes, la producción de huevos podría incrementar con el tamaño del cuerpo de las hembras. Es decir, el tamaño del cuerpo típicamente correlaciona con el éxito reproductivo en ambos sexos, usualmente dirigido hacia éxito de apareamiento en machos y a fecundidad en hembras (Serrano-Meneses y cols. 2008b).

En la actualidad existen hipótesis funcionales para explicar la evolución y mantenimiento de las diferencias en tamaño entre machos y hembras (Shine 1989), entre ellas causación ecológicas y otras muy sobresalientes e investigadas en animales adultos, por la forma en la que intervienen en la formación y establecimiento del DST estas son: selección sexual, segregación sexual (o división ecológica de recursos) y selección por fecundidad (Blanckenhorn 2005; Fairbairn y cols. 2007).

1.1 HIPÓTESIS FUNCIONALES DEL DST

Darwin (1871) denominó “selección sexual” a la ocurrencia de rasgos morfológicos y conductuales que confieren a los individuos ventajas reproductivas. Bajo esta hipótesis diferencias en la relación entre el tamaño del cuerpo y éxito reproductivo de machos y hembras resulta en selección, favoreciendo diferentes tamaños corporales de adultos en los dos sexos (Shine 1989). La selección sexual dirige la talla del sexo más competitivo (el sexo que compite más intensamente por parejas, usualmente el macho) hacia su nivel óptimo (Fairbairn y cols. 2007). Machos más grandes en distintas especies han evolucionado a esas tallas dadas las ventajas que un cuerpo grande les puede conferir (Shine 1989). La dirección y magnitud del DST estará determinada entonces en función del sexo más competitivo y/o de sus sistemas de apareamiento (Fairbairn y cols. 2007).

El mantenimiento de una talla corporal grande puede atraer costos y beneficios a las especies. Por un lado, un aumento en la talla corporal atrae costos en la viabilidad de los organismos, entre ellos: costos de viabilidad por la reducción de agilidad, desventajas al ser vistos fácilmente por depredadores, o costos energéticos en la reproducción por sostener una talla grande. Por otro lado, la talla grande en machos puede atraer beneficios

en los enfrentamientos macho-macho, o bien obtener una mejor adecuación por ser atractivos para las hembras (Darwin 1871, Blanckenhorn 2000). Los machos grandes pueden incluso forzar a las hembras e inducir un apareamiento (Anderson 1994).

1.1.1 Hipótesis de Selección Sexual

Explica la ocurrencia de machos de talla grande o pequeña con respecto a hembras, al ser la mayoría de veces los machos el sexo más competitivo. Esta hipótesis predice por un lado, que cuando los enfrentamientos macho-macho se llevan a cabo en el suelo se esperaran aumentos en el tamaño corporal de los machos por la continua lucha por parejas, (Lindenfors y Tullberg 1998, Székely y cols. 2000, Lindenfors y cols. 2002, Serrano-Meneses y cols. 2007a, Guillermo-Ferreira y Del-Claro 2011). Por otro lado, si los combates son aéreos, los machos pequeños obtendrán mayor éxito y conseguirán más cópulas por poseer mayor agilidad (Andersson y Norberg 1981, Blomqvist 1997).

1.1.2 Hipótesis de Segregación Sexual

Explica cómo la selección natural influye sobre el tamaño de ambos sexos. La selección por la explotación de diferentes recursos podría reducir la competencia entre ellos, cuando la presencia de los recursos es escasa (Shine 1989). Bajo esta hipótesis, cada uno de los sexos presentará características propias para su supervivencia y reproducción, esto, puede dirigir las diferencias en la talla de ambos (machos y hembras), aunque no se pueda predecir la magnitud o la dirección de esta variación. Por ejemplo, el colibrí *Eulampis jugularis* se alimenta de flores de diferentes tamaños, los machos prefieren alimentarse de flores *Heliconia caribaea*, por otro lado las hembras se alimentan de *Heliconia bihai*, por este motivo existen diferencias morfológicas en la longitud y curvatura del pico tanto de machos como hembras, esta situación les permite explotar recursos alimenticios distintos (Temeles y cols. 2000).

1.1.3 Hipótesis de Selección por Fecundidad

Explica la existencia de hembras más grandes en contraste con la talla de los machos, lo cual está asociado con un mayor éxito reproductivo (Andersson 1994). El éxito reproductivo femenino (tamaño de puesta, de huevo y de descendencia) generalmente tiende a aumentar con el tamaño corporal de las hembras (Darwin 1871, Shine 1988). Por ejemplo, las mosquitas danzantes (*Rhamphomyia tarsata*) de la familia Empididae tienden a formar leks mostrando su tamaño para obtener regalos nupciales. Los machos

seleccionan con mucha frecuencia hembras de mayor tamaño abdominal. En esta especie se ha observado que la talla abdominal de la hembra es un rasgo honesto de fecundidad (LeBas y cols. 2003). Es decir, mientras más grandes sean las hembras, producirán mayor cantidad de huevos y/o de tamaño mayor, y esto les otorga una ventaja selectiva importante. (Cumming 1994). Si las hembras son de tamaño grande será más probable que las crías obtengan mejores oportunidades de sobrevivir, ya sea por recibir mejor calidad de los recursos energéticos en las primeras etapas del desarrollo (Darwin 1871, Andersson 1994, Fairbairn 2007, Clutton-Brock 2009).

Los odonatos son un buen modelo para contestar qué fuerzas son las responsables de la generación del DST, porque además de ser un orden muy amplio posee especies dimórficas. En las cuales se puede apreciar tanto DST sesgado a hembras como ocurre en especies de la familia Cordulegastridae, como DST sesgado a machos observado en los integrantes de la familia Calopterygidae (Serrano-Meneses y cols. 2008a).

1.2 Sistemas de Apareamiento

Los sistemas de apareamiento se han definido clásicamente de acuerdo al número de parejas que cada sexo acumula, algunas limitaciones o restricciones fisiológicas, conductuales y ecológicas influyen en la evolución de los distintos sistemas de apareamiento. Las principales restricciones ecológicas que afectan el surgimiento de los distintos sistemas de apareamiento se pueden agrupar en dos tipos: la distribución espacial de los recursos, y la disponibilidad o distribución espacial y temporal de los individuos para realizar los apareamientos. Así tenemos especies monógamas, donde un macho se aparea con una sola hembra, especies polígamas (poligínicas o poliándricas) donde un sexo se aparea con varios individuos del otro sexo y especies promiscuas, una mezcla de poliginia y poliandria (Emlen y Oring 1977).

1.3 Generalidades del Orden Odonata

Los odonatos son insectos antiguos datan del Carbonífero Superior, hace 325 millones de años en aproximadamente. En la actualidad se encuentran representados por alrededor de 5500 especies, en dos grupos: suborden Zygoptera (caballitos del diablo) y Anisoptera (libélulas) (Corbet 1999).

Las estrategias utilizadas para maximizar la eficacia biológica de los individuos puede diferir entre ambos sexos. En este marco evolutivo, el sistema de apareamiento de un organismo ha sido definido como “cualquier estrategia comportamental empleada para conseguir una o varias parejas con la finalidad de obtener descendencia” (Emlen y Oring 1977).

Los sistemas de apareamiento en odonatos no se han descrito a detalle. Esto se debe a que comprenden una amplia gama de patrones y conductas de apareamiento. Por un lado, existen hembras monógamas (ej. en *Ischnura verticalis*), pero también hembras buscando un territorio poligínico. Por otro lado, existen machos disputándose la defensa de un territorio (patrullando y resguardando sitios de oviposición) para el acceso a parejas. Pero además, están los machos que se caracterizan por realizar una búsqueda activa de las hembras visitándolas solo en breves episodios (Corbet 1999).

El sistema de apareamiento tipo lek (del sueco leka, jugar) es en el que un conjunto de machos de diferente calidad fenotípica, exhiben sus ornamentos sexuales a las hembras. El término lek se refiere al conjunto de machos reunidos en un lugar topográfico que recibe el nombre de arena (Oring 1982). En un lek los machos defienden pequeños territorios situados muy próximos unos a otros, donde no existen recursos necesarios para las hembras durante la reproducción, y que éstas visitan solamente para copular. En estas arenas muchas veces la ocurrencia de diferentes estrategias alternativas en los machos para la localización de pareja están claramente asociada con los rasgos morfológicos (dimorfos), tales como los colores de las alas del caballito del diablo *Mnais pruinosa costalis* (Watanabe 1990). En Odonatos encontramos una amplia gama de estrategias y tácticas de apareamiento, aunque en muchos insectos aún no está claro que factores impulsan a adoptar esas tácticas alternativas como es el caso de la territorialidad y la no territorialidad. El éxito de las estrategias empleadas por los individuos a la hora de aparearse, depende en gran medida de las estrategias adoptadas por los demás individuos de uno y otro sexo. Cuando existe un equilibrio entre el número de individuos que utilizan las distintas estrategias de apareamiento y además los beneficios que obtienen se igualan, se habla de estrategias alternativas evolutivamente estables.

A) Sistemas de apareamiento territorial: Documentado tanto para anisópteros como para zygópteros (Koenig y Albano 1985, Serrano-Meneses y cols. 2007a). Los machos que exhiben estos sistemas defienden sitios contra otros machos de forma muy intensa. Dichas áreas pueden o no ser empleadas por las hembras como los lugares de oviposición (Corbet 1999). La defensa de este sitio es repetitiva; un macho puede estar presente en el mismo territorio y defenderlo por varios días. Dependiendo de la especie la fidelidad al sitio es variable y puede ir de menos de un minuto a más de un mes (Suhonen y cols. 2008). En las libélulas y caballitos del diablo territoriales, los machos más grandes son quienes tienen un mayor éxito al conseguir cópulas (Serrano-Meneses y cols. 2008a). Los machos territoriales obtienen un éxito de cópula extremadamente mayor en contraste con los no territoriales (Plaistow y Siva-Jothy 1996). Sokolovska y cols. (2001) en un meta-análisis para investigar la relación entre tamaño corporal y componentes de adecuación encontraron que la talla grande incrementa los componentes de adecuación (ej. longevidad, tasa de apareamiento, tiempo de vida de apareamiento, éxito de apareamiento y defensa del territorio). La intensidad de la selección sexual favorece a machos de tamaños corporales más grandes (con respecto al tamaño de las hembras) en odonatos territoriales.

La calidad del territorio está correlacionada positivamente con el éxito reproductivo de varias especies (por ejemplo; *Orthetrum japonicum*, *Nannothemis bella*, *Leucorrhinia intacta*) Esto podría sugerir: la demanda de las hembras sobre la elección de los recursos que ofrece el territorio y además nos permite prestar atención a la clara evidencia de selección sexual sobre el tamaño corporal de los machos (Anderson 1994, Cordero y Soler 2002).

B) Sistemas de apareamiento no territorial: Los machos realizan una búsqueda activa de las hembras. En estos sistemas el DST es sesgado hacia hembras o tienden a presentarse el monomorfismo (Serrano-Meneses y cols. 2008a), el factor principal explicativo de la varianza en el éxito para alcanzar cópulas es la longevidad: los animales más longevos tienen mayor éxito porque viven más, pero no tienen qué ser más hábiles en la obtención de apareamientos (Robinson y Frye 1986).

Estos dos sistemas de apareamiento se relacionan con diferentes magnitudes y direcciones de DST (Serrano-Meneses y cols. 2008a).

La mayoría de los Zygópteros son no territoriales. Conrad y Pritchard (1992) han sugerido que en estas especies la selección intrasexual favorece aquellas características capaces de aportar mayor habilidad en la competencia por fecundar hembras. Por ejemplo, agudeza visual, habilidad de maniobra y capacidad para pasar la mayor parte del tiempo en lugares donde es más probable encontrar hembras.

Varios estudios ofrecen conocimiento acerca del dimorfismo sexual en las especies. Por ejemplo; la selección sexual ha sido estudiada en detalle en el grupo (Córdoba-Aguilar y Cordero-Rivera 2005), por una parte, se ha observado que favorece a machos de tallas grandes, a través de la competencia macho-macho cuando compiten o se muestran en el suelo, o por la elección de las hembras (Andersson y Fedak 1985; Lindenfors y Tullberg 1998, Székely y cols. 2000; Lindenfors y cols. 2002). Por otra, la talla chica en machos puede verse favorecida por selección sexual cuando los machos compiten por las hembras y despliegan en vuelo, (Andersson y Norberg 1981, McLachlan y Allen 1987, Székely y cols. 2000, Raihani y cols. 2006 Serrano-Meneses y Székely 2006), en ese caso una talla menor mejorará la agilidad del macho. Así la selección por talla pequeña puede ser benéfica si las hembras prefieren reproducirse con machos pequeños y ágiles (Hakkarainen y cols. 1996, Blomqvist y cols. 1997, Figuerola 1999).

Esta descripción del comportamiento reproductor de los odonatos pone de manifiesto que la selección sexual puede ser intensa en varios momentos. Los machos pueden ser más o menos hábiles a la hora de localizar hembras receptivas o bien defender territorios donde es más probable la reproducción, lo cual implica selección intrasexual. Las hembras por su parte pueden o no aceptar el apareamiento y en ese caso realizar elección de pareja conocida como selección intersexual (Cordero 2002).

Estas características tan variables en el comportamiento de odonatos hacen de ellos un grupo adecuado para probar diferentes hipótesis del DST, entre otras; por el fácil reconocimiento del sexo en los adultos (Corbet 1999), porque los adultos alcanzan su talla corporal total en pocas horas después de emerger y ya no crecen más después (Anholt y cols. 1991; Fincke y cols. 1997; Serrano-Meneses y cols. 2007a), así pues, las mediciones

en ese estado describen con congruencia la medida corporal de machos y hembras en su etapa adulta (Serrano-Meneses y cols. 2007b). Actualmente las relaciones filogenéticas entre géneros y familias en este grupo se encuentra resueltas (Misof y cols. 2001, Carle y Kjer 2002, Rehn 2003, Bybee 2008 y Dumont y cols. 2010) así es posible realizar pruebas de hipótesis como las que se desarrollaron este estudio.

1.4 Los Métodos Comparativos en Evolución Biológica

En evolución biológica la forma más natural para saber si una característica de un organismo es resultado de adaptación es a través de establecer comparaciones con otras especies. Las aproximaciones comparativas, desde Darwin hasta el presente, han permanecido como la técnica más general para hacer preguntas acerca de cambios comunes en patrones evolutivos (Harvey y Pagel 1991). Para poner a prueba las hipótesis de DST se han utilizado métodos filogenéticos comparativos (Serrano-Meneses y cols. 2008b, Lislevand y cols. 2009).

Los métodos comparativos filogenéticos se pueden aplicar en cualquier tipo de variación entre especies y taxa (Pagel 1994). Su finalidad es extraer información de comparaciones de dos o más especies en patrones a gran escala que no son accesibles a experimentación. Se usan para dar a conocer la evolución de rasgos mediante la comparación de las especies en diferentes niveles taxonómicos. Así podrían decirnos cuánto del patrón de variación es atribuido a historia inherente desde el ancestro, más que a adaptaciones al medio ambiente actual.

En este estudio evalué en primer lugar si las transiciones evolutivas (posibles tasas de cambios en los estados de carácter dentro de las ramas filogenéticas) de las formas de los sistemas de apareamiento se dan en asociación con DST (medido, en longitud corporal y en longitud alar). Basé esta investigación realizando puestas a prueba, sobre dos hipótesis de las relaciones filogenéticas de alto nivel del Orden Odonata y los Subórdenes Anisoptera (libélulas) y Zygoptera (caballitos del diablo).

Para ello, utilicé el método filogenético comparativo de las variables discretas de Pagel (1994), implementado en BayesTaits. Mediante pruebas de máxima verosimilitud para probar la dirección de las transiciones entre sistemas de apareamiento y DST. Esta aplicación permite probar la hipótesis del modo en que los sistemas de apareamiento

operan como posible activador de evolución conduciendo a las diferencias en tamaño corporal de machos y hembras.

En segundo lugar, realicé pruebas para evaluar la posible existencia de evolución correlacionada entre sistemas de apareamiento y la agilidad del macho, así como el modo en que operan los sistemas de apareamiento sobre la agilidad del macho. Es decir, si en presencia de territorialidad el macho es más o menos ágil, o bien, si las especies evolucionan a organismos más o menos ágiles en presencia o ausencia de territorialidad.

Por otro lado, se analizaron bajo estimaciones de máxima verosimilitud los estados de carácter ancestral para cada uno de los rasgos analizados tanto para Odonata como para los subórdenes. Para inferir cambios direccionales entre los estados de carácter a partir de los rasgos ancestrales.

2. ANTECEDENTES

El tamaño del cuerpo está fuertemente correlacionado con caracteres fisiológicos y de adecuación, por ello, continúa siendo uno de los rasgos cuantitativos más importantes, en el estudio de la evolución (Peters 1983, Reiss 1989, Roff 1992, Stearns 1992).

El método comparativo de Harvey y Pagel (1991) compara cambios en dos o más rasgos a través de especies o grandes grupos para revelar cambios evolutivos correlacionados. Con estos métodos Andersen (1997) utilizó características morfológicas puestas sobre una filogenia para encontrar patrones de dimorfismo sexual y sistemas de apareamiento en los zapateros de agua (Insecta, Heteroptera: Gerridae). Concluyó que el DST es sesgado a hembras en el estado ancestral. Sugirió que tanto el DST, así como la evolución de las estructuras morfológicas especializadas de apareamiento y de vigilancia copulatoria evolucionaron en concordancia con los cambios en los sistemas de apareamiento.

