



F-131

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

COMPORTAMIENTO SEXUAL Y TERRITORIAL EN ORTHEMIS FERRUGINEA (FAB) (ODONATA: LIBELLULIDAE)

T E S I S
 Que como parte de los requisitos
 Para obtener el Título de :
 B I O L O G O
 P r e s e n t a :
RODOLFO NOVELO GUTIERREZ

México, D.F.

1981



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

C O N T E N I D O

	PAGINA
I. INTRODUCCION	1
Comportamiento reproductivo en insectos	4
Territorialidad	8
II. ANTECEDENTES	12
III. OBJETIVO	13
IV. CARACTERISTICAS GENERALES DE LA ESPECIE	13
V. AREAS DE ESTUDIO	14
VI. METODOLOGIA	16
VII. RESULTADOS	17
A. Estanque natural	17
1. Periodo de vuelo	17
2. Actividad diaria	17
3. Conducta del macho	19
3.1 Percha	19
3.2 Vuelo de patrullaje	19
3.3 Interacciones	20
3.4 Tamaño del territorio	20
3.5 Residencialidad	21
3.6 Interacciones interespecificas	21
3.7 Alimentación	22
4. Conducta de la hembra	22
4.1 Cópula	22
4.2 Oviposición	24

	PAGINA
5. Factores climáticos que influyen en la actividad de los adultos de <u>O. ferruginea</u>	25
B. Estanque artificial	27
1. Período de vuelo	27
2. Actividad diaria	27
3. Conducta del macho	27
3.1 Percha	28
3.2 Vuelo de patrullaje	28
3.3 Interacciones	29
3.4 Residencialidad	29
3.5 Interacciones interespecíficas	29
4. Conducta de la hembra	29
VIII. DISCUSION	31
Análisis de costo-beneficio del comportamiento territorial de <u>O. ferruginea</u>	32
IX. REFERENCIAS	35
X. FIGURAS	

I. INTRODUCCION

El estudio del comportamiento animal ha despertado siempre un gran interés en el hombre. Este interés se ha ido incrementando paulatinamente gracias al desarrollo de otras ramas de las ciencias biológicas, tales como la fisiología, la genética, la neurobiología, etc., y al desarrollo de técnicas y equipos sofisticados, lo que ha permitido mejores observaciones que conllevan a una mejor comprensión de las pautas conductuales estudiadas.

La Etología, ciencia que estudia el comportamiento, nació como tal a finales del siglo XIX. Fue Geoffroy Saint-Hilaire quién introdujo el término etología en el lenguaje moderno.

Desde los tiempos de Aristóteles (s. IV A. de C.), éste ya mencionaba que los machos de ciertas aves defienden áreas específicas en contra de otros machos. Con el correr del tiempo diversos autores fueron realizando numerosas observaciones, generalmente inconexas, acerca de la conducta de los animales, limitándose a relatar las costumbres más o menos curiosas de éstos. Entre estos autores destaca el francés Jean - Henri Fabré (1823-1915), cuyo principal interés fueron los insectos.

A principios del siglo XX se publicaron las primeras observaciones científicas coherentes. El libro de Jennings "Comportamiento de los organismos inferiores" fue la primera síntesis bien fundamentada, y despertó el interés de muchos autores. Sin embargo, los seguidores de Jennings partían de ideas preconcebidas e intentaban edificar una "psicología animal" que justificase sus puntos de vista, generalmente antropomórficos. Esto provocó un decremento en el interés por la etología y la

mayoría de los investigadores se interesaron por la disciplina de moda: la Genética.

El interés por la Etología renació hacia 1920. Ello se debió a dos descubrimientos fundamentales: la existencia de una estrecha relación entre el canto y el territorio en muchas aves y la existencia de un orden jerárquico entre las gallinas que componen un gallinero. La investigación prosiguió entonces a lo largo de dos líneas principales. La primera se ocupaba de estudiar los mecanismos sensitivos y motores del animal, sus reacciones a los estímulos del medio y su comportamiento individual. Todos estos estudios se agruparon bajo el denominador común de "Fisiología del Comportamiento".

La segunda línea de investigación se ocupaba de esclarecer las relaciones sociales entre los animales. En este sentido se estudió la organización social de los primates, por Carpenter, y las de muchas aves, principalmente palmípedas, por Lorenz. No se abandonó el estudio de las sociedades de insectos y se descubrió la importancia de la trofalaxis como factor de cohesión social. Una de las grandes investigaciones en los insectos sociales fue el descubrimiento e interpretación del "lenguaje de las abejas" por Karl von Frisch (1965). Desde entonces a la fecha, se ha venido incrementando sorprendentemente el número de trabajos etológicos, entre los que destacan los del comportamiento sexual y la territorialidad.

Dentro del reino animal, son los insectos los que proporcionan las mejores oportunidades de estudio sobre aspectos conductuales dada su mayor abundancia, diversidad, distribución y a sus cortos ciclos de vida en comparación con otros animales. No obstante, la mayor información so

bre comportamiento sexual y territorial se ha obtenido de estudios en vertebrados, principalmente en aves y mamíferos, quizás debido a la facilidad de observación por su tamaño mayor o como en el caso de los primates inferiores, a que sus pautas conductuales tendrían un interés particular por ser organismos filogenéticamente más relacionados con el hombre. Sin embargo, en años recientes, se ha incrementado el interés por estos dos aspectos mencionados dentro de la clase Insecta.

Dado que las actividades conductuales de cualquier organismo están dirigidas hacia la 'resolución' de problemas específicos, tales como la obtención de alimento, la búsqueda de refugio, la búsqueda de pareja, etc., se plantea que el comportamiento de los animales es adaptativo, ya que en última instancia promueve la sobrevivencia de los organismos en el medio ambiente.

Hasta hace algún tiempo, se consideraba que cada especie animal poseía un cierto comportamiento específico y que las variaciones que se salían del patrón original eran condiciones anormales o aberrantes, las cuales, por su misma condición, tenderían a ser eliminadas de la población por medio de la selección natural. Sin embargo, existe suficiente evidencia que confirma que los organismos de una población pueden comportarse de manera diferente de acuerdo a las condiciones ecológicas que se presenten, y aún más, se ha comprobado que un mismo individuo puede variar su conducta dependiendo de los factores a los que se vea sometido en determinado momento (Alcock, 1979c).

Una de las posibles causas que ocasiona este polimorfismo conductual, es que los recursos en el medioambiente varían a través del tiem-

po en calidad y cantidad, de manera que un individuo tenderá a comportarse de cierta forma en un habitat en donde haya recursos abundantes y de otra diferente en habitats pobres en los que los recursos están difusamente distribuidos. Por ejemplo, las hienas Crocuta crocuta viven en clanes territoriales en regiones donde el alimento es muy abundante y predecible, pero en terrenos donde el alimento es muy estacional, su comportamiento es de tipo nómada (Kruuk, 1972).

Comportamiento reproductivo en insectos.

La reproducción incluye a todos aquellos eventos que circundan el proceso de unión del espermatozoide con el óvulo, lo que se conoce como fecundación. De manera general, los principales eventos que se llevan a cabo durante la reproducción en los insectos son: a) encuentro de los sexos (que incluye conductas agresivas, territorialidad, etc.); b) cortejo (en algunos); c) inseminación por cópula; d) oviposición y e) conductas postcopulatorias (resguardo de la hembra, cuidado de las crías, etc.). Todos estos eventos han evolucionado en forma distinta dentro de los diferentes grupos de insectos, de manera que existen las más variadas formas de reproducción en ellos. Por ejemplo, en casi todos los colembolos, los machos depositan espermátóforos en ciertas partes del sustrato donde las hembras los puedan localizar. Al encontrarse con uno de éstos, la hembra lo introduce en su abertura genital realizándose de esta forma la inseminación. Como se puede ver, no existen los eventos a, b, c y e. En otros grupos como los ortópteros (excepto Acrididae), a pesar de que existen todos los eventos mencionados, la cópula no involu-

cra un pene, sino que la transferencia del espermátforo es directa por el contacto de ambos gonoporos. En cambio en otros grupos tales como odonatos, coleópteros, dípteros, himenópteros, etc., se pueden presentar todos los eventos y, además, la inseminación durante la cópula involucra un pene.

En los odonatos el conducto eyaculador no desemboca directamente en el aparato copulador de los machos, debido a que éste se encuentra en la parte anterior del abdomen. Dada esta característica única entre los insectos, antes de la cópula los machos deben translocar espermatozoos de la abertura genital del IX segmento abdominal hacia el aparato copulador secundario localizado en el segundo segmento del abdomen. A este fenómeno se le conoce como "translocación espermática".

Ya que la reproducción es el objetivo principal dentro del ciclo de vida de todo ser viviente, puesto que es la forma de perpetuar a las especies, resulta de sumo interés conocer las estrategias empleadas en el proceso reproductivo sobre las cuales puede actuar la selección natural.

Dentro de los estudios sobre reproducción en los insectos sobresalen dos aspectos, el cortejo y la territorialidad.

De acuerdo con Matthews & Matthews (1978), el cortejo en los insectos tiene al menos 3 funciones en común:

- (1) Estimular y dirigir a las hembras hacia la cópula;
- (2) facilitar el encuentro de individuos solitarios;
- (3) facilitar la identificación de miembros de la misma especie para evitar intercruzas (aislamiento reproductivo) y la identificación de los sexos.

En los insectos depredadores como la Mantis la función principal del cortejo es inhibir los instintos depredadores de las hembras.

Un aspecto íntimamente ligado al cortejo es el de la selección sexual. Este concepto lo introdujo primeramente Darwin en 1871, para explicar la razón de la divergencia sexual en términos de la habilidad diferencial de los individuos de distintos tipos genéticos para adquirir parejas (Halliday, 1978).

Dentro de la selección sexual existen dos tipos fundamentales de competencia. Uno depende de la selección entre los sexos (selección epigámica o intersexual). El otro está basado en las interacciones entre machos o menos común entre hembras y se llama selección intrasexual.

En el primer tipo, en algunas ocasiones debe existir una fuerte presión selectiva para que la pareja se convenza de que su pretendiente es viable. En teoría, las hembras deben ser más cuidadosas en escoger una pareja dado que son ellas las que invierten mayor energía en la reproducción por el fenómeno de la anisogamia, de manera que una mala elección traería consigo una gran pérdida de tiempo y energía. Por otra parte, el macho debe responder realizando cortejos más elaborados o con vencer de otra manera a la hembra que él hará una contribución superior a su adecuación (Matthews & Matthews, 1978). Como lo expresa Wilson (1975): "El sexo que corteja, generalmente el macho, invierte menos esfuerzo reproductivo en su descendencia. Lo que ofrece a la hembra, es principalmente evidencia de que es completamente normal y adecuado fisiológicamente. Pero esta garantía consiste en solo una actuación breve de manera que existen fuertes presiones selectivas para aquellos individuos menos adecuados que inten presentar una imagen falsa. El sexo cor

tejado, generalmente la hembra, encontrará que es muy ventajoso distinguir entre los que realmente son adecuados de aquellos que pretenden serlo. Entonces, hay una fuerte tendencia del sexo cortejado a desarrollar cierta timidez. Es decir, las respuestas serán titubeantes y cautas de manera que provoquen más despliegues para hacer la elección correcta más fácil".

El segundo tipo, o sea la selección intrasexual, se basa en la segregación entre individuos del sexo cortejante. Esta segregación o exclusión se da de manera competitiva y puede incluir una conducta de agresión.

No siempre la competencia intrasexual va a estar limitada a comportamientos anteriores a la cópula (como en el caso de la territorialidad), sino que se han desarrollado algunos mecanismos ingeniosos que operan mientras se lleva a cabo ésta. Por ejemplo, Waage (1979b) ha demostrado que los machos de Calopteryx maculata poseen estructuras especializadas en su aparato copulador que sirven para extraer el esperma depositado anteriormente por otro macho en el tracto genital de la hembra.

En otros casos, las hembras realizan varias cópulas antes de ovipositar, de manera que el esperma del primer macho que copuló con ella queda más adentro y el esperma del último macho sea el primero en salir asegurando así su contribución a la siguiente generación. Obviamente, es desventajoso para un macho que su esperma sea desplazado por el de otro. Para prevenir esto se han desarrollado varias estrategias. Una de ellas es monopolizar el acceso a las hembras para que otros machos no

copulen con ellas, como es el caso de la mosca del estiércol Scatophaga stercoraria, en la cual el macho permanece sobre la hembra por cierto período de tiempo mientras ésta oviposita (Parker, 1970a); o bien, la posición de tándem que se presenta en varias especies de odonatos, en la cual el macho permanece sujetando a la hembra con sus apéndices abdominales mientras se realiza la oviposición. Otras estrategias empleadas son cópulas prolongadas, tapones nupciales, etc.

