Efecto del polimorfismo sobre la fecundidad de los dos tipos de hembras en dos poblaciones de *Ischnura ramburii*(Selys 1850) (Odonata: Coenagrionidae)

NADIA VERÓNICA VELÁSQUEZ

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLOGICAS
BOGOTA D.C
2008

Efecto del polimorfismo sobre la fecundidad de los dos tipos de hembras en dos poblaciones de *Ischnura rambuii* (Selys 1850) (Odonata: Coenagrionidae)

NADIA VERÓNICA VELÁSQUEZ

Trabajo de grado

Director
Emilio Realpe
Biologo M.Sc.

Coodirector
León Andrés Pérez
Biologo M.Sc.

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLOGICAS
BOGOTA D.C
2008

TABLA DE CONTENIDOS

1. RESUMEN

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

2.2 Objetivos específicos

3. MARCO TEORICO

3.1 Polimorfismo

3.1.1 Mantenimiento del polimorfismo

3.1.2 Tipos de polimorfismo

3.1.3 Polimorfismo de color en Odonata

4. **METODOLOGÍA**

4.1 Especie de estudio

4.2 Área de estudio

4.3 Fase de campo

4.4 Análisis de datos

5. RESULTADOS

6. ANÁLISIS DE RESULTADOS

7. CONCLUSIONES

8. BIBLIOGRAFIA

9. ANEXOS

LISTA DE TABLAS

TABLA 1. Hipótesis propuestas para explicar el mantenimiento del polimorfismo de color limitado a las hembras en Odonata.

TABLA 2. Promedio y desviación estándar de las medidas biométricaspara la interacción de los dos morfotipos y las dos poblaciones.

TABLA 3. Promedios y desviaciones estándar del número de huevos para cada uno de los morfos y cada una de las poblaciones.

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Macho adulto de *Ischnura ramburii*. Foto tomada por Nadia Velásquez, 2008.

FIGURA 2. Hembras de *Ischnura ramburii.* a. Copula de *I. ramburii* con hembra androcroma. b. Copula de *I. ramburii* con hembra ginocroma. Fotos tomadas por Nadia Velásquez, 2008.

FIGURA 3. Alas del macho de *Ischnura ramburii*. Tomada de: http://stephenville.tamu.edu/-itchel/damselfly/irmisc.html

FIGURA 4. Mapa de la ubicación de la zona de muestreo en Saldaña- Tomado de: http://ssiglims.igac.gov.co/ssigl/mapas_de_colombia/galeria/IGAC/deptales-pdf/tolima_08.pdf

FIGURA 5. Mapa de la ubicación de la zona de muestreo en Chinauta. Tomado de : http://ssiglims.igac.gov.co/ssigl/mapas_de_colombia/galeria/IGAC/deptales-pdf/cundinamarca750.pdf

FIGURA 6. Huevos de *Ishnura ramburii*. a. Huevo fecundado. b. Huevo sin fecundar. Se observan las diferencias de color entre los dos huevos. Fotos tomadas por Nadia Velásquez.

FIGURA 7. Boxplot de la longitud total en las poblaciones de Saldaña y Chinauta. Se observan la media y la variación de los datos, y se encontraron diferencias significativas entre las medias de las longitudes totales entre las dos poblaciones.

FIGURA 8. Boxplot de la longitud de las alas en las poblaciones de Saldaña y Chinauta. Se observan la media y la variación de los datos, y se encontraron diferencias significativas entre las medias de la longitudes alares entre las dos poblaciones.

FIGURA 9. Boxplot de la longitud del abdomen en las poblaciones de Saldaña y Chinauta. Se observan la media y la variación de los datos, y se encontraron diferencias significativas entre las medias de la longitud del abdomen entre las dos poblaciones.

FIGURA 10. Boxplot del ancho del abdomen para cada una de las poblaciones. Se observan diferencias significativas entre las poblaciones.

FIGURA 11. Boxplot de la longitud total para cada uno de los morfotipos. Se observan diferencias significativas en la longitud total de cada uno de los morfostipos.

FIGURA 12. Boxplot del alto del abdomen para cada uno de los morfotipos. Se observa un efecto significativo de los morfotipos sobre el alto del abdomen.

FIGURA 13. Boxplot del número total de huevos para cada uno de los morfotipos. Se encontró que existe un efecto significativo del morfotipo sobre el número total de huevos.

FIGURA 14. Boxplot del número total de huevos para cada uno de las poblaciones. Se encontró que existe un efecto significativo de la población sobre el número total de huevos.

FIGURA 15. Efecto del número de copulas sobre la fecundidad en una población de *I. elegans.* Tomado de Gosden & Svensson, 2007.

1. RESUMEN

Este proyecto está enmarcado en el macro proyecto liderado por el Laboratorio de Zoología y Ecología Acuática (LAZOEA) de la Universidad de Los Andes. Este consiste en actualización y ampliación del conocimiento que se tiene sobre la Odonatofauna en Colombia.

El polimorfismo limitado a las hembras en Odonata ha sido ampliamente estudiado en los últimos 10 años en zonas temperadas, principalmente en la familia Coenagrionidae y especialmente en el género *Ischnura*. Este es un género que se encuentra ampliamente distribuido mundialmente, y hoy en día se ha convertido en una especie de interés al proponer el polimorfismo como un paso que precede la especiación simpátrica.

*Ischnura ramburii*es una especie no territorial que habita en aguas lenticas alrededor de las cuales se aparea, se alimenta y ovoposita. Y como se ha visto en otros estudios esta especie presenta polimorfismo restringido a las hembras, una con una coloración similar a la del macho (androcroma) y la otra con una coloración diferente (ginocroma). El polimorfismo restringido a las hembras en Odonata ha sido ampliamente estudiado en zonas temperadas, pero en el tropico esta característica ha sido poco estudiada.

Así pues, se realizo un estudio de la frecuencia de copula y fecundidad de los diferentes morfos en dos poblaciones de *Ishnura ramburii*, una ubicada en el Municipio de Saldaña y otra en el Municipio de Fusagasuga.Para esto se realizaron dos muestreos realizados en Agosto de 2008, en los que se capturaron todas las copulas observadas con el uso de jamás y posteriormente se contabilizaron el número de huevos fecundados y no fecundados que fueron dejados por las hembras. Finalmente, se realizaron medidas morfológicas de todas

las hembras capturadas. Con este estudio se observaron diferencias en tamaño entre las dos poblaciones y entre los morfos. Para la fecundidad de las hembras no se observaron diferencias ni en el número total de huevos colocados por cada uno de los morfos ni entre las poblaciones. Adicionalmente, se muestra que la copula se da al azar independientemente del morfo de coloración de las hembras.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo principal

- Determinar si existen diferencias en la fecundidad de los dos tipos de hembras, en dos poblaciones de *Ischnura ramburii*.

2.2 Objetivos Específicos

- Determinar y comparar las frecuencias de los dos fenotipos y las frecuencias de cópula dentro de la población.
- Observar si existen diferencias de tamaño entre los dos tipos de hembras dentro y entre las poblaciones.
- Establecer si existen diferencias entre la cantidad de huevos- fecundados o sin fecundar- que pone cada tipo de hembra dentro y entre las poblaciones.
- Determinar si existen diferencias en la cantidad de huevos totales (fecundados + no fecundados) entre los morfotipos y entre las poblaciones.

3. MARCO TEORICO

3.1 POLIMORFISMO

El polimorfismo (del Griego: poly=muchas, morphos= formas) fue definido por Ford en 1940 como "la ocurrencia conjunta en el mismo hábitat de dos o más formas discontinuas de una especie en tales proporciones que la más rara de ellas no puede mantenerse

simplemente por la mutación o la inmigración periódicas.". Hoy en día se sabe que el polimorfismo se da como resultado de la coexistencia de varios alelos (dos o más) con efectos fenotípicos discontinuos dentro de una misma población (Gónzales 2006).

El polimorfismo puede ser *transitivo* (al cual se restringe la primera definición de Ford), en el cual un gen está en proceso de difusión sin oposición a través de una población y se debe generalmente debido a cambios en el ambiente, o el polimorfismo *balanceado*, en el cual el polimorfismo se mantiene en un nivel fijo por un equilibrio de las agencias selectivas, y es controlado ambiental y genéticamente (Ford 1945). Es necesario resaltar que, actualmente el polimorfismo se restringe al polimorfismo genético, a las variaciones en los morfos que no están relacionadas con genética se les llama *polifenismos* (Gónzales 2006). El estudio del polimorfismo se ha convertido en un modelo atractivo para explorar, por ejemplo investigar cómo la selección natural puede trabajar para mantener la diversidad en la naturaleza (Van Gossum et al, 2008).

3.1.1 Mantenimiento del polimorfismo

El mantenimiento del polimorfismo balanceado en una población por selección natural puede darse por diferentes razones (Begon, 2003):

1. Los heterocigotos pueden ser de un *fitness* superior, si los heterocigotos son más resistentes que los homocigotos a enfermedades, cambios ambientales, etc., en el momento de reproducirse nacen organismos heterocigotos y homocigotos, manteniendo de esta manera los diferentes genotipos.

2. Pueden haber gradientes de fuerzas selectivas que favorecen a uno de los morfos en un lado del gradiente y al otro morfo en el lado opuesto. Ej. Melanismo industrial en *Biston betularia (ej*. Howlett 1986).

3. Puede haber selección frecuente-dependiente (Fisher 1930) en la cual cada uno de los morfos es el más fuerte cuando es el más raro (Clarke & Partridge, 1988) Ej. Los predadores o los parásitos suelen escoger el morfo más común (Harper *et al* 1976).

4. Las fuerzas selectivas pueden operar en diferentes direcciones dentro de diferentes parches de un mosaico fino en la población. Es decir, los individuos deben reproducirse en gran numero y propagarse de tal forma que pueda existir la posibilidad de llegar a un sitio donde ese morfo sea el más fuerte.

Por otro lado, el polimorfismo también se puede mantener por factores aleatorios como deriva genética, migración o efecto fundador, así los cambios genéticos neutros no están afectados por la selección y se acumulan aleatoriamente en la población (Fincke 1994).

3.1.2 Tipos de polimorfismo

Pueden existir diferentes tipos de polimorfismo dependiendo del punto de vista desde el cual sean estudiados: molecular, cromosómico, proteico, inmunológico, fisiológico y fenotípico (Gónzales 2006). Para fines de este estudio solo hablaremos del fenotípico, en el cual se presentan diferencias morfológicas entre individuos de una misma población, ya sea por diversas razones, ambientales, genéticas, depredación, etc. Por ejemplo, en insectos es común encontrar polimorfismo en las alas de los individuos de una misma población, especies de afidos, saltamontes, grillos, escarabajos, etc. pueden tener alas completas o

parciales (Harrison 1980; Strong 1983), o por ejemplo en el foraminifero *Globigerina pachyderma,*especie en la cual el crecimiento de la concha (dextral o sinistral) depende de la temperatura en la que se encuentren los individuos (Ericson 1959). Así, es importante tener en cuenta que sobre el polimorfismo genético pueden tener efectos importantes elementos como la organización espacial y temporal del ambiente (Levins 1968).

