

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA

Efecto de la edad y tamaño sobre el éxito reproductivo
(la capacidad de tener un territorio en un "lek"),
en los machos de la libélula Hetaerina fuscaquittata
(Odonata: Calopterygidae).

Tesis de grado presentada para optar al
título de
Licenciado en Biología

Edgar A. Rojas Murillo

1985

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

Efecto de la edad y tamaño sobre el éxito reproductivo (la capacidad de tener un territorio en un "lek"), en los machos de la libélula Hetaerina fuscaguttata (Odonata: Calopterygidae).

APROBADA

Efecto de la edad y tamaño sobre el éxito reproductivo (la capacidad de tener un territorio en un "lek"), en los machos de la libélula Hetaerina fuscaguttata (Odonata: Calopterygidae).

Dr. Cristian C. Echeverde G.

Director de Tesis

CE Valerio

Dr. Carlos L. Valerio G.

Miembro del Tribunal

RCR

Tesis de grado presentada para optar al título de

Dr. Douglas G. Robinson Licenciado en Biología Miembro del Tribunal

Q. L. G.

M. Sc. Juan Bautista Chaves G.

Miembro del Tribunal

Edgar A. Rojas Murillo

Edgar A. Rojas Murillo

M. Sc. Carlos R. Villalobos S.

Director de la Escuela
Miembro del Tribunal

Edgar A. Rojas Murillo

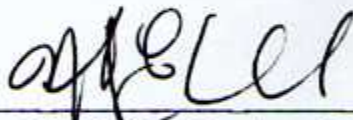
Sustentante

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

Efecto de la edad y tamaño sobre el éxito reproductivo (la capacidad de tener un territorio en un "lek"), en los machos de la libélula Hetaerina fuscaguttata (Odonata: Calopterygidae).

APROBADA



Dr. William G. Eberhard C.

Director de Tesis



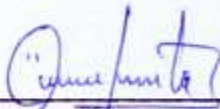
Dr. Carlos E. Valerio G.

Miembro del Tribunal



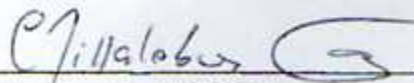
Dr. Douglas C. Robinson C.

Miembro del Tribunal



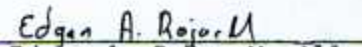
M.Sc. Juan Bautista Chavarría

Miembro del Tribunal



M.Sc. Carlos R. Villalobos S.

Director de la Escuela
Miembro del Tribunal



Edgar A. Rojas Murillo

Sustentante

DEDICATORIA

A) Dr. William G. Iberhard por sus sugerencias y apoyo recibido durante la realización de este trabajo.

A los Profesores Carlos E. Valerio, Douglas C. Robinson y Juan Sautter de Ovarria, miembros del Tribunal, quienes me ayudaron en la revisión y guía de este trabajo.

A Julio Arias R., por su ayuda en el computador al analizar los datos.

A la señora Leticia E. Gloyd por la identificación de la especie.

A todas aquellas personas, que en una u otra forma contribuyeron con la realización de este trabajo.

A mis padres.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. William G. Eberhard por sus sugerencias y apoyo recibido durante la realización de este trabajo.

A los Profesores Carlos E. Valerio, Douglas C. Robinson y Juan Bautista Chavarría, miembros del Tribunal, quienes me ayudaron en la revisión y guía de este trabajo.

A Julio Arias R., por su ayuda en el computador al analizar los datos.

A la señora Leonora K. Gloyd por la identificación de la especie.

A todas aquellas personas, que en una u otra forma contribuyeron con la realización de este trabajo.

INDICE

	<u>Página</u>
Tribunal examinador-----	i
Dedicatoria-----	ii
Agradecimientos-----	iii
Indice de Cuadros-----	v
Indice de Figuras-----	vi
Resumen-----	vii
Introducción-----	1
Materiales y Métodos-----	4
Resultados-----	6
Discusión-----	20
Bibliografía-----	26

INDICE DE CUADROS

<u>Cuadro N°</u>		<u>Página</u>
1	Comparaciones entre el total de marcados y las diferentes conductas en los machos vistos más de una ocasión.....	30
2	Luchas en círculos de diferentes machos y su distribución de acuerdo a la edad.....	31
3	Promedio de los lapsos de duración por parte de un macho en un territorio de acuerdo a las edades.....	32
4	Coeficiente de correlación de los tamaños y tiempo pasados en la conducta territorial para las diferentes edades.....	33
5	Coeficiente de correlación entre los tiempos de la conducta satélite.....	34
6	Tiempo promedio estimado para las diferentes edades en la conducta satélite.....	35
7	Promedio de alturas general de perchas en las hembras y machos en la edad 1.....	36
8	Total de machos marcados y territoriales para cada edad (enero-marzo).....	37
9	Cuadro comparativo de varias especies de <u>Heterina</u> y <u>Caloptery maculata</u>	38

INDICE DE FIGURAS

<u>Figura N°</u>		<u>Página</u>
1	Bosque Leonelo Oviedo.....	39
2	Total de lluvia en (mm) y brillo solar en horas para los meses de julio 1984 a marzo 1985.....	40
3	Intervalos de tiempo pasados en una misma fase de color para machos de cada una de las edades.....	41
4	Brillo solar factor indispensable para la defensa de un punto.....	42
5	Cambios de perchas defendidas en los machos por la ausencia o presencia del brillo solar.....	43
6	Combate entre un macho territorial y un invasor satélite.....	44
7	Conducta agresiva de un macho satélite a alturas mayores de .5 m.....	45
8	Los cambios de la conducta sexual en los machos durante sus vidas (satélite-territorial-satélite) para 9 machos.....	46
9	Comportamiento reproductivo de <u>Hetaerina fusco-guttata</u>	47

RESUMEN

En la libélula Hetaerina fuscoguttata, los territorios defendidos por los machos no tuvieron ningún sustrato con importancia para la hembra. Así, los territorios fueron un "Lek", tuvieron la característica de ser si tios de encuentro. En esta especie se dieron dos conductas sexuales, machos territoriales y satélites. Los territoriales protegieron una percha a poca altura sobre el nivel del agua. Los satélites no defendieron un territorio, constantemente estuvieron cambiando perchas elevadas y eran echados de los territorios. Los machos presentaron cambios en la coloración del cuerpo al pasar el tiempo. Los machos de la edad 3 (aproximadamente 23 días) presentaron mayores tasas de cópulas, ser territoriales y luchas ganadas que los machos más jóvenes y más viejos.

Los machos más grandes también tuvieron ventajas sobre los pequeños al defender y pasar mayor tiempo en un área. Los machos de la edad 2 (aproximadamente 16 días) en su mayoría fueron satélites, pero a medida que la densidad de los machos del subgrupo 3 decreció, aumentó la frecuencia con la cual éstos protegieron un territorio. Los machos de la categoría 4 (aproximadamente 37 días) fueron satélites, perdieron las luchas y presentaron el índice menor de cópulas. Los machos de la edad 1 (aproximadamente 16 días) no participaron en el proceso reproductivo, siempre manteniéndose en perchas elevadas. Las hembras generalmente estuvieron en zonas elevadas a lo largo del riachuelo, vistas únicamente a orillas cuando copularon u ovopositaron. En los territorios dos aspectos de importancia fueron una iluminación direc

ta y la presencia de una percha a una baja altura. Las bajas temperaturas de los sitios de ovoposición pudieron haber originado el "Lek" en esta especie.

Una de las primeras definiciones de la territorialidad fue como "un área defendida" (Noble, 1939). Actualmente se podría definir cuando un animal protege un recurso contra otros individuos de la misma o diferente especie (Saker, 1953), o cuando un individuo posee un sitio físico de actividad atenta a prevenir el uso de elementos de ésta por competidores potenciales (Wolf, 1970; Wolf y Woltz, 1954). Sin embargo, no está claro en qué consiste defender y dicho recurso qué es un recurso, por esto algunos autores prefieren definirlo en términos de individuos digamos de una forma más abstracta en su propia conducta (Davies, 1978).

En varias especies se han encontrado aparentes faltas de recursos para los machos en un sitio resguardado por un macho (Saker, 1953; Sargis, 1973; Bradbury y Glason, 1963; Bradbury, 1983; Thornhill y Alcock, 1983). Estos machos se agrupan en áreas delimitadas donde las hembras solamente las visitan con el propósito de la cópula. En estas especies los machos no proveen de ningún elemento a las hembras, y éstas aparentan tener libertad para elegir su compañero (Sargis, 1973; Thornhill, 1979).

A este tipo de territorialidad se denomina "Lek", ampliamente distribuido en diferentes taxos y ambientes ambientales (Davies, 1978; Robel y Hall, 1974; Sackner y Rahn, 1974; Bradbury, 1977 y 1985; Kluge, 1980; Gossard, 1974).

En varias especies del orden Odonata se encuentran machos territoriales que se comportan agresivamente desplazando de un área determinada toda intrusión de la misma o diferente especie (Corbett, 1982, 1983; Bradbury, 1983;

INTRODUCCION

Una de las primeras definiciones de la territorialidad fue como cualquier área defendida (Noble, 1939). Actualmente se podría definir cuando un animal protege un recurso contra otros individuos de la misma o diferente especie (Baker, 1983), o cuando un individuo posee un sitio fijo de agresividad atento a prevenir el uso de elementos de éste por competidores potenciales (Wolf, 1970; Wolf y Waltz, 1984). Sin embargo, no está siempre claro en qué consiste defender y mucho menos qué es un recurso, por esto algunos autores prefieren definirlo en términos de individuos dispersos de una forma no aleatoria en su propio hábitat (Davies, 1978).

En varias especies se han encontrado aparentes faltas de recursos para las hembras en un sitio resguardado por un macho (Baker, 1983; Borgis, 1979; Bradbury y Gibson, 1983; Bradbury, 1985; Thornhill y Alcock, 1983). Estos machos se agrupan en áreas delimitadas donde las hembras solamente los visitan con el propósito de la cópula. En estas especies los machos no proveen de ningún elemento a las hembras, y estas aparentan tener libertad para escoger su compañero (Borgia, 1979; Thornhill, 1979).

A este tipo de territorialidad se denomina "Lek", ampliamente distribuido en diferentes taxas y cualidades ambientales (Davies, 1978; Robel y Ballard, 1974; Buechner y Roth, 1974; Bradbury, 1977 y 1985; Kimsay, 1980; Campanello, 1974).

En varias especies del orden Odonata se encuentran machos territoriales que se comportan agresivamente desplazando de un área determinada todo intruso de la misma o diferente especie (Corbet, 1962, 1980; Kormondy, 1961;

Johnson, 1964). Se dan los dos tipos de territorialidad: a) se resguarda un recurso fundamental para la hembra (Alcock, 1979; Fincke, en prensa; Fincke, 1982; Gorbett, 1980) y b) los casos de "Lek" (Campanella y Wolf, 1974; Campanella, 1975; Jacobs, 1955).

En las teorías genéticas el "Fitness" denotan el grado de éxito reproductivo de un individuo o genotipo, medido por la frecuencia y efectividad reproductiva entre los individuos de la misma especie (Borgia, 1979; Thornbill y Alcock, 1983). Las condiciones ecológicas limitan el grado de intensidad al cual pueda actuar la selección sexual en una población, y la posible variación de los sistemas de apareamiento (Emlen y Oring, 1977). En las especies poligámicas donde se presentan recursos limitados (hembras, sitios de percha, defensa, ovoposición, alimento, etc.), hay un beneficio directo en proteger tales recursos, por medio de la territorialidad y otros comportamientos. En estas la selección sexual tiende a ser de más importancia. Donde las variaciones en el éxito copulativo de un macho dependen del resultado de la competencia entre machos, y la escogencia de la hembra se refleja directamente en la intensidad de la selección sexual (Wade y Arnold, 1980).

Si el macho defiende un espacio por el efecto de la selección sexual, se favorecen ciertas características, relacionadas positivamente con la capacidad de mantener este un recurso (Baker, 1983). En diferentes estudios de competencia macho-macho, se ha demostrado que el tamaño del cuerpo del macho es importante para su éxito reproductivo; generalmente a un mayor tamaño mayores posibilidades de acaparar un recurso elemental o competir directamente por un incremento de las fecundaciones (Moore, 1964; Fincke, en prensa; Ward, 1983; Cristenson y Kenneth, 1979; Eberhard, 1983; O'Neill,

1983; Maclain, 1985; Wolf y Waltz, 1984). En aves, no solamente el tamaño sino también el color y la edad son elementos importantes que aumentan el éxito reproductivo (Price, 1983). Dependiendo de la edad y tamaño los machos de algunos insectos presentan variaciones de comportamiento o alternativas diferentes en el apareamiento (Alcock, 1979; O'Neill y Evans, 1983).

