

Efecto del parasitismo por ácaros acuáticos en la adecuación de *Argia* sp. (Odonata: Coenagrionidae)

Ahmed López Salmerón y Luis Mendoza-Cuenca

Resumen

En las últimas tres décadas ha ocurrido un profuso interés en la investigación teórica y empírica de la selección sexual, mostrando que ésta es muy común en la naturaleza. En especies de libélulas como *Argia* sp. (Odonata: Coenagrionidae), en las que los machos no realizan ningún cortejo precopulatorio y existe una gran frecuencia de acoso sexual por parte de los machos, se esperaría que las hembras utilizarán otros rasgos para discriminar entre machos. Se utilizó un método de marcaje captura-recaptura y observaciones conductuales, para evaluar si en una población de *Argia* sp. con altos niveles de parasitismo por ácaros acuáticos, el ataque por ácaros afecta la sobrevivencia de los individuos y si los niveles de parasitismo podrían ser utilizados por las hembras para discriminar entre los machos. Nuestros resultados muestran que los ácaros parasitan con mayor intensidad a los machos, a pesar de que las hembras son más grandes y podrían alojar un mayor número de ácaros. El parasitismo por ácaros acuáticos afecta ambos componentes de adecuación al reducir tanto la sobrevivencia de los individuos en ambos sexos, como el éxito de apareamiento de los machos, siendo los machos más grandes los individuos menos parasitados, los que sobreviven más y los que obtienen un mayor número de apareamientos. Lo anterior sugiere que las hembras podrían utilizar el tamaño de los machos como un indicador de su capacidad para resistir el ataque por parásitos.

Palabras clave: Ácaros acuáticos, *Argia*, Éxito de apareamiento, Parasitismo, Selección Sexual.

Abstract

In the late three decades a deep interest in theoretical and empirical knowledge of sexual selection, have showed that it is common in nature. In dragonfly species such as *Argia* sp. (Odonata: Coenagrionidae), where males did not perform any precopulatory display and the sexual harassment to females occurs very frequently, we would expect that females use traits to discriminate between males. We evaluated, using capture-recapture marking and through behavioral observations, if mites attack affects individual survival of *Argia* sp. from one population with high levels of parasitism by aquatic mites, and also if parasitism levels could be used by females to discriminate among males. Our results showed that mites attack males with higher intensity, despite females are bigger and could potentially house a higher number of mites. Parasitism by aquatic mites reduces both individual survival of males and females and male's mating success, and bigger males are less attacked, have a higher survival and obtain higher numbers of matings. These results suggest that females could use male size as an indicator to their capacity to resist the attack from mites.

Key words: *Aquatic Mites, Argia, Mating Success, Parasitism, Sexual Selection.*

Introducción

De acuerdo con Fincke (1997), el conocimiento actual de la Teoría de la Selección Sexual aplicada a los sistemas de apareamiento de Odonata ha tenido poco énfasis en la oportunidad de que la selección sexual actúe antes de la copula, particularmente con respecto a la elección femenina. A diferencia de muchas otras especies de libélulas (e.g. la familia Calopterygidae), la gran mayoría de las especies de la familia Coenagrionidae no son territoriales, y los machos no realizan conductas de cortejo precopulatorio y aparentemente todos los machos acosan permanentemente a las hembras intentando recurrentemente copular con las hembras "capturándolas" mientras se encuentran posadas en el substrato. La ausencia de cortejo y el gran acoso disminuye la variación en el éxito copulatorio entre los machos de una población como ocurre en *Ischnura gemina* (Sherratt y Forbes, 2001). La ausencia de cortejo y la escasa varianza en el éxito de apareamiento de los machos, sustenta la propuesta por Conrad y Pritchard (1992), en el sentido que la selección sexual vía elección femenina es una

fuerza evolutiva poco importante en la evolución de los sistemas de apareamiento en un amplio número de especies de libélulas del suborden Zygoptera, particularmente en aquellas especies en las cuales los machos no defienden territorios o no realizan despliegues de cortejo.

Sin embargo, las hembras de la familia Coenagrionidae pueden a menudo resistir exitosamente estos intentos de cópula "forzada", al volar o esquivar a los machos antes de que se realice el contacto, o negándose a establecer la cópula en aquellos casos en que el macho logra sujetarla y establecer el "tandem" (Sherratt y Forbes, 2001; Gavrillets *et al.*, 2000). Lo anterior sugiere, que a pesar de la ausencia de cortejo observado en este grupo de libélulas, las hembras aún pueden ejercer un cierto grado de elección femenina al modificar selectivamente su resistencia cuando son sujetadas por diferentes machos (Sherratt y Forbes, 2001). Adicionalmente, las hembras también podrían presentar una elección críptica de pareja, seleccionando activamente el esperma a usar para la fecundación después de la cópula (Sherratt

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

y Forbes, 2001).

Algunas ideas en la ecología evolutiva han sugerido que rasgos sexuales (e.g. color) transmiten la información sobre la habilidad de resistencia a patógenos a sus conespecíficos. (Hamilton y Zuk, 1982), es decir, se propone que la acción de parásitos puede ser un fuerte agente selectivo (Córdoba-Aguilar *et al.*, 2003). Varias fuentes de evidencia han documentado que aquellos machos cuyos rasgos sexuales son más elaborados también son más resistentes a los parásitos (Siva-Jothy, 2000). La naturaleza de esta relación está basada aparentemente en el hecho de que el mantenimiento y funcionamiento del sistema inmune es costoso y que los recursos necesarios para este sistema son comprometidos con la producción de rasgos sexualmente seleccionados (Hamilton y Zuk, 1982).

