



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Posgrado en Ciencias Biológicas

Evolución Del Dimorfismo Sexual En Agilidad De
Vuelo En Especies Territoriales Y
No Territoriales De Odonata

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Isidora Reyes Márquez

Director:
Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses

Tlaxcala, Tlax.

Noviembre, 2014



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Posgrado en Ciencias Biológicas

Evolución Del Dimorfismo Sexual En Agilidad De
Vuelo En Especies Territoriales Y No
Territoriales De Odonata

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Isidora Reyes Márquez

Comité Tutorial

Director:

Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses

Tutores: Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez

Tlaxcala, Tlax.

Noviembre, 2014



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 Isidora Reyes Márquez 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 "Evolución del dimorfismo sexual en agilidad de vuelo en especies territoriales y no territoriales de Odonata".

Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., OCTUBRE 22 DE 2014


DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO MENESES


DR. RAÚL CUEVA DEL CASTILLO MENDOZA


DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ


DR. AMANDO BAUPISTA ORTEGA


DR. ROBERTO MUNGUÍA STEYER



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



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

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta de la Universidad Autónoma de Tlaxcala por su responsabilidad en la formación de individuos críticos y comprometidos con el quehacer científico y con la sociedad.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento otorgado para la realización de mis estudios de maestría así como el desarrollo de este proyecto de investigación durante el período 2012-2014. Beca número 487449.

Al Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses por abrirme las puertas de su laboratorio y mostrarme el sorprendente mundo del comportamiento y evolución de las libélulas. Agradezco la oportunidad de trabajar de forma fructífera con su equipo de investigación.

A los profesores Dr. Carlos Lara Rodríguez y el Dr. Raúl Cueva del Castillo, miembros del comité tutorial, por sus valiosas aportaciones, críticas constructivas y compromiso durante el desarrollo del presente trabajo.

A los doctores Roberto Munguía Steyer y Amando Bautista, tutores invitados, por la aceptación para ser evaluadores de esta tesis además de contribuir activamente con comentarios y sugerencias que han enriquecido mi formación académica.

A los profesores que contribuyeron de manera significativa en mi formación humana y académica durante el posgrado: Dr. Arturo Estrada Torres, Dra. Ma. Mercedes Rodríguez Palma, José Luis Martínez y Pérez y Dr. René Beamonte.

Al Dr. Ben Price curador de la Colección de Odonatos del Museo de Historia Natural de Londres que amablemente contribuyó con una parte de las fotografías aquí utilizadas, así como al M. en Cs. Enrique Soriano por haberme permitido fotografiar especímenes de la Colección de Insectos del Instituto de Biología de la UNAM.

AGRADEZCO a mi padres Obdulia Márquez y Miguel Reyes por su labor incansable para motivarme en la búsqueda constante de un camino distinto para la construcción de mi proyecto de vida al ser la primera fuente de conocimientos y principios que rigen mi diario vivir en todos sus matices. A mi mamá Anita por la transmisión de la fuerza y valentía por defender la vida y lo que se quiere de ella. Agradezco la compañía, motivación y experiencias enriquecedoras de mis hermanas mayores Rosalba Carmen y Catalina Reyes de igual manera a mis hermanos Miguel Reyes y Fernando Reyes inspiración para hacer y ser mejor. A mis sobrinos Daniela, Juan Ulises y Nora agradezco su persistente recordatorio, en sus preguntas ávidas de respuestas, de la necesidad de no desistir en la formación de una sociedad consciente y justa. A Lenin le agradezco su amor resistente a distancias y que desconoce límites además de su acompañamiento en cada reto académico. A Maribel por amistad perdurable, manantial de consejos y alegrías gracias. A M. Alejandro Serrano y a mis compañeros del laboratorio de Biología Evolutiva Martha Reyes, Jael Maya, David García, Oliva Castañeda, Laura Núñez, Lucy Salas, Aldo Carrillo, Hugo Álvarez, Jennifer Ramírez y Miguel Rivas por el intercambio constante de conocimientos y las experiencias que contribuyeron a fortalecer mi pasión por la biología. A mis compañeros del posgrado y grandes amigos que hicieron de mi estancia en Tlaxcala una experiencia gratificante Kenia López, Erika Hubierna, Pamela Bermúdez, Carla Terríquez y Alfredo Zepeda. A los que me acogieron en Puebla y fueron excelentes amigos en mi formación como bióloga: Vianey Ontiveros, Chanel Ramírez, Raziel Hernández, Sara García y Denis Pérez. Es así, con la conclusión de mis estudios de maestría como expreso mi gratitud a cada uno de ustedes que son parte de mi.

A mis padres Obdulia y Miguel

A mi mamá Ana

*A Guerrero, mi estado, rico en recursos
naturales y humanos.*

*El más rico de personas inconformes
de una injusta realidad.*

*(Por los hechos sucedidos el
26 y 27 de Septiembre de 2014)*

RESUMEN

Machos y hembras de una especie pueden mostrar diferencias en ciertas características morfológicas, fisiológicas y conductuales ocasionando dimorfismo sexual. La selección sexual puede favorecer una amplia gama de atributos promoviendo diferencias entre los sexos. Se ha sugerido que la maniobrabilidad y agilidad en el aire aumentan con un tamaño corporal pequeño; así como la elección femenina favorece a los machos pequeños. Diversos estudios han sugerido la acción tanto de la selección sexual como de la selección natural en la evolución de la forma alar en Odonata. La forma alar está estrechamente relacionada con la agilidad de vuelo. La presente tesis intenta explorar posibles diferencias entre machos y hembras con respecto a la evolución de la agilidad de vuelo. Asimismo, se pretende determinar si la evolución de este rasgo está o no asociado a los sistemas de apareamiento (territorial y no territorial). A través de este enfoque buscamos determinar en diferentes especies del orden Odonata: *i*) si existe dimorfismo sexual en agilidad de vuelo al examinar las características morfológicas alares para obtener una estimación aproximada de agilidad, *ii*) y si el dimorfismo puede predecirse por el sistema de apareamiento que los machos ejercen. Las predicciones se enfocaron en el sistema de apareamiento a) machos territoriales tenderán a ser igual o menos ágiles que las hembras. b) en machos no territoriales, la agilidad será mayor con relación a la agilidad de las hembras. Los resultados obtenidos indican que los machos de especies territoriales parecen tener una mayor agilidad que las hembras; mientras que en especies de machos no territoriales y hembras la agilidad parece evolucionar de forma similar. Adicionalmente, se encontró que machos territoriales y no territoriales parecen evolucionar a patrones similares de agilidad. Las hembras de especies territoriales muestran una tendencia a incrementar su agilidad con respecto a las hembras de especies no territoriales. Los resultados sugieren una influencia de la selección sexual en la agilidad de vuelo en machos con sistemas de apareamiento territoriales. En lo referente a las hembras, estas parecen evolucionar hacia un incremento en la agilidad de vuelo en especies territoriales.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	10
1.1 Odonata: Un Modelo Para Estudios De Ecología Y Evolución	12
1.1.2 Generalidades	12
1.1.3 Sistemas de Apareamiento en Odonata	13
1.1.4. Características Morfológicas Y Conductuales Asociadas	
A Los Sistemas De Apareamiento.....	14
1.1.5 Implicaciones De La Evolución De Los Sistemas De Apareamiento	15
2. ANTECEDENTES	18
3. JUSTIFICACIÓN	20
4. HIPÓTESIS	20
5. OBJETIVOS	21
5.1 Objetivo general	21
6. METODOS	22
6.1 Datos	22
6.2 Filogenia	23
6.3 Análisis Filogenéticos	25
7. RESULTADOS	27
8. DISCUSIÓN	30
9. CONCLUSIONES	36
10. PERSPECTIVAS	37
11. REFERENCIAS	38
12. APÉNDICES	44

1. INTRODUCCIÓN

En organismos con reproducción sexual es frecuente observar que machos y hembras de una especie difieren en una o en varias de sus características morfológicas, conductuales o ecológicas (Fairbairn 2013). Éste fenómeno es conocido como dimorfismo sexual. El uso diferencial de recursos puede promover la adaptación de los sexos a diferentes nichos ecológicos, la cual predice la evolución del dimorfismo sexual por causas ecológicas (Lande 1980, Shine 1989). De esta forma se favorece la diversificación de estructuras de forrajeo o de locomoción, como el pico del colibrí *Eulampis jugularis*. *E. 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*. Asociado a estos hábitos alimenticios los picos de las hembras son más largos y más curvos que los picos de los machos (Temeles y cols. 2000).

Debido a las diferencias en el éxito reproductivo causado por la competencia para adquirir pareja (Andersson 1994), se ha planteado que la selección sexual tiende a producir dimorfismo sexual en tamaño del cuerpo, ornamentos, coloración y en conductas de cortejo (Ricklefs 2008). La selección sexual puede actuar intrasexual y/o intersexualmente. En la selección intrasexual se incluyen diversas formas de competencia entre individuos del mismo sexo por la pareja, esta competencia puede tomar varias formas y favorecer una amplia gama de atributos (Andersson 1994). La selección intersexual, engloba distintos mecanismos de elección de pareja. Por ejemplo, la preferencia femenina por un ornamento masculino puede desarrollarse como resultado de los beneficios directos fenotípicos, si el ornamento refleja la capacidad del macho para proporcionar ventajas materiales como territorio de alta calidad, alimento, cuidado parental o protección (Andersson y Simmons 2006). Por ejemplo, en aves del género *Euplectes*, viudas africanas y obispos colilarga, los machos durante la época reproductiva presentan dimorfismo sexual en la longitud de la cola y la coloración del plumaje (Craig 1980). En diversas especies las hembras prefieren aparearse con machos que poseen colas extremadamente largas (Prager y Andersson 2009).

