

# Efecto del tipo de hábitat, genética y selección sexual sobre la morfología alar en *Hetaerina* (Odonata: Calopterygidae)

Yesenia Margarita Vega-Sánchez<sup>1</sup>, Eliot Camacho-Morales<sup>1</sup>, Omar Chassin-Noria<sup>2</sup> y Luis Mendoza-Cuenca<sup>1</sup>✉

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología y Evolución 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.

<sup>2</sup>Facultad de Biología, CMEB. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edificio "R", Ciudad Universitaria, Morelia Michoacán.

## Resumen

Los Odonates exhiben conductas distintivas entre los insectos, particularmente los tipos de vuelo asociados a los sistemas de apareamiento, por lo cual han sido ampliamente utilizados como modelos ecológicos y evolutivos. Al igual que en otros insectos voladores, la forma de las alas se encuentra bajo fuertes presiones selectivas pues determina no sólo su eficiencia de vuelo sino también su éxito reproductivo. En este trabajo evaluamos los factores que moldean la evolución de la forma de las alas en tres especies del género *Hetaerina*: *H. americana*, *H. cruentata* y *H. titia* (Odonata: Calopterygidae), las cuales presentan una amplia distribución geográfica en el país y se establecen en distintos tipos de hábitat. Estas especies, además, convergen en un sistema de apareamiento territorial tipo lek, en el cual los machos se reúnen en arenas de exhibición donde realizan vuelos ritualizados de larga duración y energéticamente demandantes. Aplicamos técnicas de morfometría geométrica para evaluar independientemente la forma y el tamaño de los individuos, además se realizaron análisis de relación genética entre las poblaciones de las tres especies, utilizando secuencias de ADN nuclear (ITS1, 5.8S e ITS2). Nuestros resultados sugieren que a pesar de la convergencia en el sistema de apareamiento y la similitud genética al interior de las poblaciones, la evolución de las formas de las alas en estas tres especies está determinada por las presiones asociadas al tipo de hábitat específico. Los análisis de deformación muestran que la mayor complejidad estructural y niveles de competencia por recursos y parejas sexuales característicos de los Bosques Tropicales Perennifolios favorecen la evolución de diseños alares que incrementen la maniobrabilidad de los individuos.

**Palabras clave:** *Hetaerina*, morfometría geométrica, forma alar, tipo de hábitat, diferenciación genética.

## Introducción

La diversidad morfológica entre individuos (e.g. tamaño y forma del cuerpo), puede provocar diferencias en las demandas energéticas asociadas a conductas particulares y frecuentemente está relacionada con variación en su eficiencia, desempeño y adecuación (Berwaerts *et al.*, 2002; Mendoza-Cuenca y Macías-Ordóñez, 2005; Outomuro *et al.*, 2012). En insectos voladores como las libélulas, en donde los individuos requieren volar para realizar la mayor parte de sus actividades, el desempeño de vuelo

## Abstract

Odonates exhibit distinctive behavior among insects, particularly flight types associated with mating systems and therefore have been widely used as ecological and evolutionary models. As in other flying insects, the wing shape is under strong selective pressures because it determines not only flight efficiency but also their reproductive success. We evaluated the factors that shape the evolution of wing shape in three species of *Hetaerina*: *H. americana*, *H. cruentata* and *H. titia* (Odonata: Calopterygidae), which have a wide geographical distribution in Mexico and can settle in different habitat types. These species also converge in a territorial lek mating system, where males gather in exhibition arenas where they perform ritualized flights, long-lasting and energy-demanding. We apply geometric morphometric techniques to independently evaluate the shape and size of individuals. Also genetic relationship analysis was made between populations of the three species using nuclear DNA sequences (ITS1, 5.8S and ITS2). Our results suggest that although there is convergence in the mating system and a genetic similarity within populations, the evolution of the forms of the wings in these three species is determined by the pressures associated to habitat similarity. Analysis of deformation show that the structural complexity and levels of competition for resources and sexual partners that are characteristic of tropical rain forests favor the evolution of wing designs that increase the maneuverability of individuals.

**Keywords:** *Hetaerina*, geometric morphometrics, wing shape, type of habitat, genetic differentiation.

es un factor determinante de la adecuación de los individuos, modificando conductas como las capacidades de forrajeo, la evasión de depredadores y la obtención de apareamientos (Marden, 1989; Chai y Srygley, 1990; Outomuro *et al.*, 2012). Por lo que se espera que el diseño de vuelo se encuentre bajo fuertes presiones selectivas, que junto con las condiciones ambientales y la genética de los individuos restrinjan o delimiten la variación morfológica de las alas dentro de óptimos adaptativos (Outomuro y Johansson, 2011).

El género *Hetaerina* comprende un ensamblaje monofilético de 37 especies exclusivas de América (Dumont *et al.*, 2005), principalmente distribuidas en regiones tropicales; en México el género tiene 10 especies distribuidas en todo el país con excepción del estado de Yucatán (Garrison, 1990). Dentro del

✉ **Autor de correspondencia:** Luis Mendoza Cuenca. Laboratorio de Ecología y Evolución 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.

género *Hetaerina*, existen diferencias geográficas a nivel intra- e interespecífico en rasgos como el tamaño corporal, así como en las características de los sitios en que establecen sus territorios, encontrándose especies que defienden áreas donde la vegetación es prácticamente ausente, hasta áreas con vegetación exuberante, que puede ir desde zonas de pastizales hasta bosques tropicales o templados (Córdoba-Aguilar *et al.*, 2009; L. Mendoza-Cuenca, obs. pers.). Aunque algunas especies tienen una distribución geográfica muy restringida (e. g. *H. pilula* y *H. rudis*), la mayoría presentan una amplia distribución tanto altitudinal (Vega-Sánchez *et al.*, 2011), como latitudinal, por lo que pueden encontrarse en alopatría o formando ensamblajes simpátricos muy diversos con otras especies de *Hetaerina* (Anderson y Grether, 2010).