Las fuerzas de la selección sexual durante la reproducción operan diferentemente debido a la disparidad de la inversión parental en los sexos (Triver, 1972). La participación de los machos generalmente termina con la fertilización, mientras tanto las hembras continúan invirtiendo hasta el desarrollo del propágulo. Un resultado es una intensa competencia entre machos por copular, y un comportamiento discriminativo de las hembras para escoger su compañero (Thornhill, 1979). Cuando las hembras copulan más de una vez, o guardan cantidades de esperma mayores al necesitado para fertilizar todos los huevos, se puede producir una competencia de esperma (Parker, 1970 y Walker, 1980). Así, se da origen a mecanismos para contrarrestar la competencia: a) las guardias poscopulativas (Waage, 1979b, 1984; Thornhill y Alcock, 1983; Maclain, 1985; Fincke, 1983) y b) al desarrollo de órganos genitales especializados para remover esperma (Waage, 1979; en prensa).

El género Hetaerina está ampliamente distribuido en América (Williamson, 1923), y se han estudiado el comportamiento sexual de H. americana (Bick y Sulzbach, 1966; Johnson, 1961, 1962); H. titia (Johnson, 1961, 1962), H. macropus (Eberhard en prensa) y H. vulneratus (Alcock, 1982). En este trabajo se documenta el comportamiento sexual de H. fuscoguttata, especialmente el efecto sobre un éxito reproductivo de dos parámetros: la edad y el tamaño de los machos.

MATERIALES Y METODOS

Hetaerina fuscoguttata (Selys) es una especie poco común en colecciones. Solamente se registró en Panamá (Zona del Canal, río Sardinilla), en la revisión del género Hetaerina realizado por Williamson (1923). En Costa Rica se ha encontrado distribuida en pequeños riachuelos, hasta el momento en dos regiones de Villa Colón (800 m), y donde se realizó el estudio Quebrada los Negritos, Bosque Leonel Oviedo, Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, San Pedro (1100 m). De acuerdo con Holdridge este sitio pertenece al piso altitudinal "Bosque Premontano Húmedo" (Valerio, 1980). La zona de estudio comprendió una distancia aproximada de 130 metros a lo largo del riachuelo, con un ancho de 2 a 2,5 m. Se dividió en 6 áreas (ver figura 1), donde H. fuscoguttata era abundante. La zona 6 fue un parche del bosque de crecimiento secundario, a unos 15 metros del río donde se tomaron datos en diciembre y enero, ya que estos fueron los únicos meses en los cuales se vieron individuos de H. fuscoguttata fuera de la vecindad de la quebrada.

Hubo dos estaciones climáticas bien marcadas: a) Lluviosa (mayo-noviembre) y b) seca poca o ninguna precipitación (diciembre-abril) (Fig. 2).

La recolección de los datos se realizó en 105 días entre junio de 1984 y abril de 1985. Generalmente se observó por 4 días a la semana, excepto cuando los días fueron nublados o lluviosos. En los meses de octubre a diciembre se recorrió el área solamente 16 días.

Las anotaciones del comportamiento se realizaron por lo general de las 09:00 a las 13:00 horas en la estación lluviosa (comenzó generalmente a llover

a las 12 o 13:00), en la seca se fue de las 09:00 a las 14:00 horas.

Se marcaron machos y hembras escribiendo un número en el ala derecha por medio de un lapicero de tinta indeleble. De cada animal marcado se midió el ala (desde el comienzo en la unión con el tórax hasta la punta distal), y el abdomen (desde el punto al terminar el tórax al comienzo de los apéndices superiores del noveno segmento) o en el caso de las hembras desde el primer segmento del abdomen hasta la parte final del ovopositor.

Durante las horas de observaciones se caminó al área de estudio con la ayuda de binóculos para localizar las posibles perchas. Se anotó datos de la altura y conducta de los individuos. Si un macho estuvo en una percha baja cerca del agua, con una iluminación directa, se esquematizó el punto en un mapa del riachuelo. Por medio de visitas sucesivas al sitio, se definió a este lugar como un territorio si se encontraba el mismo u otro macho en el mismo lugar.

Las hembras no mostraron cambios de color tan evidentes como los machos, siendo únicamente un opacamiento de sus alas.

RESULTADOS

Diferencias en la coloración de las formas adultas.

En varios estudios hechos en el orden Odonata, se ha notado que a medida que pasa el tiempo, hay cambios en la coloración del cuerpo de los adultos (Corbet, 1960, 1980; Veron, 1973). En las especies Lestes plagiatus (Gambles, 1958) y Brachythemis leucostica (Adetunji y Parr, 1974) se presentaron diferentes patrones de color tanto en los adultos jóvenes como maduros. En los machos adultos de H. fuscoquittata se notó una diversa coloración que varió de acuerdo al grado de maduración. Los recién emergidos del estado ninfal exhibían un color café en el tórax y abdomen, el cual cambiaban a gris y luego a blanco al pasar el tiempo. Se establecieron cuatro categorías de la coloración en el tórax, abdomen y alas en los machos.

Edad 1: color café en el tórax y abdomen, generalmente la cutícula suave, la mancha roja en la base del ala no muy fuerte, y la pequeña marca distal muy difusa.

Edad 2: tórax y abdomen con una mezcla de café y gris, ambas manchas en el ala bien definidas.

Edad 3: tórax y abdomen completamente grises, alas en muchos casos opacados, ambas manchas en el ala bien definidas tendiendo a opacarse.

Edad 4: una película cerosa blanca en tórax y abdomen, alas transparentes oscuras y la mancha roja distal muy acentuada.

Las hembras no mostraron cambios de color tan evidentes como los machos, dándose únicamente un opacamiento de sus alas.

Para estimar el lapso de tiempo para cada una de las categorías, y sus respectivos cambios de color, se recapturaron machos repetidas veces. La maduración mínima y máxima, y el promedio fueron los siguientes para las diferentes edades:

5-16 días, $\bar{x} = 9,3 \pm 3,5$ días para 1 ($N = 9$); 3-16 días, $\bar{x} = 7,9 \pm 3,9$ días para 2 ($N = 29$); 2-23 días, $\bar{x} = 10,4 \pm 5,2$ días para 3 ($N = 30$); y 3-37 días $\bar{x} = 18,4 \pm 9,3$ días para 4 ($N = 14$) (Ver Figura 3). Los machos del subgrupo 4 representaron los mayores tiempos pasados en una misma edad, seguido por la edad 3 y luego las edades 1 y 2 con tiempos máximos iguales.

Alternativas del comportamiento sexual en los machos.

Alcock (1982) encontró dos tipos de comportamiento reproductivo en los machos de H. vulneratus:

1) Machos territoriales defendieron un área determinada contra otros machos por varios días.

2) Machos satélites no protegieron ningún espacio, y se deslizaron a las regiones resguardadas. Generalmente fueron los inmaduros y quienes perdieron un sitio.

La misma alternativa de comportamiento sexual se encontró en los machos de H. fuscoguttata. Se definieron dos diferentes comportamientos en los machos de esta especie. Un macho territorial el cual se caracterizó por encontrarse cerca del nivel del agua, posarse en sitios con una iluminación directa por varios días, no abandonar el lugar hasta que quedara en sombras o al atrapar una hembra y el de ganar la mayoría de las peleas.

Mientras tanto los machos satélites, se encontraron en perchas distantes del nivel del agua, no permanecieron mucho tiempo en estos sitios, sino más bien estuvieron en un constante movimiento de perchas altas a bajas, en las perchas cerca del agua eran expulsados si el lugar se encontraba defendido. A lo largo del día cambiaron a diferentes perchas, y por lo general se encontraron en distintos puntos elevados en diferentes días.

De un total de 984 machos marcados fueron vistos por varios días 434 individuos, quienes por su conducto se obtuvieron 128(29%) territoriales y 306(71%) satélites. Al dividir el total de machos territoriales en las diferentes edades se obtuvo: a) ninguno de la edad 1, b) 39 (30%) de la edad 2, c) 83 (65%) de la edad 3 y d) 6 (5%) de la edad 4. Se realizó un chi-cuadrado entre los totales de marcados y territoriales divididos en las edades 2, 3, 5 (Cuadro 1), con el propósito de probar la distribución del comportamiento territorial y la edad. El $\chi^2 = 29,35$ ($p < .001$ cuadrado de contingencia 3×2) mostró que la edad 3 y luego la 2 tienen mayores probabilidades de acaparar un espacio.

Comportamiento de los machos territoriales.

El macho territorial de H. fuscoguttata utilizó perchas en rocas, troncos y plantas, en la orilla o centro del riachuelo, a elevaciones de 0,1 a 0,5 metros sobre el nivel del agua. El macho generalmente regresó al mismo punto específico de percha en el territorio para luego realizar patrullajes, luchas y captura de hembras. El tiempo que un macho territorial pasó en una misma percha por día promedio $22,9 \pm 33,0$ minutos ($N = 124$), con un máximo de 135 minutos. Mientras tanto el promedio en los machos satélites fue de $8,0 \pm 14,9$ minutos ($N = 208$). Al comparar por medio de Mann-

Whitney, la distribución del tiempo pasado en una percha entre satélites y territoriales, resultó una $w = 31307,0$ (con un valor de $P < 0,05$). El tiempo pasado en un sólo punto por parte de los machos territoriales fue mayor que el de los satélites.

Dos factores de importancia en los territorios.

1) Sitios de perchas de baja altura:

Por la altura de las perchas de diferentes machos observados cada 3 minutos durante 3 horas por 12 días, permitió dividir la elevación de la percha y la conducta del macho. Donde los territoriales se posaron en sitios cerca del nivel del agua, a los cuales constantemente regresaban, aunque cambiaran a otro lugar, dando un promedio de altura de $0,9358 \pm 0,878$ metros ($N = 124$). Mientras que para los satélites, los cuales continuamente cambiaron de sitio, y no tuvieron una percha baja a la cual retornar cuando cambiaron de altura, sus puntos de regreso se encontraron en zonas elevadas y cambiantes constantemente. En este grupo la altura fue de un $\bar{x} = 1,0861 \pm 0,825$ metros ($N = 208$). Comparando los grupos por medio de la prueba de Mann-Whitney, se obtuvo que los machos territoriales perchean más bajo que los satélites ($w = 36834,5$ con un valor de $P < 0,05$).

Hubo una correlación negativa significativa en los machos territoriales entre la elevación, y la duración de permanencia de los sitios defendidos; con un coeficiente de correlación = $-.405$ (con un valor de $P < 0,05$, $N = 128$). En los machos satélites, no se presentó una relación similar (coeficiente de correlación = $.011$ no significativo a $t.05$, $N = 208$).

2) Iluminación directa en los parches donde se encuentran los territorios.

Otro aspecto de importancia fue la cantidad de luz recibida en los sitios defendidos. Las variaciones en la iluminación directa de los territorios, ocurrió debido a las sombras de la vegetación cercana y nubes.

Por medio de la Figura 4 se esquematiza la manera particular por la preferencia de lugares soleados donde se muestra la presencia de machos en cuatro territorios que tuvieron los siguientes periodos de luz directa: Territorio 1: de 09:30 a 11:40, territorio 2: de 10:00 a 13:00, territorio 3: de 08:40 a 14:00 (continuo aproximadamente hasta las 16:30, pero para este tiempo no se realizaron observaciones), y territorio 4: de 09:30 a 12 m. Por lo general los machos resguardaron los sitios durante los lapsos de iluminación directa, pero se retiraron cuando el espacio quedó en sombras.

Además algunos machos territoriales cambiaron de perchas dentro de un mismo espacio defendido, cuando se produjeron sombras en diferentes partes a distintas horas del día. La Figura 5 da dos ejemplos concretos. El macho territorial M 5 tomó primero como punto para posarse a la percha 1, la cual recibió sol solamente de 0:20-10:00. Al formarse una sombra en este punto el macho pasó a la percha 2, donde tuvo iluminación directa de 10:00-12:00 m. Una vez producida una sombra general en el espacio protegido, el macho dejaba su territorio y conducta de proteger una área, y se posaba a alturas mayores de 0,5 m donde el sol todavía iluminaba directamente.

Otro caso fue el del macho N 6 que cambió a tres diferentes puntos, a distintas horas del día, por efecto de la formación de parches oscuros en la percha.

Un macho estuvo en un territorio aproximadamente de las 9:30-11:40 a.m por varios días. Luego de producirse una sombra general en su región defendida, se trasladó a otra zona del riachuelo (a unos 25 m), con una penetración solar directa, esto lo hizo durante 6 días. En esta última zona se posó a alturas mayores que las de su territorio, y de vez en cuando se deslizó a otros lugares defendidos de los que era expulsado. Cambió pues su papel de territorial a satélite.