La intensidad de la competencia por acceso a la pareja está estrechamente relacionada

con los sistemas de apareamiento (Andersson 1994). Los sistemas de apareamiento se refieren a la forma de cómo se adquieren parejas, cuántas parejas y patrones asociados al cuidado parental. Diferentes sistemas pueden surgir dependiendo de dos factores: i) La dispersión de machos y hembras en un espacio y tiempo, ii) patrones de deserción por uno u otro sexo en especies que proporcionan cuidado parental (Emlen y Oring 1977). Los sistemas de apareamiento suelen ser clasificados en tres (Emlen y Oring 1977): sistema de apareamiento monógamo, en el que los individuos tienen una sola pareja; sistema de apareamiento poligínico, en el que macho se aparea con múltiples hembras. En el caso contrario, en el sistema de apareamiento poliándrico una hembra se aparea con varios machos.

Las condiciones ecológicas influyen en la evolución de los sistemas de apareamiento, por ejemplo la distribución espacial de los recursos. Cuando en un hábitat los recursos son escasos, alimento o parejas, surge invariablemente la competencia entre los individuos que los explotan. Cuando el recurso en cuestión son las parejas sexuales, es la selección sexual quien determina las diferencias individuales en el éxito reproductivo causado por esta competencia (Andersson 1994). De acuerdo a esta disparidad, primero entre los sexos y como consecuencia una alta intensidad de selección sexual en los machos, numerosas adaptaciones sexuales relacionadas con la adquisición y localización de parejas se han descrito en los machos (Andersson 1994). Por ejemplo de los elefantes marinos con un sistema poligínico en el que defiende hembras, la selección favorece los tamaños corporales grandes por conferir ventajas en las competencias entre los machos para ganar harenes, lo que incrementa el éxito de apareamiento. El tamaño corporal de los machos suele ser tres veces más que el peso de la hembra (Boeuf y Reiter 1988).

Cuando los machos no proveen cuidado parental, los sistemas de apareamiento frecuentemente surgen como resultado de un proceso de dos pasos (Davies y cols. 2012): i) la distribución de las hembras con relación a los recursos y ii) la distribución de los machos en relación a la dispersión de las hembras, ya sea compitiendo directamente por las hembras (defensa de las hembras) o compitiendo por sitios ricos en recursos (defensa de recursos). Por ejemplo, para algunas especies de odonatos, los sitios de ovoposición de alta calidad ocurren en trozos discretos con un arreglo que propicia alta frecuencia de apareamiento para machos

que se localizan en estos sitios y los defienden (Corbet 1999).

1.1 Odonata: Un Modelo Para Estudios De Ecología Y Evolución

1.1.2 Generalidades

El orden Odonata, un grupo mejor conocido como libélulas y caballitos del diablo, forman parte de los insectos más antiguos del planeta, cuando son adultos tienen un cuerpo largo, grandes ojos, cuatro grandes alas formadas por una red de venas y una membrana casi transparente. Durante esta etapa son aéreo-terrestres, en contraposición, en la etapa de larva o ninfa se asocian a cuerpos acuáticos. Estos insectos están adaptados a zonas tropicales y cálidas, mientras que en climas fríos su presencia y diversidad disminuye.

Aproximadamente, 5600 especies han sido descritas en el mundo para este Orden y están agrupadas en 33 familias. El grupo se divide en dos subórdenes: Zygoptera (caballitos del diablo) y Anisoptera (libélulas). Éste último se ha agrupado en el suborden Eiprocta (Anisoptera + Epiophlebioptera) en las hipótesis filogenéticas de Rehn (2003) y Bybee (2008). Tres rasgos distinguen un suborden del otro: los ojos, el cuerpo y las alas. Los caballitos del diablo poseen ojos separados, abdomen delgado, las alas anteriores y posteriores son similares en forma y generalmente se mantiene cerradas sobre el abdomen cuando el insecto está en reposo. Las libélulas tienen ojos agregados, abdomen robusto, las alas anteriores y posteriores difieren en su forma, las alas posteriores son más anchas en la base que en la punta; éstas se mantienen en posición horizontal o hacia abajo cuando en posición de percha.

El comportamiento de apareamiento es complejo en este grupo animal, desde la particular anatomía del sistema reproductor del macho hasta los procesos después de la cópula. La genitalia secundaria de los machos adultos es sumamente particular, el edeago se encuentra en el segundo segmento abdominal y no tiene conexión directa a los testículos. Por esta condición, primero transfieren los espermatozoides desde el extremo del abdomen a una vesícula secundaria ubicada bajo el segundo segmento abdominal cerca del edeago. Esta posición del macho indica el inicio de la cópula. En esta postura el macho sostiene con los apéndices anales el protórax (zigópteros), o cabeza (anisópteros) de la hembra –cuando lo acepta– y ésta curva su abdomen para unir su abertura genital, que se encuentra al final del

abdomen, con el edeago del macho.

La duración de la cópula es considerablemente variable dentro de los subórdenes. En anisópteros suele durar más en machos no territoriales mientras que en zigópteros no se encuentra este patrón; pero se sugiere otro tipo de presión selectiva tal como la elección femenina críptica y el conflicto sexual (Córdoba-Aguilar y cols. 2009). Al final del apareamiento algunas especies se mantienen en tándem durante, o casi, todo el tiempo que dura la ovoposición, en otras especies la hembra realiza la puesta en solitario (Cordero-Rivera 2002).

1.1.3 Sistemas de Apareamiento en Odonata

En odonatos el sistema de apareamiento consiste en un encuentro, a veces con breve cortejo, seguido de la cópula y ovoposición, que a menudo se acompaña de vigilancia de la pareja. Estos sistemas están englobados en dos grandes grupos: *a*) apareamientos basados en recursos (territorialidad), que dependen de la habilidad del macho para monopolizar recursos como sitios de ovoposición, y *b*) apareamientos no basados en recursos (no territorialidad), donde los machos no defienden territorios y dependen de la posibilidad de ocurrencia de las hembras (Conrad y Pritchard 1992). Considerando ésta última premisa, nos basaremos en el sistema de apareamiento poligínico por defensa de recursos (Fincke y cols. 1997, Alcock 2009), así machos que defienden recursos son clasificados como territoriales y aquellos que no utilizan la defensa de recursos para atraer a las hembras como no territoriales (Corbet 1999).

El comportamiento reproductivo de los odonatos es muy amplio y variado, por ejemplo el género *Hetaerina* muestra un sistema de apareamiento tipo lek (Córdoba-Aguilar y cols. 2008), que consiste en la defensa de pequeños territorios que se encuentran muy próximos uno de otro, no asociados a sitios de ovoposición, en donde los machos de diferente condición fenotípica exhiben sus ornamentos sexuales para atraer a las hembras. En el género *Calopteryx*, los machos atraen a las hembras defendiendo territorios que contienen un tipo de vegetación acuática en el cual las hembras prefieren ovopositar (Alcock 2009). Cabe mencionar que existen otros criterios para clasificaciones de sistemas de apareamiento en estos insectos, sin embargo la premisa básica es la distribución y abundancia ya sea de sitios de

ovoposición o hembras, o ambos, que determinan los grados y tipos de competencia por apareamientos que son más beneficiosos para los machos (Fincke y cols. 1997).

1.1.4 Características Morfológicas Y Conductuales Asociadas A Los Sistemas De Apareamiento

En especies territoriales, los machos se reúnen en sitios acuáticos defendiéndolos contra sus congéneres masculinos para atraer a las hembras. Esto implica una inversión de tiempo y energía por parte de los individuos territoriales (Tsubaki 1986). De modo que la selección sexual puede favorecer características del macho que permitan ganar el territorio y mantenerlo (Conrad y Pritchard 1992). Se ha documentado que en diversas especies el apareamiento no es aleatorio con relación al fenotipo del macho (Cordero-Rivera 2002). Por ejemplo, el tamaño y la calidad del territorio esta directamente relacionado con la calidad del macho que lo posee, y el éxito de apareamiento que éste obtendrá (Andersson 1994), esto ocurre en especies como *Orthetrum japonicum*, *Nannothemis bella*, *Leucorrhinia intacta*. Lo que podría indicar por un lado, la demanda de las hembras sobre la elección de los recursos que ofrece el territorio y por el otro, selección sexual sobre el tamaño corporal de los machos (Anderson 1994, Cordero y Soler 2002).

En las especies territoriales de Odonata la selección intrasexual (combates macho-macho) es fuerte (Corbet 1999). El beneficio para los machos territoriales es obtener un éxito de cópula extremadamente mayor en contraste con los no territoriales (Plaistow y Siva-Jothy 1996). Aunado a esto, se ha evidenciado que algunas especies territoriales de caballitos del diablo presentan dimorfismo sexual en tamaño (DST), donde los machos son más grandes que las hembras, mientras que en especies no territoriales este patrón no ocurre (Serrano Meneses y cols. 2008a).

