



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta

**“Alometría de la pigmentación alar en machos
adultos de libélulas y caballitos del diablo
(Insecta: Odonata)”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a
Verónica Mendiola Islas

Comité Tutoral

Co-directores de Tesis
Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses
Dr. Alejandro Córdoba Aguilar

Tutores

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez
Dr. Jorge Contreras Garduño



Maestría en
Ciencias Biológicas

Tlaxcala, Tlax.

Febrero, 2012



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



COORDINACIÓN DE LA MAESTRÍA
 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 Verónica Mendiola Islas realiza para la obtención del grado de Maestro en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que esta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es "Alometría de la pigmentación alar en machos adultos de libélulas y caballitos del diablo (Insecta: Odonata)".

Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
 TLAXCALA, TLAX., SEPTIEMBRE 6 DE 2011

<p>DR. ALEJANDRO CORDOBA AGUILAR</p> 	<p>DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO MENESES</p> 
<p>DR. JORGE CONTRERAS GARDUÑO</p> 	<p>DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRIGUEZ</p> 
<p>M. EN C. JORGE VAZQUEZ PEREZ</p> 	<p>DR. AMANDO BALTIQUI ORTEGA</p> 

Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado Bajo la Norma
 ISO 9001:2000-SMX-CC-9001-MINC-2000



Km. 1.5 Carretera Tlaxcala-Puebla CP 90070 Tel FAX: 011246462-15-57 e-mail: posgrados@uat.mx@gmail.com
 Tlaxcala, Tlax.

Agradecimientos

Al posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada durante la maestría (328685/229888)

Al comité y miembros del jurado evaluador:

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez

Dr. Jorge Contreras Garduño

Dr. Amando Bautista Ortega

M en C. Jorge Vázquez Pérez

Dr. Raúl Cueva del Castillo

Agradecimientos

Después de poco más de dos años de mucho aprendizaje que no puede ser escrito en una tesis, quiero dar las gracias a TODAS las personas que me dieron unos minutos, un pensamiento, una palabra, una sonrisa, que de una u otra forma fueron parte de mi vida. Gracias por hacer de mi una mejor persona.

GRACIAS...

Martín Serrano por la paciencia y por el esfuerzo puesto en esta tesis.

Alex Córdoba por todo tu dedicación y ayuda para que este ciclo llegará a su fin.

Carlos Lara por tu amistad y apoyo incondicional desde el día que llegué a esta maestría.

Jorge Contreras por tu tiempo, tu ayuda y tus consejos.

Israel Morales y Claudio Mota por su amistad, cariño y estar siempre al pendiente de mi, por ese gran corazón.

A mis padres Jorge y Verónica, mis hermanos Jorge, Fco. Javier y Ana Lucía por su amor y ayuda infinita.

Ana Laura Martínez por compartir conmigo este recorrido y nuevamente guiarme a uno de mis mayores aprendizajes.

Pablo y María... por existir

“Solo cuando tengamos el coraje de enfrentar las cosas tal y como son,
sin ningún autoengaño o desilusión
surgirá una luz de los acontecimientos
con la que reconoceremos el camino al éxito.”

I Ching

Resumen

La teoría de la selección sexual explica el origen y el mantenimiento de rasgos exagerados e inusuales de los machos de varias especies. Un método que se ha usado para entender la evolución de los caracteres sexuales secundarios (CSS) es la relación que éstos guardan con el tamaño corporal (alometría). Originalmente se creía que estructuras corporales bajo selección sexual tienen pendientes alométricas mayores a 1.0 (hiperalometría), mientras que aquellas no sujetas a selección sexual generalmente tienen valores aproximados a 1.0 (isometría). Una característica morfológica llamativa y conspicua de algunas especies de odonatos es la pigmentación alar en machos. Se encuentra sobretodo en especies territoriales, donde la selección sexual ha favorecido este rasgo debido a que los machos tienen que defender un territorio y además está relacionada con la condición masculina. Este proyecto pone a prueba la idea de si la hiperalometría es inherente a los CSS, en particular para el caso de la pigmentación alar en odonatos. En mi estudio, he abordado esta pregunta a nivel multi-específico. La ventaja de esto es que mis resultados dan idea de un patrón evolutivo global para todo un grupo taxonómico. Se utilizaron datos de 61 especies con pigmentación alar para obtener la pendiente alométrica analizando por separado Odonata, Anisoptera y Zygoptera. Se utilizaron como indicadores de tamaño la longitud alar y corporal para cada uno de estos grupos. Los patrones a nivel especie se obtuvieron mediante regresiones de eje mayor. Para controlar la no independencia de las especies se utilizó el método de contrastes filogenéticos independientes implementado por CAIC, eventualmente se hicieron regresiones de eje mayor forzadas por cero. Los patrones a nivel especie muestran relaciones isométricas en Zygoptera y Anisoptera y Odonata, a excepección de este último cuando se utilizó la longitud corporal como indicador de tamaño, que presento hiperalometría. A nivel evolutivo, los resultados muestran isometría en Anisopetera, Zygoptera y Odonata. En conclusión, los patrones de pigmentación alar masculina en el orden Odonata y a nivel de orden (Zygoptera y Anisoptera), siguen un patrón isométrico. La isometría en las especies analizadas puede ser causada por selección sexual vía competencia entre machos y/o conflicto sexual donde ambos caracteres, pigmentación y talla corporal, se ven favorecidos.

Índice

	Pág.
1. INTRODUCCIÓN	
1.1 Selección sexual	2
1.2 La alometría y los caracteres sexuales secundarios	3
1.3 Hipótesis explicativas de la hiperalometría	4
1.4 Selección sexual y pigmentación alar en libélulas	5
2. ANTECEDENTES	7
3. JUSTIFICACIÓN	7
4. HIPÓTESIS	7
5. OBJETIVO	7
6. MATERIAL Y MÉTODOS	
6.1 Datos	8
6.2 Patrones a nivel especie	8
6.3 Árboles filogenéticos	9
6.4 Análisis filogenéticos comparativos	10
7. RESULTADOS	
7.1 Patrones a nivel especie	15
7.2 Análisis filogenéticos comparativos	17
8. DISCUSIÓN	18
9. CONCLUSIONES	21
10. REFERENCIAS	22
11. ANEXOS	27

1. Introducción

1.1 Selección sexual

El concepto de selección sexual fue propuesto por Darwin para explicar el origen y mantenimiento de caracteres exagerados e inusuales de los machos de varias especies (Darwin 1871). Según Darwin (1871), caracteres como el cortejo, colores intensos, plumas o aletas brillantes, cantos, cuernos, astas, mandíbulas entre otros, son seleccionados por su importancia en la competencia por parejas y no para lograr una mayor supervivencia (revisado por Andersson 1994). Darwin sugirió el nombre de caracteres sexuales secundarios (CSS) para todas aquellas estructuras relacionadas con el éxito de la reproducción de manera indirecta, y caracteres sexuales primarios (CSP) a los genitales y gónadas (revisado por Contreras-Garduño y cols. 2009).

La selección sexual se da gracias a las diferencias en éxito reproductivo, causado por la competencia por pareja y está relacionada con la expresión del o los CSS: a mayor grado de expresión, mayor éxito reproductivo (revisado por Contreras-Garduño y cols. 2009). La selección sexual ocurre por los siguientes procesos: a) mediante la elección de pareja (también conocida como selección intersexual) donde usualmente las hembras escogen a un macho; b) por competencia directa o indirecta entre individuos de un mismo sexo (también conocida como selección intrasexual), usualmente los machos; y/o c) conflicto sexual (que estrictamente no deriva de la selección sexual), donde cualquiera de los dos sexos tratan de imponer sus decisiones reproductivas muchas veces afectando los intereses reproductivos y adecuación del sexo opuesto (revisado por Contreras-Garduño y cols. 2009).