La evidencia en diversas especies de *Hetaerina* (*H. americana*, *H. cruentata*, *H. miniata*, *H. titia* y *H. vulnerata*), sugiere que los machos presentan conductas reproductivas consistentes con un sistema de apareamiento tipo lek (Höglund y Alatalo, 1995), en el cual grupos de machos establecen territorios en la ribera de los ríos en sitios que carecen de recursos; las hembras visitan estos leks únicamente para conseguir apareamientos (Córdoba-Aguilar *et al.*, 2009). La defensa territorial lek de los machos implica una alta inversión energética, ya que realizan dos tipos de interacciones aéreas: interacciones breves de persecución que típicamente terminan con el intruso alejándose del sitio y el dueño del territorio regresando a su percha, y vuelos “ritualizados” en los cuales los machos se persiguen mutuamente haciendo vuelos ascendentes y descendentes, formando un círculo de diámetro variable y que pueden durar desde algunos minutos hasta horas (Raihani *et al.*, 2008; Córdoba-Aguilar *et al.*, 2009; Pedraza-Hernández, 2010; Plancarte y Rodríguez, en prep, Castillo-Ayala, 2012).

Se ha sugerido que la forma de las alas es una adaptación a diferentes condiciones biológicas como la migración, el forrajeo, el sistema de apareamiento y particularmente el tipo de cortejo (Johansson *et al.*, 2009; Bots *et al.*, 2009; Outomuro y Johansson, 2011). Por la convergencia en el sistema de apareamiento que se observa en el género *Hetaerina*, se ha propuesto que podrían encontrarse coincidencias morfológicas interespecíficas asociadas a ésta conducta reproductiva (Vega-Sánchez *et al.*, 2011). Sin embargo, se espera que la morfología alar evolucione, en principio, para un vuelo óptimo en un contexto energético (Norberg, 2005), por lo que diferencias en las presiones de selección natural entre localidades contrastantes podrían resultar en adaptaciones locales en la forma alar (Outomuro y Johansson, 2011). Aunque procesos evolutivos como la deriva genética, el efecto fundador y cuellos de botella poblacionales podrían afectar el tamaño corporal y la forma de las alas (Lomolino *et al.*, 2005; Whittaker y Fernández-Palacios, 2007).

Los efectos de la deriva genética, el flujo de genes y la selección, ya sea natural o sexual, en la evolución de la forma de las especies puede evaluarse mediante la comparación de la variación fenotípica entre poblaciones, asociándolos a marcadores moleculares neutrales (Clegg *et al.*, 2002; Ahrens y Ribera, 2009). En éste contexto, se espera que, si ocurre una congruencia entre los rasgos genéticos y los rasgos fenotípicos, los patrones de diversidad morfológica tendrían una alta coherencia con las

relaciones filogenéticas del grupo, los mecanismos responsables de generar ésta convergencia sean aquellos mecanismos evolutivos dados por el azar (i.e. deriva genética, cuello de botella, etc.) o por una estrecha relación entre la cladogénesis del grupo y los patrones de diversificación o especiación de las especies. Por el contrario, si existe una divergencia discordante entre marcadores genéticos neutrales y los rasgos fenotípicos, esto implicaría que las presiones selectivas están determinando las variaciones de rasgos entre poblaciones (Lee y Lin, 2011).

Por lo anterior, el presente estudio analiza la contribución del sistema de apareamiento, los patrones genéticos y la variación ambiental en la forma de las alas en tres especies de Odonatos del género *Hetaerina*.

## Materiales y métodos

### Material biológico

Se analizaron tres de las especies del género *Hetaerina* de más amplia distribución en México y en las que Córdoba-Aguilar y colaboradores (2009), han mostrado que presentan un sistema de apareamiento tipo lek: *H. americana*, *H. cruentata* y *H. titia* (Figura 1). Aún que la identificación de especies de *Hetaerina* especialmente de Sudamérica, las tres especies de estudio presentan diferencias evidentes en coloración del tórax y las alas que permiten la identificación aunque en todos los especímenes se corroboró la identificación con la comparación de los apéndices anales de los machos (Garrison, 1990). Para tratar de representar lo más posible la distribución natural de las 3 especies, se colectaron machos de cada especie en 3 poblaciones (N = 82) con características contrastantes en clima y vegetación (Tabla 1).

### Análisis morfométrico

Para analizar de manera independiente el tamaño y la forma de las alas de 82 machos de *Hetaerina*, se utilizaron técnicas de morfometría geométrica a partir de imágenes digitales (cámara Canon EOS Rebel Xti de 12 megapíxeles) de los individuos completos con las alas extendidas, con una referencia de tamaño y a la misma distancia focal. Utilizando el programa TpsDig2 (Rohlf, 2009) se ubicaron 48 marcas anatómicas homólogas, no ambiguas y repetibles a todos los individuos (i.e. “landmarks” sensu Bookstein, 1991), que describen adecuadamente la morfología de los machos de éstas especies y 2 marcas adicionales que corresponden a una referencia de tamaño (Figura 2a). Se realizó una superposición tipo Procrustes a la configuración de las coordenadas utilizando el programa CoordGen7 de la serie IMP (<http://www.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>) y utilizando como referencia la configuración promedio de todos los especímenes.

Para evaluar la variación en las alas entre especies y poblaciones se realizaron dos series de análisis, por una parte siguiendo los protocolos de otros autores con éstas mismas tres especies (Córdoba-Aguilar *et al.*, 2009), se compararon variables de morfometría tradicional (i.e. tamaño corporal), como el tamaño total, largo y ancho de las 4 alas y de sus respectivas manchas, ancho del tórax, largo del abdomen y tamaño de la genitalia, utilizando la configuración de las marcas en el programa TmorphGen7 (serie IMP). Con éstas variables, se realizó un análisis de discriminantes utilizando como variable



Figura 1. Especies de estudio, de izquierda a derecha: *Hetaerina cruentata*, *Hetaerina americana* y *Hetaerina titia*.

independiente la especie/población de origen.