Un mecanismo de selección intrasexual anterior a la cópula es el mantenimiento de territorios. Este mecanismo se presenta frecuentemente en la clase Insecta, por lo cual se tratará aquí como otro apartado.

Territorialidad .

Dentro de esta estrategia, las hembras van a tener acceso a los recursos que se encuentren en los territorios defendidos por los machos, además de la garantía de aparearse con un macho selectivamente apto.

Se han utilizado distintos criterios para definir el término territorio, por ejemplo "un área defendida" (Noble, 1939), "un área exclusiva" (Schoener, 1968), o "un área exclusiva y defendida que mantiene fuera a los rivales" (Brown & Orians, 1970). En este trabajo se prefiere adoptar la definición de Baker (1972), en la cual un territorio es "un área limitada, ocupada y defendida por determinado tiempo por una unidad territorial de una especie, en un intento por prevenir que otras unidades territoriales de la misma o diferente especie, ocupen o hagan uso de esa área". Las unidades territoriales pueden ser un macho o una hembra solitarios, una pareja o un grupo mono o bisexual.

El comportamiento territorial ha sido estudiado en diferentes animales y se ha encontrado que su función varía de acuerdo a las especies. De esta manera, se sabe que existen territorios de alimentación, territorios de anidación, territorios de apareamiento, etc.

La conducta territorial se origina cuando los recursos en el medio ambiente se encuentran en forma limitada. Tales recursos pueden ser alimento, parejas, sitios de descanso, de anidación, de apareamiento y de oviposición. Sin embargo, para que se establezca un territorio, los recursos en el habitat deben ser predecibles en el tiempo y en el espacio. Aquellas especies cuyos recursos están difusamente distribuidos en el habitat y no son predecibles en el tiempo, generalmente no muestran este comportamiento.

Resumiendo, la función general de un territorio es la de dar a su (s) ocupante(s) una prioridad en el acceso a los recursos los cuales se encuentran limitados.

Baker (1972) menciona que el comportamiento territorial evoluciona cuando alguno de los requerimientos del organismo es obtenido en mayor cantidad si permanece por cierto intervalo de tiempo en un área apropiada, en lugar de buscar este recurso en distintos sitios por medio de un desplazamiento voluntario.

En los odonatos, los sitios para el apareamiento y la oviposición y el acceso a las hembras, parecen ser los factores principales a los cuales los machos responden (Campanella & Wolf, 1974).

Los machos de la mayoría de las especies de libélulas son más numerosos que las hembras en los sitios de reproducción, en todo momento

del día y en cualquier época del año. Por este motivo, las hembras constituyen un importante recurso por el cual los machos compiten.

Dentro de los territorios de apareamiento existen algunas variaciones al respecto. Por ejemplo, en algunas especies de mamíferos los machos defienden a las hembras mismas ocasionando que un solo macho mantenga el control de harems (Davies, 1978). En otras ocasiones, los machos sólo controlan áreas de terreno que son atractivas para las hembras ya que poseen algún recurso crítico para ellas, como por ejemplo, los sitios de oviposición de los odonatos. En donde estos recursos están distribuidos en forma de parches, se puede originar una situación en la que exista un mosaico con territorios de diferentes calidades. En la libélula Plathemis lydia, los machos en cuyos territorios se encuentran los mejores sitios de oviposición, son los que obtienen el mayor número de apareamientos (Campanella & Wolf, 1974).

En algunos casos ni los recursos ni las hembras mismas son económicamente defendibles; esto puede deberse a que los recursos son superabundantes, impredecibles en tiempo y espacio o muy costosos para defenderse. En estos casos, los machos se congregan en áreas tradicionales de despliegue comunal o "leks", en donde ocupan ciertas posiciones en el terreno estableciéndose una jerarquía de dominancia. En los leks estudiados casi todas las cópulas son realizadas por los machos de jerarquía superior, aún cuando todos los machos del lek respondan sexualmente. En P. lydia los machos más exitosos son aquellos que son capaces de dominar los leks en el tiempo crítico de llegada de las hembras, por lo que se les denomina leks temporales (Campanella & Wolf, op. cit.).

No todos los machos en un lek adoptan estrategias territoriales conspicuas. En varios casos existen machos que frecuentemente emplean estrategias "silenciosas" realizando apareamientos furtivos (Alcock, 1979a).

Campanella (1975) ha propuesto, para el caso de los odonatos, tres tipos de estrategias de apareamiento que están relacionados con la distribución y abundancia de los sitios de cópula y oviposición.

En el tipo I, los machos están espacialmente localizados en lugares específicos debido a que estos sitios son una fuente altamente predecible de apareamientos.

El tipo II es una variación del primero ya que los machos también defienden áreas donde los apareamientos son altamente predecibles en tiempo y espacio. Sin embargo, debido a la distribución y abundancia de los recursos en relación a la densidad de la población, varios machos u tilizan a menudo el mismo sitio, por ejemplo, formando leks.

En el tipo III, los machos no permanecen en un sitio espacial fijo sino que se mueven a través del habitat en busca de pareja.

II. ANTECEDENTES

El comportamiento reproductivo en Odonata ha sido revisado por diversos autores desde hace algunos años (Borrer, 1934; Kormondy, 1961; Bick & Bick, 1961). Algunos de estos trabajos se han enfocado hacia algún aspecto en particular del proceso (v.g.r.: territorialidad, Moore (1952); longevidad, Waage (1972); oviposición, Williams (1977) y muchos más sobre la secuencia completa del comportamiento reproductivo (Pajunen, 1963; Bick and Sulzbach, 1966). Muchos de estos trabajos comprenden aspectos meramente descriptivos (Johnson, 1961;1962) aunque existen otros en los que se hace un análisis cuantitativo de este comportamiento (Ubukata, 1975) destacando los de Campanella y Wolf (1974) y Campanella (1975).

Sin embargo, la mayoría de los estudios se han llevado a cabo con especies de regiones templadas, siendo escasos aquellos trabajos con especies tropicales, por lo que es necesario, como lo indican Sakagami et al. (1974), "acumular información sobre otras especies no exploradas para interpretar la evolución del comportamiento sobre una base más firme".

III. OBJETIVO

El objetivo del presente estudio es contribuir al conocimiento general del comportamiento reproductivo de odonatos neotropicales con base en un análisis cuantitativo y cualitativo de la conducta sexual y territorial de una especie característica de las zonas tropicales de México, como lo es Orthemis ferruginea (Fabricius) (Odonata: Libellulidae).

IV. CARACTERISTICAS GENERALES DE LA ESPECIE

Orthemis ferruginea (Fab.) es una libélula ampliamente distribuida en los trópicos americanos. Esta especie es una habitante característica de pequeños estanques y charcos temporales, aunque también se le encuentra en otros cuerpos de agua de tipo léntico como lagos y lagunas, siendo una de las primeras especies observadas en el proceso de colonización de cuerpos de agua temporales.

Los adultos alcanzan una talla de 50 - 52 mm de largo y presentan un marcado dimorfismo sexual. Los machos maduros exhiben una coloración que va desde el magenta pálido hasta el morado; las hembras por su parte, presentan una coloración pardo amarillenta o pardo rojiza con una línea longitudinal amarilla en la parte media dorsal del sintórax. Una característica notable en las hembras es la presencia de "lóbulo" en ambos lados del VIII segmento abdominal. Los machos jóvenes son simila-

res a las hembras en coloración aunque carecen de la línea amarilla del tórax y de los lóbulos del VIII segmento del abdomen.

V. AREAS DE ESTUDIO

Las observaciones se llevaron a cabo en un estanque natural temporal localizado en la región de "Los Tuxtlas", Ver. ($18^{\circ}34'-18^{\circ}36'$ lat. N; $95^{\circ}04'-95^{\circ}09'$ long. W) y en un estanque artificial que se encuentra en la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas". La sierra de "Los Tuxtlas" está situada al sureste del estado de Veracruz y muy próxima al litoral del Golfo de México (mapa 1). El clima de la región comprende todos los subtipos A (cálido-húmedos) de acuerdo con García (1964). La precipitación media anual es de 1700 a 4000 mm. La vegetación de "Los Tuxtlas" es de Selva Alta Perennifolia y Selva Baja Caducifolia, de acuerdo con Miranda y Hernández X (1963). En el área de la Estación de Biología Tropical solo existe la selva alta perennifolia, con algunas variantes en su composición y estructura, debido principalmente a los cambios topográficos y a la perturbación de la vegetación primaria (Ramírez, 1977).

El estanque natural permanece seco desde finales de marzo hasta mediados de junio de cada año, período que comprende la época de secas de la región, aunque existen variaciones a causa del adelanto o atraso de

las lluvias. El estanque se encuentra en un sitio abierto localizado en un potrero y carece de una vegetación de fanerógamas acuáticas. La vegetación circundante está compuesta en su mayoría por pastos de los géneros Paspalum y Andropogon ; se encuentran también algunos individuos aislados de Pachira acuatica , Acacia cornigera y un gran árbol (25 m de altura aprox.) de Pouteria zapota , cuya sombra cubre parte del estanque durante las primeras horas de la mañana. El estanque es de forma alargada, irregular (Fig. 1) con una longitud total de 50 m ; su parte más ancha es de 14,5 m y la más angosta de 1,5 m . La profundidad varía de 15-20 cm en la parte norte a 65 cm en el extremo sur.

A lo largo del año, el estanque es utilizado con fines reproductivos por 25 especies de odonatos (Tabla 1).

El estanque artificial es de forma rectangular (Fig. 2) con una superficie de 4 x 2 m , rodeado por una cerca de alambre. En la parte occidental está protegido por un montículo de 3 m de alto por 6 m de largo, cubierto de pastos y helechos; la porción oriental se encuentra resguardada por un edificio de la Estación de Biología Tropical. Las partes norte y sur están descubiertas.

VI. METODOLOGIA

El trabajo en el estanque natural se realizó en el período comprendido entre los meses de mayo de 1979 a marzo de 1980, exceptuando los meses de junio y diciembre de 1979. En el estanque artificial únicamente se trabajó en septiembre de 1979 y septiembre de 1980, por cuestiones meramente circunstanciales.

El estudio está basado en observaciones directas bajo condiciones naturales, de 2 poblaciones de Orthemis ferruginea, con la ayuda de binoculares 7 x 26 y de una grabadora magnetofónica para el registro de los datos.

Para facilitar las observaciones, se capturaron a varios individuos machos con una red aérea y se marcaron con pintura de aeromodelismo, de acuerdo a una clave previamente diseñada (Fig. 3), utilizando el ala anterior derecha para las unidades y la posterior derecha para las decenas; el ala anterior izquierda para las centenas y la posterior del mismo lado para las unidades de millar. Una banda en el abdomen equivalía al número 5. Los machos se liberaron inmediatamente después del marcado.

Las observaciones diarias se hicieron desde las 08:00 hr hasta las 16:00 hr, durante 8 días de cada mes, con el objeto de obtener datos acerca del período de actividad de vuelo, residencialidad, tamaño de los territorios, cópulas, oviposiciones y demás actividades. Con el objeto de conocer la densidad diaria de machos en el sitio de reproducción, se hicieron censos cada hora. El tamaño de los territorios se midió por medio de estacas colocadas alrededor del estanque natural, a intervalos de 2 m cada una, localizándose después en mapas hechos a escala.

Finalmente, se hicieron algunos registros fotográficos de las áreas de estudio y de algunas actividades de los organismos, a partir de los cuales se obtuvieron los esquemas.

VII. RESULTADOS

A.- ESTANQUE NATURAL

1. Período de vuelo .

Los adultos de O. ferruginea se observan en vuelo a través de todo el año en la región de "Los Tuxtlas"; asimismo, su actividad reproductiva abarca todo este período. Sin embargo, debido a que el estanque natural es temporal, existe una época durante la cual no hay actividad reproductiva (de mediados de marzo a mediados de junio). Por tanto, la actividad reproductiva en este sitio es de 9 meses al año. En cuerpos de agua permanentes esta especie se reproduce a lo largo de todo el año existiendo una superposición de generaciones, lo cual nos demuestra que son organismos típicamente multivoltinos.

