

UNIVERSIDAD DE LAS AMÉRICAS PUEBLA

Escuela de Ciencias

Departamento de Ciencias Químico-Biológicas

UDLAP®

**Una reevaluación de la Regla de Rensch en Odonata (Hexapoda:
Insecta)**

Tesis que, para completar los requisitos del Programa de Honores presenta la estudiante

Karla Paola Flores Vázquez

170360

Biología

Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses

San Andrés Cholula, Puebla.

Otoño 2024

Agradecimientos.

Quiero brindar mi más sincera apreciación a todas y cada una de las personas que me apoyaron en la realización de esta tesis.

A mis padres **Norma** y **Francisco**, quienes siempre han creído en mí y me han motivado a alcanzar mis metas. Su apoyo incondicional y amor me han dado la fuerza para perseverar en este camino. Agradezco especialmente a mi madre, por siempre creer en mí y ser mi compañera y paño de lágrimas, por las noches en vela a mi lado y el amor incondicional en cada paso del proceso.

A mi abuela, **Josefina**, por ser como una segunda madre y ayudarme a siempre seguir adelante y no rendirme, por siempre demostrarme su amor con palabras dulces y comida caliente.

A mi director de tesis **Martín**, por su invaluable guía, paciencia y conocimiento, así como por enseñarme la independencia y auto enseñanza. Sus enseñanzas y consejos fueron fundamentales para la compleción de este trabajo. Por siempre creer en mis capacidades y brindarme todo el apoyo no solamente en lo académico, si no como una figura de consejo, cariño y reafirmación.

A mis profesores, que a lo largo de la carrera me han brindado conocimiento, amor y comunidad. Que siempre han creído en mis habilidades y me dieron las herramientas para este momento.

A mis amigos, que han estado en los mejores momentos, pero también me han limpiado las lágrimas, quienes han escuchado cada una de mis explicaciones sobre mi trabajo. Además de hacer cada día en la carrera mas pleno y feliz. Gracias por ser parte de los logros, y también de lo cotidiano.

Introducción

Dimorfismo sexual en tamaño

El término dimorfismo sexual de tamaño (DST) se refiere a las diferencias en tamaño o masa corporal, entre los machos y las hembras de una misma especie (Fairbairn, 2007). Se sugiere que este tipo de dimorfismo es un reflejo de los distintos roles reproductivos de machos y hembras, denotando también la inversión parental de cada sexo en una especie dada (Fairbairn, 1997). El DST puede presentarse en varias formas; por ejemplo, existen casos en los que los machos son parcial- o drásticamente más grandes que las hembras (DST sesgado hacia machos), o viceversa (DST sesgado hacia hembras). El caso en el que los machos y las hembras de una especie presentan tamaños similares se conoce como monomorfismo.

El DST es un fenómeno que se observa en una gran variedad de linajes animales, y existen diversos factores que influyen con frecuencia en el DST, como la selección sexual, la selección por fecundidad, y la utilización diferencial de nichos, entre otros procesos ecológicos y evolutivos (Fairbairn, 1997; Fairbairn, 2007). En los animales, más específicamente en los invertebrados y en los vertebrados poiquilotermos, predomina el DST sesgado hacia hembras, y las hembras pueden llegar a ser hasta cientos de veces más grandes que los machos; por otro lado, en las aves y mamíferos, predomina el DST sesgado hacia machos. Aunque esta es una tendencia general en estos grupos, es común observar variaciones, o excepciones dentro de una misma familia o incluso a nivel de género (Fairbairn, 1997). Estas diferencias entre sexos presentan una oportunidad para observar los efectos de la selección natural,

elección de pareja y la evolución misma, y como estos factores contribuyen a la diferenciación de los sexos (Fairbairn, 2007; Serrano-Meneses et al,2008).

Alometría y la Regla de Rensch

La alometría se define como el estudio de la relación entre el tamaño de un organismo y el tamaño de sus partes constituyentes (Fairbairn, 1997). Se refiere al cambio no proporcional de una medida biológica, siendo la medida de interés (y) con respecto a otra (x), siendo el tamaño corporal, a medida que esta última aumenta de tamaño. Esta relación a menudo se expresa matemáticamente de la siguiente manera:

$$y = \alpha x^{\beta}$$

donde α es una constante y β , el exponente alométrico, que captura el patrón de escala (Fig. 1). El patrón se vuelve lineal cuando las variables x y y se transforman a \log_{10} . Cuando $\beta = 1$, se observa un incremento isométrico del tamaño corporal, donde ambas medidas aumentan proporcionalmente al mismo ritmo. Si $\beta > 1$, se observa alometría positiva, lo que indica un aumento más rápido de los valores de y en relación con los valores de x . Por el contrario, $\beta < 1$ representa alometría negativa, en la que se observa un patrón en el que y aumenta más lentamente que x (Fairbairn, 1997).

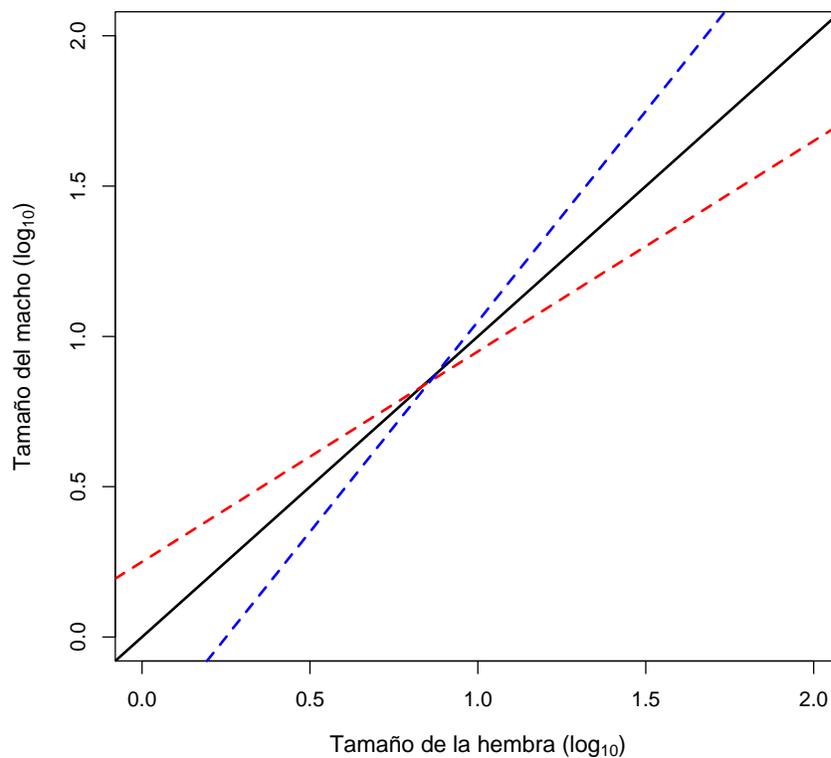


Figura 1. Esta gráfica ilustra cómo la magnitud del dimorfismo sexual en un rasgo corporal cambia en función del tamaño corporal promedio, representado en una escala logarítmica. Las especies sin diferencias en tamaño entre machos y hembras se ubican a lo largo de una línea con una pendiente de 1 que pasa por el origen (línea continua negra).

Muy a menudo, el estudio de la alometría puede trascender la mera exploración de la proporcionalidad. Su estudio profundiza en la relación intrincada y a menudo no lineal entre el tamaño general de un organismo y la escala de sus diversas características biológicas (Abouheif y Fairbairn, 1997). Esta interacción entre tamaño y forma, meticulosamente formada por la selección natural, juega un papel fundamental en la configuración de la aptitud del organismo y, en última instancia, en la trayectoria evolutiva de una especie (Fairbairn, 1997; Dale et al., 2007).

Propuesta por el biólogo evolutivo Bernhard Rensch en 1950 (Rensch, 1950), la Regla de Rensch se refiere a un patrón macroecológico alométrico en el que existe una correlación entre el tamaño corporal y la magnitud del DST. Cuando la Regla de Rensch es detectada en un linaje, la magnitud del DST aumenta con el tamaño corporal cuando los machos son más grandes que las hembras, pero disminuye con el tamaño corporal cuando las hembras son el sexo más grande (Székely, 2004; Abouheif, 1997). Este patrón macroecológico se ha observado en una amplia gama de taxones, incluyendo ácaros, dípteros, lagartos, tortugas, aves y primates (Fairbairn, 1997; Székely et al., 2004), y hasta el día de hoy no existe un consenso general para explicar por qué ocurre.

Una posible explicación a la Regla de Rensch consiste en atribuirlo a las limitantes evolutivas y el nivel de selección sexual presente en una determinada especie, que ocurre cuando machos y hembras experimentan presiones selectivas similares (por ejemplo, sobre el tamaño corporal), pero las limitaciones evolutivas los llevan a responder de manera diferente (Fairbarin 1997; Dale et al, 2007;). Por otro lado, se propone también que la selección natural es la principal fuerza que influye en los cambios en el tamaño corporal y las interacciones ecológicas entre los sexos, así como la disponibilidad de recursos, que tiene un papel muy importante en la evolución del dimorfismo sexual (Webster, 1992; Faribarin, 1997).

La competencia inter- e intrasexual, de igual forma, juega un rol fundamental en la evolución del DST, pues en el contexto de la selección sexual, donde el éxito en la obtención de pareja se ve influenciado por diferentes características del macho, el tamaño corporal emerge como un factor determinante (Webster, 1992; Dale et al, 2007). Webster (1992) explica esta influencia usando como modelo a aves de la familia Icteridae, en la cual los machos de mayor tamaño corporal presentan una ventaja

competitiva en la competencia por parejas, lo que les permite acceder a un mayor número de cópulas. Esta dinámica selectiva favorece el incremento de la proporción de genes detrás del mayor tamaño corporal masculino en las poblaciones, impulsando así la evolución del DST sesgado hacia machos. Por otra parte, el DST sesgado hacia hembras puede evolucionar más fácilmente si el tamaño corporal de las hembras está relacionado con la fecundidad, y si esta presión selectiva es más fuerte que aquellas que modelan el tamaño corporal de los machos (Shine, 1988 ; Serrano-Meneses et al., 2008). Alternativamente, en las especies pequeñas con roles sexuales invertidos, en las que las hembras compiten entre sí, su tamaño corporal podría aumentar debido a la selección intrasexual, de forma muy similar a lo que ocurre en los machos de muchas especies (Shine, 1988; Reynolds y Székely, 1997). Esto podría conducir a un DST sesgado hacia las hembras. Esto suele ocurrir en especies que exhiben roles sexuales invertidos, en las que las hembras compiten activamente por el acceso a los machos y los machos son selectivos con respecto a sus parejas (Székely et al., 2004).