Por otra parte, para analizar la forma de las alas independientemente del tamaño, se utilizaron como variables independientes las coordenadas Procrustes de la configuración completa de las 48 marcas homólogas y el tamaño centroidal, se realizó también un análisis de discriminantes utilizando como variable independiente la especie/población de origen. Adicionalmente se obtuvo la matriz de distancias Procrustes (i.e. estimador univariado de la forma), entre todas las especies y poblaciones de origen, y se utilizó para realizar un UPGMA con el promedio de las distancias Procrustes para determinar el agrupamiento de acuerdo a la distancia morfológica entre las especies/poblaciones.

Se realizó también un análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés), utilizando la configuración promedio (i.e. coordenadas Procrustes) de cada población.

Para visualizar la variación en la forma de las alas, se realizó un análisis de placas delgadas utilizando el programa Tgroup7 (serie IMP), que nos permite observar gráficamente a través de una rejilla de deformación la variación promedio de la forma a partir de las coordenadas Procrustes.

### Diferenciación genética

Se extrajo ADN de un total de 82 individuos entre las 3 especies mediante el protocolo de Fitzsimmons (1997). Se amplificó mediante PCR la región ITS1-5.8S-ITS2 de aproximadamente 600 pares de bases (pb), utilizando los oligonucleótidos OdoITS1-ITS2F (TAG AGG AAG TAA AAG TCG) (Weekers *et al.*, 2001) y OdoITS1-ITS2R (TGA TAT GCT TAA NTT CAG CGG GT) (28R1) (Dumont *et al.*, 2010). Las condiciones de PCR fueron: Buffer 10X (100 mM Tris, 500 mM KCl; pH

8), de 3 mM a 6 mM de  $MgCl_2$ , 10 pmol de oligonucleótidos R y F, 0.2 mM de dNTPs, 1.5 U de Taq polimerasa, BSA, 20-200 ng de ADN genómico. El programa de amplificación fue el siguiente: 94 °C por 3 minutos seguido de 30 ó 40 ciclos de 94 °C durante 15 s a 1 minuto, 45-58 °C de 15 s a 1 minuto y 72 °C de 15 s a 1 minuto más una extensión final a 72 °C por 3 minutos. Las variaciones en las mezclas de PCR y los programas de amplificación dependieron de la calidad de ADN.

Los productos de amplificación fueron observados en geles de agarosa al 1.5% (p/v) teñidos con Syber Safe. La secuenciación de todos los productos se realizó en la empresa MacroGen ([www.macrogenusa.com](http://www.macrogenusa.com)) USA con el primer OdoITS1-ITS2F. Con todas las secuencias obtenidas se realizó un alineamiento en el programa MEGA 5.0 (Tamura *et al.*, 2011).

Con los alineamientos se realizó un análisis de Neighbor-Joining (NJ) usando como medida de distancia genética los valores de diferencias pareadas entre las secuencias, y un bootstrap de 500 réplicas.

## Resultados

### Análisis morfométrico

El análisis de discriminantes utilizando las medidas tradicionales (i.e. largo total, largo de las alas anteriores y posteriores, largo de las manchas alares, etc), mostró que estos rasgos no permiten recuperar la identidad de las especies ni de las poblaciones, pues si bien existen diferencias significativas (Wilks' Lambda = 0.0035154, g.l. = 8,  $p = <0.0001$ ), únicamente la población de *H. americana* de Estados Unidos y *H. cruentata* de Veracruz se separan del resto de las especies/poblaciones (Figura 3).

**Tabla 1.** Distribución geográfica de las 9 poblaciones de estudio de *Hetaerina*.

Especie	Localidad	Vegetación	Clima	Altitud (msnm)
<i>H. americana</i>	Apazapan, Veracruz 19°20'21.10"N, 96°43'47.90"O	Bosque tropical caducifolio	Cálido subhúmedo	340
	Comitancillo, Oaxaca 16°29'30.50"N, 95°10'6.40"O	Bosque tropical caducifolio	Cálido subhúmedo	77
	Larimer County, USA 40°38'48.32"N, 105°10'22.49"O	Bosque de coníferas	Frío	1567
<i>H. cruentata</i>	Arroyo Frío, Michoacán 19°9'47.61"N, 101°27'28.12"O	Bosque tropical caducifolio	Cálido subhúmedo	1061
	Cascadas de Agua Azul, Chiapas 17°15'24.29"N, 92°5'51.78"O	Bosque tropical perennifolio	Cálido húmedo	207
	Siete Aguas, Veracruz 18°45'58.41"N, 95°50'38.18"O	Bosque tropical perennifolio	Cálido húmedo	490
<i>H. titia</i>	La Palma, Veracruz 18°33'42.80"N, 95°3'33.66"O	Bosque tropical perennifolio	Cálido húmedo	20
	Palenque, Chiapas 17°28'59.12"N, 91°58'26.70"O	Bosque tropical perennifolio	Cálido húmedo	65
	Ticuíz, Michoacán 18°39'56.44"N, 103°41'12.89"O	Bosque tropical caducifolio	Cálido subhúmedo	10

Mientras que el análisis de discriminantes de las variables de forma (i.e. coordenadas Procrustes), mostró también diferencias significativas (Wilks' Lambda = 1.014 e<sup>-10</sup>, g.l. = 8, p = <0.0001), con todas las poblaciones de las tres especies presentando una forma independiente, con excepción de las poblaciones de *H. titia* de Chiapas y Veracruz que convergen en forma (**Figura 4**).