2. Actividad diaria .

En el mes de mayo los machos de O. ferruginea llegaron al estanque entre las 06:00-06:30 hr , cuando los días eran claros y soleados. Por el contrario, si las condiciones ambientales eran desfavorables (nublados, lluvias, etc.), la llegada se retrasaba hasta las 08:00-08:30 hr. y aún hasta las 09:30 hr . El resto del año la llegada ocurrió, por lo ge

neral, entre las 08:00-08:30 hr . Este claro desfaseamiento en las horas de llegada de los machos al estanque, al parecer se debe a 2 factores ambientales principalmente, la temperatura y las lluvias. En mayo, el mes más caluroso, a las 06:00 hr ya se alcanza una temperatura de 22°C mientras que en el resto del año esta temperatura se alcanza por lo regular después de las 08:00 hr . Además durante los meses de julio y agosto amanece por lo general con fuertes y rápidas lluvias, las cuales en cierta forma abaten un poco la temperatura, impidiendo a la vez cualquier actividad de vuelo.

La mayor densidad de machos se alcanza entre las 11:00 y las 13:00 horas. El número de machos declina notoriamente a partir de las 14:30 hr aproximadamente (Fig. 4). El rango de vuelo de los machos en el estanque es de 8 horas diarias.

Las primeras hembras, por lo general, comienzan a llegar al estanque entre las 09:45 y las 10:15 hr . La frecuencia de llegada de las mismas aumenta entre las 10:15 y las 13:00 hr , período en el cual existe la mayor densidad de machos (Fig. 5). Después de este período, el intervalo de llegada entre cada hembra se hace más largo y no se observaron nuevas llegadas después de las 16:00 hr . De esta manera, tenemos un rango de vuelo de las hembras de 5 1/2 hr aproximadamente. Sin embargo, en algunas ocasiones, varias hembras llegaron a ovipositar más temprano o más tarde del período de actividad de vuelo de los machos (vgr: julio 8 de '79, 08:15 hr : una hembra oviposita en la parte sur del estanque. No hay ningún macho. El tiempo de oviposición fue de 14.8 min.).

3. Conducta del macho .

Existen algunas variaciones individuales en el comportamiento de los machos al momento de su llegada al estanque; algunos realizan vuelos irregulares de duración variable sin ningún patrón definido por todo el cuerpo de agua, perchando indistintamente en varios sitios y retirándose del estanque a los pocos minutos. Otros efectúan varios vuelos siguiendo el contorno del estanque y finalmente se perchán en una determinada zona. Por último, otros muestran desde su arribo un vuelo localizado en una área específica del estanque, defendiéndola agresivamente.

3.1 Percha .

Los sitios de percha preferidos por los machos de Orthemis son con frecuencia ramas o varas que cuelgan o sobresalen por encima del agua, por lo general a una altura promedio de 65 cm . Al perchar, los machos se colocan en posición horizontal, paralelos a la superficie del agua y perpendiculares a la orilla del estanque, con la cabeza dirigida hacia el centro de éste (Fig. 6).

3.2 Vuelo de patrullaje .

Se caracteriza por ser un vuelo a una velocidad uniforme, intercalado con vuelos en posición estacionaria durante 1-2.5 segundos cada 2-3 m de trayecto oval o en "8" , restringido a la superficie del agua y a una altura promedio de 73 cm (N 28) (Tabla 2), cuya longitud corresponde aproximadamente al tamaño del territorio. Cada vez que los machos efectúan este vuelo, regresan a su sitio de percha realizando un movi-

miento característico en forma de "S" horizontal, antes de posarse. En ocasiones, el trayecto del vuelo no tiene un patrón definido y los individuos se limitan a recorrer el estanque irregularmente, cambiando de percha con frecuencia. Este tipo de vuelo parece similar al descrito por Ubukata (1975) para Cordulia aenea amurensis Selys, al cual denominó "vuelo de patrullaje inestable" y posiblemente se trate de machos inxpetos como él lo sugirió.

3.3 Interacciones .

La conducta de ataque se inicia cuando un macho intruso se acerca al territorio de un macho residente. El vuelo de este último es muy rápido, en línea recta hacia el invasor; éste, por lo general huye rápidamente. Por el contrario, si el invasor persiste, se producen "vuelos a dúo" en espirales ascendentes y descendentes y, comúnmente, en forma de "8". Incluso, cuando la interacción se torna muy violenta, se producen choques entre los individuos en los que intervienen las alas y la cabeza. La duración promedio de este tipo de vuelo es de 4.55 minutos con un rango de 0.06-9 minutos (N 104) (Tabla 2).

Se observaron interacciones más frecuentes entre machos cuyos territorios eran contiguos que entre aquellos que no lo estaban, de manera similar a lo descrito por Pajunen (1966) para Leucorrhinia rubicunda.

3.4 Tamaño del territorio .

El tamaño del territorio varía de acuerdo a la densidad de una forma inversamente proporcional de manera que, a bajas densidades, los territorios son extensos y cuando aumenta el número de machos activos en

el estanque, los territorio se achican (Fig. 7). Esto no quiere decir que el número de machos aumente indiscriminadamente; por el contrario, la densidad nunca sobrepasó el número de 20, debido a la conducta agresiva de los individuos. Al parecer la territorialidad en esta especie, al igual que en otras especies de odonatos, limita la densidad a escala local, obligando a los individuos menos agresivos a dispersarse por el habitat. Esto se dedujo porque algunos machos fueron vistos en los alrededores del estanque defendiendo pequeños charcos que se forman a consecuencia de las lluvias.

3.5 Residencialidad .

Algunos machos mostraron una alta residencialidad por un mismo territorio desde uno a varios días (Fig. 8), mientras que otros lo cambiaban frecuentemente. Otros más no regresaron nunca al estanque después del primer día de observación (vgr.: julio 3 '79 : los individuos marcados con los números 11, 12 y 13 en este día no se presentaron al estanque en los días sucesivos de observación).

3.6 Interacciones interespecíficas .

Debido a que el estanque es compartido por 24 especies más de odonatos, es frecuente observar encuentros interespecíficos, los cuales se limitan a una simple persecución por parte del macho residente hacia los intrusos. Unicamente se observaron ataques interespecíficos muy agresivos cuando algún macho custodiaba a una hembra que ovipositaba. Las especies con las que Orthemis interacciona más frecuentemente son Erythrodiplax connata fusca (Rambur), Lepthemis vesiculosa (Fabricius),

Tramea spp. y Micrathyria spp.

3.7 Alimentación .

Por lo general, la actividad alimenticia es casi nula durante el período reproductivo diario. Sin embargo, varias veces se observó algunos individuos efectuando vuelos cortos y perchándose inmediatamente después, sujetando algún insecto entre sus mandíbulas. A estos vuelos cortos se les denominaron "vuelos oportunistas de alimentación", ya que se llevaron a cabo cuando algún insecto pequeño pasó cerca de la percha de algún macho. Son vuelos rápidos, en forma oval o casi circular, variando desde 10 cm de diámetro hasta 4 m sobre ella. La duración promedio de estos vuelos fue de 3.1 segundos con un rango de 1.2-5.6 segundos (N 16) (Tabla 2). Las presas usualmente son dípteros, homópteros y lepidópteros de tamaño pequeño e , inclusive, adultos recién emergidos de zigópteros.

4. Conducta de la hembra.

Básicamente, el patrón conductual de las hembras de Orthemis comprende los siguientes aspectos: arribo al estanque, cópula, oviposición y retirada.

Las hembras que llegan al sitio de apareamiento, al parecer se dirigen de inmediato a las zonas de mayor actividad de los machos, haciendo un vuelo recto a baja velocidad y sin suspenderse en el aire.

4.1 Cópula .

A su llegada al estanque, la hembra es tomada rápidamente por el macho que al parecer está más cercano a ella, sin que se efectúe algún

cortejo preliminar. Como lo menciona Corbet (1980): "Para que la cópula sea efectiva, el macho primero debe translocar esperma de su orificio genital del IX segmento abdominal al aparato copulador secundario localizado en el II segmento del abdomen lo cual en la mayoría de los anisópteros no ha sido observado,...". Ocasionalmente se ha visto que algunos machos solitarios de Orthemis doblan el abdomen hacia adelante mientras están en vuelo, simulando movimientos de translocación espermática, aunque esto no se ha podido confirmar. Estos movimientos también se han observado en otras especies de odonatos como Helonia croceipennis (Selys) (obs. pers.). Sin embargo, Jurzitza (1980, comm. pers.) asegura haber visto estos movimientos en O. ferruginea cuando el macho ya ha tomado a la hembra con sus apéndices abdominales, o sea, en posición de tándem.

La cópula siempre se realiza en el aire, con el macho y la hembra batiendo las alas. Mientras copulan, la hembra se sujeta con sus patas del abdomen del macho (Fig. 9). Una vez formada la típica posición de cópula, pueden ocurrir los siguientes eventos:

- (A) La pareja permanece sobre la superficie del agua haciendo continuos movimientos a la derecha y a la izquierda sobre un mismo punto, girando casi 180° para esquivar las interferencias de otros machos de la misma especie;
- (B) la pareja permanece sobre la superficie del agua realizando ligeros desplazamientos en línea recta (si no hay interferencia de otros machos);
- (C) cuando existe demasiada interferencia de otros machos, la pareja se aleja del estanque y copula a varios metros de la orilla.

La cópula tiene un promedio de duración de 8,2 segundos con un rango de 3-22 segundos (N 128) (Tabla 2).

4.2 Oviposición .

Después de efectuada la cópula, la pareja se separa e inmediatamente tiene lugar la oviposición. La hembra deposita los huevecillos sobre la superficie del agua efectuando un continuo movimiento de ascenso y descenso en forma circular, rozando la superficie con la punta del abdomen repetidas veces, salpicando pequeñas gotas en cada movimiento y suspendiéndose por breves instantes antes de depositar otra masa de huevecillos (Fig. 10), de manera similar a los registrado por Williams (1977) para Belonia croceipennis (Selys). El tiempo promedio de oviposición en el estanque natural fue de 51,04 segundos con un rango de 2-189 segundos (N 126) (Tabla 2). Los tiempos de oviposición registrados antes o después del período de actividad de los machos (hembras solitarias) fueron notablemente mayores que los anteriores, siendo el promedio de 10,8 minutos con un rango de 5,5-14,8 minutos (N 4) (Tabla 5).

Siempre que una hembra ovipositó lo hizo cerca de la orilla del estanque con la cabeza dirigida hacia ésta, desplazándose continuamente en forma lateral y paralela a la orilla, por varias zonas del estanque. Mientras ovipositaba, el macho la resguardaba mediante un vuelo suspendido a una altura de 30-40 cm por encima de ella (Fig. 11) ahuyentando a machos de su misma o diferente especie. Al parecer, estos movimientos de oviposición atraen la atención de machos cercanos de otras especies, principalmente de Erythrodiplax connata fusca (Rambur) y Micrathyria sp los cuales tratan de interferir con esta actividad.

Se observaron 2 tipos principales de comportamiento de los machos durante el resguardo:

- (1) El macho permanece en vuelo suspendido sobre la hembra doblando ligeramente la parte extrema del abdomen hacia abajo y hacia adelante, atacando a todo intruso que se acerque (Fig. 11);
- (2) el macho permanece en vuelo suspendido sobre la hembra, pero extremadamente cerca de ella (10-15 cm), doblando notoriamente el abdomen desde su parte media (Fig. 12).

En ocasiones, cuando la hembra intenta abandonar el sitio de oviposición, el macho la "obliga" a continuar por medio de ligeros golpes con las alas, dirigiéndola hacia la superficie del agua. Al término de la oviposición, la hembra se retira del estanque hacia la vegetación arbórea con un vuelo rápido y en línea recta, huyendo prácticamente del macho que la custodiaba. En ninguna ocasión se observó que alguna hembra fuera retomada por el mismo macho con el que previamente había copulado, aunque en varias ocasiones algunas hembras fueron retomadas por machos diferentes.