Por ejemplo, estos roles invertidos se presentan en varias especies de aves. En aves limícolas como *Calidris minuta* y *Vanellus vanellus*, este patrón refleja sistemas de apareamiento poliándricos, en los que las hembras más grandes tienen ventajas en la defensa de territorios y en la producción de huevos (Reynolds y Székely, 1997; Colwell, 2010). De igual manera esto se presenta en las jacanas (*Jacana jacana*), pues en este grupo de aves los roles sexuales están invertidos, las hembras compiten activamente por los machos y estos se encargan de la incubación de los huevos y cuidar a las crías (Emlen y Wrege, 2004). En Odonata, como *Calopteryx splendens*, los machos más pequeños y ágiles tienen una ventaja en los combates aéreos y en la persecución de hembras, destacando una fuerte relación entre la selección sexual masculina y la maniobrabilidad, mientras que las hembras más grandes maximizan su fecundidad (Córdoba-Aguilar, 2008), en este caso los roles sexuales no se invierten, pero

hay una tendencia general, que sugiere una relación directa entre la agilidad masculina y el dimorfismo sexual, y esto puede presentarse de distintas maneras pues entre grupos de animales. Y finalmente en mamíferos, como las hienas manchadas (*Crocuta crocuta*), las hembras no solo son más grandes, sino también dominantes, debido a altos niveles de testosterona prenatal, una adaptación que asegura su éxito competitivo dentro de jerarquías matriarcales (Holekamp y Smale, 1998; East y Hofer, 2006)

Existen varios estudios que muestran que la selección sexual es responsable de los cambios evolutivos en el tamaño corporal de muchas especies animales, y existe también evidencia que sugiere que cuando ocurre selección sexual direccional, ésta actúa comúnmente con más fuerza sobre uno de los sexos, lo que produce un cambio evolutivo correlacionado en el otro; el resultado de estos cambios tiende a ser menos drástico en comparación con el sexo bajo selección direccional (Smith, 1977; ; Fairbairn, 1997; Dane et al , 2007). De forma alternativa, se sugiere también que los distintos patrones de DST no son el resultado de una presión selectiva específica sobre los sexos, sino que se trata más bien de un subproducto de la selección natural favoreciendo mayores tamaños corporales, lo que afecta a machos y hembras de formas diferentes, dependiendo de su variabilidad genética, estableciendo de esa forma hacia que sexo estará sesgado el dimorfismo (Leutenegger, 1982).

La Regla de Rensch en Odonata

Los insectos del orden Odonata (Hexapoda: Insecta), que incluye libélulas (Anisoptera) y caballitos del diablo (Zygoptera), son un grupo hemimetábolo caracterizado por su distribución cosmopolita y su notable diversidad morfológica y del comportamiento. Estas características, combinadas con su papel ecológico como depredadores tanto en sus fases acuáticas (ninfas) como aéreas (adultos), los convierten en elementos clave para entender dinámicas tróficas y procesos evolutivos en diferentes ecosistemas

(Corbet, 1999). Además, los odonatos presentan un dimorfismo sexual marcado y distintivo, visible en aspectos morfológicos, como la coloración de los adultos, y comportamentales, como las estrategias reproductivas y territoriales (Córdoba-Aguilar, 2008). Este dimorfismo sexual es el resultado de presiones selectivas relacionadas con la selección sexual, incluyendo competencia intraespecífica y preferencias de pareja, lo que los convierte en modelos ideales para estudiar los mecanismos de evolución sexual y adaptación ecológica (Siva-Jothy, 2000). Asimismo, su dependencia de ambientes acuáticos para completar su ciclo de vida los hace sensibles a cambios ambientales, lo que ofrece una oportunidad para investigar la evolución en respuesta a la presión antropogénica y el cambio climático (Conrad et al., 2010).

En Odonata, la regla de Rensch ha sido investigada por dos estudios seminales. Primero, Johansson et al. (2005) usaron 21 especies de odonatos, revelando información clave sobre el dimorfismo sexual por tamaño (DST), las proporciones de sexo y la territorialidad. En coherencia con la regla de Rensch, que predice que el DST aumenta con el tamaño corporal cuando los machos son más grandes y disminuye cuando las hembras lo son, los investigadores encontraron que el DST se intensificó con el incremento del tamaño. Este patrón probablemente se debe a la selección sexual que favorece a los machos más grandes, como lo demuestra la pendiente de la relación entre el tamaño de machos y hembras, significativamente menor que la unidad. Cabe destacar que esta relación persistió incluso tras corregir por efectos filogenéticos. El estudio también identificó una correlación inversa entre las proporciones de sexo y las proporciones de tamaño, lo que sugiere una menor supervivencia hasta la emergencia del sexo de mayor tamaño, aunque esta relación perdió significancia estadística tras la corrección filogenética. Además, la territorialidad surgió como un factor clave, ya que las especies territoriales eran significativamente más grandes, en promedio, que las no territoriales. La asociación entre un mayor tamaño y la territorialidad podría explicar la adherencia observada a la regla de Rensch, sugiriendo que

las ventajas competitivas del tamaño en disputas territoriales impulsan esta tendencia evolutiva. Estos hallazgos enriquecen nuestra comprensión de la interacción entre la selección sexual, las estrategias ecológicas y las dinámicas evolutivas que moldean el DST y patrones relacionados en las libélulas. Segundo, Serrano-Meneses et al. (2008) trabajaron con datos de 133 especies de Odonata, divididas entre 63 libélulas y 70 caballitos del diablo, para explorar el dimorfismo sexual en tamaño (DST) y su relación con la regla de Rensch. Empleando métodos comparativos filogenéticos, como regresión de eje mayor y mínimos cuadrados generalizados (GLS), confirmaron que, en conjunto, Odonata sigue la regla de Rensch, donde el DST aumenta alométricamente con el tamaño corporal. Sin embargo, al analizar por separado, encontraron que los caballitos del diablo cumplen claramente con esta regla, mostrando un DST sesgado hacia los machos que crece con el tamaño, mientras que las libélulas presentan una escala isométrica, contraria a la regla. Los autores explican este fenómeno principalmente a través de la selección sexual: la territorialidad se destacó como un factor clave en los caballitos del diablo, donde los machos más grandes tienen ventaja al defender territorios. Por otro lado, la agilidad tuvo relevancia solo en especies territoriales. En las libélulas, las relaciones entre DST, territorialidad y agilidad fueron mucho menos marcadas, lo que apunta a que otros factores ecológicos o selectivos podrían estar influyendo más fuertemente. El estudio concluye que, aunque la selección sexual juega un papel importante en el DST de los Odonata, también pueden intervenir factores como la selección por fecundidad, la disponibilidad de recursos y las restricciones ecológicas para moldear estos patrones, además han identificado la territorialidad y la agilidad masculina como factores clave que contribuyen al DST en este grupo (Serrano-Meneses, Córdoba-Aguilar, 2008). La interacción entre estos factores da forma significativa a la divergencia en el tamaño corporal entre machos y hembras, lo que sugiere que los procesos de selección sexual desempeñan un papel fundamental en impulsar la evolución del dimorfismo de tamaño sexual en este orden de insectos (Dale et al, 2007; Serrano-Meneses et al. 3, 2008).

En las especies territoriales, se reporta que por lo general existe una correlación positiva bien establecida entre el tamaño corporal de los machos y los componentes de aptitud física, lo que destaca el papel del tamaño para el éxito de los machos dentro de su propio contexto y ecología. Por el contrario, para las especies no territoriales, la necesidad de una maniobrabilidad excepcional en vuelo puede imponer una presión selectiva para un tamaño corporal más pequeño y por lo tanto ágil, particularmente en especies de libélulas más pequeñas (Sokolovska, 2000; Johansson, 2005 Serrano-Meneses y Córdoba-Aguilar, 2008). Esta dinámica contrastante entre especies territoriales y no territoriales subraya la intrincada interacción entre la selección sexual y las presiones ecológicas en la configuración de la evolución del tamaño corporal dentro de *Odonata*.

Los trabajos de Serrano-Meneses et al. (2008) y Johansson et al. (2005) ofrecen valiosas perspectivas sobre el dimorfismo sexual por tamaño (DST) en Odonata, pero también presentan limitaciones metodológicas y conceptuales que deben considerarse al interpretar sus hallazgos. En el caso de Serrano-Meneses et al., una de las principales limitaciones radica en la utilización de proxies como la forma de las alas para inferir agilidad masculina, lo que resulta en conclusiones menos precisas sobre la relación entre la agilidad y los patrones de DST. Además, no se incorporaron variables ecológicas clave, como la disponibilidad de recursos o el uso diferencial del hábitat entre machos y hembras, que podrían ser determinantes para explicar las diferencias de tamaño observadas. Por otro lado, la dependencia de datos provenientes de colecciones y literatura existente plantea dudas sobre la representatividad geográfica y el sesgo potencial en el muestreo.

El estudio de Johansson et al. (año) enfrenta sus propias restricciones, principalmente debido al limitado tamaño de la muestra, ya que se basaron en solo 21 especies, lo que dificulta la generalización de sus conclusiones. Si bien el uso de exuvias como indicador es una práctica estándar, este enfoque podría no

capturar completamente las dinámicas subyacentes al DST, especialmente cuando se consideran factores filogenéticos. Los análisis estadísticos, aunque robustos, carecieron de suficiente poder al corregir por filogenia, lo que redujo la posibilidad de identificar relaciones significativas entre la proporción de sexos y el DST. Asimismo, la ausencia de una filogenia completa para todas las especies utilizadas limitó la capacidad de interpretar las divergencias evolutivas observadas.

Modelos de cambio evolutivo

Actualmente existen dos modelos de cambio evolutivo que explican los patrones y la velocidad de especiación, y que son válidos para entender los patrones macroevolutivos (Saylo et al. 2011).

El equilibrio puntuado y el gradualismo filético son dos modelos evolutivos que explican la dinámica del cambio de las especies a lo largo del tiempo. El gradualismo filético, propuesto inicialmente por Darwin, sostiene que la evolución ocurre de manera lenta y continua, a través de pequeñas variaciones acumuladas gradualmente en las poblaciones durante largos periodos (Darwin, 1859). Este modelo asume que las transiciones evolutivas son uniformes y predecibles, con un registro fósil que muestra una acumulación progresiva de cambios. Por otro lado, el equilibrio puntuado, introducido por Eldredge y Gould, argumenta que las especies experimentan largos periodos de estabilidad o "estasis", interrumpidos por eventos rápidos de cambio evolutivo significativos durante breves periodos, generalmente asociados con procesos de especiación (Eldredge & Gould, 1972). Según este modelo, los saltos evolutivos repentinos reflejan respuestas a cambios ambientales drásticos o presiones selectivas intensas, y explican por qué el registro fósil a menudo muestra "ausencia de formas transicionales". La diferencia clave entre ambos modelos radica en la tasa y el patrón del cambio; mientras el gradualismo asume una transformación constante, el equilibrio puntuado enfatiza periodos

de estasis con cambios rápidos episódicos. Estas diferencias han fomentado debates sobre cómo interpretar los datos paleontológicos y los procesos genéticos subyacentes que impulsan la evolución

El equilibrio puntuado, postula que la evolución se caracteriza por largos períodos de estasis interrumpidos por rápidos episodios de cambio, típicamente en momentos de especiación. Este modelo es particularmente útil para explicar patrones en el registro fósil donde las especies parecen surgir de forma abrupta, sin formas intermedias evidentes, lo que sugiere que las filogenias construidas bajo este enfoque reflejan ramificaciones bruscas y puntuales en la historia evolutiva (Eldredge & Gould, 1972). Sin embargo, este método puede pasar por alto variaciones graduales y continuas dentro de los linajes, haciendo que las transiciones evolutivas parezcan más disyuntivas de lo que probablemente fueron (Gould, 2002).

Por otro lado, el gradualismo, considera que los cambios evolutivos ocurren de manera acumulativa y constante a lo largo del tiempo, lo que permite representar una progresión lenta y continua en las filogenias (Ridley, 2004). Este enfoque es ideal para estudiar linajes donde las adaptaciones se acumulan sin grandes saltos, capturando la variación continua en morfología y genética que caracteriza la evolución de muchas especies (Stanley, 1979). No obstante, el gradualismo enfrenta desafíos al explicar patrones de cambio rápido observados en algunos clados, especialmente cuando el registro fósil muestra interrupciones aparentes. Aunque ambos métodos resultan útiles, su elección depende de la naturaleza del linaje a estudiar y el contexto ecológico del mismo, mientras el equilibrio puntuado favorece la interpretación de cambios evolutivos drásticos en momentos clave, el gradualismo se ajusta mejor a linajes con un historial de adaptaciones constantes y acumulativas.

Objetivo

Investigar si la alometría del dimorfismo sexual en tamaño en Odonata es consistente con la Regla de Rensch, mediante el uso de métodos filogenéticos comparativos y un modelo de cambio evolutivo gradual filético.

Hipótesis.