La selección sexual puede favorecer una amplia gama de atributos (Andersson 1994), características como la proporción del músculo de vuelo alto el cual aumenta con el tamaño corporal (Marden 1989), así como la ausencia de infecciones parasitarias (e.g. *Libellula pulchella*, Marden y Cobbs 2004) se encuentran positivamente relacionados con la defensa del territorio. En la misma línea, la pigmentación alar en diferentes especies ha mostrado una

relación con el éxito de apareamiento de los machos territoriales (*Calopteryx* Córdoba-Aguilar 2002, Córdoba-Aguilar y cols. 2008). En *Hetaerina americana* la mancha en la base de las alas es seleccionada en las competencias macho macho, por lo que una mancha grande se relaciona con el mantenimiento del territorio (Grether 1996b, Serrano-Meneses y cols. 2007).

En cuanto a comportamientos de cortejo, la mayoría de los ejemplos existentes son de la familia Calopterygoidea, machos territoriales muestran una serie de comportamientos de vuelo complejos asociados con el cortejo y despliegues territoriales (Wootton y Newman 2008). En otras especies territoriales, de la familia Cholorocyphidae, los despliegues sirven simultáneamente para repeler a otros machos y atraer a las hembras (Orr 1996).

En el sistema de apareamiento no territorial, los machos que no son capaces de defender un territorio “optan” por buscar activamente a las hembras interceptándolas antes de que lleguen al cuerpo de agua y así obtener cópulas; o podrían ser más o menos hábiles para localizar hembras receptivas. En general, el tamaño corporal no está relacionado con el éxito en la cópula en los machos de especies no territoriales (Cordero Rivera 2002). El componente principal que hasta ahora explica la varianza en el éxito para alcanzar cópulas en machos no territoriales de algunas especies es la longevidad: los animales más longevos tienen mayor éxito porque viven más (Robinson y Frye 1986). Para citar un ejemplo, en *Mnais pruinosa costalis* (Watabe y Taguchi 1990), presenta dos fenotipos, machos de alas pigmentadas que mantienen un territorio y machos de alas claras más pequeños que los pigmentados, por lo que no defienden territorios; sin embargo llegan a vivir mucho más que los territoriales (Tsubaki y cols. 1997).

1.1.5 Implicaciones De La Evolución De Los Sistemas De Apareamiento

La territorialidad es seleccionada sólo cuando la adecuación genética de los individuos es incrementada, particularmente porque ésta aumenta el acceso a los recursos superando los costos en tiempo y energía de la conducta territorial (Corbet, 1999). Poethke y Kaiser (1985) sugieren que la densidad de machos conespecíficos, el tipo de hábitat así como las visitas de las hembras puede modificar la conducta de territorialidad y por lo tanto influir en su evolución. Los machos territoriales obtienen mayor número de cópulas que los machos no

territoriales. Ya sea porque las hembras son atraídas por los recursos que defiende el macho o por su calidad fenotípica. Sin embargo, las hembras pueden o no aparearse con el macho y en ese caso realizar elección de pareja (Corbet 1999). Las hembras no aceptan necesariamente la "invitación" de cópula una vez que son sujetadas por los machos no territoriales (Córdoba-Aguilar y Cordero-Rivera 2008). A diferencia de especies territoriales que muestran comportamientos de cortejo para que las hembras acepten aparearse y tan pronto como la hembra es sujeta, el macho transfiere su esperma (Corbet 1999).

Por el contrario, los machos no siempre aceptan el rechazo de las hembras. En consecuencia, diferentes adaptaciones pueden surgir, como la selección de tamaños grandes que permitiría a los machos coaccionar a las hembras e inducirlas al apareamiento (revisado por Andersson 1994), o comportamientos de intentos persistentes de cópula en especies que no muestran cortejo (Takahashi y Watanabe 2010). O la selección de otras características que permitan alcanzar el éxito de apareamiento para compensar la asimetría de oportunidades para acceder a las hembras entre machos provocada por la intensa competencia macho-macho en los territorios.

Distinguir la acción de la selección natural y sexual en un rasgo puede ser difícil, ya que rasgos no reproductivos pueden incluso ser importantes para la reproducción (Koenig 2008). Se ha sugerido que la maniobrabilidad y agilidad en el aire aumentan con el tamaño corporal pequeño, y que la selección hacia machos pequeños se espera a través de la elección femenina (Andersson y Norberg 1981). La agilidad es un rasgo importante para el vuelo de los odonatos, y se encuentra estrechamente relacionado con las alas. Es precisamente en este rasgo (forma alar), donde diversos estudios han sugerido la acción tanto de la selección sexual como de la selección natural en su evolución en Odonata (Betts y Wootton 1988, Outomuro y cols. 2013).

El éxito en las libélulas adultas depende de un sólo fenotipo moldeado tanto por selección natural como sexual: la capacidad de vuelo. La maniobrabilidad y agilidad son componentes de dicha capacidad. En el primero se hace referencia al espacio necesario para alterar la ruta de vuelo mientras se avanza a una velocidad fija; por otro lado la agilidad es la rapidez con la cual la ruta de vuelo puede ser alterada (Wootton y Newman 2008). Por

ejemplo, las libélulas tienen la capacidad de volar de manera rápida y ágil, mientras que la mayoría de caballitos del diablo son voladores relativamente lentos, confiriendo ventaja para desplazarse con precisión entre los tallos y marañas de vegetación (Dickinson y Dudley 2009).

Los adultos de ambos sexos utilizan su velocidad de vuelo y maniobrabilidad para capturar presas (Dudley 2002), defender territorios y copular. En particular, para los machos es importante para defender hembras del secuestro de otros machos rivales mientras ellas ovopositan (Córdoba-Aguilar 2008), y para las hembras para evitar la coerción de los machos no deseados o que responden a distintos requerimientos como la explotación de nichos específicos (Parchen y cols. 2007). Motivo por el cual se espera que, en los odonatos, la agilidad sea un carácter dimórfico

Zygoptera y anisoptera, muestran patrones sorprendentes de evolución convergente y divergente en morfología y conducta. Asimismo, se ha evidenciado evolución correlacionada entre los sistemas de apareamiento (territorial y no territorial) y el dimorfismo sexual en tamaño (longitud corporal) en ambos subórdenes. Este tipo de características que denotan variación considerable en aspectos reproductivos ha hecho del grupo un modelo adecuado para las comparaciones dentro y entre especies (Fincke y cols. 1997). En este sentido, y basándonos en los aspectos hasta aquí mencionados, la presente tesis intenta explorar posibles diferencias entre machos y hembras con respecto a la evolución de un rasgo particular, la agilidad de vuelo. Asimismo, se pretende determinar si la evolución de este rasgo está o no asociado a los sistemas de apareamiento (territorial y no territorial). A través de este enfoque buscamos determinar en diferentes especies del orden Odonata: *i*) si existe dimorfismo sexual en agilidad de vuelo al examinar las características morfológicas alares para obtener una estimación aproximada de agilidad, *ii*) y si el dimorfismo puede predecirse por el tipo de táctica reproductiva que los machos ejercen.

2. ANTECEDENTES

A continuación se presentan estudios que han sugerido una asociación de la agilidad proporcionada por un tamaño pequeño relacionado principalmente a la adquisición de pareja.

Convey (1989) reportó la ventaja del tamaño pequeño en las contiendas territoriales de la libélula territorial *Libellula quadrimaculata*, su éxito parece derivar de los músculos de vuelo relativamente más alto de los machos pequeños, dotándolos de aceleración superior y maniobrabilidad durante las peleas territoriales, aunado a esto machos satélites mostraron longitud envergadura y alas posteriores significativamente mayores que en los machos territoriales. Respecto a la adquisición de pareja, para un grupo de dípteros se reportó una relación entre el tamaño corporal pequeño y el éxito para adquirir pareja (MacLachlan y Allen 1987).

Hernández y Benson (1998) al estudiar a la mariposa *Heliconius sara* hallaron que los machos pequeños mostraban comportamientos de defensa territorial y al medir la longitud de las alas éstas eran más pequeñas que de machos que no defendían territorios; siguiendo el patrón, las longitudes de las alas de machos territoriales fueron más pequeñas en comparación con las hembras. Los investigadores sugieren que una mayor capacidad de maniobra podría ser importante para *H. sara*.

Székely y cols. (2007) utilizando métodos comparativos reportan la influencia de la selección sexual en el tamaño corporal y la agilidad de despliegues en machos de diferentes especies de aves playeras. Sus resultados sugieren que la selección sexual favorece la agilidad de despliegue conduciendo a una evolución hacia tamaños corporales pequeños en los machos. Sus resultados se mantuvieron acordes con la hipótesis de agilidad de despliegue (Figuerola 1999) que predice la disminución en el tamaño corporal en machos de especies que exhiben despliegues aéreos acrobáticos. Ésta hipótesis puede ser relevante si las hembras prefieren a los machos con despliegues acrobáticos (e.g. Serrano-Meneses y Székely 2006; avutardas, Raihani y cols. 2006).

En el caso de odonatos, Conrad y Pritchard (1992) proponen que en especies territoriales la selección sexual podría favorecer las características que permiten al macho ganar y mantener un territorio por ejemplo el tamaño corporal grande o razón de músculos

alares (Marden 1989) por ser ventajosos en las contiendas por defensa del territorio. Mientras que en machos no territoriales la selección intrasexual favorecería rasgos que incrementan la habilidad competitiva para fecundar hembras, por ejemplo agudeza visual, habilidad de maniobra y capacidad para pasar la mayor parte del tiempo en los lugares donde es más probable encontrar hembras. En términos energéticos, 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).