Los factores que crean las diferencias en el nivel de parasitismo (i.e. intensidad, carga, o prevalencia), pueden convertirse en el factor determinante que genera la presión selectiva. Dentro de las especies, la reducción de la capacidad del macho para resistir la enfermedad también debería disminuir su capacidad de producir los costosos ornamentos sexuales preferido por las hembras. Por lo tanto, los machos con mayor carga de parásitos serán menos llamativos (Hamilton y Zuk, 1982). Que tan capaz es el individuo de hacer frente a los patógenos determinará la intensidad de su “anuncio” a las hembras en aquellas especies en las cuales el macho corteja antes de la cópula (por ejemplo en *Calopteryx* sp., Córdoba-Aguilar, 2002).

Un importante agente patógeno encontrado comúnmente en odonatos de las familias Coenagrionidae y Lestidae, y libélulas de Libellulidae, son los ácaros acuáticos de la familia Arrenuridae, que incluye al sub-genero *Arrenurus* (Prostigmata: Arrenuridae) (Forbes y Robb, 2005). El ciclo de vida de los ácaros *Arrenurus* inicia con la oviposición en el agua por parte de las hembras ya sea en sustrato rocoso o en vegetación (Proctor y Harvey, 1998). De los huevos, eclosiona una larva nadadora, que busca activamente las larvas de odonatos de último o penúltimo estadio (instar), y se sujetan a estas sin parasitarlas (Forbes y Robb, 2005). Terminado el desarrollo larvario, la larva de odonato sale del agua a terminar su desarrollo, inicia la metamorfosis y cuando esta termina e inicia la emergencia del adulto, las larvas de ácaros que habían permanecido sujetas al exoesqueleto, abandonan la muda, se desplazan y sujetan al imago recién formado usualmente en la región ventral del tórax o abdomen y ocasionalmente en la base de las alas, e inician su periodo como parásitos de su hospedero (Proctor y Harvey, 1998; Forbes y Robb, 2005). Una vez sobre el adulto, la larva del ácaro perfora el exoesqueleto y secretan un tubo alimentador formado de mucopolisacárido, mediante el cual se alimentan de la hemolinfa y de tejidos disueltos de su hospedero por un periodo que puede comprender de unos pocos días a varios meses dependiendo del taxón (Proctor y Harvey, 1998). Por ejemplo el acaro *Arrenurus planus* (Prostigmata: Arrenuridae) aumenta hasta 140 veces su volumen original, mientras otras especies solo aumentan de cinco a 35 veces (Yourth *et al.*, 2002). Al terminar su crecimiento, termina su etapa de parasitismo, se sueltan del hospedero cuando esta cerca o sobre el agua, donde terminan su desarrollo pasando por dos estadios ninfales mayormente sésiles (Proctor y Harvey, 1998), en los cuales son depredadores activos (Forbes y Robb, 2005), y

finalmente al alcanzar la madurez sexual se convierten en adultos depredadores de vida libre y completan su ciclo de vida (Proctor y Harvey, 1998).

La mayoría de los ácaros de un hospedero se desprenden simultáneamente, aun así usualmente una libélula tendrá ácaros y cicatrices provocadas por los tubos alimentadores, dejando claro que existió parasitismo (Yourth *et al.*, 2002). La mayor parte de los ácaros se desprenden una o pocas semanas después de que el hospedero madura dependiendo de la especie (Andrés y Cordero, 1998). En el caso de *Arrenurus planus*, se ha observado que pequeños incrementos en la abundancia larval al inicio de la temporada (cuando los ácaros empiezan su eclosión) son seguidos por un largo declive temporal (Yourth *et al.*, 2002). Algunos individuos son capaces de resistir el parasitismo por ácaros a través de encapsulación melanótica de los tubos alimentadores mientras estos se forman, lo que mata a los ácaros (Forbes y Robb, 2005). Lo anterior ocurre aparentemente en un periodo muy corto al inicio de la vida adulta del hospedero, ya que ningún ácaro se ha reportado que haya aumentado de tamaño y luego haya muerto (Yourth *et al.*, 2002).

Diversos trabajos han mostrado que los ácaros acuáticos pueden reducir el éxito reproductivo de vida de hospederos en tres maneras diferentes: Primero, drenando cantidades considerables de fluidos corporales del hospedero, lo cual reduce la sobrevivencia del individuo (Forbes y Robb, 2005). Segundo, los ácaros acuáticos reducen el éxito reproductivo sin afectar realmente la sobrevivencia mediante la reducción de la habilidad competitiva del macho, modificando las capacidades y/o habilidad de vuelo de sus hospederos y alteran la conducta de vuelo (Forbes *et al.*, 2004). Tercero, el parasitismo por ácaros podría reducir el éxito reproductivo de los machos si está relacionado positivamente con su sobrevivencia, o si las hembras pueden evaluar la intensidad del parasitismo que sufren los machos.