5. Factores climáticos que influyen en la actividad de los adultos de *O. ferruginea*.

Lluvia: Este es un factor determinante en la actividad reproductiva diaria. Cuando cae una lluvia fuerte, la actividad se elimina por completo (vgr.: septiembre 9 de '79, 13:24 hr : hay 10 individuos en el estanque interaccionando frecuentemente entre sí; comienza una lluvia que se hace cada vez más intensa. Algunos machos se retiraron inmediatamente hacia la vegetación arbórea; otros se percharon en el estanque pe

ro se retiraron poco después cuando se intensificó la lluvia). Sin embargo, la actividad no cesa si la lluvia es ligera.

Luminosidad: Este es otro factor de gran importancia en la actividad de vuelo. Desgraciadamente no se pudieron hacer evaluaciones cuantitativas aunque sí observaciones empíricas, ya que la actividad de vuelo cesaba cuando existían nublados y se reanudaba cuando se despejaba el cielo (vgr.: octubre 27 de '79, 12:07 hr : hay 8 individuos en el estanque; el cielo está nublado, aunque las nubes se desplazan rápidamente; todos los individuos están perchados. A las 12:11 hr el cielo se ha despejado en parte; hay 14 individuos en el estanque y se observa una actividad combinada de percha y vuelo).

Viento: Es un factor importante que afecta la actividad general de algunos odonatos de vuelo débil (vgr.: Zygoptera). En el caso de Orthemis, la cual es una libélula de vuelo potente, el viento no afecta notablemente esta actividad, excepto si se presentan vientos huracanados.

Temperatura: El rango de actividad de vuelo de Orthemis en el sitio de estudio fue de un mínimo de 22°C y un máximo de 36°C. A temperaturas bajas, los machos exhiben posiciones de asoleamiento que al parecer les ayudan a elevar la temperatura de su cuerpo. Asimismo, existen posiciones que ayudan a minimizar la cantidad de radiación solar incidente.

B.- ESTANQUE ARTIFICIAL

1. Periodo de vuelo .

A diferencia del estanque natural, el artificial permanece lleno durante todo el año, de manera que las actividades de vuelo y de reproducción abarcan todo este periodo.

2. Actividad diaria .

El arribo de los machos ocurre alrededor de las 09:00 hr en condiciones ambientales favorables.

Al igual que en el estanque natural la densidad máxima se alcanza entre las 11:00 y las 13:00 hr (Fig 13); el periodo de actividad diaria fue de 5 1/2 a 6 hr, retirándose los últimos machos alrededor de las 14:30-15:00 hr .

La llegada de las hembras ocurrió generalmente después de las 10:30 hr , alcanzando la mayor frecuencia de arribos alrededor del medio-día. Nunca se observó que alguna hembra ovipositará fuera del periodo de actividad de los machos.

3. Conducta del macho .

Como el estanque tiene apenas una longitud equivalente a un territorio del estanque natural a altas densidades, el primer individuo que llega a él lo considera todo como su territorio individual, defendiéndolo agresivamente en contra de otros conoespecíficos. Dado que no existe otro cuerpo de agua similar a éste, al menos a 1 Km a la redonda, varios machos se ven 'forzados' a concurrir a éste para tener oportunidad de copular.

Conforme transcurrió el día, el número de machos aumentó paulatinamente llegándose a observar hasta 7 individuos entre las 11:00 y las 13:00 hr en los alrededores del estanque. Con este aumento en la densidad también se incrementó la frecuencia de interacciones entre el primer individuo que llegó y los restantes. Poco a poco las interacciones disminuyeron en tiempo e intensidad volviéndose los individuos más tolerantes unos con otros. A pesar de esta mutua tolerancia siempre existió un individuo más agresivo que los demás. Este macho más agresivo siempre ocupó la mejor percha, o sea, la más cercana al estanque; por esto y porque siempre atacaba a otros machos que intentaban sobrevolar el estanque, se le consideró dominante.

No es frecuente que el primer macho que llega al estanque sea el dominante en el período de llegada de las hembras y que los que llegan después sean los subordinados. Por lo general, los machos que llegan un poco antes que las hembras actúan como subordinados pero en cuanto llegan aquéllas, desarrollan una gran agresividad y con frecuencia desplazan al dominante anterior (Fig. 14). En ocasiones, se llegan a encontrar dos machos sumamente agresivos compitiendo en interacciones prolongadas por la dominancia del estanque; esto es aprovechado por los subordinados para copular con las hembras que llegan y también lo hacen cuando el dominante está en cópula con otra hembra (Fig. 15).

3.1 Percha .

Idéntico a lo descrito para el estanque natural.

3.2 Vuelo de patrullaje .

Idéntico a lo descrito para el estanque natural.

3.3 Interacciones .

Idéntico a lo descrito para el estanque natural.

3.4 Residencialidad .

Como se puede ver en la figura 16, los machos mostraron una marcada residencialidad por el estanque artificial, ligeramente mayor que en el estanque natural.

El tiempo máximo de permanencia registrado en este cuerpo de agua para un mismo macho, fue de 6 días consecutivos.

3.5 Interacciones interespecíficas .

Debido a que O. ferruginea es la única especie residente en este estanque, rara vez se observaron encuentros interespecíficos, a excepción de dos ocasiones en las que se presentaron un macho de Cannaphila insularis funerea el cual fue rápidamente desalojado, y una hembra de Belonia herculea que fue atacada por varios machos de Orthemis cuando trató de ovipositar.

4. Conducta de la hembra .

Las hembras siguieron exactamente los mismos patrones de comportamiento que en el estanque natural. La única variación observada, y muy notable por cierto, fue con respecto a los tiempos de oviposición (Tabla 3). Comparando los tiempos de oviposición del estanque natural con los del artificial, por medio de un análisis de varianza, se encontró una diferencia estadística altamente significativa (Tabla 4). Esto proporciona un soporte cuantitativo a la proposición de que en el estanque artificial, la estrategia de apareamiento empleada es con base en una

jerarquía de dominancia y en el estanque natural se establecen territorios unimacho. Dicho de otra manera, en el estanque artificial, los machos subordinados respetan la dominancia del macho más agresivo y no intentan (o si lo hacen, sin éxito) retomar a la hembra que oviposita, alargándose de esta forma el tiempo de oviposición. En el estanque natural ocurre todo lo contrario, Como la hembra se desplaza por varias zonas del estanque mientras oviposita, penetra a los territorios de otros machos, los cuales intentan copular con ella interfiriendo en su actividad de oviposición y acortando el tiempo de ésta, a pesar del resguardo del macho con el que había copulado. Simplemente los mismos movimientos de oviposición atraen a machos conespecíficos y de otras especies, alterando también el tiempo de oviposición.

Esta aseveración también es corroborada por los registros del tiempo de oviposición realizados con hembras solitarias, antes o después del período de actividad de los machos (Tabla 5).

VIII. DISCUSION

Orthemis ferruginea puede ser definida como una especie típicamente 'oportunista', en el sentido de que aprovecha cualquier nuevo hábitat que se abre (vgr.: por efecto de las lluvias) para colonizarlo.

Por lo que respecta a las variaciones observadas en el comportamiento reproductivo de los adultos, se cree que posiblemente se deban a características intrínsecas de los propios individuos, tales como factores hereditarios, estado fisiológico, edad, etc. y asimismo, a variaciones en las condiciones ambientales y sociales.

Es importante señalar que, debido al tipo de emergencia asincrónica de los adultos a lo largo de todo el período reproductivo, existen en el estanque toda una gama de individuos de diferentes edades. En parte, esto ayudaría a explicar algunas de las diferencias observadas en el comportamiento de esta especie, como por ejemplo el que algunos machos muestren un vuelo muy localizado a su llegada al estanque y otros no; esto parece indicar que los primeros son probablemente individuos más experimentados que ya han hecho algunas incursiones con anterioridad y por lo tanto conocen los mejores sitios del estanque, mientras que los últimos son machos inexpertos que hacen sus primeras visitas al sitio de reproducción y que no tienen aún la capacidad suficiente para competir por un espacio propio.

Por otra parte, el hecho de que algunas hembras se presentaran en el estanque antes o después del período diario de reproducción, quizás se deba a que no pudieron ovipositar inmediatamente después de copular, debido a las constantes interferencias provocadas por la agresividad

de los machos, aprovechando las horas del día durante las cuales se reducen las probabilidades de interferencia, para hacerlo.

Análisis de costo-beneficio del comportamiento territorial de *Orthemis ferruginea* .

Toda actividad desarrollada por un organismo requiere de algún gasto energético. Este gasto debe ser compensado por algún beneficio obtenido de esa actividad. De esta manera, la territorialidad incluye costos y beneficios.

Para que un individuo territorial alcance su mayor adecuación debe rá equilibrar los costos y beneficios implicados en esta conducta.

Los machos maximizarán su adecuación intentando controlar el acceso a las hembras. Si esto es económico, estará influenciado por la disponibilidad espacial y temporal de las mismas, lo cual determinará los costos y beneficios asociados con el control.

En O. ferruginea la disponibilidad de las hembras es predecible en tiempo y espacio. Por esta razón, los machos compiten por la posesión de los recursos que son necesarios para ellas (en este caso, sitios de oviposición). El costo que implica ser territorial (por ejemplo, el tiempo y energía gastados en la manutención de un territorio) es altamente compensado por el beneficio que representa tener un "espacio propio" para aparearse con una hembra y dejar descendencia.

La conducta territorial de esta especie controla la densidad de los individuos a escala local, de manera que no se presenta una sobrepoblación del estanque natural. Esto hace que los machos menos aptos pa

ra mantener un territorio sean desplazados a sitios subóptimos, como son los pequeños charcos que se forman en las cercanías del estanque a consecuencia de las lluvias. Esto garantiza a las hembras que los machos que permanecen en el estanque son los más adecuados para aparearse. Este aspecto es de suma importancia para las hembras ya que son ellas las que 'invierten' mayor energía durante la reproducción, dado el fenómeno de la anisogamia.

Por otra parte, ya que no existe un cortejo previo a la cópula en el cual la hembra pueda elegir al macho más apto, se puede mencionar que el proceso que tiene mayor importancia es el de la selección intra-sexual, ya que los machos se segregan competitivamente entre sí, permaneciendo en el estanque solo los más adecuados.

En el estanque artificial donde el espacio es muy reducido y no hay cuerpos de agua adicionales, la selección entre los machos es aún más crítica y los machos menos agresivos emplean otras estrategias. Desde el punto de vista energético, es más redituable para un macho dominante tolerar a otros conespecíficos cerca del estanque que invertir de masiada energía en ahuyentarlos a todos, lo cual en un momento dado sería imposible e incosteable. Para maximizar la relación costo-beneficio los machos deben ser capaces de predecir la llegada de las hembras al estanque y dominar el lek en ese período para realizar el mayor número de cópulas. Esto evidentemente ocurre con aquellos machos que se comportan como subordinados antes de la llegada de las hembras y que después, en cuanto llega la primera de ellas, se vuelven altamente agresivos.

Por otro lado, los individuos subordinados tienen mayores posibilidades de copular permaneciendo como tales, que si vagaran por los alrededores en busca de hembras u otros sitios de apareamiento. Al permanecer así tienen la oportunidad de rezlizar cópulas a "escondidas", aprovechando que el dominante esté en cópula con otra hembra o interactuando con otro individuo.

De esta manera, los resultados de este estudio indican que dentro de una misma especie las poblaciones y aún un mismo individuo, pueden emplear diversas estrategias de acuerdo a las condiciones físicas y sociales del medioambiente.

Finalmente, por lo que respecta al objetivo de este trabajo, se puede afirmar que se ha dado un paso muy importante dentro del estudio del comportamiento reproductivo de los odonatos neotropicales, estableciendo los precedentes en México, junto con otros estudios preliminares similares (González et al., en prensa), para futuros trabajos con otras especies del trópico húmedo.