Serrano-Meneses y cols. (2008a.) realizaron un estudio comparativo con 133 especies del orden Odonata, en el que probaron la influencia de la selección sexual en el dimorfismo sexual en tamaño, tomando la territorialidad y agilidad de los machos como referentes de selección sexual. Utilizando un análisis de mínimos cuadrados generalizados encontraron que especies de odonatos exhibe una interacción significativa entre territorialidad y agilidad del macho. Así, machos de especies territoriales ágiles tienden a ser monomórficos o incluso más pequeños que las hembras. En contraste, machos de especies territoriales y no ágiles evolucionan a tallas más grandes en comparación con las hembras.

Outomuro y cols. (2013) exploraron el tamaño y forma del así como el tamaño corporal en machos territoriales de 37 taxones de caballitos del diablo de la familia Calopterygidae. Como objetivo secundario, probaron la relación entre la forma del ala utilizando el radio del segundo momento del área del ala (RSM) y la longitud corporal en libélulas y caballitos del diablo de tamaños grandes, re-analizando datos publicados previamente. El grupo de odonatos difiere significativamente en el segundo momento, pero la longitud del cuerpo no muestra un efecto significativo en el modelo. Por otro lado, familia Calopterygidae, al probar la relación del RSM con el tamaño del centroide del ala (calculado como proxy para el tamaño corporal) obtuvieron una relación negativa, es decir el RSM tiende a disminuir con el tamaño del centroide del ala. La explicación recae en que pequeñas especies muestran una alta distribución de del área del ala hacia el ápice del ala, mientras que grandes especies muestran una concentración del área del ala hacia la base del ala. Ésta última característica promueve el vuelo energéticamente menos exigente además de proporcionar un rango más alto de velocidades disponibles de vuelo.

3. JUSTIFICACIÓN

Debido a la ausente investigación acerca de la evolución de la agilidad de vuelo relacionada con las características morfológicas del ala y la conducta reproductiva del orden Odonata, no ha permitido explicar la interacción de éstas características con las presiones de selección que podrían estar manejando la evolución de conductas de machos y hembras, importantes para la reproducción y supervivencia de dichos organismos.

Es importante la generación de conocimiento acerca de la repercusión de la evolución de ciertas características de los machos y hembras como es la agilidad de vuelo.

4. HIPÓTESIS

- Con base en el análisis de las características morfológicas, asociadas a la agilidad de vuelo, de las alas de odonatos se encontrará dimorfismo sexual en agilidad en las diferentes especies del orden. Este dimorfismo sexual puede ser explicado por el sistema de apareamiento que los machos practican para obtener pareja y cópulas.

PREDICCIONES

- En el sistema de apareamiento territorial, los machos tenderán a ser igual o menos ágiles que las hembras.
- En machos no territoriales, la agilidad será mayor con relación a la agilidad de las hembras. Se espera ésta tendencia porque los machos no territoriales tendrían que ser más ágiles que las hembras para acosarlas o atraparlas y así asegurar cópulas.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivos generales

- Investigar si existe dimorfismo sexual en agilidad de vuelo en Odonata, al examinar las características morfológicas alares para obtener una estimación aproximada de agilidad.
- Evaluar si la agilidad de vuelo de machos puede predecirse por el sistema de apareamiento practicado por los machos de diferentes especies de Odonata.

6. MÉTODOS

6.1 Datos

Para la realización de un estudio comparativo es necesario contar con una hipótesis filogenética, actualmente las relaciones filogenéticas entre géneros y familias en este grupo se encuentra disponibles (Misof y cols. 2001, Carle y Kjer 2002, Rehn 2003, Bybee 2008 y Dumont y cols. 2010). Además de cumplir otros criterios como la descripción de los sistemas de apareamiento para las especies a estudiar.

Se compilaron de fotografías de museos (Ver apéndice 1) y de fuentes publicadas los siguientes datos: *a*) sistema de apareamiento (territorial y no territorial), *b*) suborden al que pertenecen las especies (un total de 55 especies para Zygoptera y 53 para Anisoptera), *c*) el promedio de la agilidad (como un *proxy* a partir del cálculo del radio del segundo momento del área del ala) de ciento ocho machos y sesenta y nueve hembras de cada una de las especies.

Para incrementar el número de datos de agilidad de hembras a partir de fotografías digitales de especímenes, se calculó el promedio de la agilidad por especie. De modo que contamos, en total, con el promedio de la agilidad de hembras de noventa especies y el promedio de la agilidad de machos de ciento ocho especies (ver abajo).

De las fotografías de las colecciones se obtuvo el cálculo del radio del segundo momento del área del ala [$r^2(s)$, (Ellington, 1984)] como estimador aproximado de agilidad de vuelo con base en el protocolo para el cálculo del área, longitud y forma del ala (Ver apéndice 2).

En este protocolo se utiliza el software ImageJ 1.47v (National Institutes of Health), para obtener el perfil de la forma de las alas de las hembra en pixeles. Una vez obtenido el perfil fotográfico, se siguió el protocolo de los parámetros de la forma del ala en Excel, para obtener $r^2(S)$. Bajos valores de $r^2(S)$ indica que las especies son más maniobrables, mientras que las especies de menor maniobrabilidad pueden resultar con altos valores de $r^2(S)$ (Ellington, 1984).

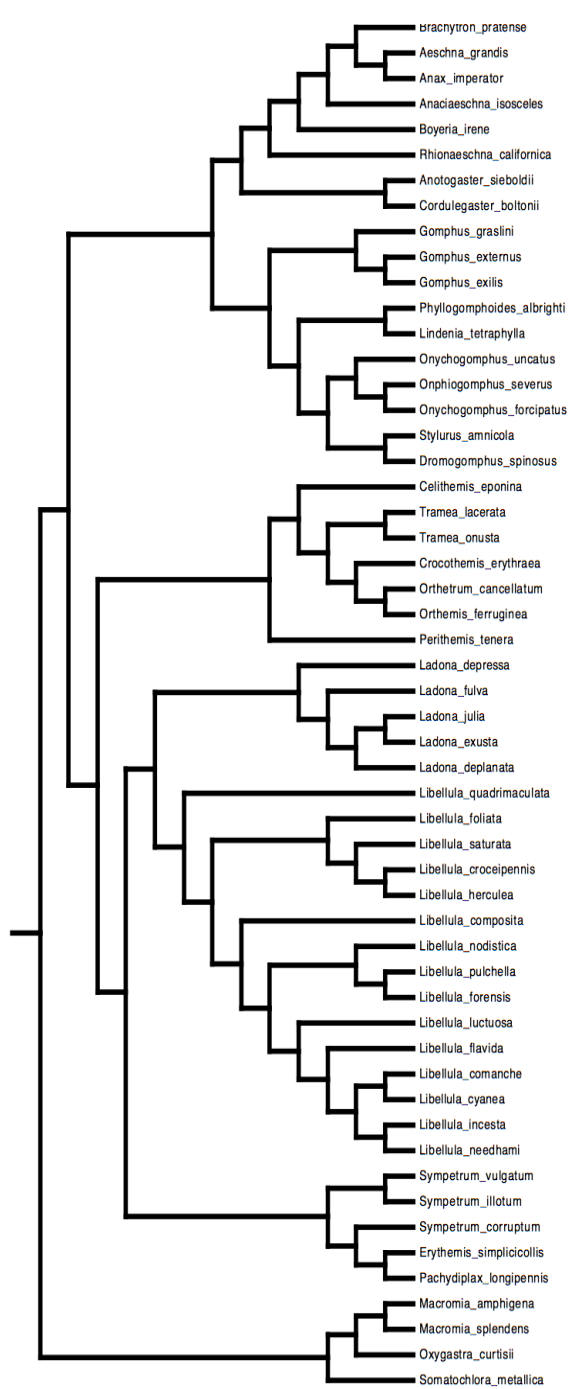
6.2 Filogenia

Se construyó una filogenia compuesta en la que se incluyen las 108 especies listadas en el Apéndice 1. Dicha filogenia se basa en el filograma de Bybee (2008), que fue construido en base a caracteres morfológicos, así como el DNA mitocondrial implicados en la estructura de las alas.

Las familias, géneros y especies fueron insertados en la filogenia de acuerdo a su posición correspondiente en la filogenia de Bybee (2008). Las familias Aeshnidae, Cordulegastridae, Gomphidae se obtuvieron de Misof y cols. (2001); Libellulidae de Carle y Kjer (2002). Calopterygidae, Chlorocyphidae y Platycnemididae de Dumont y cols. (2005). Enallagma e Ischnura, ambas de la familia Coenagrionidae, de Brown y cols. (2000) y Chippindale y cols. (1999). Las especies utilizadas en los análisis finales se agrupan en las familias Lestidae, Chlorocyphidae, Calopterygidae, Platycnemididae, Coenagrionidae y Pseudostigmatidae correspondientes al suborden Zygoptera. Para el suborden Anisoptera se incluyen las familias Aeshnidae, Cordulegastridae, Gomphidae, Libellulidae, Corduliidae. Éste análisis abarca 11 familias de las 33 que conforman el orden.

La filogenia compuesta (Fig. 1) fue construida con Mesquite 2.75.

Para evitar el uso de un filogenia con longitudes de ramas iguales, se realizó un ajuste de longitudes de ramas por el Método de Grafen (1989): el cual asume que los cambios ocurren por especiación. En este ajuste, a cada nodo se le asigna una “altura”, concretamente el número de ramas del subárbol menos uno, cero para las ramas. Cada altura se escala de modo que la altura de la raíz sea uno y luego es elevado a la potencia “rho” (> 0) (Paradis 2014). Para estos análisis el valor establecido fue $\rho=0.5$. Las longitudes de la rama se calculan entonces como la diferencia entre altura del nodo inferior y altura del nodo superior. Posterior al método de Grafen, se realizaron los modelos PGLS.



a)



b)

Fig.1. Filogenia compuesta utilizada en el estudio. a) Suborden Anisoptera. b) Suborden Zygoptera.