El análisis de agrupamiento utilizando la matriz de distancias Procrustes (UPGMA), muestra la existencia de dos grupos morfológicos que no recuperan la identidad de las 3 especies, ya que las poblaciones no se agrupan por especie. Se recupera un agrupamiento consistente con el tipo de hábitat en el que se distribuyen las poblaciones de las tres especies de *Hetaerina*, con un grupo conformado por las poblaciones de Bosque Tropical Perennifolio (BTP) (*H. titia* de Veracruz y Chiapas, así como *H. cruentata* de Veracruz), y otro grupo formado por poblaciones del Bosque Tropical Caducifolio (BTC) y Bosque de Coníferas, siendo las especies y poblaciones de las primeras más cercanas entre sí (*H. cruentata* Michoacán, *H. titia* Michoacán y *H. americana* Veracruz), y la población de *H. cruentata* de Chiapas colectada en BTP, más cercana al grupo

del mismo tipo de vegetación (**Figura 4a**). En concordancia con lo anterior, el PCA utilizando la configuración promedio (i.e. coordenadas Procrustes) de cada población, muestra una cercanía de las poblaciones de acuerdo al tipo de hábitat (i.e. BTP vs BTC), independientemente de la especie a la que pertenezcan con excepción de la población de *H. cruentata* de Chiapas, así como la población de *H. americana* de USA, las cuales están alejadas del resto de las poblaciones (**Figura 5c**).

La gradilla de deformación (análisis de placas delgadas), mostró que las poblaciones que habitan en BTP tienen alas ligeramente más redondeadas y más angostas, particularmente hacia el extremo distal, así como un tórax más corto (**Figura 2c**), con respecto a las especies que habitan en BTC, en donde las alas se alargan y se ensanchan, al igual que el tórax (**Figura 2d**).

**Genética poblacional**

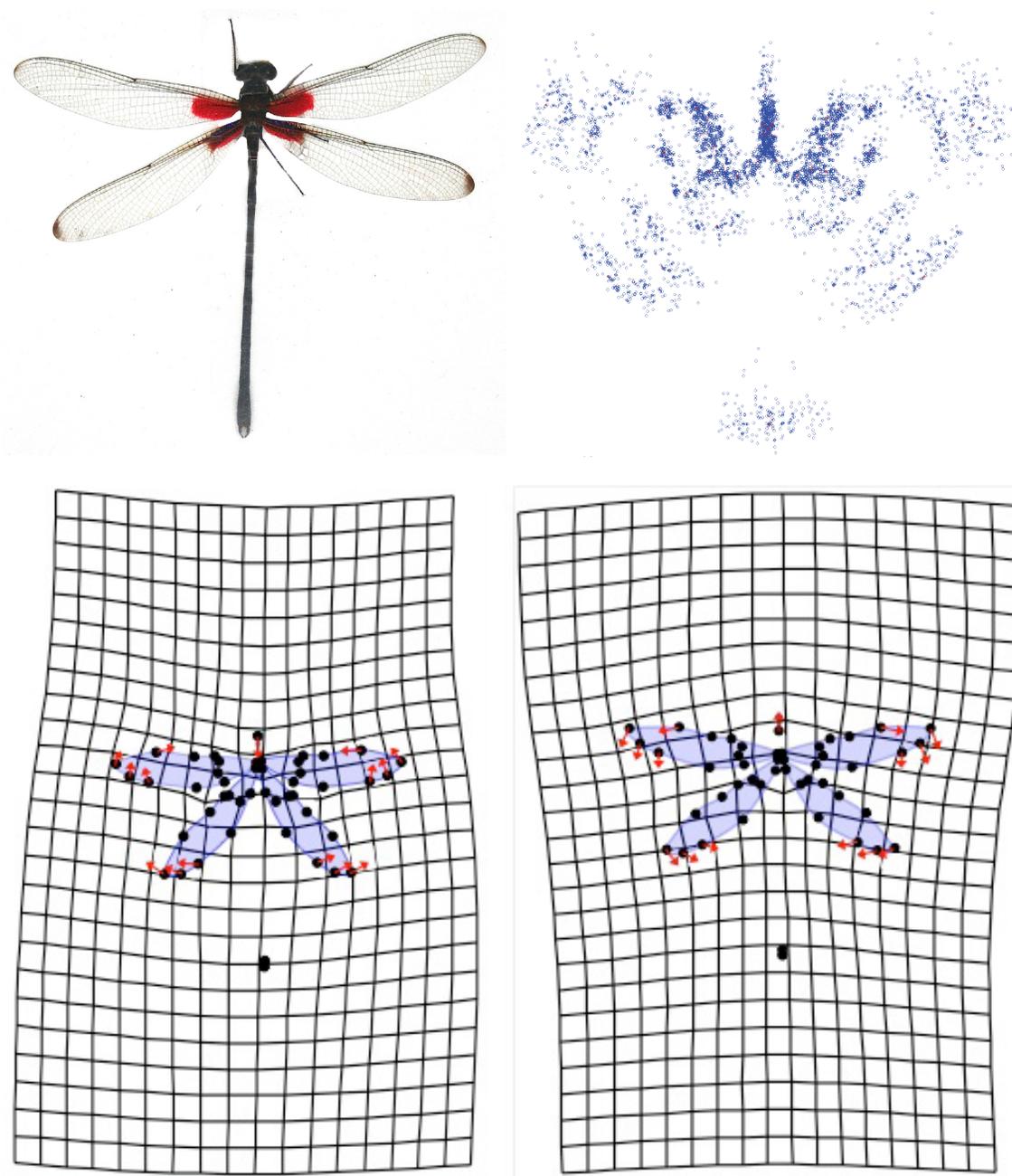
Con las 78 secuencias se obtuvo un alineamiento de 398 pb con un total de 148 sitios variables de los cuales 111 son informativos en Parsimonia. Se logró identificar un total de 32 haplotipos entre las tres especies, siendo la más diversa en éstos *Hetaerina americana* con 12.