Raihani y cols. (2006) estudiaron las relaciones existente entre el DST y los sistemas de apareamiento con la familia Otididae, utilizaron métodos filogenéticos comparativos y encontraron relaciones claras entre estas dos variables. Sus resultados muestran que en especies en las que el macho es poligínico, éste tiende a ser de tamaño corporal más grande con respecto al tamaño sus congéneres monógamos.

En un estudio realizado en campo con la especie *Argia reclusa* (Suborden: Zygoptera) se encontró la existencia de DST. En esta especie el tamaño corporal de machos fue más grande en comparación con las hembras. Observaron que machos territoriales fueron de tamaño mayor en comparación con los machos no territoriales. Por otro lado, machos territoriales más grandes ganaron más peleas y defendieron mejores territorios en contraste con sus congéneres pequeños. Sus hallazgos sugieren que la territorialidad puede desempeñar un papel importante sobre la evolución del dimorfismo sexual de tamaño en esta especie (Guillermo-Ferreira y Del-Claro 2011).

Los machos de odonatos territoriales más grandes adquieren más ventajas en peleas, en conseguir territorios y cópulas (Tsubaki y Ono 1987, Fuchs y Cordero 1998, Sokolovska y cols. 2000, Switzer 2002, Serrano-Meneses y cols. 2007b, Guillermo-

Ferreira y Del-Claro 2011). Se ha sugerido que las especies territoriales presentan DST sesgado a machos, una característica no vista en especies no territoriales (Serrano-Meneses y cols. 2008a). Los estudios previos de DST en Odonatos fueron intuitivos, sin el control de la dependencia filogenética de especies y utilizando muestras limitadas (Anholt y cols. 1991).

Serrano-Meneses y cols. (2008a) realizaron un estudio comparativo con 133 especies de odonatos utilizando una prueba funcional explicativa de DST, con un método comparativo filogenético encontraron lo siguiente: los odonatos exhiben DST sesgado tanto a machos como a hembras, aunque el DST sesgado a machos es muy predominante. Bajo un análisis de mínimos cuadrados generalizados encontraron que Odonata exhibe una interacción significativa entre territorialidad y agilidad del macho. Los machos de especies territoriales y no ágiles evolucionan a tallas más grandes en comparación con las hembras (DST sesgado hacia machos), mientras machos de especies territoriales ágiles pueden ser monomórficos o incluso más pequeños que las hembras (DST sesgado hacia hembras).

En especies no territoriales los machos tienden a evolucionar a tallas similares a las de las hembras o como en algunos grupos evolucionar casi exclusivamente a un DST sesgado hacia hembras. Este patrón se explica porque los machos más pequeños gastan menos energía por unidad de tiempo comparados con los machos grandes, lo que les permite asignar más de su tiempo en la búsqueda de posibles parejas (Blanckenhorn y cols. 1995).

3. JUSTIFICACIÓN

El DST ha sido tema de investigación de muchos científicos, el Orden Odonata lo presenta, y se sabe ha sido influenciado por los sistemas de apareamiento (territorial y no-territorial). Sin embargo, se desconoce para el orden y los subórdenes qué cambios se han suscitado en el desarrollo de este carácter en tiempo evolutivo, siendo probablemente resultado de selección sexual.

La presente tesis se desarrolló con la finalidad de obtener conocimiento teórico, acerca de un fenómeno ocurrido comúnmente en la naturaleza “el DST”. Ha sido realizado también para obtener información valiosa para el Orden Odonata tratando de dar soporte a las hipótesis funcionales de DST y se ha encauzado a la búsqueda de posibles respuestas acerca de la presencia del dimorfismo sexual en tamaño en este Orden.

4. HIPÓTESIS

1.- Existe relación entre los cambios evolutivos de los sistemas de apareamiento y el dimorfismo sexual en tamaño de Odonata.

PREDICCIONES:

- En presencia de territorialidad el DST será sesgado a machos.
- En especies no-territoriales el DST presentarán DST sesgado a hembras

2.-Existe relación entre DST y la agilidad de los machos.

PREDICCIONES

- Al tener incremento en la agilidad de los machos el DST será sesgado a hembras.
- El decremento en la agilidad de los macho dará lugar a DST sesgado a machos.

5. OBJETIVOS

- Determinar si los sistemas de apareamiento y la agilidad de los machos tienen una influencia en los patrones de dimorfismo sexual en tamaño de Odonata, mediante el uso de un método filogenético comparativo.

5.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Conocer si ocurre evolución correlacionada entre los sistemas de apareamiento y el DST en Odonata, Zygoptera y Anisoptera.
- Determinar si cambios evolutivos hacia sistemas de apareamiento, ya sean territoriales o no territoriales ocurren antes que cambios evolutivos hacia DST sesgado hacia machos o hembras.
- Determinar si cambios evolutivos hacia sistemas de apareamiento, ya sean territoriales o no territoriales ocurren antes que cambios evolutivos hacia machos más o menos ágiles.

6. MÉTODOS

6.1 Recolección de Datos

Para la elección de las especies empleadas en los análisis filogenéticos comparativos se tomaron en cuenta solo las representadas en los árboles filogenéticos de Rehn (2003) y Bybee (2008). Se trabajó con dos filogenias para saber si obteníamos resultados similares, así como para ver si nuestros resultados eran consistentes al emplear ambas hipótesis filogenéticas.

En lo concerniente a la estimación del Dimorfismo Sexual en Tamaño (DST) se ha recomendado utilizar tanto la longitud alar como la longitud corporal de los especímenes de interés (Serrano-Meneses y cols. 2007b). Con base en lo anterior la recolección de los datos necesarios para este estudio (longitud alar y corporal) se obtuvo mediante las publicaciones de Serrano-Meneses y cols. (2008 a, b). Posteriormente se elaboró una base de datos (Anexo 1) esta contiene valores de 106 especies de Odonata (integrada por 5 familias correspondientes al suborden Zygoptera: Chlocyphidae, Calopterygidae, Lestidae, Coenagrionidae, Pseudostigmatidae y 5 familias del Suborden. Anisoptera: Aeshnidae, Cordulegastridae, Corduliidae, Libellulidae y Gomphidae). La organización de los datos se realizó en Excel y fue almacenado como un archivo de texto (.txt). A esta misma base se anexaron los valores de sistemas de apareamiento y agilidad en machos, para cada una de las especies, las cuales de igual manera fueron recopiladas de la base de datos publicada por Serrano-Meneses y cols. (2008 a, b).

6.2 ESTIMACIÓN DEL DST Y VARIABLES DISCRETAS

Antes de efectuar los análisis, los caracteres longitud corporal y alar (de cada sexo y especie por separado, dados en cm) fueron transformados a \log_{10} . El DST para cada especie se calculó con la siguiente fórmula: \log_{10} (longitud corporal del macho en cm) - \log_{10} (longitud corporal de la hembra en cm). Smith (1999) concluyó que esta medida es uno de dos índices preferidos para el DST, porque el DST como una medida de diferencias logarítmicas tiende a una distribución de frecuencias simétricas y es menos probable que se violen las suposiciones de las pruebas paramétricas.

Para obtener valores sobre la agilidad en machos se emplearon datos de las mediciones publicadas de Serrano-Meneses y cols. (2008b, Anexos). Ellington (1984)

propuso una técnica indirecta para la estimación de este carácter. Su técnica para la estimación de agilidad incorpora la utilización de la forma y el tamaño alar y a un grupo de parámetros (en particular, al segundo momento de la superficie alar). Se calculó el radio del segundo momento alar ($r^2(S)$) a partir de fotografías digitales de las alas del macho. Este cálculo incluye realizar una matriz del perfil alar en píxeles del cual se obtiene el área del ala, la forma y longitud. Él considera especies más ágiles cuando los valores resultantes de estos cálculos son bajos. Para este procedimiento, se obtuvo la media aritmética de dichos valores, cuando los valores individuales de agilidad por especie sobrepasaban la media, estos fueron catalogados como machos menos ágiles y los valores por debajo de la media como machos más ágiles.

El método filogenético comparativo requiere variables binarias discretas, por ello las tres variables (DST, sistemas de apareamiento y agilidad) fueron transformadas a unos y ceros. Para DST los índices negativos (corresponden a especies en las que las hembras son el sexo más grande) fueron codificados como 0, mientras todos los índices con valores positivos de DST (machos más grandes) se codificaron con 1. Respecto a los sistemas de apareamiento la no-territorialidad fue caracterizada como 0 y la territorialidad con 1. Por último a machos no-ágiles correspondió el número 0 y machos ágiles el 1.

6.3 CONSTRUCCIÓN DE ÁRBOLES FILOGENÉTICOS

Se utilizaron dos filogenias compuestas para probar las hipótesis de DST dentro del método comparativo: Rehn (2003) y Bybee (2008).

Rehn (2003) filogenia basada en criterios morfológicos de relaciones de alto nivel y aumentada por recientes filogenias moleculares de familias y géneros entre ellas: Misof y cols. (2001): Aeshnidae, chorogomphidae, Cordulegastridae, Corduliidae, Gomphidae y Petaluridae. De Carle y Kjer (2002): Libellulidae. De Dumont y cols. (2005): Calopterygidae, Chlorocyphidae, Euphaeidae, Hetaerinae, Megapodagrionidae y Platycnemididae. Desde Brown y cols. (2000): Enallagma (Coenagrionidae). De Chippindale y cols. (1999), Ischnura (Coenagrionidae). Tomada de Rehn (2003): Se agregaron a la filogenia de acuerdo a la posición de la familia y el género correspondiente en su filogenia; Lestidae (*Lestes disjunctus* y *L. viridis*), Pseudostigmatidae (*Megaloprepus caerulatus*, *Pseudostigma aberrans*), Argia (Coenagrionidae, *A. plana* y *A. sedula*).

La Filogenia de Bybee (2008) con datos basados en criterios morfológicos y moleculares consta de 34 familias, 109 géneros y 146 especies. Las familias Aeshnidae, Chlorogomphidae, Cordulegastridae, Gomphidae y Petaluridae se tomaron de Misof y cols. (2001) y Libellulidae de Carle y Kjer (2002). Calopterygidae, Chlorocyphidae, Euphaeidae, Hetaerinae, y Platycnemididae captadas de la publicación de Dumont y cols. (2005). Enallagma (Coenagrionidae) de Brown y cols. (2000) e Ischnura (Coenagrionidae) de Chippindale y cols. (1999). Las especies de la familia Corduliidae se insertaron de acuerdo a la posición de género correspondiente.

La construcción de los árboles filogenéticos y la búsqueda del estado de carácter ancestral basado en las relaciones evolutivas de estas especies, se generó mediante el uso del programa Mesquite 2.75 (actualmente gratuito y disponible en: <http://mesquiteproject.org/mesquite/download/download.html>). Los taxa fueron insertados en una matriz junto con sus respectivos caracteres binarios (0 y 1), para al final tener tres matrices (Odonata, Anisoptera y Zygoptera) de ambas filogenias como se menciona a continuación.

Primero; La filogenia basada en el árbol filogenético de Rehn (2003), contenía en principio 16 familias y 136 especies, fue reconstruida y se removieron 30 taxa carentes de datos relativos a los sistemas de apareamiento. Como resultado final se obtuvo una filogenia compuesta de 106 especies para Odonata (Figura 1 y 2 respectivamente).

Segundo; La filogenia basada en el árbol filogenético de Bybee (2008) constituida de 34 familias, 109 géneros y 146 especies. Las especies incluidas para la reconstrucción fueron en total 106 con datos de DST, sistemas de apareamiento y agilidad en machos. Ambas filogenias fueron exportadas y almacenadas en formato .nex para el posterior análisis en Discrete (Figura 3 y 4).

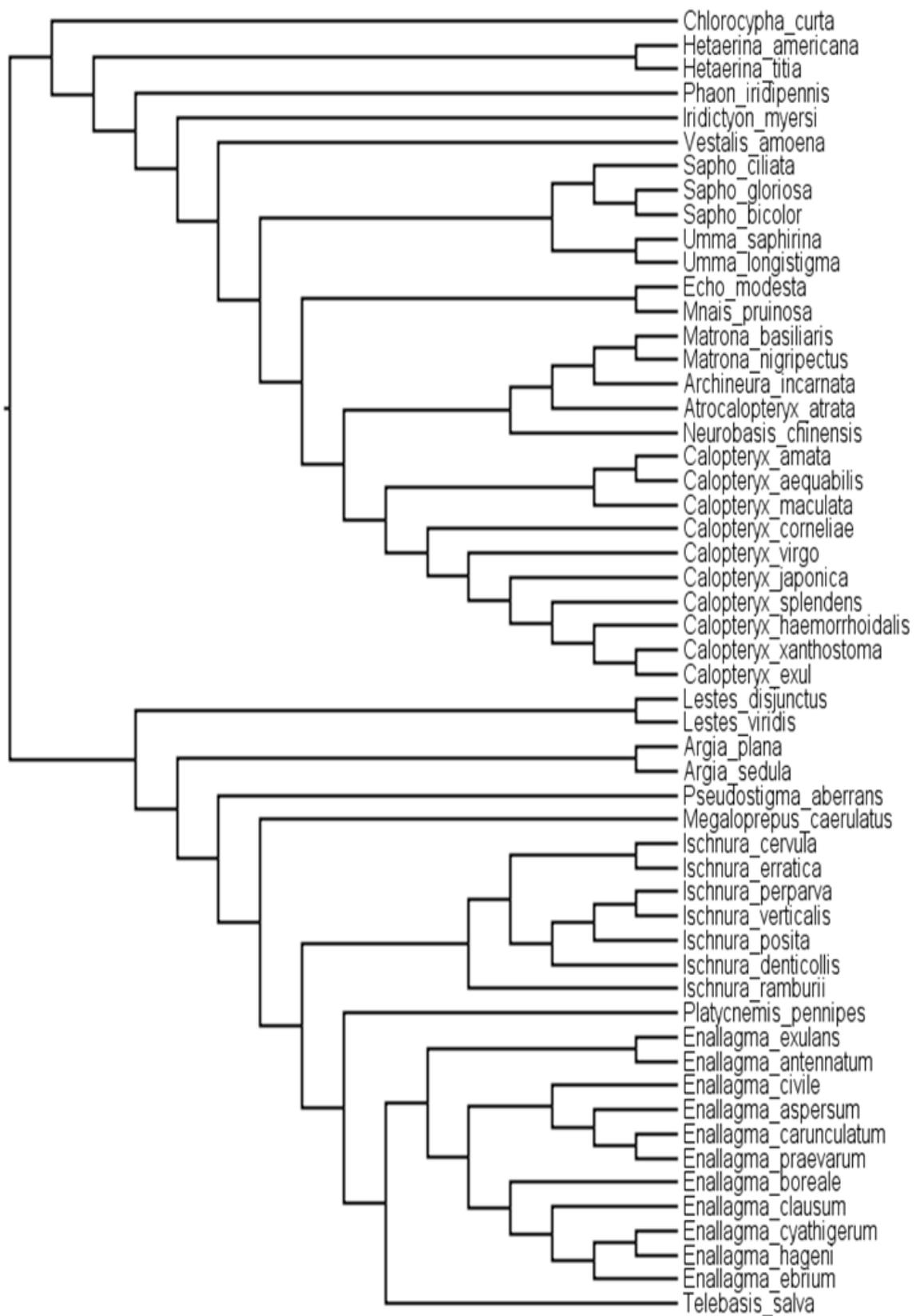


Figura 1 Suborden Zygoptera árbol filogenético Rehn (2003).

