

Morfología alar y territorialidad en *Hetaerina vulnerata*

Yesenia Vega-Sánchez, Luisa Isarrarás-Hernández, Pedro Castillo-Ayala y Luis Mendoza-Cuenca 

Laboratorio de Ecología de la Conducta, Facultad de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edificio "R", Ciudad Universitaria, Av. Francisco J. Múgica s/n. Col. Felicitas del Río, C.P. 58030. Morelia, Michoacán, México.

Resumen

La defensa territorial es una estrategia común en machos de la familia Calopterygidae, es una característica interesante que tiene implicaciones en los caracteres morfológicos y señales sexuales. Los machos del género *Hetaerina*, defienden territorios permanentes en áreas soleadas aledañas a ríos, a través de combates ritualizados, realizando persecuciones constantes y despliegues alares frente a los machos que ingresan en sus territorios. Se ha sugerido que estos rasgos han evolucionado principalmente por selección intrasexual pues la calidad del macho se expresa través de señales honestas, como la cantidad de la pigmentación alar, el tamaño del cuerpo, el tamaño del tórax (estimador de cantidad de grasa y músculo de vuelo), así como el tamaño de las alas. Sin embargo, existen pocas evidencias respecto a si estas señales varían entre poblaciones y estrategias alternativas de apareamiento que son comunes dentro del género *Hetaerina*. En el presente trabajo documentamos como los rasgos que no están implicados en el éxito de la defensa territorial (i.e. tamaño del tórax, tamaño total del individuo) de los machos de *Hetaerina vulnerata* (Selys, 1853) permanecen constantes entre poblaciones, mientras que los rasgos morfológicos que determinan el éxito territorial de los machos se modifican entre poblaciones y estrategias de apareamiento. Nuestros resultados resaltan la importancia de las características ecológicas y los niveles de perturbación antropogénica de las poblaciones naturales en el éxito reproductivo y la evolución de los sistemas de apareamiento en Odonatos.

Palabras clave: Asimetría fluctuante, territorialidad, pigmentación alar, área alar, *Hetaerina vulnerata*.

Abstract

The ubiquity of territorial defense in males of Calopterygidae is an interesting feature to evaluate the implications of morphological traits, sexual cues and ecological factors associated with territorial behavior in odonates. The males of the genus *Hetaerina*, defend permanent territories in sunny areas close to riverbanks, through ritualized fights, chasing and displaying their wing against intruding males. It has been suggested that these traits have been evolved by sexual selection mainly because male's quality is expressed by honest signals, such as wing pigmentation levels, body size, thorax size (estimated of the amount of fat and muscle flight), and wings size. However, there is little evidence of variation in these traits among populations and alternative mating strategies which are common within *Hetaerina* genus. In this paper we document that those traits not involved in territorial defense in males of *Hetaerina vulnerata* (Selys, 1853) not vary between populations, while the morphological traits involve in the success of male territorial behavior are modified between populations and mating strategies. Our results highlight the importance of ecological features and levels of anthropogenic disturbance of natural populations in the reproductive success and the evolution of mating systems in Odonata.

Key words: Fluctuating asymmetry, territoriality, wing pigmentation, wing area, *Hetaerina vulnerata*.

Introducción

El sistema de apareamiento de una población se refiere en sus términos más simples, al conjunto de estrategias empleadas por los individuos para la obtención de apareamientos. El estudio de la evolución de los sistemas de apareamiento en animales se concentra en las presiones selectivas derivadas de la selección sexual en interacción con ciertos factores ecológicos clave (Emlen & Oring, 1977; Thornhill & Alcock, 1983; Arnold & Duvall, 1994; Shuster & Wade 2003). Dentro de los factores ecológicos más importantes en la evolución de los sistemas de apareamiento, se encuentran aquellos que determinan la distribución espacial y temporal de los recursos necesarios para la producción de gametos y/o el mantenimiento de la progenie, como son por ejemplo la disponibilidad de sitios de oviposición (Knebel, 1999) y de recursos de alimentación de los adultos (Gilbert, 1972; Ehrlich & Gilbert, 1973). Estos y otros factores determinan la disponibilidad y predictibilidad de las hembras receptivas y por

lo tanto restringen la capacidad competitiva de los machos para monopolizar apareamientos (Emlen & Oring, 1977; Reynolds, 1996; Choe & Crespi, 1997), condicionando así la intensidad de la selección sexual, y con ello la evolución de los sistemas de apareamiento (Emlen y Oring, 1977; Gotthard *et al.*, 1999; Shuster & Wade, 2003, Mendoza-Cuenca & Macías-Ordoñez, 2010).

Por la gran diversidad de características/recursos que puede tener los territorios de diversas especies, las decisiones de elección, tamaño, defensa y mantenimiento de un territorio dependen de diversos rasgos entre los que destacan: 1) Características intrínsecas de los individuos contendientes (e.g. tamaño, edad, coloración, simetría), que determinan su capacidad para defender y mantener un territorio ante los potenciales competidores (RHP, por sus siglas del inglés Resource Holding Power), incluyendo el tiempo y energía involucrados en la defensa territorial, 2) El número y características de los machos competidores (e.g. RHP, especie) que establecen territorios en áreas contiguas, 3) Calidad del territorio, 4) Los costos/beneficios asociados a la defensa territorial, principalmente en términos de los beneficios

✉ Autor de correspondencia: Luis Mendoza Cuenca. email: lmendoza@lca.unam.mx

reproductivos y los costos en sobrevivencia de mantener un territorio (Danchin *et al.*, 2008, Alcock, 2009). 5) Las restricciones ambientales que impongan de los sitios donde se establecen los territorios (e.g. Temperatura, altitud, insolación).