Los efectos del parasitismo por ácaros acuáticos han mostrado ser contrastantes, por ejemplo, Braune y Rolff (2001) mostraron que en condiciones controladas, el parasitismo por ácaros acuáticos incrementa la mortalidad de los hospederos de ambos sexos, aunque el impacto es mayor en las hembras. Sin embargo, Andrés y Cordero (1998) encontraron que si bien el parasitismo por ácaros acuáticos no reduce la sobrevivencia de los individuos en *Ceragrion tenellum*, sus datos en 2 años consecutivos (1995 y 1996), sugieren que el efecto del parasitismo en el éxito de apareamiento de machos depende de las condiciones ambientales. Estos autores encuentran que en 1995 los ácaros redujeron la probabilidad de copula en 25% para los machos altamente parasitados comparando con los ligeramente parasitados, pero al considerar solo los machos parasitados, los machos ligeramente parasitados copularon más veces que los altamente parasitados, aun si estos últimos sobrevivían por mas tiempo, sin embargo, un año después, no se observó un efecto significativo en el éxito reproductivo de machos.

Rolff (1999) concluyo que las hembras de *Coenagrion puella* y *Enallagma ebrium* que sufren de infestación de ácaros acuáticos pierden adecuación de dos maneras: una mayor mortalidad juvenil como un resultado directo de los parásitos y un decremento del tamaño de las puestas de huevos. Para contrarrestar estos efectos mediados por parásitos, las hembras de *C. puella* parecen

producir descendencia más grande con un mayor velocidad de crecimiento que probablemente tendrá una probabilidad mayor de sobrevivencia.

Las conductas de dispersión también pueden ser afectadas por el parasitismo por ácaros acuáticos, Conrad *et al.* (2002), encontraron que contrariamente a lo esperado los machos parasitados de *Coenagrion puella* son más propensos a dispersarse en comparación con los machos no parasitados. Reinhardt (1996, citado en Conrad *et al.*, 2002) encontró que el parasitismo por ácaros en *Nehalennia speciosa* reduce las distancias de vuelo del hospedero, pero Forbes (1991, citado en Conrad *et al.*, 2002) encontró que los machos parasitados de *Enallagma ebrium* (Hagen) permanecen menos tiempo cerca el agua debido a los requerimientos energéticos extras impuestas por los ácaros.

A pesar de la evidencia anterior, los impactos negativos de los ácaros en sus hospederos, no son consistentes (Forbes *et al.*, 2004), diversos estudios han fallado en detectar efectos significativas de la abundancia de parásitos en relación con el sexo del hospedero, el tamaño de la cabeza, o la especie del hospedero (Rolf, 2000). Por lo tanto en el presente trabajo se evalúa si en una población de Odonatos de *Argia sp.* (Odonata: Coenagrionidae), el parasitismo por ácaros acuáticos del género *Arrenurus*, que permanecen sujetos externamente al tórax de los individuos, afecta negativamente su adecuación y sobrevivencia de machos y hembras, pero principalmente si el nivel de parasitismo (i.e. número de ácaros), puede ser evaluado por las hembras y les permite modificar sus preferencias de apareamiento, afectando el éxito reproductivo de los machos.

Materiales y Métodos

Área de estudio

La localidad de estudio se localiza aproximadamente a 15 Km. de Morelia pasando el poblado de San Miguel del Monte y con rumbo a Ichaqueo, sobre el Arroyo San Miguel del Monte. Se encuentra localizado entre los 19° 36' 26'' N y 101° 07' 21'' O, con una altitud de 2,225 msnm y la vegetación dominante es Bosque de Pino-encino.

Especie de estudio

El género *Argia* es de los más numerosos dentro de la familia Coenagrionidae con 41 especies descritas para México con una distribución muy amplia (Westfall y Tennessen, 1996), de las cuáles 17 especies han sido descritas para Michoacán (Paulson y González-Soriano, 1994). Una de las características principales del género *Argia* es que usualmente se le encuentra en áreas perturbadas, en sitios soleados con poca cobertura de dosel; en general los machos están cerca de estanques y de flujos de agua de corriente lenta (Stehr, 1996), mientras que las hembras están frecuentemente en áreas abiertas en terreno elevado cercano a estos sitios (Esquivel, 1997). Son organismos hemimetábolos en los que sus ninfas o náyades habitan una gran variedad de cuerpos de agua dulce (Escoto *et al.*, 2006). Son depredadores en todas las etapas de su vida. Las ninfas o náyades se alimentan indiscriminadamente de cualquier organismo más pequeño que ellas, incluyendo otros insectos, peces pequeños y renacuajos, y al igual que de adultos su dieta es muy variada (insectos, arañas,

otras libélulas, entre otros) (Forbes *et al.*, 2004).