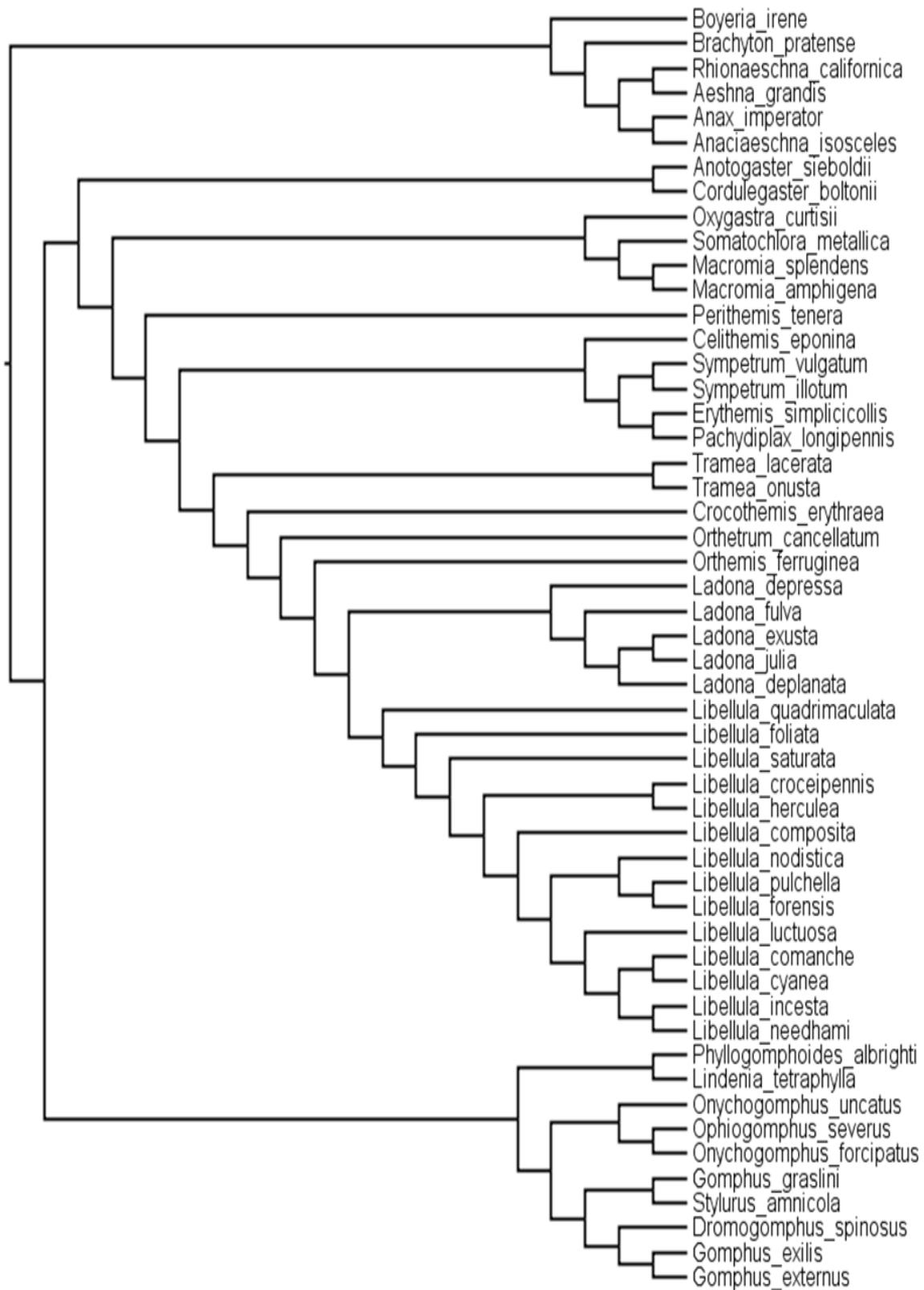


Figura 2 Suborden Anisoptera árbol filogenético Rehn (2003).

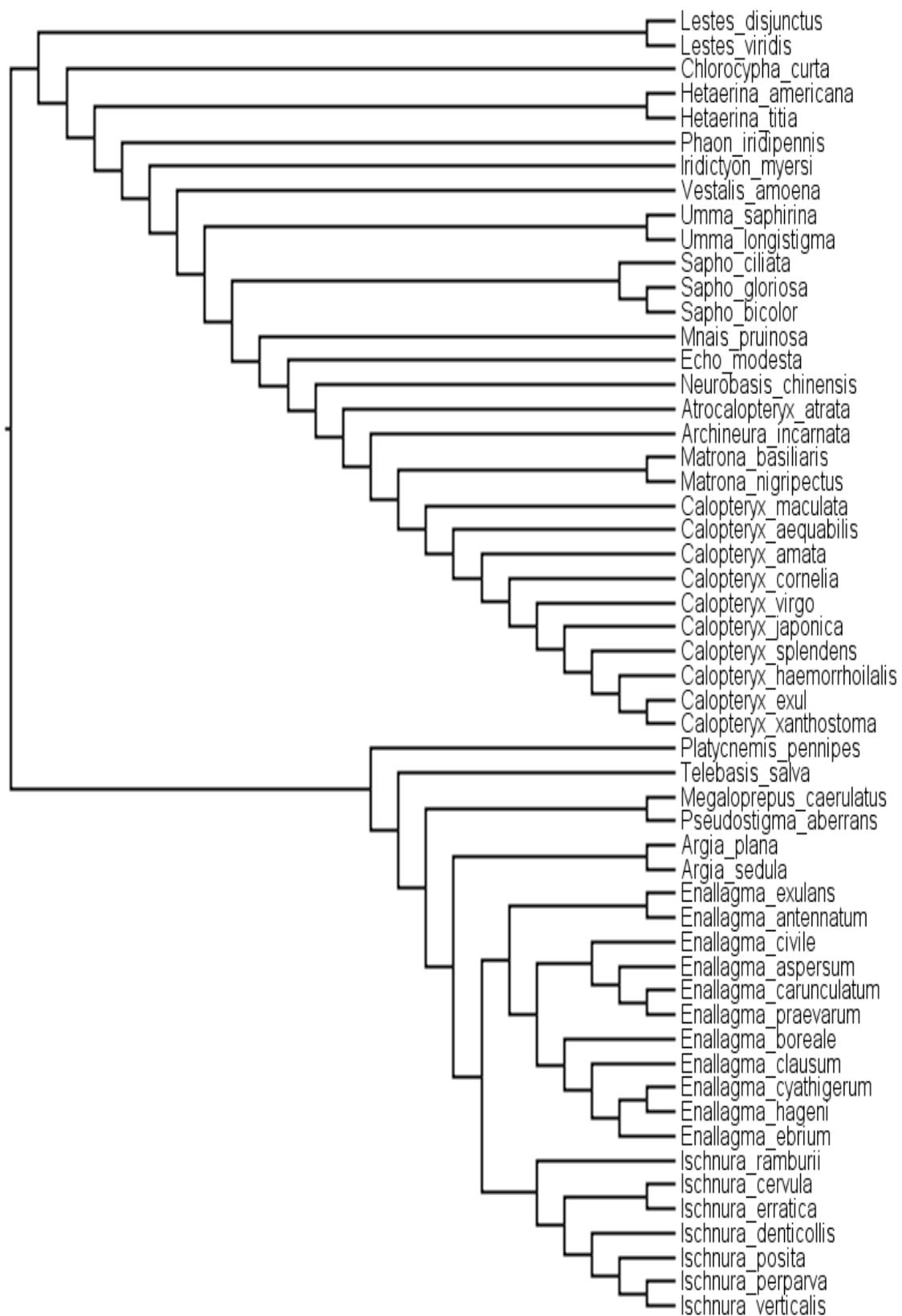


Figura 3 Suborden Zygoptera árbol filogenético Bybee (2008).

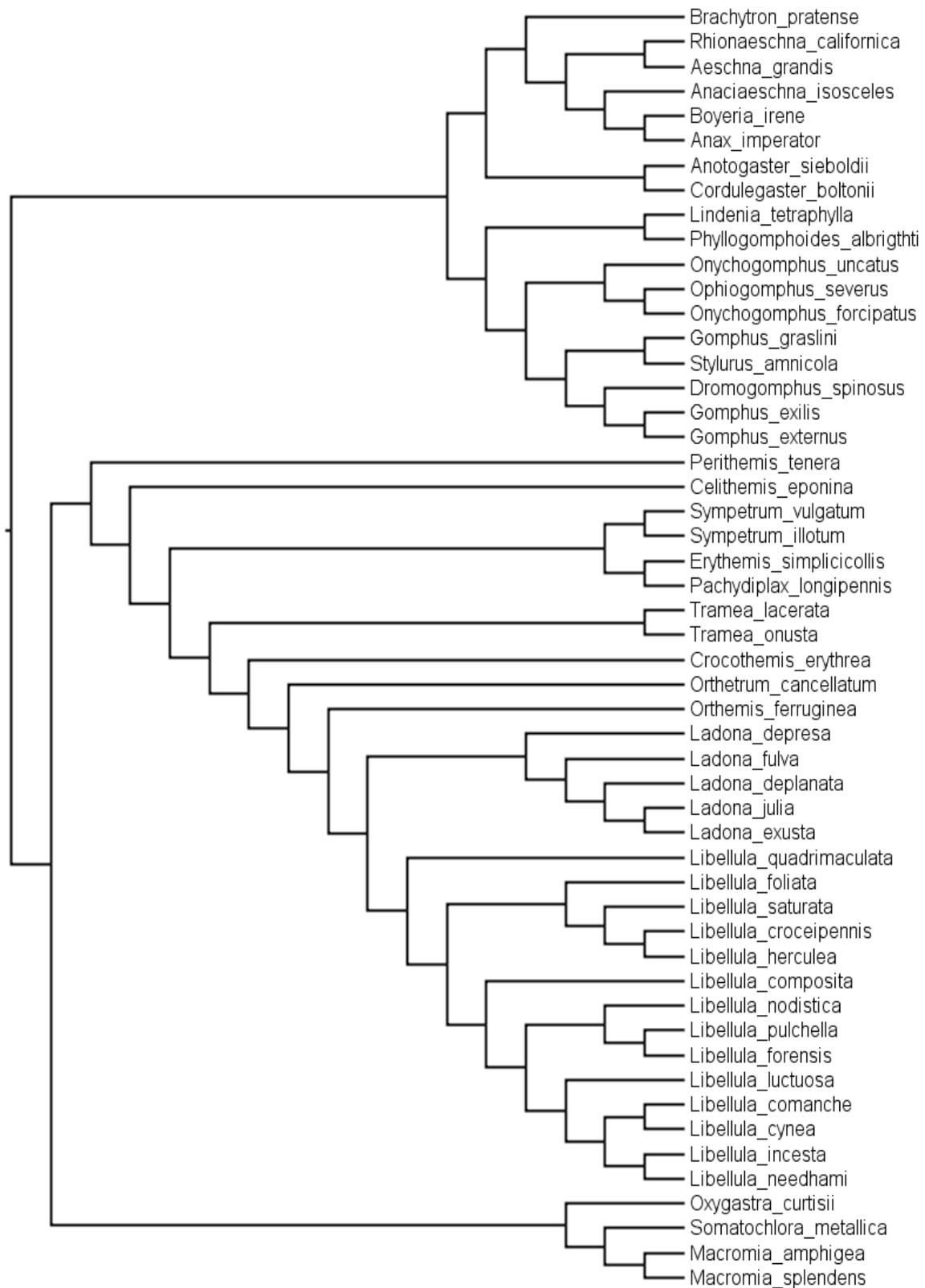


Figura 4. Suborden Anisoptera árbol filogenético Bybee (2008).

6.4 Análisis Filogenéticos

6.4.1 Estimación del Caracter Ancestral

La reconstrucción de los caracteres en los árboles filogenéticos de Odonata, Zygoptera y Anisoptera fueron realizados en el programa Mesquite 2.75 seleccionando la función - Trace la historia del carácter- contenida en el menú -Análisis-, esta opción realiza una reconstrucción del estado de carácter ancestral basada en el método filogenético de máxima verosimilitud.

El método de máxima verosimilitud nos demanda escoger como valor estimado, aquél parámetro que tiene mayor probabilidad de ocurrir, es decir; aquél valor más compatible con los datos. O bien la probabilidad de que ocurra un suceso, teniendo una muestra aleatoria y observaciones independientes entre sí. La probabilidad de que un sujeto de la muestra experimente el suceso, es independiente de lo que le ocurra a cualquier otro, por lo que la probabilidad conjunta se calcula como el producto de las probabilidades individuales y de esa forma se obtiene la función de verosimilitud (Pagel 1999).

6.4.2 Puesta a Prueba de Evolución Correlacionada

Los análisis filogenéticos se llevaron a cabo mediante el método de las variables discretas binarias de Pagel (1994), implementado en BayesTraits (disponible en: www.evolution.rdg.ac.uk). Este programa se usa para reconstruir la forma que adoptan los rasgos de un número finito de estados discretos en los árboles filogenéticos. Es útil para probar los modelos de evolución de rasgos.

En este estudio para el primer set de datos las dos variables a utilizar fueron: 1. Los sistemas de apareamiento de Odonata (0 para especies no territoriales y 1 para especies territoriales). 2. El DST, se emplearon los rasgos longitud alar y longitud corporal por separado (0 especies con DST sesgado hacia hembras y 1 para especies con DST sesgado hacia machos). Además se realizaron puestas a prueba extras con la finalidad de saber si los resultados eran consistentes con las medias aritméticas de cada rasgo de DST.

En segundo lugar para otro set de datos las variables utilizadas fueron: 1. Los sistemas de apareamiento de Odonata (0 para especies no territoriales y 1 para especies territoriales). 2. La agilidad en machos (0 a machos menos ágiles y 1 machos más ágiles), tal como se mencionó arriba.

Los modelos evolutivos fueron ajustados a los datos planteados y a las filogenia usando en método de máxima verosimilitud. Se estimaron las tasas instantáneas de evolución entre combinaciones de estados de carácter. La figura 6 muestra un modelo general para la transición de posibles estados, donde modelo es definido por ocho parámetros medidos de la tasa de transición entre estados. Estos son denotados por q_{ij} la tasa de transición desde el estado i al j . El rectángulo remarcado representa los estados de carácter ancestrales.

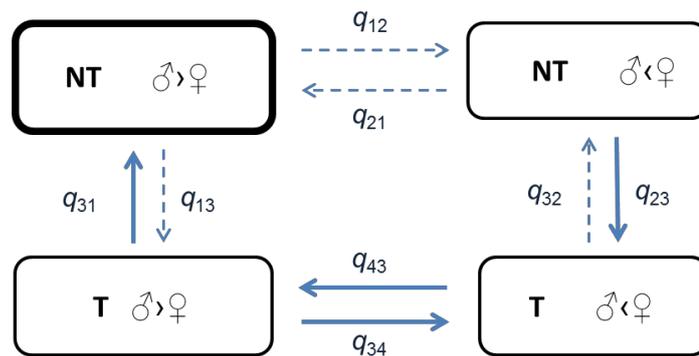


Figura 6 Modelo dependiente $L(D_8)$, los rasgos pueden adoptar dos estados: “0”, “1”. La q_{ij} 's expresan las tasas probabilísticas de transición entre los estados de carácter y las cajas 4 estados de carácter. 1: No-territorial, DST sesgado a Machos; 2: No-territorial, DST sesgado a hembras; 3: Territorial, DST sesgado a machos y 4: Territorial DST sesgado a hembras. Las flechas punteadas representan transiciones no significativamente diferente de cero ($P > 0.1$), mientras que las flechas continuas implican transiciones entre los distintos estados de carácter que son significativas.

El método implementa un modelo de cadenas de Markov de tiempo continuo (Pagel 1994), permite hacer pruebas de evolución correlacionada, estima el orden y la dirección de la evolución de caracteres binarios, a través del cálculo de posibles transiciones de estado de carácter en cada nodo. El modelo presume que los rasgos pueden evolucionar varias veces entre dos posibles estados en cada rama de la filogenia del árbol (Pagel 2004), probando hipótesis que incluso no requieren la asignación del estado ancestral, el cual muchas veces resulta difícil inferir (visto en: Sargent y Otto 2004).

La evolución correlacionada en Discrete se detecta comparando dos modelos de cambio evolutivo en los estados de carácter. En un primer momento, realiza una puesta a prueba de un modelo donde dos caracteres evolucionan de manera independiente (modelo independiente) con cuatro parámetros independientes de transición (Figura 7).

El modelo independiente $L(I)$ ajusta los datos en el cual dos caracteres X y Y (sistemas de apareamiento y DST) son concebidos como evolución independiente. Este

modelo ofrece 2 posibles cambios en los estados de carácter (0, 1) y se requieren 4 posibles parámetros de transiciones para que los caracteres evolucionen de forma independiente.

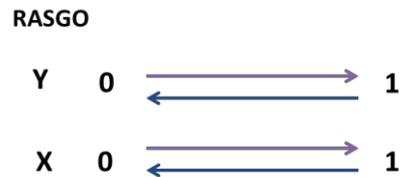


Figura 7 Transición de rasgos binarios en un modelo de evolución independiente $L(I)$.

En un segundo momento, el programa realiza un modelo donde la evolución de un carácter se antepone a la evolución del otro sobre la filogenia (modelo dependiente). En la figura 6 de arriba, se muestra un ejemplo del modelo de evolución correlacionada o modelo dependiente.

Si la diferencia en el estimado de máxima verosimilitud, que se expresa mediante la fórmula $LR = 2(L(D) - L(I))$, es suficientemente grande entre ambos modelos, existe evidencia de coevolución entre ese par de caracteres. La significancia de máxima verosimilitud puede ser probada por medio de comparaciones en tablas de distribución de X^2 (con 4 grados de libertad, visto en: http://statgen.iop.kcl.ac.uk/bgim/mle/sslike_1.html).

La búsqueda del parámetro de máxima verosimilitud fue repetida 30 veces con la finalidad de reducir sesgo y aumentar la probabilidad de aceptar un resultado más confiable en ambos modelos. Recordemos que dichas pruebas fueron llevadas a cabo para el orden Odonata y sus subórdenes sobre dos filogenias resueltas.

6.3.3 Pruebas de Direccionalidad

Con la finalidad de conocer la dirección en la transición de los rasgos se utilizó el método de las variables discretas Pagel (1991). La prueba de direccionalidad implementada en Discrete determina la dirección que adquieren los caracteres, uno con respecto al otro, fijando dos tasas de transición similar (ejemplo; $q_{12} = q_{34}$). Determina si esta restricción reduce el estimado máxima verosimilitud $L(D_7)$ en comparación con el modelo completo y sus ocho tasas de transición $L(D_8)$. Si el modelo restringido difiere significativamente con el modelo completo la hipótesis alternativa es aceptada ($q_{12} \neq q_{34}$) lo cual nos denota que el rasgo X interviene en la dirección de la evolución del rasgo Y (Pagel 1994).