Por lo mencionado anteriormente, pero principalmente por las presiones selectivas (e.g. selección natural y selección sexual) asociadas a la defensa territorial, se espera que existan variaciones intra (i.e. individuales, poblacionales) e interespecíficas tanto en las características bióticas/abióticas (e.g. tamaño, tipo de sustrato) de los territorios, como en las repuestas agresivas involucradas en la defensa territorial (e.g. reconocimiento intra e interespecífico). Por lo que se espera que los machos optimicen el tipo y tamaño de sus territorios en base a los costos y beneficios asociados a la defensa territorial, que permita modular los niveles de agresión territorial dependiendo de capacidad competitiva (i.e. probabilidad de exclusión) de los individuos con los que interactúa, y su éxito reproductivo potencial.

La territorialidad y la pigmentación alar son rasgos comunes en la familia Calopterygidae (Odonata), dentro esta familia, los machos defienden áreas soleadas a las orillas de los ríos, excluyendo activamente a todos los machos conespecíficos y heteroespecíficos que ingresen en su territorio y tratando de copular con todas las hembras. Los machos de las especies del género *Hetaerina* se caracterizan por su pigmentación alar que consiste casi exclusivamente en una mancha roja en la base de las alas (excepto *H. titia*). La pigmentación alar en este grupo de insectos se ha relacionado con la territorialidad, en el caso de *Hetaerina americana* y *H. vulnerata*, los machos con mayor pigmentación alar (i.e. área, intensidad), pueden permanecer más días en el territorio defendido y en general, sobreviven más tiempo, por lo que su éxito de apareamiento se incrementa (Córdoba-Aguilar, 2005; Pedraza-Hernández, 2010). Estudios recientes en *H. vulnerata* sugieren que la pigmentación brinda ventajas en términos de termorregulación, reduciendo el gasto y haciendo a los machos más pigmentados, energéticamente más eficientes, esto es importante ya que la defensa del territorio de los machos se lleva

a cabo a través de vuelos sincronizados que implican un alto costo energético (Pedraza-Hernández, 2010). La calidad de la pigmentación en este género de libélulas está aparentemente determinada por la cantidad de recursos que los individuos obtienen de su dieta antes del desarrollo (estadio larval y primeras semanas después de la emergencia de los adultos) (Contreras-Garduño *et al.*, 2008). De manera interesante, la existencia de estrategias alternativas de apareamiento es un rasgo común a todas las especies de *Hetaerina* (Córdoba-Aguilar *et al.*, 2008; Castillo-Ayala, *en prep*)

En este trabajo se utilizó una aproximación interpoblacional para evaluar los rasgos que favorecen el éxito de la conducta territorial de los machos de *Hetaerina vulnerata*, si estos rasgos son comunes a los machos con diferentes estrategias reproductivas y si estos rasgos son afectados por las características ecológicas que experimentan los individuos en cada localidad.

Materiales y métodos

Sitios de estudio

El sitio de estudio incluye dos poblaciones en las cuales *Hetaerina vulnerata* (Fig. 1) es la especie de odonato más abundante y la única del género, para evitar la interferencia de rasgos entre especies. El sitio la Planta el cual es un canal perene de origen antropogénico que cruza la planta hidroeléctrica de Tirio (19° 32' 41.03" N – 101° 15' 01.79" O. 2097msnm) en la comunidad de Santiago Undameo, y el sitio la Yerbabuena el cual es un río

perene montañoso que nace cerca del área de estudio (19° 48' 22.22" N – 100° 43' 01.37" O. 2523 msnm), en San Pedro Jacuaro, ambas poblaciones se encuentran en el estado de Michoacán y están separadas por 62.85km.

Colecta de datos

Se capturaron y marcaron todos los individuos de ambas poblaciones, se fotografiaron con las alas extendidas para obtener una imagen digital total del individuo.

Los individuos fueron liberados posteriormente para el monitoreo conductual de los machos durante los meses de estudio (Junio a Agosto para La Planta y de Octubre a Noviembre para La Yerbabuena).

A partir del segundo día de marcaje en cada localidad y para determinar las estrategias de apareamiento, se realizaron observaciones individuales de cada macho siguiendo una metodología similar a otros estudios con especies del género (Alcock, 1982; Raihani, 2008; Córdoba-Aguilar *et al.* 2008).

Estimación de longitud, área y asimetría fluctuante alar

De las imágenes digitales de ambas poblaciones, se obtuvo al azar una muestra de 20 imágenes de machos por población (40 en total) (de aquellos machos que hayan sido vistos más de un día en el mismo territorio), para realizar un análisis de morfometría geométrica y obtener la información necesaria respecto a las diferencias morfológicas entre los machos de ambas poblaciones. El tamaño



Figura 1. Macho de *Hetaerina vulnerata*.

de muestra se seleccionó igual para ambas poblaciones debido a la diferencia en el esfuerzo de muestreo (15 días para La Planta y 3 para La Yerbabuena).

Utilizamos el programa TpsDig (Rohlf, 1998) para ubicar 43 marcas anatómicas homólogas, no ambiguas y repetibles a todos los individuos (**Fig. 2a**) (i.e. “landmarks” sensu Bookstein, 1991) que describen adecuadamente la morfología de los machos de esta especie y 2 que corresponden a una referencia de tamaño. Para analizar los datos de forma independientemente del tamaño aplicamos una superimposición tipo Procrustes (**Fig. 2b**) a la configuración de las coordenadas utilizando el programa CoordGen6 de la serie IMP (<http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>) y utilizando como referencia la configuración promedio de todos los especímenes. Las coordenadas permiten calcular las variables de forma (distancias procrustes) y analizarlas sin el efecto del tamaño. Las coordenadas Procrustes se utilizaron para comparar las diferencias en la forma de las alas y el cuerpo de los machos de *H. vulnerata* en ambas poblaciones mediante un análisis de discriminantes por pasos. Para estudiar la deformación se utilizará un análisis de placas delgadas.