No solamente la oscuridad en los territorios fue producto de las interacciones entre vegetación y posición de los rayos solares. Cuando los días estuvieron semi o completamente nublados, los machos territoriales no fueron a sus perchas y se mantuvieron a elevadas alturas. En muchas ocasiones los machos se retiraron más temprano de sus perchas cuando el sol estuvo oculto por una nubosidad. Solamente practicaron la defensa de sus territorios, cuando sus sitios de protección recibieron rayos solares directos.

Comportamiento agresivo.

El macho territorial se comportó agresivamente cuando un invasor o satélite de la misma especie se acercaba a su espacio defendido. Por lo general el defensor se acercó al otro y se realizó un vuelo en círculo, el cual se fue agrandando hasta que uno de los machos se retiró. Los vuelos concéntricos variaron en duración de unos pocos segundos hasta un minuto.

Cuando el macho derrotado huyó, y si pasó cerca de la percha de otro macho territorial vecino, se produjo una nueva pelea en círculo, hasta que fue hechado por completo del área de territorios y obligarlo a ascender a alturas elevadas (Figura 6).

Además los machos territoriales hicieron vuelos en línea recta a poca altura (menos de 0,5 m), aproximadamente de 3 a 6 segundos, y luego regresaron al punto de partida. Estos vuelos fueron estimulados por intrusos que pasaron cerca del territorio defendido, entre estos se obtuvo:

- a) El paso de machos de la misma especie.
- b) El paso de hembras o parejas en "tandem".
- c) El paso de otras especies de libélulas.
- d) La captura de pequeños insectos como alimento.

No siempre sucedió un combate en círculo. Cuando dos machos territoriales vecinos se encontraron en los límites de sus espacios, se produjo un vuelo en semicírculo de reconocimiento, después del cual cada uno regresó a su respectiva percha. Los machos territoriales en algunas ocasiones echaron a los satélites, por medio de sobrevolar al invasor en línea recta, y producir choques de su cuerpo contra el oponente. En una oportunidad, el dueño del espacio acertó tan fuertes golpes sobre el invasor, que lo hizo caer en el agua, donde la corriente del río se lo llevó.

Se anotaron 32 luchas en círculo de machos marcados. Del total de ganadores todos fueron territoriales, y la mayoría pertenecieron a la edad 3, para el caso de los perdedores pertenecieron al subgrupo 4 (Cuadro 2). Ningún macho de la categoría 1 participó en un combate circular. Los machos de la edad 3 tienen mayores probabilidades de ganar una contienda que los

de las categorías 2 y 4, con un $\chi^2 = 17,8$ entre ganadores y perdedores ($P < .001$ con un cuadro de contingencia 3×2).

Cuando los machos satélites se encontraron a elevaciones mayores de 0,5 metros no se produjeron los combates en círculo. Sino la conducta agresiva cuando otro macho se acercaba, fue la de extender sus alas horizontalmente, realizando pequeños revoloteos y levantar su abdomen en curva hasta arriba (Fig. 7).

Este tipo de conducta probablemente tiene el propósito de llamar la atención a un invasor potencial, de la presencia de un macho en un punto. Cuando un macho trató de quitarle a otro su percha en lugares elevados, realizó un revoloteo concéntrico alrededor del que estuvo posado en la zona de disputa, mientras el dueño extendió las alas y elevó el abdomen.

En algunas ocasiones el usurpador tuvo éxito en echar al dueño del punto con este tipo de comportamiento. Esta conducta no es exclusiva de los machos, ya que las hembras también lo practicaron cuando se encontraron en perchas altas, y no deseaban copular o trataban de repeler tanto hembras como machos.

Tiempo pasado por un macho en un mismo territorio.

Debido a que las observaciones no se hicieron todos los días, al registrar el tiempo en días pasados por un macho en un mismo territorio, fue necesario tomar dos diferentes tiempos:

1) Tiempo 1 mínimo (t1 Min) comprendió los diferentes días en los cuales se observó la presencia de un mismo macho defendiendo un territorio.

2) Tiempo 2 máximo (t 2 Max): fue el lapso probable en donde pudo haberse resguardado un territorio por parte de un macho, pero no fue observado.

En algunos casos no se hicieron observaciones porque el día estuvo nublado y lluvioso, y los machos no bajaron a un territorio. Si estos días estuvieron en el intermedio entre la primera y la última vez visto el macho en el mismo territorio, se tomaron como parte del t.1, sino, fueron parte del t.2. En la Figura 8 se esquematiza las observaciones del macho 2 que tuvo un t.1 mínimo de 12 días y un t.2 de hr máximo de 17 días (Figura 8).

Un total de 128 machos territoriales presentaron un t.1. Min. $\bar{x} = 9,33 \pm 7,78$ días y un t.2 Max. $\bar{x} = 14,4 \pm 8,52$ días. A dividir el t.1 Min. de acuerdo a las edades (Cuadro 3), y comparar los diferentes promedios por Mann-Whitney, resultó que no hubo significancia entre los tiempos mínimos y las diferentes edades.

Tamaño del cuerpo y la conducta territorial.

En 434 machos, presentaron las alas promediaron $27,95 \pm .912$ cm y el abdomen $\bar{x} = 35,56 \pm 1,25$ cm. Promediando las dos medidas como un indicador general de tamaño, se obtuvo un $x = 31,76 \pm .875$.

Se realizaron coeficientes de correlación entre los tamaños de 128 machos territoriales y los tiempos 1 y 2, dieron como resultado: ala-t.1 min. $c = .157$ ($P < .05$); ala = t.2 max. $c = .143$ ($P = .05$); abdomen t.1 min. $c = .259$ ($P < .05$); abdomen t.2 max. $c = .308$; promedio de ala y abdomen (a+w); -t.1 min. $c = .256$ ($P < .05$); (a+w) -t.2 max. $c = .288$ ($P < .05$). Un tamaño

mayor está asociado con una mayor probabilidad de resguardar un espacio por más tiempo.

Se dividió el total de territoriales de acuerdo a las edades, y se realizó coeficientes de correlación entre las medidas del tamaño y los t.1 y t.2 (Cuadro 4). Solamente en el subgrupo de la edad 3 hubo una correlación positiva significativa entre el tamaño del cuerpo y un mayor tiempo en un territorio.

Tiempo pasado por un macho como satélite.

Como para el caso de los machos territoriales también, se anotaron tiempos mínimos y máximos. En 10 casos los machos tuvieron dos tiempos en la conducta satélite, uno antes y otro después de defender un espacio. De acuerdo con la figura 8, por ejemplo, el macho 1 tuvo primero un t.1 min. antes de conseguir territorio de 11 días, y luego de perder el espacio resguardado otro t.1 min-19 días, los t.2 máximos correspondientes fueron 15 y 20 días respectivamente.

Un total de 306 satélites tuvieron un t.1 min. $\bar{x} = 10,44 \pm 7,9$ días, y un t.2 max $\bar{x} = 11,45 \pm 8,7$ días. Al agrupar los t.1 de acuerdo a las edades (ver cuadro 6), y realizar pruebas de Mann Whitney las únicas diferencias significativas fueron las siguientes:

- 1) Edad 3 y 1 $w = 3742,5$ ($P < 0,05$).
- 2) Edad 2 y 1, $w = 6314,0$ ($P < 0,05$).
- 3) Edad 4 y 1 $w = 5084$ ($P < 0,05$).

Así, el subgrupo 1 fue el único en demostrar una diferencia con los otros en cuanto al tiempo pasado en la conducta satélite.

Tamaño del cuerpo y comportamiento satélite.

Al comparar las 3 medidas (abdomen, alas y promedio de ambos) entre los t.1 mínimo y t.2 máximo, por medio de coeficientes de correlación en 306 satélites las relaciones fueron no significativas (Cuadro 5). Sin embargo al dividir el grupo total de satélites de acuerdo a sus edades, y realizar los mismos coeficientes de correlación resultaron todos los de la misma edad 3 negativos, y significativos (Cuadro 5). Con un tamaño pequeño se tiende a permanecer por mayor tiempo en la conducta satélite durante la etapa 3.

Características generales de las hembras.

De 38 hembras marcadas los promedios de las alas fueron $30,57 \pm .56$ cm y del abdomen $28,68 \pm .80$ cm. Las perchas tuvieron una altura promedio de $1,8 \pm .56$ metros (Cuadro 7). La duración del tiempo vistas fue de un $\bar{x} = 7,6 \pm 4,8$ días ($N = 38$) con un máximo de 25 días.

Las elevaciones de las perchas, el poco tiempo pasado en las áreas, y por su bajo número de capturadas comparado con los machos (123 vs. 984), sugiere que las hembras generalmente se encuentran en regiones lejos del riachuelo o en sitios elevados. Solamente se observaron hembras en los territorios cuando copularon.

Comportamiento reproductivo.

Los sitios de ovoposición fueron raíces acuáticas a orillas o centro del riachuelo, y de corrientes rápidas. Fueron lugares siempre bajo som-

bras, con poca o ninguna iluminación directa de los rayos solares. De to los los 60 sitios resguardados ninguno presentó raíces sumergidas para la ovoposición. Los sitios de ovoposición fueron utilizados colectivamente en algunos casos, ya que se observaron de 2 hasta 4 hembras en una misma zona colocando huevos.

Una vez que un macho atrapó a la hembra, la llevó fuera de su territo rio a elevaciones mayores donde la fecundó. Al capturar la hembra, el ma cho realizó movimientos pendulares, aparentemente para estimular la hem - bra a doblar su abdomen, esto debido a que en algunas ocasiones la hembra se negó a doblar el abdomen y el macho siguió con el movimiento pendular (figura 9 a). Antes de contactar el pene al ovopositor, el macho paso un espermatóforo del noveno segmento abdominal a su pene del segundo, trans - ferencia que duró un promedio de $17,2 \pm 5,5$ segundos ($N = 10$) (Figura 9 b). Luego reanudaba sus movimientos pendulares para ponerse en contacto con el abdomen de la hembra. El tiempo promedio de inseminación fue de $4,95 \pm 3,08$ minutos ($N = 13$) (Figura 9 c). Pasada la fecundación el macho se mantuvo unido a la hembra con los "clasper" (tandem), y la llevó a varios sitios potenciales de ovoposición.

Algunas veces viajaron distancias hasta 50 a 100 metros, en algunos ca sos, se observó a un macho marcado defendiendo un espacio, y luego se vol - vió a ver en "tandem" lejos de su punta resguardado, buscando sustratos de ovoposición. Escogido el punto, el macho liberó a la hembra, quien se su - mergió dentro del agua, y depositó los huevos. El macho realizó una guar - dia poscopulativa o una "espera poscopulativa, cerca del punto donde se de sunieron, durante un tiempo $\bar{x} = 26,98 \pm 9,83$ minutos ($N = 6$) (Figura 9 d).

Cuando el tiempo de espera poscopulativa pasó de aproximadamente 30 minutos, el macho regresó a su territorio. La duración del tiempo de ovoposición para tres hembras fue de 55, 120 y 22 minutos. En este último caso al salir la hembra, todavía estaba presente el macho y él la capturó, luego copularon y luego fueron a buscar un nuevo lugar para ovopositar.

Machos realizando una espera poscopulativa, no reaccionaron agresivamente al paso de otros machos o de hembras, quedándose inmóviles.

Se observaron 61 parejas en "tandem" en las cuales los machos fueron marcados. Al dividir las de acuerdo a la conducta de los machos se obtuvieron: 34,5% (21) satélites, 49,2% (30) territoriales y 16,4% (10) de conducta sexual desconocida o no muy clara. Al realizar un chi-cuadrado entre los totales de machos satélites 232 (incluyendo las edades, 2, 3 y 4) y el de 128 territoriales de todo el estudio, dio un $\chi^2 = 10,21$ ($P < .001$ cuadro de contingencia 2×2). Los machos de la conducta territorial tuvieron mayores probabilidades de inseminar más hembras.

Al dividir las 61 parejas de acuerdo a las edades de los machos se presentó: 26,2% (16 edad 2), 57,4% (35 edad 3), y 16,4% (10 edad 4). Por medio de un chi-cuadrado se comparó el número de machos marcados en pareja con el total de marcados en el estudio de la edad 2 (297 machos), edad 3 (288 machos) y de la edad 4 (132 machos). Los machos de la categoría 3 tendieron a acaparar la mayoría de las hembras ($\chi^2 = 7,833$, $P < .05$).