Por ejemplo; pensemos ahora en el set de datos Odonata: sistemas de apareamiento (variable X) y DST (variable Y). Supongamos que la transición de hembras > machos a hembras < machos a lo largo de las ramas de sistemas de apareamiento territorial, ocurre a tasas mucho más altas que en las ramas No-territorial (ejemplo, $q_{43} = p: 0.001$ y $q_{21} = p: 0.215$). Probablemente pudiéramos interpretar que la selección sexual está influenciando para tener machos más grandes en presencia de territorialidad. Pero además ahora imaginemos que la tasa de transición inversa; hembras > machos (ejemplo, $q_{34} = p: 0.001$ y $q_{12} = p: 0.215$) también ocurriera con valores significativos en presencia de territorialidad. Entonces la afirmación anterior sería incorrecta. Y tal vez entonces, deberíamos concluir que los sistemas de apareamiento no influyen en la dirección de evolución del DST, pero que la territorialidad causa altas transiciones en ambas direcciones, que pueden o no presentarse en no-territorialidad.

Para tener en cuenta estas posibilidades, Pagel sugiere una herramienta en Discrete para probar la direccionalidad de evolución usando un test de contingencia. Para ello planteamos las siguientes hipótesis a probar sobre ambas filogenias, en Odonata, Zygoptera y Anisoptera.

Variable X (Sistemas de apareamiento)

H₀: Los sistemas de apareamiento no influyen la dirección de evolución del rasgo DST.
($q_{12} q_{43} = q_{21} q_{34}$)

H_A: Los sistemas de apareamiento influyen la dirección de evolución del rasgo DST.
($q_{12} q_{43} \neq q_{21} q_{34}$).

Variable Y (DST)

H₀: Cambios en los sistemas de apareamiento no dependen del DST. ($q_{13} q_{42} = q_{31} q_{24}$)

H_A: Cambios en los sistemas de apareamiento dependen del DST. ($q_{13} q_{42} \neq q_{31} q_{24}$.)

Variable X (Agilidad en machos)

H₀: Cambios en la agilidad del macho no promueven los cambios en la dirección de evolución del DST. ($q_{12} q_{43} = q_{21} q_{34}$)

H_A: Cambios en la agilidad del macho promueven los cambios en la dirección de evolución del DST. ($q_{12} q_{43} \neq q_{21} q_{34}$).

Variable Y (DST)

H₀: Cambios en la agilidad del macho son independientes de los cambios en el DST. ($q_{13} q_{42} = q_{31} q_{24}$)

H_A: Cambios en la agilidad del macho dependen de los cambios en el DST ($q_{13} q_{42} \neq q_{31} q_{24}$.)

Además de las pruebas anteriores, probamos la importancia de la velocidad de las transiciones individuales (q_{ij}), se igualó cada parámetro a cero (ejemplo; $q_{12}=0$) y se volvió a operar el modelo dependiente, con la finalidad de determinar si esta restricción reducía significativamente la estimación del logaritmo de verosimilitud al contrastar el modelo incompleto $L(D_7)$, con el modelo dependiente $L(D_8)$.

7. RESULTADOS

7.1 Distribución de DST

Primero, se realizó un análisis exploratorio de datos para observar la distribución presente del DST en el Orden Odonata con respecto a longitud corporal y alar (Figura 8). El DST en Odonata medido como “longitud corporal” tiende a ser sesgado a machos (prueba de Wilcoxon con mediana= 0, $W= 3898$, $p= 0.0008$), en el caso de la “longitud alar” es sesgado a hembras ($W= 963$, $p= 0.0001$).

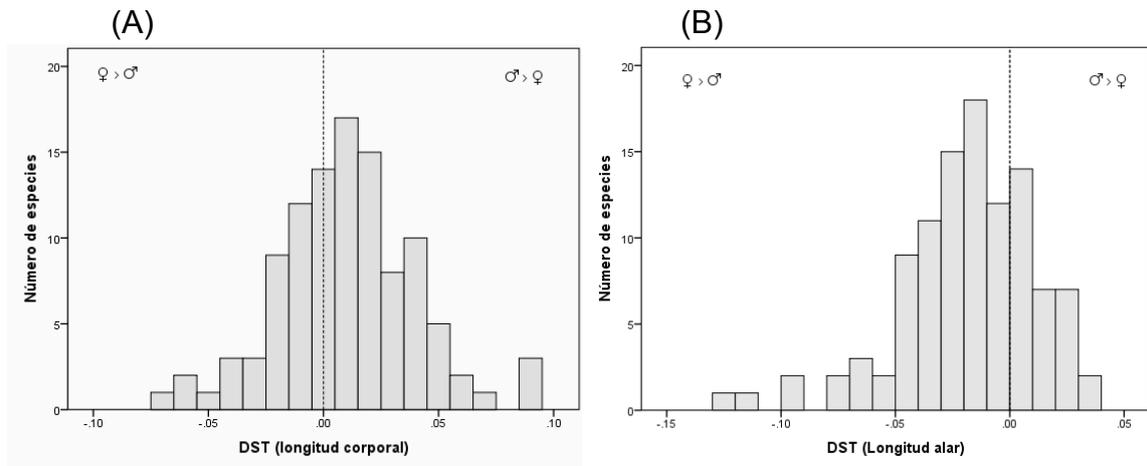


Figura 8 Distribución del DST en odonatos, longitud corporal (A) y longitud alar (B). La línea punteada situada en cero representa monomorfismo.

El DST del suborden Anisoptera para “longitud corporal” (Figura 9) tiende a ser simétrica alrededor de cero, esto quiere decir que se caracteriza por exhibir monomorfismo ($W= 834, p= 0.1882$), por otro lado, en “longitud alar” el DST es sesgado a hembras ($W= 380, p= 0.008$).

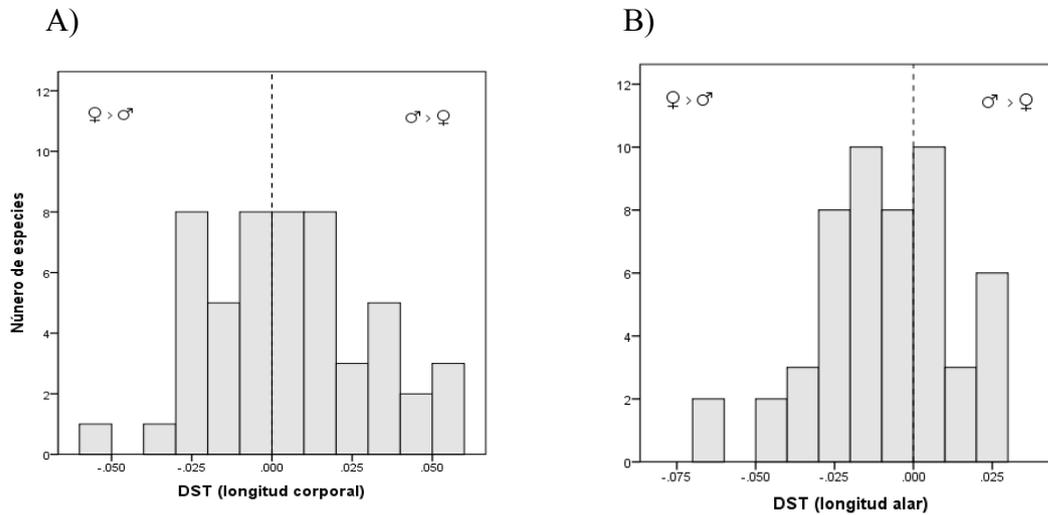


Figura 9 Distribución del DST Suborden Anisoptera, longitud corporal (A) y longitud alar (B). La línea punteada situada en cero representa monomorfismo.

En Zygoptera (Figura 10) la longitud corporal presenta DST sesgado a machos ($W= 1109, p= 0.0016$), para longitud alar es sesgado a hembras ($W= 143, p= 0.0001$).

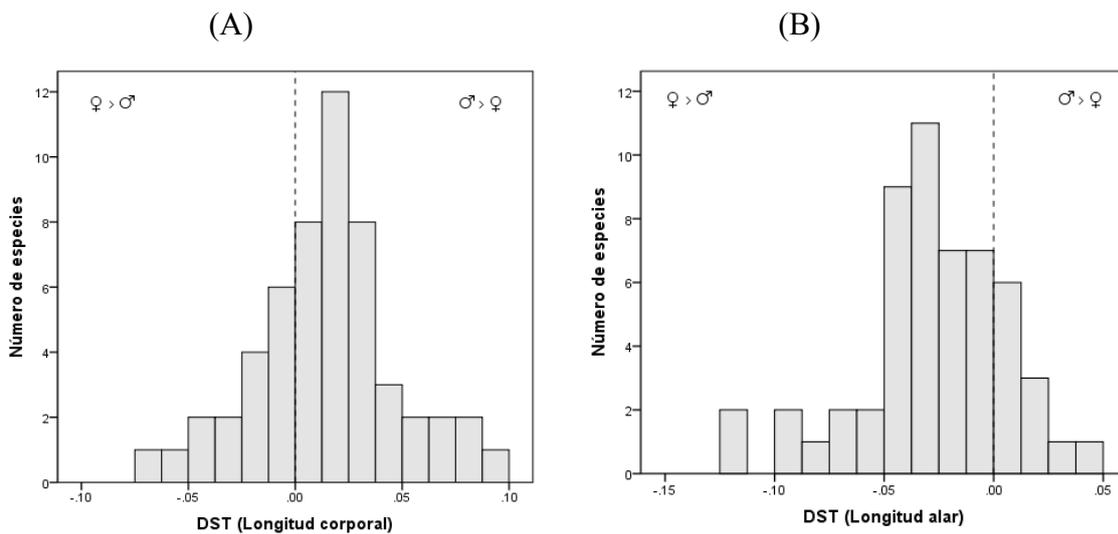


Figura 10 Distribución del DST Suborden Zygoptera, longitud corporal y longitud alar. Donde la línea punteada situada en cero representa monomorfismo.

7.2 Análisis Filogenéticos

7.2.1 Puesta a Prueba de Evolución Correlacionada Set Odonata

Los análisis para detectar evolución correlacionada (estimado de máxima verosimilitud) entre sistemas de apareamiento como factor determinante de dimorfismo sexual en tamaño (medida como longitud corporal) mostraron evolución correlacionada altamente significativa entre estos caracteres, tanto en la filogenia de Rehn (2003) (LR= 20.618, $p= 0.0003$), como en la filogenia de Bybee (2008) (LR= 21.877, $p= 0.0002$). Situación similar fue revelada en los análisis empleando media de longitud corporal como indicador de DST (Tabla 1).

Por otro lado, ocurrió una situación distinta al someter a prueba los sistemas de apareamiento como posible determinante de DST medido en longitud alar y sobre la agilidad del macho. Estas pruebas resultaron ser no significativas en ninguna de las dos filogenias empleadas (Tabla 1). Los resultados obtenidos siguieron que no hay evolución correlacionada entre estos pares de variables, por lo que no se realizaron más pruebas para esos sets de datos.

SET ODONATA	L (I ₄)	L (D ₈)	LR	P
FILOGENIA REHN (2003)				
Sistemas de Apareamiento/DST(longitud corporal)	-107.5274	-97.2184	20.6179	0.0003
Sistemas de Apareamiento/DST(media de longitud corporal)	-111.4145	-103.9485	14.932	0.0048
Sistemas de Apareamiento/DST (longitud alar)	-98.5965	-96.0517	5.0897	0.2782
Sistemas de Apareamiento/DST (media de longitud alar)	-109.6304	-106.1256	7.0096	0.1353
Sistemas de Apareamiento/Agilidad del macho	-54.5728	-51.028	7.0893	0.1312
FILOGENIA BYBEE (2008)				
Sistemas de Apareamiento/DST(longitud corporal)	-109.1391	-98.2007	21.8768	0.0002
Sistemas de Apareamiento/DST(media de longitud corporal)	-113.0175	104.8396	16.5358	0.0025
Sistemas de Apareamiento/DST (longitud alar)	-99.7381	-97.6848	4.1066	0.3917
Sistemas de Apareamiento/DST (media de longitud alar)	-111.2613	-109.6134	3.2958	0.5095
Sistemas de Apareamiento/Agilidad del macho	-55.5612	51.85	7.4223	0.1151

Tabla 1 Puesta a prueba de evolución correlacionada para el set de datos Odonata, bajo la filogenia de Rehn(2003) y la filogenia de Bybee (2008). Columna L (I₄) estimado del modelo independiente, columna L (D₈) estimado del modelo dependiente, columna LR cociente de verosimilitud y columna p significancia estadística basado en distribución aproximada a X^2 .

7.2.1.1 Estimación del Carácter Ancestral y Pruebas de Direccionalidad

Mediante las pruebas para la estimación del carácter ancestral bajo criterios de máxima verosimilitud hallamos lo siguiente, en Odonata: en sistemas de apareamiento (X) el estado de carácter ancestral fue: 1 (Territorial; $p= 0.958$), dimorfismo sexual en tamaño (Y): 1 (Machos más grandes que hembras $p= 0.749$). Esto indica que es muy probable la existencia de territorialidad y hembras más pequeñas que machos (figura 11) como caracteres ancestrales en el Orden Odonata.

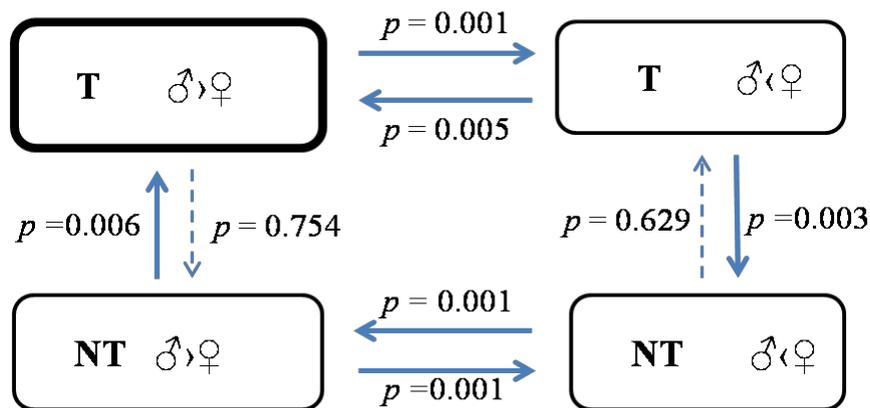


Figura 11 Pasos del modo de desarrollo de la evolución direccional del DST. Entre los rasgos binarios sistemas de apareamiento y DST del orden Odonata. El cuadro con borde intenso muestra los estados de carácter ancestral (territorial-DST sesgado a machos), las flechas indican las posibles rutas de transición evolutiva de los cuatro estados de carácter. Las flechas continuas muestran las transiciones altamente significativas de p mientras, las flechas discontinuas muestran transiciones no significativas.

Las pruebas llevadas a cabo con el modelo alternativo igualando cada ruta a cero para sistemas de apareamiento y DST (Tabla 2), nos muestran que existen seis posibles rutas de transición desde el estado ancestral, y que en presencia de territorialidad observamos hembras más grandes o más pequeñas en relación al tamaño del macho. De igual manera no debemos perder de vista que en ausencia de territorialidad, el dimorfismo sexual en tamaño puede ser sesgado a hembras o machos. Ambos rasgos pueden tener regresiones significativas a estados ancestrales de carácter. Resultados fieles se observaron al emplear la media de longitud corporal como indicador del DST y en las dos filogenias empleadas (ver anexo 6 y 7).

Modelo Alternativo	L(D₇)	Máxima Verisimilitud	P
$q_{12} = 0$	112.1535	27.9054	0.0001
$q_{13} = 0$	98.1517	0.0981	0.7541
$q_{21} = 0$	102.0622	7.7230	0.0054
$q_{24} = 0$	102.6665	8.9316	0.0028
$q_{31} = 0$	102.0075	7.6136	0.0057
$q_{34} = 0$	105.6604	14.9193	0.0001
$q_{42} = 0$	98.1505	0.1003	0.7513
$q_{43} = 0$	108.6014	20.801	0.0001

Tabla 2 Estimación de la probabilidad de ocurrencia de las transiciones (Q_{ij}) de un estado de carácter a otro en Odonata. Utilizando un modelo alternativo L(D₇) y contrastándolo con el modelo dependiente L(D₈).

Estos resultados fueron obtenidos de la puesta a prueba de evolución correlacionada basados en la filogenia de Bybee (2008) y son consistentes con los resultados alcanzados empleando la filogenia de Rehn (2003) (ver anexo 3). Para estas pruebas fueron empleados 106 taxa de los cuales 32 fueron considerados no territoriales y 74 territoriales (ver anexo 1).

7.2.2 Puesta a Prueba de Evolución Correlacionada Set Zygoptera

Los análisis para detectar evolución correlacionada (estimado de máxima verosimilitud) en el suborden Zygoptera, entre sistemas de apareamiento y dimorfismo sexual en tamaño (medida como longitud corporal) revelaron evolución correlacionada estadísticamente significativa entre estos caracteres, tanto en la filogenia de Rehn (2003) (LR= 20.5119, $p= 0.0003$), como en la filogenia de Bybee (2008) (LR= 18.5344, $p= 0.0009$). Evidencias similares fueron encontradas en los análisis empleando los promedios de longitud corporal como promotor de DST (Tabla 2).