Las coordenadas procrustes se utilizaron en el programa TmorphGen6 también de la serie IMP para obtener las medidas de longitud total del cuerpo del individuo (i.e. estimador del

tamaño del individuo), longitud del tórax (i.e. estimador de la cantidad de musculatura para el vuelo), longitud de cada una de las alas de cada individuo, y longitud de la mancha alar de las 2 alas anteriores.

También se obtuvo el área de las alas y de las manchas alares en milímetros cuadrados, esto mediante el programa Sigma Scan Pro.

Para determinar la simetría bilateral de cada individuo (diferencias entre alas superiores derechas e izquierdas) se utilizó la fórmula $(D-I)/[(D+I)/2]$ (Cuevas-Reyes *et al.* 2011; Cornelissen y Stiling, 2010), donde D= ala derecha, mientras que I= ala izquierda. Se obtuvo un valor de asimetría fluctuante (AF) individual, que se utilizó para comparar entre poblaciones y relacionarlo con la capacidad de defensa territorial de los machos.

Para evaluar los rasgos que determinan el éxito territorial de los machos en cada población, analizamos si existe una relación entre las variables morfológicas de los individuos y el número de días que un macho mantiene un territorio utilizando regresiones lineales. De igual manera utilizamos análisis de varianza de una vía para comparar si los machos de ambas poblaciones y estrategias de apareamiento difieren en los rasgos morfológicos y si eso determina su éxito de apareamiento.

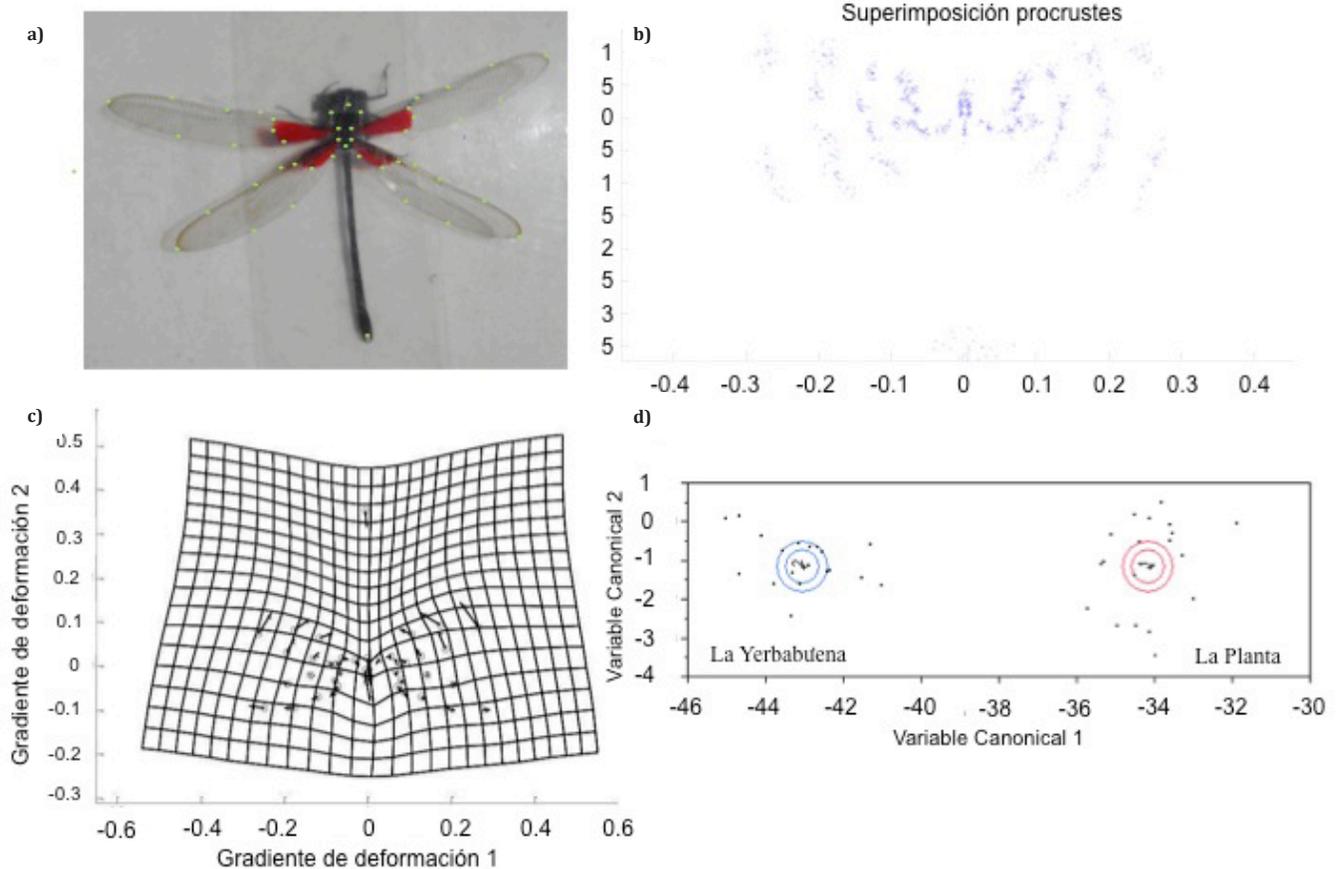


Figura 2. a) Marcas anatómicas “Landmarks”. b) Análisis de superimposición Procrustes de la forma corporal entre sitios de estudio. c) Rejilla de deformación utilizando la técnica de placas delgadas, mostrando las diferencias en la forma de las alas de los machos de la población de La Planta con respecto a los machos provenientes de La Yerbabuena. La dirección y longitud de las flechas indican la orientación y magnitud de la deformación. d) Análisis de discriminantes que muestra diferencias en la forma de los machos en las poblaciones.