Los machos de la edad 1 (inmaduros)

Los machos de este subgrupo no participaron en el proceso reproductivo. Generalmente estuvieron en lugares elevados de la superficie del riachuelo,

con un promedio de $1,79 \pm .58$ metros (Cuadro 7). Sus conductas no fueron propiamente las de ser satélites, ya que se mantuvieron en perchas elevadas; no hicieron visitas a los territorios, no lucharon en vuelos circular y no obtuvieron hembras. Esto sugiere que estos machos tuvieron que pasar por un período de maduración antes de adquirir un comportamiento sexual determinado. Además, estuvieron en perchas alejadas del riachuelo como las hembras, y fueron los únicos machos vistos en la zona 6 de la figura 1.

Cambios de la densidad y comportamiento sexual.

En una época (febrero y marzo, 1985) se aumentó la densidad de machos de la edad 2, y disminuyó la de 3, y se incrementó la cantidad de individuos del subgrupo 2 defendiendo un territorio (Cuadro 8).

Se realizó un chi-cuadrado, donde se comparó para los meses de enero a marzo el número de territoriales y de marcados de la edad 3. La probabilidad de encontrar a un macho de la edad 3 defendiendo un territorio depende de la densidad de los mismos ($\chi^2 = 1,91$, $P > .05$ cuadro de contingencia 3×2).

DISCUSION

Según Alcock (1982) los machos territoriales de Hetaerina vulneratus se colocaron en rocas a la mitad u orilla del río en áreas expuestas, defendiendo un espacio de una cobertura aproximada de 2 a 3 m². Las hembras ovopositaron también dentro de sus territorios. De lo anterior nos encontramos que los machos territoriales de H. fuscoquittata, no poseen los lugares adecuados para la ovoposición en sus áreas defendidas. Por lo tanto parece adecuado decir, que los puntos resguardados por parte de los machos constituyeron un "lek". En H. macropus también se presentó un comportamiento territorial, los machos en perchas de baja altura fueron más agresivos que los de elevadas y ocurrieron cambios de diferentes machos paulatinamente durante el día (Eberhard, en prensa). En esta especie en algunas ocasiones tampoco el territorio defendido ofreció un sitio adecuado para la ovoposición (pero el número de observaciones de ovoposición fue bajo). En H. americana y H. titia los machos también defendieron territorios, pero no se especifica si la ovoposición ocurrió en el territorio (Johnson, 1961, 1962, Bick y Sulzbach, 1966). En Calopteryx maculata, especie de la misma familia Calopterygidae, el lugar defendido por el macho tuvo el sitio de ovoposición (Alcock, 1979; Waage, 1976, 1984).

Las especies de H. hetaerina (Cuadro 9) presentaron un comportamiento territorial, protegiendo puntos específicos, y luchando en vuelos circulares para mantenerlos. Pero se encontró una variación en las áreas defendidas en cuanto a la presencia de un sitio para depositar los huevos de las hembras. Solamente en H. vulneratus se notó cierta evidencia de la similitud entre

el punto defendido y la ovoposición. Mientras que para H. fuscoguttata fue únicamente un lugar de encuentro, como también podría serlo para H. macropus. Al parecer es un género constante, en cuanto a que todos son territoriales, y realizan conductas agresivas por medio de luchas en vueltas circulares.

En las especies de Hetaerina los machos de H. fuscoguttata tuvieron el mayor tiempo pasado en un mismo punto (Cuadro 9). Alcock (1982) postuló que los cambios de territorio para H. vulneratus se debieron a: a) mortalidad, b) abandono voluntario y c) expulsión forzada. En H. fuscoguttata al parecer el último punto fue el principal factor de cambios de los machos en los territorios. Esto debido a las constantes luchas para mantener el espacio resguardado, donde el macho al perder su territorio no volvió a acaparar otro, sino cambió a una conducta satélite. Como también por probable selección sexual ejercida por el grupo de la edad 3, donde los de menor tamaño tuvieron menores posibilidades de pasar largos períodos de tiempo defendiendo un punto.

Anteriormente se definieron dos tipos de conducta sexual para H. vulneratus y H. fuscoguttata: a) macho territorial y b) macho satélite. En H. vulneratus se encontró que 4 machos fueron primero satélites por un tiempo y luego cambiaron a la conducta territorial; como también de 8 machos que defendieron un punto, y una vez perdido adquirieron el comportamiento satélite (Alcock, 1982). En H. fuscoguttata un macho pudo ser primero satélite por un período, luego territorial y después volver a la conducta satélite. En esta especie se encontró variaciones ontogénicas en el comportamiento de los machos, y se relacionó fuertemente con las diferentes edades de

los machos. En Calopteryx maculata se encontró dos tipos de conducta: 1) macho territorial protector de un punto en espera de hembras, 2) no territorial quienes trataron de robar a las hembras del espacio defendido por otro, o atraparlos cuando volaban hacia lugares resguardados y donde los machos territoriales tuvieron el mayor número de cópulas (Waage, 1979b). El comportamiento territorial se ve favorecido en H. fuscoguttata y H. vulneratus con la selección sexual, ya que con ésta se aumenta el número de cópulas (Cuadro 9).

El comportamiento agresivo del revoloteo de las alas (Johnson, 1961), consistió en la extensión de las alas y la elevación del abdomen. Esta conducta se observó en H. americana, H. titia, H. macropus y H. fuscoguttata (Cuadro 8). Probablemente tuvo la función de repeler intrusos por medio de llamar la atención de su presencia en una determinada percha y en las hembras para un posible rechazo de cópula.

El paso de esperma en el macho del gonópodo en el noveno segmento al pene en el segundo se dio: a) antes de la captura de la hembra para H. americana y H. titia (Johnson, 1961) y b) después de la captura de la hembra para H. americana (Bick y Sulzbach, 1966), H. macropus (Eberhard, en prensa), H. fuscoguttata (Cuadro 9). Todas las especies de Hetaerina tuvieron tiempos de inseminación parecidos (Cuadro 9). En H. vulneratus el macho luego de copular lleva a la hembra a su territorio, donde se encuentra el sustrato para la ovoposición, y en algunos pocos casos transporta a la hembra a otros sitios lejos de un espacio resguardado. En H. fuscoguttata los machos llevan la hembra a copular a una percha de mayor elevación que la de sus territorios y luego de inseminarla, la llevan en "tanden" a diferentes sustratos de ovoposición. Tanto en H. fuscoguttata

y H. vulneratus las parejas al volar cerca de la superficie pasan por sitios defendidos, los machos dueños de estas áreas se lanzan sobre la pareja y tratan de colocar sus apéndices al final de su abdomen en el del tórax de la hembra en "tandem", pero sin éxito. En H. americana y H. titia se observó el mismo ataque de los machos vecinos contra una pareja, causando en algunas ocasiones la separación de la pareja (Johnson, 1961).

En H. vulnerata y H. fuscoguttata cuando la pareja encuentra un lugar adecuado escogido por la hembra, ésta realiza un movimiento de las alas hacia arriba estimulando al macho a liberarla. En H. vulneratus hay dos tipos de comportamiento de guardia poscopulativo (Alcock, 1982):

- 1) El macho resguarda a la compañera en el mismo punto donde la capturó, se posa cerca de donde soltó a su hembra, y reacciona agresivamente por medio de peleas circulares si otro macho se acerca.
- 2) El macho lleva a la hembra a otro lugar lejos de su territorio, perchea cerca del lugar donde la compañera fue liberada, y no reacciona agresivamente cuando pasa un macho o una hembra. La guardia poscopulativa no duró más de 60 minutos en H. vulneratus cuando estuvo fuera de su territorio, y luego regresó a su espacio antes defendido (Alcock, 1982).

En H. fuscoguttata se practicó el segundo tipo de conducta poscopulativa. El macho luego de inseminar, y llevar a su compañera a una zona de ovoposición, pasó un tiempo no mayor de 30 minutos máximo protegiendo a la hembra cerca del sitio donde se desunieron. Luego de este tiempo regresa a su territorio, si este está ocupado por un macho intruso, se produce una lucha en círculos generalmente ganada por el antiguo dueño del lugar. En H. americana, H. titia, H. fuscoguttata y H. vulneratus se

realizaron guardias poscopulativas y en H. macropus en algunos casos inmediatamente después de liberar a la hembra regresa a su percha (Eberhard, en prensa) (Cuadro 9).

El cuidado poscopulativo en el género Hetaerina sugiere que es un mecanismo para proteger su posición de privilegio dentro de las hembras, una nueva cópula produciría un desplazamiento del esperma depositado anteriormente. Como se comprobó en C. maculata (Waage, 1979) y en Enallagma hageni (Ficke 1983) por el análisis del contenido de esperma en las bursas, espermotecas y fisiónimia del pene vesicular del segundo segmento abdominal.

Se han postulado varias hipótesis acerca del origen del "Lek", entre estas tenemos las recopiladas por Bradbury y Gibson (1983):

- 1) Los machos se agrupan para reducir la predación de estos, mientras se encuentran realizando el comportamiento sexual de despliegue.
- 2) Los machos se agrupan para incrementar los rangos de señales o aumentar el tiempo de señales que están siendo emitidas.
- 3) Los machos requieren hábitat para el despliegue específico los cuales son limitados y distribuidos en parches.
- 4) Los machos se agrupan cerca de lugares calientes por donde pasan gran número de hembras.

La especie H. fuscoguttata considero que no se ajustó a ninguno de los postulados anteriores, sino, el "Lek" probablemente se originó por un desplazamiento y separación del sitio de encuentro de los sexos y el de ovoposición, donde los machos buscaron lugares en la periferia a bajo nivel de altura cerca de los lugares utilizados por las hembras para poner huevos; estos lugares todavía ofrecen ventaja a los machos para localizar y atrapar

hembra.

Los machos de H. fuscoguttata buscan puntos específicos los cuales son escasos y distribuidos de forma irregular. Lo anterior lo fundamenta por la especificidad de los territorios y la cantidad de luz recibida. De acuerdo con May (1976), en el suborden Anisoptera la temperatura es un factor crucial en el comportamiento. Los machos con perchas fijas para realizar sus diferentes conductas necesitan mantener una temperatura estable y óptima, por medio de procesos termoregulatorios heliotérmicos producidos por cambios de la posición del cuerpo y la cantidad de temperatura del medio. En H. fuscoguttata se observó la relación directa de los territorios y la cantidad de rayos solares. La iluminación directa en un punto produce una temperatura más elevada que la de otro en una sombra. En esta especie todos los lugares para la ovoposición estuvieron bajo la sombra. Tomando en cuenta el factor temperatura, esta será más baja que en los puntos resguardados de iluminación directa. Podríamos decir que en un principio en H. fuscoguttata, tanto el sustrato de ovoposición como el punto de reunión de los sexos fue el mismo, como en el caso de H. vulneratus, donde probablemente luego ocurría una separación de ambos puntos por efecto de la temperatura insuficiente en las zonas de ovoposición, dando origen a un desplazamiento de ambos puntos hasta formarse los "lek".

BIBLIOGRAFIA

- Adetunji, F.J. y J.M. Parr. 1974. Colour change and maturation in Brachythemis leucosticta (Burmeister) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 3:13-20.
- Alcock, J. 1979. Multiple mating in Calopteryx maculata on non-contact guarding by males. *Jour. nat. Hist.* 13:439-446.
- Alcock, J. 1982. Post-copulatory mate guarding by males of the damselfly Hetaerina vulnerata Selys (Odonata: Calopterygidae). *Behav.* 30: 99-107.
- Baker, R. 1983. Insect territoriality. *Ann. Rev. Entomol.* 28:65-89.
- Bick, G. y D. Sulzbach. 1966. Reproductive behaviour of the damselfly Hetaerina americana (Fabricius) (Odonata: Calopterygidae). *Anim. Behav.* 14:156-158.
- Borgia, G. 1979. Sexual selection and the evolution of mating systems. En: Sexual selection and reproductive competition in insects, ed. M.S. Blum & N.A. Blum, pp. 19-80. Academic Press, New York.
- Bradbury, J.W. 1977. Lek mating behaviour in the hammerheaded bat. *Zeitschrift fur Tierpsy.* 45:225-55.
- Bradbury, W.J. y G.M. Robert. 1983. Leks and mate choice. *Mate choice*, ed. P. Bateson pp. 109-138. Cambridge University Press: Great Britain.
- Bradbury, W.J. 1985. Contrasts between insects and vertebrates in the evolution of male display, female choice, and lek mating. En: Experimental behavioral ecology and sociobiology, ed. B. Holldobler and M. Lindauer pp. 273-286. Sinauer Associates; Sunderland.
- Buechner, H.K. y D.H. Roth. 1974. The lek systems in Uganda Kob antelope. *Amer. Zool.* 14:145-62.
- Campanella, J.P. 1975. The evolution of mating systems in temperate zone dragonflies (Odonata: Anisoptera) II: Libellula luctuosa. *Behaviour* 54: 278-309.
- Campanella, J.P. y Wolf, I. 1974. Temporal leks as a mating systems in a temperate zone dragonfly (Odonata: Anisoptera) I: Plathemis lydia (Drury). *Behaviour* 51:49-87.
- Christenson, E.T. y G.C., Kenneth. 1979. Costs and benefits of male-male competition in the orb waving spider, Nephila clavipes. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5:87-92.

