

CONSECUENCIAS DE LA ECOLOGÍA DE LAS LARVAS SOBRE LA TERRITORIALIDAD Y EL ÉXITO REPRODUCTOR DE UNA LIBÉLULA NEOTROPICAL¹

Ola M. Fincke²

¹ Reimpreso con la autorización correspondiente del autor o casa editora: Consequences of larval ecology for territoriality and reproductive success of a Neotropical damselfly. *Ecology* 73: 449-462, 1992. Manuscrito recibido: octubre 9, 1990; revisado: mayo 24, 1991; aceptado: junio 8, 1991.

² Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Apartado 0843-03092, República de Panamá.

³ Department of Zoology, University of Oklahoma, Norman, Oklahoma 73019, USA.

³ Solicitud de copias.

RESUMEN: El comportamiento territorial de los machos y el comportamiento de postura de huevos de las hembras de *Megaloprepus coerulatus*, una libélula que se desarrolla en agujeros llenos de agua de los árboles, se interpreta a la luz de la ecología de sus larvas. La selección sexual favorece los machos grandes, porque éstos triunfan en más contendas territoriales que los pequeños, y las hembras se aparean sólo en la cercanía de los agujeros defendidos (esto es, elección pasiva de la hembra). Los machos de menor tamaño se comportan como tenedores de territorio, hasta que son desalojados y/o actúan como satélites subordinados, en los territorios grandes. Es más probable encontrar hembras en los claros de luz del bosque, aunque éstas ponen huevos, tanto en los agujeros de los árboles de los claros, como del sotobosque. Los machos defendieron sólo un 14% de los sitios utilizados por las hembras para poner huevos.

Los agujeros grandes son relativamente escasos, pero sostienen un mayor número de adultos emergentes por estación, y producen adultos de mayor tamaño, que los agujeros de los árboles que contienen ≤ 1 l de agua, que rara vez producen más que un solo individuo por estación. Al defender sólo los agujeros grandes de los árboles de los claros, los machos aumentan sus probabilidades de apareamiento y de producir varios descendientes e hijos machos, reproductores. Los resultados de un experimento de campo sugieren que la adquisición de pareja y la consecución de hábitats de calidad superior para las larvas, han sido presiones selectivas en la evolución de la elección de territorios por los machos. Como ni los agujeros de mayor tamaño pueden sostener la nidada completa de las hembras, y la presencia de larvas Odonata, coespecíficas o heteroespecíficas, le añade incertidumbre a la supervivencia de las larvas, la selección favorece a las hembras que reparten sus crías en varios agujeros.

PALABRAS CLAVES: Larvas; neotropical; Odonata; postura de huevos; Pseudostigmatidae; éxito reproductor; territorialidad; agujero de árbol.

INTRODUCCIÓN

Por definición, la selección sexual ocurre durante la adquisición de pareja, por medio de competencias entre machos por parejas, o por la elección hecha por las hembras (Darwin, 1871). En las especies en que los padres no cuidan a sus crías, pero cuyos machos defienden en los recursos para la reproducción, se considera que la territorialidad resulta de la selección sexual (Emlen y Oring, 1977, Thornhill y Alcock, 1983), porque los machos territoriales consiguen gran cantidad de parejas (Waage, 1973; Wells, 1977). Este escenario supone que la selección natural ha favorecido a las hembras que ponen huevos en lugares donde

la supervivencia y/o la calidad de las crías, resulten óptimas. Los machos, por tanto, sólo defienden lugares donde las tasas de encuentro con posibles parejas son altas.

Es claro que la protección de los recursos para la reproducción, tales como los lugares de postura de huevos, mejora la aptitud de los machos, si mejora tanto sus oportunidades de apareamiento, como la supervivencia (o calidad) de sus crías (véase Howard, 1978). Por tanto, además de actuar como presiones selectivas sobre la elección que las hembras hagan del sitio para poner huevos, la supervivencia de las larvas, la tasa de crecimiento o la calidad fenotípica de los descendientes, podría, en últimas, influir en la elec-

ción de territorio por los machos. Si se mide la aptitud sólo en términos del éxito de apareamiento (o de fertilización), algún fenotipo de los machos, que mejorara la capacidad de conservar el territorio, podría malinterpretarse como resultado de la selección *sexual solamente*. Por otro lado, si se evalúa la aptitud relativa bajo condiciones de campo, en términos del número y calidad de las crías que alcanzan la madurez, se podrían determinar las posibles consecuencias de la ecología de las larvas, para el comportamiento de los adultos de ambos sexos; en tal caso, la dicotomía entre la selección sexual y natural, sería menos evidente.

Megaloprepus coerulatus (Drury) es una libélula del neotrópico (Odonata: Pseudostigmatidae), cuyas hembras ponen los huevos en los agujeros de los árboles llenos de agua, defendidos por los machos (Fincke, 1984a). Como el territorio de las larvas se puede proteger, se encuentra separado y es de calidad variable, esta es una especie ideal para examinar cómo la utilización del sitio por los adultos para la postura de los huevos y los territorios afectan el destino de los descendientes y, a su turno, cómo la ecología de las larvas afecta el comportamiento reproductor de los adultos. Por ejemplo, es posible que los machos protejan ciertos agujeros de los árboles, porque allí, las probabilidades de encontrar hembras (hipótesis de adquisición de pareja) son mayores y/o podrían defender agujeros que sean aptos para las larvas (hipótesis de hábitat para larvas). También es posible que las hembras se apareen en sitios defendidos, porque al hacerlo, obtienen parejas superiores y acceso a hábitats, también superiores, para las larvas.

En este trabajo demuestro que los territorios defendidos por los machos no pueden pronosticarse en forma adecuada, según la distribución temporal o espacial de las hembras, o de los sitios para poner los huevos. Demuestro que el tamaño del macho afecta su capacidad para defender los territorios y, consecuentemente, influye en su éxito reproductor, así como en la utilización de tácticas alternas de adquisición de pareja. Relaciono el comportamiento de los adultos con la ecología de las larvas, demostrando que el número y el tamaño de los adultos emergentes están correlacionados con el tamaño de los hábitats de las larvas. Al separar en forma experimental dos criterios próximos que los machos podrían utilizar en la elección del territorio, demuestro que la función *última* de la territorialidad de los machos de *M. coerulatus* consiste en la adquisición de pareja y la consecución de hábitats superiores para las larvas.

ANIMAL ESTUDIADO Y HÁBITAT

El estudio se llevó a cabo en el bosque húmedo de tierras bajas de la isla de Barro Colorado (IBC), en la República de Panamá. Esta isla de 1600 ha, experimenta una estación seca desde fines de diciembre hasta abril y otra, lluviosa, desde mayo hasta diciembre. Los machos de *M. coerulatus* se distinguen con facilidad de las hembras, aun al vuelo, por las bandas blancas en las alas que las hembras no tienen. Los adultos son depredadores visuales de las arañas tejedoras de redes (Calvert, 1923; Young, 1980; Fincke, 1992a), que capturan en los claros de luz del dosel del bosque. Para defender los agujeros de los árboles, los machos persiguen y, en ocasiones, golpean a los machos intrusos. Los apareamientos múltiples de las hembras, la vigilancia (sin contacto) de las parejas cuando éstas ponen huevos (Fincke 1984a), y el pene bifurcado (O. M. Fincke, *observación personal*), sugieren que, al aparearse, los machos desplazan la esperma de parejas anteriores, práctica generalizada entre los Odonata (Fincke 1984b, McVey y Smittle 1984, Siva-Jothy 1984, Waage 1986). Un macho territorial no les permite a las hembras poner huevos en su agujero si no se aparean antes con él. Tampoco persiguen a las hembras no dispuestas, más allá de la zona defendida. Los com-