Los resultados mostrarán concordancia con la regla de Rensch en Odonata y estará presente al menos en una de sus subórdenes (Zygoptera o Anisoptera), reflejándose en una relación alométrica entre el tamaño corporal de machos y hembras que favorezca un mayor dimorfismo sexual en especies de mayor tamaño

Métodos.

Obtención de datos morfológicos

Para el siguiente análisis se utilizaron datos morfológicos de tamaño corporal total (LT), y longitud alar (LA) de machos y hembras para cada especie, para un total de 117 especies de 19 familias, para el análisis (Ver Tabla A1 en Anexos). Extraídas de la tesis doctoral de Carrillo-Muñoz (2020). A su vez, los datos morfológicos, como el tamaño corporal y la proporción se extrajeron de diversas fuentes literarias y bases de datos especializadas. El tamaño corporal se calculó como la longitud promedio del cuerpo, logaritmo transformado, de machos y hembras para cada especie. Las claves de acceso de GenBank para los genes utilizados son detalladas en el material suplementario de este trabajo (ver Anexo 2 y 3). Los modelos de sustitución seleccionados para cada gen y los parámetros específicos utilizados en la reconstrucción filogenética son documentados para asegurar la reproducibilidad. Los datos se recopilaron principalmente del capítulo de Cordero-Rivera y Stoks (2008), así como de fuentes adicionales disponibles en la literatura, además de en trabajo de campo realizado por Carrillo-Muñoz (2020)

Filogenia

Para construir la filogenia molecular de las especies de Odonata, se seleccionaron siete genes, cuatro mitocondriales y tres nucleares, por su relevancia en estudios filogenéticos dentro de este orden de insectos. Los genes mitocondriales seleccionados fueron el 12S rRNA, tRNA-Valine, 16S rRNA y Cytochrome c oxidase subunit I (COI), mientras que los genes nucleares incluidos fueron 18S rRNA, 5.8S rRNA y 28S rRNA. Las secuencias de ADN de estos genes se obtuvieron de la base de datos GenBank. Para cada gen, se realizó un alineamiento independiente utilizando el algoritmo MUSCLE (versión 3.8; Edgar, 2004). Los alineamientos se limpiaron eliminando posiciones que no estaban

presentes en todas las secuencias. Se seleccionó el mejor modelo de sustitución nucleotídica para cada alineamiento usando jModelTest 2.1.10 (versión 2.1.10; Darriba et al., 2012), basándose en el criterio de información de Akaike corregido (AICc). Las secuencias alineadas se concatenaron y se construyó un árbol filogenético utilizando el software MrBayes v3.2 (versión 3.2.6; Ronquist et al., 2012), realizando dos corridas independientes de 10,000,000 de generaciones cada una, muestreando cada 1,000 generaciones. Se descartó el 25% inicial de las muestras como 'burn-in' para asegurar la convergencia de los parámetros.

Se utilizó el software MrBayes (versión 3.2.6; Ronquist et al., 2012), que emplea métodos de inferencia bayesiana basados en cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC). Se iniciaron dos corridas independientes de MCMC para asegurar la convergencia y la independencia de los resultados, cada una con cuatro cadenas de Markov. Se configuró el número de generaciones para cada cadena en 10,000,000, garantizando así suficiente tiempo para que las cadenas de Markov converjan hacia la distribución posterior. Las cadenas fueron muestreadas cada 1,000 generaciones, permitiendo la recolección de datos en intervalos regulares para evaluar la convergencia y la distribución de los parámetros a lo largo del tiempo.

El software Tracer (versión 1.7; Rambaut et al., 2018) fue empleado para evaluar la convergencia de las cadenas, examinando el tamaño efectivo de la muestra (ESS) y la estacionariedad visual de los trazados para asegurar una adecuada convergencia. El 25% inicial de las muestras de cada cadena se descartó como 'burn-in', eliminando las muestras iniciales que podrían estar influenciadas por los valores iniciales arbitrarios de las cadenas. Este proceso crítico asegura que el análisis se base en datos que representan adecuadamente la distribución posterior. Una vez asegurada la convergencia y descartado el 'burn-in', las muestras restantes se utilizaron para construir un árbol consenso de probabilidad posterior, reflejando las relaciones evolutivas más probables entre las especies estudiadas.

Contrastes filogenéticos independientes

Para controlar el efecto de la no-independencia de los datos al comparar especies, se usó el método de los contrastes filogenéticos independientes. Este método comparativo es una herramienta estadística clave en biología evolutiva que analiza las relaciones entre los caracteres de organismos. Simultáneamente, se controla el efecto de la filogenia, es decir, la historia evolutiva común que puede sesgar la interpretación de los datos a analizar. Desarrollado originalmente por Felsenstein (1985), este método radica en que los datos observados a nivel de especie no son completamente independientes entre sí debido a su linaje compartido. Al calcular contrastes o diferencias entre pares de especies cercanas en un árbol filogenético, el método genera valores que son estadísticamente independientes, eliminando así el sesgo de la filogenia y permitiendo pruebas más precisas involucrando hipótesis evolutivas (Harvey y Pagel, 1991). Este enfoque es ampliamente utilizado para investigar correlaciones entre rasgos morfológicos, del comportamiento, o fisiológicos, así como factores ecológicos o evolutivos. Así mismo ayuda a determinar si las características compartidas por varias especies son el resultado de presiones selectivas similares o de una ascendencia común (Garland et al., 1992).

Los datos de tamaño corporal de machos y hembras fueron sometidos a una corrección filogenética por el método de los contrastes independientes de Harvey y Pagel (1991), implementado en el paquete “caper” de R (ver 4.2.1; R Core Team, 2024). Para obtener los contrastes filogenéticos se realizaron una serie de regresiones filogenéticas en las que el tamaño de las hembras se usó como el eje x , y el tamaño de los machos como la variable y . Para cumplir con los supuestos del método, todos los residuos estudentizados con valores ± 3 fueron eliminados. Posteriormente, los contrastes independientes fueron analizados con regresiones de eje mayor (ver abajo) para estimar la evolución del grado de DST.

Análisis estadístico

Para estimar la pendiente entre el tamaño de machos y hembras (medido como LA y LT) se utilizó la regresión de eje mayor (major axis regression; MA) utilizando el paquete “smatr” (Warton, 2012) implementado en R (ver 4.2.1; R Core Team, 2024). MA es una técnica estadística usada para analizar relaciones entre dos variables cuando ambas están afectadas por variabilidad y error de medición (Warton et al., 2019). A diferencia de la regresión simple, que minimiza las distancias verticales entre los puntos y la línea de ajuste, la regresión de eje mayor minimiza las distancias perpendiculares, siendo así más adecuada cuando los errores están presentes en ambas variables. En biología evolutiva, esta técnica es ampliamente utilizada para evaluar patrones de covariación entre rasgos morfológicos en especies o poblaciones, ayudando a entender cómo evolucionan estos rasgos en respuesta a la selección natural y otros factores evolutivos (Grabowski & Porto, 2017). Por ejemplo, se aplica en estudios de alometría para investigar cómo el tamaño de estructuras corporales se correlaciona con el tamaño general un organismo permitiendo inferencias sobre la adaptación funcional de estos rasgos (Voje et al., 2020). Además, es fundamental en estudios evolutivos porque facilita la interpretación de cambios proporcionales de múltiples rasgos, revelando cómo los organismos adaptan sus características morfológicas de manera integrada en respuesta a diferentes presiones selectivas y ambientales (Brennan et al., 2021).

Todos los datos de tamaño fueron transformados a una escala \log_{10} previo a los análisis, o previo a su tratamiento con el método de los contrastes independientes. Posteriormente, se realizó una serie de regresiones MA entre machos y hembras a *nivel especie*. En estos análisis, los datos de tamaño corporal de hembras fueron usados como el eje x , mientras que los datos de tamaño corporal de los machos fueron usados como el eje y . Para estimar la evolución del DST se usaron los contrastes independientes

de las hembras como el eje x , y los contrastes independientes de los machos como el eje y . En este último caso, las regresiones fueron forzadas por el origen (la ordenada al origen fue siempre cero), ya que se espera que el valor medio de los contrastes sea siempre cero (Felsenstein, 1985). Las regresiones fueron realizadas en tres grandes grupos: (i) Odonata, (ii) suborden Anisoptera, y (iii) suborden Zygoptera). En todos los casos, se puso a prueba la hipótesis nula de que la pendiente fuera igual a 1 (isometría).

Finalmente, los datos y filogenia fueron sometidos a una corrección filogenética por el método de los contrastes independientes. Este se utiliza para controlar el efecto de la historia evolutiva compartida entre especies al analizar relaciones entre caracteres biológicos, y así asegurar la independencia de los datos (Felsenstein, 1985). Después de aplicar este método, se ajustaron 109 contrastes de 117, y el análisis estadístico fue corrido nuevamente, pero esta vez utilizando los contrastes independientes.

Resultados

Tabla 1. Valores de pendiente, intervalos de confianza al 95% (ICs), valor de P para la regresión del eje mayor, valor de P para la prueba de pendiente=1, y número de especies por análisis. Obtenidos de regresión de eje mayor (ver Métodos) previo a la obtención de contrastes independientes para 117 especies de Odonata, Anisoptera y Zygoptera respectivamente

Modelo	β	ICs Inferior- Superior		MA P	n	Valor de P de $\beta =1$
Modelo 1: Odonata						
Longitud total	0.973	0.930	1.017	0.001	117	0.231
Longitud alar	1.022	0.985	1.059	0.001	117	0.238
Modelo 2: Anisoptera						
Longitud total	0.953	0.908	0.999	0.001	64	0.048
Longitud alar	0.911	0.857	0.967	0.001	64	0.003
Modelo 3: Zygoptera						
Longitud total	1.087	0.977	1.208	0.001	53	0.119
Longitud alar	1.079	1.015	1.146	0.001	53	0.015

La Tabla 1 muestra los análisis a nivel especie (sin corrección filogenética; Figs. 3 y 4). Los únicos resultados significativos sugieren que en Anisoptera, tanto la longitud alar (LA) como la longitud total (LT) exhiben alometría negativa. Esto se observa porque el valor de la pendiente (β) pendiente es menor a 1. Esto significa que, a nivel especie, el grado de DST disminuye a medida que aumenta el tamaño corporal de las especies. Este patrón sugiere que, en especies de mayor tamaño, la diferencia relativa entre machos y hembras es menor, lo cual contradice la regla de Rensch. Por otro lado, en Zygoptera se observa alometría positiva, pues el valor de la pendiente (β) es mayor a 1. Esto indica que el grado de DST en este suborden, al menos para LA, aumenta con el tamaño corporal de las especies. La interpretación es que, en especies de mayor tamaño, la diferencia relativa entre machos y

hembras es mucho más grande conforme aumenta el tamaño corporal general, lo que está en concordancia con la regla de Rensch.

Tabla 2. Valores de pendiente, intervalos de confianza al 95% (ICs), valor de P para la regresión del eje mayor, valor de P para la prueba de pendiente=1, y número de contrastes independientes por análisis. Regresiones de eje mayor (ver Métodos) usando contrastes filogenéticos independientes con 109 especies de Odonata, Anisoptera y Zygoptera. El asterisco (*) señala un valor de P marginalmente significativo.

Modelo	β	ICs Inferior-Superior		MA P	n	Valor de P de $\beta = 1$
Modelo 1-Odonata						
Longitud total	1.110	0.985	1.252	0.001	106	0.084*
Longitud alar	1.050	0.973	1.132	0.001	106	0.201
Modelo 2- Anisoptera						
Longitud total	1.062	0.921	1.225	0.001	57	0.395
Longitud alar	1.007	0.914	1.110	0.001	57	0.877
Modelo 3- Zygoptera						
Longitud total	1.163	0.934	1.457	0.001	49	0.170
Longitud alar	1.080	0.958	1.217	0.001	49	0.201

En los análisis corregidos por efectos filogenéticos (contrastes independientes) sólo la LT de Odonata sugiere un patrón marginalmente significativo que es consistente con la Regla de Rensch: el patrón muestra que el grado de DST incrementa con el tamaño corporal promedio en este rasgo (Tabla 2; Fig. 5a; P = 0.084). El resto de las regresiones sugieren que machos y hembras de especies del orden Odonata, así como machos y hembras de los subórdenes Anisoptera y Zygoptera han evolucionado a un ritmo similar, de manera que se observa isometría en la relación de tamaño entre machos y hembras (Figs. 5 y 6).