- Corbet, P.S. 1962. The biology of dragonflies. H.P. & G. Witherby pp. 120-181.
- Corbet, P.S. 1980. Biology of Odonata. Ann. Rev. Entomol. 25:189-217.
- Davies, N.J. 1978. Ecological questions abouts territorial behaviour. En: Behaviour Ecology and Evolutionary Approach, Ed. J.K. Krebs, y N.B. Davies pp. 317-50. London: Blackuell.
- Eberhard, W.G. 1983. Behaviour of adult beetle brush weevils (Rhinostomus barbirostris) (Coleoptera: Curculionidae). Rev. Biol. Trop. 31: 233-244.
- Eberhard, W.G. en prensa. Behavioral ecology of the tropical damselfly Hetaerina macropus Selys (Calopterygidae). Odonatológica.
- Emlen, T.S. y L.M. Oring. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. Science 197: 215-222.
- Fincke, M.O. 1982. Lifetime mating success in a natural population of the damselfly, Enallagma hageni (Walsh) (Odonata: Coenagrionidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 10: 293-302.
- Fincke, M.O. 1983. Sperm competition in the damselfly. Enallagma hageni Walsh (Odonata: Coenagrionidae): benefits of multiple mating to males and females. Behav. Ecol. Sociobiol. 13:
- Fincke, M.O. en prensa. Giant damselfly in a tropical forest: reproductive biology of Megaloprepus coerulatus with notes on Mecistogaster (Odonata: Pseudostigmatidae).
- Gambles, M.R. 1960. Sesonal distribution and longovity in nigerian dragonflies. West African Scien. Assoc. J. 6: 18-26.
- Jacobs, E.M. 1955. Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. Ecology 36: 566-586.
- Johnson, C. 1961. Breeding behavior and ovoposition in Hetaerna americana (Fabricius) and H. titia (Drury) (Odonata: Agriidae). Can. Ent. 93: 260-226.
- Johnson, C. 1962. A study of territoriality and breeding behaviour in Pachydiplax longipennis Burmeister (Odonata: Libellulidae) The South-west Nar. 7: 191-197.
- Johnson, C. 1962. A description of territorial behaviour and a quantitative study of its function in males of Netaerina americana. (Fabricius) (Odonata: Agriidae). Can. Ent. 94: 178-190.
- Johnson, C. 1964. The evolution of territorial in the Odonata. Evolution 18: 89-92.
- Kimsay, L.S. 1980. The behaviour of males orchid bees (Apidae, Hymenoptera, Insecta) and the question of leks. Anim. Behav. 28: 996-1004.

- Kormondy, J.E. 1961. Territoriality and dispersal in dragonflies (Odonata) J. N.Y. Entom. Soc. 69: 42-52.
- May, L.M. 1976. Thermoregulation and adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera), Ecol. Monog. 46 1-32.
- McLain, K.D. 1985. Male size, sperm competition and the intensity of sexual selection in the southern green stink bug, Nezara viridula Hemiptera: Pentatomidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 78: 86-89.
- Noble, G.K. 1939. The role of dominance in the life of birds. Auk. 56: 263-273.
- O'Neill, M.K. 1983. The significance of body size in territorial interactions of male bees (Hymenoptera: Sphecidae, Philanthus). Anim. Behav. 31: 404-411.
- O'Neill, M.K. y E. Evans Howard. 1983. Alternative male mating tactics in Hemiteles quinquespinosus (Hymenoptera: Sphecidae) correlations with size and color variation. Behav. Ecol. Sociobiol. 14: 39-46.
- Parker, A.G. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. Biol. Rev. 45: 525-567.
- Price, D.T. 1984. Sexual selection on body size, territory and plumage variables in a population of Darwin's finches. Evolution 38: 327-341.
- Robel, R.J. y Balladar, W.B. 1974. Lek social organization and reproductive success in the greater . Prairie chicken. Amer. Zool. 14: 121-8.
- Sherman, J.K. 1983. The adaptive significance of postcopulatory mate guarding in a dragonfly. Pachydiplax longipennis. Anim. Behav. 31:1107-1115.
- Thornhill, R. 1979. Male and female sexual selection and the evolution of mating strategies in Insecta, En: Sexual selection and reproductive competition in insects, ed. M.S. Blum & N.A. Blum, pp. 81-121 Academic. Press: New York.
- Thornhill, R. y J. Alcock. 1983. The evolution of insect mating systems. Harvard University Press, Cambridge. 203-229, 277-291, 253-259, 314-358.
- Trivers, R.L. 1972. parental investment and sexual selection En: B. Campbell (ed.). Sexual selection and the descent of Man, 1871-1971. Aldine: Chicago.
- Valerio, C.E. 1980. Anotaciones sobre Historia Natural de Costa Rica. Editorial Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica pp. 43-62.

- Veron, E.J. 1973. Age determination of adult odonata *Odonatológica*. 2:21-28.
- Waage, K.J. 1979. Dual function of the damselfly penis; sperm removal and transfer. *Science* 203: 916-918.
- Waage, K.J. 1979b. Adaptive significance of postcopulatory guarding of mates and nonmates by male Calopteryx maculata (Odonata). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6: 147-154.
- Waage, K.J. 1984. Female and male interactions during courtship in Calopteryx maculata and C. dimidiata (Odonata: Calopterygidae): Influence of ovoposition behaviour. *Anim. Behav.* 32: 400-404.
- Waage, K.J. (en prensa) Sperm competition and the evolution of odonata mating systems. Ed. R.L. Smith Sperm competition and the evolution of animal mating systems.
- Wade, M.J. y S.J. Arnold. 1980. The intensity of sexual selection in relation to male sexual behaviour female choice, and sperm precedence. *Anim. Behav.* 28: 446-461.
- Walker, F.W. 1980. Sperm utilization strategies in non-social insects. *Amer. natur.* 115: 780-799.
- Williamson, B.E. 1923. Notes on the habitats of some tropical species of Hetaerina (Odonata). *Ocas. Pop. Mus. Zool. Univ. Mich.* 130: 1-46.
- Wolf, I.L. 1970. The impact of seasonal flowering on the biology of some tropical hummingbirds. *Condor* 72: 1-14.
- Wolf, I.L. y Waltz, C.E. 1984. Dominious and site-fixed aggressive behaviour in breeding male Leucorrhinia intacta (Odonata: Libellulidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14: 107-115.

CUADRO 1: Comparaciones entre el total de marcados y las diferentes conductas en los machos vistos más de una ocasión.

	Edad 2	Edad 3	Edad 4	Total
Total de machos territoriales.	39	83	6	128
Total de machos satélites.	88	69	75	232
Total de machos marcados.	356	314	132	802

*En este cuadro no se tomó en cuenta la edad 1 (por su falta de participación en la actividad territorial).

CUADRO 2: Luchas en círculos de diferentes machos y su distribución de acuerdo a la edad.

		Edad 2	Edad 3	Edad 4	
Edad 2					2,78
Edad 3	Ganador	9(28,1%)	21(65,6%)	2(6,5%)	32
Edad 4	Perdedor	9(28,1%)	7(21,8%)	16(50%)	32

Al ser marcado un macho se le asignó una edad, y no se volvió a recapturar para controlar los cambios de la edad. Para estimar la edad donde hubo cambios de conducta, se basó en los promedios de la edad de la figura 3 (ver página 7). Así por ejemplo, al ser marcado un macho en la edad 2 siendo satélite y al cambiar de conducta después del tiempo promedio de la edad 2 ($x = 2,3$ días), se dice que este fue territorial en la categoría 3. Lo mismo se realizó para el Cuadro 7.

CUADRO 3: Promedios de los lapsos de duración por parte de un macho en un territorio de acuerdo a las edades.

	N	X Tiempo I	d.s.	Tiempo II	d.s.
Edad 2	39	8.8718	7,57	13.897	7,78
Edad 3	83	9.9036	8,04	15.084	8,97
Edad 4	6	4.333	1,51	8.5	3,39

Al ser marcado un macho se le asignó una edad, y no se volvió a recapturar para controlar los cambios de la edad. Para estimar la edad donde hubo cambios de conducta, se basó en los promedios de la edad de la figura 3 (ver página 7). Así por ejemplo, al ser marcado un macho en la edad 2 siendo satélite y si cambió de conducta después del tiempo promedio de la edad 2 ($\bar{x} = 7,3$ días), se dice que este fue territorial en la categoría 3. Lo mismo se realizó para el Cuadro 7.

CUADRO 4: Coeficiente de correlación de los tamaños y tiempos basado en la conducta territorial para las diferentes edades.

	N	t ₁ Min. vs ala	t ₁ Min. vs abdomen	t ₁ Min. vs (w+ab)	t ₂ Max. vs ala	t ₂ Max. vs abdomen	t ₂ Max. vs (w+ab)
Edad 2	36	1 no sig.	.049 no sig.	.018 no sig.	.048 no sig.	.090 no sig.	.089 no sig.
Edad 3	83	.218 t=2.01 sig.	.342 t=3.275 sig.	.364 t=3.517 sig.	.196 t=1.798 sig.	.399 t=3.916 sig.	.393 t=3.846 sig.
Edad 4	6	.568 no sig.	.588 no sig.	.580 no sig.	-.292 no sig.	-.1968 no sig.	-.262 no sig.

CUADRO 5: Coeficientes de correlación entre los tiempos de la conducta satélite.

	N	t ₂ Min. vs ala	T ₁ Min. vs abdomen	t ₁ Min. vs (w+ab)	t ₂ Max vs ala	t ₂ Max. vs abdomen	t ₂ Max. vs (w+ab)
Edad 1	74	.022 no sig.	.214 no sig.	.155 no sig.	-.015 no sig.	-.089 no sig.	-.052 no sig.
Edad 2	88	-.139 no sig.	-.055 no sig.	-.105 no sig.	-.149 no sig.	-.0955 no sig.	-.137 no sig.
Edad 3	69	-.302 (t=2.59) sig.	-.348 (t=3.04) sig.	-.420 (t=3.78) sig.	-.279 (t=2.38) sig.	-.289 (t=2.471) sig.	-.368 (t=3.68) sig.
Edad 4	75	-.016 no sig.	-.017 no sig.	-.014 no sig.	-.001 no sig.	-.036 no sig.	-.017 no sig.
Total	306	-.076 no sig.	-.040 no sig.	-.066 no sig.	-.076 no sig.	-.066 no sig.	-.085 no sig.

CUADRO 6: Tiempo promedio estimado para las diferentes edades en la conducta satélite.

	N	T ₁ Min.	d.s.	T ₂ Max.	d.s.
Edad 1	74	12.459	6,62	13.216	8,11
Edad 2	88	10.477	8,62	11.886	9,6
Edad 3	69	7.638	5,46	8.130	5,7
Edad 4	75	10.987	9,12	12.240	9,73

CUADRO 7: Promedio de alturas general de perchas en hembras y machos en diferentes edades.