Como polimorfismos fenotípicos se pueden identificar dos sub grupos: polimorfismo mimético, y el polimorfismo de color. Por un lado en el polimorfismo mimético se puede encontrar como ejemplo, el mimetismo batesiano en el que una especie inofensiva imita la apariencia de otra especie de mal sabor (ej. Ley 1989), o venenosa para de esta forma evitar ser predados. Por otro lado, el polimorfismo de color puede encontrarse muy disperso en la naturaleza, se puede observar en vertebrados (Galeotti et al., 2003: Aves; Hoffman & Blouin, 2000: anfibios) en invertebrados (Brinkhurst 1959: Gerridae; Whittaker,1968: Cercopidae)y plantas (Schemske & Bierzychudek, 2001; Traveset, 2001). Este polimorfismo ha sido ampliamente estudiado, probablemente porque los diferentes morfos de color son conspicuos y porque la explicación adaptativa para su mantenimiento no es intuitivo (Oxford 1993 en Cordero 1997). El polimorfismo de color puede encontrarse en ambos sexos o puede estar restringido solo a uno de ellos. En mariposas por ejemplo tanto machos como hembras pueden presentar polimorfismo de color, por ejemplo en la mariposa *Euthalia monina* los machos son trimorficos (Corbet & Pendlebury 1978 en Gónzales 2006).

3.1.3 Polimorfismo de color en Odonata

En Odonata el polimorfismo de color puede encontrarse limitado al sexo tanto en machos como en hembras. Por ejemplo, *Megalagrion hawaiiense* (Polhemus & Asquith 1996 en Gónzales 2006) puede presentar coloración roja y negra, roja-verde-negra o azul-negra, otros machos de géneros orientales como *Mnais* y al igual que especies del genero *Paraphlebia* en América, presentan dimorfismo en su coloración alar (alas pigmentadas y alas hialinas) (Gónzales-Soriano *et al,* 2005).

Por otro lado, el polimorfismo limitado al sexo femenino es común en Odonata, este también se puede observar en Lepidopteros como *Papilio glaucos*, en el cual se observan dos formas de las hembras, una negra y una amarilla (Clarke 1962), o en lagartos como *Lacerta vivípara* donde se presentan tres morfos de color en la parte ventral de la hembra (amarillo pálido, naranja e intermedio) (Vercken et al. 2008).

En Odonata este polimorfismo suele encontrarse en ambos subordenes pero prevalece en los Zygopteros en especial en la familia Coenagrionidae (Corbet 1999), Corbet recomienda llamar al polimorfismo de color policromatismo, ya que el sufijo *morpho* implica una diferencia de forma y no de color (Hilton 1987). Este policromatismo suele consistir en la coexistencia de dos tipos de hembras, una que presenta el mismo patrón de coloración del macho, androcroma (andromorfa, homomorfa), y otra(s) que presenta(n) una coloración oscura (diferente a la del macho), ginocroma (ginomorfa, heteromorfa).

Experimentos de cruce en varias especies de Zygopteros han mostrado que este polimorfismo es controlado por un locus autosómico con expresión limitada a las hembras (Johnson,1964b, 1966;Cordero 1990; Andrés & Cordero 1999).En *Ischnura damula* y *I. demorsa* los androcromas son homocigotos recesivos y los ginocromos son homocigotos dominantes o heterocigotos (Johnson 1964a, 1966), en otras especies como *I. graellsii*

(Cordero 1990), *Ceriagrion tenellum* (Andrés &Cordero 1999), se observan tres alelos (uno por fenotipo). Por ejemplo, en el caso de *I. graelsii* es: p^a (androcroma)> p^i (infuscans)> p^o (aurantiaca). El mantenimiento de este polimorfismo de color limitado a las hembras aun no es claro, es por esto que desde hace varias décadas se han propuesto diversas hipótesis para explicarlo (ver Tabla 1).

El polimorfismo de color puede ser mantenido en una población sí todos los morfos tienen un *fitness* (aptitud) igual en promedio, si el *fitness* es dependiente de la frecuencia o si las funciones del *fitness* se cruzan con variables sociales o ambientales (Sirot 2003). Por ejemplo, Sirot & Brookman (2001) encontraron que el *fitness* relativo de los dos morfos de *I. ramburii* cambiaba dependiendo de la frecuencia de copula, cuando la frecuencia de copula es alta la tasa de ovoposición de androcromas se reduce y la de las ginocromas se mantiene. Es posible que los diferentes morfos utilicen estrategias distintas para controlar el numero de copulas y así lograr mantener cierta igualdad en cuanto a costos reproductivos (Andrés et al 2000).

El estudio del mantenimiento del polimorfismo, hoy en día es muy útil, ya que se ha mostrado en modelos teóricos de especiación simpátrica en los que se sugiere que los morfos discretos (de color o tróficos) pueden ser un paso intermedio en la evolución del aislamiento reproductivo por selección sexual o natural. Svensson & Abbot (2005b) realizaron un estudio en el que mostraron que el polimorfismo parece no ser afectado neutralmente por la selección, ya que encontraron que las frecuencias de los morfos

Tabla 1. Hipótesis propuestas para explicar el mantenimiento del polimorfismo de color limitado a las hembras en Odonata.

HIPOTESIS	BENEFICIOS Y COSTOS ANDROCROMAS	SUPUESTOS	PREDICCIONES
COMPENSACIÓN DEL FITNESS (AISLAMIENTO SEXUAL VS DEPREDACIÓN) Johnson 1975	Androcromas pueden evitar copulas interespecificas pero esta ventaja puede ser balanceada por la mayor depredación sobre estas hembras al ser más conspicuas.	Las hembras tienen un mayor aislamiento reproductivo cuando especies similares coexisten. Asumen que existe una coexistencia e hibridación entre las especies relacionadas.	Androcomas evitan copulas interespecificas, pero su esperanza de vida se reduce.
IMITACIÓN DEL MACHO Robertson 1985 Hinnekint 1987	Pueden evitar copulas innecesarias y dedicar más tiempo a alimentarse y a la maduración de sus huevos. Pero están más expuestas a depredación.	Se espera que los androcromas se comporten similarmente a los machos cuando un macho se les aproxima. Una sola copula es suficiente para fecundar todos los huevos. Asumen que las copulas deben ser de larga duración.	Androcromas tienen una esperanza de vida menor. La frecuencia de copula debería ser menor a su frecuencia en la población. Copulan con intervalos más grandes entre copulas.
SELECCIÓN DENSO-DEPENDIENTE Hinnekint 1987	A elevadas densidades (frecuencia de machos es mayor), hembras androcromas se benefician al evitar copulas, pero a bajas densidades algunas hembras no podrían aparearse.	Asume que la densidad de la población determina el éxito en las copulas de las hembras y que los machos no reconocen a las androcromas como hembras.	La existencia de una variación cíclica temporal en la densidad permitiría alcanzar el equilibrio evolutivo (Cordero 1992).
AGRESIVIDAD FEMENINA Sirot 1999	Hembras androcromas son evitadas por los machos porque les sale más costoso aproximarse y copular con ellas. Así las hembras androcromas se beneficiarían al poder obtener mejor alimentación y reducir costos reproductivos.	Hembras androcromas tienden al atacar y al canibalismo más que las ginocromas.	Los machos suelen ser más agredidos por androcromas que por las ginocromas. No predice que las hembras androcromas se comporten como los machos.
RECONOCIMIENTO APRENDIDO DE LA PAREJA PARA LA CÓPULA Miller & Fincke 1999	El beneficio es para el morfo más raro. Recibe menos acoso por parte de los machos.	Los machos aprenden a aparearse con el morfo más común en la población. Asume que las androcromas no imitan a los machos comportamentalmente.	Predice que el morfo más frecuente podría recibir más intentos de copula.
SELECCIÓN NEGATIVA DEPENDIENTE DE LA FRECUENCIA Fincke 1999	El beneficio para las androcromas depende de la densidad de los machos en la población. Si la densidad es alta las androcromas pueden evitar gran numero de copulas, pero si la densidad es baja muchas androcromas pueden quedarse sin copular.	Asume que los morfos menos frecuentes tienen mayor eficacia al evitar el costo de las cópulas largas y la persecución de los machos.	Las androcromas tienen mejores estrategias para evitar el acoso de los machos, pero solo es útil si la densidad de los machos es alto.
SEÑAL FEMENINA Admundsen 2000	La coloración de las androcromas las beneficia, ya que podrían interrumpir la ovoposición de otras hembras al tener una coloración similar al macho.	La coloración similar a la de los machos puede conferir un ventaja en la competencia hembra-hembra.	Las hembras pueden tender más a dejar sus sitios de ovoposición cuando se aproxima una hembra androcroma que una ginocroma.
MODELO DE DETECCIÓN DE SEÑAL Sherratt 2001	Pueden evitar copulas innecesarias y dedicar más tiempo a alimentarse y a la maduración de sus huevos. Pero están más expuestas a depredación. Y tiene un mayor costo al encontrarse más frecuentemente con los machos.	Androcromas se comportan similar a los machos. Una sola copula es suficiente para fecundar todos los huevos. Adicionalmente, propone que las androcromas tienen una tasa mayor de encuentro con los machos.	Predice que existe un comportamiento de aprendizaje por parte de los machos. La frecuencia de copula a lo largo dela vida debería ser igual entre los morfos. La frecuencia relativa de los morfos debería desviarse a menudo significantemente de la igualdad.

fueron cambiando direccionalmente a través de los años (lo cual no se esperaría con deriva genética): Así pues, ellos afirman que el polimorfismo en esta especie está sujeto a selección. Y se mantiene posiblemente por una selección antagonistica apostatica y frecuente dependiente causada por el aumento del acoso de los machos a los morfos comunes (Svensson *et al* 2005a).

En la última década el uso de estudios moleculares ha sido muy útil para obtener mayor información que permita explicar el mantenimiento de este polimorfismo por el efecto de selección. Por ejemplo Lynch y Walsh (1988) compararon las tasas de diferenciación entre el locus de color y un set de marcadores moleculares (que se asume son neutrales), de aquí son posibles dos alternativas:

- Selección negativa dependiente de frecuencia: en la que se puede crear una situación donde la mayoría de las poblaciones han alcanzado un equilibrio en la frecuencia de los morfos. En este caso se esperaría que la frecuencia de los morfos sea significantemente *menor* a la diferenciación de la población en los loci neutrales (RAPD markers) (Andres et al, 2000, 2002).