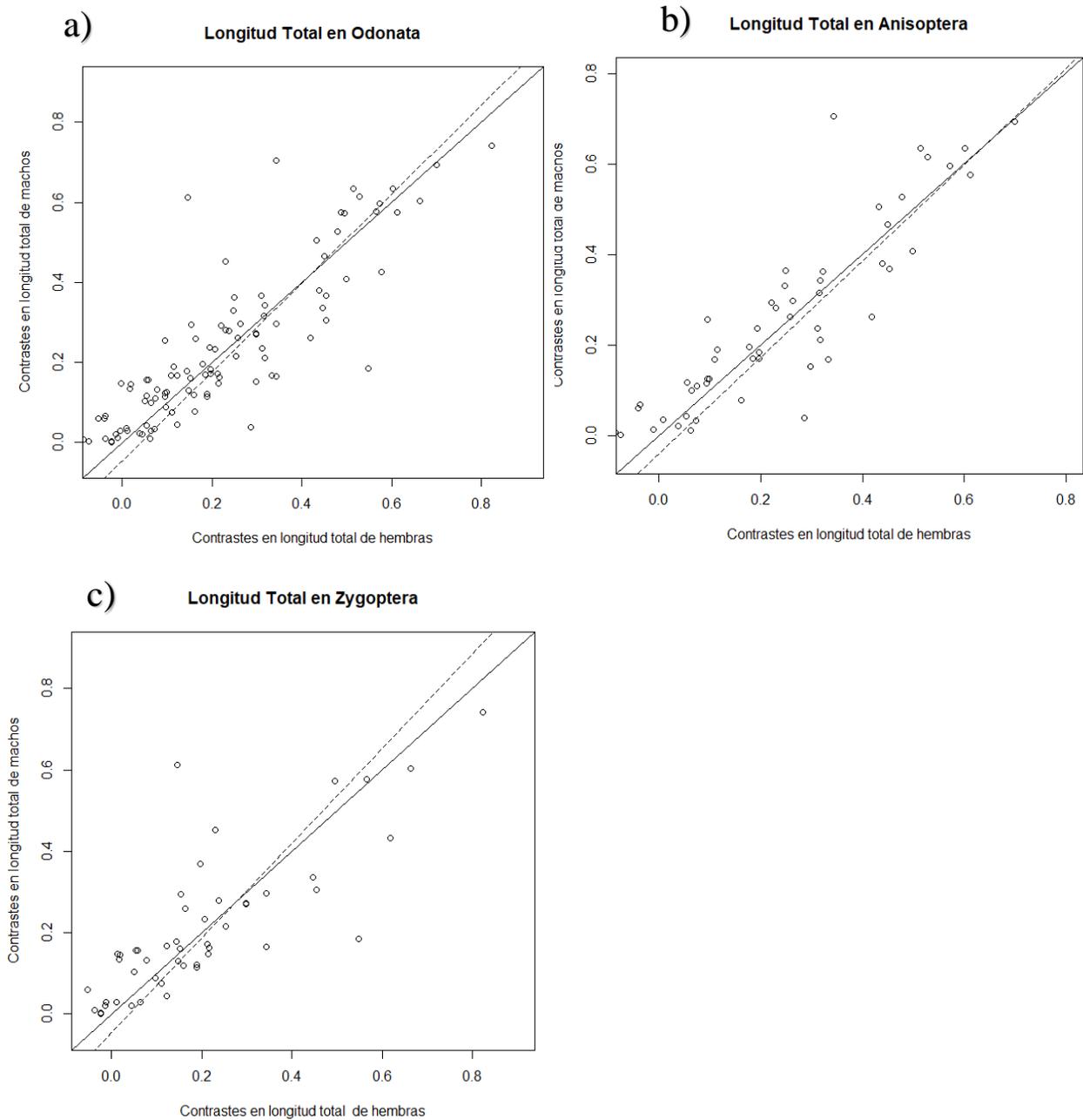


Figura 5. Contrastes filogenéticamente independientes. Se muestra la longitud total (LT) de hembras (variable independiente) como predictora de la LT de machos (variable dependiente) en a) Odonata, b) Anisoptera, y c) Zygoptera. La línea continua representa una relación isométrica ideal a manera de comparación, mientras que la línea punteada representa la relación calculada entre los contrastes de LT de ambos sexos mediante regresión de eje mayor forzada a través del origen (cero).

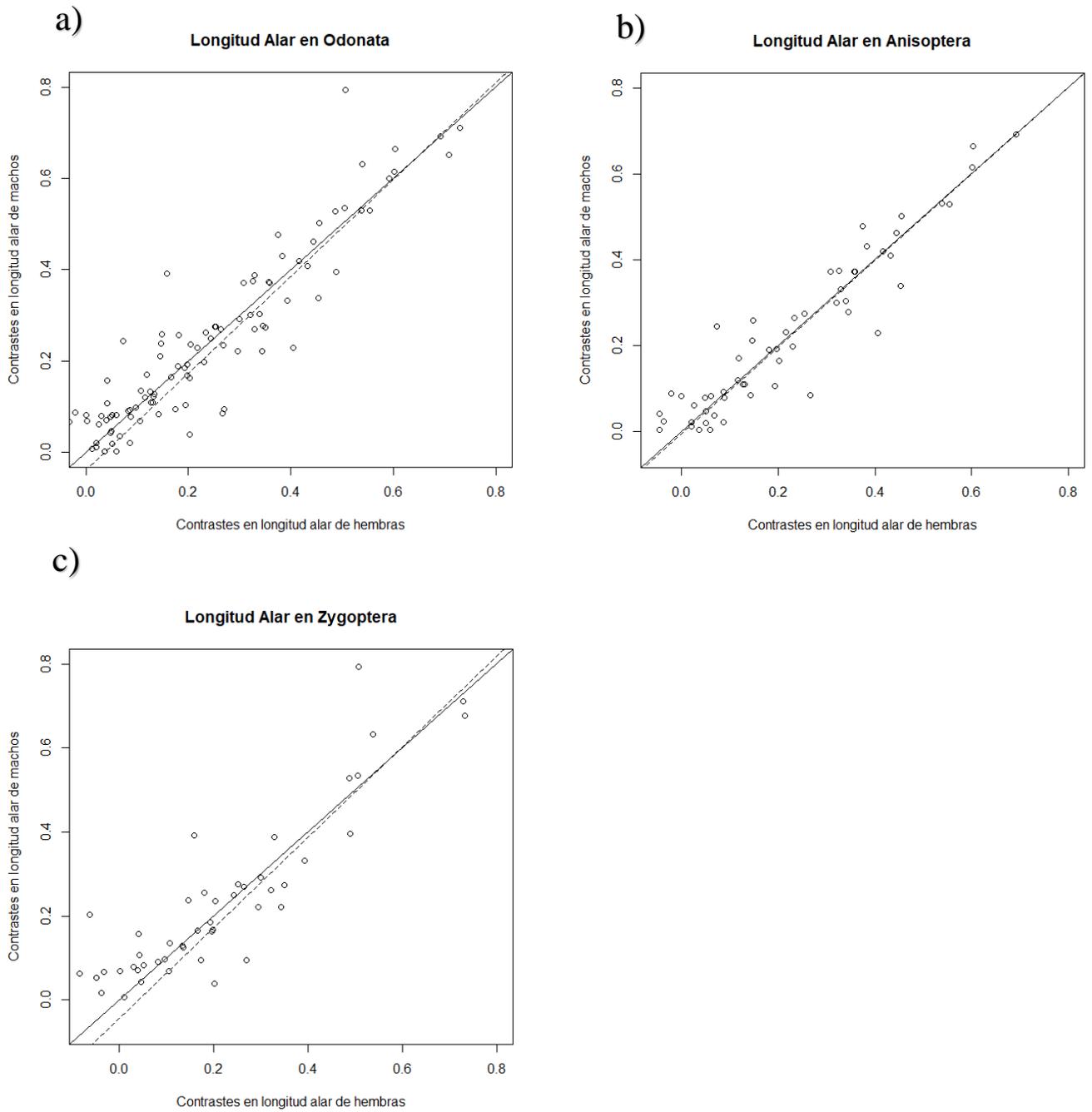


Figura 6. Contrastes filogenéticamente independientes. Se muestra la longitud alar (LA) de hembras (variable independiente) como predictora de la LA de machos (variable dependiente) en a) Odonata, b) Anisoptera, y c) Zygoptera. La línea continua representa una relación isométrica ideal a manera de comparación, mientras que la línea punteada representa la relación calculada entre los contrastes de LA de ambos sexos mediante regresión de eje mayor forzada a través del origen (cero).

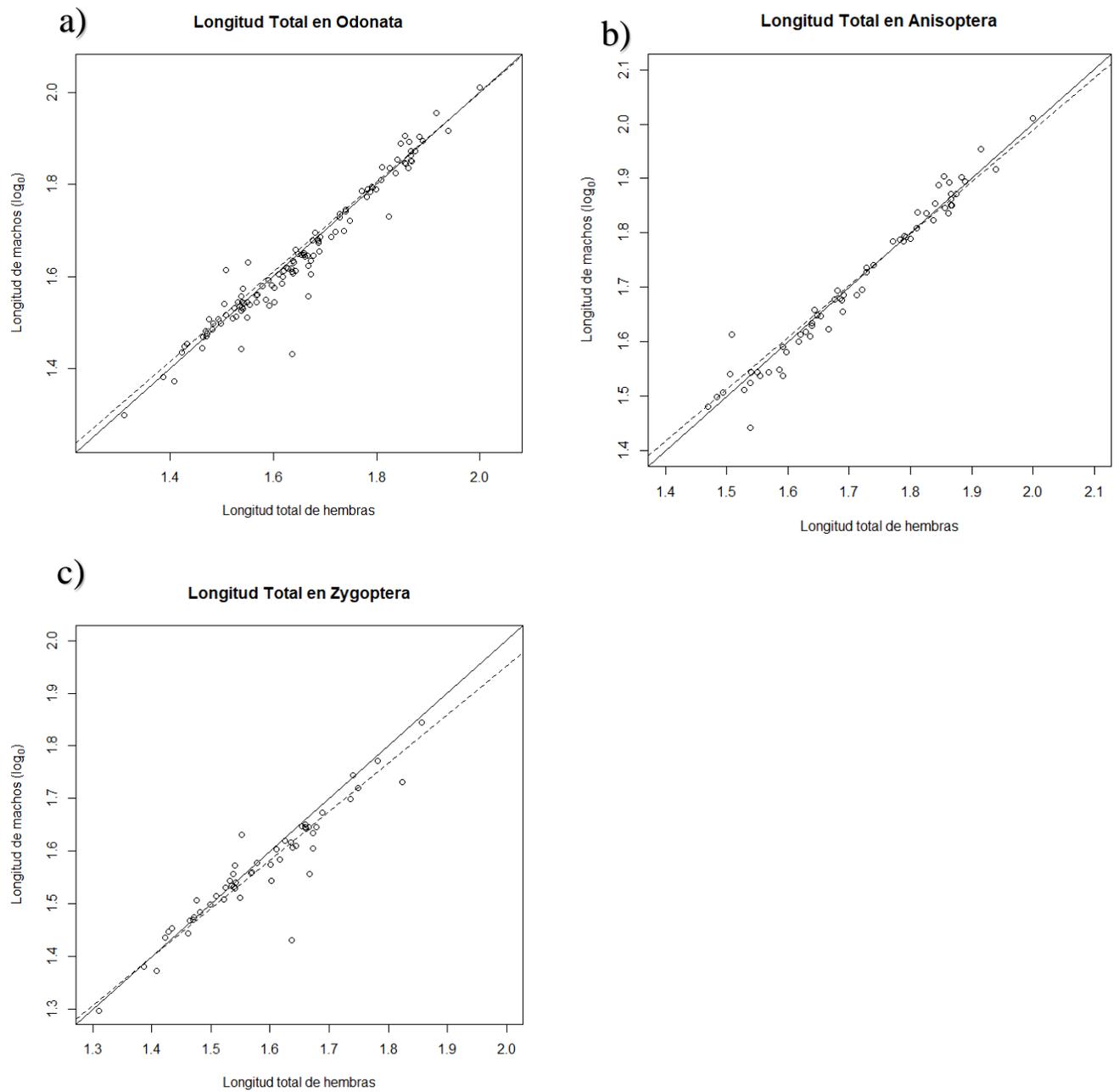


Figura 3. Longitud total (LT) de hembras (variable independiente) como predictora de la LT de machos (variable dependiente) en a) Odonata, b) Anisoptera, y c) Zygoptera. La línea continua representa una relación isométrica ideal a manera de comparación, mientras que la línea punteada representa la relación alométrica calculada mediante regresión de eje mayor.