	N	0.0-0.05 m	0.6-1.0 m	1.1-1.5 m	1.6-2.0 m	2.1-4.0	x+	d.s.
Hembras	123	2(1,6%)	4(3,3%)	37(30,1%)	48(39%)	32(26,0%)	1,8	.56
Machos edad I.	182	2(1,1%)	13(7,1%)	44(24,2%)	86(47,3%)	37(20,3%)	1,79	.58

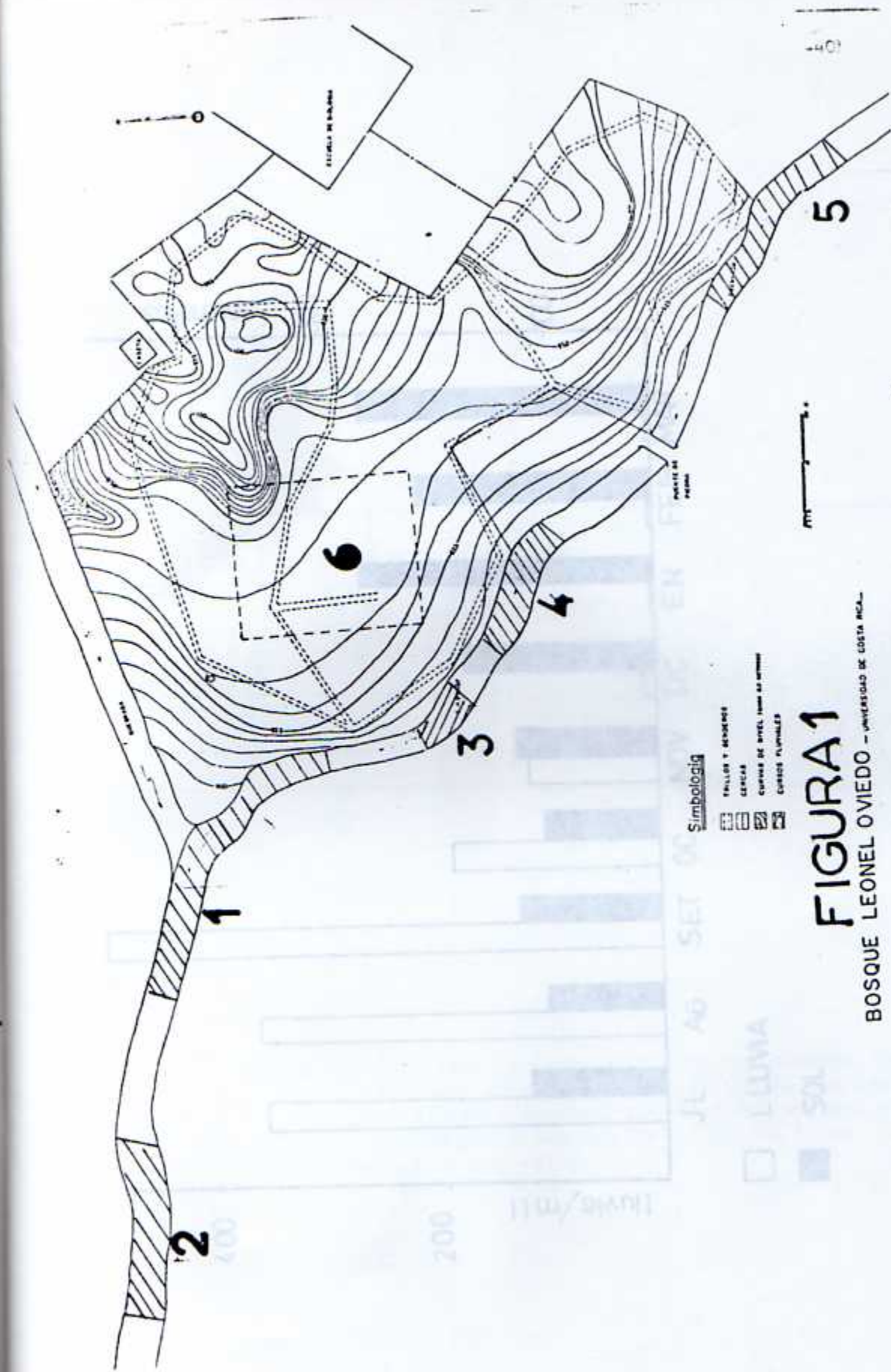
*Al observar más de una vez a un macho o hembra, realizó un promedio de las diferentes alturas de las perchas, y de acuerdo al total de la media se le incluyó en el respectivo intervalo de altura.

CUADRO 8: Total de machos marcados y territoriales para cada edad (enero-marzo).

Mes	Total de machos	Edad 2 territorial	Total marc. de edad 2	Edad 3 territorial	Total marc. de la edad 3	Edad 4 territorial	Total marc. de edad 4:
Enero	154	7(10%)	70	19(26,8%)	71	5(38,5%)	13
Febrero	110	19(27,9%)	61	18(41,9%)	43	3(16,7%)	6
Marzo	84	14(29,2%)	48	13(43,3%)	30	0(0%)	6

CUADRO 9: Cuadro comparativo de varias especies de Hetaerina y Calopteryx maculata.

	<u>H. americana</u>	<u>H. titia</u>	<u>H. vulneratus</u>	<u>H. macropus</u>	<u>H. funcoquuttata</u>	<u>C. maculata</u>
Comportamiento territorial.	SI	SI	SI	SI	SI	SI
Territorio con sitio de ovoposición.	?	?	SI	?	No "lek"	SI
Luchas en círculos.	SI	SI	SI	SI	SI	?
Revoloteo de las alas y elevaciones.	SI	SI	?	SI	Machos en perchas elevadas y hembras	
Tiempo X en días pasados por un macho en un mismo territorio.	3 a 6 H=2	"	3,2+1,1 (N=9)	En un mismo día los machos en las perchas bajas alternan a diferentes horas del día.	9,3+7,8 (N=128)	
Número de cópulas de territoriales satélites.	?	?	36/4	?	30/21	?
Tiempo en el paso de esperma del río nódulo al pene vaginal, en segundos.	?	Antes de capturar a la hembra/7,5 segundos después de capturarla.	Antes de capturar a la hembra.	SI Sin tiempo registrado.	17,2+5,5 segundos N=10	
Tiempo X minutos de cópula.	3,1 n=10	3,7 n = 7	3,82+1,76 N=27	1 a 2 N = 5	4,95+3,08 N = 13	4,7+0,6
Guardia poscopulativa	SI	SI	si En algunos casos la guardia fue fuera del territorio.	SI Fuera del territorio algunas veces.	SI Fuera del territorio	SI 37-140 (N=156).
Tiempo de ovoposición.	7-52 Raíces sumergidas.	?	50-90 Raíces y otros materiales vegetales sumergidos. N = 27.	38 Raíces sumergidas	22-120 Raíces sumergidas	Raíces y semillas sumergidas



- Simbología**
- FOLLAJE Y MADERAS
 - CERCAS
 - CURSOS DE AGUA COMO ARROYOS
 - CURSOS FLUVIALES

FIGURA 1

BOSQUE LEONEL OVIEDO - UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

Figura 1: Mapa topográfico del Bosque Leonel Oviedo, Universidad de Costa Rica, 1984. El mapa muestra la topografía del área, con curvas de nivel que indican elevaciones desde 200 hasta 3000 metros. Se identifican puntos clave numerados del 1 al 6, una red de caminos y una zona sombreada que representa el bosque. El mapa fue elaborado por el Instituto Nacional de Estadística y Censos (INEC) de Costa Rica.

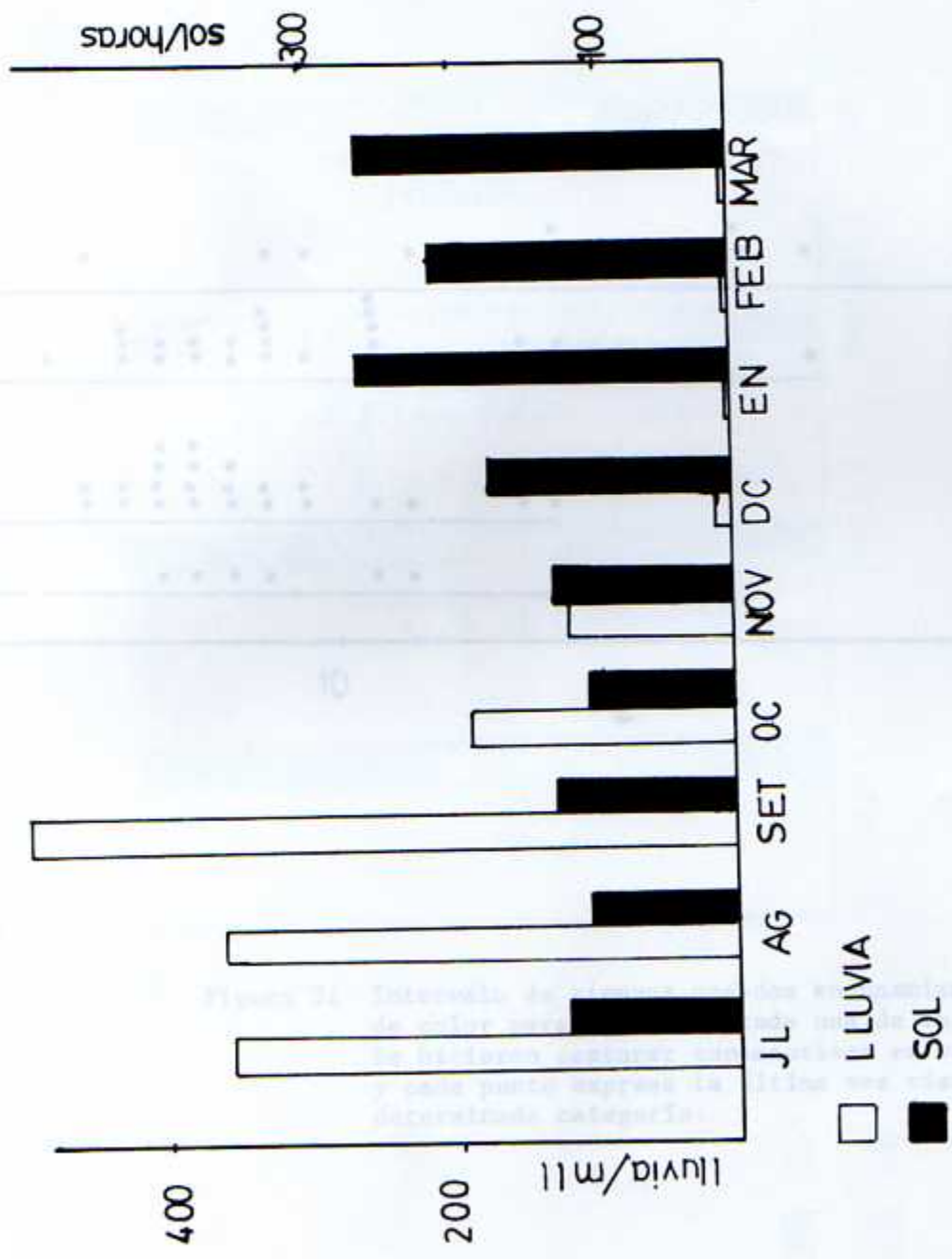


Figura 2: Total de lluvia (en mm) y brillo solar en horas para los meses de julio, 1984 a marzo, 1985. Sabanilla (Universidad de Costa Rica) latitud 9° 57' y longitud 84° 03' (altura 1200 m). Datos suministrados por el Instituto Meteorológico Nacional.

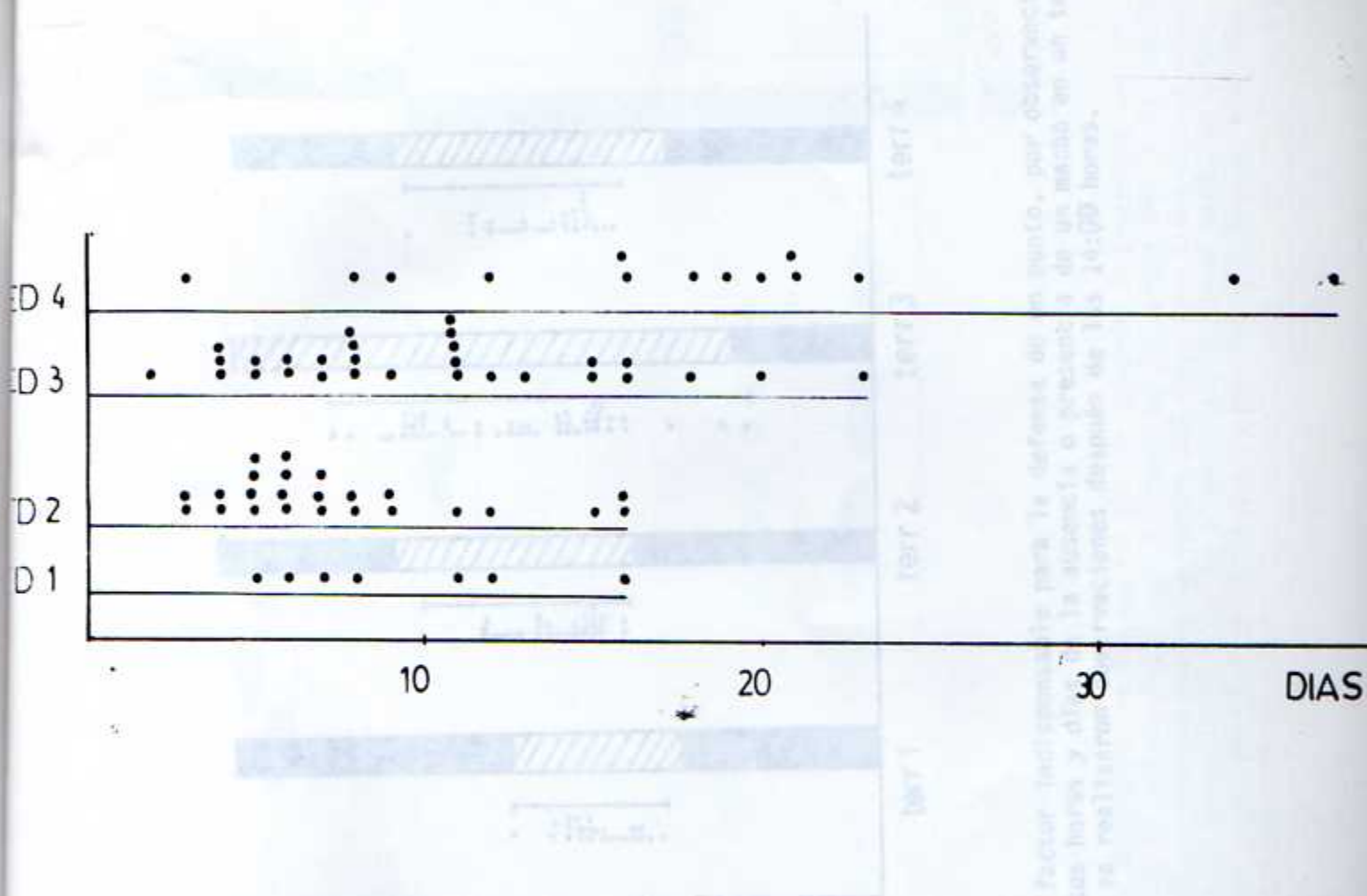


Figura 3: Intervalo de tiempos pasados en unamisma fase de de color para machos de cada una de las edades. Se hicieron capturar consecutivas en varios días, y cada punto expresa la última vez visto en una determinada categoría.