Colecta de datos

El trabajo de campo se realizó de mayo a noviembre del 2008, a lo largo de 500 m, a la orilla del arroyo San Miguel del Monte se hicieron visitas cada 2 días con excepción de los días con lluvias o vientos fuertes ya que estos insectos son muy sensibles a las condiciones ambientales extremas y entran en inactividad total (Svensson *et al.*, 2004). En cada día, el muestreo se realizó durante los periodos de máxima actividad de este género de Odonatos (9:30 a 16:00 h), y durante estas visitas mediante una red entomológica se capturó a todos los individuos (machos y hembras) de *Argia sp.* (González-Soriano, com. pers.), que se encontraron en el área de estudio. De cada individuo capturado se registró la fecha de captura, así como el sexo y diversos estimadores de tamaño (i.e. Longitud y ancho de tórax, longitud y ancho de ala) utilizando un Vernier con una precisión de 0.05 mm, con esos datos calculamos el volumen del tórax como $((4/3) \cdot 3.14 \cdot (\text{Alt. Torax}/2) \cdot (\text{Alt. Torax}/2) \cdot (\text{Lon. Torax}/2))$, tal y como se a utilizado en otros insectos (Moya-Laraño *et al.*, 2008). Se registró la intensidad de parasitismo de cada individuo utilizando una lupa de mano, anotando el número de ácaros presentes en los individuos parasitados (**Figura 1**), así como el número de cicatrices de tubos de alimentación (como estimador del nivel total de parasitismo al que estuvo sujeto el individuo). Después de registrar dicha información cada individuo capturado se le marco con un número consecutivo en la parte distal del ala delantera derecha utilizando un marcador indeleble para identificarlos posteriormente sin necesidad de recapturarlos. El conteo de parásitos se llevo a cabo con la ayuda de una lupa de mano. Simultáneamente al marcaje de individuos, se realizaron observaciones conductuales cada tercer día con el objetivo de determinar el número de cópulas de cada individuo, a fin de establecer si hay una relación entre los niveles de parasitismo por ácaros y el éxito de apareamiento de los machos. Además se registro la presencia/ausencia de cada individuo marcado, tomando en cuenta que la ausencia puede ser por la muerte del individuo, su migración a otra zona de oviposición, o por un tiempo de colecta limitado. Este registro se hizo a fin de utilizarlo como un estimador de sobrevivencia y si este se relaciona con los niveles de parasitismo. Para estimar las diferencias en la intensidad de parasitismo entre los sexos, su relación con el tamaño de los individuos y su efecto en la adecuación de los individuos utilizamos el programa JMP (versión 7).

Resultados

Durante los 3 meses de colecta, se capturaron y marcaron 309 individuos (218 machos y 91 hembras), de los cuales 59.2% presentaron parasitismo por ácaros acuáticos (43.57% machos, 32.9% hembras). Un ANOVA de una vía mostró que existen diferencias significativas en la intensidad de parasitismo entre los sexos ($F = 7.61$, g.l. = 1, $p = 0.006$), encontramos que los machos presentan un número mayor de ácaros (Media = 7 ácaros, mínimo = 0, máximo = 144), en comparación con las hembras (Media = 2.17, mínimo = 0, máximo = 70).

De igual manera, se realizo un ANOVA de dos vías para evaluar si existen variaciones en los niveles de parasitismo a lo largo



Figura 1. Parasitismo por ácaros en individuos de *Argia* sp.

del muestreo y entre sexos, mostró diferencias significativas ($F = 2.2093$, g.l. = 11, $p = 0.0140$, **Figura 2**). El análisis a posteriori de Tukey-Kramer ($\alpha = 0.05$) mostró que el mayor promedio de parasitismo se encontraron en los machos los primeros días de junio y los menores niveles en hembras a principios de julio.

Considerando que la intensidad del parasitismo puede estar relacionada tanto con el área disponible para parasitar (i.e. volumen del tórax), como con el tamaño del individuo (i.e. largo del ala), realizamos un análisis de regresión lineal el cual mostró que existe una correlación significativa y positiva entre ambas variables ($F = 433.7055$, $r^2 = 0.6234$, $p < 0.0001$, **Figura 3a**). Un MANOVA considerando como variable independiente el sexo del individuo y como variables dependientes el volumen del tórax y la longitud del ala, mostró que no existen diferencias

significativas entre los sexos para la primera ($F = 2.1316$, g.l. = 1, $p = 0.1455$ **Figura 3**), sin embargo, si mostró diferencias significativas con el tamaño del ala ($F = 18.3335$, g.l. = 1, $p = 0.0001$, **Figura 3b**), siendo las hembras las que presentan las alas más largas.

Al comparar con una ANOVA la intensidad de parasitismo entre ambos sexos encontramos que los machos presentan un número significativamente mayor de parásitos que las hembras ($F = 7.61$, g.l. = 1, $p = 0.006$, **Figura 4a**). Un análisis de regresión lineal mostró que existe una correlación significativa y negativa, entre el volumen del tórax y la intensidad de parasitismo ($F = 15.1361$, $r^2 = 0.0546$, $p = 0.0001$). Para evaluar el efecto del tamaño de los machos con respecto a su rango de parasitismo (0-25% ($n = 289$), 26-50% ($n = 10$), 51-75%, ($n = 7$) 76-100%, ($n = 3$)), un ANOVA de una vía mostró diferencias significativas ($F = 3.1607$, g.l. = 3, $p = 0.025$, **Figura 4b**), y el análisis *post-hoc* de Tukey-Kramer mostró que los individuos mas grandes menor porcentaje de parasitismo. Considerando unicamente a los individuos dentro del rango con menor parasitismo (0-25%) un ANOVA de una vía mostro que consistencia con el resultado anterior siendo los individuos mas grandes los menos parasitados ($F = 24.6555$, g.l. = 1, $p = 0.0001$).