- Las hembras pueden escoger ligeramente diferentes nichos ecológicos, y entonces las diferencias entre las poblaciones pueden reflejar adaptaciones locales a diferentes condiciones ambientales. En este caso, la diferenciación en la población entre las frecuencias de los morfos se espera sea significativamente mayor que la diferenciación por loci neutrales, esto lo demostró Wong *et al* (2003) usando microsatelites. (en Van Gossum *et al*, 2008).

Finalmente, el desarrollo de nuevas técnicas moleculares, en conjunto con estudios comportamentales y ecológicos, pueden reunir información para lograr una explicación del mantenimiento del polimorfismo de color limitado al sexo.

4. METODOLOGIA

4.2 Especie de estudio

Ischnura ramburii (Selys 1850) pertenece al suborden Zygoptera o caballitos del diablo, y hace parte de la familia Coenagrionidae. Esta es una especie que se caracteriza por no ser territorial, suelen habitar en charcos en donde se alimentan, aparean y ovopositan (Dunkle, 1990). Como muchos *Ischnura,* pero a diferencia de muchos odonatos (Corbet 1999), los imagos logran una coloración completa en pocas horas luego de haber emergido. En los machos hay dos pequeñas manchas circulares postoculares verdes en la cabeza y el pterostigma del ala anterior es bicoloreado (Figura 3), el verde del tórax se puede observar en la parte medial del dorso y entre las líneas negras del humero y en el dorso del abdomen es negro excepto por los segmentos 8 y 9 que son azules dorsal y lateralmente (Figura 1) (Robertson 1985).

Ischnura ramburii se caracteriza por tener polimorfismo de color limitado a las hembras, en este caso presenta dos fenotipos, uno androcrómico (la hembra se ve igual al macho) y otro ginocrómico (se ve diferente al macho) (Figura 2 a y b). Hembras de ambos morfos muestran cambios ontogénicos de color en su tórax y puntos postoculares, y aunque este cambio aun no se ha estudiado en *I. ramburii,* en otras especies este parece estar asociado

con la maduración de los huevos (Langenbach 1993: *I. pumilio*) (Sirot *et al* 2003). Ambos morfos presentan dos fenotipos relacionados con la edad. Las androcromas jóvenes tienen el tórax azul y cambia a verde cuando es adulta. Por su parte, en las hembras ginocromas jóvenes las manchas postoculares son grandes y naranjas, el tórax es naranja y se observa únicamente una línea negra en la parte medial del dorso y el dorso del abdomen es verde-negro metálico, cuando madura esta coloración cambia a un color críptico verde y café, y las manchas postoculares se reducen a su tamaño normal (Robertson 1985).

La esperanza de vida de *I. ramburii* aun es incierta, pero en otras especies cercanas como *Ischnura damula* el promedio de esperanza de vida para androcromas y ginocromas es de 3.8 y 10 días respectivamente (Johnson, 1975), en *I. graelsii* es de 7 días aproximadamente (Cordero 1992b).

Figura 1. Macho adulto de *Ischnura ramburii*. Foto tomada por Nadia Velásquez, 2008.

Figura 2. Hembras de *Ischnura ramburii.* a. Copula de *I. ramburii* con hembra androcroma. b. Copula de *I. ramburii* con hembra ginocroma. Fotos tomadas por Nadia Velásquez, 2008.

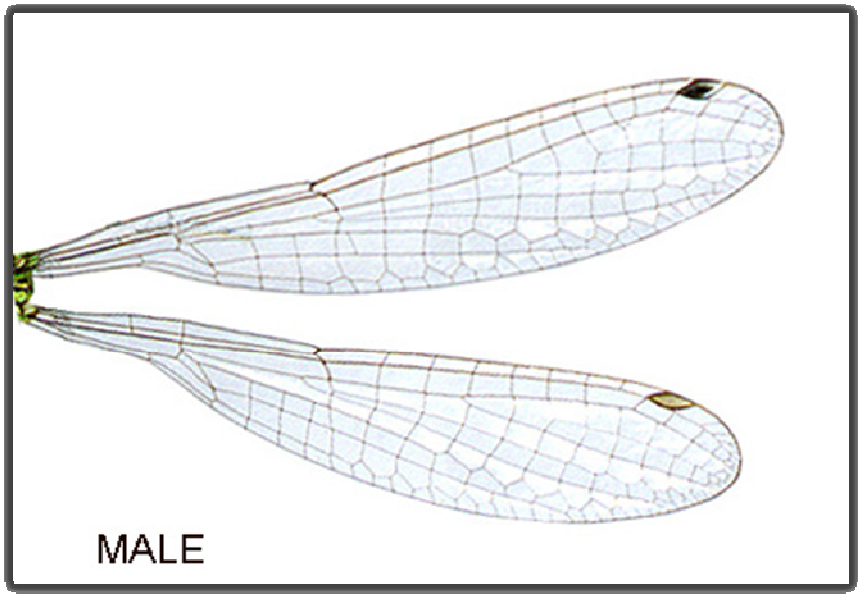

Figura 3. Alas del macho de *Ischnura ramburii*. Tomada de: http://stephenville.tamu.edu/-itchel/damselfly/irmisc.html

I. ramburii acostumbra a alimentarse de una gran variedad de insectos voladores como moscas, polillas y hasta otras libélulas; también pueden alimentarse de arañas (Sirot, 1999). Una característica que llama la atención en esta especie es que cuando están en presencia de una alta densidad de presas suelen asesinar mas individuos que los que realmente van a consumir (Corbet, 1999). Los principales depredadores de esta especie son ranas, aves, peces, arañas y otras libélulas (Dunkle, 1990 en Sirot 2000; Sirot, 1999).

El apareamiento en *I. ramburii,* es iniciado generalmente por un macho que se asoma sobre otra hembra a una distancia de 5 – 30 cm. El macho se acerca rápidamente a la hembra y la toma por el protórax con sus apéndices anales, hasta alcanzar la posición en tándem que es la ideal para que se dé la cópula, luego el macho une su abdomen ventralmente con el poro genital de la hembra, alcanzando la posición "Wheel", y comenzando así el macho a transferir su esperma a la hembra (Miller & Miller, 1981). Los

machos pueden realizar la posición en tándem con una hembra no receptiva, pero no pueden forzar la copula porque las hembras deben actuar activamente para formar la "Wheel" (Fincke 1997). En *I. ramburii* la cópula puede durar hasta 6.5 horas (Robertson, 1985). Las hembras suelen ovopositar solas, en la horas de la tarde, insertando sus huevos en la vegetación de la charca (Robertson, 1985). Las hembras ovopositan solas, usualmente en la tarde, insertando sus huevos en vegetación flotante o emergente. (Sirot et al, 2001).

4.3 Área de estudio

El estudio se realizo en dos poblaciones de *Ischnura ramburii*. La primera se encuentra ubicada en la finca ganadera "El palmar" con coordenadas geográficas 3.94710º N 075.00667º W a una altura de 326 msnm, ubicada en el Municipio de Saldaña, al suroeste del Departamento del Tolima (Figura 4). Al norte el municipio limita con Municipio de Cajamarca, Rovira, Valle de Sanjuán, San Luís, Guamo, al oriente con el Río Magdalena, al sur con Municipio de Natagaima, Ataco, Planadas y Río Blanco y al oeste con los departamentos del Valle y Quindío.

Esta es una charca rodeada de potreros y es usualmente utilizada para que las vacas y los búfalos tomen agua. Está rodeada por vegetación, y los potreros aledaños constantemente son fumigados. Se observaron otras especies como *Ischnura capreolus* (abundante), *Perithemis sp*. (abundante), y *Mycrathiria sp.* (abundante).

Figura 4. Mapa de la ubicación de las zona de muestreo en Saldaña- Tomado de: http://ssiglims.igac.gov.co/ssigl/mapas_de_colombia/galeria/IGAC/deptales-pdf/tolima_08.pdf

La segunda población se encuentra ubicada en Chinauta al suroccidente del Municipio de Fusagasuga en el Departamento de Cundinamarca, en una finca de recreo llamada “Villa Vivi”. Se encuentra a una altura de1047msnm con las coordenadas geográficas4º18'2 N 74º28' 9W (verFigura 5). Esta es está rodeada por vegetación, y constantemente se está podando el pasto que se encuentra alrededor de la charca. Se observaron otras especies como *Ischnura capreolus* (rara), *Acanthagrion sp*. (abundante), *Telebasis sp*(rara).

Figura 5. Mapa de la ubicación de la zona de muestreo en Chinauta. Tomado de : http://ssiglims.igac.gov.co/ssigl/mapas_de_colombia/galeria/IGAC/deptales-pdf/cundinamarca750.pdf

4.4 Fase de campo y laboratorio

Se realizaron dos salidas de campo una a Saldaña y otra a Chinauta con una diferencia de 15 días entre cada una. Cada una de las salidas tuvo una duración de tres días, durante los cuales se realizaron muestreos a lo largo del día durante el periodo de actividad de estas libélulas (9-5 pm).

Se colectaron todas las copulas observadas en el borde de las charcas y fueron colocadas en pequeños insectarios. Al finalizar la copula, los machos fueron liberados y las hembras fueron puestas en pequeños frascos de plástico con papel filtro humedecido (para estimular la ovoposición) durante dos días (Svensson 2005). Las hembras no fueron alimentadas durante el periodo de ovoposición con el fin de que los huevos puestos por las hembras solo

reflejaran su alimentación durante su pasado reciente en campo (Svensson 2005a). Posteriormente a esto, se registro el morfo y se hicieron medidas biométricas (longitud total, longitud del abdomen, longitud de las alas, ancho del tórax, ancho y alto de los últimos segmentos abdominales) (Svensson 2005b).

Los huevos obtenidos de las hembras fueron contados unos días después de la puesta en el laboratorio, con la ayuda de un estereoscopio Zeiss. Esto se hizo principalmente porque los huevos recién puestos son transparentes, pero luego de 24 horas los huevos fecundados son cafés (Corbet, 1999; Svensson 2005a) (ver Figura 6). El color oscuro de los huevos fertilizados se debe en parte a la tanina del corion, el cual aparece pocas horas después de la ovoposición (Colbert, 1999). De esta forma, se contaron los huevos y se diferenciaron huevos fecundados (F) de no fecundado (NF).