En el primer proceso, las hembras eligen a los machos con base en la expresión de los CSS de estos últimos. Un ejemplo claro es el del pavo real, *Pavo cristatus*. El macho tiene la cabeza, el cuello y el pecho azul iridiscente, con líneas blancas en la cara, una cresta pequeña, las alas principalmente negras o barradas y su cola está formada por alrededor de 150 plumas alargadas de color verde iridiscente con ocelos de color naranja, azul y verde, mientras que las hembras presentan un color grisáceo. Durante el cortejo, el macho abre las plumas de su cola para formar un abanico y sacudirlas para producir una señal de cortejo a la hembra. En el segundo proceso, los CSS son mostrados en encuentros con otros machos co-específicos y pueden proveer información sobre la condición del macho portador. Por ejemplo, en el ciervo

ibérico, *Cervus elaphus*, el éxito reproductivo de los machos se basa en su capacidad para ganar peleas. Las astas pueden indicar su calidad o el estrés sufrido durante su desarrollo anual. El tamaño relativo de las astas y su complejidad se asocia con el tamaño relativo testicular y la velocidad de los espermatozoides. Por tanto, pueden indicar a sus co-específicos, no sólo su capacidad de lucha sino también su fertilidad (Malo y cols. 2005; Mateos y cols. 2008). En ambos procesos, la expresión de los caracteres seleccionados sexualmente está relacionada con el éxito en la competencia por pareja: entre más intensa sea la expresión, mayores probabilidades tendrá el macho de dejar un número más alto de descendientes (revisado por Contreras-Garduño y cols. 2009).

El tercer proceso, conflicto sexual, surge de las diferencias en los intereses reproductivos de cada sexo. Estas diferencias se deben a i) que los sexos son genéticamente distintos y ii) dado que la reproducción es costosa, cada sexo debería favorecer su adecuación con el menor costo posible (Trivers 1972, Dawkins 1976, Parker 1979). El conflicto surge cuando un sexo (p.ej. hembras) discrimina entre opciones de candidatos (p.e. machos) para copular, pues la elección de pareja limita o niega el acceso sexual a algunos individuos del sexo opuesto (Parker 1979). Un ejemplo de conflicto sexual es el acoso sexual que sufren las hembras por los machos de la libélula *Hetaerina americana* (Córdoba-Aguilar 2009). Este acoso es tal que no tan sólo afecta la capacidad de elección por parte de las hembras, sino que afecta su supervivencia y éxito reproductivo (Córdoba-Aguilar 2009, Córdoba-Aguilar y cols. 2009).

1.2 La alometría y los caracteres sexuales secundarios

Una herramienta que se ha usado para entender la evolución de los CSS es la relación que éstos guardan con respecto al tamaño corporal, lo cual se conoce como alometría. La alometría, se define como el cambio que guarda una determinada variable (no necesariamente morfológica), con respecto al tamaño del cuerpo. Implica que una estructura, parte del cuerpo, u otro aspecto cuantitativo del organismo cuya proporción, sobre una medida de referencia, (p.e. talla corporal, peso) varía entre individuos y representa un patrón que es consecuencia de un mecanismo evolutivo (Fairbairn 1997). Las relaciones alométricas se obtienen a partir de la ecuación $y = \alpha x^\beta$, donde x es el tamaño del cuerpo, y es la medida del rasgo, y α y β son

constantes (Klingerberg 1998, Fairbairn 1997). Por ejemplo, en isometría, el radio y/x es constante (α) cuando $\beta=1$. Para cuantificar la alometría es necesario estimar el coeficiente alométrico β , que se logra mediante una transformación logarítmica donde β se convierte en la pendiente de una regresión lineal $\log(y) = \log(\alpha) + \beta \log(x)$ (Fairbairn 1997).

La alometría evolutiva refleja la covariación entre cambios en diferentes características a lo largo de las ramas de una filogenia. Concierno a la covariación de caracteres entre especies contemporáneas que comparten un ancestro en común o incluso entre fósiles miembros de un mismo linaje (Fairbairn 1997). Una pendiente de 1.0 (isometría) indica que la estructura tiene el mismo tamaño proporcional en especies con tallas corporales distintas; una pendiente mayor a 1.0 (hiperalometría) indica que las especies más grandes tienen estructuras desproporcionadamente más grandes comparados con otras de menor tamaño, mientras que una pendiente menor a 1.0 (hipoalometría) indica que la estructura es desproporcionadamente mayor en especies pequeñas que en los más grandes ó que es desproporcionadamente menor en especies más grandes.

1.3 Hipótesis explicativas de la hiperalometría

Durante mucho tiempo la alometría de los caracteres sexuales secundarios ha atraído el interés particular de muchos investigadores (e.g. Alatalo y cols. 1988, Petrie 1988, 1992, Green 1992, Simmons y Tomkins 1996, Knell y cols. 1999, Emlen y Nijhout 2000, Baker y Wilkinson 2001, Kodric-Brown y cols. 2006). Una de las conclusiones generales que surgieron de estos trabajos es la idea de que los ornamentos seleccionados vía sexual, casi universalmente, presentan alometría positiva (Knell y cols. 2004, Kodric-Brown y cols. 2006).

Si el tamaño de los CSS está bajo selección sexual direccional, entonces al incrementar el tamaño relativo del carácter el resultado es un incremento en el éxito de apareamiento (Bonduriansky 2007). Sin embargo, la viabilidad de los costos limita la expresión de los rasgos sexuales secundarios en individuos de talla pequeña, resultando en alometría positiva (Bonduriansky 2007). Así, los caracteres que sirven como ornamentos o armas son relativamente más pequeños en individuos de menor tamaño porque estos tienen menos que ganar al invertir en tales estructuras. En cambio los machos de mayor tamaño tienen

proporcionalmente más reservas energéticas que pueden destinar a los CSS (Briceño y cols. 2005).

También se ha sugerido que la alometría positiva evolucionó para aumentar las diferencias en el tamaño del cuerpo de los machos, que puede ser importante en las interacciones macho-macho o en la evaluación femenina de machos de buena calidad (Emlen y Nijhout 2000, Bonduriansky 2007). De esta manera, mientras las señales honestas implican una correlación entre tamaños de los CSS y la calidad, la hipótesis de alometría positiva incorpora la expectativa de una señal honesta que incrementa exponencialmente con el tamaño corporal (Bonduriansky 2007).

Sin embargo, ahora se sabe que ha sido erróneo suponer una alometría positiva para los CSS (Bonduriansky 2007, Córdoba-Aguilar y cols. 2010). Aunque la alometría positiva es un atributo típico de algunos de los CSS en ciertos grupos (por ejemplo aves, Kodric-Brown y cols. 2006), el predominio de hiperalometría en CSS en la literatura aparentemente resulta de un sesgo de muestreo que refleja la atracción de los investigadores por medir sólo caracteres exagerados. Bonduriansky (2007), de hecho, hace una revisión en un amplio número de taxa ilustrando la diversidad de patrones alométricos que exhiben ornamentos, armas, genitales, así como caracteres no sexuales y encuentra que las relaciones alométricas positivas pueden ser la excepción en lugar de la regla. Así, cabe preguntarse el tipo de alometría en CSS en otros animales donde estos patrones no se han explorado.

1.4 Selección sexual y pigmentación alar en libélulas

El orden Odonata se divide en tres subórdenes: Zygoptera, Anisoptera y Anisozygoptera, los cuales contienen alrededor de 5,500 especies (Corbet 1999). Este orden de insectos figura entre los insectos alados más primitivos pero ampliamente diversos en forma y función. Exhiben algunos de los comportamientos más distintivos dentro de los insectos, particularmente su vuelo y conductas de apareamiento (Serrano-Meneses y cols. 2008a). Una característica morfológica llamativa y conspicua de algunas especies de libélulas es la pigmentación alar en machos (e.g. Siva-Jothy 2000, Córdoba-Aguilar 2002, Koskimäki y cols. 2004, Contreras-Garduño y cols. 2008, Grether 1996).