Situación distinta ocurrió al someter a prueba los sistemas de apareamiento como posible determinante de DST medido en longitud alar y sobre la agilidad del macho para el set de datos del suborden Zygoptera. Estas pruebas resultaron ser no significativas en ninguna de las dos filogenias empleadas (Tabla 3). Los resultados obtenidos sugieren que

no hay evolución correlacionada entre estos pares de variables, por lo que no se realizaron más pruebas para esos sets de datos

SET ZYGOPTERA	L (I ₄)	L (D ₈)	LR	P
FILOGENIA REHN (2003)				
Sistemas de Apareamiento/DST(longitud corporal)	-46.0588	-35.8028	20.5119	0.0003
Sistemas de Apareamiento/DST(media de longitud corporal)	-49.9968	-42.515	14.9636	0.0001
Sistemas de Apareamiento/DST (longitud alar)	-43.0346	-42.5078	1.0535	0.9015
Sistemas de Apareamiento/DST (media de longitud alar)	-52.6099	-52.3297	0.5603	0.9673
Sistemas de Apareamiento/agilidad del macho	-26.3481	-24.7205	3.2552	0.516
FILOGENIA BYBEE (2008)				
Sistemas de Apareamiento/DST(longitud corporal)	-45.2774	-36.0102	18.5344	0.0009
Sistemas de Apareamiento/DST(media de longitud corporal)	-48.4305	-43.4113	10.0384	0.0397
Sistemas de Apareamiento/DST (longitud alar)	-43.0039	-42.5103	0.9873	0.9117
Sistemas de Apareamiento/DST (media de longitud alar)	-52.3294	-52.1247	0.4094	0.9816
Sistemas de Apareamiento/Agilidad del macho	-26.3481	-25.1709	2.3543	0.6708

Tabla 3 Puesta a prueba de evolución correlacionada para el set de datos Zygoptera, bajo la filogenia de Renh(2003) y la filogenia de Bybee (2008). Columna L (I₄) estimado del modelo independiente, columna L (D₈) estimado del modelo dependiente, columna LR cociente de verosimilitud y columna *p* significancia estadística basado en distribución aproximada a X².

7.2.2.1 Estimación del Caracter Ancestral y Pruebas de Direccionalidad

En las pruebas para la estimación del carácter ancestral bajo criterios de máxima verosimilitud hallamos lo siguiente en Zygoptera: En sistemas de apareamiento (X) el estado de carácter ancestral fue: 1 (Territorial; *p*= 0.788), dimorfismo sexual en tamaño (Y): 1 (Machos más grandes que hembras *p*= 0.956). Esto indica que es muy probable la existencia de territorialidad y hembras más pequeñas que machos (Figura 12) como caracteres ancestrales en Zygoptera.

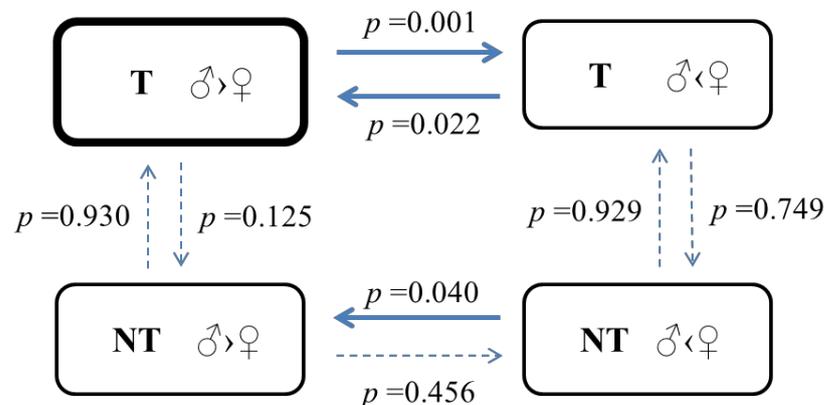


Figura 12 Vías del modo de desarrollo de la evolución direccional del DST. Entre los rasgos binarios sistemas de apareamiento y DST del orden Zygoptera. El cuadro con borde intenso muestra los estados de carácter ancestral (territorial-DST sesgado a machos), las flechas indican las posibles rutas de transición evolutiva de los cuatro estados de carácter. Las flechas continuas muestran las transiciones altamente significativas de p mientras, las flechas discontinuas muestran transiciones no significativas.

Las pruebas llevadas a cabo con el modelo alternativo igualando cada ruta a cero para sistemas de apareamiento y DST (Tabla 4) muestran tres posibles rutas de transición desde el estado ancestral. Podemos observar que en presencia de territorialidad las hembras pueden llegar a ser más grandes o más pequeñas en tamaño corporal que los machos y que esta transición puede tener regresión significativa a estados ancestral de carácter del dimorfismo sexual en tamaño sesgado a machos. También observamos que en ausencia de territorialidad, ocurren cambios en el DST de hembras para ser más grandes que machos hacia machos más grandes que hembras.

Resultados fieles se observaron al emplear la media de longitud corporal como indicador del DST y ambas filogenias (ver anexo 8 y 9) para el set de datos del Suborden Zygoptera.

Se utilizaron 54 taxa correspondientes a este suborden para llevar a cabo la realización de estas puestas a prueba de los cuales 22 fueron individuos no territoriales y 32 catalogados como territoriales.

Modelo alternativo	L(D₇)	Coefficiente de Verosimilitud	P
$q_{12} = 0$	41.015518	10.010586	0.0015
$q_{13} = 0$	37.189219	2.357988	0.1246
$q_{21} = 0$	38.651847	5.283244	0.0215
$q_{24} = 0$	36.061413	0.102376	0.7489
$q_{31} = 0$	36.006382	0.007686	0.9301
$q_{34} = 0$	36.287855	0.55526	0.4561
$q_{42} = 0$	36.006239	0.007972	0.9288
$q_{43} = 0$	38.109394	4.198338	0.0404

Tabla 4 Estimación de la probabilidad de ocurrencia de las transiciones (Q_{ij}) de un estado de caracter a otro en Zygoptera. Utilizando un modelo alternativo L(D₇) y contrastándolo con el modelo dependiente L(D₈).

Estos resultados fueron obtenidos de la puesta a prueba de evolución correlacionada basados en la filogenia de Bybee (2008) y son consistentes con los resultados derivados de emplear la filogenia de Rehn (2003) (ver anexo 4).

7.2.3 Puesta a Prueba de Evolución Correlacionada Set Anisoptera

Para la realización de esta prueba se emplearon 52 taxa pertenecientes al suborden Anisoptera, de las cuales 10 especies fueron categorizadas como especies no territoriales y 42 como territoriales.

Los análisis para detectar evolución correlacionada (estimado de máxima verosimilitud) en el suborden Anisoptera entre sistemas de apareamiento y dimorfismo sexual en tamaño (medida como longitud corporal) no revelaron evolución correlacionada estadísticamente significativa entre estos caracteres, ni para la filogenia de Rehn (2003) (LR= 3.3409, $p= 0.5024$), ni en la filogenia de Bybee (2008) (LR= 3.9052, $p= 0.4.1889$). Resultados similares fueron encontrados en los análisis empleando media de longitud corporal como promotor de DST (Tabla 5).

Situación similar ocurrió al someter a prueba sistemas de apareamiento como posible determinante de DST medido en longitud alar y sobre la agilidad del macho para el

set de datos del suborden Anisoptera. Estas pruebas resultaron ser no significativas en ninguna de las dos filogenias empleadas (Tabla 5).

Los resultados obtenidos sugieren que no hay evolución correlacionada entre estos pares de variables, por lo que no se realizaron más pruebas para esos sets de datos.

SET ANISOPTERA	L (I ₄)	L (D ₈)	LR	P
FILOGENIA REHN (2003)				
Sistemas de Apareamiento/DST(longitud corporal)	-56.1022	-54.4317	3.3409	0.5024
Sistemas de Apareamiento/DST(media de longitud corporal)	-55.5635	-54.2295	2.668	0.6148
Sistemas de Apareamiento/DST (longitud alar)	-51.4197	-49.0391	4.7612	0.3126
Sistemas de Apareamiento/DST (media de longitud alar)	-52.2531	-48.0952	8.3157	0.0806
Sistemas de Apareamiento/agilidad del macho	-20.4874	-20.2153	0.5443	0.969
FILOGENIA BYBEE (2008)				
Sistemas de Apareamiento/DST(longitud corporal)	-57.0559	-55.1033	3.9052	0.4189
Sistemas de Apareamiento/DST(media de longitud corporal)	-56.2561	-54.7741	2.9641	0.5638
Sistemas de Apareamiento/DST (longitud alar)	-52.0855	-49.5248	5.1214	0.275
Sistemas de Apareamiento/DST (media de longitud alar)	-53.2299	-49.7561	6.9476	0.1386
Sistemas de Apareamiento/Agilidad del macho	-21.18	-21.0117	0.3366	0.9873

8. DISCUSIÓN

El tamaño corporal es considerado como clave determinante de las propiedades ecológicas y fisiológicas de los organismos (Klingenberg y Spence 1997). Varias especies del Orden Odonata presentan dimorfismo sexual en tamaño (DST), los machos son más grandes que las hembras, o bien, las hembras son más grandes que los machos, principalmente, el orden presenta un DST sesgado a machos. Al realizar análisis de los subórdenes por separado, se observó por un lado, que los machos de Zygoptera poseen una tendencia general a ser más grandes que las hembras -con respecto a la longitud corporal-, por otro lado, en Anisoptera los sexos tienden a ser monomórficos. Muy probablemente esta diferenciación en la magnitud del DST, de los subórdenes por separado, se deba en gran medida a la ecología y comportamiento que diferencia a ambos grupos. Por ejemplo, Serrano - Meneses y cols. (2007a) propone que el tipo de competencia entre los machos de algunas especies territoriales de Anisoptera requiere mayor maniobrabilidad en los machos por lo que tallas pequeñas son benéficas, dado que esto les confiere mayor movimiento en los enfrentamientos macho-macho. Además, se ha observado que muchos anisópteros han desarrollado conductas migratorias, como es el caso de *Libellula quadrimaculata* y *Anax junius*, donde tanto machos como hembras realizan migraciones. En este sentido el desarrollo del DST, puede estar en función de otras presiones selectivas (llámese a esta y entre otras posibles) como es el caso de la selección natural, la cual puede controlar al DST eliminando las diferencias de tamaños corporales entre machos y hembras, dando como resultado especies monomórficas.

Como consecuencia, muchas veces los patrones de DST son atribuidos a diferentes mecanismos, además de la selección sexual (a la selección natural), actuando sobre el tamaño de machos y hembras dentro de una especie (Moore 1990, Anderson 1994). Por ejemplo mecanismos de comportamiento relacionados con la el forrajeo y la depredación. Se ha sugerido que el tamaño corporal es importante para los componentes de adecuación en machos adultos de especies territoriales y menos importantes en especies no territoriales (Sokolovska 2000).

En esta investigación, también se exploró el DST a razón de longitud alar, ya que este valor está ampliamente correlacionado con el tamaño corporal (Serrano-Meneses y cols. 2007b). Se observó un claro DST sesgado a hembras tanto en Odonata como en los

subórdenes por separado, esto puede ser porque probablemente existen otros mecanismos - distintos a la selección sexual- que impactan en el desarrollo, magnitud y dirección de este rasgo, pero aún se requieren más investigaciones en este ámbito para conocer qué factores influyen en la evolución del mismo. Ante esto, Serrano-Meneses y cols. 2007b, sugieren que la medición de DST a partir de diferencias en la longitud alar podría ser no muy apropiada. Dado que permite llegar a falsas conclusiones, tales como que las hembras son más grandes que los machos en las especies. Aun con ello, fueron realizadas otras pruebas para investigar correlación entre DST alar y sistemas de apareamiento, esos resultados no se discutirán más adelante, porque no se hayo correlación significativa entre estas variables en ninguno de los sets analizados (odonatos, zygópteros y anisópteros, ver tablas 1 y 3).

El rasgo ancestral de DST y los sistemas de apareamiento tanto en Odonata como en Zygoptera fueron DST sesgado a machos y sistema de apareamiento territorial respectivamente. La direccionalidad de las transiciones evolutivas de ambos subórdenes mostró algunas diferencias entre los dos grupos. Estos resultados proporcionan importante conocimientos sobre los mecanismos que podrían estar influyendo en la aparición de DST en la naturaleza. Los rasgos ancestrales de Odonata indican que el orden estaba constituido por especies donde los machos eran más grandes en comparación con las hembras y su principal sistema de apareamiento se caracterizó por ser territorial. Estudios contemporáneos realizados en campo, muestran que los machos grandes son muy exitosos en adquirir y defender un territorio asegurando así más copulas (*Calopterix xanthostoma*, Plaistow y Siva-Jothy 1996, *Argia reclusa*, Guillermo-Ferreira y Del-Claro 2011). La selección sexual, probablemente actuó sobre machos territoriales, mostrándose más grandes con respecto al tamaño de las hembras, para ganar, defender y conservar territorios atractivos para las hembras tal como lo propuso Johanson y cols. (2005). Resultados que coinciden ampliamente con lo propuesto por Fairbairn y Preziosi (1994) quienes mencionaron que las tallas grandes en machos son a menudo atribuidas a la selección sexual, cuando los sucesos de apareamiento son ligados a territorialidad

En este estudio se investigó la evolución del DST en Odonata con respecto a las estrategias alternativas de apareamiento. Existe una correlación general entre las dos variables. Situación que apoya la investigación realizada con anterioridad por Serrano-Meneses y cols. (2008b). La ocurrencia de esta correlación sugiere una fuerte relación

entre ambos rasgos. Sus análisis obtenidos a partir del modelo generalised least squares (GLM), por medio de matrices de derivación de varianza-covarianza y relaciones filogenéticas, mostraron similitudes con los resultados de la presente investigación. De este modo se encontró, en efecto, una correlación significativa entre las variables cuando se evaluó el Orden en conjunto. Sin embargo, cuando se analizó cada suborden por separado, este patrón fue evidente en Zygoptera pero no en Anisoptera. Resultados fieles fueron obtenidos en esta investigación empleando un modelo diferente, el método filogenético comparativo de las variables discretas de Pagel (1994). Lo cual nos muestra, la fiabilidad en la correlación entre DST y los sistemas de apareamiento, aún al emplear una hipótesis filogenética diferente.

El dimorfismo sexual en tamaño (DST) se presenta, entonces, cuando los procesos selectivos intervienen de manera diferencial sobre el tamaño de los sexos (Serrano-Meneses y cols. 2008b). En esta investigación nos preguntamos si la selección sexual estaba implicada en los cambios evolutivos del DST, dada la fuerte correlación anteriormente mencionada. Pudimos determinar, que si bien, existe una correlación altamente significativa entre estos caracteres, las pruebas de hipótesis desarrolladas aquí, no indican que el tipo de estrategia no es un generador de cambios en el dimorfismo sexual en tamaño, más acertadamente, podemos decir que las variables han evolucionado una en presencia de la otra, en diferentes tiempos a lo largo de la historia evolutiva del Orden.

La evolución del DST podría ser resultado de selección intrasexual en los sucesos de apareamiento, varias investigaciones (Andersson y Fedak 1985, Tsubaki y Ono 1987, Lindenfors y Tullberg 1998, Székely y cols. 2000; Lindenfors y cols. 2002, Guillermo-Ferreira y Del-Claro 2011) acentuaron que machos grandes podrían tener mayor acceso a parejas potenciales, incrementando así su adecuación. Esto daba una pauta para suponer que la talla grande sería un rasgo fuertemente seleccionado por la preferencia de las hembras por aparearse con machos más grandes, debido que a menudo el éxito de apareamiento se ve incrementado debido a la competencia intrasexual (competencia macho-macho) o la elección femenina (Darwin 1871, Anderson 1994). Pero qué pasaba entonces con la existencia de tamaños pequeños en machos, ¿acaso existe alguna relación entre selección sexual actuando sobre tallas corporales pequeñas en machos?, Probablemente con el estudio aquí mostrado no podemos saber si esto es verdad, pero

hemos podido explicar que los cambios evolutivos en las diferencias de tamaño entre machos y hembras han seleccionado tanto a machos pequeños como a machos grandes en presencia de territorialidad. Por ejemplo, Anthol y cols. (1991) sostuvieron la idea de que el tamaño del cuerpo debía inferir en la tasa de apareamientos en machos territoriales, debido a las ventajas conferidas con tallas grandes en la obtención y defensa de territorios hacia donde las hembras eran atraídas.

Serrano-Meneses y cols. (2008b) están de acuerdo en que además de los sistemas de apareamiento, la agilidad del macho parece influenciar al DST sesgado a hembras en presencia de territorialidad. Quizá la defensa de un territorio ameritó en determinado momento tener cierta agilidad para los desplazamientos y disputas entre machos para conseguir la continua defensa de las áreas de ovipostura. Así la talla corporal pequeña en machos territoriales les confirió mayor capacidad de movimiento y fueron probablemente más exitosos. Este proceso pudo parecerse un poco a lo ocurrido en una investigación efectuada por De Block y Stoks (2007) con *Lestes viridis* un caballito del diablo que se caracteriza por tener dimorfismo sexual en tamaño sesgado a hembras siendo una especie territorial. Los machos pequeños con mayor capacidad de vuelo tuvieron ventajas de apareamiento sobre machos más grandes. Aunque nuestro entender sobre la selección de tallas corporales en machos sea un tanto escaso, dada la insuficiente literatura acerca de este tema, los resultados obtenidos en las pruebas de direccionalidad muestran que en algún momento en presencia de la territorialidad la talla corporal del macho disminuyó. Esto puede observarse en las distintas rutas evolutivas, tanto en zygóptera como en el grupo completo de odonatos.