Resultados

Muestreo

En la población la Planta, se capturaron en total 379 individuos (342 machos, 37 hembras), mientras que en La Yerbabuena el total fue de 167 individuos (145 machos y 22 hembras). El sesgo en la proporción sexual de adultos es común en *Hetaerina* y se debe principalmente a que las hembras se distribuyen lejos de los territorios de los machos la mayor parte del tiempo (Alcock, 1982).

Estrategias alternativas de apareamiento

Durante las observaciones conductuales realizadas para determinar la territorialidad de los machos, se hizo evidente la presencia de estrategias alternativas de apareamiento en los machos de ambas poblaciones. Algunos de los machos defendían territorios dentro de agrupaciones tipo lek (i.e. área donde se agrupan los machos a esperar la llegada de las hembras con la única finalidad de aparearse, ya que no se proporciona ningún recurso adicional a las hembras, [Höglund J. y Alatalo R. V., 1995]), mientras que otros machos defienden territorios en solitario (Castillo-Ayala, en prep.).

Considerando sólo los machos que permanecieron más de 1 día en un territorio, y al establecer su estrategia de apareamiento tenemos que en La Planta, el 21% de los machos se encuentran en leks (71 machos lek y 261 machos solitarios), mientras que en La Yerbabuena el 37% de los machos se encontraban defendiendo territorios en lek (55 machos lek y 90 machos solitarios).

No se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de área cubierto por la mancha alar entre las poblaciones de La Planta (12.127 ± 0.22515) y La Yerbabuena (11.5619 ± 0.18383). ($F = 3.7$; $g.l. = 1$; $P = 0.5$). Al comparar dentro de la población de la Yerbabuena si existían diferencias en el área de la mancha entre las estrategias (Lek vs solitarios), no se encontraron diferencias significativas ($F=0.09$; $g.l.=1$; $P= 0.75$) al igual que en la población de la Planta ($F=0.57$; $g.l.=1$; $P= 0.45$).

Morfología y éxito territorial

La prueba de discriminantes mostro que existen diferencias en la forma de los machos en ambas poblaciones (Wilks' Lambda= 0.03; $g.l.= 15$; $P=0.0001$) (Fig. 2d), el análisis de placas delgadas, donde se comparan ambas poblaciones, muestra que los machos de la población de La Planta presentan alas posteriores mas ensanchadas (Figura 2c).

No encontramos diferencias entre la longitud total de los individuos ($F=3.3712$; $g.l.=1$; $P=0.0742$), ni en los niveles de musculatura de vuelo ($F=1.5227$; $g.l.=1$; $P=0.2248$) entre poblaciones. Tampoco se encontró una relación de estas características con el éxito territorial de los machos a diferencia de estudios realizados en *Hetaerina americana* (Serrano-Menesses et al. 2007).

Se encontró una relación positiva y significativa ($F= 8.1043$; $R^2= 0.15$, $P= 0.001$) entre el área de la mancha alar y los días que los machos permanecen en un territorio (Fig. 3a). También se encontró una relación positiva y significativa entre el área alar y el tiempo de permanencia en un territorio ($F= 13.8$; $R^2= 0.26$, $P= 0.0006$), (Fig. 3b).

Al comparar el área de la mancha entre poblaciones, se encontró una diferencia significativa ($F = 7.8$; $g.l. = 1$; $P= 0.008$),

siendo mayor en la localidad de la Yerbabuena (18.96 ± 0.39) mientras que en la Planta fue de 17.39 ± 0.39 (Fig. 4a). En la comparación del área alar entre las poblaciones, se encontró también una diferencia significativa ($F= 22.4$, $g.l.= 1$, $P= <0.0001$) teniendo mayor área alar los machos de la localidad de la Yerbabuena (161.77 ± 2.69) que los machos de la localidad de la Planta (143.74 ± 2.68) (Fig. 4b).

Asimetría fluctuante y éxito territorial

Al analizar los niveles de asimetría fluctuante alar con respecto al éxito territorial de los machos, se encontró una relación negativa ($F = 10.8$; $R^2= 0.25$, $P= 0.0025$) indicando que los machos más asimétricos permanecen significativamente menos tiempo en un territorio (Fig. 5a). Mientras que al comparar los niveles de asimetría fluctuante alar entre las poblaciones (Fig. 5b) se encontró una diferencia estadísticamente significativa ($F=36.54$; $g.l.= 1$; $P < 0.0001$), siendo los individuos de la localidad de La Planta (0.17 ± 0.01) más asimétricos que los individuos de la Yerbabuena (0.03 ± 0.02). Sin embargo, no encontramos diferencias entre los niveles de asimetría de la mancha alar entre las poblaciones ($R^2=0.06$,