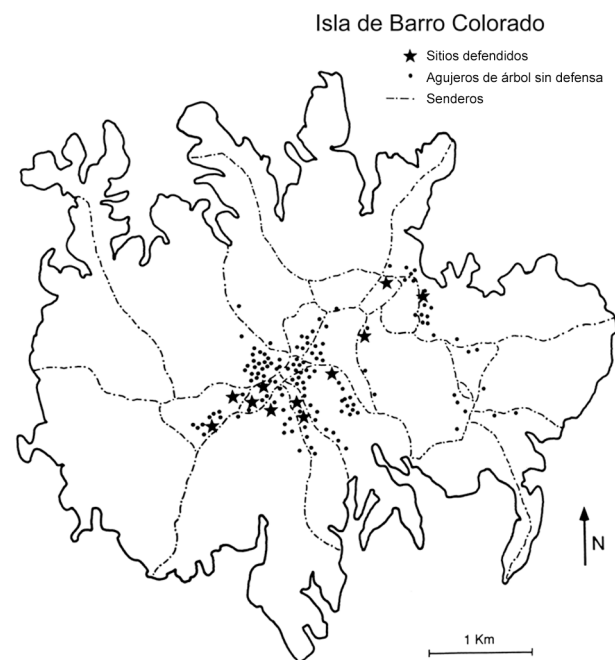


Figura 1. Distribución espacial de agujeros naturales de los árboles muestreados que contenían larvas de *Megaloprepus coerulatus* y/o estaban defendidos por machos.

portamientos de apareamiento y de defensa se han descrito en otros lugares (Fincke, 1984a, 1992a; Ruppel y Fincke, 1989), y fueron filmados por Ruppel (1987).

Además de *M. coerulatus*, dos Pseudostigmatidae (*Mecistogaster linearis* y *Mecistogaster ornata*) de menor tamaño, y otra, más grande, la libélula de la familia Aeshnidae (*Gynacantha membranalis*), se traslapan en la utilización de los agujeros de los árboles. Ninguna de éstas defiende los agujeros de los árboles, que son un recurso restrictivo (Fincke, 1992b). Las larvas de las Odonata son los principales depredadores dentro de los agujeros de los árboles, y aunque haya grandes cantidades de presas, las larvas de mayor tamaño matan con facilidad a las de menor tamaño (O. M. Fincke, manuscrito inédito). La capacidad de competencia de las larvas Odonata aumenta con la longitud media del cuerpo en el último estadio, que es de 22, 28 y 37 mm en ambas especies de *Mecistogaster*, *Megaloprepus coerulatus* y *G. membranalis*, respectivamente (Fincke, 1992a).

MÉTODOS

Distribución temporal y espacial de los adultos

La zona de estudio comprendió el bosque maduro contiguo a los senderos que van desde el claro del laboratorio, hasta la meseta central de la isla (Figura 1). Entre octubre de 1983 y diciembre de 1984, anoté la ubicación de todas las *M. coerulatus* adultas que divisé, y marqué tantas como pude ($N = 236$, un 73% de los machos divisados; $N = 90$, 63% de las hembras divisadas), escribiéndoles un número en el ala delantera, con un marcador indeleble. Medí la longitud del ala delantera y del abdomen, y anoté la edad relativa, según el grado de opacidad y daños del ala, la pruina del cuerpo y la presencia de algas en el tórax (véase Fricke, 1984a). El ciclo relativo de vida se midió como el tiempo transcurrido entre la primera y la última vez que un individuo fue observado.

Medí la abundancia de adultos en los claros y en el sotobosque, registrando los adultos que veía por casualidad (o sea, 0.5-5 min en cualquier lugar) mientras caminaba, entre 1-4 horas por día, por los senderos (2-6 km) entre el claro del laboratorio y la zona de estudio. En la isla de Barro Colorado, los claros de luz componen cerca de un 2.8% del bosque (Brokaw, 1982), así que, pasé la mayor parte del tiempo en el sotobosque. Para determinar cuáles agujeros estaban de-

fendidos, durante la estación lluviosa de 1983-1984, hice un total de 869 revisiones (con un mínimo de 3 en cada sitio), en 54 sitios de agujeros de tamaño reducido y en 28, de agujeros grandes, en los claros y en el sotobosque. En adelante, "sitio" se refiere a las inmediaciones de algún árbol con uno, o varios agujeros. El atractivo de estos sitios para los machos y las hembras, se determinó comparando el número de individuos de cada sexo, durante los primeros cinco minutos de observación en un lugar dado. Así medida, la frecuencia de hembras y el número de revisiones del sitio no se correlacionaron significativamente ($r = 0.15$, $N = 82$, $P < .2$), mientras que la frecuencia de machos y la frecuencia de verificaciones efectuadas, se correlacionaron en forma leve ($r = 0.24$, $P < .04$).

Para determinar si la ausencia de adultos, notada a finales de la estación seca, se debía a que éstos habían abandonado los agujeros de los árboles secos, o a algún otro factor (p. ej., intolerancia fisiológica a las condiciones de fines de la estación seca: véase Windsor, 1990), llevé a cabo dos experimentos de irrigación. A mediados de marzo de 1983, cuando todos los agujeros de los árboles se encontraban secos, irrigué 8, que sabía defendidos en diciembre de 1982. Durante 10 días, verifiqué la presencia de adultos de *M. coerulatus*. Durante la estación seca de 1984, mantuve llenos de agua 14 agujeros artificiales defendidos, y verifiqué la presencia de adultos, una vez por semana, cuando menos, durante el resto del estudio.

Comportamiento territorial y éxito en el apareamiento de los machos

El comportamiento territorial y de apareamiento se estudió en agujeros naturales y artificiales de los árboles, con observaciones diarias, relativamente breves (5-20 min), en 30 sitios que, se sabía, estaban defendidos por un macho o más que uno, durante el estudio ($\bar{X} \pm 1 \text{ SE} = 33.0 \pm 4.1$ revisiones por sitio), y en 84 sitios de agujeros no defendidos (8.2 ± 0.6 revisiones por sitio). Además, se hicieron 49 observaciones más prolongadas, de 60-180 min ($\bar{X} = 120$ min) en 18 sitios defendidos ($\bar{X} \pm 1 \text{ SE} = 2.7 \pm 0.4$ verificaciones por sitio). Clasifiqué un macho como territorial, si protegía con éxito un sitio, o si era el único macho presente durante un mínimo de tres días seguidos. La relación de machos a hembras y el comportamiento de los machos en estos territorios se compararon con observaciones durante 29 días seguidos en un sólo territorio extenso,

en febrero de 1986, cuando se observaron adultos entre las 0900 y las 1500 horas ($\bar{X} \pm 1 \text{ EE} = 3.1 \pm 1.2 \text{ h/d}$). En el análisis de ese sitio, se excluyó un día muy nublado, debido a que en esas condiciones, tanto machos como hembras, permanecen inactivos. Este estudio intensivo, confirmó que los machos territoriales pasan la mayor parte de su tiempo de actividad diaria (1000-1430 h) cerca del sitio defendido. Así, para calcular la duración de la tenencia del territorio por un macho en un sitio dado (en adelante “duración de tenencia de territorio”), le atribuí presencia a un macho para todo el intervalo entre los días cuando se sabía que defendía con éxito el territorio.

Determiné si el tamaño del cuerpo influía en el éxito de la protección del territorio, anotando el resultado de las contiendas territoriales naturales y, además, arreglando siete encuentros entre machos de diferentes tamaños. En éstos, primero eliminé el macho territorial e introduje un macho marcado, al cual se le permitió establecerse. Entre 45 y 150 minutos después, se liberó el macho original en el sitio y se registró el resultado de la lucha. Los machos que no regresaban al territorio antes de 5 minutos, se registraban como derrotados.