Los machos de dichas especies desarrollan patrones específicos de pigmentación alar poco después de emerger (Córdoba-Aguilar y Cordero-Rivera 2005, Contreras-Garduño y cols. 2011). Estos patrones difieren dentro y entre especies, y hacen parecer a los machos más conspicuos (Fig. 1). Una vez que la pigmentación alar se ha desarrollado, los machos establecen territorios a donde las hembras llegan a copular y oviponer. En el caso de los calopterígid, durante la defensa por territorios, los machos muestran su pigmentación alar a

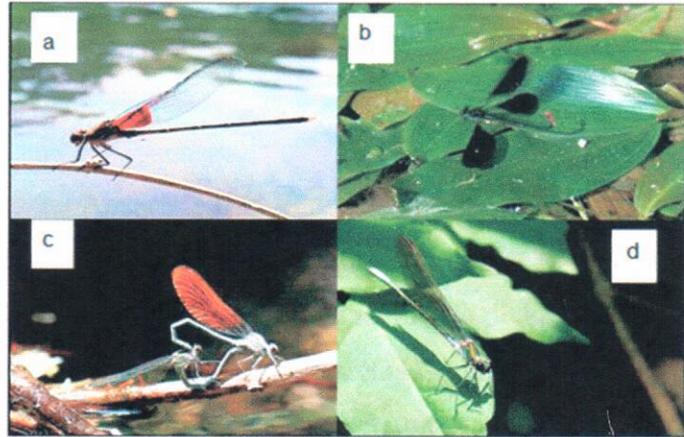


Fig. 1. Ejemplos de variación interespecífica en la expresión de la pigmentación en machos de libélulas: a) *Hetaerina americana*; b) *Calopteryx haemorrhoidalis*; c) macho del morfo territorial (arriba) de *Mnais pruinosus*; y d) macho del morfo satélite de *Mnais pruinosus*. Modificado de Córdoba-Aguilar y Cordero Rivera (2005).

sus co-específicos, ya sea (i) a otros machos durante la defensa de un territorio, donde los machos residentes muestran las alas pigmentadas para que evalúen sus patrones de pigmentación y con base en esta información decidir si enfrentan al macho residente o no (Córdoba-Aguilar y Cordero-Rivera 2005) o (ii) a las hembras durante el vuelo de cortejo precopulatorio (por ejemplo como ocurre en el género *Calopteryx*) (Siva-Jothy 1999, Grether 1996, Serrano-Meneses y cols. 2008b).

Al parecer, la pigmentación refleja la condición de los machos. Existe evidencia de que a mayor grado de pigmentación, mayor resistencia a los parásitos (Siva-Jothy 1999, Córdoba-Aguilar 2002, Contreras-Garduño y cols. 2006). La naturaleza de esta relación está aparentemente basada en el hecho de que el mantenimiento y funcionamiento del sistema inmune es costoso y compromete el desarrollo de la pigmentación (Contreras-Garduño y cols. 2008, 2011).

La pigmentación alar se encuentra sobretodo en especies territoriales, donde la selección sexual ha favorecido este rasgo debido a que los machos tienen que defender un territorio y establecerse (Córdoba-Aguilar y Cordero Rivera 2005). Se ha encontrado que los machos altamente pigmentados son aquellos que tienen más grasa muscular torácica, lo que

les permite defender un territorio y hacerlo durante más tiempo en comparación con machos menos pigmentados. Dichos machos tienen también menos parásitos intestinales y son más preferidos por las hembras (Siva-Jothy 1999, 2000, Córdoba-Aguilar 2002). En conclusión, existe evidencia sólida que sugiere que la pigmentación alar masculina es un CSS que se relaciona con la condición masculina.

2. Antecedentes

Los estudios de alometría de CSS en odonatos son escasos. El único estudio es el de Córdoba-Aguilar y López-Valenzuela (2010). Estos autores calcularon la alometría de la pigmentación alar y la anchura del edeago en la especie *Haeterina americana*. Sus resultados muestran que estos caracteres, a pesar de estar bajo selección direccional, presentan una relación isométrica (no han evolucionado desproporcionadamente respecto al tamaño del cuerpo).

3. Justificación

Las ideas originales de Kodrick-Brown y cols. (2006) de que los CSS exhiben como regla general, un patrón hiperalométrico debe aún confirmarse o refutarse. Por eso y siguiendo la crítica de Bonduriansky (2007), este proyecto pone a prueba la idea de si la hiperalometría es inherente a los CSS, en particular para el caso de la pigmentación alar en odonatos. En mi estudio, he abordado esta pregunta a nivel multi-específico. La ventaja de esto es que mis resultados ilustran un patrón evolutivo global para todo el orden Odonata.

4. Hipótesis

La pigmentación alar de los machos adultos de Odonata exhibe un patrón hiperalométrico, como el de muchos caracteres sujetos a selección sexual.

5. Objetivo general

Investigar si la pigmentación alar de machos adultos del Orden Odonata presenta una relación hiperalométrica.

6. Material y métodos

6.1 Datos

A partir de un acervo fotográfico existente (fotografías tomadas de especímenes pertenecientes a la colección de Odonata del Museo de Historia Natural de Londres; tomadas por M. A. Serrano-Meneses con una cámara Canon 20D y un lente macro de 60-mm; Canon Inc., Tokio, Japón; con una distancia constante de 0.5 m) y una base de datos de tamaño corporal (longitud corporal y alar) de 61 especies cuyos machos exhiben pigmentación alar (tomados de la Colección de Odonata del Museo de Historia Natural, Londres, Reino Unido; y la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México), en poblaciones naturales en Finlandia, México y España y dos publicaciones (detalles en Serrano-Meneses y cols. 2008a y 2008c) se obtuvo la información para realizar los análisis estadísticos y filogenéticos. Se eligieron las especies de esta base de datos por las siguientes razones: (i) la disposición de datos de longitud corporal de al menos tres individuos por especie y (ii) la existencia de hipótesis filogenéticas que incluyeran a estas especies.

Se utilizaron la longitud corporal y la longitud alar como indicadores del tamaño corporal porque estas variables están altamente correlacionadas y son invariables con la edad y la condición en el adulto (Serrano-Meneses y cols. 2007). Para obtener las medidas de longitud corporal, todos los individuos fueron medidos con un vernier digital, dorsalmente, de la parte más distal de la cabeza hasta el último segmento del abdomen, excluyendo los apéndices caudales. La longitud alar se obtuvo al medir el ala desde su inserción al tórax hasta el extremo más lejano. Para todos los análisis de alometría es recomendable tener más de un indicador de tamaño corporal para poder comparar las relaciones alométricas y así obtener conclusiones más robustas (Eberhard y cols. 2009, Córdoba-Aguilar y cols. 2010). Para calcular la cantidad de pigmentación alar de cada individuo, se midió el punto medio de la mancha desde su extremo más cercano a la inserción del ala al tórax hasta el extremo más lejano.

6.2 Patrones a nivel especie

Para investigar la relación entre la pigmentación alar y el carácter indicador de tamaño (longitud corporal y/o alar), se analizaron los datos con regresiones de eje mayor (EM). Esta

regresión es preferida sobre la regresión de mínimos cuadrados para detectar alometría ya que no hace suposiciones de una relación causal entre las variables de rasgos (Sokal y Rohlf 1995). Debido a que el tamaño del cuerpo, x , no es fijo y las medidas son estimadas con error, este tipo de análisis no subestima ninguna de las variables ni su intervalo de confianza (Sokal y Rohlf 1995, Fairbairn 1997). La longitud de la mancha alar, la longitud del cuerpo y de las alas de cada especie son transformados a \log_{10} , ya que las pendientes obtenidas no son afectadas por las unidades de medida si los datos a analizar son del mismo orden o magnitud. En estas regresiones se utilizó el \log_{10} de la longitud de la mancha pigmentada del ala como variable dependiente. Los análisis de regresión EM se realizaron para las 61 especies pigmentadas y eventualmente se analizaron por separado las especies pertenecientes a los subórdenes de Anisoptera y Zygoptera. En cada caso se realizaron análisis en donde se utilizaron por separado la longitud alar y la longitud corporal (indicadores de tamaño) como variables dependientes, y el \log_{10} de tamaño (longitud corporal y alar) como variable independiente. Las regresiones EM fueron realizadas utilizando GraphPad Prism version 5.00 para Windows (Graphpad Software, San Diego California USA, www.graphpad.com).