IX. REFERENCIAS

- ALCOCK, J. 1979a. Animal Behavior: An Evolutionary Approach. Sinahuer Assoc., Inc. Publ. Sunderland, Mass. 532 pp.
- _____ 1979b. Multiple mating in Calopteryx maculata and the advantage of non-contact guarding by males. Jour. Nat. Hist. 13:439-446.
- _____ 1979c. The evolution of intraspecific diversity in male reproductive strategies in some bees and wasps. In: Sexual selection and reproductive competition in insects. Ed. Blum & Blum. Athens, Georgia. Academic Press, N.York. 381-402.
- BAKER, R.R. 1972. Territorial behaviour of the nymphalid butterflies, Aglais urticae (L.) and Inachis io (L.) Jour. Anim. Ecol. 41: 453-469.
- BICK, G.H. 1972. A review of territorial and reproductive behavior in Zygoptera. Contactbrief Nederlandse Libellenonderzoekers. Utrecht No. 10 suppl. 14 pp.
- BICK, G.H. and J.C. BICK. 1961. An adult population of Lestes disjunctus australis Walker. Southwest. Nat. 6:111-137.
- _____ 1963. Behavior and population structure of the damselfly Enallagma civile (Hagen). Southwest. Nat. 8:57-84
- _____ 1965. Demography and behavior of the damselfly Argia apicalis (Say). Ecology 46:461-472.
- BICK, G.H. and L.E. HORNUFF. 1966. Reproductive behavior in the damselflies Enallagma aspersum (Hagen) and Enallagma exsulsans (Hagen). Proc. Entomol. Soc. Wash. 68: 78-85

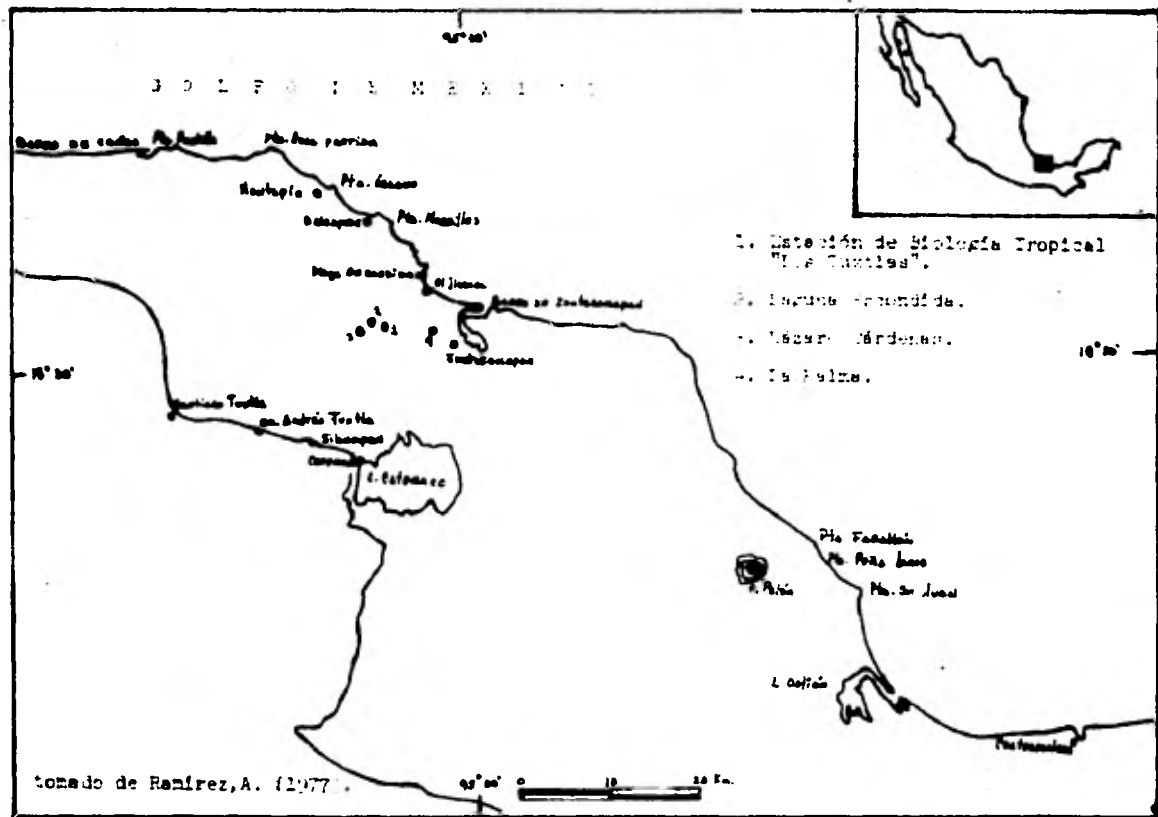
- BICK, G.H. and D. SULZBACH. 1966. Reproductive behavior of the damselfly Metaerina americana (Fabricius). Anim. Behav. 14:156-158
- BORROR, D.J. 1934. Ecological studies of Argia moesta Hagen by means of marking. Ohio J. Sci. 34:97-108
- BROWN, J.L. and G.H. ORIANS. 1970. Spacing patterns in mobile animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1:239-262.
- CAMPANELLA, P.J. 1975. The evolution of mating systems in temperate zone dragonflies II: Libellula luctuosa (Burmeister). Behaviour 54:278-309.
- CAMPANELLA, P.J. and L.L. WOLF. 1974. Temporal leks as a mating system in a temperate zone dragonfly I: Plathemis lydia (Drury). Behaviour 51:49-87.
- CONSTANTZ, G.D. 1975. Behavioral ecology of mating in the male gila top minnow, Poeciliopsis occidentalis (Cyprinodontiformes:Poeciliidae). Ecology 56: 966-973.
- CORBET, P.S. 1962. A Biology of Dragonflies. London:Whitby. 247 pp.
- _____ 1980. Biology of Odonata. Ann. Rev. Entomol. 25:189-217
- DAVIES, N.B. 1978. Ecological questions about territorial behaviour. In: Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach. 317-350. Ed. J.R. Krebs & N.B. Davies. Blackwell Sci. Pub., Oxford.
- DICCIONARIO ENCICLOPEDICO SALVAT UNIVERSAL. Tomos I-XX. Salvat Editores S.A. Barcelona, España. 1969.
- EVANS, D.A. and R. W. MATTHEWS. 1976. Comparative courtship behaviour in two species of the parasitic chalcid wasp Melittobia. Anim. Behav., 24:46-51.

- FRISCH, K. von, 1965. The dance language and orientation of bees. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge. 566 pp.
- GARCIA, E. 1964. Los climas del estado de Veracruz. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Autón. México, Ser. Bot. 41 (1):3-42
- GONZALEZ, S.E., NOVELO, G.R. and M. VERDUGO. 1981. Reproductive behavior of Palaemnema desiderata Selys (Odonata:Platystictidae) (en prensa).
- HALLIDAY, T.R. 1978. Sexual selection and mate choice. In: Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach. Ed J.R. Krebs & N.B. Davies. Blackwell Sci. Pub., Oxford. 180-213.
- HEATH, J.E. and ADAMS, P.A. 1969. Temperature regulation and heat production in insects. In: Experiments in Physiology and Biochemistry. Ed. G.A. Kerkut. 2:275-293. N.York Acad. Press.
- HEINRICH, B. and CASEY, T.M. 1978. Heat transfer in dragonflies: 'Fliers' and 'Perchers'. J. Exp. Biol. 74: 17-36.
- JACOBS, M.E. 1955. Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. Ecology, 36:566-586.
- JOHNSON, C.C. 1961. Breeding behavior and oviposition in Hetaerina americana (FAB.) and Hetaerina titia (Drury). Can. Entomol. 93: 260-266.
- _____ 1962. Breeding behavior and oviposition in Calopteryx maculatum (Beauvais). Am. Midl. Nat. 68:242-247
- JURZITZA, G. 1980. Comunicación personal.
- KORMONDY, E.J. 1961. Territoriality and dispersal in dragonflies. J.N. York Ent. Soc. 69:42-52.

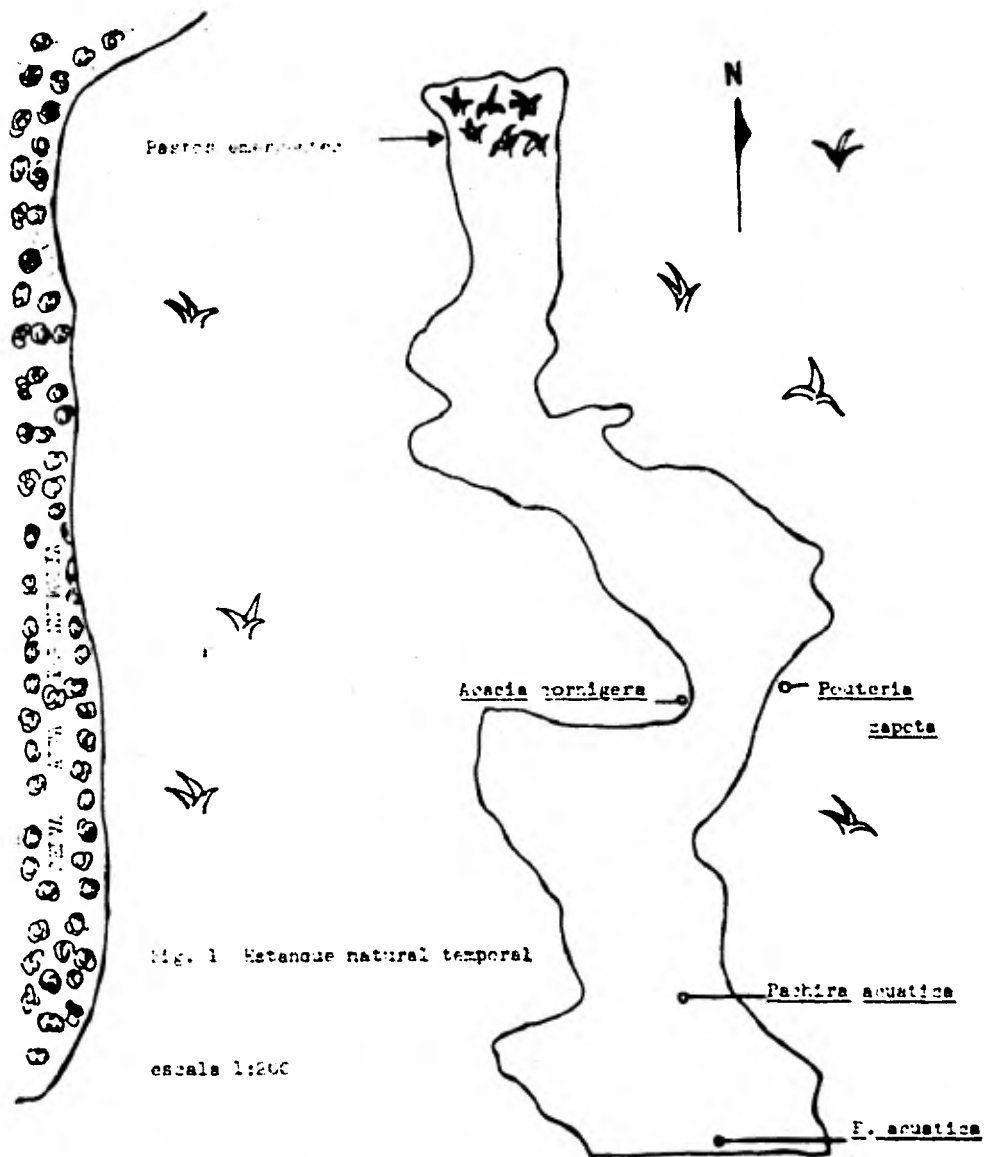
- KRUUK, H. 1972. The Spotted Hyena. Chicago and London, University of Chicago Press.
- LUTZ, P.E. and PITTMAN, A.R. 1970. Some ecological factors influencing a community of adult Odonata. Ecology 51:279-284.
- MATTHEWS, R.W. and MATTHEWS, J.R. 1978. Insect Behavior. J. Wiley & Sons, Inc., N. York-Toronto, 507 pp.
- MAY, M.L. 1978. Thermal adaptations of dragonflies. Odonatologica 7: 27-47.
- _____ 1979. Insect thermoregulation. Ann. Rev. Entomol. 24:313-349.
- MIRANDA, F. y HERNANDEZ X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. México 28: 29-179.
- MOORE, N.W. 1952. On the so-called 'territories' of dragonflies. Behaviour 4: 85-100
- _____ 1964. Intra and Interspecific competition among dragonflies. Jour. Anim. Ecol. 33: 49-71.
- NOBLE, G.K. 1939. The role of dominance in the life of birds. Auk 56: 263-273.
- PAJUNEN, V.I. 1962. Studies on the population ecology of Leucorrhinia dubia Lind. Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 24:1-79.
- _____ 1963. Reproductive behaviour in Leucorrhinia dubia v.d. Lind. and L. rubicunda L. Ann. Entomol. Fenn. Suo. Hyonteistiet Ai kak 29: 106-118.
- _____ 1966. The influence of population density on the territorial behaviour of Leucorrhinia rubicunda L. Ann. Zool. Fenn. 3:40 52.