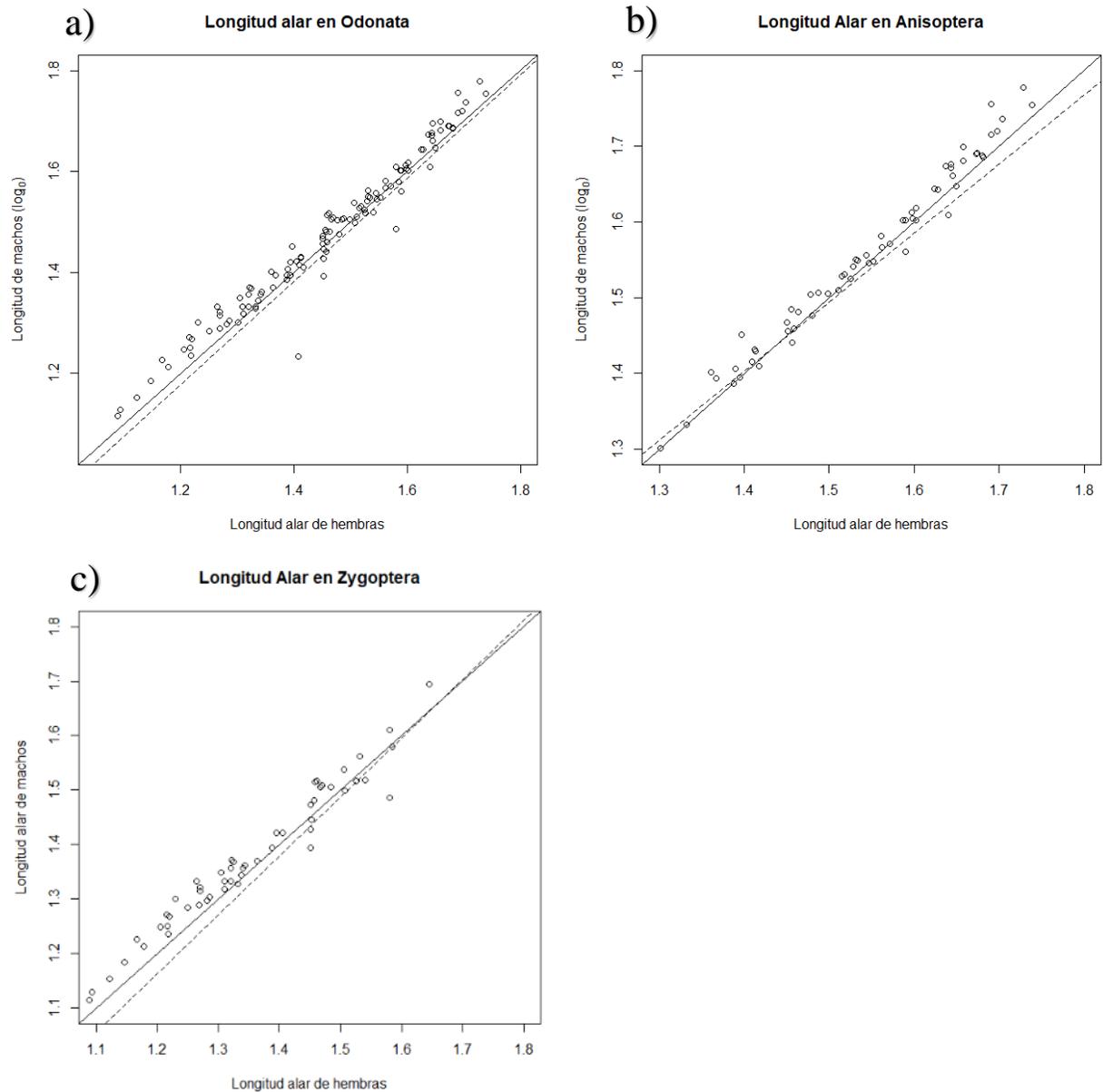


Figura 4. Longitud alar (LA) de hembras (variable independiente) como predictor de la LA de machos (variable dependiente) en a) Odonata, b) Anisoptera, y c) Zygoptera. La línea continua representa una relación isométrica ideal a manera de comparación, mientras que la línea punteada representa la relación alométrica entre machos y hembras calculada mediante regresión de eje mayor.

Discusión.

Los resultados del análisis tras aplicar la corrección filogenética presentan un patrón con significancia marginal en el caso de la longitud total en Odonata (ver Tabla 2; Fig. 5a; $P = 0.084$). Esto quiere decir que es consistente con la regla de Rensch, y que hay una relación directa entre el dimorfismo sexual y el tamaño promedio de los individuos. Cuando se analizan juntas libélulas y caballitos del diablo, se observa una relación consistente con la regla de Rensch. Sin embargo, al separar estos dos grupos, se observa que tanto en las libélulas como en los caballitos del diablo, las diferencias de tamaño entre los sexos siguen un patrón de escala que no es consistente con esta regla. Hay varios factores que pueden estar involucrados para la obtención de este resultado, pues se está midiendo alrededor de efectos que toman millones de años, es muchas especies distintas, que, aunque pertenezcan al mismo linaje, presentan una gran diversidad de hábitos y morfología, incluso dentro de la misma orden.

La información existente sobre la regla de Rensch en Odonata, es limitada, sin embargo, presenta hallazgos variados, con estudios que reportan tanto evidencia a favor como en contra de su presencia en este grupo (citas). En Odonata, el DST parece estar influenciado por factores ecológicos y comportamentales específicos, lo cual dificulta la generalización de esta regla (cita).

Por un lado, Serrano-Meneses et al. (2008) reportan que, aunque con reservas, si existe concordancia con regla de Rensch en Odonata, particularmente en especies donde los machos enfrentan una alta competencia sexual o despliegan conductas territoriales, lo cual podría favorecer un mayor tamaño masculino (Serrano-Meneses y Córdoba-Aguilar, 2008). En estos casos, el tamaño corporal incrementado en machos podría proporcionar ventajas en la defensa de territorio o en la competencia física, lo cual es coherente con la predicción de la regla de Rensch. Por el contrario, otros estudios no encuentran resultados significativos o incluso reportan patrones opuestos (citas). En ciertas especies de

Odonata donde las hembras son más grandes, la relación inversa entre SSD y tamaño corporal no siempre es evidente, sugiriendo que factores como la ecología reproductiva, los patrones migratorios, y las características del hábitat pueden desempeñar un papel crucial y, en algunos casos, mitigar la manifestación de la regla de Rensch (Outomuro et al., 2016).

Los resultados del estudio realizado coinciden con los de Serrano-Meneses et al (2008) en el hecho de que en ambos casos la regla de Rensch se presenta en el modelo de Odonata, pero esto cambia una vez que se separan las subórdenes, con la excepción de que en su caso, ellos reportan también concordancia con la regla de Rensch en Zygoptera, mientras que en este estudio, ambas subórdenes presentan un patrón isométrico al ser analizados de forma separada, únicamente Anisoptera presenta significancia a nivel de especie, es decir previo a la corrección filogenética.. Si comparamos los resultados con los de Johansson (2005), sucede algo similar, pues obtuvo un resultado significativo únicamente para Odonata, y un patrón isométrico al separar los subórdenes, sin embargo, este estudio difiere bastante del de Serrano-Meneses et al. (2008) y el propio debido a su tamaño de muestra drásticamente menor, siendo 21 especies europeas. Además, estos resultados difieren en el nivel de significancia, pues son marginalmente significativos, en contraste con el estudio de estos autores, donde los valores son altamente significativos.

La evolución de la Regla de Rensch y el Dimorfismo Sexual en Tamaño (DST) en Odonata es un fenómeno multifacético impulsado por una interacción entre selección sexual, presiones ecológicas, fecundidad y limitaciones genéticas (Serrano-Meneses et al, 2008). La selección sexual juega un papel central, favoreciendo a machos grandes en especies territoriales debido a su ventaja en la defensa de territorios y éxito reproductivo, mientras que en especies no territoriales, los machos más pequeños son seleccionados por su mayor agilidad y menor costo energético en actividades como búsqueda de parejas

y combate aéreo, lo cual explica el cumplimiento de la Regla de Rensch en Zygoptera, pero no en Anisoptera, donde la diversidad ecológica y de estrategias reproductivas introduce variabilidad (Serrano-Meneses et al., 2008; Johansson et al., 2005). Paralelamente, la selección por fecundidad impulsa un tamaño mayor en hembras, optimizando su capacidad reproductiva; sin embargo, estudios han mostrado resultados inconsistentes en la correlación entre tamaño corporal y éxito de la descendencia, sugiriendo la influencia de factores ambientales y contextuales (Fincke y Hadrys, 2002).

Las restricciones genéticas, derivadas de la herencia compartida entre sexos, pueden limitar la diferenciación, aunque la selección sexual antagonista permite adaptaciones específicas a presiones selectivas, facilitando la evolución del DST (Blanckenhorn, 2005; Lande, 1980). Además, la diferenciación ecológica en el uso de recursos entre sexos puede minimizar la competencia intraespecífica y contribuir al DST, aunque este mecanismo requiere mayor exploración en Odonata, (Corbet, 1999). Finalmente, la necesidad de agilidad en machos de especies no territoriales refuerza la selección por tamaños pequeños, un patrón observado también en otros taxones como aves, donde la maniobrabilidad es crucial para el éxito reproductivo en contextos de alta competencia (Blanckenhorn et al., 2007). En conjunto, estas presiones selectivas y restricciones evolutivas explican la complejidad de los patrones de DST y la variabilidad alométrica en Odonata.

De igual manera, cuando se trata de alometría, los datos y la filogenia con la que se trabaja para realizar este tipo de análisis juegan un papel fundamental en el resultado de estos, pues hay modelos más adecuados que otros para la evaluación de alometría en un linaje de organismos. En el estudio de Serrano-Meneses et al. (2008) se utiliza el modelo del equilibrio puntuacional para elaboración de la filogenia. Este enfoque filogenético considera episodios de cambio evolutivo rápido seguidos de largos períodos de estasis, lo que puede resaltar patrones de dimorfismo sexual en tamaño (DST) en los

momentos en que ocurren eventos de especiación (Gould, 1993; Zhang, 2011) . Así mismo se enfatizan los cambios abruptos y no captura bien las sutilezas de la proporción y el ajuste fino que caracterizan los patrones alométricos en especies donde las adaptaciones a nivel de tamaño son graduales.