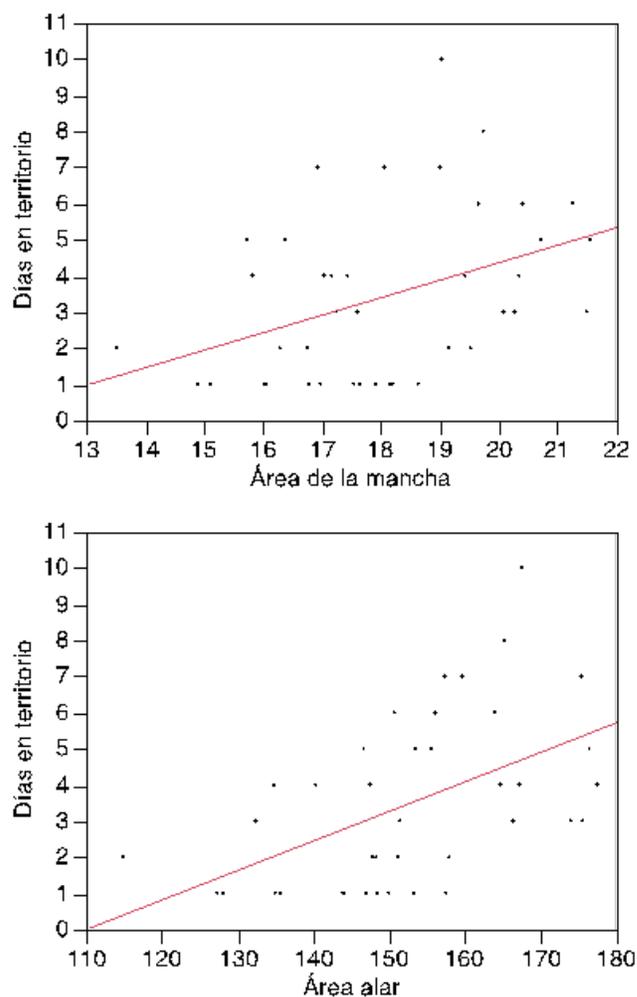


Figura 3. Relación entre el éxito territorial de los machos de *Hetaerina vulnerata* y las características morfológicas de las alas. Entre área alar y área de la mancha con los días que permanecen en un territorio. A) Área de la mancha alar vs días defendiendo un territorio. B) Área alar. vs días defendiendo un territorio.

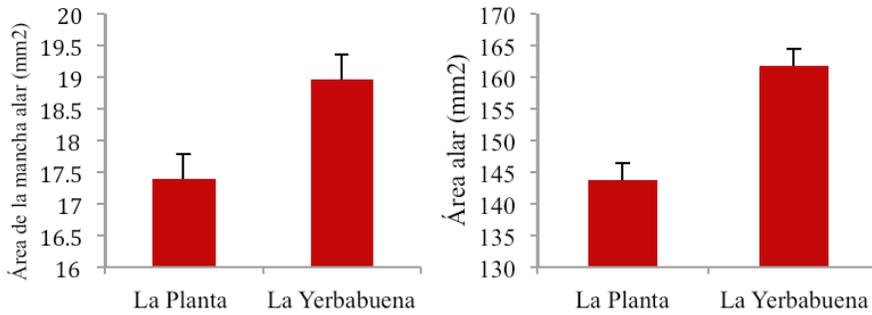


Figura 4. Diferencias entre poblaciones en la morfología alar de los machos de *Hetaerina vulnerata*. a) Diferencias en el área de la mancha alar entre poblaciones. b) Diferencias en el área alar entre poblaciones.

$F=2.80$, $p=0.102$).

Poblaciones, Estrategias Alternativas y éxito territorial

Al comparar el éxito territorial de los machos por población y estrategia reproductiva utilizando un ANOVA de dos vías, encontramos que existen diferencias significativas entre las poblaciones ($F=4.9$, $g.l.=1$, $P=0.031$), siendo los individuos de La Yerbabuena los que presentan una mayor permanencia en sus territorios (3.5 ± 0.4), en comparación con los de La Planta (2.1 ± 0.4). También se encontraron diferencias significativas entre la interacción Población-Estrategia ($F=12.0881$, $g.l.=3$, $p < 0.0001$), siendo los machos con estrategia lek de la Yerbabuena los que presentan mayores niveles de éxito territorial (Figura 6).

Discusión

El efecto de la forma, el tamaño, señales sexuales y la asimetría fluctuante de las alas en el éxito reproductivo de insectos como Lepidópteros y Odonatos ha sido estudiado anteriormente (Mendoza-Cuenca & Macías-Ordoñez, 2005, 2010). Sin embargo, la evaluación de las

variaciones interpopulacionales en especies que presentan estrategias alternativas es un tópico escasamente explorado.

Nuestros resultados sugieren que los patrones de morfometría alar son importantes en el mantenimiento de territorios en los machos de *H. vulnerata*, lo cual es un estimador confiable de éxito reproductivo de los machos en Odonatos, pues a mayor número de días defendiendo un territorio, mayor es el número de cópulas que obtendrá el macho (Córdoba-Aguilar, 2002). Nuestros resultados no concuerdan con lo reportado en *H. americana* donde ni el tamaño del cuerpo, ni el tamaño del tórax (i.e. estimador de la musculatura de vuelo) están relacionados con la capacidad de los individuos para mantener un territorio (Serrano-Meneses *et al.*, 2007). Si bien nuestra estimación de musculatura torácica (i.e. tamaño del tórax) puede haber fallado en encontrar diferencias que se han reportado en otras especies de *Hetaerina* e incluso otros Calopterigidos, el resultado es consistente con análisis directos de masa muscular entre individuos de diferentes estrategias alternativas en *H. vulnerata* lo que sugiere que la variación en este rasgo es baja en

esta especie (Isarrarás-Hernández, datos no publicados).