- PARKER, G.A. 1970a. Sperm competition and its evolutionary effect on copula duration in the fly Scatophaga stercoraria. J. Insect Physiol. 16: 301-328.
- _____ 1970b. The reproductive behavior and the nature of sexual selection in Scatophaga stercoraria L. II. The fertilization rate and the spatial and temporal relationships of each sex around the site of mating and oviposition. J. Anim. Ecol. 39: 205-228.
- _____ 1978. Evolution of competitive mate searching. Ann. Rev. Entomol. 23: 173-196
- PAULSON, D.R. 1969. Oviposition in the tropical dragonfly genus Micrathyria (Odonata:Libellulidae). Tombo Tokyo 12: 12-16
- RAMIREZ, B.A. 1977. Algunos anfibios y reptiles de la región de "Los Tuxtlas", Ver. (Tesis), Facultad de Ciencias, UNAM.
- SAKAGAMI, S.F., UBUKATA, H., IGA, M., TODA, M.J. 1974. Observations on the behavior of some Odonata in the Bonin Islands, with considerations on the evolution of reproductive behavior in Libellulidae. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 6 Zool. 19:722-757.
- SCHOENER, T.W. 1968. Sizes of feeding territories among birds. Ecology 49: 123-141.
- UBUKATA, H. 1975. Life history and behavior of a corduliid dragonfly, Cordulia aenea amurensis Selys. II. Reproductive period with special reference to territoriality. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 6 Zool. 19: 812-833.

- WAAGE, J.K. 1972. Longevity and mobility of adult Calopteryx maculata (beauvois, 1805). Odonatologica 7 : 67-76
- _____ 1973. Reproductive behavior and its relation to territoriality in Calopteryx maculata (Beauvois). Behaviour 47:240-256.
- _____ 1975. Reproductive isolation and the potential for character displacement in the damselflies, Calopteryx maculata and C. sequabilis . Syst. Zool. 24:24-36
- _____ 1978. Oviposition duration and egg deposition rates in Calopteryx maculata (P. de Beauvois). Odonatologica 7: 77-88
- _____ 1979a. Reproductive character displacement in Calopteryx . Evolution 33: 104-116
- _____ 1979b. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. Science 203: 916-918.
- _____ 1979c. Adaptive significance of postcopulatory guarding mates and nonmates by male Calopteryx maculata. Behav. Ecol. Sociobiol. 6: 147-154.
- WILLIAMS, C.E. 1977. Courtship display in Belonia croceipennis (Selys) with notes on copulation and oviposition. Odonatologica 6: 283-287.
- WILSON, E.O. 1975. Sociobiology: The new synthesis. Cambridge, Mass., Harvard University.



LOCALIZACIÓN DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO.



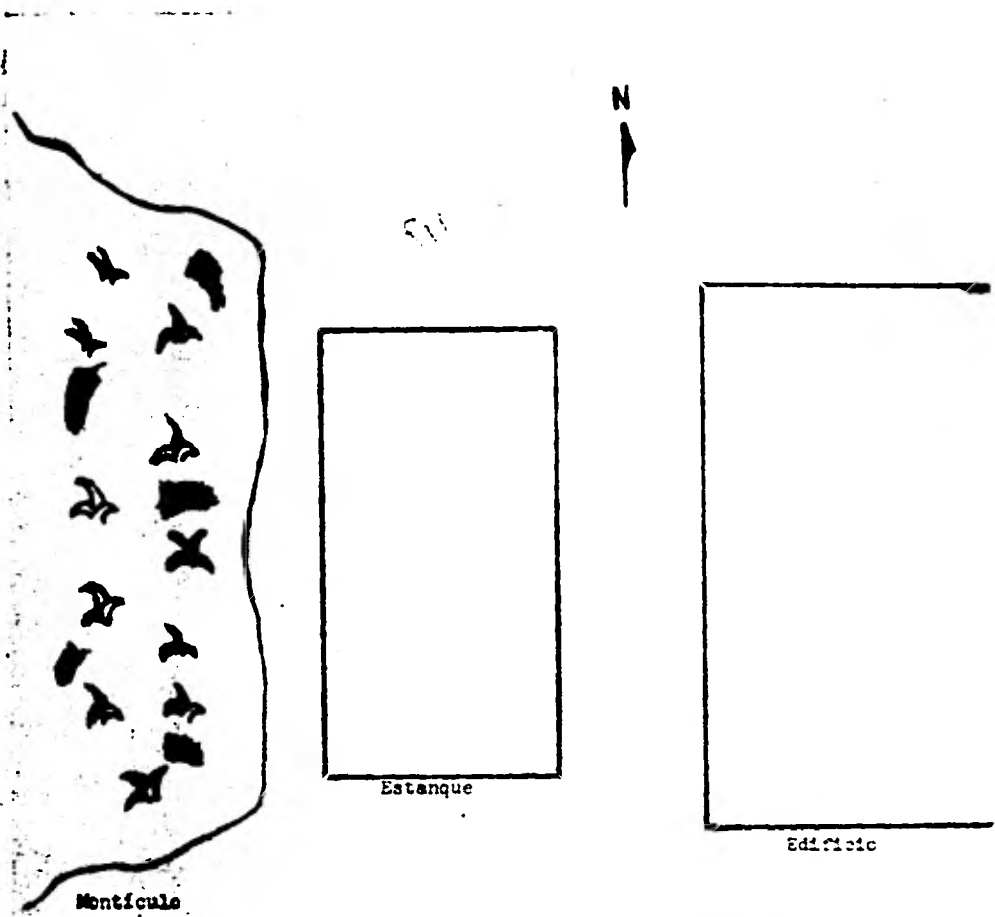


Fig. 2 ESTANQUE ARTIFICIAL DE LA ESTACION DE
BIOLOGIA TROPICAL "LOS TUXTLAS", VER.

escala 1:40



No. 1



No. 7



No. 14

Fig. 3 Marcado de los macho de L. ferruginea
(explicación en el texto).

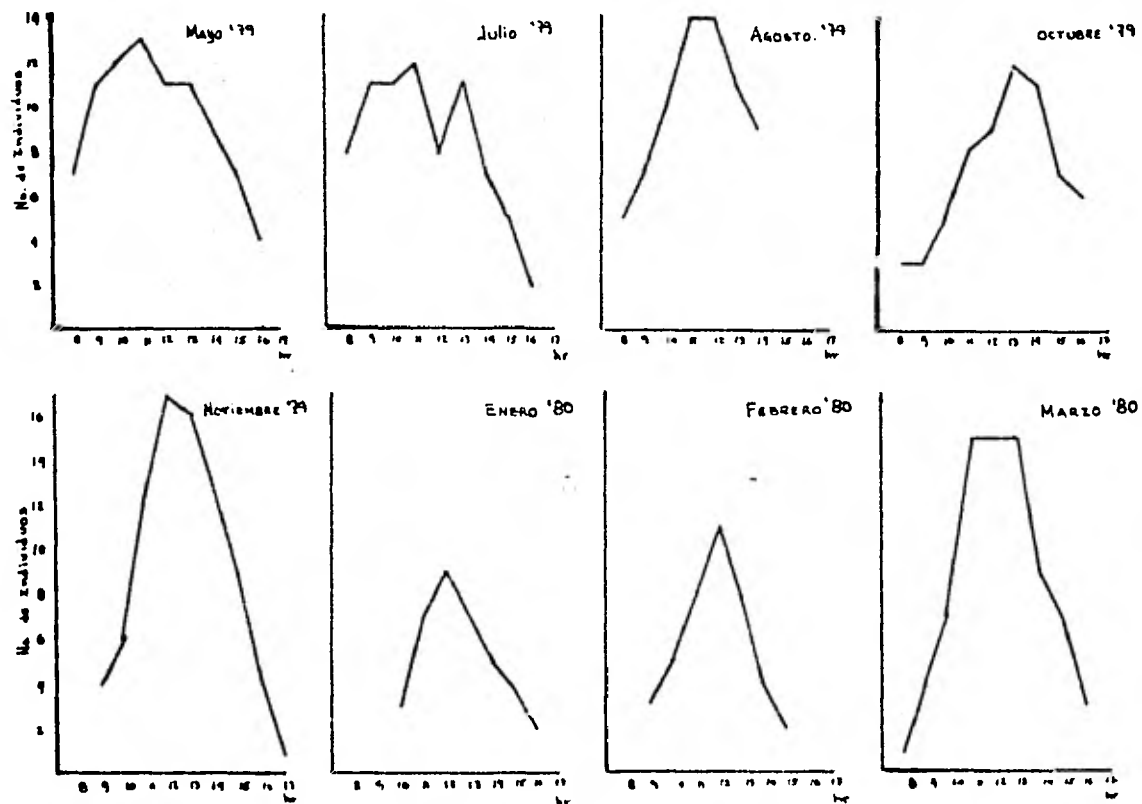


Fig. 3. Frecuencia mensual de la detección diaria de excoque en el refugio natural.

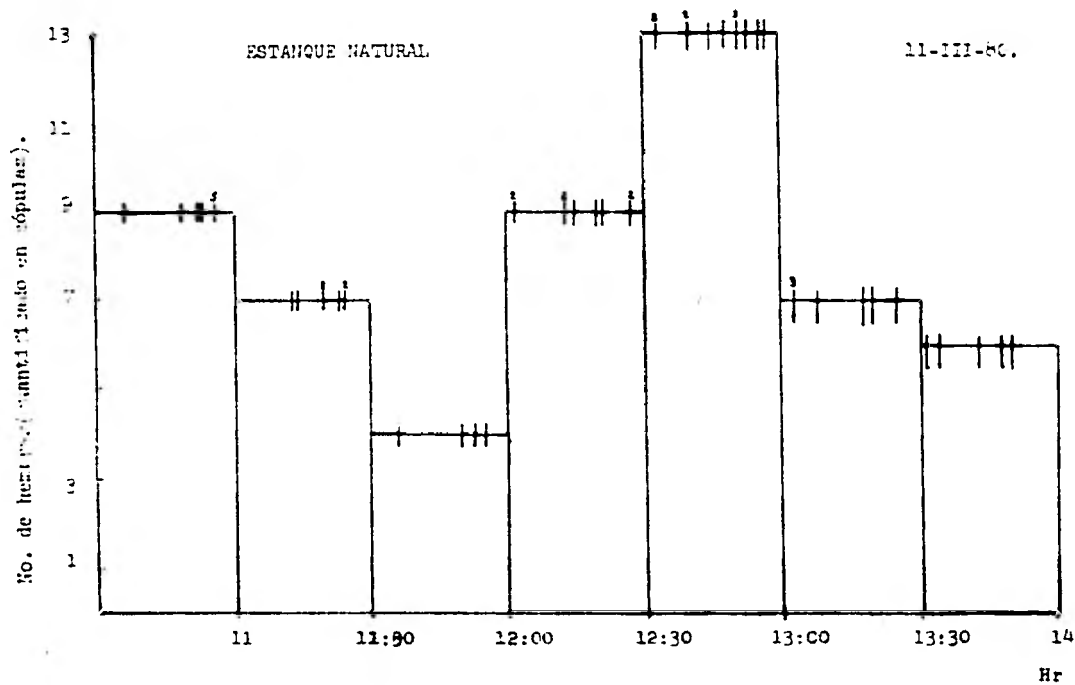


Fig. 5 Frecuencia de llegada de las hembras al estanque. Las barras del histograma indican el número de hembras que llegaron a copular cada media hora. Las líneas verticales sobre las barras muestran el momento exacto de cada cópula.