Con el fin de controlar los posibles efectos de los agujeros artificiales sobre la frecuencia de la territorialidad o del apareamiento dentro de la población, presento los datos sobre el éxito de apareamiento de los machos correspondientes a 1983-1984 y 1986, con los datos tomados en la misma zona de estudio, en 1982 (de octubre a diciembre), cuando no había agujeros artificiales y se sabía que 7 agujeros estaban defendidos. En todos los datos, se reportan los promedios con $\pm 1 \text{ EE}$; los valores t se refieren a las pruebas t de Student, y las pruebas comparativas son de dos colas, a menos que se afirme lo contrario.

Calidad de los agujeros de los árboles, como hábitat de las larvas

Con el fin de determinar cuáles agujeros constituían los mejores hábitats para las larvas en 1983 a 1984, llevé a cabo un censo de 212 agujeros llenos de agua, que se encontraran a menos de 2 metros de altura sobre el suelo y que contuvieran más de 0.04 l de volumen (mínimo en que se encontraron larvas). Los agujeros de los árboles se clasificaron como de *sotobosque* (<10% dosel abierto medido con un densímetro) o de *claros* ($\geq 10\%$ dosel abierto). Anoté todas hembras que observé que ponían huevos; también utilicé la presencia de larvas de

M. coerulatus, como evidencia de que una hembra, al menos, había puesto huevos en un agujero dado. El término “agujeros grandes” o “sitios grandes” se refieren a los que contenían >1 l de agua y “pequeños”, a los que tenían 1 l de agua o menos.

Calculé el tiempo mínimo necesario para que las larvas de *M. coerulatus* emergieran de un agujero dado, como el tiempo transcurrido entre el llenado del agujero (o sea, la iniciación de la estación lluviosa) y la fecha en que las primeras larvas emergieron. El tamaño y el número de adultos que emergieron de los agujeros, entre mayo y diciembre de 1984, se determinaron, al retirar todas las larvas del último estadio (o sea, aquéllas que tenían las almohadillas de las alas bien desarrolladas) en un subconjunto de agujeros que se controlaron una vez por mes, cuando menos, hasta que se secaron (véanse detalles en Fincke, 1992b). Estas larvas se mantuvieron en frascos separados (alimentadas a voluntad, con renacuajos recién eclosionados de *Physalaemus pustulosus*), hasta que emergieron ($9.7 \pm 1.0 \text{ d}$, $N = 65$), en un insectario al aire libre. Como, en general, las larvas dejaron de alimentarse $\approx 7 - 10$ días antes de emerger, cualquier aumento de tamaño, luego de que se retiraron de los agujeros, fue mínimo. Los nuevos adultos se marcaron 24 horas después de emerger y se liberaron en diversos sitios de la zona de estudio. Se midió el tiempo necesario para la maduración sexual como el tiempo mínimo, posterior a la emergencia, en que una hembra marcada fue observada apareándose o poniendo huevos, o un macho marcado fue observado protegiendo un territorio.

Elección del sitio por los machos

Tanto las hembras, como los agujeros grandes se encontraban en abundancia desproporcionada en los claros, que también eran los sitios preferidos por los machos territoriales. Entonces, para determinar la importancia relativa de la adquisición de pareja versus el control de hábitats favorables para las crías, como posibles funciones de la territorialidad de los machos, comprobé, en forma experimental, la importancia de la claridad del dosel versus el volumen de los agujeros de los árboles, como criterios utilizados por los machos para elegir un sitio. La elección de posibles territorios por los machos se controló en agujeros artificiales colocados en claros abiertos y a la sombra, en el sotobosque. Ninguno de los agujeros artificiales se encontraba cerca de los agujeros de los árboles y todos

estaban distantes entre sí, al menos 0.1 km. Los agujeros artificiales eran de tamaño reducido (0.2 l), mediano (2-3 l) o grande (9-16 l) y consistían en tinajas de plástico revestidas con plástico negro, colocadas para recolectar agua lluvia. Estos agujeros fueron rápidamente colonizados por los Odonata, otros invertebrados acuáticos y renacuajos. Se revisaron los sitios en busca de adultos, al menos una vez por semana, durante un período de 3 meses, en la estación lluviosa. En este artículo, “agujeros de los árboles” se refiere sólo a los agujeros naturales, mientras que “agujeros” puede referirse a muestras que comprenden agujeros de árbol artificiales y naturales.

RESULTADOS

Distribución espacial y temporal de los adultos en el bosque

Debido a que buscan alimentos sólo en partes soleadas (Fincke, 1992a), tanto los machos, como las hembras, frecuentaban los claros y, por tanto, se encontraban con menor frecuencia en el sotobosque, aunque, también era frecuente ver libélulas allí. La mayoría (70%) de las observaciones de hembras (no nuevas) ($N = 145$), se efectuaron en los territorios (Figura 1). Estos resultados, sin embargo, aparecieron sesgados, debido a la presencia de machos residentes, que efectuaban despliegues notorios (véase Rüppell, 1987; Rüppell y Fincke, 1989), probablemente incitando a las hembras Odonata (como lo hicieron conmigo), hacia algún agujero de árbol cercano. De las 93 hembras (no nuevas) divisadas en los primeros 5 minutos, en un sitio donde no había machos, el 88% se encontraba en los claros (59/82 en sitios con agujeros de árbol; 23/82, en sitios sin agujeros de árbol). En contraste, sólo se observó un 12% en el sotobosque (4/11 en sitios próximos a agujeros; 7/11 en sitios donde no había agujeros). Calculando en forma moderada, que sólo pasé un 20% del tiempo de observación en el sotobosque, esta distribución de hembras no fue azarosa con respecto al dosel ($\chi^2 = 3.9$, 1 gl, $P < .05$). Además, las hembras visitaron los agujeros de árboles en los claros, sin importar el volumen, con mayor frecuencia que los grandes, o los pequeños, en el sotobosque (Cuadro 1).

De todos los machos (no nuevos) divisados ($N = 687$, excluyendo observaciones múltiples por macho, por día), el 94% se encontraban en territorios (todos en

Cuadro 1. Frecuencia de adultos de la libélula *Megaloprepus coerulatus* observados durante los primeros 5 minutos de la revisión, en agujeros naturales de árboles. Los datos son promedios ± 1 SE.*

	Volumen de los agujeros de árbol**	
	Grandes (< 1 l)	Pequeños (≤ 1 l)
Claros		
Número de agujeros de árbol	11	8
Número de revisiones/agujero	23.6 \pm 6.3	7.0 \pm 1.6
Número de hembras/revisión	0.12 \pm 0.05	0.13 \pm 0.12
Número de machos/revisión	0.28 \pm 0.10	0.08 \pm 0.04
Sotobosque		
Número de agujeros de árbol	17	46
Número de revisiones/agujero	10.7 \pm 2.0	8.1 \pm 0.8
Número de hembras/revisión	0.03 \pm 0.02	0.00
Número de machos/revisión	0.07 \pm 0.03	0.00

* En hembras, la cubierta del dosel mostró un efecto significativo sobre la frecuencia (ANOVA de dos vías ($F_{1,80} = 10.7$, $P < .002$), mientras que el volumen del sitio no lo hizo. ($F_{1,80} = 0.01$, $P < .8$; efecto de interacción, $F_{1,80} = 0.40$, $P < .6$). Tanto la cubierta del dosel ($F_{1,80} = 14.3$, $P < .0003$), como el volumen del sitio ($F_{1,80} = 12.2$, $P < .0002$) afectaron la frecuencia de machos en un sitio (efecto de interacción, $F_{1,80} = 2.8$, $P < .1$).