Sin embargo, de manera consistente con lo reportado en otros estudios, las variaciones en la morfología y diseño alar si tienen fuerte efecto en el éxito territorial de *H. vulnerata*. En general encontramos que un mayor tamaño (i.e. área alar) de las alas con respecto al tamaño corporal, tiene un efecto positivo en el número de días que un individuo mantiene un territorio, lo cual podría ser resultado de una mejora en la eficiencia de vuelo de los individuos (Altshuler *et al.*, 2004). La mancha alar también resulta un rasgo relacionado positivamente con el éxito en la defensa territorial de los individuos, si bien algunos autores han sugerido que esto podría ser resultado de competencia entre machos (Córdoba-Aguilar & Cordero-Rivera, 2005), también puede relacionarse con el gasto energético, pues se ha visto en *H. vulnerata* que machos con mayor pigmentación alcanzan más rápido la temperatura necesaria para iniciar el vuelo a través de radiación solar con lo que reducen el gasto metabólico de producir el calor necesario para iniciar el vuelo (Pedraza-Hernández, 2010) y por lo tanto tendrán un mayor éxito en la defensa territorial, pues hacen un menor gasto de sus reservas energéticas. En ese mismo sentido, los mayores niveles de simetría tanto de las alas como de las manchas están relacionados positivamente con el éxito territorial de los machos, lo cual sugiere que como en otros casos en los que se ha evaluado, es un indicador de estrés ecológico durante el desarrollo dentro de las poblaciones, y al aumentar los niveles de estrés, aumentan los niveles de asimetría fluctuante alar, lo que podría estar reduciendo la capacidad de vuelo y por tanto la capacidad para mantener un territorio.

Los machos de la población de La Yerbabuena resultaron más capaces para mantener su territorio durante más tiempo con respecto de los machos de La Planta, esto es aparentemente resultado de una diferencia morfológica de los rasgos asociados al éxito territorial en los individuos de La Planta, como son tamaño de las alas y de la mancha alar y un mayor grado de simetría alar; esto a su vez puede ser resultado de diferencias en las presiones ecológicas entre las dos poblaciones, principalmente aquellas

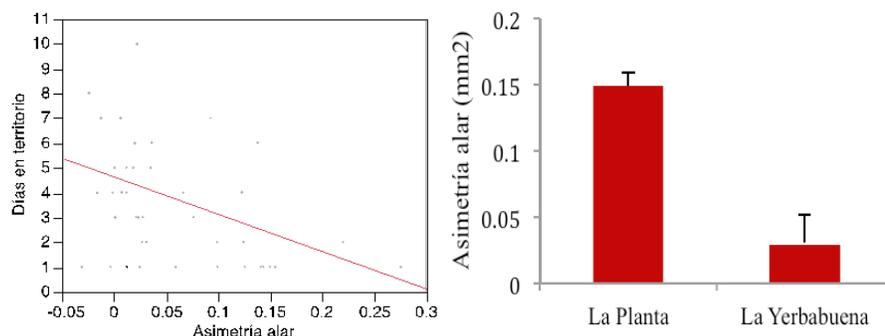


Figura 5. Efecto de los niveles de asimetría fluctuante alar en el éxito territorial de los machos de *Hetaerina vulnerata*. A) Relación entre la asimetría fluctuante alar y la capacidad de los machos de defender durante más tiempo un territorio. B) Niveles de asimetría fluctuante alar entre ambas poblaciones.

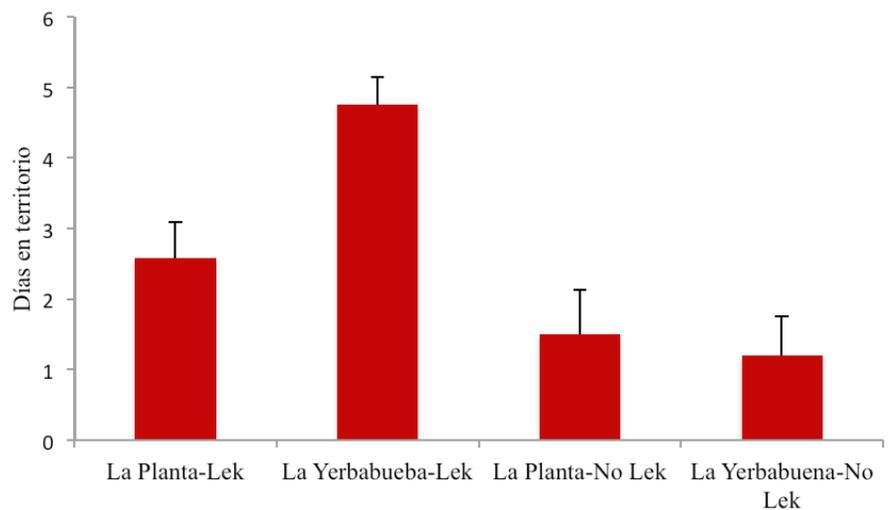


Figura 6. Diferencias en el éxito territorial de los machos de *Hetaerina vulnerata* entre estrategias y poblaciones.

de origen antropogénico, pues todos los estimadores de contaminación del agua (e.g. cantidad de sólidos disueltos, p.H.) son mayores en esta última población (Álvarez De la Torre, en prep), y podrían resultar en los patrones de mayor asimetría alar encontrados en esta población. Se ha demostrado que la asimetría también afecta el porcentaje de apareamiento de los machos (Zamora-Muñoz, 1999), por ésta razón sería importante evaluar las causas de la asimetría en La Planta, ya que podría dar pie a un estudio de conservación.