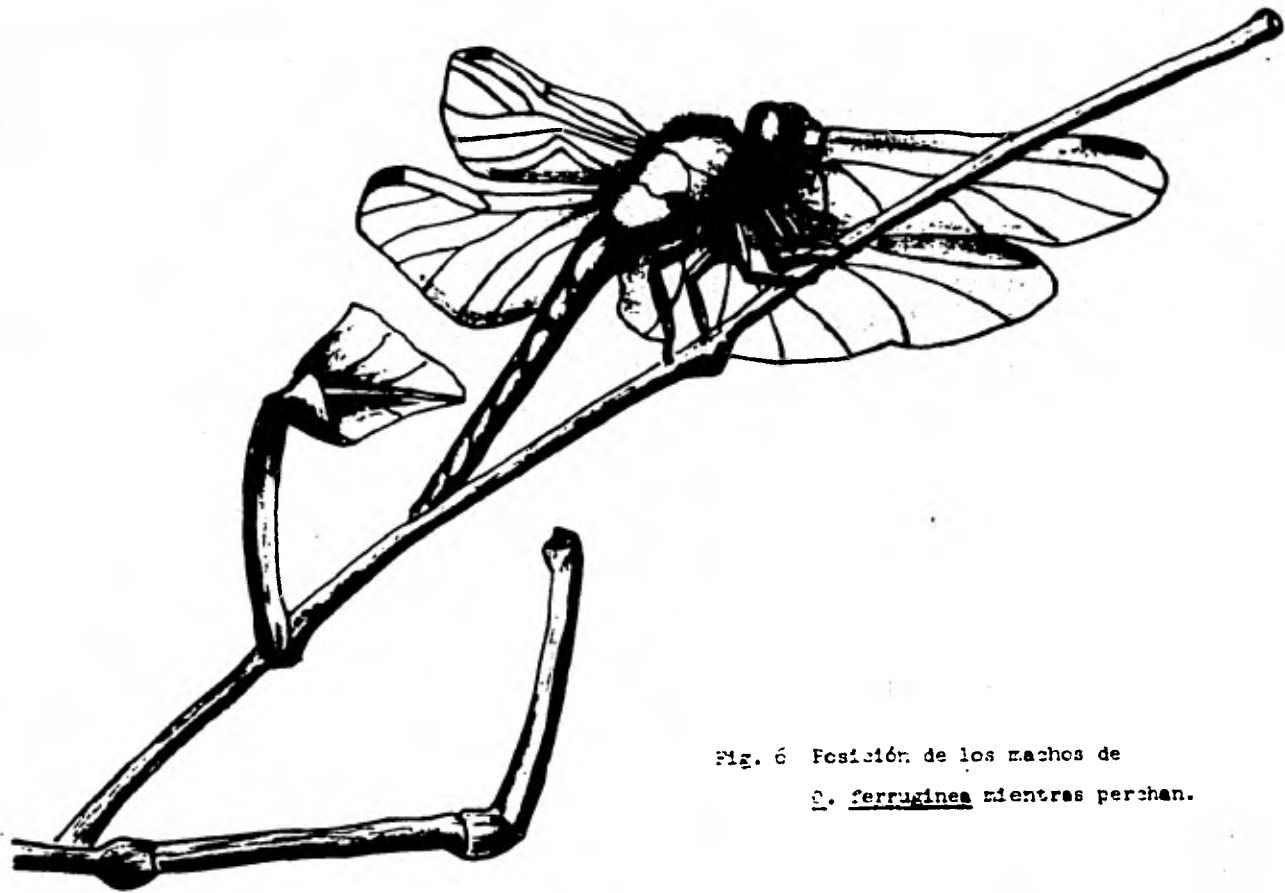


Fig. 6 Posición de los machos de
C. ferruginea mientras perchan.

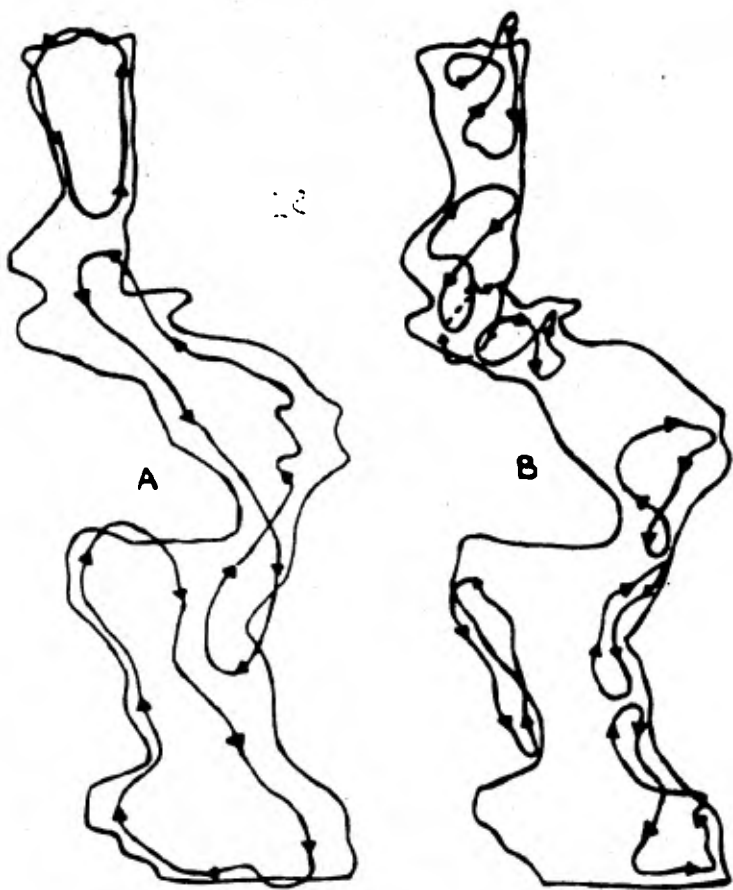


Fig. 7 A - Tamaño de los territorios a una densidad de 3 individuos.
B - Tamaño de los territorios a una densidad de 8 individuos.

Julio 1979.

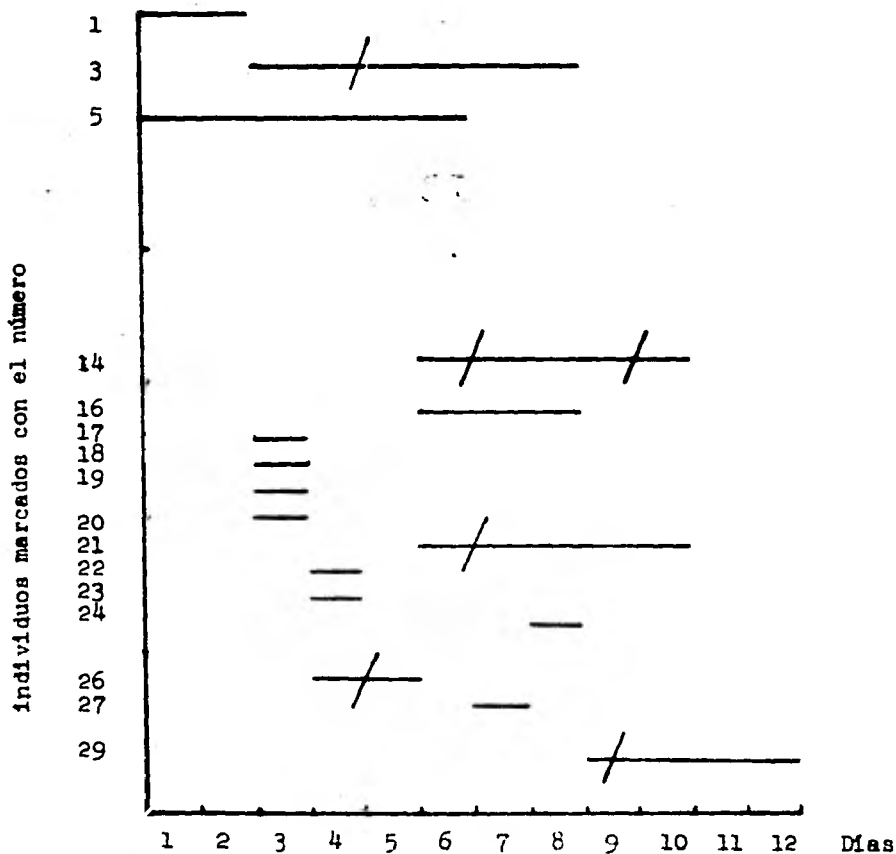


Fig. 8 Residencialidad de *O. ferruginea* en el estanque natural, en varios días. Las líneas horizontales indican la permanencia en un mismo territorio; las líneas inclinadas indican un cambio de territorio en los días subsecuentes.

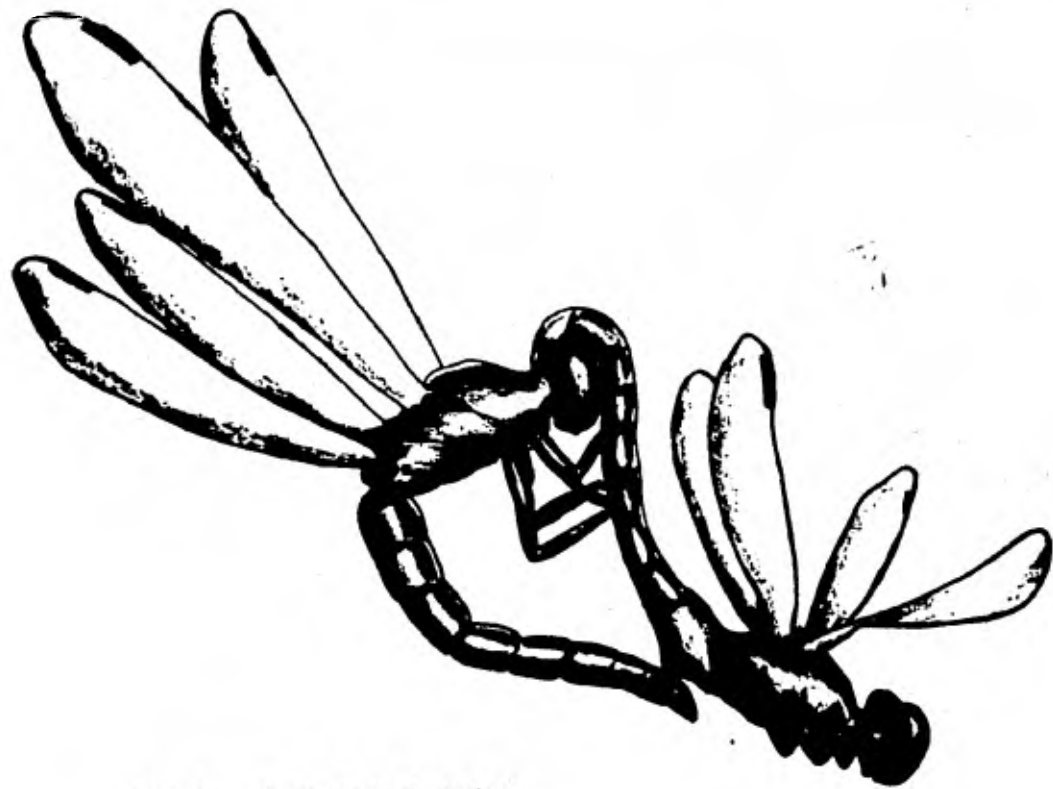


Fig. 9 Oépula de O. ferruginea

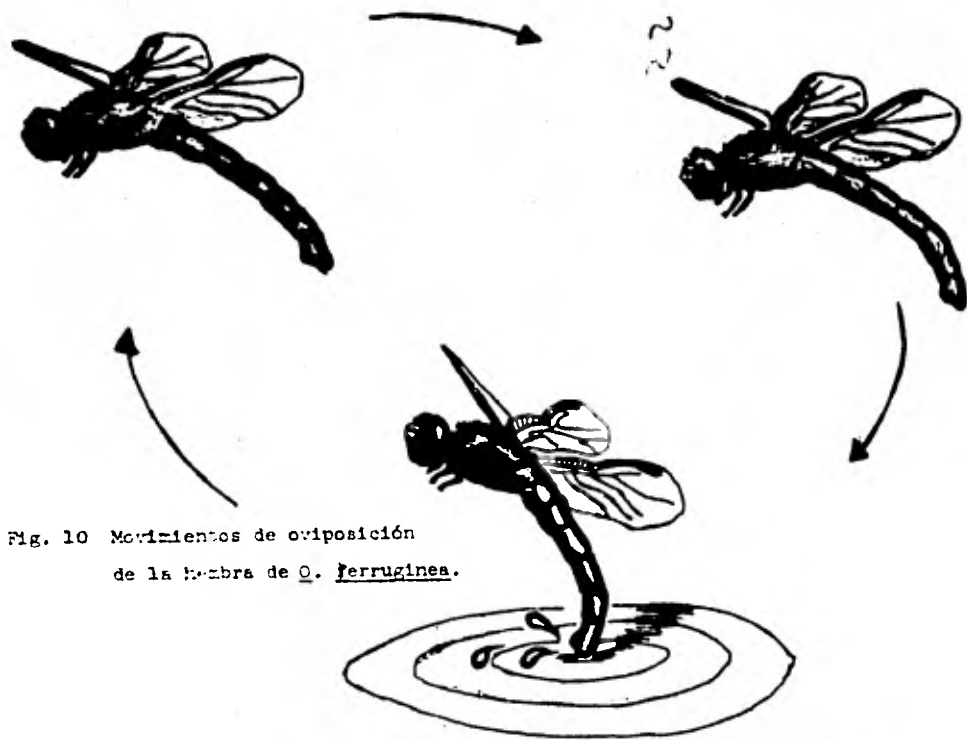


Fig. 10 Movimientos de oviposición
de la hembra de O. ferruginea.