** Volumen combinado de todos los agujeros de árbol en un sitio dado.

los claros, o contiguos a ellos). De los 38 machos divisados en otros sitios, un 73%, se observó en claros de luz (21/28 sin agujeros). Sólo uno se encontró cerca de un agujero en el sotobosque, y no había ninguno en presencia de una hembra. Tal como las hembras, los machos visitaron los agujeros de los árboles en el sotobosque, pero, al contrario de las hembras, visitaron los agujeros grandes en los claros con mayor frecuencia que los pequeños (Cuadro 1).

Aunque los adultos emergieron en forma escalonada durante todo el año, a fines de la estación seca (abril), se encontraron pocos adultos (véase *individuos "jóvenes"* en la Figura 2). La escasez de adultos en esta época se debió, al menos en parte, a la inactividad (y no a la muerte). Al comienzo de la estación lluviosa (mayo-julio), la mayoría de los individuos observados habían alcanzado la madurez sexual. Como el tiempo mínimo hasta la emergencia en el campo fue de 130 días, los adultos maduros divisados en mayo y junio, deben haber emergido antes que los agujeros de los árboles se secaran, en marzo. La mayoría de los adultos jóvenes, a comienzos de la estación lluviosa,

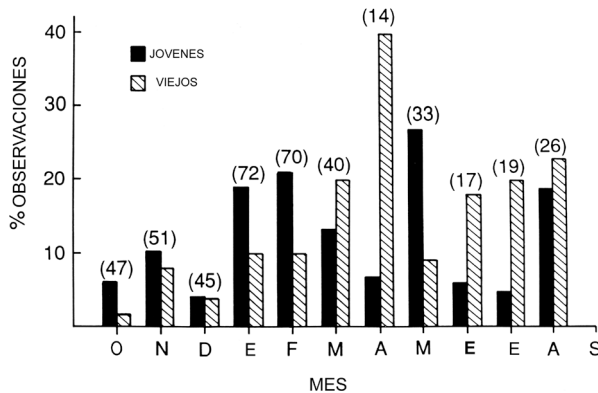


Figura 2. Relación de individuos “jóvenes” y “viejos” de *Megaloprepus coerulatus*, observados en el transcurso del año. Los números entre paréntesis corresponden al total de individuos observados por mes. Las relaciones no llegan a 1.0, debido a que se excluyeron individuos de edad intermedia.

probablemente eran los que emergieron de los agujeros de irrigación artificial, durante la estación seca, mientras que es posible que algunos sobrevivieran en forma natural, en los agujeros de los árboles que se secaban.

Sólo un 8.6% de los 116 machos recién emergidos y un 5.8% de las 137 hembras recién emergidas, que se habían marcado y luego liberado, se observaron de nuevo en la zona de estudio, en los 12 meses siguientes. El tiempo mínimo para alcanzar la madurez sexual fue de 39.2 ± 1.0 días para las hembras (rango = 37 – 42 d, $N = 4$) y de 24.7 ± 1.0 d para los machos (rango = 20–25 d, $N = 6$). Los individuos sexualmente maduros, liberados apenas emergieron, se observaron de nuevo, distantes entre 0.3 y 1.7 km, del lugar de liberación. Aunque los machos adquirieron los colores de los adultos el mismo día que emergieron, tres machos recién emergidos (que habían sido marcados), cerca de los agujeros de los árboles, no se volvieron a véase allí, después de una semana, lo que concuerda con la hipótesis de que los machos no “heredan” los territorios, de sus padres.

Utilización espacial de los agujeros de los árboles por machos y hembras

De los 85 sitios naturales en que se revisó el contenido de los agujeros de los árboles, al menos tres veces en 1983–1984, 22 tenían más de un agujero. Los árboles caídos tenían una cantidad significativamente mayor (1.7 ± 0.3 agujeros, $N = 51$ árboles, rango 1-11 agujeros)

de agujeros, que los árboles vivos, en pie (1.1 ± 0.03 agujeros, $N = 155$ árboles, rango 1-4 agujeros) o que los árboles muertos (1.2 ± 0.1 agujeros $N = 21$ árboles, rango 1-2 agujeros, ANOVA, $F_{2,224} = 6.6$, $P < .002$). La mayoría (62%) de los agujeros de los árboles tenían un volumen < 1 l, y la mayoría (85%) de estos agujeros pequeños se encontraban en el sotobosque. Los agujeros de los árboles de los claros, eran de mayor tamaño (volumen = 2.9 ± 0.7 l, $N = 69$), que los del sotobosque (1.4 ± 0.3 l, $N = 159$, $t = -1.86$, $P < .05$).

En quince meses, sólo 11 (13%) de los 85 sitios naturales, o el 31% de los 119 agujeros de árboles controlados, se encontraban defendidos por un macho adulto de *M. coerulatus* (Figura 3). Los machos protegieron un subconjunto de agujeros de árboles de mayor tamaño (volumen = 6.2 ± 1.4 l, $N = 37$) y se encontraban en zonas más abiertas (apertura = $28.4 \pm 2.8\%$), que los utilizados por las hembras (volumen = 2.4 ± 0.5 l, $N = 114$, $t = -2.4$, $P < .01$; apertura = $16.0 \pm 1.5\%$, $t = -3.9$, $P < .01$). Ocho (73%) sitios defendidos

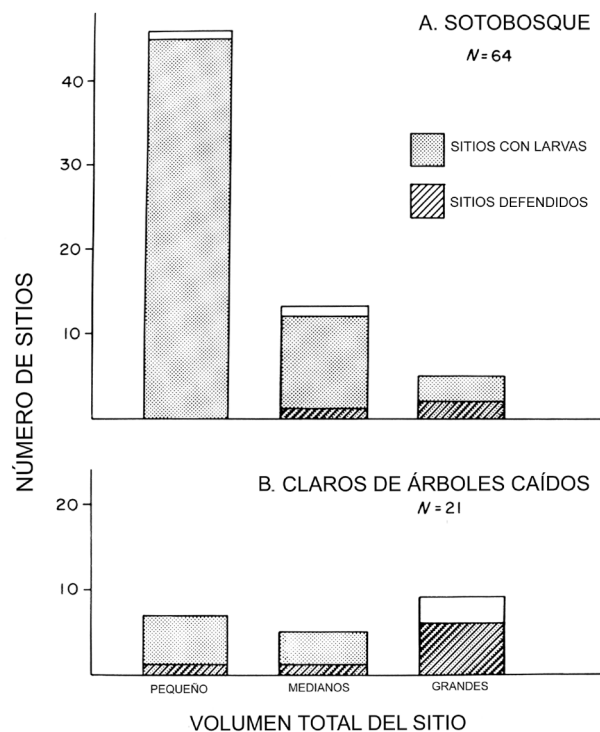


Figura 3. Número de sitios de la muestra en el sotobosque y en claros de luz utilizados por los machos territoriales y hembras que ponían huevos. El volumen del sitio corresponde al volumen combinado de todos los agujeros en un sitio dado. Pequeños ≤ 1.0 l, medianos ≤ 4 l, grandes > 4 l.

Cuadro 2. Tamaño de los machos sexualmente maduros de *Megloprepus coerulatus*. En las muestras reducidas, *U* se refiere a la prueba *U* de Mann-Whitney. Las pruebas para la comparación entre machos apareados y machos no apareados, son pruebas de una cola.