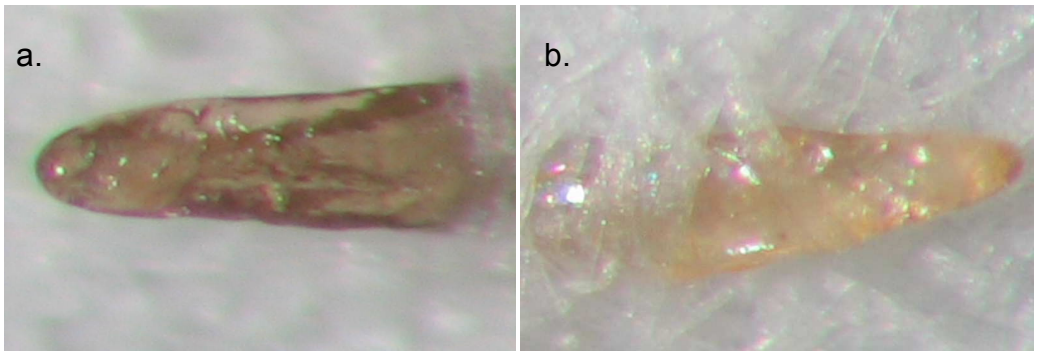

Figura 6. Huevos de *Ishnura ramburii*. a. Huevo fecundado. b. Huevo sin fecundar. Se observan las diferencias de color entre los dos huevos. Fotos tomadas por Nadia Velásquez.

4.5 Análisis de datos

Finalmente, luego de realizar un análisis de Shapiro Wilk para las medidas biométricas, dieron normales las medidas de longitud (longitud total, longitud abdomen y longitud alar) y no dieron normales los anchos (ancho abdomen y ancho de tórax) y el alto del abdomen. Para los parámetros que dieron normales se hizo un análisis de correlación de Pearson (Anexo) y se obtuvo que todas las longitudes estaban significativamente correlacionadas. Teniendo en cuenta lo anterior, se realizó un Análisis estadístico multivariado (MANOVA) para observar el efecto de las poblaciones y los morfotipos para las medidas de longitud.

Y para las otras medidas (ancho de tórax, ancho de abdomen y alto de abdomen) se realizó primero una prueba de correlación no paramétrica de Spearman (Anexo) y se encontró que estas medidas no estaban correlacionadas entre sí. Para ver si existían diferencias entre las poblaciones y los morfotipos para estas características se realizo una prueba Kruskal-Wallis para cada una.

Con él número de huevos fecundados y no fecundados se calculo un índice de fecundidad (IF= (F-NF)/Total de huevos). Posteriormente, se realizo una prueba de normalidad Shapiro-Wilk para los huevos fecundados, no fecundados, huevos totales y el índice de fecundidad (Anexo). De estos, solo dieron normales los huevos totales para lo que se realizo un ANOVA (Anexo) de dos vías para ver si existían diferencias entre los dos fenotipos y entre las poblaciones, y entre la interacción entre estos. Y para ver si existían diferencias en la fecundidad entre los morfos y entre las poblaciones se realizaron varias pruebas de Kruskal-Wallis con el índice de fecundidad. Posteriormente, teniendo en cuenta el promedio del número de huevos totales encontrados para cada morfotipo dentro de cada población, se realizaron pruebas de Chi-cuadrado para ver si existían diferencias entre el

número promedio de huevos totales puestos en cada una de las poblaciones para cada uno de los morfos.

La frecuencia de copula para cada uno de los morfos en las dos poblaciones se estimo como el número de cada morfo en copula dividido por el número total de copulas atrapadas. Y estas frecuencias observadas de los diferentes morfotipos vistos en copula se compararon con las frecuencias esperadas obtenidas de las proporciones relativas (hembras maduras encontradas solas en la población) de cada uno de los morfos dentro de las poblaciones (Bautista 2008). Teniendo en cuenta que ambos morfos son igualmente detectables por el ojo humano (Van Gossum 2004).Para esto, se realizo un Chi-cuadrado con el fin de probar la idea en la que muchas especies de Zygopteros, a pesar de las preferencias de copula de los machos, la copula ocurre al azar con respecto al fenotipo de las hembras (Andrés & Cordero 2001).Todos estos análisis fueron realizados con el programa estadístico SPSS (..).

5. RESULTADOS

5.1 Medidas morfológica

Se capturaron en total 55 hembras en copula, 26 (17 Ginocromas, 9 Androcromas) en Chinauta y 29 (23 Ginocromas, 6 Androcromas) en Saldaña. Para las medidas morfológicas de longitud que se realizaron (longitud total, longitud del abdomen, longitud de las alas) solo se encontraron diferencias significativas entre los fenotipos para la longitud total (Tabla 2, Figura11). Adicionalmente, se encontraron diferencias significativas entre las hembras de las dos poblaciones, para la longitud total (n=55; F=25,666; P=0,000; Figura 7), la longitud de las alas (n=55; F=29,351;P=0.000; Figura 8),la longitud del abdomen (n=55; F=15,518;P=0,000; Figura 9).

Para el ancho de tórax, ancho del abdomen y alto del abdomen se encontraron diferencias significativas entre las poblaciones para el ancho del abdomen (n=55; H= 8,027 P=0,005; Figura 10) y no significativas para el ancho de tórax (n=55; H=1,672 P= 0,196) y el alto del abdomen. (n=55; H=0,456 P= 0,500). Entre los morfotipos se encontraron diferencias significativas para el alto del abdomen (n=55; H=7,072 P=0,008; Figura 12) y no significativas para el ancho del abdomen (n=55; H=2,078 P=0,149)y el ancho del tórax n= 55; H= 0,146 P= 0.702.).

Para las interacciones entre el morfotipo y el lugar no se encontraron diferencias significativas para ninguna de las longitudes, (Longitud total: n=55; F=1.391; P=0.244; Longitud abdomen: n=55; F=0.334; P=0.566; Longitud alas: n=55;F=1.149;P=0.289).

TABLA 2. Promedio y desviación estándar de las medidas morfológicas para de los dos morfotipos en las dos poblaciones. Estadísticos obtenidos con MANOVA.

MEDIDAS	**CHINAUTA**		**SALDAÑA**		**F**	**P**
	ANDROCROMAS	**GINOCROMAS**	**ANDROCROMAS**	**GINOCROMAS**		
	N=7	**n=19**	**n=6**	**n=23**	**n=55**	
Longitud total	2.95±0.041	2.89±0.077	2.82±0.087	2.73±0.085	5.67	0.021*
Longitud abdomen	2.28±0.063	2.23±0.097	2.16±0.044	2.12±0.073	1.739	0.193
Longitud alas	1.64±0.016	1.59±0.083	1.49±0.058	1.51±0.061	0.421	0.519

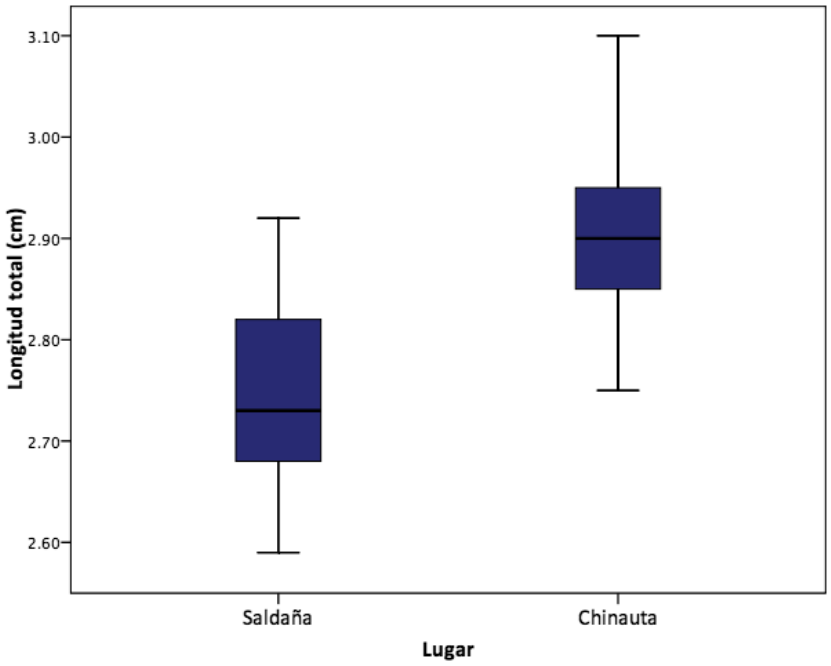

Figura 7. Boxplot de la longitud total en las poblaciones de Saldaña y Chinauta. Se observan la media y la variación de los datos, y se encontraron diferencias significativas entre las medias de las longitudes totales entre las dos poblaciones.

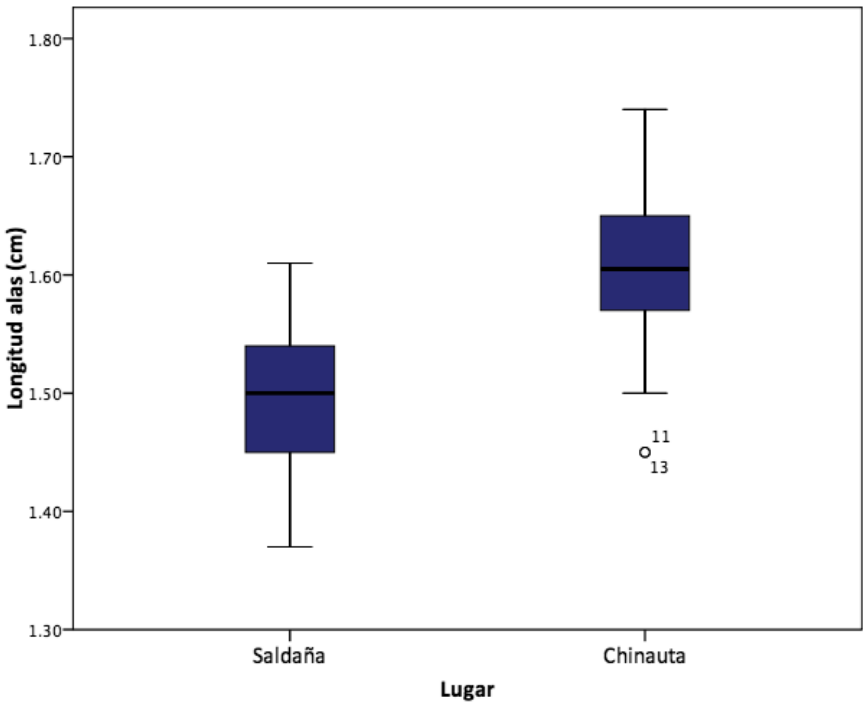

Figura 8. Boxplot de la longitud de las alas en las poblaciones de Saldaña y Chinauta. Se observan la media y la variación de los datos, y se encontraron diferencias significativas entre las medias de la longitudes alares entre las dos poblaciones.