Para comprobar si las variables a nivel especie se distribuyeron normalmente se realizaron pruebas de Shapiro-Wilk. Para las variables que presentaron una distribución normal se realizaron pruebas paramétricas, aquellas que presentaron una distribución no normal se analizaron con pruebas no paramétricas. Para investigar la relación entre la mancha alar y el tamaño del cuerpo (longitud corporal y longitud alar), se efectuaron análisis de correlación paramétricos (Zygoptera con ambos indicadores de tamaño) y no paramétricos (Anisoptera y Odonata con ambos estimadores de tamaño). Se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman (r_s), para los datos con distribución no normal y el coeficiente de correlación Pearson (r) y ($P < 0.05$) para los datos con distribución normal.

6.3 Árboles filogenéticos

Se reconstruyeron dos árboles filogenéticos con la finalidad de evitar sesgos resultantes de utilizar una sola hipótesis filogenética. El primero está basado en el árbol filogenético de Rehn (2003; Fig. 1) tomado de Serrano-Meneses y cols. (2008c) de donde se eliminaron las especies que no presentan pigmentación alar. Segundo, se utilizó el árbol más parsimonioso de Bybee

(2008; Fig. 2), obtenido de datos moleculares y morfológicos. Debido a que esta filogenia se encuentra resuelta sólo hasta nivel género, las relaciones a nivel especie se obtuvieron utilizando otras filogenias: Libellulidae de Carle y Kjer (2002), Calopterygidae, Euphaeidae, Hetaerinidae de Dumont y cols. (2005), y Pseudostigmatidae de Rehn (2003). La única familia añadida fue Aeshnidae (*Boyeria irene*) y su posición en la filogenia se basó de acuerdo a la posición de la familia en el árbol de Bybee y cols. (2008). Se obtuvieron los contrastes independientes de estos datos para las dos filogenias construidas (Fig. 1 y Fig. 2).

6.4 Análisis filogenéticos comparativos

A menudo, al hacer comparaciones entre especies no se consideran las relaciones de parentesco filogenético lo cual introduce un problema de no independencia en los datos (Harvey y Pagel 1991). Los métodos comparativos extraen información de comparaciones de dos o más especies en patrones a gran escala que no se pueden obtener mediante la experimentación. Estos métodos pueden decirnos qué tanta de esta variación puede ser atribuida a la historia y la herencia de los ancestros en lugar de la adaptación a sus ambientes actuales. Para controlar la no independencia de las especies se utilizó el método de contrastes filogenéticos independientes (Felsenstein 1985) implementado en CAIC (Comparative Analyses by Independent Contrasts; Purvis y Rambaut 1995). Este método toma en cuenta el hecho de que las distintas especies forman parte de una escala jerárquica de relaciones de parentesco entre ellas y no pueden contemplarse como datos independientes extraídos de una misma distribución (ver Anexo 1). Asume además que los cambios sucesivos en un carácter son independientes unos de otros (no están correlacionados a lo largo del tiempo) y es igualmente probable que sean positivos o negativos.

La longitud corporal, la longitud alar y la longitud de la mancha alar se transformaron a \log_{10} antes del análisis. Posteriormente se obtuvieron los contrastes independientes utilizando la opción CRUNCH de CAIC, en el que se utilizaron los datos de longitud corporal y alar como variables independientes (uno en cada regresión), y la longitud de la mancha alar como variable dependiente. Los contrastes independientes fueron posteriormente analizados utilizando regresiones EM forzadas por el origen (MA0), ya que se espera que el valor medio de los contrastes sea cero (Felsenstein 1985), utilizando el

programa R (R Development Core Team 2005). En estos análisis se calcularon las pendientes y sus intervalos de confianza. Con base en estos intervalos se determinó el tipo de alometría. Cuando los intervalos de confianza incluyen al 1 se determina como pendiente isométrica, si están por encima del 1 es una pendiente hiperalométrica y si tienen valores menores a 1 es una pendiente hipoalométrica. . Posteriormente se puso a prueba la alometría de la pigmentación alar por separado para Odonata, Anisoptera y Zygoptera. En cada caso se realizaron análisis donde se utilizaron los contrastes de longitud alar, longitud corporal como indicadores de tamaño (variables independientes) y proporción de pigmento alar (variable dependiente).

Adicionalmente, para corroborar si existía relación entre el tamaño del cuerpo (utilizando ambos indicadores) y la longitud de la mancha alar se utilizaron regresiones lineales simples tanto a nivel especie como a nivel evolutivo.

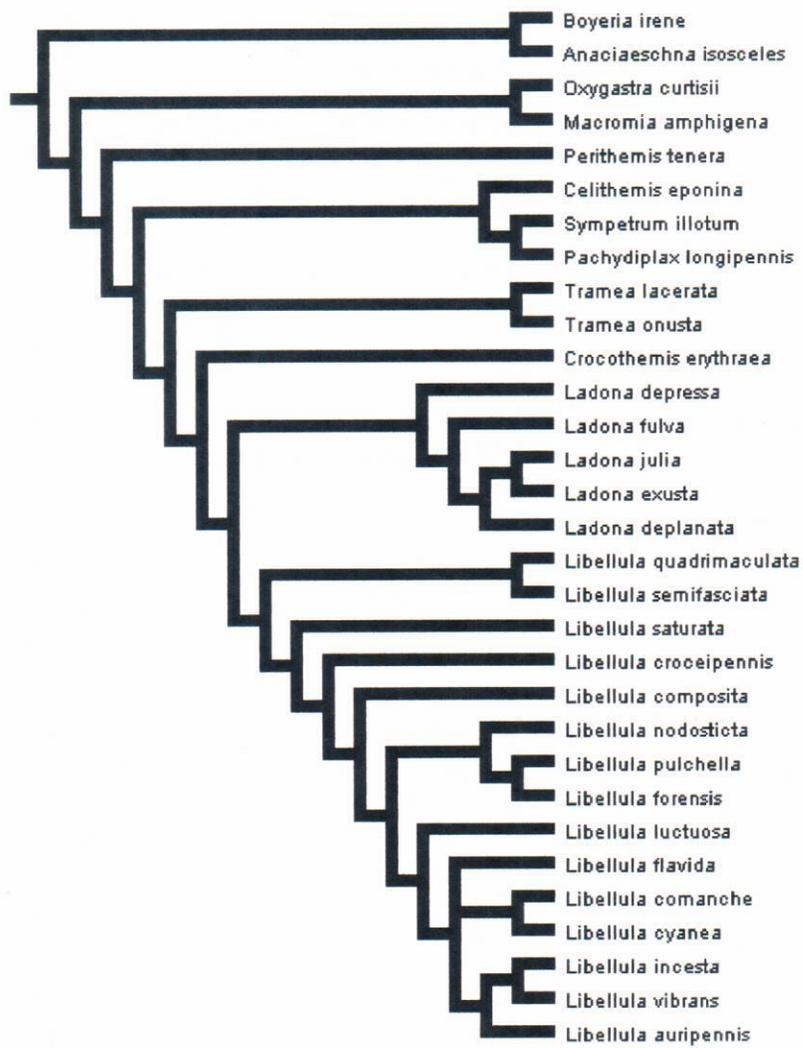


Fig. 1a. Árbol filogenético del suborden Anisoptera (adaptado de Serrano-Meneses y cols. 2008c).