Obtener tasas de transición hacia DST sesgado a hembras en especies territoriales nos lleva a pensar en los estudios en los cuales encuentran que machos de tallas pequeñas se han atribuido a la fuerte competencia por conseguir pareja y la gran necesidad de agilidad y movimiento en especies no territoriales (Fairbairn y Preziosi 1994, Raihani y cols. 2006). De acuerdo a esto la selección sexual favorece a machos pequeños. Puede ser muy posible dado este hecho, que la tasa de transición ($q1$ a $q2$) sea significativa en un tiempo evolutivo dado.

Según Corbert (1999) la mayoría de las especies de Zygoptera son no-territoriales y aquí podríamos esperar hembras y machos de la misma talla corporal o inclusive hembras

que empiezan a ser más grandes que los machos. Nuestros resultados refuerzan también esta predicción. Al encontrar rutas aparentemente un salto evolutivo en la tasa de transición (q_3 a q_4) bajo este tenor hembras y machos pueden ser grandes en presencia de no territorialidad. Por otro lado en los análisis fueron empleados también zygópteros territoriales y sus rutas evolutivas más significativas nos están indicando los posibles cambios de carácter de machos más grandes a hembras más grandes, pero también posibles regresiones a machos territoriales más grandes ganando y defendiendo disputas entre sus congéneres en la lucha por un territorio.

Nuevamente la selección sexual haciéndose visible en el decremento del DST, en otras palabras, en la generación de DST sesgado a hembras. Donde machos de tallas pequeñas pueden ser también reproductivamente exitosos. Resultados que ya se habían podido observar en la investigación de Serrano-Meneses y cols. 2008b. Ellos ya esperaban varias transiciones hacia DST sesgado a hembras cuando los machos eran territoriales y además ágiles. Estos resultados han sido consistentes con nuestro trabajo actual, en rutas de transición evolutiva podemos observar diferentes sesgos del DST en especies territoriales y encontramos tanto DST sesgado a machos como DST sesgado a hembras en presencia de territorialidad.

Lo anterior puede significar que estos dos rasgos han evolucionado ampliamente desde el surgimiento del Orden, y que muy probablemente los sistemas de apareamiento están siendo un fuerte predictor de la talla corporal de machos y hembras en Odonata. Siendo este un factor importante dentro de la teoría de selección sexual, modificando la talla corporal de los machos y llevándolo hasta un óptimo en el cual machos más grandes pueden obtener mayores beneficios en los enfrentamientos macho-macho y para conseguir mayor acceso a las hembras (Cordero 2002), incrementando posiblemente el éxito reproductivo de la especie tal como fue encontrado en el estudio realizado con *Eumaeus toxea* Godart (mariposa) Martínez-Lendeck y cols. (2007) quienes observaron algo muy interesante en machos residentes; los machos de tamaños más grandes fueron vistos copulando a diferencia de machos más pequeño a los cuales nunca se les vio apareándose.

Ahora bien, es importante destacar tal vez varias y no solo una fuerza ejerce presión sobre el dimorfismo sexual sesgado a hembras, tomando en cuenta la presencia de este estado interactuando con el rasgo territorial. Podríamos suponer que en parte este estado de

carácter se debe muy probablemente a una segunda opción, la selección por fecundidad porque existen estudios que confirman que incrementos en el tamaño de algún rasgo corporal (alar, tarso, abdomen, longitud corporal) confiere ventajas en el éxito reproductivo de las hembras por selección por fecundidad, como muestra el estudio llevado a cabo por Armbruster y Hutchinson (2002), ellos hallaron en dos especies de mosquitos del género *Aedes* (*A. albopictus* y *A. geniculatus*) una relación significativa entre la longitud alar y la fecundidad. Con ello podríamos inferir que las hembras podrían ser beneficiadas por este tipo de selección, al ganar tamaño corporal. Si las hembras son de tamaño grande será más probable que las crías obtengan mejores oportunidades para sobrevivir, ya sea por recibir mejor calidad de los recursos energéticos en las primeras etapas del desarrollo o por un mejor cuidado parental (Andersson 1994, Fairbairn 2007, Clutton-Brock 2009). También conocidos como rasgos honestos de fecundidad, considero que otro ejemplo fiel de estos casos puede ser encontrado en la correlación encontrada entre tamaño corporal y fecundidad en las mosquitas del género *Empidid* (*Rhamphomi tarsata*) en las cuales hembras más grandes serán seleccionadas por los machos como símbolo de fecundidad (LeBas y cols. 2003). Desafortunadamente para el Orden Odonata se desconoce aún, que tanto la selección sexual puede estar operando en tallas grandes sobre la fecundidad de las hembras y este estudio no podría a ciencia cierta la demostrárnoslo. Existe un estudio realizado por Cordero (1991) en laboratorio con la especie *Ishnura graelsii* (Rambur) trata de buscar una posible relación entre fecundidad y tamaño corporal en las hembras. Muestra una correlación positiva entre longitud corporal y tamaño de la primera nidada. En este trabajo indican que la duración de la madures y la longitud corporal son los factores más importantes que afectan la fecundidad en las especies.

Los factores que afectan la fecundidad se han estudiado también (Banks y Thompson 1987) con la especie *Cenagrion puella* los resultados de este estudio muestran que hembras más grandes producen más huevos porque su tiempo de vida es más largo. Pero la talla de una nidada esta negativamente correlacionada al tamaño de la hembra.

Las rutas o tasas de transición en Odonata pueden estar influenciadas directamente por las características del suborden Zygoptera, pero es muy interesante observar la tasa de transición entre los caracteres no-territorial con machos más grandes que hembras (q_3 a

q1), para posteriormente tomar una vía de regresión hacia sistemas de apareamiento territorial con machos más grandes.

Se ha sugerido que en la etapa adulta la talla corporal es un importante componente de adecuación en especies caracterizadas como territoriales, siendo un factor menos importante en especies no-territoriales (Sokolovska 2000). Esto es algo que también nos muestran esas tasas de transición evolutiva en las cuales la territorialidad está presente ya sea con machos o hembras más grandes.

La tasa operacional de los sexos esta correlacionada con el DST señaló Johansson y cols. (2005), las hembras podrían forrajear muy eficazmente cuando su tamaño es más grande, pero tienen más alta mortalidad debido a riesgos en la depredación. Es este un interesante punto de vista que podría estar hablándonos del porque ese estado de carácter (DST sesgado a hembras, tanto en especies territoriales como no-territoriales) otorga diferencias en la tasa operacional de los sexos influenciando su éxito reproductivo.

De la misma forma ocurre en los estados de carácter territorialidad y hembras más grandes que machos (*q2*), hacia no territorialidad y la prevalencia de hembras más grandes (*q4*). Estados de carácter que precisamente se han observado en trabajos de campo en especies no territoriales (*L. luctuosa*, *L. Quadrimaculata*, *Sympetrum rubicundulum*). Además de que estas tasas de transición no se encontraron estadísticamente significativas en Zygoptera.

Como se mencionó antes, otros mecanismos diferentes a la selección sexual pueden estar manipulando las diferencias de tamaño corporal entre machos y hembras, por ejemplo diferencias en respuesta a la depredación (Baker y Parker 1979) y las diferencias en el uso de nicho ecológico (Slatkin 1984). Sería necesario llevar a cabo otros análisis a fin de investigar este tema.

9. CONCLUSIÓN

El dimorfismo sexual en tamaño en el Orden Odonata se ha modificado durante múltiples veces en tiempo evolutivo, el DST puede ser sesgado a machos o a hembras probablemente en respuesta a diversas variables, los sistemas de apareamiento no están siendo una buena variable explicativa direccional de estas transiciones a lo largo de las filogenias. Sin embargo ambas variables (sistemas de apareamiento y DST) mostraron coevolución altamente significativa.

Poco se sabe de la selección sexual femenina actuando sobre hembras de Odonata y nada aún sobre roles sexuales inversos, que podrían ser fuente de cambios en el DST del orden. Sería necesario realizar una búsqueda exhaustiva para explorar este tema a fondo.

La selección sexual puede estar actuando en machos territoriales mostrándose más grandes con respecto al tamaño de las hembras, para ganar defender y conservar territorios que sean más atractivos para lograr hembras. Pero muy probablemente existen otros factores interviniendo en el cambio evolutivo de este carácter. Como por ejemplo la selección por fecundidad y la explotación, diferencias en el uso del hábitat o explotación por los recursos.

El dimorfismo sexual en tamaño medido como longitud alar apunta ampliamente a la adaptación de un estilo de vida que probablemente pudo no ser formado por los mismos mecanismos que dieron lugar al tamaño del cuerpo y primordialmente hayan resultado de procesos naturales selectivos (por ejemplo, para evitar la depredación o para la obtención de recursos tróficos). Se requerían otros estudios para explorar este tema.

10. PERSPECTIVAS

Propondría para estudios futuros analizar el DST en función de la fecundidad de las hembras, aún surgen muchas interrogantes acerca de lo ocurrido en las diferencias en tamaño alar entre machos y hembras. En este estudio se observaron diferencias entre las longitudes alares y se vio que no existe una correlación significativa entre sistemas de apareamiento y DST pero no se pudo saber cuál es la posible fuente explicativa.

También propongo analizar el factor “agilidad en hembras” para establecer algún tipo de correlación empleándola como una variable involucrada posiblemente en el desarrollo del DST.

11. REFERENCIAS

- Abouheif E y Fairbairn DJ. 1997. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: Assessing Rensch's Rule. *Am. Nat.* 149:540-562.
- Andersen NM. 1997. A phylogenetic analysis of the evolution of sexual dimorphism and mating systems in water striders (Hemiptera: Gerridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 61, 345-368.
- Andersson M. 1994. *Sexual selection*. New Jersey: Princeton University Press.
- Andersson MB y Norberg RA. 1981. Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among raptors, with a size scaling of flight performance. *Biological Journal of the Linnean Society* 15:105-130.
- Andersson SS y Fedak MF. 1985. Grey seal males: Energetic and behavioural links between size and sexual success. *Animal Behaviour* 33: 829-838.
- Anholt BR. 1991. Measuring selection on a population of damselflies with a manipulated phenotype. *Evolution* 45: 1091-1106.
- Armbruster P y Hutchinson RA. 2002 Pupal mass and wing length as indicators of fecundity in *Aedes albopictus* and *Aedes geniculatus* (Diptera: Culicidae). *Journal of Medical Entomology*, 39(4):699-704.
- Blanckenhorn WU. 2005. Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology* 111: 977-1016.
- Blanckenhorn WU. 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small? *Quarterly Review of Biology* 75, 385-407.
- Blanckenhorn WU, Preziosi RF y Fairbairn DJ. 1995. Time and energy constraints and the evolution of sexual size dimorphism: to eat or to mate? *Evol. Ecol.* 9: 369-381.
- Blomqvist D, Johansson OC, Unger U, Larsson M y Flodin LA. 1997. Male aerial display and reversed sexual size dimorphism in the dunlin. *Animal Behaviour* 54:1291-1299.

- Bnaks MJ y Thompson DJ. 1987. Life reproductive success of females oh the damselfly *Coenagrion puella*. J Anim. Ecol. 56: 845-832.
- 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.
- Bybee MS, Ogdenb TH, Branhama 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.
- Carle FL, Kjer KM. 2002. Phylogeny of *Libellula* Linnaeus (Odonata: Insecta). Zootaxa 87: 1-18.
- Carle FL y Kjer KM. 2002. Phylogeny of *Libellula* Linnaeus (Odonata: Insecta). Zootaxa 87: 1-18.
- 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 T. 2009 Sexual selection in females. Review Animal Behaviour 77:3-11.
- Contreras-Garduño JJ, Canales-Lazcano y Córdoba-Aguilar A. 2006. Wing pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in males of the Rubyspot damselfly, *Hetaerina americana*. J. Ethol. 24:165-173.
- Corbet PS. 1999. Dragonflies: Behavior and Ecology of Odonata. Comstock publishing associates, New York: Cornell University Ithaca Press.
- Cordero A. 1991. Fecundity in *Ischnura graellsii* (Rambur) in the laboratory (Zygoptera: Coenagrionidae). Odonatologica 20:37-44.
- Cordero R y Soler M. 2002. Influencia de la selección sexual sobre el comportamiento reproductor de Odonatos. En: Evolución, La base de la biología. Ed. Proyecto sur, Granada 497-507.

- Córdoba-Aguilar A. 2002. Wing pigmentation in territorial male damselflies, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. *Animal Behavior* 63: 759-766.
- Córdoba-Aguilar A, Salamanca-Ocaña JC y Lopezaraiza M. 2003. Female reproductive decisions and parasite burden in a Calopterygid damselfly (Insecta: Odonata). *Animal Behavior* 66: 81-87.
- Córdoba-Aguilar A y Cordero-Rivera A. 2005. Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): Status of knowledge and research perspectives. *Neotropical Entomology* 34:861-879.
- Cornrad KF y Pritchard G. 1992. An ecological classification of odonate mating systems: the relative influence of natural, interand intra-sexual selection on males. *Biological Journal of the Linnean Society* 45: 255-269.
- Cumming JM. 1994. Sexual selection and the evolution of dance fly mating systems (Diptera: Empididae; Empidinae). *Canadian Entomologist* 126:907-920.
- Darwin C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. New Jersey: Princeton University Press.
- De Block y Stoks R. 2007. Flight related body morphology shapes mating success in damselfly. *Animal Behaviour* 74: 1093-1098.
- Dumont HJ, Viesstraete A y Vanfleteren JR. 2010. A molecular phylogeny of the Odonata (insecta), *Systematic Entomology* 35:6-18.
- Ellington CP. 1984. The aerodynamics of hovering insect flight. II. Morphological parameters. *Philos. Trans. R. Soc. B* 305: 17-40.
- Emlen ST, y Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Fairbairn DJ y Preziosi RF. 1994. Sexual selection and the evolution of allometry for sexual size dimorphism in the water strider, *Aquarius remigis*. *American Naturalist* 144: 101-118.

- Fairbairn DJ, Blanckenhorn W y Székely T. 2007. Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism. Oxford: Oxford University Press.
- Fairbairn DJ. 2007. Introduction: the enigma of sexual size dimorphism. En: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism Sex, Size and Gender Roles. Fairbairn DJ, Blanckenhorn W y Székely T, eds. Oxford: Oxford University Press, 1–10.
- Figuerola J. 1999. A comparative study on the evolution of reversed size dimorphism in monogamous waders. *Biological Journal Linnean Society*. 67: 1-18.
- Fincke OM, Waage JK, Koenig WD. 1997. Natural and sexual selection components of odonate mating patterns. En: *Mating Systems in Insects and Arachnid*. Choe JC y Crespi BJ, eds. Cambridge: Cambridge University Press, 58-74.
- Fuchs E, Cordero R. 1998. Ecología y comportamiento de *Hetaerina* sp (Zygoptera: Calopterygidae) en la quebrada Cañaza, Golfito Puntarenas. En: *III Curso de Biología de Campo Mimeografiado*. Stoner K, Briceño D, Lobo J, eds. 54-59.
- Guillermo-Ferreira R y Del-Claro K. 2011. Territoriality and male-biased sexual size dimorphism in *Argia reclusa* (Odonata: Zygoptera) *Acta Ethologica* 011-0114-9.
- Hakkarainen H, Huhta E, Lahti K, Lundvall P, Mappes T, Talonen P y Wiehn J. 1996. A test of male mating and hunting success in the kestrel: The advantages of smallness? *Behav. Ecol.* 39: 375-380.
- Harvey PH. y Pagel MD. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Head G. 1995. Selection on fecundity and variation in the degree of sexual size dimorphism among spider species (Class araneae). *Evolution* 49: 776-781.
- Johansson F, Crowley PH y Brondin T. 2005. Sexual Dimorphism and sex ratios in dragonflies (Odonata). *Biological Journal of the Linnean Society*. 86: 507-513.
- Koenig WD y Albano SS. 1985. Patterns of Territoriality and Mating Success in the White-Tailed Skimmer *Plathemis lydia* (Odonata: Anisoptera). *American Midland*

Naturalist Vol. 114, No. 1. Pag.1-12 Published by: The University of Notre Dame
Stable. URL: <http://www.jstor.org/stable/2425234>.

- Klingenberg C y Spence J. 1997. On role of body size for life-history evolution. *Ecol. Entomology*. 22:55-68.
- LeBas NR, Hockham LR y Ritchie MG. 2003. Nonlinear and correlational sexual selection on 'honest' female ornamentation. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 70, 2159-2165.
- Lidenfors P, Széquely T y Reynolds JD. 2003. Directional changes in sexual size dimorphism in shorebirds, gulls and alcids. *J. Evol. Biol.* 16: 930-938.
- Lindenfors P, Tullberg BS y Biuw M. 2002. Phylogenetic analyses of sexual selection and sexual size dimorphism in pinnipeds. *Behaviour Ecological Sociobiology* 52: 188-193.
- Lindenfors P, Tullberg BS. 1998. Phylogenetic analyses of primate size evolution: The consequences of sexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society* 64: 413-447.
- Lislevand T, Figuerola J y Székely T. 2009. Evolution of sexual size dimorphism in grouse and allies (Aves: Phasianidae) in relation to mating competition, fecundity demands and resource division. *J. Evol. Biol.* 22:1895-1905.
- Martínez-Lendeck N, Córdoba-Aguilar A y Serrano-Meneses MA. 2007. Body size and fat reserves as possible predictors of male territorial status and contest outcome in the butterfly *Eumaeus toxea* Godart (Lepidoptera: Lycaenidae). *J. Ethol* 25: 195-199.
- McLachlan AJ, y Allen DF. 1987 Male mating success in Diptera: advantages of small size. *Oikos* 48:11-14. URL:<http://www.jstor.org/stable/3565681>.
- 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.