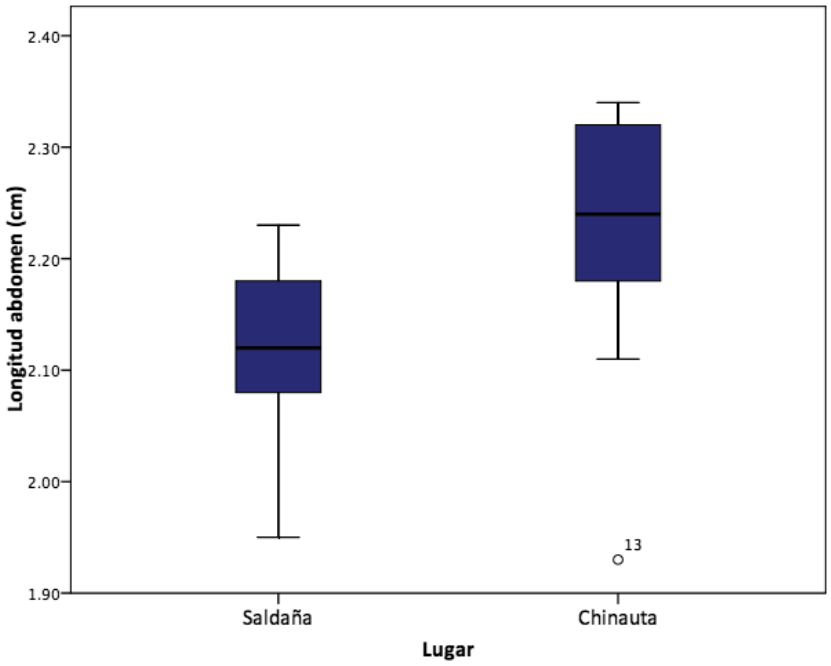

Figura 9. Boxplot de la longitud del abdomen en las poblaciones de Saldaña y Chinauta. Se observa un efecto significativo del lugar sobre la longitud del abdomen.

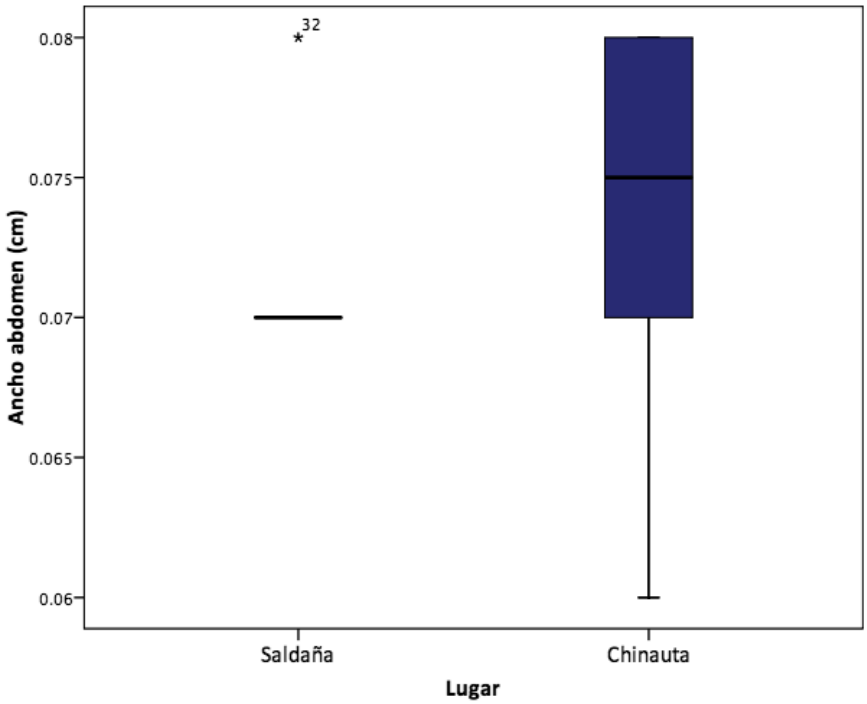

Figura 10. Boxplot de la longitud para cada uno de los morfotipos. Se observa que si existe un efecto significativo del morfotipo sobre la longitud total en las dos poblaciones.

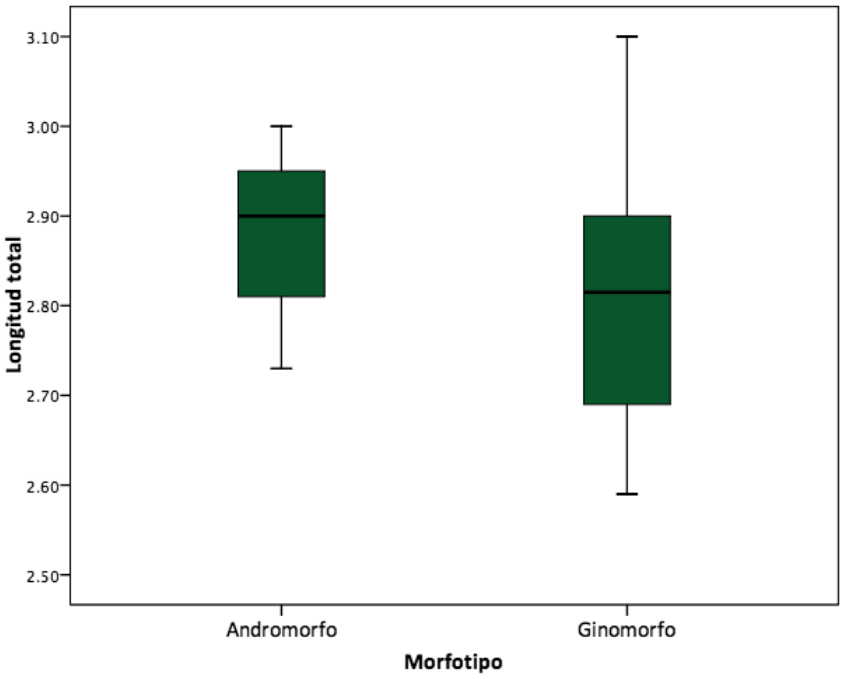

Figura 11. Boxplot de la longitud para cada uno de los morfotipos. Se observa que si existe un efecto significativo del morfotipo sobre la longitud total en las dos poblaciones.

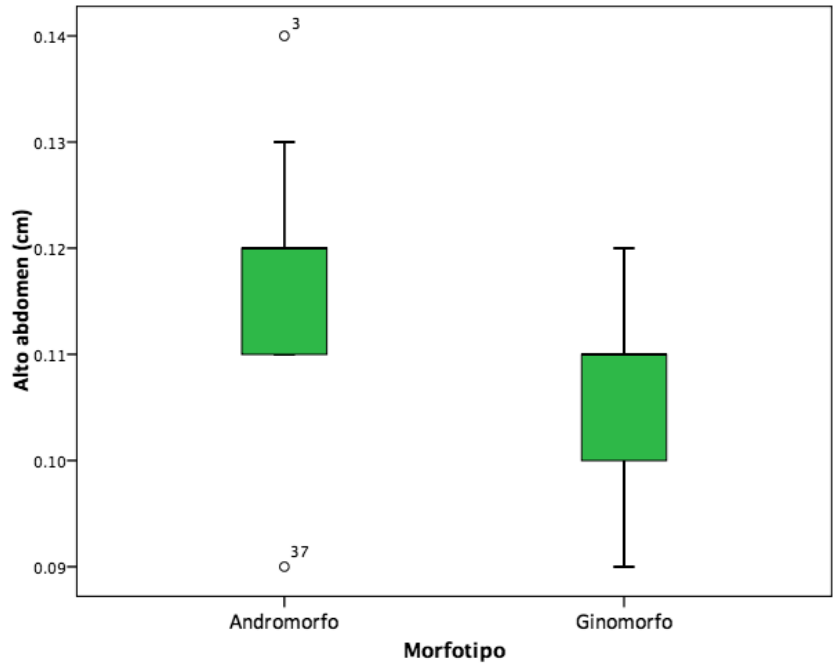

Figura 12. Boxplot del alto del abdomen para cada uno de los morfotipos. Se observa que si existe un efecto significativo del morfotipo sobre la longitud total en las dos poblaciones.

5.2 Fecundidad y frecuencia de copula

De las hembras capturadas en copula,en Saldaña el 69% (20/29) y en Chinauta el 74% (20/27) pusieron huevos. De estas, el 85% (17/20) y el60% (12/20) son ginocromas respectivamente. En ambas poblaciones solo se observaron dos hembras juveniles rojas en copula pero no se tomaron en cuenta para los análisis hecho en este estudio. El número de huevos promedio fecundados y no fecundados puestos por los diferentes morfos en cada una de las poblaciones se puede observar en la tabla 3.El número promedio de huevos totales teniendo en cuenta los morfos de las dos poblaciones es: androcromas (n=11) 159.91±101.24 y ginocromas (n=28) 107.04±62.94.

Al hacer una ANOVA con los huevos totales se encontró que no existían diferencias entre los morfotipos (n=40;F=0,981; P=0,329 Figura 13) y entre los lugares (n= 40; F=1,035; P=0,316; Figura 14), y no se encontraron diferencias para la interacción morfo*lugar (F=0.003;P=0.958).

Tabla 3. Promedios y desviaciones estándar del número de huevos para cada uno de los morfos y cada una de las poblaciones.