La presencia de la regla de Rensch en este modelo puede interpretarse como un reflejo de los saltos morfológicos que acompañan los episodios de especiación en ciertos linajes, particularmente si tales eventos están asociados a cambios drásticos en el tamaño corporal. Sin embargo, es importante señalar que estos hallazgos deben interpretarse con precaución, ya que no es posible descartar la influencia de factores ecológicos o adaptativos específicos de ciertos clados. Estos resultados sugieren que, aunque el modelo de equilibrio puntuado detecta la regla de Rensch, la manifestación de esta puede no ser uniforme, sino estar limitada a ciertos períodos o subgrupos evolutivos.

Por otro lado, la filogenia utilizada para este estudio está basada en el supuesto del gradualismo filético. El modelo gradualista, aunque menos reciente es especialmente adecuado para estudiar la alometría debido a su enfoque en cambios evolutivos continuos y acumulativos. En la alometría, los rasgos corporales evolucionan en proporción al tamaño corporal de manera lenta y progresiva, lo que resulta en patrones de cambio que se ajustan bien a la perspectiva de un cambio gradual. Al asumir una evolución constante, el modelo gradualista permite capturar la acumulación de pequeñas variaciones morfológicas que, con el tiempo, generan una relación proporcional específica entre el tamaño corporal general y los rasgos particulares (como extremidades o estructuras alares) (Pélabon, 2014) .

La alometría requiere un enfoque que contemple variaciones finas y continuas, ya que el crecimiento de los rasgos no ocurre en episodios drásticos, sino en incrementos constantes. No obstante, la marginación en la significancia del análisis en el enfoque gradualista también plantea interrogantes sobre las limitaciones de este modelo en la evaluación de patrones de DST en grupos de rápido cambio

adaptativo. Considerando estas diferencias, futuras investigaciones podrían beneficiarse de integrar ambos enfoques filogenéticos para evaluar si los patrones observados obedecen al marco evolutivo utilizado o a los procesos evolutivos subyacentes que regulan el DST en relación con el tamaño corporal en Odonata.

A pesar de que el resultado obtenido en este estudio este basado en un modelo más adecuado para lo que se está poniendo a prueba, hay que tomar en cuenta que el número de especies utilizadas fueron 117. En el mundo hay cerca de 6000 especies descritas de Odonata (Dijkstra, 2013), por lo que la muestra utilizada para este análisis no tiene ni el 10% de la diversidad de especies que se conocen.

Referencias.

- Abouheif, E. & Fairbairn, D.J. 1997. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: Assessing Rensch's rule. *Am. Nat.* 149: 540–562.
- Brennan, I., Pérez, S.I. & Pan, R.J. 2021. Exploring phenotypic integration and modularity in evolution: Comparative morphometric approaches. *Evol. Biol.* 48: 75–88.
- Colwell, M. A. (2010). *Shorebird ecology, conservation, and management*. University of California Press.
- Conrad, K. F., Willson, K. H., Harvey, I. F., Thomas, C. J., & Sherratt, T. N. (2010). Declines in Odonata populations: A review of the evidence and possible causes. *Ecological Entomology*, 24(4), 393–403. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2000.00246.x>
- Corbet, P. S. (1999). *Dragonflies: Behavior and ecology of Odonata*. Cornell University Press.
- Cordero-Rivera, A. & Stocks, R. 2008. Mark–recapture studies and demography. In: *Dragonflies and Damselflies. Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research* (A. Córdoba-Aguilar, ed.), pp. 7–20. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Cordero-Rivera, A. 1988. Estudio ecológico de una población de *Lestes viridis* Vander Linden, 1825 (Zygoptera: Lestidae). *Limnética* 4: 1–8.
- Córdoba-Aguilar, A. (2008). *Dragonflies and damselflies: Model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford University Press.
- Dale, J., Dunn, P.O., Figuerola, J., Lislevand, T., Székely, T. & Whittingham, L.A. 2007. Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. *Proc. R. Soc. B* 274: 2971–2979.
- Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray.

- Dijkstra, K.D.B., Bechly, G., Bybee, S.M., Dow, R.A., Dumont, H.J., Fleck, G. et al. 2013. The classification and diversity of dragonflies and damselflies (Odonata). *Zootaxa* 3703: 36–45.
- East, M. L., & Hofer, H. (2006). Social organization and reproductive strategies in spotted hyenas. In Kappeler, P. & van Schaik, C. (Eds.), *Cooperation in primates and humans: Mechanisms and evolution* (pp. 224–243). Springer.
- Eldredge, N. & Gould, S.J. 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In: *Models in Paleobiology* (T.J.M. Schopf, ed.), pp. 82–115. Freeman, Cooper & Co., San Francisco.
- Eldredge, N., & Gould, S. J. (1972). Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In T. J. M. Schopf (Ed.), *Models in paleobiology* (pp. 82–115). Freeman, Cooper & Co.
- Emlen, S. T., & Wrege, P. H. (2004). Size dimorphism, intrasexual competition, and sexual selection in wattled jacanas (*Jacana jacana*). *Animal Behaviour*, 67(4), 481–487.
- Fairbairn, D.J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: Pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 659–687.
- Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U. & Székely, T. (eds) 2007. *Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125: 1–15.
- Freckleton, R.P. 2009. The seven deadly sins of comparative analysis. *J. Evol. Biol.* 22: 1367–1375.
- Garland, T., Harvey, P.H. & Ives, A.R. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Syst. Biol.* 41: 18–32.
- Gould, S.J. & Eldredge, N. 1993. Punctuated equilibrium comes of age. *Nature* 366: 223–227.
- Gould, S.J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 41: 587–638.

- Gould, S.J. 2002. *The structure of evolutionary theory*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Grabowski, M. & Porto, A. 2017. How many more? Sample size determination in studies of morphological integration and evolvability. *Methods Ecol. Evol.* 8: 1041–1049.
- Harvey, P.H. & Pagel, M.D. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Holekamp, K. E., & Smale, L. (1998). Behavioral development in the spotted hyena. *BioScience*, 48(12), 997–1005.
- Johansson, F., Crowley, P.H. & Brodin, T. 2005. Sexual size dimorphism and sex ratios in dragonflies (Odonata). *Biol. J. Linn. Soc.* 86: 507–513.
- Leutenegger, W. & Cheverud, J. 1982. Correlates of sexual dimorphism in primates: Ecological and size variables. *Int. J. Primatol.* 3: 387–402.
- Lovich, J.E. & Gibbons, J.W. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth Dev. Aging* 56: 269–281.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2018. *Mesquite: A modular system for evolutionary analysis*. Version 3.51. <http://www.mesquiteproject.org>.
- Meiri, S. & Liang, T. 2021. Rensch's rule—Definitions and statistics. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 30: 573–577.
- Outomuro, D., Söderquist, L. & Johansson, F. 2016. The effects of latitude, body size, and sexual selection on wing shape in a damselfly. *Biol. J. Linn. Soc.* 118: 368–378.
- Pélabon, C., Firmat, C., Bolstad, G.H., Voje, K.L., Houle, D., Cassara, J. et al. 2014. Evolution of morphological allometry. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1320: 58–75.
- Piross, I.S., Harnos, A. & Rózsa, L. 2019. Rensch's rule in avian lice: contradictory allometric trends for sexual size dimorphism. *Sci. Rep.* 9: 44370.

- R Core Team. 2024. R 4.2.1: A language and environment for statistical computing. R Found. Stat. Comput., Vienna. <https://www.R-project.org>.
- Rensch, B. 1950. Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergröße. *Bonner Zool. Beitr.* 1: 58–69.
- Reynolds, J. D., & Székely, T. (1997). The evolution of parental care in shorebirds: Life histories, ecology, and sexual selection. *Behavioral Ecology*, 8(2), 126–134.
- Ridley, M. 2004. *Evolution*. Blackwell Publ., Oxford.
- Saylo, M.C., Escoton, C.C. & Saylo, M.M. 2011. Punctuated equilibrium vs. phyletic gradualism. *Int. J. Bio-Sci. Bio-Technol.* 3: 27–42.
- Serrano-Meneses, M.A., Córdoba-Aguilar, A. & Székely, T. 2008. Sexual size dimorphism: Patterns and processes. In: *Dragonflies and Damselflies* (A. Córdoba-Aguilar, ed.), pp. 231–248. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Shine, R. 1988. The evolution of large body size in females: A critique of Darwin’s “fecundity advantage” model. *Am. Nat.* 131: 124–131.
- Shingleton, A. 2010. *Allometry: The study of biological scaling*.
- Siva-Jothy, M. T. (2000). The young sperm gambit: Immature male damselflies produce sperm at a high rate. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1452), 1161–1165. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1121>
- Sokolovska, N., Rowe, L. & Johansson, F. 2000. Fitness and body size in mature odonates. *Ecol. Entomol.* 25: 239–248.
- Stanley, S.M. 1979. *Macroevolution: Pattern and process*. Freeman, San Francisco.
- Székely, T., Freckleton, R.P. & Reynolds, J.D. 2004. Sexual selection explains Rensch’s rule of size dimorphism in shorebirds. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 12224–12227.

- Voje, K.L., Hansen, T.F., Egset, C.K., Bolstad, G.H. & Pélabon, C. 2020. Allometric constraints and the evolution of allometry in animal morphology. *Nat. Commun.* 11: 3999.
- Warton, D.I., Duursma, R.A., Falster, D.S. & Taskinen, S. 2019. smatr 3—An R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods Ecol. Evol.* 3: 257–259.
- Webster, M.S. 1992. Sexual dimorphism, mating system and body size in New World blackbirds (Icterinae). *Evolution* 46: 1621.
- Zhang, Q. & Shu, D. 2011. Punctuated equilibrium: A useful framework for understanding evolution in the fossil record. *Biol. Rev.* 86: 337–357.

Hoja de firmas

Tesis que, para completar los requisitos del Programa de Honores presenta el estudiante
Karla Paola Flores Vázquez

Director de Tesis

Martín Alejandro Serrano Meneses

Presidente de Tesis

Alejandro Arias del Razo

Secretario de Tesis

Nestor Martínez Carrasco

Anexos

Tabla A1. Base de datos utilizada en este estudio. Extraída y modificada de Carrillo-Muñoz, 2020