6.3 Análisis filogenéticos

El método de los mínimos cuadrados generalizados filogenéticos (PGLS; Pagel 1997), es un método filogenético comparativo que es empleado para “remover” el efecto de la ancestría común al comparar grupos de especies (Harvey y Pagel 1991). La corrección filogenética permite controlar el hecho de que grupos de especies cercanamente relacionadas comparten un ancestro en común, del cual podrían heredar características y mantenerlas al paso del tiempo, sin que necesariamente dichas características reflejen adaptación.

PGLS considera la autocorrelación filogenética de los datos, ya que produce una matriz de varianza-covarianza filogenética dentro de un modelo lineal (Freckleton y cols. 2002). La matriz de covarianza asume el modelo Browniano de evolución, sin embargo no todas las variables siguen este supuesto, por lo que la matriz de covarianza puede ser transformada para mejorar el modelo para los datos.

En mi tesis utilicé el método de PGLS al mismo tiempo que se estimó lambda (λ), con el objetivo de probar el coeficiente de regresión evolutivo entre la evolución del dimorfismo sexual en agilidad de vuelo con relación al sistema de apareamiento tomando una filogenia compuesta. La estimación de λ permite conocer si la filogenia predice correctamente los patrones de covarianza en las especies dados los valores de los caracteres; es decir, estima si la filogenia predice los patrones de los datos (Pagel 1999). Por tanto, se pueden obtener valores de $\lambda=0$ indicando que una característica evoluciona entre las especies como si fueran independientes de la filogenia; por ello la corrección filogenética puede pasarse por alto. Valores de $\lambda=1$ muestra que los caracteres evolucionan de acuerdo a la topología del árbol y conforme a un movimiento browniano.

Se analizaron las variables: agilidad del macho (transformada a \log_{10}) en función de suborden, sistema de apareamiento y agilidad de la hembra (transformada a \log_{10}), así como sus interacciones de primer orden. Los modelos fueron elegidos con base en el procedimiento conocido como *backward elimination*, mismo que consiste en la eliminación de términos menos significativos en cada modelo, paso a paso, partiendo de un modelo máximo (ver Tabla 1, modelo 1).

Los modelos PGLS se realizaron con el software R versión 3.1.1 (R Development Core Team 2014), mediante el uso del paquete “caper” (Orme y cols. 2012).

7. RESULTADOS

En la Tabla 1 se muestran el modelo máximo (modelo 1) y el modelo reducido (modelo 2), después de la elección de modelos. En el modelo 2, la interacción *sistema de apareamiento*agilidad hembra* fue significativa ($P=0.019$), por lo que fue retenida en el modelo. La interacción sugiere que la relación entre la agilidad de machos y hembras difiere entre sistemas de apareamiento. De tal manera, se realizaron dos modelos (PGLS) más, con el objetivo de investigar la naturaleza de dicha interacción. En el modelo 3 se modeló la agilidad de los machos en relación a la agilidad de las hembras en especies territoriales, mientras que en el modelo 4 se realizó un modelo similar, pero para especies no territoriales. Los resultados de dichos modelos se encuentran en la Tabla 2. La pendiente del modelo 3 sugiere que en machos de especies territoriales parece incrementar su agilidad respecto de la agilidad de las hembras ($\beta=0.803$, $P=0.0001$. Tabla 1, modelo 3) recordando los valores menores indican mayor agilidad, mientras que la pendiente del modelo 4 alude que en especies de machos no territoriales y hembras la agilidad parece evolucionar de forma similar ($\beta=1.112$, $P=0.001$. Tabla 1, modelo 4).

Finalmente, para investigar si machos o hembras modifican las pendientes mostradas en los modelos 5 y 6, se investigó si la agilidad de machos y hembras diferían de acuerdo al sistema de apareamiento exhibido por las especies. Así se encontró que machos territoriales y no territoriales parecer evolucionar a patrones similares de agilidad ($\beta=0.002$, $P=0.151$. Tabla 2). Mientras que las hembras de especies territoriales muestran una tendencia a incrementar la agilidad respecto a la agilidad de las hembras de especies no territoriales ($\beta=0.004$, $P=0.05$. Tabla 2).

Tabla 1. Modelo 1 es el modelo máximo. El modelo 2 indica la relación entre la agilidad del macho (variable dependiente), el suborden, sistema de apareamiento y la agilidad de la hembra estimado por el método PGLS. En el modelo 3 se muestra la relación entre la agilidad de machos con sistema de apareamiento territorial y la agilidad de la hembra. El modelo 4 indica la relación de la agilidad de machos no territoriales y la agilidad de las hembras.

Modelo	Coefficiente de regresión ± Error estándar	t	P
Modelo 1			
Suborden	-0.062±0.053	1.167	0.246
Sistema de apareamiento	0.039±0.034	1.151	0.252
Agilidad Hembra	0.832±0.288	2.881	0.005
Suborden*Sistema de apareamiento	0.002±0.011	0.191	0.849
Suborden* Agilidad Hembra	-0.197±0.186	1.061	0.291
Sistema de apareamiento* Agilidad Hembra	0.173±0.217	0.796	0.428
Modelo 2			
Suborden	-0.011±0.003	3.539	0.001
Sistema de apareamiento	0.038±0.015	2.534	0.013
Agilidad Hembra	0.609±0.125	4.864	0.001
Sistema de apareamiento* Agilidad Hembra	0.153±0.064	2.375	0.019
Modelo 3			
Agilidad Hembra	0.803±0.083	9.588	0.001
Modelo 4			
Agilidad Hembra	1.112±0.048	22.983	0.001

Modelo 1: $\lambda = 0.000$. r^2 ajustada = 0.938, $F_{7,83} = 228.3$, $p = 0.001$

Modelo 2: $\lambda = 0.000$. r^2 ajustada = 0.9393, $F_{5,85} = 345.3$, $p = 0.001$

Modelo 3: $\lambda = 0.469$. r^2 ajustada = 0.583, $F_{2,64} = 91.93$, $p = 0.001$

Modelo 4: $\lambda = 0.000$. r^2 ajustada = 0.958, $F_{2,22} = 528.2$, $p = 0.001$

Tabla 2. Modelo 5 muestra la relación de la agilidad de los machos (variable dependiente) con el sistema de apareamiento. En el modelo 6 se indica la relación de la agilidad de hembras (variable dependiente) de las distintas especies con los sistemas de apareamiento.

Modelo	Coefficiente de regresión± Error estándar	t	P
Modelo 5			
Sistema de apareamiento	0.002±0.001	1.445	0.151
Modelo 6			
Sistema de apareamiento	0.004±0.002	1.979	0.050

Modelo 4: $\lambda = 1.000$. r^2 ajustada = 0.010, $F_{2,105} = 2.091$, $p = 0.128$

Modelo 5: $\lambda = 0.888$. r^2 ajustada = 0.031, $F_{2,88} = 3.919$, $p = 0.023$

8. DISCUSIÓN

En las alas de los insectos se observa una amplia gama de tamaños, formas, colores y patrones de venación complejos que responden a distintos requerimientos, además del vuelo. Estos requerimientos pueden ser dirigidos hacia la explotación de un nicho específico o por conductas que favorecen la adquisición de pareja (Parchen et al. 2007). En este trabajo investigué si en especies de odonatos se observa dimorfismo sexual en agilidad, al examinar atributos morfológicos asociados a la forma del ala, y si dicho dimorfismo puede ser explicado por los sistemas de apareamiento de las distintas especies. Los resultados sugieren que la relación entre la agilidad de las hembras y agilidad de machos difiere de acuerdo a los sistemas de apareamiento.

Las predicciones planteadas con relación a los sistemas de apareamiento fueron *i*) machos territoriales podrían ser igual o menos ágiles que las hembras, ya que la territorialidad está positivamente relacionada con el tamaño corporal en zigópteros (Serrano-Meneses y cols. 2008b); diversos trabajos relacionan la agilidad con tamaños corporales pequeños (Andersson y Norberg 1981, Székely y cols. 2007, Raihani y cols. 2006, Serrano-Meneses y Székely 2006); *ii*) en machos de especies no territoriales la tendencia sería incrementar la agilidad para buscar y atrapar a las hembras y de esta forma obtener cópulas. Sin embargo, los resultados obtenidos indican que los machos de especies territoriales tienden a ser más ágiles que las hembras ($\beta=0.803$, $P=0.0001$. Tabla 1, modelo 3), mientras que en especies no territoriales, machos y hembras muestran evolución hacia agilidades similares. De manera interesante, mis resultados muestran también que los machos de especies territoriales no son más ágiles que los machos de especies no territoriales, sino que las hembras muestran una tendencia a incrementar su agilidad en especies en las que los machos exhiben territorialidad. Estos resultados, en suma, van en contra de las predicciones originalmente planteadas. Las posibles explicaciones a mis resultados se detallan a continuación.

Se ha descrito en zigópteros patrones evolutivos hacia un incremento de tamaño corporal tienden a ser territoriales no ágiles provocando DST sesgado hacia machos, mientras que en anisópteros el sistema de apareamiento parece no estar relacionado con la evolución del DST pues especies de anisópteros tienden a ser monomórficas (Serrano-Meneses y cols. 2008a). Los resultados aquí expuestos parecen no concordar con el trabajo de Serrano-

Meneses ya que en éste estudio la evolución de la agilidad en las especies no se relaciona con el suborden asimismo encontramos una relación entre el sistema de apareamiento territorial con un patrón de aumentos de agilidad de vuelo con respecto a las hembras.