Fig. 11 Resguardo activo del macho mientras la hembra oviposita.



FIG. 17 Dragonfly, *Zygoptera*, resting on a lily pad.
Illustration by [illegible].

septiembre 1979.

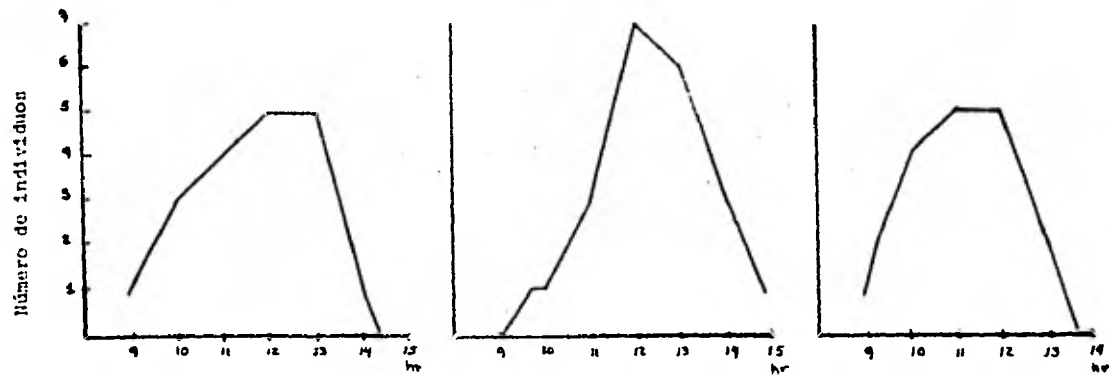


Fig. 13 Densidad de machos de 3 días en el estanque artificial.

Fig. 14

septiembre 1979.

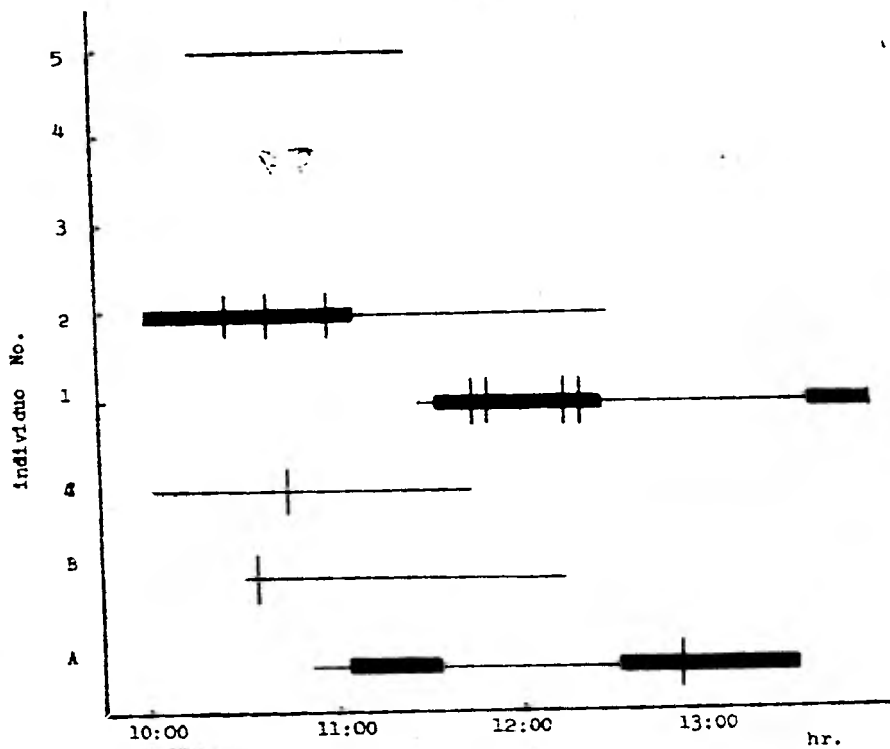


Fig. 14 Dominancia en el estanque artificial. Las barras indican el período de dominancia del lek; las líneas horizontales significan subordinación. Las líneas verticales indican cada cópula. A, B y E son machos no marcados.

septiembre 1980.

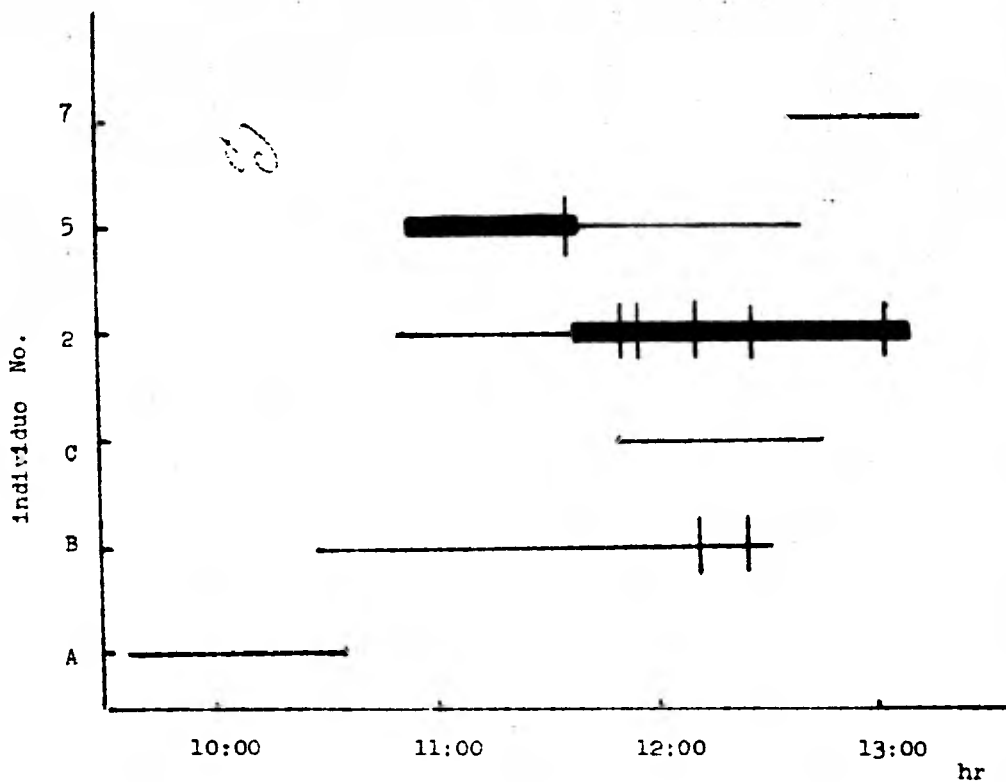


Fig. 15 Dominancia en el estanque artificial. Las barras indican el período de dominancia del lek; las líneas horizontales significan subordinación. Las líneas verticales indican cada cópula. A, B y C son machos no marcados.

septiembre 1979

septiembre 1980.

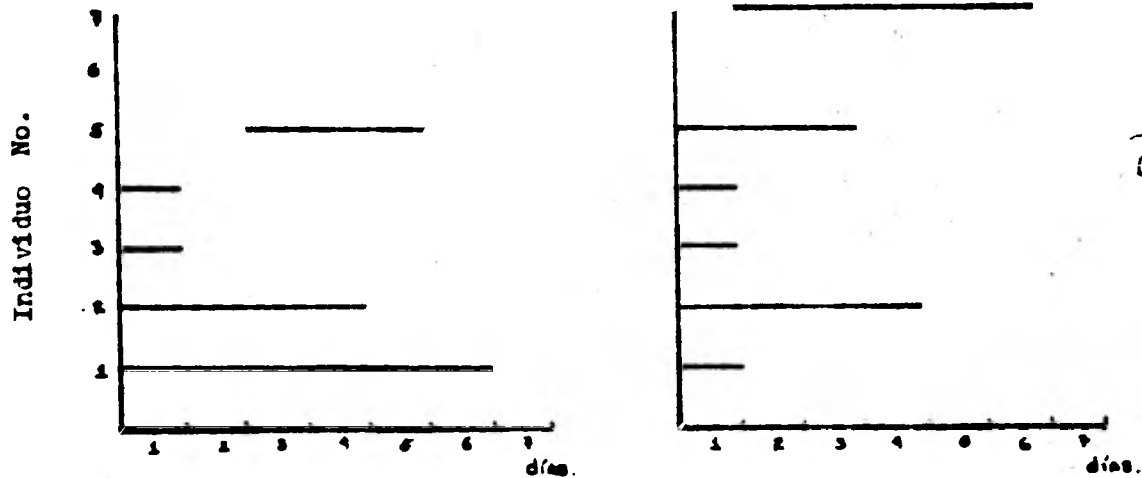


Fig. 16 Residencialidad de los machos en el estanque artificial. Donde comienza la línea horizontal corresponde al día del marcado.

SUBORDEN ZYGOPTERA

Familia Coenagrionidae:

- Acanthagrion quadratum Selys.
- Anomalagrion hastatum (Say).
- Ceratura capreola (Hagen).
- Enallagma civile(Hagen).
- Enallagma semicirculare Selys.
- Telebasis digiticolis Calvert.

SUBORDEN ANISOPTERA.

Familia Aeshnidae:

- Anax junius (Drury).

Familia Libellulidae:

- Dythemis multipunctata Kirby
- D. sterilis Hagen.
- Erythrodiplax connata fusca (Rambur).
- E. fervida (Erichson).
- E. funerea (Hagen).
- E. umbrata (Linnaeus)
- Erythemis plebeja (Burmeister)
- Lepthemis vesiculosa (Fabricius).
- Micrathyria aequalis (Hagen).
- M. hageni Kirby.

Tabla 1. Lista de especies que utilizan el estanque natural con fines reproductivos.(Cortesía de S. González)

Tabla 1. (continuación)

Familia Libellulidae:

- Orthemis ferruginea (Fabricius).
- Pantala flavescens (Fabricius).
- Perithemis domitia (Kirby).
- P. metella (Selys).
- Tramea binotata (Rambur).
- T. calverti Muttkowski.
- T. lacerata Hagen.
- T. onusta Hagen.

ACTIVIDAD	\bar{X}	val. mín.	val. máx.	S^2	N
Altura del vuelo de patrullaje	73 cm	40 cm	150 cm	23.60	28
Interacciones	4.55 min	0.06 min	9 min	.6295	104
Vuelo de alimentación	3.1 seg	1.2 seg	5.6 seg	1.1476	16
Cópula	8.2 seg	3 seg	22 seg	1.2655	128
Oviposición	51.04 seg	2 seg	169 seg	48.09	126

Tabla 2. Valores de algunas de las actividades de los individuos de Orthemis ferruginea.

A C T I V I D A D	X	valor mínimo.	valor máximo.	S ²	N
Oviposición en el estanque natural.	51.04	2	189	48.09	126
Oviposición en el estanque artificial.	198.75	5	436	104.5	37

Tabla 3. Comparación de los tiempos de oviposición en el estanque natural y el artificial. Los valores que se dan están en segundos.

Puente de variación	grados de libertad	suma de cuadrados	cuadrado medio	F
tratamientos 2	1	624,302.64	624,302.64	152.07
error - 161		660,944.43	4105.24	
total corregido - 162				

Tabla 4. Análisis de varianza de los tiempos de oviposición de ambos estanques. La F nos muestra una diferencia altamente significativa entre los tiempos de oviposición del estanque natural y los del artificial.

ACTIVIDAD	\bar{X}	valor mínimo	valor máximo	S^2	N
Tiempos de oviposición de hembras solitarias, antes y después del período de actividad de los machos	653.3	330	888	165.8	4

Tabla 5. Los valores de oviposición se tomaron únicamente en el estanque natural y están dados en segundos.

FALLA
DE
ORIGEN