Año	Tipo de macho	N	Tamaño (mm, $\bar{x} \pm SE$)	
			Ala	Abdomen
1986	Territorial	6	73.4 \pm 1.8	86.9 \pm 2.4
	Satélite	6	58.6 \pm 1.2	71.3 \pm 1.3
			U = 0**	U = 0**
1982	Apareados	6	71.8 \pm 2.1	84.5 \pm 2.6
	No apareados	27	67.0 \pm 1.3	79.1 \pm 1.4
			t = 1.6	t = 1.7*
1983-1984	Apareados	28	68.8 \pm 1.0	82.8 \pm 1.2
	No apareados	178	67.0 \pm 0.4	80.3 \pm 0.5
			t = -1.6*	t = -1.9*
1982	Territorial	10	73.2 \pm 1.8	86.0 \pm 1.9
	No territorial	23	65.6 \pm 1.2	77.5 \pm 1.3
			t = -3.5**	t = -3.6**
1983-1984	Territorial	78	68.3 \pm 0.6	82.0 \pm 0.7
	No territorial	128	66.5 \pm 0.5**	79.7 \pm 0.6
			t = -2.2**	t = -2.6**

* $P < .05$, ** $P < .01$

se encontraban en los árboles caídos que habían dado origen a los claros y los otros 3, en el sotobosque, eran contiguos a los claros. En éstos últimos, las hembras en general se encontraron, inicialmente, en el claro, después de lo cual los machos territoriales “perseguían” a una posible pareja hacia un agujero, en el sotobosque. Debido a que, por lo menos, una hembra puso huevos en, al menos, un agujero de árbol, en 80 (94%) de los 85 sitios, el traslapo espacial de utilización del sitio por machos y hembras fue sólo del 14% (11/80 sitios, Figura 3). Aun si, con el tiempo, los machos encontraran todos los sitios de la muestra con agujeros de tamaño mediano a grande, en los claros, el grado de traslapo, en el mejor de los casos, habría sido de sólo un 17.5%.

Hubo gran consistencia de un año a otro, en los sitios defendidos por los machos, mientras los agujeros de los árboles tuvieran agua. Todos los sitios territoriales defendidos en 1983, se encontraron defendidos en 1984. Como los más defendidos se encuentran en árboles caídos, que con el tiempo se descomponen, sólo 4 de los 6 agujeros de árboles defendidos en 1982, eran aún utilizados en 1984. El único aún en uso en 1990 (control más reciente), se encontró en un árbol vivo de *Ceiba pentandra*. En contraste, todos los 25

sitios de postura, en árboles vivos, que las hembras utilizaban en 1982 y que fueron revisados en 1990 nuevamente, eran hábitats de larvas de Odonata.

Comportamiento territorial de los machos

Según su comportamiento en las zonas defendidas, los machos se clasificaron como tenedores de territorios, intrusos o satélites. Los satélites sólo se encontraron en 2 (18%) de los territorios controlados en 1983-1984; ambos sitios de gran volumen (57 y 8.7 l). Mientras que los machos intrusos, retadores, volaban en forma notoria en el centro del territorio, los satélites pasaban casi todo el tiempo posados en la sombra, cerca de los agujeros defendidos. Las contiendas entre machos territoriales y satélites no terminaban en las grandes batallas (3-5 min), que caracterizaban los intentos de invasión de los machos intrusos. Los satélites frecuentaban los sitios defendidos una y otra vez (6.2 ± 2.1 d, $N = 6$), mientras que los intrusos rara vez regresaban, en los días subsiguientes, a los sitios de donde habían sido derrotados. Los satélites eran, en general, mucho más pequeños que los machos territoriales o los intrusos (Cuadro 2), pero los individuos

mostraban flexibilidad para adoptar tácticas alternas de apareamiento. Al descubrir un agujero sin protección, actuaban como tenedores, hasta que otro macho, más grande, los desalojaba. En un caso, un macho actuó como satélite en un agujero defendido, pero al ser desalojado, apareció en un agujero artificial distante ≈ 100 m, donde se comportó como macho territorial.

En todos los años del estudio, cerca de un tercio de los machos sexualmente maduros, que habían sido marcados, fueron reconocidos como territoriales en algún momento del estudio (Cuadro 2). En promedio, un macho territorial controlaba un sitio dado 20.2 ± 2.0 d (datos de 1983-1984, rango = 3-83 d). Veintidós machos (28%) protegieron más de un territorio, en forma consecutiva; 5 fueron tenedores de tres sitios, en el transcurso del estudio. No hubo correlación entre el volumen total de un sitio natural defendido y la proporción de los días de la estación lluviosa (revisados), en que un sitio fue defendido ($r = 0.15$, $N = 11$, $P > .4$), lo que sugiere que, una vez que un sitio de gran volumen era abandonado, otros machos tenían la misma dificultad para encontrarlo, que para encontrar sitios con menos agujeros o con agujeros de menor tamaño.

Los machos territoriales eran significativamente más grandes que los machos no reconocidos como territoriales (Cuadro 2). Era más probable que los machos más grandes ganaran una disputa territorial, que los machos más pequeños que el contrincante (Figura 4). Los tenedores de territorios ganaban más contiendas naturales (85%) que los intrusos, pero éstos últimos eran, en general, de menor tamaño que los primeros (83% de los encuentros). Sin embargo, la tenencia anterior, por sí misma, otorgaba pocas ventajas en las disputas territoriales. Los tenedores de territorios que resultaban vencedores en las contiendas, en general, no eran de menor tamaño que sus contendores, como tampoco lo eran los intrusos que ganaban las contiendas ($\chi^2 = 0.029$, 1 gl, $P < .5$). En las siete pruebas en que se introdujeron machos, el primer tenedor del territorio se apresuraba a protegerlo, aunque sólo llevara 2.5 h en él. Los tenedores iniciales de los territorios derrotaron a dos de los tres machos pequeños que habían sido introducidos (en la excepción, el vencedor era apenas un poco más pequeño que el tenedor derrotado), pero fueron derrotados por todos los cuatro machos que habían sido introducidos, de mayor tamaño. Además, en los machos observados más que una vez, se encontró una correlación positiva leve, pero significativa, entre la longitud de las alas y el número de días que pasaban en un territorio dado ($r = 0.20$, $N = 96$, $P < .05$). El número de hembras que

un macho territorial encontraba se correlacionaron en forma positiva con la duración de la tenencia del territorio ($r = 0.39$, $N = 96$, $P < .0001$).

Los resultados del experimento de irrigación mostraron que los territorios eran abandonados a fines de la estación seca, no porque los agujeros se secaran, sino por otras razones. Machos y hembras abandonaron los agujeros un mes antes de que el agua se evaporara. En 1984, todos los 14 agujeros, excepto dos, que se mantuvieron llenos durante toda la estación seca, fueron abandonados 3 o más, semanas (37.6 ± 4.3 d) antes de la primera lluvia de la estación lluviosa, el 18 de abril. En promedio, los territorios estuvieron abandonados durante 52.5 ± 3.4 d ($N = 11$) entre fines de la estación seca y comienzos de la lluviosa. Ninguno de los agujeros irrigados durante la estación seca de 1982 atrajo machos, ni hembras (sólo se observó un individuo macho, a mediados de marzo, en el transcurso del experimento de diez días).