			# de huevos	**# de huevos por morfotipo por población**	**TOTAL (Poblaciones independientemente)**	**TOTAL (Ambas poblaciones)**
Chinauta (n=20)	Ginocroma (n=12)	Fecundados (n=8)	125,43 ± 65,77	125,75±47,55	139 ±78,47	122.37±77.09
		No fecundados (n=7)	84.25 ± 44,83			
	Androcroma (n=7)	Fecundados (n=6)	196 ± 62.93	161,71±115.6		
		No fecundados (n=5)	29.2± 13,22			
Saldaña (n=20)	Ginocroma (n=16)	Fecundados (n=14)	77.36±67,83	93±70,59	105,75±76,05	
		No fecundados (n=6)	80.4±92.19			
	Androcroma (n=4)	Fecundados (n=2)	74,5 ± 43,13	156,75±85,92		
		No fecundados (n=3)	159.33 ± 98,85			

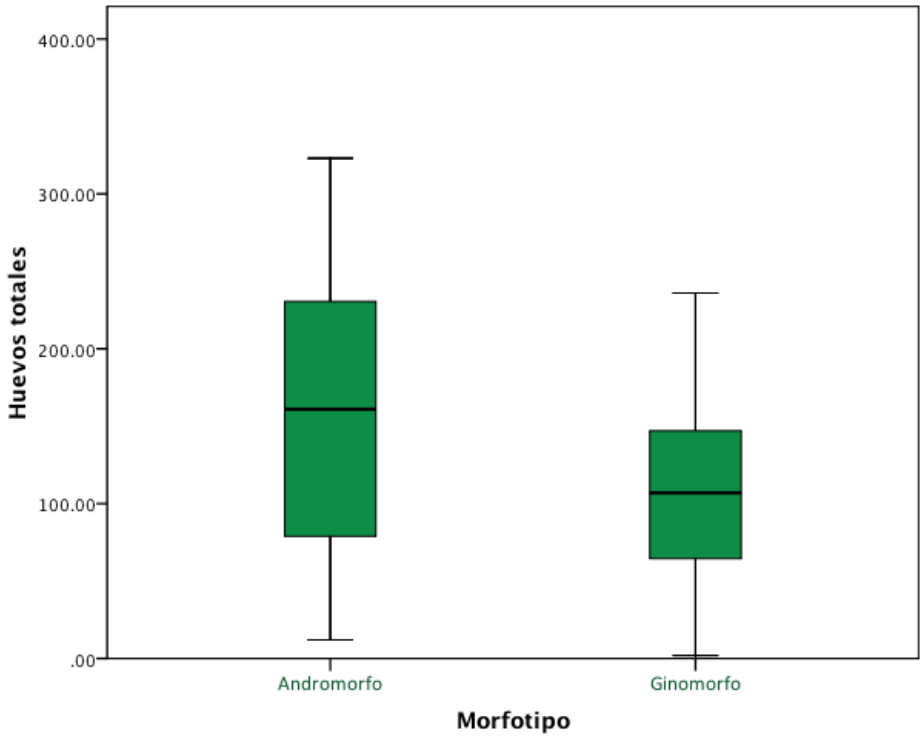

FIGURA 13. Boxplot del número total de huevos para cada uno de los morfotipos. Se encontró que no existe un efecto significativo del morfotipo sobre el número total de huevos.

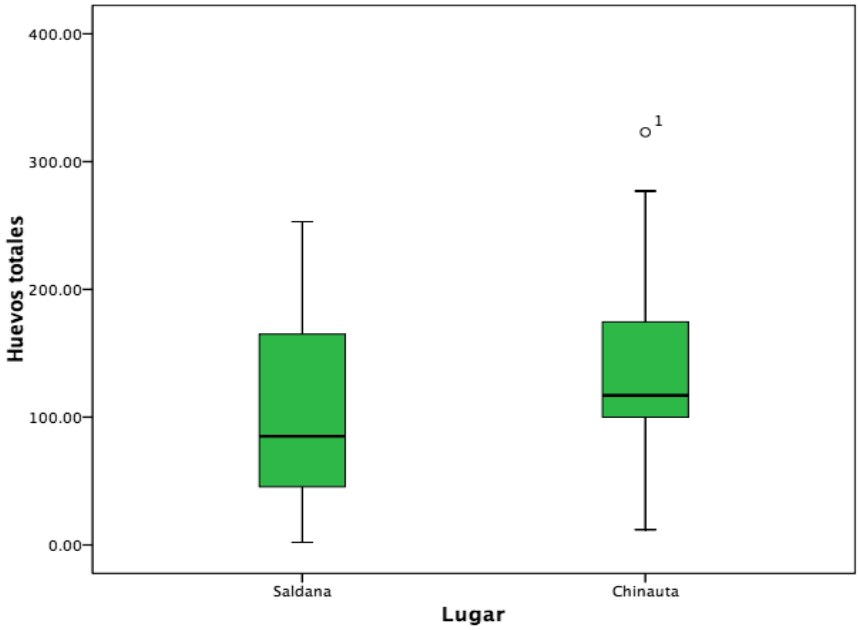

FIGURA 14. Boxplot del número total de huevos para cada uno de los lugares. Se encontró que no existe un efecto significativo del lugar sobre el número total de huevos.

Con las pruebas de Kruskal –Wallis realizadas con el índice de fecundidad se obtuvo que entre las poblaciones no habían diferencias (gl=1; H:0.835;P=0.361), y entre los morfos tampoco habían diferencias (gl=1; H:2.302; P=0.129).

Con los Chi cuadrados calculados para los huevos totales se encontraron diferencias entre las poblaciones solamente para las ginormorfas ($\chi^2c=4,9>\chi^2t$), y no se encontraron diferencias significativas para las androcromas entre las dos poblaciones ($\chi^2c=0.07<\chi^2t$). Adicionalmente con los Chi-cuadrados que se realizaron entre los morfos para cada población, se encontró que si existían diferencias significativas entre los morfotipos en ambas poblaciones (Saldaña : $\chi^2c=4,01>\chi^2t$; Chinauta: ($\chi^2c=20.3>\chi^2t$). El Chi cuadrado teniendo en cuenta las dos poblaciones y los dos morfos es ($\chi^2c=65.22>\chi^2t$).

Por último se encontró que las copulas tanto en Saldaña como en Chinauta se dan al azar con respecto a la coloración de las hembras (χ^2 = 0,475 P=0,941; χ^2= 0,019 P= 0,890 respectivamente).

6. DISCUSIÓN

Las diferencias en tamaños entre las dos poblaciones de *Ischnura ramburii* se pueden deber en parte a la diferencia altitudinal que existe entre ellas. La población de Chinauta se encuentra a una altitud de 1047 msnm mientras que la de Saldaña se encuentra a 326 msnm. Se puede observar que los individuos en la población de Saldaña son más pequeños que los de la población de Chinauta (ver Figuras 7, 8 , 9 y 10). Contradiciendo la leyes de Bergman y James, en las que se dice que en animales homeotermos se presenta una disminución de

tamaño al aumentar la altura. En este trabajo, al igual que en otros trabajos con animales ectotermos, se encuentra un patrón contrario al propuesto por la regla de James, donde los animales más pequeños se encuentran en las alturas más bajas. Por ejemplo, en la avispa *Agelaia pallipes* se encontró que para el ancho y largo de las alas, estas eran más pequeñas a una altura de 2600 msnm y más grandes a una altura de 3380 msnm (Rodríguez-J*et al*, 2007). Así pues, estas diferencias suelen estar asociadas con el vuelo de los insectos, ya que a mayores alturas la densidad del aire es mucho más baja y los insectos necesitan solucionar las grandes dificultades de vuelo aumentando su tamaño, especialmente las partes requeridas para el vuelo. Finalmente, las medidas biométricas hechas a las hembras de *Ischnura ramburii* en este estudio, son un primer paso para ver el efecto de la altitud en los Odonatos en Colombia.

Por otro lado, se observaron diferencias en la longitud total entre los morfos (Figura 11). En primer lugar se puede observar que las ginocromas tienen una mayor variación de la longitud total que las androcromas. Y las androcromas tienen una media mayor que las ginocromas. Esta diferencia de tamaño entre las hembras se ha reportado para otras especies de *Ischnura*, como es el caso de *I.graelsii* (Cordero, 1992) e *I. elegans* (Cordero et al, 1998), para las que se observo que las androcromas son de mayor tamaño que las ginocromas en las poblaciones de alta densidad. Aun así, vale la pena aclarar que esta no es una regla general para los Zygopteros que tienen policromatismo (Cordero et al, 1998). De igual forma se encontro un efecto significativo de los morfotipos para el alto del abdomen, indicando que las androcromas pueden tener mayor capacidad en su abdomen para sus huevos (Figura 12).

Así pues, ya que el tamaño del adulto en algunos Zygopteros está relacionado con su nutrición durante su estado larval (durante el cual son territoriales), se ha sugerido que estas diferencias en tamaño se deban a que las larvas de las androcromas sean más agresivas que las ginocromas y sean capaces de excluir a sus conespecíficos de los mejores lugares para alimentarse. Y se puede sugerir, que esta competencia larval puede tener un efecto en el mantenimiento del polimorfismo (Cordero 1992). Entonces, en nuestro estudio estas diferencias entre los dos morfotipos, pueden indicar igualmente un efecto de la competencia en su estado larval. Así pues, se hace necesario hacer estudios con el estado larval de esta especie para poder observar esta competencia entre los morfos. Adicionalmente, es importante tener en cuenta la densidad de la población en el momento de hacer estos estudios, ya que al haber más individuos la competencia es mayor y aparentemente se convierte en una ventaja para el morfotipo más agresivo. Puede que no se hayan observado diferencias entre la longitud de las alas, y del abdomen, porque aparentemente, como dijimos anteriormente, el tamaño de estas estructuras está más relacionado con la altura en la que se encuentran estas poblaciones y el vuelo de los individuos, y por esto no se observan diferencias entre los morfotipos.

Adicionalmente, se esperaría que al ser entonces las androcromas de mayor tamaño, estas tengan un mayor éxito reproductivo que las ginocromas (Thompson 2002). Los machos usualmente aumentan su éxito reproductivo copulando con diferentes parejas y entre mayor sea la tasa de copula, mayor es su éxito reproductivo. Pero en contraste, las hembras maximizan su éxito reproductivo maximizando el número de huevos viables producidos. Así pues, para las hembras su éxito reproductivo depende de varios componentes, su esperanza de vida, la tasa de producción de huevos y su fertilidad. Se sabe

que estos componentes se suelen ver afectados por la copula, lo cual es costoso en tiempo, energéticamente y aumenta el riesgo de depredación (Arnquist, 2000).

De esta forma, en *Ischnura* se sabe que las copulas suelen ser muy largas, y se ha sugerido que el polimorfismo es también una consecuencia de esta situación (Cordero *et al.*, 1998), ya que las hembras deben evitar de una u otra manera el acoso por parte de los machos, para poder alimentarse mejor y aumentar su éxito reproductivo. El consumo de alimento está fuertemente correlacionado con la fecundidad (medida como el número de huevos en el abdomen) en *Ischnur*a (Richardson & Baker, 1997). Así que, parece que las androcromas tienen una estrategia reproductiva, con la cual pueden evitar el exceso de intentos de copula, comportándose como machos en el caso de *I. ramburii* (Robertson, 1985, Sirot *et al*, 2003) o *Ceriagrion tenellum* (Andrés *et al*, 2002), o enfrentándose y escapando de los machos (Sirot et al, 2001), lo cual le puede dar una ventaja reproductiva a este morfo. Pero en un estudio hecho por Cordero et al con *I. elegans* (1998), observan que las androcromas en efecto evitan copulas innecesarias, y además son de mayor tamaño, pero aun así, se dieron cuenta que las androcromas fallaron más en reproducirse que las ginocromas. Siguiendo esta idea, finalmente Sitot *et al*, proponen que el polimorfismo puede llegar a mantenerse por una diferencia en las estrategias de ambos morfos para reducir los costos de las interacciones sexuales (2001, 2003; Van Gossum 2001). En otras palabras las hembras son activas en el momento de decidir si quieren copular o no, ellas pueden decidir que macho escoger y pueden decidir tener múltiples copulas si el macho les ofrecen mejores genes que el anterior (Robertson, 1985; Fincke, 1997).