El análisis de NJ con éstas secuencias recuperaron claramente la identidad de las especies, mostrando tres grupos consistentes a cada especie de *Hetaerina* con valores de bootstrap igual a 100 (**Figura 5b**).

**Discusión**

La forma de los organismos, y específicamente la forma alar, posee un componente tanto alométrico como no-alométrico, de manera que el tamaño y la forma alar puede evolucionar de manera independiente o concertada. En odonatos, aproximaciones univariadas utilizando la longitud del ala y ancho del tórax, han mostrado diferencias dentro y entre especies (Córdoba-Aguilar *et al.*, 2009; Vega *et al.*, 2011), y se han relacionado con la adecuación de los machos (Serrano-Meneses *et al.*, 2007). Sin embargo, nuestro análisis multivariado de éstas medidas lineales entre las diferentes especies y poblaciones, no permiten separar ni especies, ni poblaciones, con excepción de la población de *H. americana* localizada en Estados Unidos (**Figura 3**). Éste resultado es contrario al obtenido por otros autores, que han mostrado diferencias entre éstas tres especies en el tamaño corporal (Serrano-Meneses *et al.*, 2007; Córdoba-Aguilar *et al.*, 2009), lo cual podría explicarse porque nuestra aproximación considera la colinealidad entre estos rasgos asociados al vuelo, frecuentemente relacionados a la variación del tamaño corporal total (Debat *et al.*, 2003).

De manera contrastante con el análisis de tamaños, el análisis de discriminantes utilizando las variables de forma encontró que a pesar de que las tres especies presentan el mismo sistema de apareamiento, la mayoría de las 9 poblaciones difieren en forma (excepto *H. titia* para las poblaciones de Chiapas y Veracruz). Lo cual sugiere que en *Hetaerina*, a diferencia de otras especies de la misma familia, la selección sexual no es un factor importante en la evolución de la forma de las alas. Lo anterior se podría deber a que, en las especies en las que se ha encontrado relación entre la forma de las alas y la selección sexual, existe un elaborado cortejo precopulatorio que incluso en algunas especies de *Calopteryx* ha resultado en la evolución independiente entre alas posteriores, cuya



**Figura 2. a)** Configuración de las marcas anatómicas 'Landmarks' en los individuos del género *Hetaerina*. **b)** Coordenadas Procrustes de la configuración de landmarks de todas las especies. **c)** Rejilla de deformación mostrando las diferencias promedio en las forma de las alas de los machos en el Bosque Tropical Perennifolio (la dirección y longitud de las flechas indican la orientación y magnitud de la deformación). **d)** Rejilla de deformación mostrando las diferencias promedio en la forma de las alas de los machos en el Bosque Tropical Caducifolio.

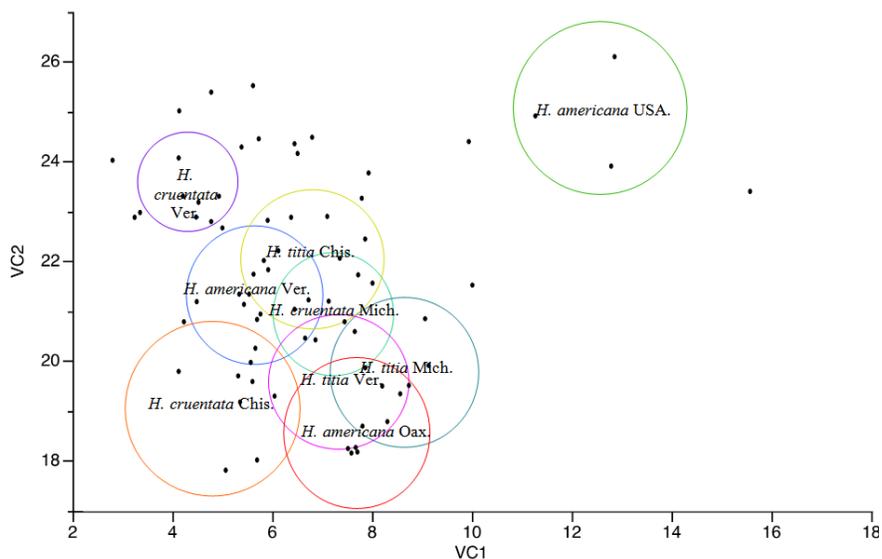
función principal es el cortejo, y alas anteriores dedicadas al vuelo (Outomuro *et al.*, 2012), mientras que en *Hetaerina* a diferencia de otros calopterígididos no se ha descrito cortejo precopulatorio (Serrano-Meneses *et al.*, 2007).

Sin embargo, la variación fenotípica observada podría ser resultado de la acción de procesos evolutivos azarosos que alteran la homogeneidad genética de las especies (Clegg *et al.* 2002). Nuestros datos moleculares sugieren que la diferenciación genética no es consistente con la variación morfométrica (Figura 5a