Un resultado innovador de este trabajo fue la variación interpoblacional en la forma y tamaño de las alas de los machos a diferentes altitudes, lo cual si bien es un resultado teóricamente esperado por los cambios en las características atmosféricas (e.g. densidad y viscosidad del aire) (Dudley R y Chai P, 1996), esto no había sido demostrado en insectos (Dillon et al. 2006). Sin embargo los resultados son acordes a lo encontrado en aves donde la variación alar es consecuencia de diferencias en altitud la cual ha sido observado en varias especies de colibríes, donde a mayor altitud, los individuos presentan alas más grandes y una mecánica de vuelo diferente, ya que debido a las condiciones de presión atmosférica y disposición de oxígeno en el ambiente una mayor área alar implica una disminución en el gasto energético (Altshuler et al., 2004). Entre las comunidades de La Planta y La Yerbabueba existe una diferencia altitudinal de 434m, lo cual representa la magnitud mínima necesaria para observar diferencias en la

morfología alar en el caso de los colibríes (Altshuler et al., 2004) y sugiere que las variaciones encontradas en los machos de la Yerbabueba son una adaptación para compensar una menor densidad del aire manteniendo la eficiencia de vuelo sin necesidad de aumentar el tamaño y la masa muscular ya que esto incrementaría los problemas de termorregulación dado las menores temperaturas que se encuentran a esta altitud (Dillon et al., 2006).

En ese sentido, la diferencia en el tamaño de la mancha alar entre las dos poblaciones (mayor en La Yerbabueba) podría simplemente ser resultado de una correlación entre el tamaño del ala y el de la mancha (alas más grandes presentan manchas de mayor tamaño). Sin embargo, es posible que la diferencia esté dada por distintas presiones ecológicas (al igual que la asimetría alar) como parasitismo (Contreras-Garduño et. al. 2008b) y/o factores abióticos. Al comparar ambos sitios de acuerdo al índice de calidad visual de Barbour (1999), las características de La Yerbabueba (i.e. sustrato epifaunal, alteraciones del canal, vegetación ribereña) estuvieron más acorde con el estado óptimo de conservación de un río con respecto de La Planta. Un mayor sustrato epifaunal y vegetación ribereña proporcionan mayor diversidad y cantidad de recursos para otros invertebrados, los cuales son la principal fuente de alimento de las larvas (Córdoba Aguilar y Cordero Rivera, 2005), y debido a que se tiene evidencia de que la calidad de la pigmentación es resultado de la calidad de la dieta que presentan los individuos en

los primeros estadios del desarrollo, esto podría estar afectando, en el caso de la Planta, la calidad de la pigmentación en los adultos.

El mayor éxito en términos de defensa territorial de los machos de lek de La Yerbabueba puede estar relacionado con la intensidad de color de la mancha, ya que no existen diferencias significativas en el tamaño de la mancha, ni de las alas con respecto de los individuos no-lek de esta misma localidad. Estudios recientes para la misma población, sugieren que los individuos agrupados en leks tienen una mayor reflectancia en las longitudes de onda del rojo, así como mayor absorbancia en general en todas las longitudes del espectro (Isarrarás-Hernández, en prep.). Esta mayor intensidad de pigmentación brinda a los individuos de lek ventajas directas en términos de termorregulación (Pedraza-Hernández, 2010), lo cual es un rasgo favorable si como se ha observado en la población de la Yerbabueba, las hembras receptivas de *H. vulnerata* prefieren buscar apareamientos en las zonas de los leks, que corresponden a los sitios con menor insolación y temperatura ambiental de todo el sitio (Castillo-Ayala, datos no publicados).

Por primera vez para este grupo tenemos datos que sugieren que las características morfológicas de las alas pueden determinar el éxito territorial de los machos en *Hetaerina* (e.g. tamaño, área, simetría). Como se ha demostrado en otras especies de *Hetaerina* existen una gran variedad de estrategias de apareamiento en las poblaciones (Raihani, 2008), dichas estrategias determinan el éxito reproductivo de los individuos, siendo en el caso de *H. vulnerata* la estrategia tipo lek más exitosa (i.e. mayor número de apareamientos, Castillo-Ayala, en prep.). Los resultados encontrados en la Planta en relación a la estrategia lek en comparación con la Yerbabueba pudieran estar sujetos al factor diferencial de la densidad de los machos, ya que una mayor densidad en la Planta sugieren una mayor competencia y potencialmente una mayor tasa de recambio de machos dentro de los leks y por consecuencia una menor permanencia territorial.

Por lo anterior, el estudio de las estrategias alternativas de apareamiento en *H. vulnerata*, así como las causas morfológicas y fisiológicas de dichas

estrategias, podrían ser un punto clave en estudios futuros de los patrones conductuales de la especie.

Agradecimientos

A los compañeros del Laboratorio de Ecología de la Conducta de la Facultad de Biología, UMSNH, por el apoyo durante las salidas de colecta y marcaje de individuos

AFOMIX por el apoyo al proyecto MICH-2009-C05-115748, y las becas de licenciatura otorgados a Yesenia Vega-Sánchez, Luisa Isarrarás-Hernández y Pedro Castillo-Ayala.