Con respecto a la fecundidad se sabe que las hembras de *Ischnura ramburii*, al igual que otras *Ischnura*, pueden fertilizar todos los huevos que van a poner a lo largo de su vida con una sola copula (Robertson, 1985; Sirot *et al*, 2001,). Sirot *et al*, muestran que las hembras que copularon una sola vez fertilizaron el mismo número de huevos que aquellas que copularon múltiples veces (2001).

Así pues, nuestros estimativos de fecundidad al igual que otros estudios previos (Fincke 1986, Corbet 1999, Svensson& Abbot, 2005), pueden explicar entre el 10% y el 50% de la fecundidad total a lo largo de la vida de las hembras. En este estudio se tuvieron en cuenta dos estimativos para la fecundidad, el índice de fecundidad el cual nos permite ver la diferencia entre el número de huevos fecundados y no fecundados. Y por otro lado, se tuvieron en cuenta los huevos totales, ya que el número de huevos producidos por las hembras (fecundados o no) también pueden ser considerados un estimativo del éxito reproductivo ((Richardson &Baker 1997; Svensson*et al*, 2005). Ya que se supone que pueden fecundar todos los huevos, es posible que no los hayan fecundado por falta de esperma, ya que a veces por el estrés que se ocasionaba al coger las copulas y ponerlos en insectarios es posible que se haya separado antes hacer la transferencia de esperma necesaria. De esta forma, se puede sugerir que esto es un mejor indicativo de fecundidad los huevos totales, y además estos pueden revelar las recientes condiciones ecológicas que las hembras han experimentado en el campo, como acoso de los machos y alimentación (Svensson et al, 2005).

Lo anterior puede ser una explicación, al porqué al hacer las pruebas estadísticas con el índice de fecundidad no se observaron diferencias significativas. De igual forma, para el

número de huevos totales tampoco fue posible identificar que existe un efecto significativo de los morfotipos y de las poblaciones en el número de huevos totales puestos por las hembras (Figura 13, Figura 14). Pero, aún así, se puede ver que el promedio de huevos puestos por las androcromas fue mayor en ambas poblaciones y que las androcromas presentan una mayor variación en el número de huevos totales (Tabla 3), apoyando levemente la idea de que al ser las androcromas más grandes pueden producir mayor cantidad de huevos, indicando que este morfo puede tener una ventaja reproductiva sobre las ginocromas. Pero hay que tener en cuenta, que aunque ponen más huevos las androcromas son el morfo menos frecuente en ambas poblaciones, y tal vez esto pueda explicar en parte el mantenimiento del polimorfismo en estas poblaciones. Dándole una ventaja a las ginocromas al ser un morfo más común que las androcromas, pero se logra mantener cierto equilibrio al tener estas últimas un mayor éxito reproductivo, posiblemente porque como ya se dijo las androcromas suelen tener mejores estrategias para evitar el acoso de los machos, poder alimentarse mejor y así producir mayor cantidad de huevos. Las diferencias en el número de huevos entre las poblaciones, se debe esencialmente a que en Saldaña las ginocromas pusieron muchos menos huevos (hacer la gráfica y discutir). Con las pruebas de χ^2c se pudo ver que existían diferencias solamente entre las ginocromas de ambas poblaciones, más no entre las androcromas. La alta variación en el número de huevos puestos por las androcromas, se puede deber en parte a que en este estudio no se controlaron factores ambientales, como humedad y temperatura, y es posible que esto haya afectado la puesta de los huevos, ya que por ejemplo en días de altas temperaturas el papel filtro en los recipientes de plástico se secaba más rápido y no siempre nos dábamos cuenta de esto.

Pero a pesar de la alta variación, se observa una tendencia de la androcromas a poner mayor número de huevos. Según Cordero & Sánchez-Guillen, esta ventaja de las androcromas solo es válida en poblaciones donde la densidad de la población es muy alta (2007; Svensson et al, 2005). Cuando la densidad de la población es baja, las androcromas se pueden ver muy afectadas ya que su posibilidad de copula puede llegar a ser cero. Ellos muestran que las fecundidades de los morfos están negativamente afectadas por la frecuencia y la densidad del acoso de los machos.

Es por esto, que podríamos pensar que las poblaciones de *Ischnura ramburii* en Saldaña y en Chinauta son poblaciones donde la densidad de machos es alta (Bautista 2008). Esto es corroborado en este estudio, al ver que no existen diferencias en las frecuencias de copula entre los morfos ni entre las poblaciones (ver Resultados). Al igual que en *I. graellsii* (Cordero, 1992; Cordero &Egido, 1998) e *I. elegans* (Van Gossum, 2001) los fenotipos tienen un éxito de copula similar en las poblaciones de altas densidades. Y específicamente en *I. ramburii* se ha observado que las androcromas reciben menos intentos de copulas por parte de los machos, pero no copulan menos frecuentemente que las ginocromas (Sirot et al, 2003).

Así pues, en las dos poblaciones trabajadas en este estudio las copulas son independiente de la coloración de las hembras al igual que otras *Ischnura* y otras especies que presentan policromatismo, por ejemplo *Ceriagrion tenellum* (Andrés *et al*, 2002). Esto no se puede generalizar, porque por ejemplo Cordero & Sánchez-Guillen encontraron que de 23 poblaciones de *I. elegans*, 13 poblaciones si presentaban diferencias en la frecuencias de copula entre los morfotipos.

Adicionalmente, en este estudio no se están teniendo en cuenta el número de copulas previas, ni intentos de copula previos a cuando son atrapadas las hembras. Hoy en día se están realizando nuevos experimentos para poder estimar directamente las consecuencias en la fecundidad de las tasas de copula entre los diferentes morfos, aplicando polvo fluorescente de diferentes colores sobre los claspers de los machos y en la genitalia, estos son liberados y días después capturan la mayor cantidad de hembras maduras , las hembras con diferentes números de copulas son puestas a ovopositar y así estiman las consecuencias en la fecundidad de tener múltiples copulas (Svensson, 2007; Gosden & Svensson, 2007). Por ejemplo, para *I. elegans* encontraron que las hembras difieren en su resistencia a los intentos de copula, el número promedio de copulas y en el efecto de múltiples copulas. Observaron, que las hembras ginocromas (infuscans) tienen un patrón no-linear, donde tienen un alto éxito reproductivo con pocas copulas y con muchas, mostrando una relación en forma de U (Figura 15), que nunca antes había sido reportada. Así pues, es conveniente tener en cuenta el efecto del acoso sexual sobre las hembras para futuros estudios en el polimorfismo. Y además, según un estudio realizado por Hammer & Van Gossum muestran que además de los factores normalmente analizados (densidad, acoso sexual,*etc.*) es necesario tener en cuenta aspectos ambientales como la temperatura, ya que ellos encuentran diferencias en la resistencia a la temperatura, donde los andromorfos son menos resistentes al calor que los ginocromos, y por esto puede que se encuentre en menor cantidad en poblaciones más calientes (2008).

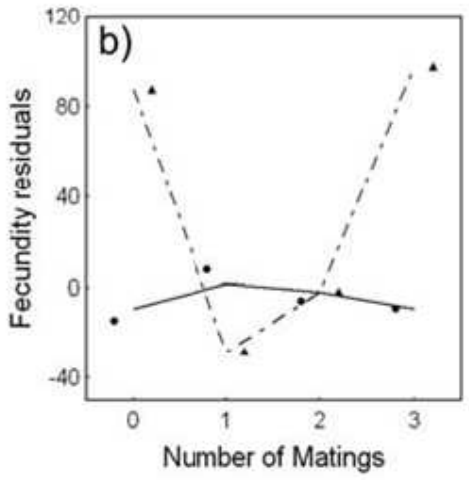

Figura 15. Efecto del número de copulas sobre la fecundidad en una población de *I. elegans.* Tomado de Gosden & Svensson, 2007.

7. CONCLUSIONES

- Al igual que otros insectos, *Ischnura ramburii* se ve afectada por la altura en su tamaño corporal, especialmente en las partes relacionadas con el vuelo, ya que en los lugares más altos la densidad del aire es menor y deben enfrentar mayores dificultades con el vuelo, las cuales solucionan agrandando y reforzando las estructuras utilizadas para el vuelo.

- Se encontraron diferencias en los tamaños de los morfotipos, donde las androcromas son más grandes y menos variación y las ginocromas tienen una variación más amplia en su longitud total. Y es necesario hacer estudios con las larvas para ver si existen diferencias en competencia entre los morfos en este estado que den más información sobre el mantenimiento del polimorfismo.

- Se encontró que con respecto al índice de fecundidad no se encuentran diferencias en fecundidad, puede ser debido al estrés generado en el momento de atrapar las copulas haya afectado la transferencia de esperma.

- Aunque no se observo un efecto significativo del morfotipo y de la población sobre el número total de huevos. Se observa una tendencia de los androcromos a poner mayor número de huevos. Se sugiere hacer estos estudios de fecundidad, controlando factores ambientales como temperatura y humedad.

- Las copulas en estas dos poblaciones de *Ischnura ramburii* se dan aleatoriamente sin importar la coloración de las hembras.

- Los datos de este estudio indican que el polimorfismo puede estar sujeto a una selección activa a través de la fecundidad diferencial entre las hembras.

- La fecundidad puede ser una de las variables claves en el momento se estudiar el polimorfismo. Aún así, el estimador de fecundidad usado en este estudio es solo un componente del éxito reproductivo total (ej. esperanza de vida). Así pues, es necesario hacer estudios donde se incluyan varios aspectos del *fitness* total.

- Aproximaciones a largo plazo deberían integrarse con estudios a corto plazo con el fin de estimar componentes del *fitness* como la fecundidad, para obtener evidencia más directa para la selección en los morfos.

- Es necesario usar metodologías recientes en el estudio del polimorfismo, en las cuales debe incluirse efectos de depredación, interacción sexual, ecología, ambiente, éxito reproductivo, etc.