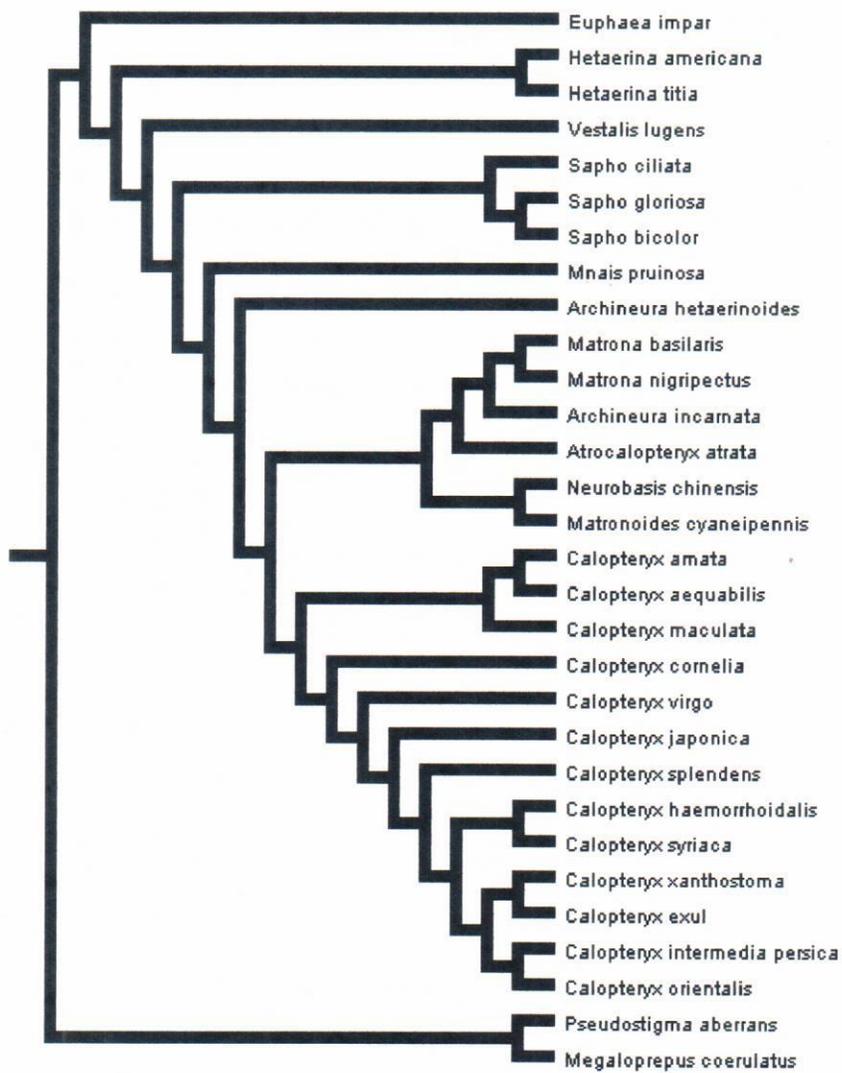


Fig. 1b. Árbol filogenético del suborden Zygoptera (adaptada de Serrano-Meneses y cols. 2008c)

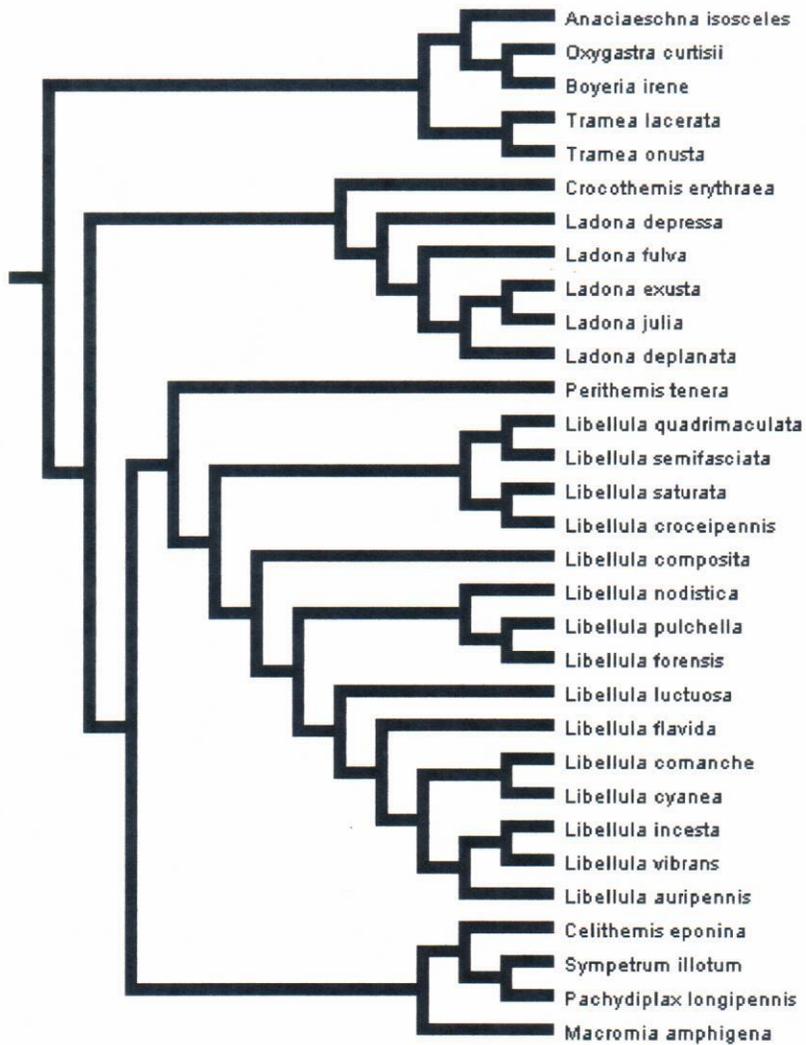


Fig. 2a. Árbol filogenético del suborden Anisoptera modificado de Bybee y cols. (2008).

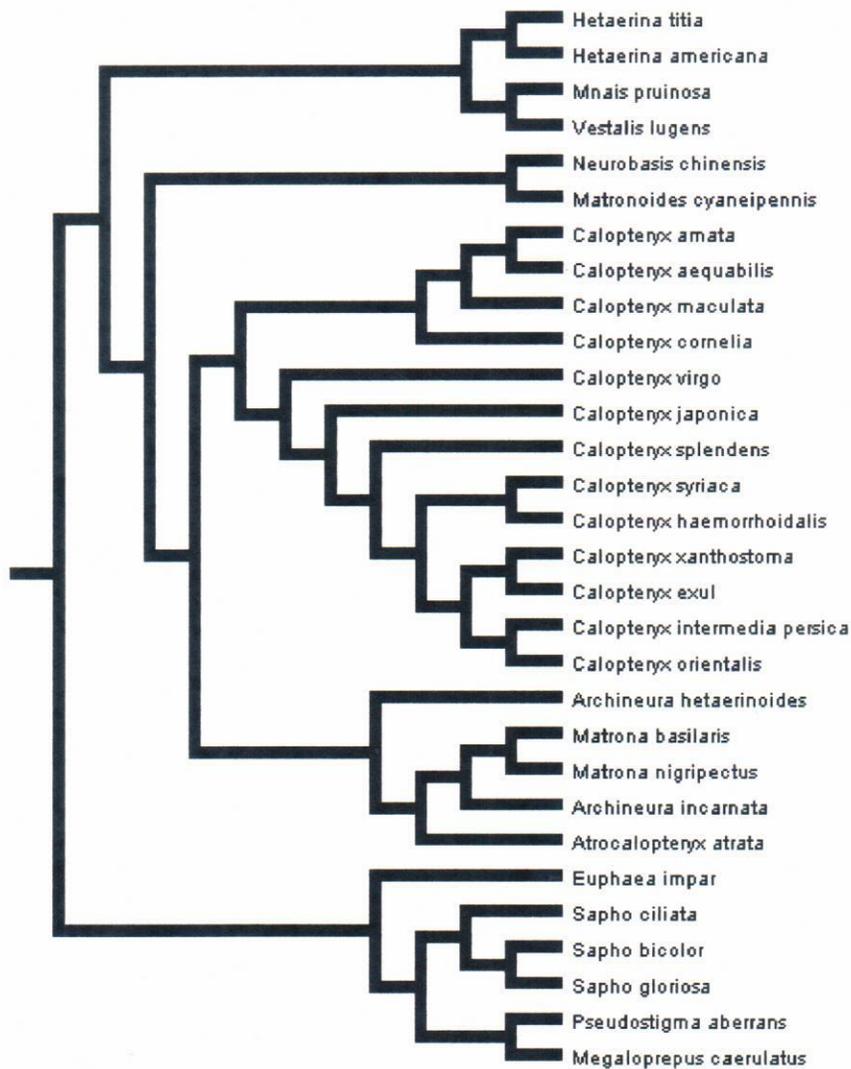


Fig. 2b. Árbol filogenético del suborden Zygoptera, modificado de Bybee y cols. (2008).