Dichos resultados pueden ser explicados por las peleas entre rivales, en odonatos se caracterizan por formas ritualizadas, es decir vuelos en círculo y espiral, en anisópteros se han observado choques con aparentes daños (Corbet 1999). Dichas peleas ocurren durante la defensa de un territorio lo que podría implicar cierta agilidad para los desplazamientos y disputas entre machos para conseguir la continua defensa de los sitios.

Diversos trabajos se han enfocado en las características fisiológicas y morfológicas que pueden influir en las disputas por los territorios y por lo tanto en su mantenimiento. Por ejemplo se ha investigado la razón de los músculos alares (e.g. libélula *Plathemis lydia*, Marden 1989), reservas de grasa (Marden y Waage 1990, Marden y Rollins 1994), contenido de grasa tórax (caballito del diablo *Lestes viridis*, Swillen y cols. 2009) éstas características se encuentran relacionados con el tamaño corporal grande en machos que defienden territorios en diferentes especies. Así como mayor masa corporal se encuentra relacionada con la capacidad de lucha (e.g. libélula *Diastatops obscura*, Junior y Peixoto 2013). Por lo anterior, se vislumbra que la agilidad se encuentra asociada a éstas características y en menor medida a la forma del ala. Esta suposición parece ser respaldada por otros trabajos en los que evaluaron atributos del ala con otras metodologías, por ejemplo asimetría fluctuante en especies territoriales sin encontrar algún efecto al menos en especies de caballitos del diablo (Córdoba-Aguilar 1995, Beck y Pruett-Jones 2002). O la longitud del ala en la mariposa *Paryphthimoides phronius* no parece estar relacionada con la territorialidad (Peixoto y Benson 2008).

Si bien es cierto que la defensa del territorio está relacionada positivamente con tallas corporales grandes en odonatos. Hay pocos ejemplos que muestran que machos de tallas pequeñas son capaces de pelear por un territorio por ejemplo en la libélula territorial *Libellula quadrimaculata*, machos pequeños mostraron altas cantidades de músculos de vuelo asociados con mayor maniobrabilidad además de longitudes menores de envergadura y alas posteriores

significativamente menores que en machos satélites (Convey 1989). Se ha descrito este patrón para la mariposa *Heliconius sara* (Hernández y Benson 1998). Igualmente, en un grupo de dípteros se reportó una relación entre el tamaño corporal pequeño y el éxito para adquirir pareja (MacLachlan y Allen 1987).

Un tema importante a discutir es la relación de la agilidad con la forma del ala, debido a que en este estudio la agilidad se asocia con las características morfológicas relacionadas al ala. Serrano-Meneses y cols. (2008) encontraron una relación en la evolución de tallas grandes con la disminución de la agilidad en odonata. Lo que apoyaría la idea acerca de que la agilidad de vuelo se encuentra relacionada diferencialmente en los subórdenes por la gran variedad de formas diferentes entre estos grupos. A continuación se explican las diferencias y posibles implicaciones.

Para iniciar, las especies de zigópteros son más pequeños que los anisópteros, por lo tanto tienen cargas alares mayores estimadas por el radio del segundo momento del área del ala (Wootton y Newman 2008, Outomuro y cols. 2013) indicando menor agilidad (Serrano-Meneses y cols. 2008). Se ha propuesto que alas alargadas y delgadas, como es el caso de algunos caballitos del diablo excepto Calopterygidae, son óptimos en vuelos de larga duración, así como una punta del ala angosta permite el vuelo extensivo menos costoso, aunque las velocidades disponibles dependerán de la carga alar (Betts y Wootton 1988). La mayoría de caballitos del diablo son voladores relativamente lentos, confiriendo ventaja para desplazarse con precisión entre los tallos y marañas de vegetación. Este tipo de vuelo podría ser característico de coenagrionidos y léstidos, *Lestes* y *Megaloprepus* por no utilizar rutinariamente el bateo ni balanceo de las alas (cfr. Wootton y Newmann 2008).

En contraste a los caballitos del diablo, las especies de anisópteros tienen cargas alares menores (Outomuro y cols. 2013) por lo que indica mayor agilidad en el vuelo (Serrano-Meneses y cols. 2008). Parece ajustarse a las descripciones relacionadas con la forma de las alas de estos insectos, se ha propuesto por un lado, que una base de ala ancha permite un rango de velocidades mas amplio (Wootton 2008); por el otro, alas cortas y anchas son óptimas en vuelos lentos y ágiles (Betts y Wootton 1988). Las libélulas adultas son generalmente muy

buenas voladoras capaces de larga distancia de vuelo, incluyendo la verdadera migración estacional (Corbet 1999).

Outomuro y cols. (2013) probaron la relación entre la forma del ala utilizando el radio del segundo momento del área del ala (RSM) y la longitud corporal en libélulas y caballitos del diablo de tamaños grandes, re-analizando datos publicados previamente (Serrano-Meneses y cols. 2008). El grupo de odonatos difiere significativamente en el segundo momento, pero la longitud del cuerpo no muestra un efecto significativo en el modelo. Éstos resultados nos permiten inferir que el tamaño corporal no se encuentra relacionado con la agilidad de odonatos

Siguiendo en la misma línea de la forma del ala, no obstante dentro del grupo de zigópteros, se encuentra la familia Calopterygidae con cargas alares intermedias (Outomuro y cols. 2013) y en su mayoría con un sistema de apareamiento territorial. Se ha descrito un vuelo lento en estas especies; sin embargo en especies del género *Calopteryx* muestran cortejos precópula muy elaborado además de que poseen alas muy coloridas asociadas a presiones de selección sexual (Lorenzo y Cordero-Rivera 2012). El comportamiento de cortejo es común en especies de la familia Calopterygidae (Wootton y Newman 2008) y Libellulidae, dos de las familias consideradas más recientes, pero es muy raro en familias primitivas como los Gomphidae y los Aeshnidae (Lorenzo y Cordero-Rivera 2012), Coenagrionidae (Fincke 1986). El comportamiento de cortejo, puede explicar la evolución de la agilidad en machos de especies de Odonata con sistema de apareamiento territorial.

Con relación a la ausencia de cortejo en la mayoría de las especies (e.g. Calopterygidae: *Heaterina americana*, Serrano- Meneses y cols. 2007), puede favorecer en los machos comportamientos como el acoso persistente (Takahashi y Watanabe 2010), el secuestro de las hembras y cópulas forzadas a altas densidades de machos (Cordero 1999). Dichos comportamientos de los machos pueden apoyar la explicación de la selección de la agilidad en especies territoriales.

Con relación a los resultados de la evolución de la agilidad de las hembras de especies territoriales, muestran una tendencia a incrementar la agilidad respecto a la agilidad de las hembras de especies no territoriales ($\beta=0.004$, $P=0.05$ modelo 6. Tabla 2). Estos hallazgos

permiten plantear la pregunta ¿Por qué las hembras de especies territoriales podrían ser más ágiles? Ésta evolución hacia incrementos de agilidad podrá ser como consecuencia de comportamientos de intentos persistentes de cópula en especies que no muestran cortejo (Takahashi y Watanabe 2010), como ocurre en la mayoría de las especies de odonatos.

Diversos estudios se han encaminado al acoso que padecen las hembras de parte de los machos para ser fertilizadas (Cordero-Rivera y Andrés 2002), los resultados obtenidos sugieren que las hembras responden a su vez a la evolución de agilidades mayores en machos de especies territoriales posiblemente para evitar la coerción de los machos no deseados. Por el contrario, se ha planteado que desde la perspectiva del conflicto sexual supone que las hembras que no estén listas para aparearse aceptarán una invitación de todos modos porque, posiblemente, el costo de la resistencia es mayor que el costo de la aceptación, un caso que favorece la poliandria (Córdoba-Aguilar y Cordero-Rivera 2008)

Los resultados aquí expuestos invitan al debate sobre la selección de la agilidad de vuelo en el marco del paradigma de conflicto sexual como ocurre con otras características de las hembras que parecieron surgir en respuesta al acoso intenso de los machos, por ejemplo los polimorfismos en caballitos del diablo del género *Enallagma* las hembras pueden pertenecer a dos fenotipos de coloración del tórax, uno muy parecido al macho (androcroma), por lo que se considera un caso de mimetismo intraespecie impulsado por el acoso excesivo de los machos sugiriendo selección disruptiva (Schultz y Fincke 2013)

Para cerrar este primer punto, los resultados aquí expuestos refutan la predicción en cuanto al sistema territorial. Sin embargo, al parecer son congruentes dichos resultados con diversos comportamientos de los machos tal como las peleas para la defensa del territorio así como y la adquisición de pareja, por lo que se sugiere la influencia en la selección sexual en la agilidad de vuelo en especies con sistemas de apareamiento territoriales.