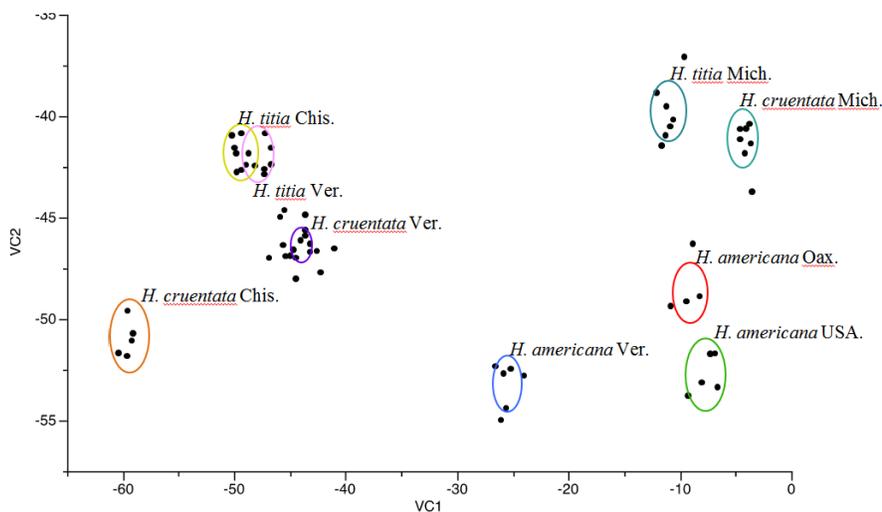
y 4b). Se ha propuesto que en sistemas como éste, donde la variación fenotípica no corresponde a la variación genotípica, esta divergencia es resultado de plasticidad fenotípica asociada a la heterogeneidad del hábitat de distribución; lo que puede provocar divergencia en la forma alar con base en la optimización biomecánica/energética del vuelo (Lee y Lin, 2012). Por lo que la consistencia de los análisis de forma, sugieren que las presiones de selección asociadas a los retos impuestos por el tipo de hábitat son el principal mecanismo que está moldeando la

forma de las alas en éstas tres especies de *Hetaerina*. Sin embargo, es importante mencionar que las poblaciones con la mayor similitud de forma, es decir *H. titia* de Chiapas y Veracruz, también son las poblaciones con menos diferencias genéticas, por lo que aún en éste caso en el que se analiza un marcador selectivamente neutral, podemos inferir que el genotipo podría tener algún grado de influencia sobre la forma de las alas.

De acuerdo a la teoría de optimización del vuelo con base en la selección natural, la diversidad de la forma alar, que pueden



**Figura 3. Análisis de discriminantes de las variables de tamaño corporal de las poblaciones de las tres especies de *Hetaerina*.** Abreviaturas de localidades: Chiapas, Chis; Michoacán, Mich; Oaxaca, Oax; Veracruz, Ver; Estados Unidos de América, USA.



**Figura 4. Análisis de discriminantes de las variables de forma de las poblaciones de las tres especies de *Hetaerina*.** Abreviaturas de localidades: Chiapas, Chis; Michoacán, Mich; Oaxaca, Oax; Veracruz, Ver; Estados Unidos de América, USA.

encontrarse a nivel intra- e interespecífico, está relacionada con el tipo de vuelo que realizan los individuos. Se ha descrito, por ejemplo, que en especies de vuelo rápido, alas alargadas y pequeñas tendrán un mayor desempeño de vuelo, mientras que alas largas se han relacionado con los vuelos lentos y de larga duración característicos de especies migratorias (Betts y Wootton, 1988).

En nuestro estudio, los análisis utilizando las distancias de forma (i.e. distancias Procrustes), muestran que cuando las especies de *Hetaerina* establecen

sus territorios en el mismo tipo de hábitat, los machos convergen en las forma de sus alas (Figura 5a y 5c). Los análisis de deformación, muestran que la parte distal de las cuatro alas de los machos de *H. titia* y *H. cruentata* que defienden territorios en el BTP se estrechan en la parte distal y presentan un desplazamiento frontal del ala a partir del nodo (ángulo del ala > 0° en la porción distal) particularmente en las alas anteriores, con respecto a los machos de las tres especies que defienden territorios en el BTC (Figura 2b). El diseño alar de los individuos en BTP reduce el área del

ala, incrementado la proporción de aspecto (i.e. relación entre la longitud y el área de las alas) y brindando a los organismos una alta agilidad/maniobrabilidad (Betts y Wootton, 1988). Consistentemente con lo anterior, el desplazamiento frontal de las alas permite reducir la fricción y provee de ventajas en términos de maniobrabilidad, particularmente en la calidad de los cambios de dirección a velocidades altas (Denny y McFadzean, 2011). Mientras que en los BTC los machos presentan alas más anchas, que permiten una mayor aceleración y velocidad de vuelo en los individuos (Dudley y Srygley, 1994; Mendoza-Cuenca y Macías-Ordóñez, 2005).

Al considerar las cualidades bióticas, abióticas y estructurales de los tipos de vegetación, los BTP presentan una mayor tridimensionalidad, imponiendo mayores restricciones espaciales (i.e. obstáculos) al vuelo, debido a que la mayor densidad de la vegetación, incrementa la complejidad de los vuelos involucrados en la captura de presas, así como la persecución de hembras o machos. En ese mismo sentido, la mayor estabilidad climática de los BTP promueve un incremento de las densidades poblacionales a lo largo del año y la diversidad simpátrida de los ensambles de *Hetaerina* (Peixoto y Mendoza-Cuenca, en prensa; L. Mendoza datos no publicados), intensificando la competencia inter e intraespecífica por las oportunidades de apareamiento de los machos, pero también una mayor selectividad de las hembras (Córdoba-Aguilar *et al.*, 2009). En conjunto, la mayor complejidad espacial y la mayor intensidad de interacciones observada en los BTP, hacen de la maniobrabilidad un factor clave para la adecuación de los organismos en ese tipo de ambientes (Lee y Lin, 2012), lo que podría explicar los patrones de morfología alar observados en las poblaciones de *Hetaerina* que establecen territorios en BTP. Mientras que en sentido opuesto las características de los BTC (e.g. mayor apertura) establecen condiciones en las que la capacidad de aceleración y velocidad de los individuos se ven favorecidas al incrementar la probabilidad de éxito de apareamiento con las hembras que ingresan en los leks.