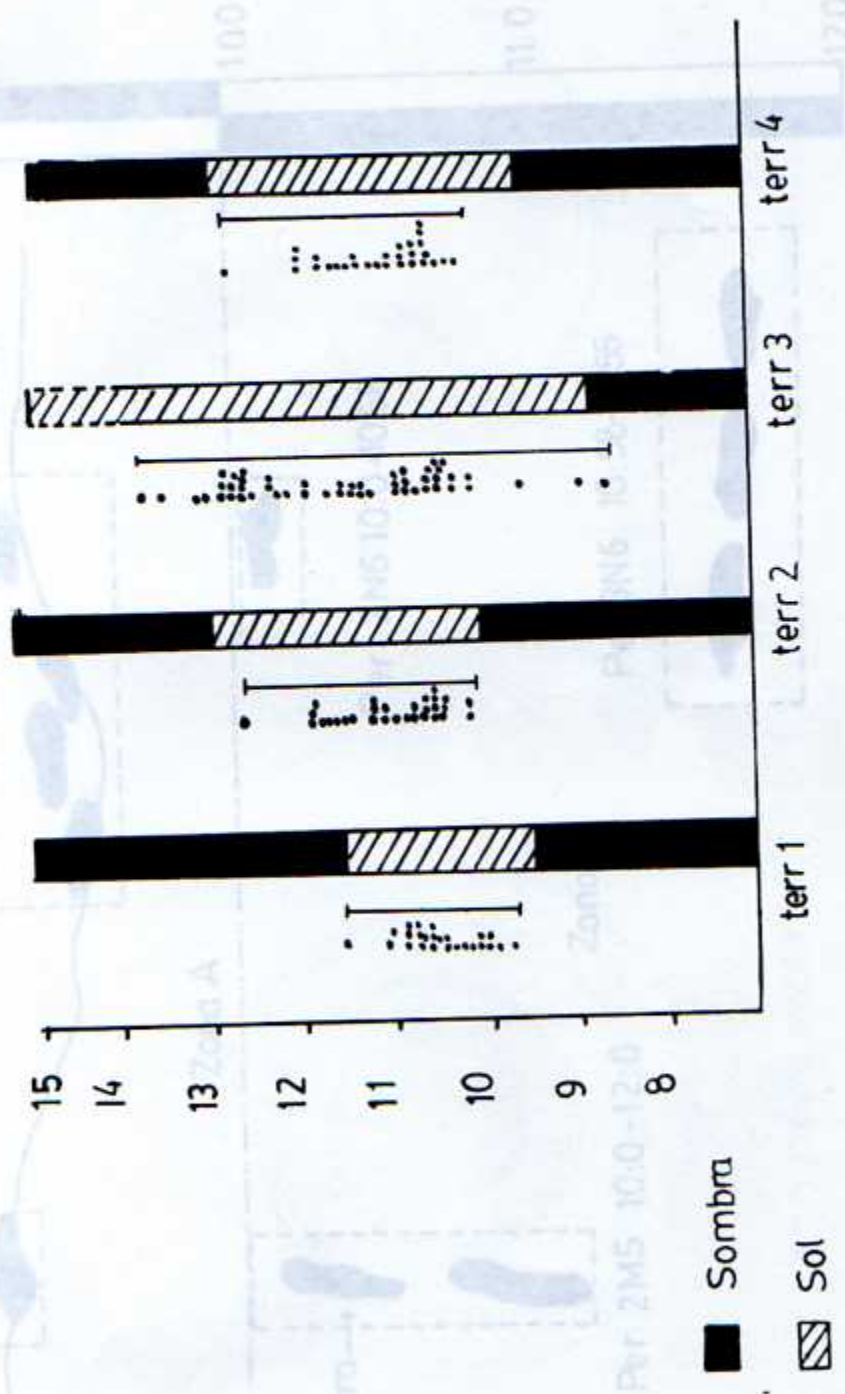


Figura 4: Brillo solar, factor indispensable para la defensa de un punto, por observaciones a diferentes horas y días de la ausencia o presencia de un macho en un territorio. No se realizaron observaciones después de las 14:00 horas.

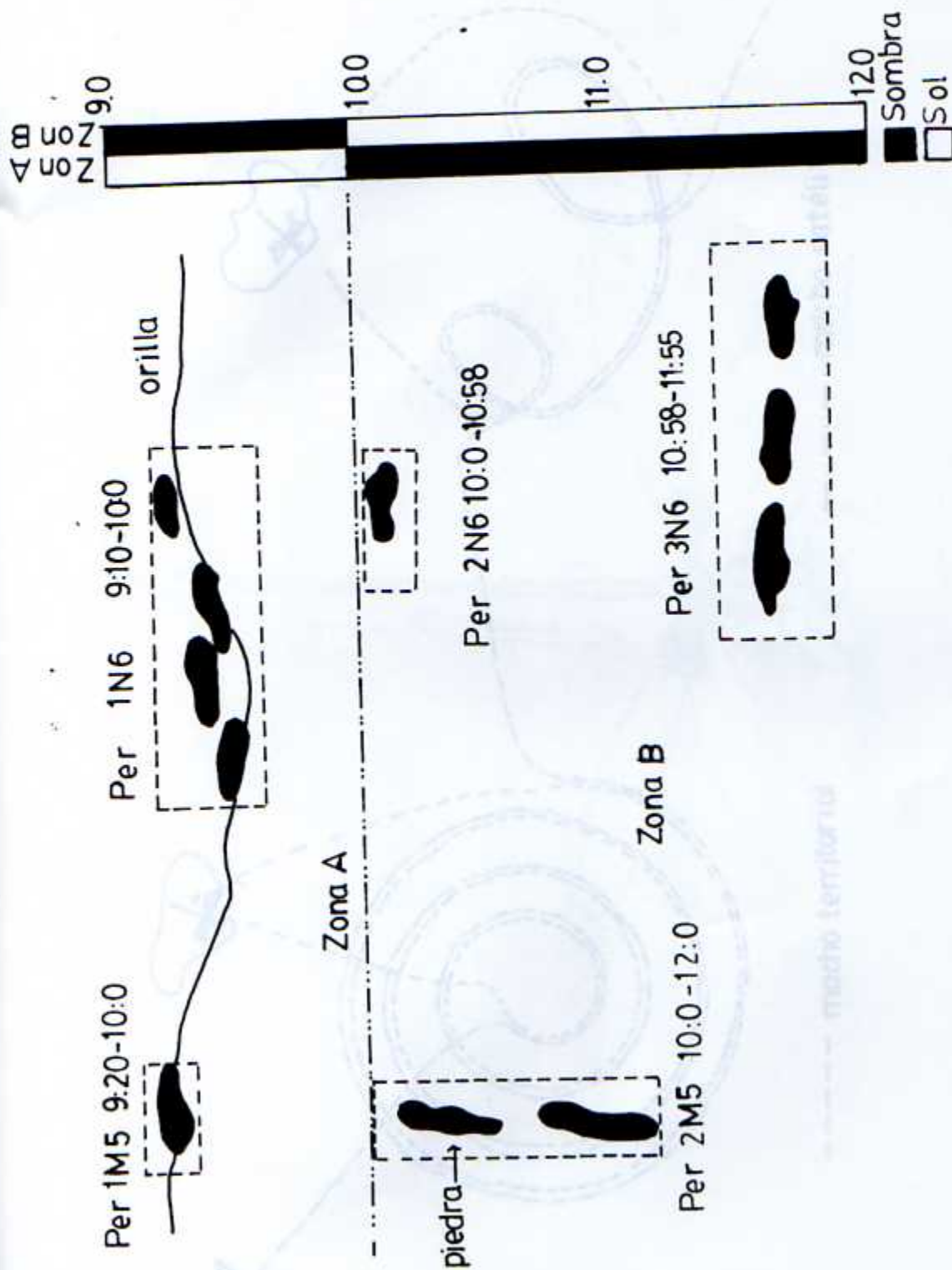


Figura 5: Cambios de perchas defendidas en los machos por la ausencia o presencia del brillo solar. El macho M5 estuvo en la zona A posado en la percha 1M5 (9:20-10:00 a.m.), cuando quedó en sombras pasó a la percha 2M5 en la zona B con brillo solar directo de 10:00 a.m. hasta 12:00 m.d. Lo mismo ocurrió con el macho N6 quien cambió a 3 perchas: per. 1N6 (9:10 a 10:00 a.m.), per 2N6 (10:00 a.m. a 10:58 a.m.) y per. 3N6 (10:58 a 11:55 a.m.).

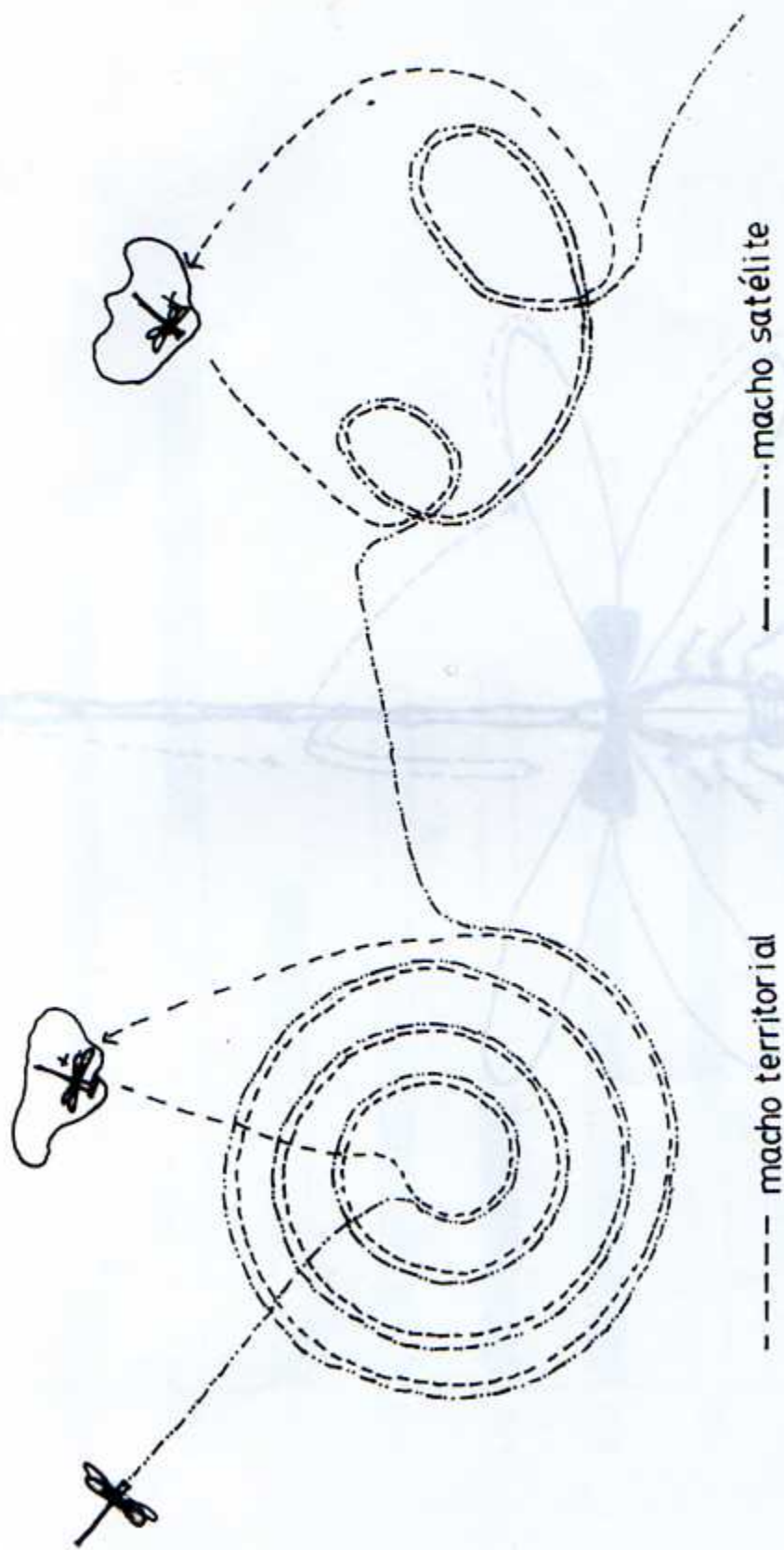


Figura 6: Combate entre un macho territorial y un invasor satélite. El dueño del territorio al percibir a un intruso se acerca, realizando un vuelo en círculo hasta llevarlo al límite de su espacio, y si se encuentra otro territorial vecino se realiza otra pelea.