Con relación a la segunda predicción del sistema de apareamiento no territorial: *ii*) en machos de especies no territoriales la tendencia sería incrementar la agilidad para buscar y atrapar a las hembras y de esta forma obtener cópulas. Lo resultados indican que la agilidad de machos de especies no territoriales y la agilidad de hembras de diferentes especies

evolucionan de forma similar ($\beta=1.112$, $P=0.001$. Tabla 1, modelo 4). Éstos resultados sugieren que la selección intrasexual podría favorecer otros rasgos como la agudeza visual, habilidad de maniobra y capacidad para pasar la mayor parte del tiempo en los lugares donde es más probable encontrar hembras (Conrad y Pritchard 1992) y no la agilidad como se pensaba. La evolución hacia menores agilidad de vuelo, podría ser explicado por la poca actividad de vuelo, por ejemplo el establecimiento de sitios de percha para atrapar a las hembras además del tipo de vuelos para el monitoreo de la distribución de machos conespecíficos descritos como vuelos “no razonados” para especies no territoriales de zigópteros (Corbet 1999), en comparación con la actividad constante en contienda de machos territoriales. Se ha asociado la longevidad como característica principal que contribuye al éxito para obtener cópulas en machos no territoriales (Robinson y Frye 1986).

La acción de la selección sexual en la agilidad de vuelo en machos de especies con sistemas de apareamiento no territoriales parece poco clara, sin embargo su éxito de apareamiento se ve incrementado por otras características favorecidas por selección natural como la supervivencia y longevidad.

9. CONCLUSIONES

¿Qué serían capaces de hacer los machos para obtener pareja? Las contiendas por defender un territorio, que puede estar o no asociado a sitios de ovoposición, suelen ser intensas entre machos de especies de odonatos. Las peleas entre ellos ocurren en el aire con vuelos en círculo y espiral, batiendo las alas rápidamente como el caso de *Calopteryx*, mostrando ornamentos en especies con alas pigmentadas como *Heaterina americana*, en libélulas incluso choques que pueden llegar a provocar daños leves. Debido a ésta competencia macho-macho, los machos de especies territoriales, sorprendentemente, muestran un patrón de evolución hacia una mayor agilidad. Asociado a estos hallazgos, en las hembras de especies territoriales encontramos una tendencia a incrementar la agilidad. Ambos patrones, de hembras y machos de especies territoriales pueden explicarse en el comportamiento de acoso persistente de los machos hacia las hembras para obtener fertilizaciones.

Algo semejante ocurre con machos y hembras de especies con sistemas de apareamiento no territorial, nuestros resultados se ajustan para deducir que no están evolucionando a ser más ágiles. Puede ser que en los machos no territoriales se seleccionan otros caracteres ¿agudeza visual?

10. PERSPECTIVAS

Si siguiendo esta temática de la agilidad de vuelo trabajos futuros se pueden encaminar, al menos dentro de una especie, hacia la prueba de hipótesis de la relación de características fisiológicas de los músculos implicados con el vuelo (por ejemplo fibras musculares, metabolismo, reservas energéticas del tórax) con el radio del segundo momento, como *proxy* de la agilidad.

Los resultados aquí expuestos dan pauta para investigar si es posible la selección en la agilidad de vuelo en las hembras de especies territoriales explorando en futuros trabajos las características morfológicas y fisiológicas asociadas con el vuelo en las hembras que han sido subestimadas por los machos y sus comportamientos territoriales.

11. REFERENCIAS

- Andersson M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton, 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.
- Blanckenhorn WU, Preziosi R.F. y Fairbairn DJ. 1995. Time and energy constraints and the evolution of sexual size dimorphism-to eat or to mate? *Evolutionary Ecology*. 9: 369-381.
- 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 SM, Ogdenb TH, Branham MA y Whiting MF. 2008. Molecules, morphology and fossils: a comprehensive approach to odonate phylogeny and the evolution of the odonate wing. *Cladistics* 24:477–514.
- Carle FL, 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.
- Corbet PS. 1999. *Dragonflies: behaviour and ecology of odonata*. Harley Books, Colchester.
- Córdoba-Aguilar A. 1995. Fluctuating asymmetry in paired and unpaired damselfly males *Ischnura denticollis* (Burmeister) (Odonata: Coenagrionidae). *J. Ethol.* 13: 129-132.
- Córdoba-Aguilar A. 2002. Wing pigmentation in territorial male damselflies, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. *Anim. Behav.* 63: 759-766.
- Córdoba-Aguilar A y Cordero-Rivera A. 2005. Evolution and ecology of Calopterygidae

(Zygoptera: Odonata): Status of knowledge and research perspectives. *Neotropical Entomology* 34:861-879.

Córdoba-Aguilar A, Leshner-Treviño CA, Anderson NC. 2007. Sexual selection in *Hetaerina titia* males: a possible key species to understand the evolution of pigmentation in calopterygid damselflies (Odonata: Zygoptera). *Behaviour* 144: 931-952.

Córdoba-Aguilar A. 2008. *Dragonflies and Damselflies Model organisms for ecological and evolutionary research*. Ed. Oxford University Press Inc. United States.

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

Córdoba-Aguilar A, Serrano-Meneses MA, Cordero-Rivera A. 2009. Copulation Duration in Nonterritorial Odonate Species Lasts Longer Than in Territorial Species. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 102-4.

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.

Convey P. 1989. Influences on the choice between territorial and satellite behaviour in male *Libellula quadrimaculata* Linn. (Odonata: Libellulidae). *Behaviour* 109, 125–141.

Dickinson M, Dudley R. 2009. Flight en Resh VH, Cardé TR. *Encyclopedia of Insects*, Second Edition.

Dudley R. 2002. Mechanisms and Implications of Animal Flight Maneuverability. *Integ. And Comp. Biol.* 42: 135–140.

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. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* 305: 17-40.

Emlen ST y Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.

Fairbairn DJ. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28:659–87.

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.

Grether GF. 1996b. Intrasexual competition alone favours a sexually dimorphic ornament in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. *Evolution* 50: 1949–1957.

Hernández IMM y Benson WW. 1998. Small-male advantage in the territorial tropical butterfly *Heliconius sara* (Nymphalidae): a paradoxical strategy?. *Animal Behaviour*. 56,533-540.

Harvey PH y Pagel MD. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.

Jones KE y Purvis A. 1997. An optimum body size for mammals? Comparative evidence from bats. *Funct. Ecol.* 11: 751-756.

Marden JH. 1989. Bodybuilding in dragonflies: costs and benefits of maximizing flight muscle. *Physiological Zoology*. 62: 505–521.

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.

Orme D, Freckleton R, Thomas G, Petzoldt T, Isaac N y Pearse W. 2012. Caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R. R package version 0.5. <http://CRAN.R-project.org/package=caper>

Orr AG. 2006. Odonata in Bornean tropical rain forest formations: diversity, endemism and implications for conservation management. En Cordero-Rivera, A. (ed.), *Forests and Dragonflies*. Pensoft, Sofia.

Outomuro D, Adams DC, Johansson F. 2013. Wing shape allometry and aerodynamics in calopterygid damselflies: a comparative approach. *BMC Evolutionary Biology*, 13: 118.

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.

Parchem JR, Perry MW. y Patel NH. 2007. Patterns on the insect wing. *Current Opinion in Genetics & Development* 2007. 17:300–308.

Plaistow S y Siva-Jothy MT. 1996. Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 1233-1238.

Poethke HJ y Kaiser H. 1985. A simulation approach to evolutionary game theory: the evolution of time-sharing behaviour in a dragonfly mating system. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18: 155–163.

R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Raihani G, Székely T, Serrano-Meneses MA, Pitra P, Goriup P. 2006. The influence of sexual selection and male agility on sexual size dimorphism in bustards (Otididae). *Anim. Behav.* 71: 833-838.

Robinson JV y Frye BL. 1986. Survivorship, mating and activity pattern of adult *Telebasis salva* (Hagen) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 15: 211-217.

Sánchez A, Pérez J, Jiménez E y Tovar C. 2009. ^[1]_{SEP} Los Odonatos de Extremadura. Consejería de Industria, Energía y Medio Ambiente.

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

Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A, Azpilicueta-Amorín M, González-Soriano E, Székely T. 2008. Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch's rule in odonata. *J. Evol. Biol.* 21:1259–1273

Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A, Székely T. 2008. Sexual size dimorphism: patterns and processes. Córdoba-Aguilar, A. *Dragonflies and Damselflies Model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford University Press Inc. United States.

Székely T, Freckleton RP, Reynolds JD. 2004 Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. *PNAS*. 33: 12224–12227.

Székely T, Lislevand T, Figuerola J. 2007. Sexual size dimorphism in birds. En Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T. *Sex, Size, and Gender Roles. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. Ed. Oxford University Press. 27-36.

Takahashi YMG y Watanabe M. 2010. Ontogenetic colour change in females as a function of anti-harassment strategy. *Animal Behaviour* 84:

Tsubaki Y 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.

Trivers RL. 1972. Parental investment and sexual selection. En B. Campbell (Ed.) *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*. Chicago, Aldine.

Watanabe M. 1990. Mating tactics and male wing dimorphism in the damselfly, *Mnais pruinosa costalis* Selys (Odonata: Calopterygidae). *J. Ethol.* 8: 129-137.

Warner RR, 1990 Resource assessment vs. Traditionality in mating site determination. *Amer Natur* 135:205-217.

Wootton RJ y Newman JSD. 2008. Evolution, Diversification, And Mechanics Of Dragonfly Wings. En A. Córdoba-Aguilar. *Dragonflies and Damselflies Model organisms for ecological and evolutionary research*. Ed. Oxford University Press Inc. United States. Pp. 261-272

12. APÉNDICES

APENDICE 1

Para incrementar el número de datos de agilidad de hembras se solicitó a las colecciones de insectos del Museo de Historia Natural de Londres (MHNL) e Instituto de Biología (IB-UNAM) fotografías digitales de especímenes de dieciocho y tres especies respectivamente (al menos tres especímenes por especie). Señaladas con (*) para las fotografías de especies proporcionadas por el MHNL y (**) para las fotografías del IB.