El presente trabajo muestra que la evolución de forma y tamaño en los individuos no es necesariamente

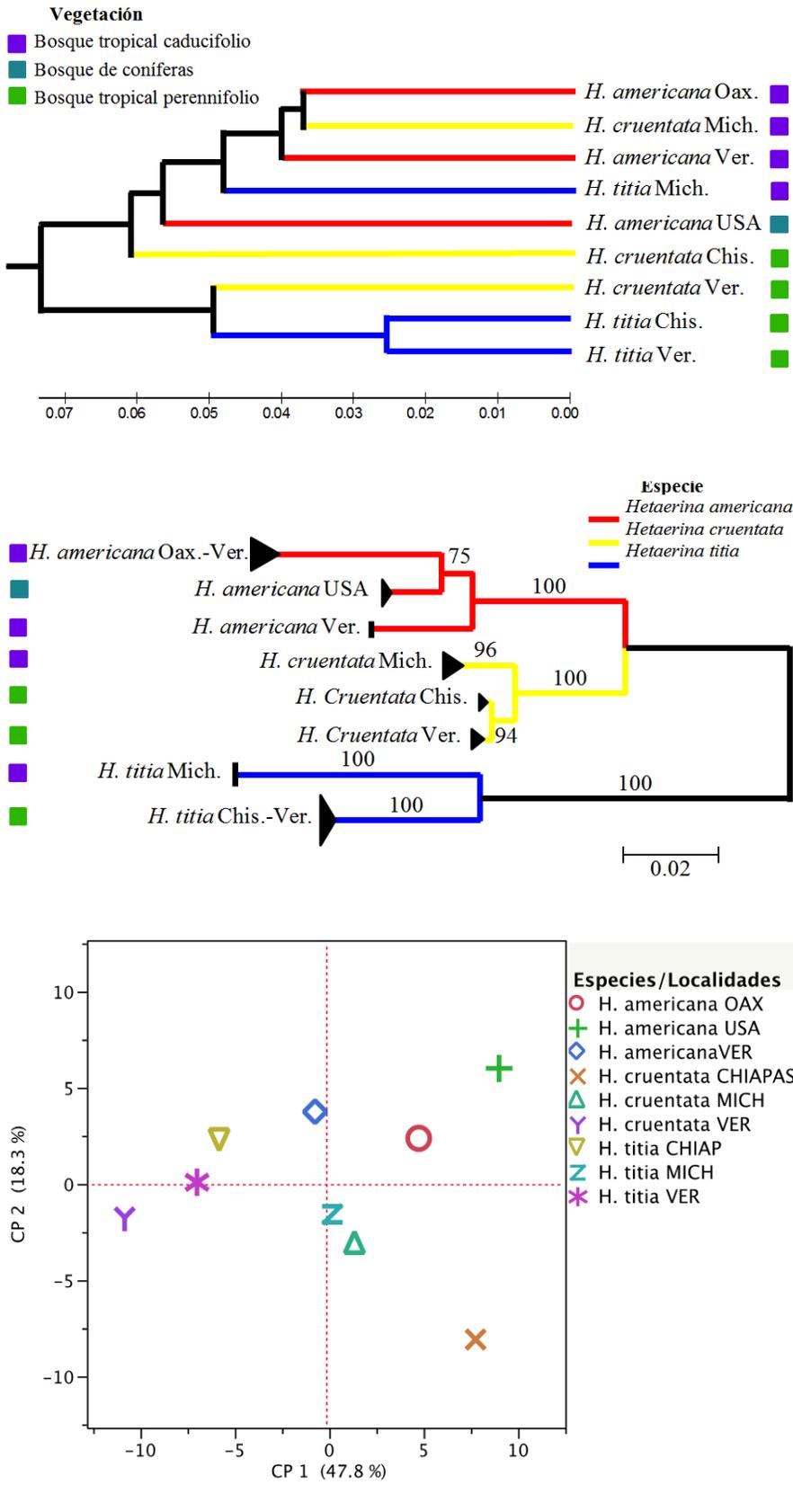


Figura 5. a) UPGMA de las 9 poblaciones de *Hetaerina* a partir del promedio de las distancias Procrustes, la barra de escala muestra las distancias Procrustes respecto a la longitud de las ramas. B) NJ obtenido en base a 78 secuencias de la región ITS1-5.8S-ITS2, la barra de escala indica el número de diferencias respecto a la longitud de las ramas. C) Análisis de componentes principales de la configuración promedio de las nuevas poblaciones de *Hetaerina*. Abreviaturas de localidades: Chiapas, Chis; Michoacán, Mich; Oaxaca, Oax; Veracruz, Ver; Estados Unidos de América, USA.

concertado, y resalta la importancia de integrar el efecto de las condiciones de los factores asociados a selección sexual y natural a la configuración genética de las especies para entender la evolución morfológica de éstas. A nuestro conocimiento, el presente trabajo constituye la primera convergencia interespecífica en el diseño de vuelo en Odonatos.

### Agradecimientos

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

A FOMIX por el apoyo al proyecto MICH-2009-C05-115748, y la beca de licenciatura otorgada a Yesenia Margarita Vega-Sánchez. A la Coordinación de la Investigación Científica 2011.

### Referencias

Anderson CN, Grether GF (2010) Interspecific aggression and character displacement of competitor recognition in *Hetaerina* damselflies. *Proc R Soc B Biol Sci.* 277:549–555.

Ahrens D, Ribera I (2009) Inferring speciation modes in a clade of Iberian chafers from rates of morphological evolution in different character systems. *BMC Evolutionary Biology* 9:234.

Berwaerts K, Van Dick H, Aerts P (2002) Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria*. *Functional Ecology* 16:484–491.

Betts CR, Wootton JR (1998) Wing shape and flight behaviour in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea): a preliminary analysis. *J. Exp. Biol.* 138:271–288.