Al evaluar el efecto de la intensidad de parasitismo en la adecuación de los individuos, un análisis de ji-cuadrada para evaluar el éxito de apareamiento (i.e. número de copulas) de machos que en cada rango de parasitismo mostro diferencias significativas ($\chi^2 = 185.43$, g.l. = 3, $p < 0.001$, **Figura 5a**), siendo los machos menos parasitados los que obtuvieron una mayor frecuencia de cópulas y de igual manera esto ocurrió en el caso de las hembras ($\chi^2 = 208.1$, g.l. = 3, $p < 0.001$). Se realizó también un análisis de ji-cuadrada para evaluar la sobrevivencia

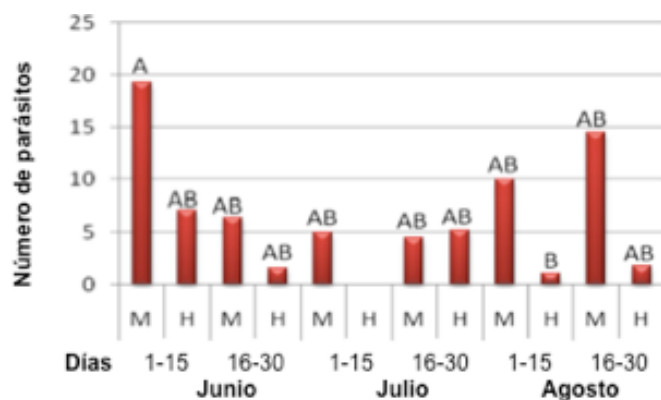


Figura 2. Número promedio de ácaros acuáticos encontrados en individuos de *Argia* sp. Los datos se muestran dividido por periodos de 2 semanas (M = macho, H = hembra). Letras diferentes indican diferencias significativas entre sexos y periodos.

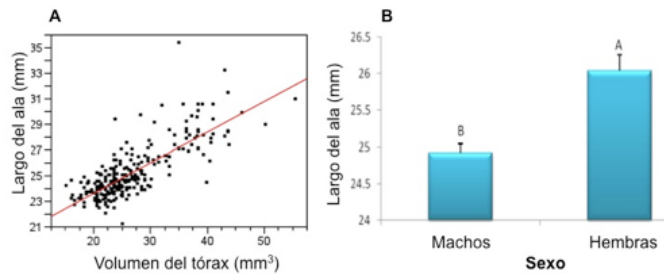


Figura 3. Relación entre las variables morfológicas y el sexo de *Argia* sp. (A) Regresión lineal entre longitud de ala y volumen de tórax. (B) Tamaño de los individuos de ambos sexos (letras diferentes indican diferencias significativas).

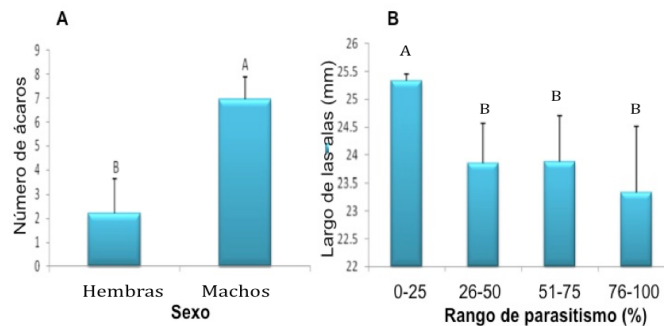


Figura 4. Intensidad del parasitismo en relación al sexo (A) y al tamaño de los individuos (B) de *Argia* sp. Letras diferentes indican diferencias significativas entre sexos y rangos de parasitismo.

de Machos y Hembras (i.e. número de días observados en el área después del marcaje), encada rango de parasitismo, el cuál mostró diferencias significativas tanto para machos ($\chi^2 = 2,192.5$, g.l. = 3, $p < 0.001$, **Figura 5b**), y hembras ($\chi^2 = 339$, g.l. = 3, $p < 0.001$).

Un análisis de regresión lineal para estudiar la relación entre la Sobrevivencia y el Volumen de Tórax, mostró de manera significativa que los individuos más grandes sobreviven más ($F = 11.0535$, $r^2 = 0.1937$, $p = 0.0017$, **Figura 6**), y de igual forma, existe una correlación positiva y significativa entre el éxito de apareamiento y la sobrevivencia ($F = 45.4747$, $r^2 = 0.2798$, $p = <.0001$), mostrando que los individuos que mas sobreviven tienen un mayor índice de copulas. Sin embargo, al analizar si dentro del rango donde están la mayor parte del parasitismo (0-25%), se mantienen estas correlaciones, encontramos que a pesar que los individuos no parasitados (0%) son más grandes que los parasitados (1-25%), no existe correlación entre la sobrevivencia con la intensidad de parasitismo ($F = 0.5946$, g.l. = 1, $p = 0.4446$), ni tampoco entre el éxito de apareamiento y la intensidad de parasitismo ($F = 0.9809$, g.l. = 1, $p = 0.3241$).

Discusión.