El tiempo promedio transcurrido entre la primera lluvia y la reanudación de la protección de un territorio que hubiera sido defendido con anterioridad fue de 27.2 ± 4.1 d (rango, 1-80 d, $N = 25$), lo que coincidió

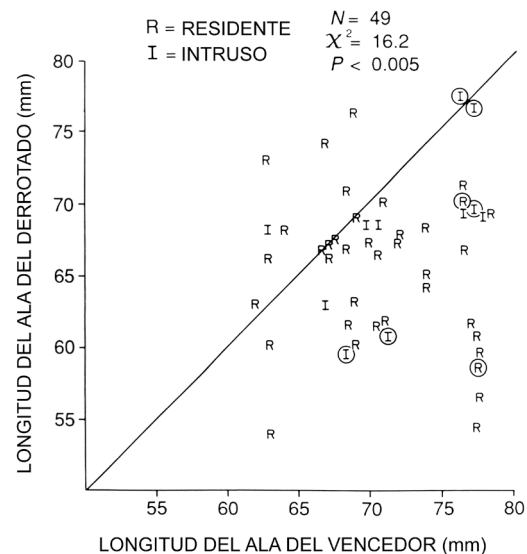


Figura 4. Resultado de las contiendas territoriales, como función del tamaño de residentes e intrusos. Las contiendas experimentales (véase Métodos: Comportamiento territorial y éxito reproductor de los machos) aparecen dentro de un círculo; $r = 0.12$, $P < .5$, χ^2 comprueba la hipótesis de que un número igual de vencedores caen por encima (o sea, son más pequeños, que los derrotados) y por debajo (o sea, son más grandes que los derrotados) de la línea.

con la época en que las hembras comenzaron a poner huevos (Fincke, 1992b). Dos machos que habían defendido los agujeros irrigados en forma artificial, fueron los únicos que reanudaron la protección del mismo sitio durante la estación lluviosa; estos machos regresaron a sus territorios entre 1 y 3 días después de las primeras lluvias. La longitud de las alas de los primeros 20 machos (69.6 ± 1.3 mm) observados a comienzos de la estación lluviosa, en un territorio que había sido defendido con anterioridad, no era significativamente diferente de la de los otros 216 machos marcados en la población (67.2 ± 0.3 mm, $t = -1.6$, $P < .1$).

Frecuencia de adultos en los territorios

Era más probable encontrar hembras en los agujeros defendidos de los claros (0.17 ± 0.05 hembras por revisión, $N = 8$ sitios), que en agujeros no defendidos en claros (0.09 ± 0.09 hembras por revisión, $N = 11$ sitios, Mann-Whitney $U = 8$, $P < .002$). Además, en un periodo de 4 semanas, hasta 6 hembras pusieron huevos en el mismo agujero de árbol defendido, pero nunca se observaron posturas múltiples en agujeros no defendidos. Aún así, la frecuencia de adultos en los territorios fue baja. En los 18 sitios defendidos, observados durante 2 horas en promedio, cada vez, sólo se observaron 1.4 ± 0.13 machos, por revisión. Las visitas de las hembras fueron aun más escasas (0.5 ± 0.15 individuos por revisión, $N = 18$), lo que resulta en una relación de sexo, de 0.51 ± 0.15 (hembras: machos, $N = 49$ revisiones). Sólo se observaron machos territoriales en un sitio dado, en 0.59 ± 0.05 de las revisiones breves ($N = 27$ sitios), mientras que el tenedor conocido del territorio se observó en todas las 49 revisiones prolongadas, con excepción de una. El número de agujeros de árbol en un territorio (2.4 ± 0.7 , $N = 18$), no se correlacionó en forma significativa con la frecuencia media de las visitas de los machos ($r = -0.45$, $P < .07$) o de las hembras ($r = 0.21$, $P < .5$).

El mayor número de adultos se registró en el territorio extenso, monitoreado en 1986; sin embargo, aun allí, no aparecieron hembras en casi la mitad de los días (13/28), aunque siempre se encontraron entre 1 y 6 machos. Aquí, la relación promedio diaria de machos a hembras fue de 0.23 ± 0.05 (hembras: machos, rango = 0:6-3:4). La tasa promedio de encuentros de un tenedor de territorio con hembras fue de $0.66/d$ (0-3 hembras/d). Hubo un promedio de 2.8 ± 0.2 machos (inclusive satélites) presentes por día (rango = 1-6 machos/día).

Factores que afectan el éxito reproductor de los machos

Todos los 59 apareamientos observados, tuvieron lugar dentro de ≈ 5 m de los agujeros defendidos, aunque un 40% de las revisiones se llevaron a cabo en agujeros no defendidos. Calculando, en forma moderada, que los agujeros defendidos se observaron hasta cuatro veces más que los agujeros no defendidos, la ausencia de apareamientos en los agujeros no defendidos fue significativa ($\chi^2 = 9.8$, 1 gl, $P < .0001$). Ni la distribución de machos en los agujeros de los árboles, ni las observaciones de las hembras que ponían huevos, sugieren que los machos se aparearan en lugares diferentes de los sitios defendidos. El número promedio de machos observados, en los primeros 5 minutos, en los sitios defendidos, fue de 0.29 ± 0.04 individuos ($N = 30$) y de sólo 0.01 ± 0.005 individuos, en sitios no defendidos ($N = 84$). Además, de las 45 posturas de huevos observadas en agujeros defendidos, un 78% tuvo lugar en presencia de un macho vigilante, mientras que ninguna de las 9 hembras que se observaron poniendo huevos en agujeros de árboles no defendidos, en el sotobosque, estaba acompañada de un macho ($\chi^2 = 19.6$, 1 gl, $P < .001$).

Los machos superaban a las hembras en tamaño (longitud del ala de los machos = 67.2 ± 0.3 mm, rango 45.0–85.2 mm, $N = 236$ machos; longitud del ala de las hembras = 61.4 ± 0.6 mm, rango 49.2–70.1 mm, $N = 90$ hembras, $t = 8.8$, $P < .001$). Aunque las hembras podían impedir que las tomaran en tándem al no posarse, y las hembras en tándem no dispuestas podían resistirse a copular (véase Fincke, 1984a), una vez que se encontraban en un territorio, las hembras no discriminaban a los machos por su tamaño o su condición territorial. Por ejemplo, dos hembras se aparearon con un macho territorial y pronto se aparearon de nuevo, cuando fueron tomadas en tándem por satélites pequeños (longitud de las alas = 61.7 mm y 59.9 mm). Tampoco se encontró evidencia de apareamientos ordenados por tamaño (por ej. longitud del ala) ($r = 0.36$, $N = 13$, $P > .2$). Sólo tres de los seis satélites, en el sitio controlado en 1986, se aparearon. Las cópulas de los satélites fueron significativamente más prolongadas (129.0 ± 16.8 min, $N = 3$) que las de los residentes (67.1 ± 7.0 min, $N = 18$, Mann Whitney, $U = 4$, $P < .02$).

Los machos grandes tenían una ventaja para obtener pareja. Los machos que lograron al menos un apareamiento eran, en general, de mayor tamaño que los

Cuadro 3. Éxito relativo de apareamiento de machos territoriales. Los valores esperados se refieren a la hipótesis nula de que los apareamientos logrados son producto del azar, respecto del estado territorial (% del total de machos y apareamientos, respectivamente).

	Total machos	Total apareamientos	Número de machos territoriales	Número de apareamientos por machos territoriales		χ^2
				Observado	Esperado	
1982	33	16	10 (30%)	15 (94%)	4.6	33.1**
1983-1984	206	30	78 (38%)	21 (70%)	11.4	13.2*
1986	18	13	6 (33%)	10 (77%)	4.9	11.3*

* $P < .05$, ** $P < .002$

machos que no se observaron aparearse (Cuadro 2). El tamaño total (ala más abdomen) de los machos apareados fue significativamente mayor que el de los machos que no se aparearon, en 1982 ($t = 1.68$, $P < .05$), y en 1983-1984 ($t = 1.79$, $P < .04$, pruebas t de una cola). Debido a que las hembras sólo se apareaban en los territorios, y los machos territoriales eran de un tamaño significativamente mayor que los no territoriales, mi hipótesis, a priori, consistió en que los machos apareados eran de mayor tamaño que los no apareados. Por tanto, utilicé pruebas de una cola para estas comparaciones. Además, aunque sólo un tercio de los machos eran territoriales, éstos lograron $\approx 3/4$ de los apareamientos observados (Cuadro 3). El tamaño de los machos sexualmente maduros observados más que una vez, no se correlaciona con la longevidad ($r = 0.07$, $N = 96$, $P > .5$), lo que demuestra que la ventaja de los machos para aparearse, surgía de la mayor eficacia para aparearse y no de la mayor supervivencia. El promedio de vida de los machos observados más que una vez fue de 33.9 ± 3.6 d (rango = 2–165 d).