Especie	Suborden	TLmale (mm)	TLfemale(mm)	WLmale(mm)	WLfemale(mm)
<i>Aeshna affinis</i>	Anisoptera	58.7585753	59.6154595	49.02680533	49.63246143
<i>Aeshna cyanea</i>	Anisoptera	64.61195612	64.38709932	53.67194272	54.06876785
<i>Aeshna grandis</i>	Anisoptera	63.94823718	63.32684342	53.33558588	54.22464745
<i>Aeshna isoceles</i>	Anisoptera	61.18027698	62.78397351	50.93366847	51.70343441
<i>Aeshna juncea</i>	Anisoptera	64.38210797	62.6807075	52.01490307	51.90728425
<i>Aeshna mixta</i>	Anisoptera	59.76377212	59.558847	48.90248528	49.65401047
<i>Allocnemis leucosticta</i>	Zygoptera	50.81338957	50.53356768	40.03920948	40.34598333
<i>Allocnemis nigripes</i>	Zygoptera	51.29183984	50.40544223	39.07040555	39.36678171
<i>Anaciaeschna martini</i>	Anisoptera	64.45117452	66.33248161	51.72999405	53.23323669
<i>Anax imperator</i>	Anisoptera	64.74046131	63.65294967	53.71490868	53.9707345
<i>Anax junius</i>	Anisoptera	62.97552117	63.85440443	54.1963054	55.59449864
<i>Anax parthenope</i>	Anisoptera	65.21218618	65.02302032	53.28590539	54.16537941
<i>Anotogaster kuchenbeiseri</i>	Anisoptera	67.87502829	70.58570195	54.20543461	57.8850964
<i>Anotogaster sieboldii</i>	Anisoptera	73.89056099	74.68721737	56.31375801	59.18903724
<i>Argia moesta</i>	Zygoptera	50.07908581	49.72181036	40.76520802	41.42943291
<i>Argia vivida</i>	Zygoptera	45.95349469	46.25011775	37.51738359	39.39555352
<i>Asiagomphus melaenops</i>	Anisoptera	62.09465386	62.6946216	49.63246143	50.43236794
<i>Asiagomphus pryeri</i>	Anisoptera	61.07757686	61.07757686	49.36206375	50.16757742
<i>Boyeria irene</i>	Anisoptera	60.49408671	59.83986083	50.74250991	51.77082046
<i>Brachythemis contaminata</i>	Anisoptera	43.46578474	43.95333632	38.97952448	40.64081089
<i>Calopteryx cornelia</i>	Zygoptera	64.0372512	63.28720228	51.82943499	54.47122459
<i>Calopteryx haemorrhoidalis</i>	Zygoptera	53.24922002	51.25873231	42.89949293	44.00548521
<i>Calopteryx maculata</i>	Zygoptera	54.08997101	53.27256906	44.12084709	45.09106236
<i>Calopteryx splendens</i>	Zygoptera	52.69351463	51.70190159	43.35632999	45.06459176
<i>Calopteryx virgo</i>	Zygoptera	52.92050956	51.82009643	43.48781187	45.19978666
<i>Calopteryx xanthostoma</i>	Zygoptera	52.56870601	51.88287732	43.0074766	45.46760135
<i>Cercion lindenii</i>	Zygoptera	45.7862909	45.2251405	35.5662444	36.29025885
<i>Ceriagrion tenellum</i>	Zygoptera	43.73970544	45.11547883	33.86076343	35.51906924
<i>Chalcolestes viridis</i>	Zygoptera	51.73765221	50.08245895	40.3311581	41.41260959
<i>Chlorogomphus brunneus</i>	Anisoptera	65.77544076	67.06585721	54.91993904	56.76850003
<i>Chromagrion conditum</i>	Zygoptera	46.3975042	46.35983137	38.09352629	38.35364673
<i>Coenagrion mercuriale</i>	Zygoptera	43.5613438	43.69838457	33.73037751	35.67830518
<i>Coenagrion puella</i>	Zygoptera	45.19471368	45.52192336	35.58703108	37.4972035
<i>Coenagrion pulchellum</i>	Zygoptera	46.25011775	46.83604679	35.40356216	37.90274561
<i>Coenagrion scitulum</i>	Zygoptera	43.14357848	42.41110732	33.75294558	34.9095713

Copera_marginipes	Zygoptera	43.48461116	43.48461116	34.22765743	36.73077976
Cordulegaster_boltonii	Anisoptera	63.38526505	66.08257008	51.39349335	53.29529088
Cordulia_aenea	Anisoptera	54.08515306	53.47844647	45.50382539	46.10211696
Crocothemis_erythraea	Anisoptera	48.80713855	47.06776421	42.99989892	43.03863501
Deielia_phaon	Anisoptera	50.95658639	50.43236794	45.95349469	45.95349469
Devadatta_aran	Zygoptera	53.560021	51.8197568	46.62716676	45.67918195
Devadatta_basilanensis	Zygoptera	52.27362402	51.95854094	45.98882435	45.56411555
Devadatta_clavicauda	Zygoptera	49.62514739	46.80901263	42.70437479	41.69509529
Devadatta_somoh	Zygoptera	50.37347667	48.73197386	42.72637184	42.44922348
Devadatta_tanduk	Zygoptera	53.30138879	49.78358628	45.16486949	44.74185576
Diphlebia_coerulescens	Zygoptera	52.59594718	52.06556616	43.11122405	45.59482353
Diphlebia_hybridoides	Zygoptera	57.01642544	57.2540525	48.54293597	50.01582883
Diplacodes_trivialis	Anisoptera	44.11875308	44.74123891	37.90274561	37.90274561
Enallagma_cyathigerum	Zygoptera	44.75973952	44.73506983	36.04682047	36.59715031
Erythromma_najas	Zygoptera	46.55131353	47.45473854	37.59989715	39.26586392
Euphaea_decorata	Zygoptera	51.41331399	41.84401839	42.70474935	40.29229647
Gomphus_exilis	Anisoptera	51.37095778	50.05315596	40.32935348	40.35092351
Gomphus_pulchellus	Anisoptera	53.46622072	53.5517244	43.20604098	43.99287645
Hetaerina_americana	Anisoptera	49.39732451	48.59448606	41.04321036	41.85411272
Hetaerina_vulnerata	Zygoptera	52.98654673	47.41257998	42.67458504	43.61240124
Ischnura_cervula	Zygoptera	41.93139737	42.80553275	32.11936258	34.10495436
Ischnura_elegans	Zygoptera	44.0201895	44.10409159	33.39118694	34.84496805
Ischnura_graellsii	Zygoptera	41.68883987	42.5200496	31.49157797	32.70141755
Ischnura_posita	Zygoptera	40.02601897	39.79336437	29.84468533	30.91703656
Ischnura_pumilio	Zygoptera	43.25012463	43.39807555	32.50267186	33.66344848
Ladona_depressa	Anisoptera	51.52522956	51.03201659	47.22237892	47.04562234
Ladona_fulva	Anisoptera	52.95931938	50.67700817	46.97029337	46.90223824
Lestes_barbarus	Zygoptera	49.60550805	48.31649134	38.2250737	38.8222455
Lestes_disjunctus	Zygoptera	46.67003281	48.18511134	36.85413762	38.53141243
Lestes_dryas	Zygoptera	47.95758891	47.49827502	38.32622352	39.03225876
Lestes_rectangularis	Zygoptera	51.42903468	49.85865723	37.89309714	37.76037385
Lestes_sponsa	Zygoptera	48.47798115	48.45574838	37.04934753	37.89125895
Lestes_virens	Zygoptera	46.66711341	46.1317666	36.2009902	36.84857822
Leucorrhinia_dubia	Anisoptera	47.98012281	46.83604679	41.24959902	40.93373599
Libellago_hyalina	Zygoptera	37.10338629	36.61008412	34.90925171	36.11245321
Libellula_pulchella	Anisoptera	55.87958641	54.54038748	51.56883066	49.99181365
Libellula_quadrimaculata	Anisoptera	51.48586011	51.25916114	46.35997861	47.07683706
Macromia_amphigena	Anisoptera	64.64252216	65.02302032	52.48862555	53.72220033
Macromia_daimoji	Anisoptera	66.14748009	66.51681348	52.48862555	54.6831215
Macromia_kubokaiya	Anisoptera	64.64252216	63.67827432	51.72999405	53.47844647

Macromia_magnifica	Anisoptera	62.77405367	61.94347744	51.84369331	52.65361778
Mnais_pruinosa	Zygoptera	56.76850003	54.6831215	46.25011775	47.69745094
Nehalennia_irene	Zygoptera	41.50570829	42.0118449	29.6926164	30.50414829
Neurobasis_longipes	Zygoptera	57.46471119	55.86088078	45.06805443	46.55687814
Neurothemis_terminata	Anisoptera	45.06357322	46.67295197	40.43689727	42.70933711
Nososticta_solida	Zygoptera	47.19745473	51.07097526	35.5911865	37.24453226
Nososticta_solitaria	Zygoptera	47.0908543	45.32839276	33.83118773	34.40196002
Onychogomphus_forcipatus	Anisoptera	54.13330745	52.34474692	42.86987968	44.13131504
Onychogomphus_uncatus	Anisoptera	55.42697735	53.98384661	43.81947884	44.99409865
Orthetrum_cancellatum	Anisoptera	53.94357857	53.63948589	48.14308316	48.12812829
Orthetrum_coerulescens	Anisoptera	50.52198525	50.17289105	43.93502588	43.78097556
Orthetrum_sabina	Anisoptera	56.99410161	56.99410161	45.62931282	46.22549381
Pantala_flavescens	Anisoptera	53.72220033	54.44496048	49.45885545	49.76694348
Paragomphus_genei	Anisoptera	51.98447436	51.98447436	40.11503401	40.81808622
Phaon_camerunensis	Zygoptera	61.97899665	56.44042754	48.80904505	48.51186062
Phenes_raptor	Anisoptera	63.87264219	67.15970408	56.9166261	57.79525431
Plathemis_lydia	Anisoptera	50.42409685	49.51858814	45.32035621	45.29046805
Platycnemis_pennipes	Zygoptera	48.02514933	47.62359797	37.44524677	37.91550324
Pyrrosoma_nymphula	Zygoptera	46.62329388	46.33272941	37.45135766	38.85253214
Rhyothemis_variegata	Anisoptera	49.1268767	46.51145722	49.04377605	47.64917933
Sieboldius_albardae	Anisoptera	69.55406376	67.96813837	54.61181526	55.85418167
Somatochlora_arctica	Anisoptera	54.20543461	53.98384661	46.11990972	46.69046191
Stylurus_annulatus	Anisoptera	59.49476021	59.79549107	47.67133539	47.91473638
Stylurus_nagoyanus	Anisoptera	60.03794518	60.03794518	46.25011775	47.12546184
Stylurus_oculatus	Anisoptera	59.93268735	60.1610023	47.65145239	48.62659955
Sympetma_fusca	Zygoptera	46.7429405	46.70796332	37.07431134	37.3955707
Sympetrum_danae	Anisoptera	44.54476466	45.14749931	39.24242025	40.30325335
Sympetrum_infuscatum	Anisoptera	51.72999405	52.48862555	44.74123891	45.04829205
Sympetrum_obtrusum	Anisoptera	46.56378295	42.27690517	40.8437973	34.36197239
Sympetrum_pedemontanum	Anisoptera	47.12546184	46.83604679	40.07055871	39.99628993
Sympetrum_sanguineum	Anisoptera	46.66419377	46.82151484	41.08804252	41.77529274
Sympetrum_striolatum	Anisoptera	45.20080118	50.21006617	42.69899548	42.90712474
Sympetrum_vulgatum	Anisoptera	46.07837938	45.34658198	40.94241564	41.18267046
Synthemis_eustalacta	Anisoptera	52.27632888	51.92780243	44.26180011	45.09167299
Telebasis_salva	Zygoptera	40.86324035	39.4755337	30.7215642	31.68330839
Trithemis_annulata	Anisoptera	47.3094789	46.54428328	42.63684058	43.38844663
Trithemis_festiva	Anisoptera	46.54428328	45.95349469	42.90805532	42.26195955
Uracis_fastigiata	Anisoptera	46.54428328	45.95349469	42.90805532	42.26195955
Urothemis_assignata	Anisoptera	49.08972274	49.08972274	36.73077976	36.73077976
Vestalis_gracilis	Zygoptera	59.38355398	58.81606348	48.54302839	44.18277044

<i>Zygonyx torridus</i>	Anisoptera	56.31375801	56.31375801	49.63246143	49.63246143
<i>Zyxomma petiolatum</i>	Anisoptera	56.31375801	56.76850003	46.83604679	47.41257998

Tabla A2. Números de acceso de GenBank para los genes mitocondriales utilizados para construir la filogenia utilizada en el estudio. Extraído de Carrillo-Muñoz (2020) y originalmente obtenidos de Genbank (National Center for Biotechnology Information, 2020) <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>