La selección sexual definida como el éxito diferencial entre los individuos en su éxito por conseguir parejas (Darwin, 1871), es una teoría profusamente estudiada y con amplio sustento teórico y empírico. En la mayoría de las especies las hembras usan el cortejo pre-copulatorio, así como la cópula y el cortejo post-copulatorio para evaluar la calidad del macho (Eberhard,

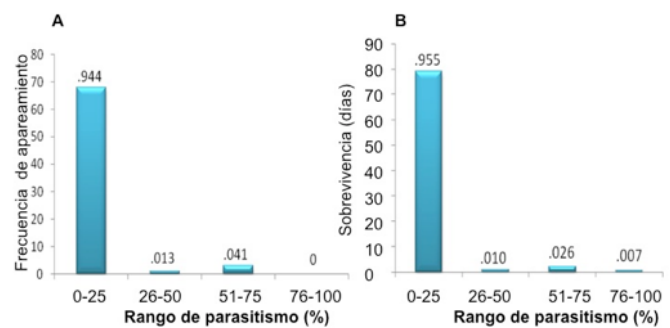


Figura 5. Efecto del parasitismo por ácaros acuáticos en el éxito de apareamiento (A) y la sobrevivencia (B), de los individuos de *Argia* sp. Sobre las barras se indica la frecuencia de ocurrencia de parasitismo dentro de ambos estimadores de adecuación con respecto al total.

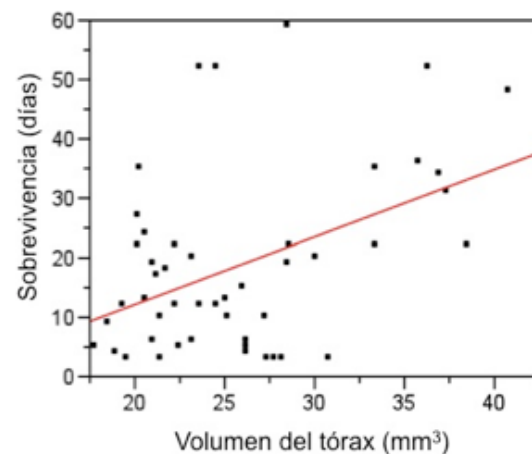


Figura 6. Relación entre la sobrevivencia y el tamaño del individuo en *Argia* sp.

1996). Sin embargo, en especies que no presentan cortejo precopulatorio, las hembras tendrían que utilizar otras señales para determinar la calidad de sus parejas sexuales, en ese sentido Hamilton y Zuk (1982) proponen que la resistencia a parásitos estimada a partir de la intensidad de sus caracteres sexuales son indicadores honestos de la calidad genética de los individuos y pueden ser utilizados por las hembras para discriminar entre sus potenciales parejas sexuales.

Los machos de la especie *Argia* sp. no muestran ningún tipo de cortejo, ni existe evidencia de que alguna señal sexual (i.e. el color, feromonas, sonidos) de los individuos tenga algún efecto sobre las decisiones de apareamiento de las hembras. Sin embargo, en algunas poblaciones los machos presentan parasitismo por ácaros acuáticos, que se sujetan externamente a su tórax, por lo que la intensidad de parasitismo podría ser fácilmente evaluado por las hembras y modificar sus decisiones de apareamiento.

Nuestros resultados respecto a los mayores porcentajes y niveles de parasitismo encontrados en *Argia* sp. muestran por primera vez en Odonatos que el ataque de ácaros acuáticos puede ser diferencial entre los sexos (Rolff, 2000). En ese sentido, encontrar que los machos son más atacados que las hembras a pesar de ser más pequeños que las hembras y por lo tanto tener una menor superficie potencial de parasitismo, sugiere que estos patrones son resultado de preferencias de parasitismo por

parte de los ácaros, posiblemente resultado de que individuos mas grandes esten en mejor condición y podrían resistir el parasitismo mas eficientemente. Este mismo patrón se encuentra al interior de cada sexo, en el sentido de que los individuos más pequeños presentan mayor intensidad de parasitismo, y debido a que los ácaros empiezan a parasitar hasta el estadio adulto de los individuos, es poco probable que el tamaño pequeño sea resultado del ataque por ácaros acuáticos. Dichas preferencias puede ser resultado de variaciones en la calidad de los machos con respecto a las hembras, a diferencias en la distribución de hembras y machos durante el estadio larvario, o como lo han mostrado otros estudios a diferencias en los patrones de dispersión de los individuos parasitados. Por el lado de la relación negativa entre el parasitismo y el tamaño de los individuos, esto podría ser resultado de una mayor capacidad de los individuos más grandes para defenderse del ataque de los ácaros.

En un estudio hecho por Yourth *et al* (2002) se encontró que el tiempo de temporada es más importante que las medidas de asimetría fluctuante (AF) y del tamaño del hospedero para determinar la probabilidad y el grado de las respuestas inmunes. Al analizarse los datos temporales con respecto al parasitismo por ácaros en este estudio, encontramos que los mayores niveles de parasitismo por ácaros se presenta en principios del mes de junio en machos y el nivel más bajo se presenta en principios de agosto en hembras, mientras que en finales de agosto vuelve a repuntar el nivel en machos. Estas fluctuaciones probablemente se deban a variaciones en la emergencia de la libélula y no tanto del acaro, ya que como menciona Rolff (2000), la abundancia de ácaros se sincroniza con el patrón de emergencia del hospedero. Esto es más fuerte en sistemas con dos especies hospederas. De tal manera que es más probable que el acaro ajuste su ciclo de emergencia al de su hospedero, y no que modifique el ciclo de su hospedero para ajustarse al del acaro.