Comportamiento de postura de huevos de las hembras

Luego de 10 (91%) de las 11 cópulas que terminaron en forma natural, en el sitio de 1986, las hembras pusieron huevos en un agujero de árbol, cuando menos, antes de abandonar el territorio de su pareja, o de aparearse de nuevo con un segundo macho. La excepción fue la pareja de un macho satélite, que se apareó de nuevo con el macho territorial, antes de comenzar la postura de huevos. Las hembras pusieron huevos durante períodos más prolongados, en los agujeros

grandes de árboles (sin importar que estuvieran defendidos o no), que en los de tamaño reducido (Figura 5). En jaulas pequeñas, en condiciones ambientales, las hembras pusieron entre 10 y 270 huevos en 2 horas (66.8 ± 19.9 huevos, $N = 13$). Con base en esta tasa máxima de postura ($270/120 = 2.3$ huevos por minuto), una hembra pudo poner hasta 124 huevos en un agujero grande de árbol típico, y hasta 38, en uno de tamaño reducido.

Antes de aparearse de nuevo, algunas hembras, al menos, pusieron huevos en agujeros no defendidos. Una hembra marcada, que se había observado primero poniendo huevos sola, en un agujero no defendido del sotobosque, se encontró, 7 días más tarde, apareándose en un territorio. Otra, que fue marcada mientras se apareaba en un territorio, se observó 37 días

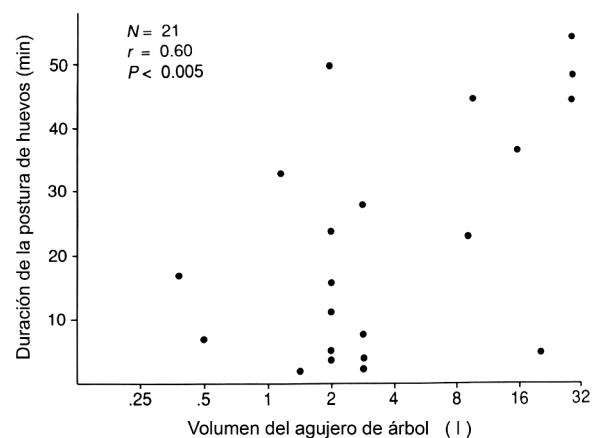


Figura 5. Duración de las posturas de huevos ininterrumpidas de las hembras de *Megaloprepus coerulatus*, como función del volumen del agujero de árbol ($\bar{x} \pm 1$ EE = 23.6 ± 4.3 min, rango 4–55 min, $N = 21$).

después, poniendo huevos sola, en un agujero de árbol que no estaba defendido. Cinco días después, se observó otra vez, poniendo huevos en un agujero de árbol defendido, cuyo macho territorial se encontraba temporalmente ausente.

Cuadro 4. Diferencias entre agujeros naturales de árbol grandes y pequeños, como hábitat de las larvas. Los datos son promedios $1 \pm EE$.

	Número de días secos	No. de días necesarios para el desarrollo de las larvas
Agujeros pequeños (≥ 1 l)	83.6 ± 5.2 $N = 32$	185.3 ± 7.2 $N = 8$
Agujeros grandes (> 1 l)	53.5 ± 3.6 $N = 31$	167.5 ± 11.5 $N = 6$
	$t = -4.8^*$	$t = -2.3^{**}$

* $P < .05$, ** $P < .001$, Prueba Wilcoxon para suma de rangos.

Efectos del hábitat de las larvas sobre la cantidad y calidad de las crías

Según la cantidad y la calidad de las larvas que sobrevivieron hasta emerger, los agujeros de mayor tamaño eran mejores hábitats para las larvas, que los de tamaño reducido. Los agujeros de mayor tamaño sostenían 13 veces más adultos emergentes, que los agujeros de árbol de menor tamaño (Figura 6A). Los agujeros de árbol de mayor tamaño duraban casi un mes más y facilitaban el crecimiento más acelerado de las larvas, que los agujeros de menor tamaño (Cuadro 4), lo que facilitaba que, al menos, dos generaciones de adultos emergieran antes de que se secaran. En contraste, los agujeros de menor tamaño no producían más que un solo adulto a la vez, y solo rara vez sostenían más que un adulto por estación.

Además de tener un período de desarrollo más breve, los adultos que emergieron de los agujeros de árbol grandes, eran de tamaño significativamente mayor, que los que emergían de los agujeros de árbol pequeños ($t = 2.71$, $P < .02$, $N = 64$). Además, en los machos, pero no en las hembras, se encontró una correlación positiva entre la longitud de las alas de los adultos y el volumen del hábitat de las larvas (Figura 6B). Es probable que este efecto se deba a la mayor disponibilidad relativa de alimentos, en los agujeros grandes. Las pre-

sas de mayor tamaño disponibles (por ej., renacuajos de *Physalaemus pustulosus*, *Agalychnis callidryas* y *Dendrobates auratus*) se encontraron en 21 agujeros de árboles, y todos, con la excepción de 2, eran > 1 l ($\bar{X} \pm 1 EE = 5.9 \pm 1.7$ l).

Causas de mortalidad de las larvas y consecuencias para el éxito reproductor

Una causa predecible de mortalidad de las larvas es el secamiento estacional de los agujeros de los árboles. Todos los agujeros de árbol se secaron antes del 30 de marzo de 1984; permanecieron secos durante 26 días, cuando menos, y no se llenaron del todo hasta el 14 mayo. A pesar de la estación seca, anormalmente húmeda, de ese año (véase Windsor, 1990), sólo 5 (5%) de los 93

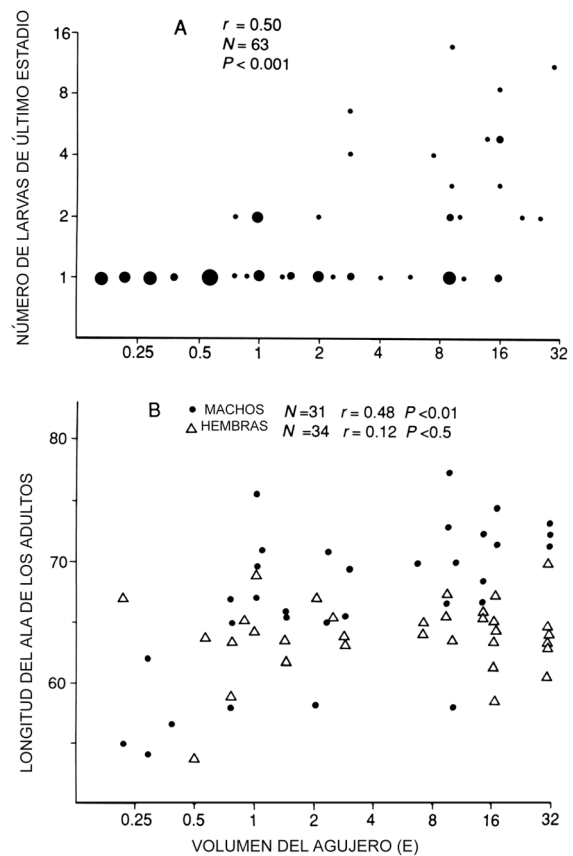


Figura 6. (A) Número de *Megaloprepus coeruleatus* de último estadio, recolectadas durante un período de 8 meses como función del volumen del agujero. Los cinco tamaños de los círculos representan 1-5 agujeros. (B) Tamaño de los adultos de *M. coeruleatus* como función del volumen del agujero en cual se desarrollaron.

agujeros de árbol, que contenían larvas de tamaño reducido o mediano (7-15 mm), a fines de enero de 1984 (o sea, las que no pudieron emerger antes de que el agujero se secara) tenían larvas de tamaño mediano a grande (o sea, las que estaban demasiado grandes para haber eclosionado con posterioridad a las primeras lluvias de la estación lluviosa), en junio de 1984.