Outgroup	12S	Val	16S	COI
<i>Blatella germanica</i>	NC012901.1	NC012901.1	NC012901.1	NC012901.1
<i>Callibaetis ferrugineus</i>	---	---	HM003973.1	JQ663249.1
<i>Oxya chinensis</i>	NC010219.1	NC010219.1	NC010219.1	NC010219.1
<i>Sitophilus zeamais</i>	NC030764.1	NC030764.1	NC030764.1	NC030764.1
Odonata species	12S	Val	16S	COI
<i>Aeshna grandis</i>	EU477645.1	EU477645.1	EU477645.1	KU180299.1
<i>Anaciaeschna isosceles</i>	EU477649.1	EU477649.1	EU477649.1	KM096997.1
<i>Anotogaster sieboldii</i>	EU477686.1	EU477686.1	EU477686.1	AB708824.1
<i>Archineura incarnata</i>	---	---	KF369626.1	---
<i>Atrocalopteryx atrata</i>	---	KF256893.1	KF256893.1	KF257110.1
<i>Boyeria irene</i>	EU477640.1	EU477640.1	EU477640.1	---
<i>Brachytron pratense</i>	EU477641.1	EU477641.1	EU477641.1	KY847551.1
<i>Calopteryx aequabilis</i>	EU054934.1	---	KM383956.	---
<i>Calopteryx amata</i>	---	---	---	DQ411628.1
<i>Calopteryx cornelia</i>	---	---	LC366483.1	AB708327.1
<i>Calopteryx haemorrhoidalis</i>	---	---	AF170957.1	---
<i>Calopteryx japonica</i>	---	---	AB127065.1	KF257102.1
<i>Calopteryx maculata</i>	KM383926.1	KM383926.1	AF170960.1	JN419468.1
<i>Calopteryx splendens</i>	EU477613.1	EU477612.1	AF170955.1	DQ411707.1
<i>Calopteryx virgo</i>	---	---	---	DQ411709.1
<i>Calopteryxxanthostoma</i>	---	---	AF170954.1	---
<i>Celithemis eponina</i>	EF640393.1	EF640393.1	AF037190.1	---
<i>Cordulegaster boltonii</i>	EU477688.1	EU477688.1	AF266056.1	KF584934.1
<i>Crocothemis erythraea</i>	AF266100.1	AF266100.1	EF631542.1	MF774557.1
<i>Dromogomphus spinosus</i>	EU477662.1	EU477662.1	EU477662.1	KX890955.1
<i>Echo modesta</i>	EU055003.1	---	KF369709.1	KF369379.1

<i>Enallagma cyathigerum</i>	MF716899.1	MF716899.1	MF716899.1	MF716899.1
<i>Erythemis simplicicollis</i>	AY282566.1	---	EF631505.1	AF195759.1
<i>Gomphus exilis</i>	EU477656.1	EU477656.1	AF266074.1	KM537192.1
<i>Gomphus externus</i>	EU477655.1	EU477655.1	KX890668.1	KX890898.1
<i>Gomphus graslini</i>	EU477661.1	EU477661.1	EU477661.1	---
<i>Hetaerina americana</i>	EU054936.1	KM383949.1	AF170951.1	MG466503.1
<i>Hetaerina titia</i>	KM383937.1	KM383937.1	KM383961.1	KM383863.1
<i>Ischnura cervula</i>	AF067705.1	---	---	---
<i>Ischnura perparva</i>	AF067716.1	---	GU812263.1	---
<i>Ischnura ramburii</i>	AF067720.1	---	---	---
<i>Ladona depressa</i>	EU477730.1	EU477730.1	EU477730.1	AF195741.1
<i>Ladona fulva</i>	EU477728.1	EU477728.1	EU477728.1	AF195745.1
<i>Lestes disjunctus</i>	AY282554.1	---	EF044272.1	KM537699.1
<i>Lestes viridis</i>	EU477617.1	EU477617.1	EU477617.1	HQ830311.1
<i>Libellula incesta</i>	---	---	AF037179.1	MG381974.1
<i>Libellula luctuosa</i>	AY282563.1	---	AF037178.1	AF195749.1
<i>Libellula needhami</i>	---	---	AF195730.1	AF195751.1
<i>Libellula pulchella</i>	---	---	EF631551.1	AF195753.1
<i>Libellula quadrimaculata</i>	EU477729.1	EU477729.1	EF631589.1	JN294441.1
<i>Macromia amphigena</i>	AF266049.1	---	AF266046.1	KF257059.1
<i>Macromia splendens</i>	EU477696.1	EU477696.1	EU477696.1	---
<i>Matrona basilaris</i>	EU054990.1	---	AB707395.1	KF369432.1
<i>Megaloprepus caerulatus</i>	NC031823.1	NC031823.1	NC031823.1	NC031823.1
<i>Mnais pruinosa</i>	---	---	AB127063.1	LC366779.1
<i>Neurobasis chinensis</i>	---	---	KJ730206.1	MG518624.1
<i>Onychogomphus uncatas</i>	EU477671.1	EU477671.1	AF266054.1	KX891032.1
<i>Ophiogomphus severus</i>	EU477673.1	EU477673.1	EU477673.1	KX890937.1
<i>Orthemis ferruginea</i>	EF640402.1	EF640402.1	EF640402.1	---
<i>Pachydiplax longipennis</i>	EF640433.1	EF640433.1	EF631512.1	AF195761.1
<i>Perithemis tenera</i>	EF640409.1	EF640409.1	EF631529.1	---
<i>Phaon iridipennis</i>	---	---	EU183234.1	---
<i>Phyllogomphoides albrighti</i>	EU477675.1	EU477675.1	EU477675.1	---
<i>Platycnemis pennipes</i>	EU477627.1	EU477627.1	EU477627.1	KF369498.1
<i>Pseudostigma aberrans</i>	JQ966649.1	---	DQ642984.1	---

<i>Sapho bicolor</i>	---	---	KF369896.1	KF369539.1
<i>Somatochlora metallica</i>	EU477702.1	EU477702.1	AB707987.1	AB708932.1
<i>Stylurus amnicola</i>	EU477657.1	EU477657.1	KX890710.1	KX890946.1
<i>Sympetrum corruptum</i>	EF640439.1	EF640439.1	EU055041.1	KM529511.1
<i>Sympetrum illotum</i>	EF640441.1	EF640441.1	EF640441.1	---
<i>Telebasis salva</i>	AF067721.1	---	---	---
<i>Tramea lacerata</i>	EU054980.1	---	---	---
<i>Tramea onusta</i>	AY282561.1	---	---	---

Tabla A3. Números de acceso de GenBank para los genes nucleares utilizados para construir la filogenia utilizada en el estudio. .Extraído de Carrillo-Muñoz (2020) y originalmente obtenidos de Genbank (National Center for Biotechnology Information, 2020) <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>

Outgroup	18S	5.8S	28S
<i>Blatella germanica</i>	AF005243.2	AF005243.2	AF005243.2
<i>Callibaetis ferrugineus</i>	AF370791.1	AY859557.1	AY859557.1
<i>Oxya chinensis</i>	AY037173.1	AF385193.1	AF416876.1
<i>Sitophilus zeamais</i>	AJ850021.1	AF276518.1	AY131071.1
Odonata species	18S	5.8S	28S
<i>Aeshna grandis</i>	---	KU180363.1	FJ596630.1
<i>Anaciaeschna isosceles</i>	DQ008199.1	FN356032.1	FJ596628.1
<i>Anotogaster sieboldii</i>	AB706943.1	AB706943.1	FJ596638.1
<i>Archineura incarnata</i>	AJ459202	AJ459202.1	KF370024.1
<i>Atrocalopteryx atrata</i>	KC413771.1	AB706426.1	FJ596560.1
<i>Boyeria irene</i>	FN356042.1	FN356042.1	FJ596627.1
<i>Brachytron pratense</i>	EU055199.1	FN356043.1	EU424323.1
<i>Calopteryx aequabilis</i>	AY338716.1	AJ308360.1	AY338673.1
<i>Calopteryx amata</i>	AJ458977.1	AJ308361.1	FJ009949.1
<i>Calopteryx cornelia</i>	Y12890.1	AB706430.1	AB127426.1
<i>Calopteryx haemorrhoidalis</i>	AJ458976.1	AJ308362.1	AJ308348.1
<i>Calopteryx japonica</i>	KC413781.1	AJ459193.1	KF256957.1
<i>Calopteryx maculata</i>	AJ459198.1	AJ459198.1	U65169.1
<i>Calopteryx splendens</i>	Y12894.1	AJ308371.1	EF417106.1
<i>Calopteryx virgo</i>	AJ458968.1	AJ308359.1	AJ308357.1
<i>Calopteryx xanthostoma</i>	AJ458971.1	AJ308355.1	AJ308355.1
<i>Celithemis eponina</i>	AF461233.1	AF549603.1	AF461218.1
<i>Cordulegaster boltonii</i>	FN356072.1	FN356072.1	FJ596634.1
<i>Crocothemis erythraea</i>	DQ008200.1	---	GU196335.1
<i>Dromogomphus spinosus</i>	DQ008189.1	---	FJ596613.1
<i>Echo modesta</i>	EU055194.1	AJ458984.1	EU055292.1
<i>Enallagma cyathigerum</i>	FN356085.1	FN356085.1	KF855808.1
<i>Erythemis simplicicollis</i>	---	---	EF631389.1
<i>Gomphus exilis</i>	DQ008187.1	---	FJ596614.1
<i>Gomphus externus</i>	DQ008184.1	---	FJ596612.1

<i>Gomphus graslini</i>	---	---	---
<i>Hetaerina americana</i>	Y12896.1	KM383825.1	FJ009952.1
<i>Hetaerina titia</i>	---	AJ458990.1	AJ458990.1
<i>Ischnura cervula</i>	FN356101.1	FN356101.1	FN356101.1
<i>Ischnura perparva</i>	FN356106.1	FN356106.1	FN356106.1
<i>Ischnura ramburii</i>	FN356108.1	FN356108.1	FN356108.1
<i>Ladona depressa</i>	DQ008204.1	---	FJ596598.1
<i>Ladona fulva</i>	DQ008205.1	---	FJ596602.1
<i>Lestes disjunctus</i>	---	---	---
<i>Lestes viridis</i>	FN356058.1	FN356058.1	EU424331.1
<i>Libellula incesta</i>	---	---	---
<i>Libellula luctuosa</i>	---	---	EF631392.1
<i>Libellula needhami</i>	---	---	---
<i>Libellula pulchella</i>	U65109.1	---	FJ009974.1
<i>Libellula quadrimaculata</i>	AB707091.1	AB707091.1	FJ712326.1
<i>Macromia amphigena</i>	FN356127.1	FN356127.1	FJ596570.1
<i>Macromia splendens</i>	DQ008195.1	FN356128.1	FJ712329.1
<i>Matrona basilaris</i>	AJ459206.1	AJ459206.1	EU055279.1
<i>Megaloprepus caerulatus</i>	FJ010033.1	---	FJ009977.1
<i>Mnais pruinosa</i>	Y12898.1	AJ458985.1	AB127423.1
<i>Neurobasis chinensis</i>	AJ459199.1	AJ459199.1	AJ459199.1
<i>Onychogomphus uncatus</i>	---	---	FJ712321.1
<i>Ophiogomphus severus</i>	DQ008192.1	---	FJ596618.1
<i>Orthemis ferruginea</i>	---	---	EF631266.1
<i>Pachydiplax longipennis</i>	---	---	EF631198.1
<i>Perithemis tenera</i>	FJ010032.1	---	FJ009976.1
<i>Phaon iridipennis</i>	AJ459225.1	AJ459225.1	AJ459225.1
<i>Phyllogomphoides albrighti</i>	---	---	---
<i>Platycnemis pennipes</i>	AJ459230.1	AJ459230.1	FJ009928.1
<i>Pseudostigma aberrans</i>	FJ009992.1	---	FJ009934.1
<i>Sapho bicolor</i>	AJ459222.1	AJ459222.1	KF370295.1
<i>Somatochlora metallica</i>	AB707037.1	AB707037.1	FJ596569.1
<i>Stylurus amnicola</i>	DQ008186.1	---	---
<i>Sympetrum corruptum</i>	EU055135.1	JQ772548.1	EU055230.1

<i>Sympetrum illotum</i>	JQ772556.1	JQ772556.1	JQ772556.1
<i>Telebasis salva</i>	EU055172.1	---	EU055270.1
<i>Tramea lacerata</i>	DQ008206.1	AB707308.1	EU055269.1
<i>Tramea onusta</i>	---	---	EF631281.1