7. Resultados

7.1 Patrones a nivel especie

Para cada análisis (Odonata, Zygoptera y Anisoptera), se obtuvo la pendiente con el 95% de confianza y los intervalos inferior-superior (CI inferior-IC superior). En todos los casos, a excepción de Odonata, con la longitud corporal como indicador de tamaño, que presenta hiperalometría, las pendientes muestran isometría, pues sus valores están dentro de los intervalos de confianza del 95% (IC inferior-IC superior) (Tabla 1).

	Pendiente	CI 95% (inferior - superior)
Odonata (61 especies)		
Longitud corporal	12.48 ± 4.701	3.071 - 21.89
Longitud alar	94.86 ± 218.2	-341.8 - 531.6
Anisoptera (31 especies)		
Longitud corporal	16340 ± 9348000	-19100000 - 19140000
Longitud alar	-593.2 ± 10640	-22350 - 21170
Zygoptera (30 especies)		
Longitud corporal	10.80 ± 9.583	-8.828 - 30.43
Longitud alar	12.13 ± 10.39	-9.144 - 33.41

Tabla 1. Resultados de regresiones EM a nivel especie entre la pigmentación alar y la longitud alar y la longitud corporal. Se muestran las pendientes para cada uno de los grupos con los dos indicadores de tamaño, el valor de la pendiente y los IC 95%.

Se encontraron relaciones significativas positivas entre el tamaño corporal y el área del pigmento alar, utilizando como indicador de tamaño la longitud corporal para todo el orden Odonata y para Zygoptera (Tabla 2). Sin embargo, las correlaciones utilizando como indicador de tamaño la longitud alar para los tres grupos y la longitud corporal para Anisoptera muestran relaciones no significativas (Tabla 2).

	Correlación (Spearman)		Correlación (Pearson)	
	r_s	P	r	P
Longitud alar				
Anisoptera	0.1262	0.4987		
Zygoptera			0.1936	0.3052
Odonata	0.0799	0.5400		
Longitud corporal				
Anisoptera	0.0750	0.6884		
Zygoptera			0.1337	0.01788
Odonata	0.4441	0.0003		

Tabla 2. Correlaciones a nivel especie entre la pigmentación alar y la longitud alar, y entre la pigmentación y la longitud corporal. Utilizando como variable dependiente la pigmentación alar.

7.2 Análisis filogenéticos comparativos

Utilizando la filogenia modificada de Rehn (2003) y Bybee y cols. (2008) se obtuvieron pendientes isométricas (el valor de la pendiente dentro del IC 95% inferior-superior) para Odonata (61 especies), Zygoptera (30 especies) y Anisoptera (31 especies) con ambos indicadores de tamaño, longitud corporal y longitud alar (Tabla 3 y 4).

	Pendiente	CI 95% (inferior – superior)
Odonata (61 especies)		
Longitud corporal	-101.26	-1073.152 - 953.62
Longitud alar	-149.67	-1325.45 - 666.77
Anisoptera (31 especies)		
Longitud corporal	- 41.21	- 472.24 - 467.51
Longitud alar	- 40.88	- 358.88 - 295.45
Zygoptera (30 especies)		
Longitud corporal	36.12	- 304.76 - 276.45
Longitud alar	27.99	- 67.98 - 46.75

Tabla 3. Regresión MA0 para los análisis filogenéticos comparativos. Se muestran las pendientes para cada uno de los grupos con los dos indicadores de tamaño, el valor de la pendiente y los IC 95% para la filogenia tomada de Serrano-Meneses (2008c) modificada de Rehn (2003).

	Pendiente	CI 95% (inferior – superior)
Odonata (61 especies)		
Longitud corporal	-111.95	-1022.65 - 772.47
Longitud alar	-112.29	-1786.69 - 747.27

Anisoptera (31 especies)		
Longitud corporal	-35.11	-287.82 - 292.63
Longitud alar	-33.75	-313.13 - 170.04
Zygoptera (30 especies)		
Longitud corporal	33.64	-171.04 - 131.47
Longitud alar	26.04	-37.55 - 39.58

Tabla 4. Regresiones MA0 para los análisis filogenéticos comparativos. Se muestran las pendientes para cada uno de los grupos con los dos indicadores de tamaño, el valor de la pendiente y los IC 95% para la filogenia reconstruida según Bybee y cols. (2008).

No existió una relación significativa a nivel evolutivo entre el tamaño del cuerpo, utilizando como indicador de tamaño la longitud alar y la corporal, y el tamaño del área pigmentada para los tres grupos (Tabla 5).

	Rehn (2003)	Bybee y cols. (2008)
Longitud alar		
Anisoptera	$F=0.036$, $gl=1$, $P=0.851$	$F=0.650$, $gl=1$, $P=0.427$
Zygoptera	$F=0.607$, $gl=1$, $P=0.443$	$F=1.284$, $gl=1$, $P=0.267$
Odonata	$F=0.050$, $gl=1$, $P=0.823$	$F=0.009$, $gl=1$, $P=0.924$
Longitud corporal		
Anisoptera	$F=0.614$, $gl=1$, $P=0.440$	$F=1.593$, $gl=1$, $P=0.217$
Zygoptera	$F=0.651$, $gl=1$, $P=0.426$	$F=1.287$, $gl=1$, $P=0.268$
Odonata	$F=0.071$, $gl=1$, $P=0.791$	$F=0.162$, $gl=1$, $P=0.698$

Tabla 5. Regresiones utilizando los contrastes independientes para los datos de ambas filogenias. Se utilizó en todos los casos la pigmentación alar como variable dependiente.

8. Discusión

En general, no se encontraron patrones hiperalométricos de la pigmentación alar. Esto va en contra de las ideas de Kodrick-Brown y cols. (2006) entre otros (e.g. Knell y cols. 2004) que han sugerido que la norma para los CSS es la hiperalometría. Bonduriansky (2007) recientemente revisó la alometría en una multitud de organismos y caracteres y encontró no tan sólo que la hiperalometría es prácticamente una excepción para los CSS, sino que no existe

un patrón definido para los CSS. Es decir, pueden existir patrones hipo e isométricos. De hecho, si de algún patrón se puede hablar es el encontrado por Eberhard y cols. (1998). Estos autores revisaron la alometría genital de 63 especies y encontraron que en 60 casos, hubo hipoalometría. Pero aún en esta posible generalidad han surgido importantes excepciones (e.g. Córdoba-Aguilar y cols. 2010). Esta carencia de patrones, por lo tanto, parece imperar en cualquier tipo de CSS (genital o no).

Mis resultados sugieren un patrón isométrico para la pigmentación alar. Existen varias explicaciones para esto. La primera tiene que ver con la biología detrás del tamaño y la pigmentación. Se sabe que no tan sólo la pigmentación, sino que también la talla corporal son seleccionadas durante la competencia por pareja en al menos una especie de libélula territorial, *Hetaerina americana* (Grether 1996, Serrano-Meneses y cols. 2007). En esta especie, al parecer la pigmentación alar advierte a los contrincantes no tan sólo que un territorio está ya tomado (I. González-Santoyo, comm. pers.), sino que, en caso de disputarlo, se advierte la capacidad de lucha por el macho que lo defiende (Contreras-Garduño y cols. 2008). Esta capacidad de lucha se entiende por la relación positiva entre el tamaño de la pigmentación y las reservas energéticas utilizadas durante las contiendas (Contreras-Garduño y cols. 2007, 2008; Serrano-Meneses y cols. 2007). La pigmentación alar claramente no sirve durante la competencia directa por el territorio ya que a diferencia de otros CSS (e.g. cuernos, astas), no es un armamento, sino más bien una señal (*sensu stricto* Andersson 1994). Las señales simplemente indican la capacidad de lucha más no son herramientas directas en la competencia intrasexual. Durante la competencia por territorios, los machos odonatos realizan una serie de piruetas en el aire, donde persiguen al contrincante por largos periodos de tiempo (Corbet 1999). A menudo los contrincantes pueden hacer contacto entre ellos (Córdoba-Aguilar y Cordero Rivera 2005). Sin embargo, como lo que está en juego es quien tiene mayores reservas de grasa, sólo los machos más grandes pueden ganar la contienda (Grether 1996; Serrano-Meneses y cols. 2007). Un tamaño más grande en el adulto permite que un animal adquiera más alimento, y almacene más reservas de grasa sobre todo a nivel muscular en el área torácica (Marden 1989, Plaistow y Tsubaki 2000). En esta situación, es claro que una talla grande será seleccionada a favor al igual que la pigmentación y de aquí el patrón isométrico. Esta explicación supone que únicamente la competencia entre machos explica la