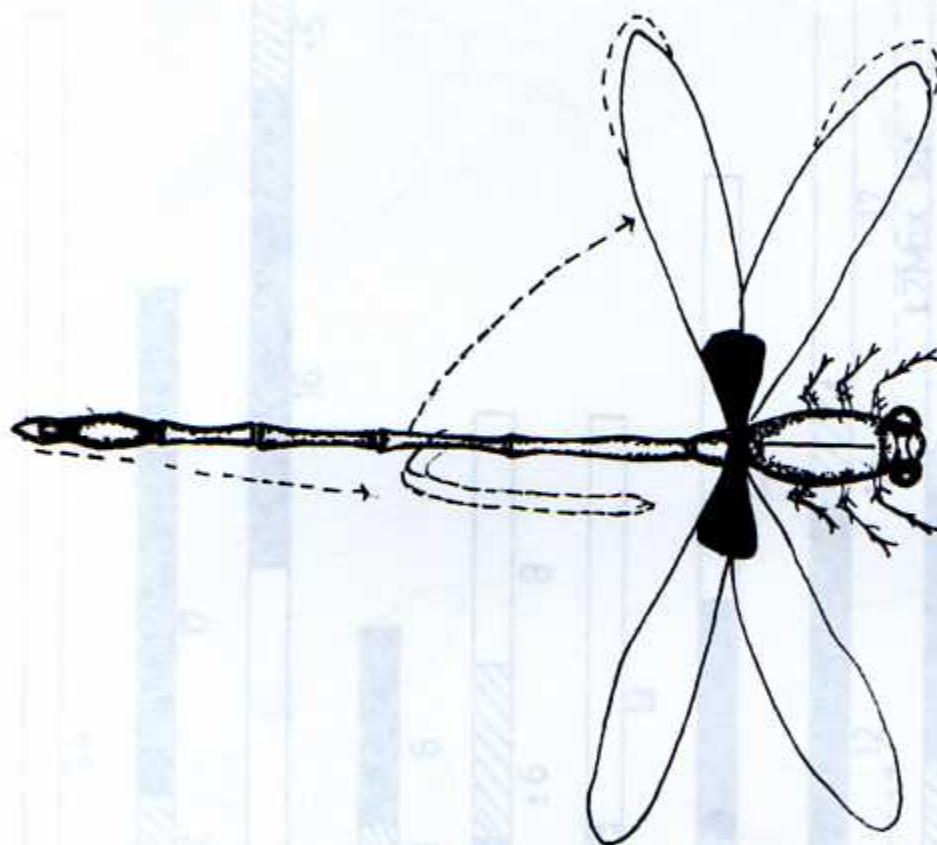


Figura 7: Conducta agresiva de un macho satélite a alturas mayores de .05 m. Extensión de sus alas con pequeños revoloteos, y la elevación de su abdomen al acercarse a otro macho.

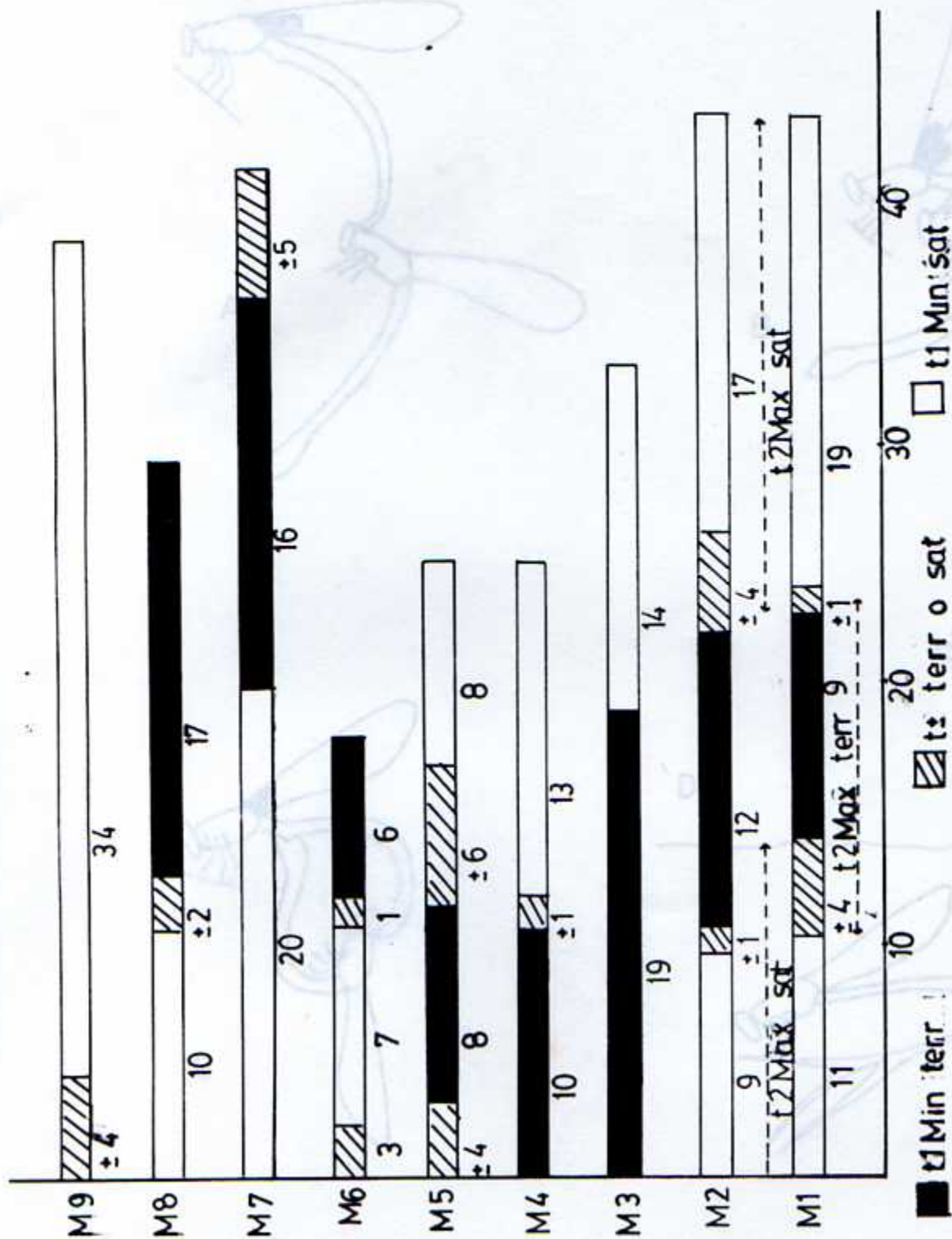


Figura 8: Los cambios de la conducta sexual en los machos durante sus vidas (satélite-territorial-satélite) para 9 machos. Donde tanto el territorial y satélite se tomaron de los días + en los cuales no se tuvo datos seguros de su comportamiento.

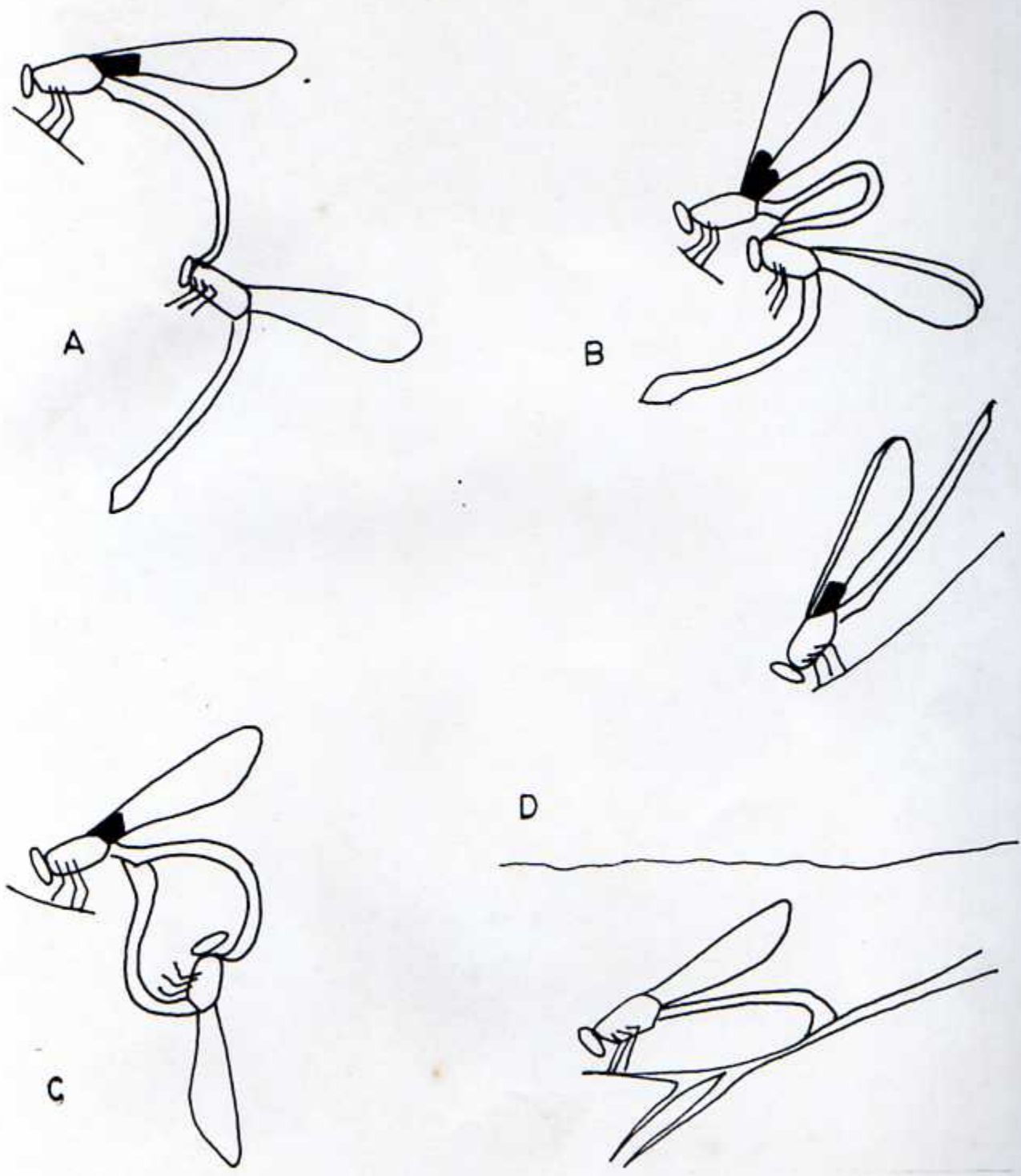


Figura 9: Comportamiento reproductivo de *Hetaerina fuscoguttata*. A movimiento pendular de estímulo para la hembra. B. paso de espermatozoides del poro genital en el noveno segmento al pene vesicular en el segundo del abdomen. C inseminación de la hembra. D. guardia o espera poscopulativa y ovoposición.