La evidencia respecto al efecto negativo del parasitismo en la sobrevivencia de los individuos de *Argia* sp. es consistente con los resultados de Braune y Rolff (2001) en el Coenagrionido *Coenagrion puella* el sentido de que ambos sexos mostraron una disminución significativa de su sobrevivencia correlacionada con la carga de ácaros, y además, ellos sugieren que el impacto por parásitos es más fuerte en las hembras que en los machos, lo cual indica que el efecto del parasitismo y las diferentes respuestas por los sexos son fuertemente dependientes de las condiciones ambientales.

Las conductas de vuelo también pueden ser afectadas debido al parasitismo por ácaros acuáticos, efectivamente Conrad *et al.* (2002), encontraron que los machos de *Coenagrion puella* que están parasitados son más propensos a dispersarse en comparación con los machos no parasitados, resultado el cual también se observo en este estudio. Una posibilidad es que el incremento de las demandas energéticas en machos que resulten del parasitismo requieren una mayor actividad de forrajeo y esto se traduce en más oportunidades de volar entre estanques o sitios de encuentro (Conrad *et al.*, 2002), y también que la carga extra que representan para el vuelo los parásitos reduzcan la eficiencia de captura de presas por parte de los machos.

Sin embargo, el resultado más importante del presente trabajo es la reducción del éxito de apareamiento de los machos

conforme se incrementa el nivel de parasitismo por ácaros acuáticos en el género *Argia*. Esto es consistente con los trabajos de Andrés y Cordero (1998), encontraron resultados similares en *Ceragrion tenellum* encontrando que la probabilidad de copula de los machos se reducía en un 25% en los machos altamente parasitados, aunque este resultado no fue consistente entre años, y tampoco se consideraron en el análisis a los machos no parasitados. También Banks y Thompson (1985) encontraron una relación positiva y significativa tanto entre la sobrevivencia de los individuos y el número de cópulas, como entre sobrevivencia y tamaño de los machos, lo cual podría explicar los patrones de éxito de apareamiento en el sentido que los machos que viven más, tienen más probabilidades de encontrarse con hembras receptivas y por lo tanto obtener más apareamientos, por lo que la variación en el éxito reproductivo de machos no es ni evidencia para la selección sexual, ni una medida de su intensidad (Banks y Thompson, 1985), y que los factores como el clima (Banks y Thompson, 1987) y el periodo de la temporada y emergencia del individuo (Yourth *et al.*, 2002) pueden ser más importantes en estos estudios.

No obstante, los efectos del tamaño reportados por Banks y Thompson son muy débiles, el único efecto del tamaño en general en el éxito reproductivo es que los machos en ambos extremos de la distribución del tamaño, son más propensos a fallar en copular. De igual manera, nuestros resultados considerando solo los machos dentro del rango menos parasitado (0-25%) muestran que los individuos más grandes no presentan parasitismo, pero no se encuentran diferencias entre la intensidad de parasitismo con la sobrevivencia ni con el numero de copulas. Si partimos del hecho de que *Argia* no presenta ningún tipo de cortejo, y por lo tanto todos los machos podrían tener la misma probabilidad de copular, podemos suponer que si los efectos observados en este estudio fuesen mediados por el tamaño del individuo esperaríamos que los individuos no parasitados al ser los más grandes, tuvieran diferencias significativas aun con los ligeramente parasitados, lo cual no ocurre. Por lo que nuestros resultados sugieren que a pesar de la ausencia de cortejo precopulatorio mostrado por los machos de *Argia* sp. las hembras son capaces de discriminar entre los machos y prefieren aparearse con los machos con menores niveles de ataque de parásitos o los de mayor tamaño.

Agradecimientos

Los autores quieren agradecer el apoyo económico para el trabajo de campo y la beca de tesis otorgada a A. López, durante la realización del presente estudio por parte del Macroproyecto “Manejo de Ecosistemas y Desarrollo Humano”, Universidad Nacional Autónoma de México SDEI-PTID-02

Referencias.

- Andrés, J. A. y A. Cordero (1998). Effects of water mites on the damselfly *Ceragrion tenellum*. *Ecological Entomology* 23: 103-109
- Andrés, J. A. y A. Cordero (2000). Copulation duration and fertilization success in a damselfly: an example of cryptic female choice? *Animal Behaviour* 59: 695-703
- Banks, M. J. y D.J. Thompson (1985). Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Animal Behaviour*, 33: 1175-1183
- Banks, M. J. y D.J. Thompson (1987). Lifetime reproductive success of