Base de datos Odonata (N= 108 taxa) se incluye suborden 1: Zygoptera, 2: Anisoptera. Sistemas de Apareamiento 1: Territorial, 2: No territorial.

Especies	Suborden	Sistema de Apareamiento	Agilidad macho	Agilidad hembra
<i>Aeschna grandis</i>	2	1	0.548	0.559
<i>Anaciaeschna isosceles</i>	2	1	0.548	0.567
<i>Anax imperator</i>	2	1	0.547	NA
<i>Anotogaster sieboldii</i>	1	1	0.548	0.545
<i>Archineura incarnata</i>	1	1	0.565	0.574
<i>Argia plana</i>	1	2	0.618	NA
<i>Argia sedula</i>	** 1	1	0.618	0.622
<i>Atrocalopteryx atrata</i>	1	1	0.600	0.611
<i>Boyeria irene</i>	2	2	0.568	0.559
<i>Brachytron pratense</i>	2	1	0.566	0.560
<i>Calopteryx aequabilis</i>	1	1	0.597	0.603
<i>Calopteryx amata</i>	* 1	1	0.606	0.594
<i>Calopteryx comelia</i>	* 1	1	0.587	0.584
<i>Calopteryx exul</i>	1	1	0.595	0.593
<i>Calopteryx haemorrhoidalis</i>	1	1	0.594	0.596
<i>Calopteryx japonica</i>	1	1	0.594	0.600
<i>Calopteryx maculata</i>	1	1	0.599	0.609
<i>Calopteryx splendens</i>	* 1	1	0.593	0.591
<i>Calopteryx virgo</i>	1	1	0.595	0.602
<i>Calopteryx xanthostoma</i>	1	1	0.595	0.601
<i>Celithemis eponina</i>	2	2	0.546	0.547
<i>Chlorocypha curta</i>	1	1	0.625	0.604
<i>Cordulegaster boltonii</i>	2	1	0.548	0.554
<i>Crocothemis erythraea</i>	2	1	0.548	0.554
<i>Dromogomphus spinosus</i>	2	2	0.552	0.555
<i>Echo modesta</i>	1	1	0.598	0.608
<i>Enallagma antennatum</i>	1	2	0.623	NA
<i>Enallagma aspersum</i>	1	2	0.625	NA

<i>Enallagma boreale</i>		1	2	0.623	0.626
<i>Enallagma carunculatum</i>		1	2	0.622	0.616
<i>Enallagma civile</i>	*	1	1	0.620	0.610
<i>Enallagma clausum</i>		1	2	0.623	NA
<i>Enallagma cyathigerum</i>	*	1	2	0.622	0.618
<i>Enallagma ebrium</i>	*	1	2	0.629	0.621
<i>Enallagma exsulans</i>	*	1	2	0.624	0.635
<i>Enallagma hageni</i>		1	2	0.639	NA
<i>Enallagma praevarum</i>		1	2	0.626	NA
<i>Erythemis simplicicollis</i>	*	2	1	0.544	0.550
<i>Gomphus exilis</i>		2	2	0.555	0.568
<i>Gomphus externus</i>		2	2	0.549	0.563
<i>Gomphus graslini</i>		2	2	0.555	0.563
<i>Hetaerina americana</i>	**	1	1	0.576	0.592
<i>Hetaerina titia</i>		1	1	0.584	0.598
<i>Iridictyon myersi</i>		1	1	0.598	0.599
<i>Ischnura cervula</i>		1	2	0.640	0.641
<i>Ischnura denticollis</i>		1	2	0.625	NA
<i>Ischnura erratica</i>		1	2	0.637	NA
<i>Ischnura perparva</i>		1	2	0.637	0.632
<i>Ischnura posita</i>		1	2	0.625	NA
<i>Ischnura ramburii</i>	**	1	2	0.645	0.622
<i>Ischnura verticalis</i>		1	2	0.642	0.628
<i>Ladona deplanata</i>		2	1	0.543	0.550
<i>Ladona depressa</i>		2	1	0.544	0.544
<i>Ladona exusta</i>		2	1	0.542	0.558
<i>Ladona fulva</i>		2	1	0.555	0.556
<i>Ladona julia</i>		2	1	0.551	0.555
<i>Lestes disjunctus</i>		1	2	0.630	0.627
<i>Lestes viridis</i>	*	1	1	0.625	0.618
<i>Libellula comanche</i>		2	1	0.560	0.558
<i>Libellula composita</i>		2	1	0.547	0.555
<i>Libellula croceipennis</i>	*	2	1	0.547	0.544
<i>Libellula cyanea</i>		2	1	0.555	0.565
<i>Libellula flavida</i>		2	1	0.556	0.557
<i>Libellula foliata</i>		2	1	0.541	0.553
<i>Libellula forensis</i>		2	1	0.547	0.556
<i>Libellula hercúlea</i>	*	2	1	0.555	0.550
<i>Libellula incesta</i>	*	2	1	0.554	0.548
<i>Libellula luctuosa</i>	*	2	1	0.536	0.548
<i>Libellula needhami</i>		2	1	0.555	0.550

<i>Libellula nodistica</i>	2	1	0.543	NA
<i>Libellula pulchella</i>	2	1	0.549	0.551
<i>Libellula quadrimaculata</i>	2	1	0.552	0.550
<i>Libellula saturata</i>	2	1	0.538	NA
<i>Lindenia tetraphylla</i>	2	1	0.544	NA
<i>Macromia amphigena</i>	2	1	0.535	0.550
<i>Macromia splendens</i>	2	1	0.545	0.544
<i>Matrona basilaris</i>	1	1	0.602	0.598
<i>Matrona nigripectus</i>	1	1	0.606	0.605
<i>Megaloprepus caerulatus</i>	* 1	1	0.637	0.632
<i>Mnais pruinosa</i>	1	1	0.602	0.613
<i>Neurobasis chinensis</i>	1	1	0.585	0.587
<i>Onychogomphus forcipatus</i>	2	2	0.553	NA
<i>Onychogomphus uncatus</i>	2	1	0.556	0.558
<i>Onphiogomphus severus</i>	2	1	0.554	0.559
<i>Orthemis ferruginea</i>	* 2	1	0.542	0.547
<i>Orthetrum cancellatum</i>	2	1	0.550	0.542
<i>Oxygastra curtisii</i>	2	1	0.547	NA
<i>Pachydiplax longipennis</i>	2	1	0.555	0.556
<i>Perithemis tenera</i>	* 2	1	0.558	0.558
<i>Phaon iridipennis</i>	1	1	0.598	0.604
<i>Phyllogomphoides albrighti</i>	2	1	0.550	0.562
<i>Platycnemis pennipes</i>	1	2	0.636	0.635
<i>Pseudostigma aberrans</i>	* 1	2	0.638	0.632
<i>Rhionaeschna californica</i>	2	1	0.557	NA
<i>Sapho bicolor</i>	1	1	0.600	0.605
<i>Sapho ciliata</i>	1	1	0.586	0.587
<i>Sapho gloriosa</i>	1	1	0.592	0.589
<i>Somatochlora metallica</i>	2	2	0.548	0.556
<i>Stylurus amnicola</i>	2	2	0.562	0.572
<i>Sympetrum corruptum</i>	2	1	0.538	0.541
<i>Sympetrum illotum</i>	2	1	0.540	0.549
<i>Sympetrum vulgatum</i>	2	1	0.545	NA
<i>Telebasis salva</i>	** 1	2	0.632	0.629
<i>Tramea lacerata</i>	2	2	0.528	0.534
<i>Tramea onusta</i>	2	1	0.532	0.536
<i>Umma longistigma</i>	1	1	0.595	0.559
<i>Umma saphirina</i>	1	1	0.594	0.605
<i>Vestalis amoena</i>	1	1	0.603	0.606

APÉNDICE 2

Un Proxy Para Agilidad: Radio Del Segundo Momento Del Área Del Ala [$r^2(S)$]:

La agilidad puede ser estimada indirectamente mediante el cálculo del radio del segundo momento del área del ala [$r^2(S)$], éste es proporcional a la raíz cuadrada de las fuerzas aerodinámicas en cierne y aleteo durante vuelo (Weis-Fogh 1973, Ellington 1984). Se ha utilizado ampliamente en la caracterización de la forma de las alas con relación al comportamiento de vuelo en algunos taxa de insectos como Papilionoidea y Hesperioidea (Betts y Wootton 1988), Libellulidae y Calopterygidae (Wakeling y Ellington 1997), Diopsidae (Ribak y cols. 2009). Se ha sugerido que [$r^2(S)$] proporciona una medida indirecta de la agilidad de vuelo para odonatos (Serrano-Meneses 2008).

Los momentos no dimensionales de área son funciones de la forma del ala que dependen únicamente de la distribución de la cuerda no dimensional a lo largo del ala; y los momentos de masa son funciones menos precisas de la forma tridimensional (Ellington 1984). Los momentos no dimensionales se obtuvieron de la división S_k entre SR^k , y kth puede ser tomado para derivar un radio no dimensional de kth momentos del área del ala:

$$r_k^k(S) = S_k / SR^k = \int_0^1 c^k df.$$

r_k^k = radio no dimensional S = área total S_k = momentos del área del ala R = longitud del ala
 c^k = cuerdas normalizadas

Es decir, si toda el área del ala se sitúa a una distancia $r_k^k(S)$ de la base del ala, los momentos kth del área sería entonces igual a S_k . Los valores de $r_k^k(S)$ son las características de la forma del ala (longitud y área).