isometría. Una segunda explicación, es que la elección femenina favorezca también la talla grande. A este respecto, la escasa evidencia al respecto no apoya esto. Por ejemplo, Siva-Jothy (1999) manipuló los niveles de pigmentación en la libélula *Calopteryx splendens xanthostoma*, y registró las conductas femeninas. En esta especie, a diferencia de *Hetaerina americana* descrita arriba, los machos despliegan un cortejo frente a las hembras, abriendo sus alas y mostrando sus patrones de pigmento. Siva-Jothy (1999) había encontrado que la pigmentación alar correlaciona positivamente con la preferencia por las hembras, pero experimentalmente modificó la pigmentación al reducir ésta (pero manteniendo la misma talla para los machos modificados y no). Aunque el experimento estaba diseñado para ver si las hembras elegían a los machos más pigmentados, el diseño permite dissociar la talla corporal de la pigmentación (ya que mientras el pigmento cambió, la talla no), por lo que al observar que los machos con menos pigmento, tienen menos éxito, se deriva que las hembras no prefieren a los machos de talla más grande. Una tercera explicación de cómo se favorecen ambos caracteres, talla y pigmento, es vía conflicto sexual. La evidencia aunque no es extensa, sí apoya esta posibilidad. Nuevamente para el caso del género *Hetaerina*, Córdoba-Aguilar (2009) encontraron que los machos con manchas y tamaños más grandes (ya que ambos caracteres están correlacionados positivamente) son más exitosos al sujetar a las hembras cuando estas visitan los territorios. No tan sólo esto, sino que la pareja es frecuentemente “atacada” por otros machos co-específicos que tratan de desenganchar al macho en tándem copulatorio, y sólo es desenganchado cuando el macho oponente es más grande (Córdoba-Aguilar 2009). Nuevamente en una situación así, aunque la mancha y el tamaño están correlacionados, no es el primer carácter el que se usa para desenganchar al macho en tándem. La fuerza usada en estos enfrentamientos probablemente se tome de las reservas de grasa las cuales, nuevamente, estarían en relación directa con la talla del animal. Una cuarta explicación es que tanto la pigmentación como la talla sean controlados por los mismos genes, de tal forma que la selección positiva (o negativa) actuando en la pigmentación (vía selección sexual), también dé como resultado selección indirecta en la talla. Casos así ya han sido detectados (revisado por Andersson 1994). Finalmente, una quinta explicación podría venir fuera de un contexto de selección sexual. Por ejemplo, podría ser que la talla corporal se favoreciera gracias a la selección natural, en una misma dirección que la selección sexual favorece la mancha. Un caso

podría ser que los machos con manchas más grandes pero a la vez de talla más grande, sean más capaces de escapar de depredadores o de enfrentar exitosamente patógenos. Si la talla está relacionada con tal capacidad de huir o responder mejor inmunológicamente, entonces la isometría igual podría surgir. Esta posibilidad no ha sido explorada en odonatos.

A diferencia de estudios donde se han utilizado unas pocas especies para poner a prueba patrones alométricos, yo usé a una muestra representativa de un orden de insectos. Este hecho hace que mis resultados lejos de ser excepcionales, sugieren grandes patrones macroevolutivos. Por ejemplo, puede ser el caso que si hubiera analizado una sólo especie, esta indicara un patrón no-isométrico lo cual sería una excepción en el contexto de todo el orden. Esto daría una impresión sesgada de lo que ocurre en todo el grupo. Mi contexto más general hace más robustas mis conclusiones.

Conclusiones

- 1- Los patrones de pigmentación alar masculina en el orden Odonata y a nivel de orden (Zygoptera y Anisoptera), siguen un patrón isométrico.
- 2- Este resultado contradice la hipótesis de Kodrick-Brown y cols. (2006) y apoya la crítica de Bonduriansky (2007) que indica que los CSS no tienen un patrón hiperalométrico.
- 3- La isometría en las especies analizadas puede ser causada por selección sexual vía competencia entre machos y/o conflicto sexual donde ambos caracteres, pigmentación y talla corporal, se ven favorecidos.

Referencias

- Alatalo RV, Hoglund J y Lundberg A. 1988. Patterns of variation in tail ornament size in birds. *Biol. J. Linn. Soc.* 34: 363–374.
- Andersson M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Baker RH y Wilkinson GS. 2001. Phylogenetic analysis of sexual dimorphism and eye-span allometry in stalk-eyed flies (Diptera: Diopsidae). *Evolution* 55:1373–1385.
- Bonduriansky R y Day T. 2003. The evolution of static allometry in sexually selected traits. *Evolution* 57: 2450–2458.
- Bonduriansky R. 2007. Sexual selection and allometry: a critical reappraisal of the evidence and ideas. *Evolution* 61: 838–849.
- Briceño RD, Eberhard WG y Quilici S. 2005. Comparative allometry and sexual behaviour of four fruit fly species in the Tribe Ceratitidini (Diptera: Tephritidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 78: 20–33.
- Bybee SM, Ogden 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 y Kjer KM. 2002. Phylogeny of *Libellula* Linnaeus (Odonata: Insecta). *Zootaxa* 87: 1–18.
- Contreras-Garduño J, Córdoba-Aguilar A, Peretti A y Drummond H. 2009. Selección sexual. En: *Evolución* (editores). Pp. 193-236. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cordero Rivera A y Santolamazza S. 2009. Darwin y la selección sexual después de la cópula. *Revista Digital Universitaria*, 10:6. <http://www.revista.unam.mx/vol.10/num6/art34/int34.htm>

- Contreras-Garduño J, Canales-Lazcano J y Córdoba-Aguilar A. 2006. Wing pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in males of the rubyspot damselfly, *Hetaerina americana*. J. Ethol. 24: 165-173.
- Contreras-Garduño J, Buzatto BA, Abundis L, Nájera-Cordero K y Córdoba-Aguilar A. 2007. Wing colour properties do not reflect male condition in the American rubyspot (*Hetaerina americana*). Ethology 113: 944-952.
- Contreras-Garduño J, Buzatto B, Serrano-Meneses MA, Nájera-Cordero K y Córdoba-Aguilar A. 2008. The size of the wing red spot as a heightened condition dependent trait in the American rubyspot. Behav. Ecol. 19: 724-732.
- Contreras-Garduño J, Córdoba-Aguilar A, Azpilicueta-Amorín M. y Cordero Rivera A. 2011. Juvenile hormone favors sexually-selected traits in males and females but impairs fat reserves and abdomen mass. Evol. Ecol. 25: 845-856.
- Córdoba-Aguilar A. 2002. Wing pigmentation in male territorial damselflies, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. Anim. Behav. 63: 759-766.
- Córdoba-Aguilar A. 2009. A female evolutionary response when survival is at risk: male harassment mediates early re-allocation of resources to increase egg number and size. Behav. Ecol. Sociobiol. 63: 751-763.
- Córdoba-Aguilar A. y Cordero Rivera A. 2005. Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): status of knowledge and research perspectives. Neotrop. Entomol. 34: 861-879.
- Córdoba-Aguilar A, Raihani G, Serrano-Meneses M. A. y Contreras-Garduño J. 2009. The lek mating system of *Hetaerina* damselflies (Insecta: Calopterygidae). Behaviour 146: 189-207.
- Darwin C. 1871. The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. Murray, London.
- Dumont HJ, Vlanfeteren JR, De Jonckheere JF y Weekers PHH. 2005. Phylogenetic relationships, divergence estimation, and global biogeographic patterns of Calopterygoid damselflies (Odonata, Zygoptera) inferred from ribosomal DNA sequences. Syst. Biol. 54: 347-362.
- Eberhard W. 2009. Static allometry and animal genitalia. Evolution 63: 48-66.