- Moore AJ. 1990. The evolution of sexual dimorphism by sexual selection: The separate effects of intrasexual selection and intersexual selection. *Evolution* Vol 2 No.2 315-331.
- Norman MD, Paul D, Finn J y Tregenza T. 2002. First encounter with a live male blanket octopus: the world's most sexually size-dimorphic large animal. New Zealand. *Journal of Marine and Freshwater* 36: 733-736.
- 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.
- Pagel M. 1997. Inferring evolutionary processes from phylogenies. *Zool. Scripta* 26: 331-348.
- Pagel M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401: 877-884.
- Pagel M, Meade A y Barker D. 2004. Bayesian Estimation of ancestral character states on phylogenies. *Syst. Biol.* 53(5): 673-684.
- Plaistow S y Siva-Jothy MT. 1996. Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx plendens xanthostoma* (Charpentier). *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 1233-1238.
- Raihani G, Székely T, Serrano-Meneses MA, Pitra C y Goriup P. 2006. The influence of sexual selection and male agility on sexual size dimorphism in bustards (Otididae). *Animal Behaviour*, 71, 833-838.
- Rehn AC. 2003. Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. *Systematic Entomology* 28: 181-240.
- Robinson JV y Frye BL. 1986. Survivorship, mating and activity pattern of adult *Telebasis salva* (Hagen) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 15: 211-217.
- Sargent RD y Otto SP. 2004 A phylogenetic analysis of pollination mode and the evolution of dicogamy in angiosperms. *Evolutionary Ecology Research*. 6:1183-1199.

- Serrano-Meneses MA. y Székely T. 2006. Sexual size dimorphism in seabirds: Sexual selection, fecundity selection and differential niche-utilization. *Oikos* 113: 385-394.
- Serrano-Meneses MA, Azpilicueta-Amorín M, Székely T y Córdoba-Aguilar A. 2007a. The development of sexual differences in body size in Odonata in relation to mating systems. *Eur. J. Entomol* 104: 453-458.
- Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A, Méndez V, Layen SJ y Székely T. 2007b. Sexual size dimorphism in the American Rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. *Animal Behaviour* 73: 987-997.
- Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A y Székely T. 2008a. Sexual size dimorphism: patterns and processes. In: Córdoba-Aguilar A, eds. *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford: Oxford University Press, 231-247.
- Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A, Azpilicueta-Amorín M, González Soriano E y Székely T. 2008b. Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch's rule in Odonata. *J. Evol. Biol.* 21:1259-1273.
- Shine R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual size dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64: 419-461.
- Smith RJ. 1999. Statistics of sexual size dimorphism. *Journal Human Evolution* 36: 423-459.
- Sokolovska N, Rowe L y Johansson F. 2000. Fitness and body size in mature odonates. *Ecological Entomology* 25:239-248.
- Slatkin M 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution* 38:622-630.

- Suhonen J, Rantala M.J, y Honkavaara J. (2008). Territoriality in odonates. En: Dragonflies and Damselflies: model organisms for ecological and evolutionary research. Córdoba-Aguilar (eds.) Oxford University Press 203-217.
- Switzer PV. 2002. Individual variation in the duration of territory occupation by males of the dragonfly *Perithemis tenera* (Odonata: Libellulidae). Ann Am Entomology Soc. 95:628-636.
- Székely T, Reynolds JD, Figuerola J. 2000. Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls, and alcids: the influence of sexual and natural selection. Evolution 54: 1404-1413.
- Székely T, Freckleton RP y Reynolds JD. 2004. Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. Proc. Natl Acad. Sci. U S A. 101: 12224-12227.
- Székely T, Lisveland T y Figuerola J, 2007. Sexual size dimorphism in birds. In: Sex, size and gender roles: Evolutionary studies of sexual size dimorphism. Fairbairn DJ, Blanckenhorn W y Székely T, eds. 27-37. Oxford: Oxford University Press.
- Temeles EJ, Pan IL, Brennan JL y Horwit JN. 2000. Evidence for ecological causation of sexual selection dimorphism in a hummingbird. Science 289: 441-443.
- Tsubaki y Ono T. 1987. Effects of age and body size on the male territorial system of the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata: Libellulidae). Animal Behavior 35:518-525.
- Watanabe M. 1990. Mating tactics and male wing dimorphism in the damselfly, *Mnais pruinosa costalis* Selys (Odonata: Calopterygidae). J. Ethol. 8: 129-137.

Páginas de internet WEB URL

- Bybee MS. 2005. <http://edis.ifas.ufl.edu>
- Pursell S. 2007. http://statgen.iop.kcl.ac.uk/bgim/mle/sslike_1.html
- Mesquite 2.75. <http://mesquiteproject.org/mesquite/download/download.html>
- Discrete Bayestrais: <http://www.evolution.rdg.ac.uk>.

12. ANEXOS

Anexo 1. Base de datos Odonata (N= 106 taxa) incluye; Sistemas de Apareamiento, DST (longitud alar y corporal) y Agilidad el Macho.

Especies	Sistemas de apareamiento	Longitud Corporal					Longitud Alar					Agilidad
		Machos		Hembras		DST	Machos		Hembras		DST	
		cm	log 10	cm	log 10		cm	log 10	cm	log 10		
<i>Aeshna grandis</i>	T	7.039	0.848	6.857	0.836	0.011	4.801	0.681	4.783	0.680	0.002	0.548
<i>Anaciaeschna isoceles</i>	T	6.417	0.807	6.745	0.829	-0.022	4.328	0.636	4.474	0.651	-0.014	0.548
<i>Anax imperator</i>	T	6.927	0.841	7.194	0.857	-0.016	4.908	0.691	4.839	0.685	0.006	0.547
<i>Anotogaster sieboldii</i>	T	8.976	0.953	9.596	0.982	-0.029	5.475	0.738	6.330	0.801	-0.063	0.548
<i>Archineura incarnata</i>	T	8.013	0.904	7.617	0.882	0.022	4.675	0.670	5.186	0.715	-0.045	0.565
<i>Argia plana</i>	NT	3.420	0.534	3.510	0.545	-0.011	1.980	0.297	2.460	0.391	-0.094	0.618
<i>Argia sedula</i>	T	3.320	0.521	3.120	0.494	0.027	1.880	0.274	1.980	0.297	-0.023	0.618
<i>Atrocalopteryx atrata</i>	T	6.294	0.799	5.985	0.777	0.022	4.024	0.605	4.211	0.624	-0.020	0.60
<i>Boyeria Irene</i>	NT	6.309	0.800	6.153	0.789	0.011	4.127	0.616	4.320	0.635	-0.020	0.568
<i>Brachyton pratense</i>	T	5.470	0.738	5.520	0.742	-0.004	3.290	0.517	3.430	0.535	-0.018	0.566
<i>Calopteryx aequabilis</i>	T	5.092	0.707	4.677	0.670	0.037	3.292	0.517	3.259	0.513	0.004	0.597
<i>Calopteryx amata</i>	T	5.537	0.743	5.238	0.719	0.024	3.689	0.567	3.913	0.593	-0.026	0.606
<i>Calopteryx cornelia</i>	T	7.135	0.853	6.968	0.843	0.010	4.536	0.657	5.061	0.704	-0.048	0.587
<i>Calopteryx exul</i>	T	5.184	0.715	4.983	0.697	0.017	3.007	0.478	3.178	0.502	-0.024	0.595
<i>Calopteryx haemorrhoidalis</i>	T	4.980	0.697	4.717	0.674	0.024	2.981	0.474	3.250	0.512	-0.038	0.594
<i>Calopteryx japónica</i>	T	5.749	0.760	5.710	0.757	0.003	3.592	0.555	3.984	0.600	-0.045	0.594
<i>Calopteryx maculata</i>	T	5.204	0.716	4.766	0.678	0.038	3.101	0.492	3.164	0.500	-0.009	0.599

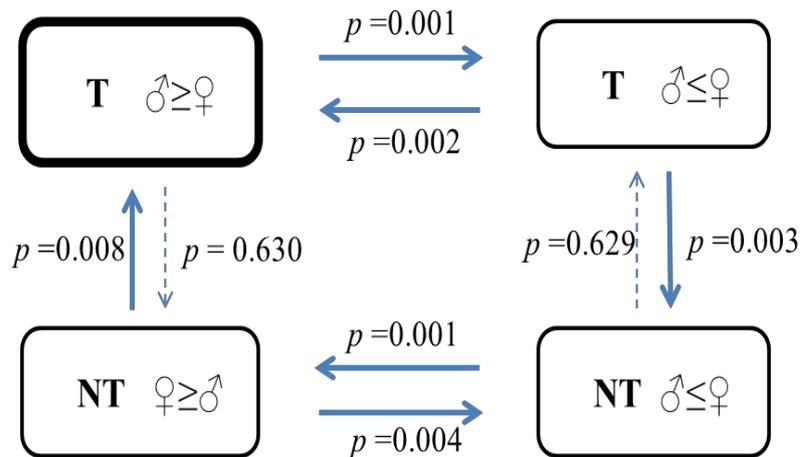
Especies	Sistemas de apareamiento	Longitud Corporal					Longitud Alar					Agilidad
		Machos		Hembras		DST	Machos		Hembras		DST	
		cm	log 10	cm	log 10		cm	log 10	cm	log 10		
<i>Calopteryx splendens</i>	T	4.557	0.659	4.339	0.637	0.021	2.865	0.457	3.108	0.492	-0.035	0.593
<i>Calopteryx virgo</i>	T	4.679	0.670	4.431	0.647	0.024	2.894	0.461	3.181	0.503	-0.041	0.595
<i>Calopteryx xanthostoma</i>	T	4.640	0.667	4.527	0.656	0.011	2.858	0.456	3.265	0.514	-0.058	0.595
<i>Celithemis eponina</i>	NT	3.838	0.584	3.627	0.560	0.025	3.423	0.534	3.262	0.513	0.021	0.546
<i>Chlorocypha curta</i>	T	3.034	0.482	2.627	0.419	0.063	2.196	0.342	2.374	0.375	-0.034	0.625
<i>Cordulegaster boltonii</i>	T	6.855	0.836	7.785	0.891	-0.055	4.090	0.612	4.588	0.662	-0.050	0.548
<i>Crocothemis erythraea</i>	T	3.898	0.591	3.536	0.549	0.042	3.104	0.492	2.898	0.462	0.030	0.548
<i>Dromogomphus spinosus</i>	NT	5.732	0.758	6.183	0.791	-0.033	3.530	0.548	3.820	0.582	-0.034	0.552
<i>Echo modesta</i>	T	5.682	0.755	5.323	0.726	0.028	4.003	0.602	3.842	0.585	0.018	0.598
<i>Enallagma antennatum</i>	NT	2.721	0.435	3.132	0.496	-0.061	1.515	0.180	1.813	0.258	-0.078	0.623
<i>Enallagma aspersum</i>	NT	2.808	0.448	3.148	0.498	-0.050	1.656	0.219	1.783	0.251	-0.032	0.625
<i>Enallagma boreale</i>	NT	3.100	0.491	3.265	0.514	-0.023	1.917	0.283	2.048	0.311	-0.029	0.623
<i>Enallagma carunculatum</i>	NT	3.229	0.509	3.244	0.511	-0.002	1.817	0.259	1.872	0.272	-0.013	0.622
<i>Enallagma civile</i>	T	3.210	0.507	3.065	0.486	0.020	1.960	0.292	1.910	0.281	0.011	0.62
<i>Enallagma clausum</i>	NT	3.198	0.505	3.295	0.518	-0.013	1.931	0.286	2.096	0.321	-0.036	0.623
<i>Enallagma cyathigerum</i>	NT	3.035	0.482	3.075	0.488	-0.006	2.050	0.312	2.050	0.312	0.000	0.622
<i>Enallagma ebrium</i>	NT	3.001	0.477	2.914	0.464	0.013	1.657	0.219	1.670	0.223	-0.003	0.629
<i>Enallagma exsulans</i>	NT	3.245	0.511	3.400	0.531	-0.020	1.900	0.279	2.210	0.344	-0.066	0.624
<i>Enallagma hageni</i>	NT	2.807	0.448	2.902	0.463	-0.014	1.686	0.227	1.748	0.243	-0.016	0.639
<i>Enallagma praevarum</i>	NT	3.075	0.488	3.050	0.484	0.004	1.800	0.255	1.850	0.267	-0.012	0.626
<i>Erythemis simplicicollis</i>	T	4.350	0.638	4.410	0.644	-0.006	3.185	0.503	3.395	0.531	-0.028	0.544
<i>Gomphus exilis</i>	NT	4.142	0.617	4.008	0.603	0.014	2.387	0.378	2.462	0.391	-0.013	0.555
<i>Gomphus externus</i>	NT	5.236	0.719	5.334	0.727	-0.008	3.204	0.506	3.169	0.501	0.005	0.549
<i>Gomphus graslini</i>	NT	4.662	0.669	4.805	0.682	-0.013	3.034	0.482	3.153	0.499	-0.017	0.555

Especies	Sistemas de apareamiento	Longitud Corporal					Longitud Alar					Agilidad
		Machos		Hembras		DST	Machos		Hembras		DST	
		cm	log 10	cm	log 10		cm	log 10	cm	log 10		
<i>Hetaerina americana</i>	T	4.113	0.614	3.470	0.540	0.074	2.490	0.396	2.503	0.398	-0.002	0.576
<i>Hetaerina titia</i>	T	4.801	0.681	3.935	0.595	0.086	2.756	0.440	2.624	0.419	0.021	0.584
<i>Iridictyon myersi</i>	T	6.578	0.818	5.871	0.769	0.049	3.799	0.580	3.896	0.591	-0.011	0.598
<i>Ischnura cervula</i>	NT	2.651	0.423	2.915	0.465	-0.041	1.462	0.165	1.722	0.236	-0.071	0.64
<i>Ischnura denticollis</i>	NT	2.745	0.439	2.590	0.413	0.025	1.680	0.225	1.665	0.221	0.004	0.625
<i>Ischnura erratica</i>	NT	3.372	0.528	3.382	0.529	-0.001	1.884	0.275	2.065	0.315	-0.040	0.637
<i>Ischnura perparva</i>	NT	2.646	0.423	2.652	0.424	-0.001	1.289	0.110	1.617	0.209	-0.098	0.637
<i>Ischnura posita</i>	NT	2.400	0.380	2.310	0.364	0.017	1.280	0.107	1.340	0.127	-0.020	0.625
<i>Ischnura ramburii</i>	NT	2.805	0.448	3.330	0.522	-0.075	1.535	0.186	2.040	0.310	-0.124	0.645
<i>Ischnura verticalis</i>	NT	2.677	0.428	2.902	0.463	-0.035	1.273	0.105	1.655	0.219	-0.114	0.642
<i>Ladona deplanata</i>	T	3.290	0.517	3.209	0.506	0.011	2.732	0.436	2.755	0.440	-0.004	0.543
<i>Ladona depressa</i>	T	4.589	0.662	4.479	0.651	0.011	3.551	0.550	3.744	0.573	-0.023	0.544
<i>Ladona exusta</i>	T	3.355	0.526	3.379	0.529	-0.003	2.876	0.459	2.908	0.464	-0.005	0.542
<i>Ladona fulva</i>	T	4.320	0.635	4.029	0.605	0.030	3.701	0.568	3.461	0.539	0.029	0.555
<i>Ladona julia</i>	T	4.004	0.602	3.927	0.594	0.008	3.323	0.522	3.408	0.532	-0.011	0.551
<i>Lestes disjunctus</i>	NT	3.563	0.552	3.873	0.588	-0.036	2.056	0.313	2.291	0.360	-0.047	0.63
<i>Lestes viridis</i>	T	4.484	0.652	4.127	0.616	0.036	2.528	0.403	2.681	0.428	-0.026	0.625
<i>Libellula comanche</i>	T	4.907	0.691	4.946	0.694	-0.003	4.216	0.625	3.963	0.598	0.027	0.56
<i>Libellula composita</i>	T	4.410	0.644	4.032	0.606	0.039	3.290	0.517	3.244	0.511	0.006	0.547
<i>Libellula croceipennis</i>	T	5.490	0.740	4.880	0.688	0.051	3.925	0.594	4.350	0.638	-0.045	0.547
<i>Libellula cyanea</i>	T	4.300	0.633	4.161	0.619	0.014	3.490	0.543	3.560	0.551	-0.009	0.555
<i>Libellula foliata</i>	T	4.566	0.660	4.576	0.660	-0.001	4.017	0.604	3.888	0.590	0.014	0.541