8. BIBLIOGRAFIA

- Andrés, J.A.,Sanches-Guillen R.A.& CorderoA. 2000.Molecular evidence for selection on female color polymorphism in the damselfly *Ischnura graellsii.*Evolution, 54 (6) : 2156–2161
- Andrés, J.A., Sanchez-Guillen, R.A. & Cordero, A. 2002.Evolution of female colour polymorphism in damselflies: testing the hypotheses. Animal Behaviour, 63: 677-685.
- Andrés, J.A. & Cordero, A. 1999.The inheritance of female colour morphs in the damselfy *Ceriagrion tenellum* (Odonata, Coenagrionidae). Heredity, 82: 328-335.
- Arnquist,G. & Nilsson T. 2000. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. Animal Behaviour. 60: 145-164.
- Begon, M., Townsed, C.R., Harper J.L. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. 4th ed. Blakwell publishing.
- Brinkhurst, R.O.1959. Alary Polymorphism in the Gerroidea (Hemiptera-Heteroptera). The Journal of Animal Ecology, 28 (2): 211-230.
- Clarke,C. A;Sheppard,P. M. 1962. The Genetics of the Mimetic Butterfly Papilio Glaucus.Ecology, 43 (1): 159-161.
- Corbet, P.S. 1999. Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York.
- Corbet, A. S. & Pendlebury, H. M. 1978. The Butterflies of the Malary Peninsula. 3rd, revised by Eliot J.N edn. Kuala Lumpur.

- Cordero, A. 1990. The inheritance of female polymorphism in the damselfly *Ischnura graellsii* (Rambur) (Odonata: Coenagrionidae). Heredity. 64, 341-346.
- Cordero, A. 1992. Density-Dependent Mating Success and Colour Polymorphism in Females of the Damselfly *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae).The journal of Animal Ecology 61 (3): 769-780.
- Cordero, A. 1992b. Sexual cannibalism in the damselfly species *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). Entomología Generalis, 17, 17–20.
- Cordero, A. & Egido, F.J. 1998. Mating frequency, population density and female polychromatism in the damselfly *Ischnura graellsii*: an analysis of four natural populations. Etología. 6:61-67.
- Cordero, A. Santolomazza, S., & Utzery, C. 1998. Mating opportunities and mating costs are reduced in androchrome female damselflies, Ischnura elegans (Odonata). Animal Behaviour. 55: 185-197.
- Cordero, A. and R. Sanchez-Guillen (2007). "Male-like females of a damselfly are not preferred by males even if they are the majority morph." Animal Behaviour 74: 247-252.
- Ericson, D.B.1959. Coiling Direction of *Globigerina pachyderma* as a Climatic Index. *Science*, 130 (3369): 219 – 220.
- 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.

- Fincke, O. 2004. Polymorphic signals of harassed femlae odonates and the males that learn them support a novel frequency-dependent model. Animal Behaviour. 64: 833-845.
- Galeotti, P., Rubolini, D., Dunn, P.O. & Fasola, M. 2003. Colour polymorphism in birds: causes and functions. J. Evol. Biol. 16: 635–646.
- Gónzales-Soriano, E. & Córdoba-Aguilar. 2005. Male behaviour in the male dimorphic damselfly *Paraphlebia quinta* Calvert (Zygoptera: Megapodagrionidae). Odonatologica 34 (4): 379-385.
- Gonzáles, I. 2006. Estudio del mantenimiento del polimorfismo en larvas de *Ischnura graellsii* Rambur, 1842 (Odonata: Coenagrionidae). Departamento de Ecología y Biología Animal, Universidad de de Vigo Tesis de Licenciatura.: 166.
- Gosden, P & Svensson, E. 2007. Female Sexual Polymorphism and Fecundity Consequences of Male Mating Harassment in the Wild. PLoSONE 2(6): e580. doi:10.1371/journal.pone.0000580
- Hammers, M. & Van Gossum, H. 2008. Variation in female morph frequencies and mating frequencies: random, frequency-dependent harasssmente or male mimicry?. Animal Behaviour. 76: 1403-1410.
- Harper G., Whittaker J. B.1976. The Role of Natural Enemies in the Colour Polymorphism of Philaenus spumarius (L.). The Journal of Animal Ecology, 45 (1): 91-104.
- Harrison R.G. 1980. Dispersal Polymorphisms in Insects. Annual Review of Ecology and Systematics, 11: 95-118.

- Hilton, D. 1987. A terminology for females with color patterns that mimic males. Entomological news, 98(5): 221-222.

- Hoffman, E.A. & Blouin, M.S. 2000. A review of colour and pattern polymorphisms in anurans. Biol. J. Linn. Soc. 70: 633–665.

- Howlett, R.J., Majerus, M.E.N. 1986. The understanding of industrial melanism in the peppered moth (Biston betularia) (Lepidoptera: Geometridae). Biological Journal of the Linnean Society, 30 (1): 31 – 44.

- Johnson, C. 1964a. The inheritance of female dimorphism in the damselfly, *Ischnura damula. Genetics* 49: 513-519.

- Johnson, C. 1964b. Polymorphism in the Damselflies, *Enallagma civile* (Hagen) and *E. praevarum* (Hagen).American Midland Naturalist, 72 (2): 408-416.

- Johnson, C. 1966 Genetics of female dimorphism in *Ischnura demorsa.* Heredity, 21: 453-459.

- Langenbach, A. 1993. Time of colour change in female *Ischnura pumilio* (Charpentier) (Zygoptera: Coenagrionidae).Odonatologica, 22: 469–477.

- Levins, R. 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton, New

- Jersey: Princeton Univ. Press.

- Ley C., Watt W. B. 1989. Testing the mimicry explanation for the *Colias alba* polymorphism: palatability of *Colias* and other butterflies to wild bird predators. Functional ecology . 3 (2):183-192.

- Robertson, H.M. 1985. Female dimorphism and mating behaviour in a damselfly, *Ischnura ramburii*: females mimicking males. *Animal Behaviour,* 33: 805-809.

- Rodriguez, A. & Sarmiento, C. 2007. Altitudinal Distribution and Body Resource Allocation in a High Mountain Social Wasp (Hymenoptera: Vespidae). Neotropical Entomology.

- Sherrat, T. 2001. The evolution of female-limited polymorphism in damselflies: a signal detection model. Ecology Letters. 4: 22-29.

- Sirot, L. & Brokman, J. 2001. Costs of sexual interactions to female in Rambur's forktail damselfly, *Ischnura ramburii* (Zygoptera: Coenagrionidae). Animal Behaviour. 61: 415-424.

- Sirot, L. K. 1999. Intersexual conflict and mating avoidance in the damselfly, *Ischnura ramburii*. M.Sc. thesis, University of Florida. En

- Sirot, L.K., Brokmann, J., Marinis, C., Muschet, G. 2003. Maintenance of a female –limited polymorphism in *Iscnhura ramburii* (Zygoptera: Coenagrionidae). Animal Behaviour. 66: 763-775.

- SPSS Inc. (1998). **SPSS Base 8.0 for Windows User's Guide**. SPSS Inc. , Chicago IL.

- Strong, D.R Jr.; Stiling P.D. 1983. Wing Dimorphism Changed by Experimental Density Manipulation in a Planthopper (*Prokelisia Marginata*, Homoptera, Delphacidae). Ecology, 64 (1): 206-209.

- Svensson, E., Abbot, J. & Härdling, R. 2005. Female polymorphis, frequency dependence, and rapid evolutionary dynamics in natural populations. The American naturalist, 165 (5): 567-576.

- Svensson, E. & Abbot, J. 2005. Evolutionary dynamics and population biology of a polymorphic insect. J . EVOL. B IOL. 18 : 1503–1514.

- Svensson, E., Abbot, J., Gosden, T. & Coreau, A. 2007. Female polymorphism, sexual conflict and limits to speciation processes in animals. Springer. DOI:10.1007/s10682 007 9208 2.

- Schemske, D.W. & Bierzychudek, P. 2001. Evolution of flower colour in the desert annual Linanthus parryae:Wright revisited. Evolution, 55: 1269–1282.

- Thompson, D.J., Fincke O. 2002. Body size and fitness in Odonata, stibilising selection and a meta-analysis toofar?. Ecological Entomology. 27: 378-384.

- Traveset, A., Riera N., Rafael E. 2001.Ecology of Fruit-Colour Polymorphism in *Myrtus communis* and Differential Effects of Birds and Mammals on Seed Germination and Seedling Growth. *The Journal of Ecology*, 89 (5): 749-760.

- Van Gossum, H. Stoks, R., Matthysen, E., & Valk, F., De Bruyn, L. 1999. Male choice for female colour morph in Ischnura elegans (Odonata, Coenagrionidae): testing the hypotheses. Animal Behaviour. 57:1229-1232.

- Van Gossum, H., Stoks, R. De Bruyn, L. 2001. Frequency-dependent male mate harassment and intra-specific variation in its avoidance by females of the damselfly *Ischnura elegans.* Behav. Ecol. Sociobiol. 51: 69-75.

- Vercken E, Massot M Sinervo B, Clobert J (2007) Colour variation and alternative reproductive strategies in females of the common lizard *Lacerta vivipara*. Journal of Evolutionary Biology, 20:221–232.
- Vercken, E.; Sinervo, B.; Clobert, J. 2008.Colour variation in female common lizards: why we should speak of morphs, a reply to Cote *et al*. Journal of Evolutionary Biology, 21 (4) : 1160-1164.
- Whittaker,J. B. 1968. Polymorphism of *Philaenus spumarius* (L.) (Homoptera, Cercopidae) in England. The Journal of Animal Ecology, 37, (1): 99-111.

9. ANEXO

Pruebas estadísticas para las medidas biométricas

Shapiro-Wilk

	W	N	P
Longitud abdomen	.972	55	.220
Longitud alas	.976	55	.329
Ancho del torax	.915	55	.001
Ancho abdomen	.674	55	.000
Alto abdomen	.911	55	.001
Longitud total	.969	55	.168

Prueba de correlación de Pearson

** Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed).

	Longitud abdomen	Longitud alas	Longitud total
Longitud abdomen	1	.586**	.798**
Longitud alas		1	.648**
Longitus total			1

Prueba de correlación de Spearman

	Ancho tórax	Ancho abdomen	Alto abdomen
Ancho tórax	1	.237	.183
Ancho abdomen		1	.196
Alto abdomen			1

Pruebas estadísticas para los huevos y el índice de fecundidad

Prueba de normalidad

	W	N	P
Huevos fecundados	.869	39	.000
Huevos no fecundados	.706	39	.000
Huevos totales	.967	39	.300
Indice de fecundidad	.688	39	.000

ANOVA para huevos totales

	F	P
MORFO	7,57E+05	.023
LUGAR	2,64E+05	.039
MORFO*LUGAR	.003	.958