Referencias

- Althshuler L, Dudley R, McGuire J** (2004) Resolution of a paradox: hummingbird flight at high elevation does not come without a cost. *PNAS*. Vol. 101, No. 51; 17733
- Barbour MT, Gerritsen J, Snyder BD y Stribling JB** (1999) *Rapid Bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: periphyton benthic macroinvertebrates and fish*. Segunda edición. EPA 841-B-99-002. U.S. Environmental Protection Agency; Office on Water; Washington D.C.
- Booth DJ y Hixon MA** (1999) Food ration and condition affect early survival of the coral reef damselfish, *Stegastes partitus*. *Oecologia*. 121:364-368
- Cheney KL, Côté IM** (2003) The ultimate effect of being cleaned: does ectoparasite removal have reproductive consequences for damselfish clients?. *Behavioral Ecology*. 14:892-896
- Contreras-Garduño, Canales-Lazcano, Jiménez Cortés, Juárez-Valdez, Lanz-Mendoza, Córdoba-Aguilar** (2008a) Spatial and temporal population differences in male density and condition in american rubyspot, *Hetaerina Americana* (Insecta: Calopterygidae). *Ecol. Res.* 24, 1440-1703
- Córdoba-Aguilar** (2002) Wing pigmentation in territorial male damselflies, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. *Animal Behaviour*. 63, 759-766
- Córdoba-Aguilar A, 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, Raihani G, Serrano-Meneses MA, Contreras-Garduño J** (2009) The lek mating system of *Hetaerina* damselflies (Insecta: Calopterygidae). *Behaviour* 146: 189-207
- Dillon ME, Frazier MR, Dudley R** (2006) *Into thin air: physiology and evolution of alpine insects*. Integrative and Comparative Biology. Volume 46, Number , pp 49-61
- Dudley R, Chai P** (1996) Animal flight mechanics in physically variable gas mixtures. *The journal of Experimental Biology*; 199, 1881-1885
- Dwayne M** (1995) Effects of habitat geometry on territorial defence costs in a damselfish. *Animal behavior*. 49:1406-1408
- Figueira WF, Lyman SJ** (2006) Context-dependent risk tolerance of the bicolor damselfish: courtship in the presence of fish and egg predators. *Animal Behaviour*. 74:329-336
- Foster SA** (1985) Size-dependent territory defense by a damselfish. *Oecologia*. 67:499-505.
- Gutiérrez L** (1998) Habitat selection by recruits establishes local patterns of adult distribution in two species of damselfishes: *Stegastes dorsopunicans* and *S. planifrons*. *Oecologia*. 115:268-277
- Itzkowitz M, Haley M** (1999) Are males with more attractive resources more selective in their mate preferences? A test in a polygynous species. *Behavioral Ecology*. 10:366-371
- Johnson DW** (2008) Combined effects of condition and density on post-settlement survival and growth of a marine fish. *Oecologia*. 155:43-52
- Katzir G** (1981) Aggression by the damselfish *dascyllus aruanus* towards conspecifics and heterospecifics. *Animal behavior*. 29:835-841
- Leese JM, Snekser JL, Ganim A, Itzkowitz M** (2010) Assessment and decision-making in a Caribbean damselfish: nest-site quality influences prioritization of courtship and brood defence. *Biology letters*. 5:188-190
- Levin PL, Tolimieri N, Nicklin M, Sale PF** (2000) Integrating individual behavior and population ecology: the potential for habitat-dependent population regulation in a reef fish. *Behavioral Ecology*. 11:565-571
- McDougall PT, Kramer DL** (2007) Short-term behavioral consequences of territory relocation in a Caribbean damselfish, *Stegastes diencaeus*. *Behavioral Ecology*. 18:53-61
- Mendoza-Cuenca, Macías-Ordóñez** (2005) Foraging polymorphism in *Heliconius charitonia* (Lepidoptera: Nymphalidae): morphological constraints and behavioural compensation. *Journal of Tropical Ecology*. 21: 407-415
- Mendoza-Cuenca, Macías-Ordóñez** (2010) Female asynchrony may drive disruptive sexual selection on male mating phenotypes in a *Heliconius* butterfly? *Behavioral Ecology*. 21:144-152
- Nemeth RS** (1998) The effect of natural variation in substrate architecture on the survival of juvenile bicolor damselfish. *Oecologia*. 53:129-141
- Pedraza-Hernández** (2010) El efecto de las señales sexuales en la termorregulación y territorialidad en machos de *Hetaerina vulnerata* (Odonata)
- Rahiani G, Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A** (2008) Male mating tactics in the american rubyspot damselflies: territoriality, nonterritoriality and switching behaviour. *Animal Behaviour*. 75: 1851-1860
- Ramon ML, Nelson PA, De Martini E, Walsh WJ, Bernardi G** (2008) Phylogeography, historical demography, and the role of post-settlement ecology in two Hawaiian damselfish species. *Marine Biology*. 153:1207-1217
- Robertson DR** (1995) Competitive ability and the potential for lotteries among territorial reef fishes. *Oecologia*. 103:180-190
- Ruttenberg B, Haupt AJ** (2005) Patterns, causes and consequences of regional variation in the ecology and life history of a reef fish. *Oecologia*. 145:394-403
- Santangelo N, Itzkowitz M, Richter M, Haley MP** (2002) Resource attractiveness of the male beaugregory damselfish and his decision to court or defend. *Behavioral Ecology*. 13:676-681
- Serrano-Meneses, Córdoba-Aguilar, Mendez, Layen, Székely** (2007) Sexual size dimorphism in the american rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. *Animal Behaviour*. 73, 987-997
- Snekser JL, Leese J, Ganim A, Itzkowitz M** (2008) Caribbean damselfish with varying territory quality: correlated behaviors but not a syndrome. *Behavioral Ecology*. 20:124-130
- Zamora-Muñoz, Soler** (1999) Asimetría y selección sexual en insectos. *Bol. S.E.A. No. 26: 703-712*