- Emlen DJ y Nijhout HF. 2000. The development and evolution of exaggerated morphologies in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 45: 661–708.
- 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.
- Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125: 1-15.
- Grether G. 1996. Sexual selection and survival selection on wing coloration and body size in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. *Evolution* 50: 1939-1948.
- Green AJ. 1992. Positive allometry is likely with mate choice, competitive display and other functions. *Anim. Behav.* 43:170–172.
- Harvey PH y Pagel MD. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press. Oxford.
- Klingenberg CP. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biol. Rev.* 73: 79-123.
- Koskimäki J, Rantala MJ, Taskinen J, Tynkkynen K y Suhonen J. 2004. Immunocompetence and resource holding potential in the damselfly, *Calopteryx virgo* L. *Behav. Ecol.* 15: 169-173.
- Malo AF, Roldán ERS, Garde J, Soler AJ, Gomendio M. 2005. Antlers honestly advertise sperm production and quality. *Proc. R. Soc. Lond ser. B* 272: 149-157.
- Marden JH. 1989. Body building dragonflies: costs and benefits of maximising flight muscle. *Physiological Zoology* 62, 505–521.
- Martín-Vivaldi M y Cabrero J. 2002. Selección sexual. Soler, M. (Ed.) 2002. *Evolución. La Base de la Biología*. SESBE
- Mateos C, Alarcos S, Carranza J, Sánchez-Prieto CB y Valencia J. 2008. Fluctuating asymmetry of red deer antlers negatively relates to individual condition and proximity to prime age. *Anim. Behav.* 75: 1629-1640.
- 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.
- Plaistow SJ y Tsubaki Y. 2000. A selective trade-off for territoriality and non-territoriality in the polymorphic damselfly *Mnais costalis*. *Proc. R. Soc. Lond. ser. B* 1447: 969-975.

- Petrie M. 1988. Intraspecific variation in structures that display competitive ability: large animals invest relatively more. *Anim. Behav.* 36:1174–1179.
- Pomfret JC y Knell RJ. 2006. Sexual selection and horn allometry in the dung beetle *Euniticellus intermedius*. *Anim. Behav.* 71: 567–576.
- Purvis A y Rambaut A. 1995. Comparative analysis by independent contrasts (CAIC): an Apple Macintosh application for analyzing comparative data. *Comput. Appl. Biosci.* 11: 247–251.
- 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). *Anim. Behav.* 71: 833-838.
- Rehn AC. 2003. Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. *Syst. Entomol.* 28: 181–239.
- Serrano-Meneses MA, Azpilicueta-Amorin M, Szekely T y Córdoba-Aguilar A. 2007. 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 Szekely T. 2007. Sexual size dimorphism in the American rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. *Anim. Behav.* 73: 897-997.
- Serrano-Meneses M A, Córdoba-Aguilar A, Azpilicueta-Amorín M, González-Soriano E y Székely T. 2008a. Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch's rule in Odonata. *J. Evol. Biol.* 21: 1259-1273.
- Serrano-Meneses MA, Sánchez-Rojas G y Córdoba-Aguilar A. 2008b. Sexual selection as the possible underlying force in calopterygid wing pigmentation: comparative evidence with *Hetaerina* and *Calopteryx* (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 37:221-233.
- Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A. y Székely T. 2008c. Sexual size dimorphism: patterns and processes. En: *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Córdoba-Aguilar A (ed.). Oxford University Press, Oxford. pp. 231–247.

- Siva-Jothy MT. 1999. Male wing pigmentation may affect reproductive success via female choice in a calopterygid damselfly (Zygoptera). *Behaviour*. 136:1365-137
- Siva-Jothy MT. 2000. A mechanistic link between parasite resistance and expression of a sexually selected trait in a damselfly. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B* 267: 2523-2527.
- Sokal RR y Rohlf FJ. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3rd edition. W.H. Freeman & Company. New York.
- Vencl FV. 2004. Allometry and proximate mechanisms of sexual selection in *Photinus* fireflies, and some other beetles. *Integr. Comp. Biol.* 44: 242-249.

Anexo 1

Método de los contrastes independientes (CIs; Felsenstein 1985)

Los métodos de contrastes independientes emplean toda la información disponible reconociendo que las relaciones jerárquicas de parentesco (Figura 2), que son el resultado de la evolución, afectan a los análisis de correlación-regresión y técnicas relacionadas.

La lógica de estos procedimientos, señalada por Felsenstein (1985) se puede ejemplificar utilizando la Figura 1, las especies $s1$ y $s2$ por un lado, y $s3$ y $s4$ por el otro, tendrán fenotipos que serán probablemente parecidos (y distintos de los del otro par) como consecuencia de las características que en su día evolucionaron en sus antepasados $n2$ y $n3$ tras haberse diferenciado de su ancestro común $n1$. Pero las diferencias entre $s1$ y $s2$ dependen sólo de los cambios que han tenido lugar desde que se separaron de su ancestro común. De este modo, cualquier parecido entre ellas que se deba a su historia común es eliminado del análisis. Por este procedimiento es posible calcular $n-1$ contrastes para n especies que son filogenéticamente independientes unos de otros. De este modo, se aprovecha toda la información suministrada por los datos comparados mediante una transformación estadística que, al redistribuir la variación de forma coherente con nuestra hipótesis filogenética, evita los problemas analíticos de falta de independencia.

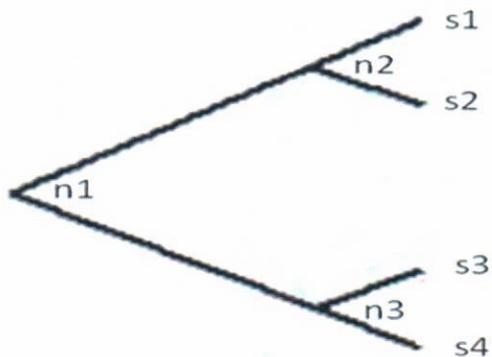
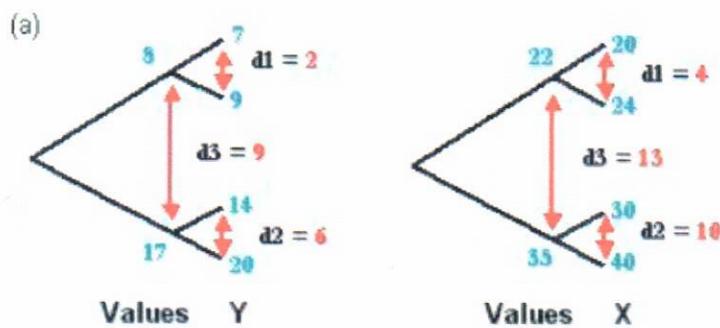


Figura 1. Filogenia que representa a las especies de las especies terminales y nodos a partir de los cuales evolucionan.

Este método asume que los caracteres tienen un cambio evolutivo semejante al movimiento browniano (movimiento al azar de una partícula que se puede desplazar cierta distancia fija en determinada dirección o la contraria por unidad de tiempo).

La estimación de los contrastes se hace de la siguiente forma: se identifican pares de taxa hermanos en el extremo de las ramas. Primero se calcula la diferencia entre fenotipos en cada pareja. Esas diferencias se dividen por sus desviaciones estándar (la raíz cuadrada de la suma de la longitud de las dos ramas). Para obtener el valor de un nodo intermedio su valor se divide nuevamente por su respectiva desviación estándar para obtener un contraste estandarizado. Sin embargo, el contraste de esos nodos proviene de dos fenotipos estimados, no de datos fenotípicos reales. Bajo un modelo de evolución browniano, eso se puede corregir al incrementar el tiempo de divergencia entre esos dos nodos. La magnitud del incremento se calcula como $(\text{rama derivada 1} \times \text{rama derivada 2}) / (\text{rama derivada 1} + \text{rama derivada 2})$. Esos tiempos de divergencia corregidos son entonces empleados para calcular el contraste estandarizado entre nodos internos.



(b)

	Y	X
d1	2	4
d2	6	10
d3	9	13



Figura 2. Método de los contrastes independientes. Se muestran los valores de dos caracteres X y Y en una filogenia hipotética de cuatro especies (a). Se muestran en dos filogenias separadas los valores de X y de Y. Se calculan las diferencias existentes entre los valores de cada uno de los caracteres en las especies y nodos hermanos (d_1 , d_2 y d_3). Las diferencias se tabulan (b) y se grafican (c).