- females of the damselfly *Coenagrion puella*. *Journal of Animal Ecology* 56: 815-832
- Braune, P.** y J. Rolff (2001). Parasitism and survival in a damselfly: does host sex matters? *Proceedings of the Royal Society of London*, B 268: 1133-1137.
- Conrad, K.F.** y G. Pritchard (1992). An ecological classification of odonate mating systems: the relative influence of natural, inter and intra-sexual selection on males. *Biological Journal of the Linnean Society* 45: 255-269
- Conrad, K.F.**, K.H. Willson, K. Whitfield, I.F. Harvey, C. J. Thomas y T. N. Sherratt (2002). Characteristics of dispersing *Ischnura elegans* and *Coenagrion puella* (Odonata): age, sex, size, morph and ectoparasitism. *Ecography* 25: 439-445
- Contreras-Garduño, J.**, J. Canales-Lazcano y A. Córdoba-Aguilar (2006). Wing pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in males of the rubyspot damselfly, *Hetaerina Americana*. *Ethological Society*. 24: 165-173
- Córdoba-Aguilar, A.** (1999). Male copulatory sensory stimulation induces female ejection of rival sperm in a damselfly. *Proceedings of the Royal Society of London*, B 266: 779-784
- Córdoba-Aguilar, A.** (2002). Wing pigmentation in territorial male damselflies, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. *Animal Behaviour* 63:759-766
- Córdoba-Aguilar, A.**, J.C. Salamanca-Ocaña y M. López. (2003). Female reproductive decisions and parasite burden in a calopterygid damselfly (Insecta: Odonata). *Animal Behaviour* 66: 81-87
- Eberhard, W.G.** (1996). *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press. 498 p.
- Escoto, R. J.**, A. Escoto y L. Delgado. (2006). Odonata de los estados de Guanajuato, Jalisco, y San Luis Potosí, depositados en la colección entomológica de la Universidad Autónoma de Aguascalientes. *Investigación y Ciencia*, enero-abril, año/vol. 14, numero 034. Universidad Autónoma de Aguascalientes. México. pp. 31-35
- Esquivel, C.** (1997). Orden Odonata (Libélulas, Pipilachas). En: Solís, A. 1997. Las Familias de insectos de Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad. Costa Rica.
- Fincke, O. M.** 1997. Conflict resolution in the Odonata: implications for understanding female mating patterns and female choice. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60, 201-220
- Forbes, M.R.L.** y R.L. Baker (1991). Condition and fecundity of the damselfly, *Enallagma ebrium* (Hagen) – the importance of ectoparasites. *Oecologia* 86: 335-341
- Forbes, R.M.**, K.E. Muma, y B.P. Smith (2004). Recapture of male and female dragonflies in relation to parasitism by mites, time of season, wing length and wing cell symmetry. *Experimental and Applied Acarology* 34: 79-93
- Forbes, M.R.** y T. Robb (2008). Testing hypotheses about parasite-mediated selection using odonate hosts. 39-51 pags. En: *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Córdoba-Aguilar, A. (ed.) Oxford University Press. 290 p.
- Gavrillets, S.**, G. Arnqvist y U. Friberg (2000). The evolution of female mate choice by sexual conflict. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 531-539.
- Hamilton, W.D.** y M. Zuk (1982). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218: 384-387
- Moya-Laraño, J.**, R. Macías-Ordóñez, W.U. Blackenbhorn y C. Fernández-Montraveta (2008). Analysing body condition: mass, volumen or density? *Journal of Animal Ecology* 77: 1099-1108.
- Paulson, D. R.** y E. González-Soriano (2004). *The Odonata of Mexico by state*. Documento en internet © University of Puget Sound, disponible en: <http://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/mexican-odonata/>
- Proctor, H.** y M. Harvey (1998). *Hydracarina. Water mites*. In: *The Tree of Life Web Project*, <http://tolweb.org/>
- Reinhardt, K.** (1996). Negative effects of *arrenurus* water mites on the flight distances of the damselfly *Nehalennia speciosa* (Odonata: Coenagrionidae). *Aquatic Insects* 18: 233-240
- Rolff, J.** (1999). Parasitism increases offspring size in a damselfly: experimental evidence for parasite-mediated maternal effects. *Animal Behavior* 58: 1105-1108
- Rolff, J.** (2000). Water mite parasitism in damselflies during emergence: two hosts, one pattern. *Ecography* 23: 273-282
- Sherratt, T.N.**, y M.R. Forbes (2001). Sexual differences in coloration of Coenagrionid damselflies (Odonata): a case of intraspecific aposematism? *Animal Behaviour* 62: 653-660
- Siva-Jothy, M.T.** (2000). A mechanistic link between parasite resistance and expression of a sexually selected trait in a damselfly. *Proceedings of The Royal Society London B* 267: 2523-2527
- Stehr, F.W.** (1996). *Immature Insects*. En: *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Merritt R.W. y K.W. Cummins. Tercera edición. Kendall/Hunt Publishing Company.
- Torres-Vila L.M.** y M.D. Jennions (2005). Male mating history and female fecundity in the Lepidoptera: do male virgins make better partners? *Behavioural Ecology and Sociobiology* 57: 318-326
- Westfall, M.J.** y K.J. Tennessen (1996). Odonata. En: *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Editado por Merritt R. W. Y Cummins, K. W. Tercera edición. Kendall/Hunt Publishing Company. 1996
- Yourth, C.P.**, M. R. Forbes y B.P. Smith (2002). Immune expression in a damselfly is related to time of season, not to fluctuating asymmetry or host size. *Ecological Entomology* 27: 123-128