Bookstein FL (1991) Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. *Cambridge: Cambridge University Press.*

Bots J, Breuker CJ, Van Kerkhove A, Van Dongen S, De Bruyn L, Van Gossum H (2009) Variation in flight morphology in a female polymorphic damselfly: intraspecific, intrasexual, and seasonal differences. *Canadian Journal of Zoology* 87:86–94.

Castillo-Ayala PE (2012) *Estrategias alternativas de apareamiento en Hetaerina vulnerata (Odonata: Calopterygidae)*. Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana

de San Nicolás de Hidalgo.

- Chai P, Srygley RB** (1990) Predation and the flight, morphology, and temperature of neotropical rain-forest butterflies. *American Naturalist* 135:748-765.
- Clegg SM, Degnan SM, Moritz C, Estoup A, Kikkawa J, Owens IPF** (2002) Microevolution in island forms: the roles of drift and directional selection in morphological divergence of a passerine bird. *Evolution* 56:2090-2099.
- Córdoba-Aguilar A, Raihani G, Serrano-Meneses MA, Contreras-Garduño J** (2009) The lek mating system of *Hetaerina* damselfly (Insecta: Calopterygidae). *Behav.* 146:189-207.
- Debat V, Bégin M, Legout H, Jean RD** (2003) Allometric and nonallometric components of *Drosophila* wing shape respond differently to developmental temperature. *Evolution* 57:2773-2784.
- Denny M, McFadzean A** (2011) *Engineering Animal: How life works*. Harvard University Press, USA.
- Dumont JH, Vanfleteren JR, De Jonckheere JE, Weekers PHH** (2005) Phylogenetic relationships, divergence time estimation, and global Biogeographic patterns of Calopterygoid damselflies (Odonata: Zygoptera) inferred from ribosomal DNA sequences. *Systematic Biology* 54:347-362.
- Dumont JH, Vierstraete A, Vanfleteren JR** (2010) A molecular phylogeny of the Odonata (Insecta). *Systematic Entomology* 35:6-18.
- Fitzsimmons N** (1997) Male marine turtles: gene flow, phylogeny and mating systems of the Green Turtle *Chelonia mydas*. Tesis Doctoral. Universidad de Queensland. Australia.
- Garrison RW** (1990) A synopsis of the genus *Hetaerina* with descriptions of four new species (Odonata: Calopterygidae). *Transactions of the American Entomological Society* 116:175-259.
- Dudley R, Srygley RB** (1994) Flight physiology of neotropical butterflies: allometry of airspeed during natural free flight. *Journal of Experimental Biology* 191:125-139.
- Höglund J, Alatalo R** (1995) *Leks*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Johansson F, Söderquist M, Bokma F** (2009) Insect wing shape evolution: independent effects of migratory and mate guarding flight on dragonfly wings. *Biological Journal of the Linnean Society* 97: 62-372.
- Lee YH, Lin CP** (2012) Morphometric and genetic differentiation of two sibling gossamer-wing damselflies, *Euphaea formosa* and *E. jayeyamana*, and adaptive trait divergence in subtropical East Asian Islands. *Journal of Insect Science* 12:1-17.
- Lomolino MV, Riddle BR, Brown JH** (2005) *Biogeography*. 3rd edition. Sinauer Associate.
- Marden JH** (1989) Bodybuilding dragonflies: costs and benefits of maximizing flight muscle. *Physiol Zool.* 62:505-521.
- Mendoza-Cuenca L, Macías-Ordóñez R** (2005) Foraging polymorphism in *Heliconius charitonia* (Lepidoptera: Nymphalidae): morphological constraints and behavioral compensation. *J. Trop. Ecol.* 21:407-415.
- Norberg UM** (1995) How a long tail and changes in mass and wing shape affect the cost for flight in animals. *Functional Ecology* 9:48-54.
- Outomuro D, Bokma F, Johansson F** (2012) Hind wing shape evolves faster than front wing shape in *Calopteryx* Damselflies. *Evol Biol* 39:116-125.
- Outomuro D, Johansson F** (2011) The effects of latitude, body size, and sexual selection on wing shape in damselfly. *Biological Journal of the Linnean Society* 102:263-274.
- Pedraza-Hernández M** (2010) *El efecto de las señales sexuales en la termorregulación y territorialidad en machos de Hetaerina vulnerata (Odonata)*. Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Peixoto PE, Mendoza-Cuenca L (En prensa)** Territorial mating systems in butterflies: what we knew and what neotropical species have shown? *En Machado G & Macedo R (eds.), Sexual Selection in the Neotropics*. Elsevier
- Raihani G, Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A** (2008) Male mating tactics in the american rubyspot damselfly: territoriality, nonterritoriality and switching behaviour. *Anim. Behav.* 75:1851-1860.
- Rohlf FJ** (2009) *TpsDig2, V2.14*. Disponible en: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A, Méndez V, Layen SJ, Székely T** (2007) Sexual size dimorphism in the american rubyspot; male body size predicts male competition and mating success. *Anim. Behav.* 73:987-997.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, and Kumar S** (2011) MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* 28:2731-2739.
- Vega-Sánchez YM, Isarrarás-Hernández L, Castillo-Ayala PE, Mendoza-Cuenca LF** (2011) Morfología alar y territorialidad en *Hetaerina vulnerata*. *Biológicas* 13:29-35.
- Weekers HP, De Jonckheere JE, Dumont HJ** (2001) Phylogenetic relationships inferred from ribosomal ITS sequences and biogeographic patterns in representatives of the genus *Calopteryx* (Insecta: Odonata) of the West Mediterranean and adjacent West European zone. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20:89-99.
- Whittaker RJ, Fernández-Palacios JM** (2007) *Island Biogeography: Ecology, Evolution and Conservation*. Oxford University Press.