Especies	Sistemas de apareamiento	Longitud Corporal					Longitud Alar					Agilidad
		Machos		Hembras		DST	Machos		Hembras		DST	
		cm	log 10	cm	log 10		cm	log 10	cm	log 10		
<i>Libellula forensis</i>	T	4.648	0.667	4.224	0.626	0.042	3.792	0.579	3.634	0.560	0.018	0.547
<i>Libellula herculea</i>	T	5.110	0.708	5.470	0.738	-0.030	4.335	0.637	5.005	0.699	-0.062	0.555
<i>Libellula incesta</i>	T	5.088	0.707	5.027	0.701	0.005	4.074	0.610	4.225	0.626	-0.016	0.554
<i>Libellula luctuosa</i>	T	4.555	0.658	4.690	0.671	-0.013	4.210	0.624	4.460	0.649	-0.025	0.536
<i>Libellula needhami</i>	T	5.394	0.732	5.333	0.727	0.005	4.069	0.609	4.097	0.612	-0.003	0.555
<i>Libellula nodistica</i>	T	4.740	0.676	4.560	0.659	0.017	3.865	0.587	3.820	0.582	0.005	0.543
<i>Libellula pulchella</i>	T	5.061	0.704	4.970	0.696	0.008	4.237	0.627	4.067	0.609	0.018	0.549
<i>Libellula quadrimaculata</i>	T	4.207	0.624	4.275	0.631	-0.007	3.379	0.529	3.409	0.533	-0.004	0.552
<i>Libellula saturata</i>	T	5.480	0.739	5.170	0.713	0.025	4.330	0.636	4.425	0.646	-0.009	0.538
<i>Lindenia tetraphylla</i>	T	7.000	0.845	6.400	0.806	0.039	3.900	0.591	4.000	0.602	-0.011	0.544
<i>Macromia amphigena</i>	T	7.300	0.863	7.185	0.856	0.007	4.768	0.678	4.967	0.696	-0.018	0.535
<i>Macromia splendens</i>	T	6.498	0.813	6.869	0.837	-0.024	4.397	0.643	4.773	0.679	-0.036	0.545
<i>Matrona basilaris</i>	T	6.620	0.821	6.580	0.818	0.003	4.073	0.610	4.613	0.664	-0.054	0.602
<i>Matrona nigripectus</i>	T	6.394	0.806	6.265	0.797	0.009	3.886	0.590	4.281	0.632	-0.042	0.606
<i>Megaloprepus caerulatus</i>	T	12.000	1.079	9.850	0.993	0.086	6.720	0.827	6.140	0.788	0.039	0.637
<i>Mnais pruinosa</i>	T	5.651	0.752	5.008	0.700	0.052	3.814	0.581	3.592	0.555	0.026	0.602
<i>Neurobasis chinensis</i>	T	5.700	0.756	5.668	0.753	0.002	3.296	0.518	3.643	0.561	-0.043	0.585
<i>Onychogomphus forcipatus</i>	NT	5.052	0.703	4.482	0.651	0.052	2.892	0.461	2.957	0.471	-0.010	0.553
<i>Onychogomphus uncatus</i>	T	5.187	0.715	4.931	0.693	0.022	2.984	0.475	3.194	0.504	-0.030	0.556
<i>Ophiogomphus severus</i>	T	4.844	0.685	4.762	0.678	0.007	3.061	0.486	3.219	0.508	-0.022	0.554
<i>Orthemis ferruginea</i>	T	5.060	0.704	4.665	0.669	0.035	4.265	0.630	4.175	0.621	0.009	0.542
<i>Orthetrum cancellatum</i>	T	4.693	0.671	4.629	0.665	0.006	3.803	0.580	3.622	0.559	0.021	0.55
<i>Oxygastra curtisii</i>	T	4.257	0.629	4.485	0.652	-0.023	3.330	0.522	3.330	0.522	0.000	0.547
<i>Pachydiplax longipennis</i>	T	3.953	0.597	3.512	0.546	0.051	3.105	0.492	3.122	0.494	-0.002	0.555

Especies	Sistemas de apareamiento	Longitud Corporal					Longitud Alar					Agilidad
		Machos		Hembras		DST	Machos		Hembras		DST	
		cm	log 10	cm	log 10		cm	log 10	cm	log 10		
<i>Perithemis tenera</i>	T	2.270	0.356	2.380	0.377	-0.021	1.750	0.243	1.845	0.266	-0.023	0.558
<i>Phaon iridipennis</i>	T	6.861	0.836	6.415	0.807	0.029	3.902	0.591	4.167	0.620	-0.029	0.598
<i>Phyllogomphoides albrighti</i>	T	6.205	0.793	6.157	0.789	0.003	3.733	0.572	3.694	0.567	0.005	0.55
<i>Platycnemis pennipes</i>	NT	3.766	0.576	3.574	0.553	0.023	2.160	0.334	2.110	0.324	0.010	0.636
<i>Pseudostigma aberrans</i>	NT	13.900	1.143	11.350	1.055	0.088	6.750	0.829	6.550	0.816	0.013	0.638
<i>Rhionaeschna californica</i>	T	5.564	0.745	5.110	0.708	0.037	3.678	0.566	3.643	0.561	0.004	0.557
<i>Sapho bicolor</i>	T	6.059	0.782	5.638	0.751	0.031	3.529	0.548	3.843	0.585	-0.037	0.6
<i>Sapho ciliata</i>	T	6.025	0.780	5.642	0.751	0.029	3.641	0.561	3.952	0.597	-0.036	0.586
<i>Sapho gloriosa</i>	T	6.941	0.841	6.578	0.818	0.023	4.297	0.633	4.399	0.643	-0.010	0.592
<i>Somatochlora metallica</i>	NT	4.974	0.697	5.250	0.720	-0.023	3.600	0.556	3.812	0.581	-0.025	0.548
<i>Stylurus amnicola</i>	NT	4.780	0.679	4.947	0.694	-0.015	3.122	0.494	3.348	0.525	-0.030	0.562
<i>Sympetrum illotum</i>	T	3.590	0.555	3.687	0.567	-0.012	3.040	0.483	2.882	0.460	0.023	0.54
<i>Sympetrum vulgatum</i>	T	3.371	0.528	3.249	0.512	0.016	2.445	0.388	2.443	0.388	0.000	0.545
<i>Telebasis salva</i>	NT	2.513	0.400	2.547	0.406	-0.006	1.362	0.134	1.396	0.145	-0.011	0.632
<i>Tramea lacerata</i>	NT	4.903	0.690	4.912	0.691	-0.001	4.218	0.625	4.388	0.642	-0.017	0.528
<i>Tramea onusta</i>	T	4.347	0.638	4.564	0.659	-0.021	3.970	0.599	4.217	0.625	-0.026	0.532
<i>Umma longistigma</i>	T	5.666	0.753	5.127	0.710	0.043	3.506	0.545	3.611	0.558	-0.013	0.595
<i>Umma saphirina</i>	T	5.329	0.727	5.182	0.714	0.012	3.520	0.547	3.796	0.579	-0.033	0.594
<i>Vestalis amoena</i>	T	5.616	0.749	4.865	0.687	0.062	3.481	0.542	3.429	0.535	0.007	0.603

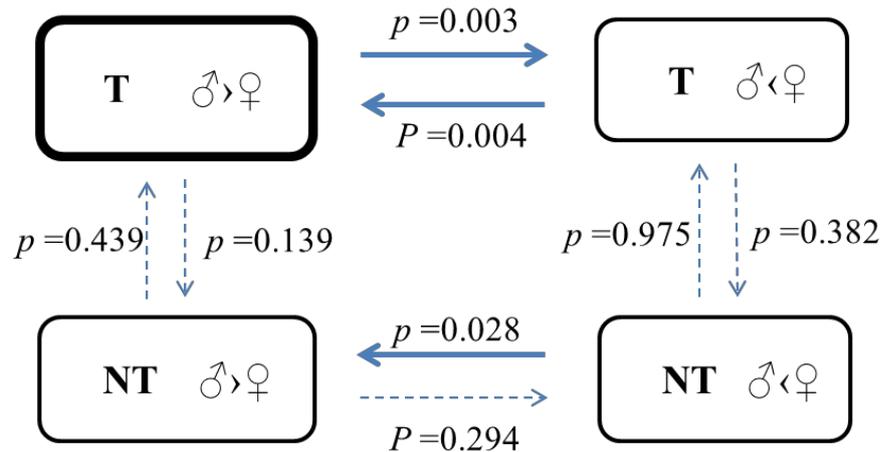
Anexo 2 Pasos del modo de desarrollo de la evolución direccional del DST. Entre los rasgos binarios sistemas de apareamiento y DST del orden Odonata. Realizado con la filogenia propuesta por Rehn (2003). El cuadro con borde intenso muestra los estados de carácter ancestral (territorial-DST sesgado a machos), las flechas indican las posibles rutas de transición evolutiva de los cuatro estados de carácter. Las flechas continuas muestran las transiciones altamente significativas de p mientras, las flechas discontinuas muestran transiciones no significativas



Anexo 3 Estimación de la probabilidad de ocurrencia de las transiciones (Q_{ij}) de un estado de carácter a otro en Odonata (filogenia Rehn 2003). Utilizando un modelo alternativo $L(D_7)$ y contrastándolo con el modelo dependiente $L(D_8)$.

Modelo alternativo	$L(D_7)$	Coefficiente de Verosimilitud	p
$q_{12} = 0$	109.2620	24.0872	0.0001
$q_{13} = 0$	97.1022	0.2323	0.6297
$q_{21} = 0$	102.0580	9.6791	0.0018
$q_{24} = 0$	101.6956	8.9543	0.0027
$q_{31} = 0$	100.7443	7.0517	0.0079
$q_{34} = 0$	105.3612	8.1428	0.0043
$q_{42} = 0$	97.1015	0.2338	0.6286
$q_{43} = 0$	107.7793	21.1217	0.0001

Anexo 4 Pasos del modo de desarrollo de la evolución direccional del DST. Entre los rasgos binarios sistemas de apareamiento y DST del orden Zygoptera. El cuadro con borde intenso muestra los estados de carácter ancestral (territorial-DST sesgado a machos), las flechas indican las posibles rutas de transición evolutiva de los cuatro estados de carácter. Las flechas continuas muestran las transiciones altamente significativas de p mientras, las flechas discontinuas muestran transiciones no significativas.



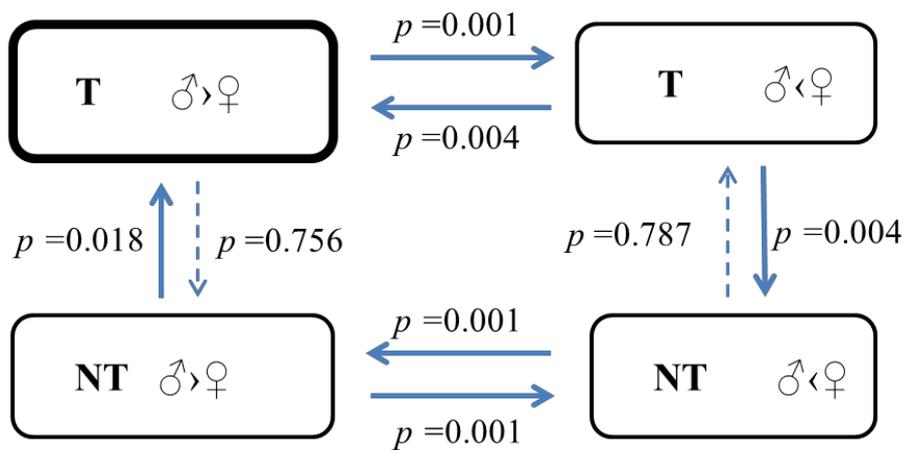
Anexo 5 Estimación de la probabilidad de ocurrencia de las transiciones (Q_{ij}) de un estado de carácter a otro en Zygoptera. Utilizando un modelo alternativo $L(D_7)$ y contrastándolo con el modelo dependiente $L(D_8)$. Los números en negritas indican significancia estadística p .

Modelo alternativo	$L(D_7)$	Coefficiente de Verosimilitud	p
$q_{12} = 0$	42.0843	12.5629	0.0003
$q_{13} = 0$	36.8962	2.1867	0.1392
$q_{21} = 0$	39.8293	8.0592	0.0045
$q_{24} = 0$	36.1849	0.7640	0.3820
$q_{31} = 0$	36.1013	0.5968	0.4397
$q_{34} = 0$	36.3540	1.1023	0.2937
$q_{42} = 0$	35.8023	0.0010	0.9746
$q_{43} = 0$	38.2299	4.8540	0.0276

Anexo 6 Evolución direccional del DST (analizado como promedio de longitud corporal de machos y hembras, “0” para especies con DST sesgado hacia hembras y “1” para especies con DST sesgado hacia machos) y Sistemas de Apareamiento (“1” territorial y “0” no territorial), del Orden Odonata.

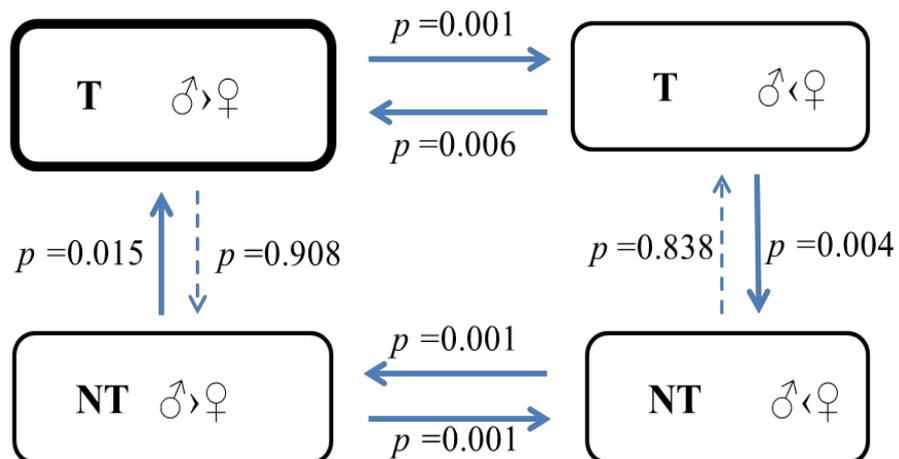
A) Filogenia de Rehn (2003).

Modelo alternativo	L(D ₇)	Coefficiente de Verosimilitud	<i>p</i>
$q_{12} = 0$	113.7748	19.6527	0.0001
$q_{13} = 0$	103.9004	0.09608	0.7565
$q_{21} = 0$	108.0512	8.2054	0.0041
$q_{24} = 0$	107.9464	7.9957	0.0046
$q_{31} = 0$	106.7094	5.5218	0.0187
$q_{34} = 0$	114.2496	20.6022	0.0001
$q_{42} = 0$	103.9121	0.0727	0.7873
$q_{43} = 0$	120.1136	32.3302	0.0001



B) Filogenia Bybee (2008).

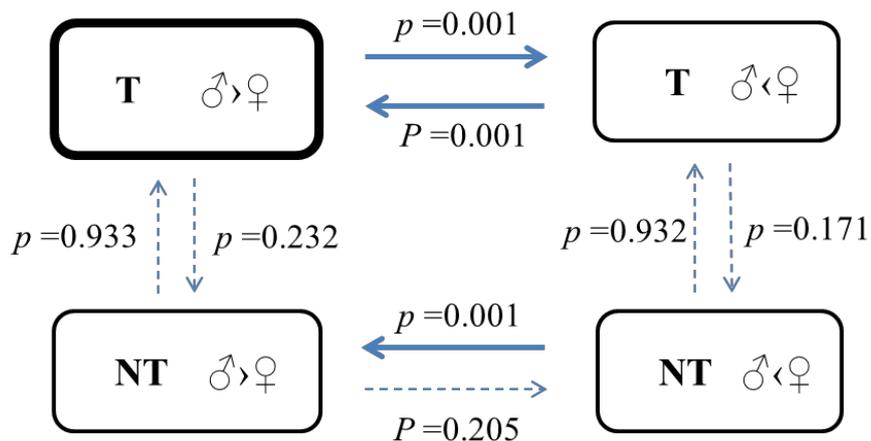
Modelo alternativo	L(D ₇)	Máxima Verosimilitud	<i>p</i>
$q_{12} = 0$	115.2197	20.7603	0.0001
$q_{13} = 0$	104.8330	0.0132	0.9084
$q_{21} = 0$	108.5262	7.3733	0.0066
$q_{24} = 0$	108.8566	8.0339	0.0045
$q_{31} = 0$	107.7729	5.8666	0.0154
$q_{34} = 0$	114.4009	19.1227	0.0001
$q_{42} = 0$	104.8189	0.0413	0.8389
$q_{43} = 0$	121.5057	33.3322	0.0001



Anexo 7 Evolución direccional del DST (analizado como promedio de longitud corporal de machos y hembras, “0” para especies con DST sesgado hacia hembras y “1” para especies con DST sesgado hacia machos) y Sistemas de Apareamiento (“1” territorial y “0” no territorial), del Suborden Zygoptera.

A) Filogenia de Rehn (2003)

Modelo alternativo	L(D ₇)	Coefficiente de Verosimilitud	<i>p</i>
$q_{12} = 0$	49.1218	13.2136	0.0002
$q_{13} = 0$	43.2281	1.4261	0.2323
$q_{21} = 0$	47.0379	9.0456	0.0026
$q_{24} = 0$	43.4519	1.8736	0.1710
$q_{31} = 0$	42.5116	0.0069	0.9337
$q_{34} = 0$	43.3163	1.6024	0.2055
$q_{42} = 0$	42.5115	0.0071	0.9328
$q_{43} = 0$	49.4283	13.8266	0.0002



B) Filogenia Bybee (2008).

Modelo alternativo	L(D ₇)	Coefficiente de Verosimilitud	<i>p</i>
$q_{12} = 0$	49.0723	11.3220	0.0007
$q_{13} = 0$	45.2118	3.6010	0.0577
$q_{21} = 0$	46.5667	6.3107	0.0120
$q_{24} = 0$	44.1161	1.4095	0.2351
$q_{31} = 0$	43.4113	0	1
$q_{34} = 0$	44.0606	1.2986	0.2544
$q_{42} = 0$	43.4113	0	1
$q_{43} = 0$	49.0925	11.3622	0.0007