El canibalismo representa otra causa de mortalidad de las larvas. A pesar de las posturas de huevos prolongadas y repetidas, nunca se encontraron más que 15 larvas de *M. coerulatus* >7 mm en ninguna revisión, aún en ausencia de otras especies asociadas. En ocasiones, se encontró evidencia de canibalismo (p. ej., larvas muertas a las que les faltaban las patas, la lamina caudal, o parte del abdomen, o presentaban agujeros en el tórax), aun en los agujeros grandes.

Una tercera amenaza para las larvas de *M. coerulatus* consistía en la depredación intragremial. Cuando *M. coerulatus* comenzó a poner huevos en la estación lluviosa, la mitad de los agujeros de los árboles se encontraba ocupada por otras especies de Odonata (Fincke, 1992b). En los agujeros de los árboles de tamaño reducido, el primer individuo que eclosionaba era, en general, el único que emergía. En los agujeros grandes, los individuos de *M. coerulatus* que llegaban más tarde (inicialmente de menor tamaño) podían matar a un individuo *Mecistogaster* presente (inicialmente de mayor tamaño), pero no a una libélula ocupante, *G. membranalís*, más grande (Fincke, 1992b). Ni machos ni hembras de *M. coerulatus* dieron muestras de poder detectar la presencia de larvas de la misma, o de otra especie (que, en general, se ocultan bajo las hojas), y ninguno de los sexos discriminaba en contra de los agujeros de los árboles que, yo sabía, contenían larvas. Además, al parecer, los machos territoriales no podían impedir la colonización por parte de *G. membranalís*; la proporción de agujeros de árboles que contenían estas larvas, fue exactamente la mitad, en los agujeros de árboles defendidos (22/44) y no defendidos (10/20) por *M. coerulatus*.

De los 67 agujeros naturales y artificiales defendidos en 1983-1984 (revisados cada dos meses), 42 sólo contenían larvas de *M. coerulatus* (todos estos agujeros produjeron adultos); 25 contenían, además, larvas de *G. membranalís*. En 7 de estos últimos, ninguna larva de *M. coerulatus* alcanzó a emerger, mientras que ambas especies emergieron de 13 agujeros. Dos agujeros de árbol defendidos (uno, por el mismo macho, durante casi tres meses) contenían sólo larvas de *G. membranalís*. Por tanto, un 13% (9/67) de los

agujeros de árbol defendidos no produjo crías de *M. coerulatus*. No hubo correlación entre el día en que el agujero se llenó y la duración de la postura de huevos, en los agujeros de mayor tamaño ($r = -0.23$, $N = 21$, $P < .34$), lo que indica que los agujeros grandes no perdieron valor para las hembras, a medida que la certeza de la ocupación por miembros del gremio, coespecíficos o heteroespecíficos, fue mayor.

La función de los territorios para los machos

Si la territorialidad funcionara sólo para la adquisición de pareja, entonces, en vista de que las hembras pasan más tiempo en los claros que en el sotobosque, todos los agujeros experimentales, colocados en los claros, debieron estar defendidos, sin importar el volumen. Por otro lado, si la función principal de la territorialidad es la consecución de hábitats de buena calidad para las larvas, entonces, como los agujeros de árbol > 1 l produjeron múltiples adultos de mayor tamaño relativo, todos los agujeros de tamaño grande y mediano debieron de estar defendidos, sin importar si se encontraban en los claros o en el sotobosque. Los resultados del experimento de elección indicaron que los machos eligen sitios que cumplan ambas funciones.

Durante el experimento de 3 meses de duración, 20 agujeros fueron defendidos antes de los 33.1 ± 7.5 días posteriores a la colocación en el campo. Los machos protegieron todos los agujeros de tamaño mediano y grande, colocados en los claros, pero no defendieron más que uno de los agujeros de tamaño reducido, colocados allí (Cuadro 5). Por tanto, de los agujeros que según la hipótesis de adquisición de pareja, se esperaba que serían defendidos, los machos territoriales eli-

Cuadro 5. Proporción de agujeros artificiales defendidos por machos de *Megaloprepus coerulatus* en 3 meses (las réplicas aparecen entre paréntesis). Se excluyeron los agujeros destruidos por animales por caída de ramas. $G = 34.4$, 4 gl, $P < .005$.

Claridad del dosel	Tamaño del agujero		
	Grande (9-16 l)	Mediano (2-3 l)	Pequeño (0.2 l)
Claros	1.0 (10)	1.0 (7)	0.13 (8)
Sotobosque	0.22 (9)	0 (6)	0 (8)

gieron el 72% (18/25). En contraste, ningún agujero de tamaño mediano, y sólo dos de los de mayor tamaño, en el sotobosque, fueron defendidos. Estos últimos se encontraban adyacentes a los claros que los machos patrullaban, lo que confunde los dos posibles criterios utilizados por los machos para seleccionar estos sitios. Excluyendo estos dos casos, un 57% (17/30) de los agujeros que, según la hipótesis de calidad del hábitat de las larvas, se esperaba que fueran defendidos, fueron elegidos por machos territoriales.

DISCUSIÓN

La territorialidad y la evolución del dimorfismo sexual, por tamaño

En las especies, cuyos machos controlan los recursos necesarios para la reproducción de las hembras, pueden resultar variaciones en el éxito de apareamiento de los machos (así todos sean de idéntico fenotipo), sólo porque los territorios pueden no resultar igualmente atractivos para las hembras (p. ej., Ubukata, 1984; Waage, 1987; Warner, 1987). En *M. coerulatus*, por el contrario, el éxito diferencial de apareamiento de los machos, se debe a variaciones fenotípicas de la capacidad para proteger los recursos. Los machos de mayor tamaño resultaron vencedores en más disputas territoriales, lo que resultó en mayor eficacia de apareamiento, en comparación con los machos de menor tamaño. Como los machos grandes no viven más que los pequeños, mis resultados apoyan la hipótesis de que el dimorfismo de tamaño, sesgado hacia los machos en *M. coerulatus*, ha resultado, más que todo, de la selección sexual y no de la selección natural del tamaño de los machos (véase también Gilbert y Williamson, 1983; Woolbright, 1983; Shine, 1989). La mayor eficacia de apareamiento de los machos grandes, en comparación con los de tamaño reducido, se ha demostrado sólo en otras dos Odonata, en que, como en *M. coerulatus*, los machos superan a las hembras en tamaño (Miller, 1983; Moore, 1990).

Al contrario de *M. coerulatus*, la mayoría de los machos Odonata son más pequeños que las hembras de su especie (d'Aguilar y otros, 1985), inclusive las libélulas y las calopterígidas, cuyos machos defienden los sitios de postura de huevos (p. ej., Heymer, 1972; Waage, 1973; McVey, 1988). Hasta la fecha, todos los estudios pertinentes apoyan mi hipótesis de que en los Odonata, que presentan dicho dimorfismo de tamaño

sesgado hacia las hembras, el tamaño superior de los machos no tendría mayor ventaja para la eficacia del apareamiento (p. ej., Fincke, 1982, 1988; Banks y Thompson, 1985; Koenig y Albano, 1987; Tsubaki y Ono, 1987; McVey, 1988). En un estudio, que al parecer contradice la tendencia anterior, Harvey y Corbet (1985) informan que los machos apareados eran de mayor tamaño que los no apareados, en los cenagriónidos, *Pyrrhosoma nymphula*. Sin embargo, como ellos compararon el tamaño de los machos maduros apareados, con el de los machos sexualmente inmaduros, no apareados, los resultados confunden la selección natural y la sexual del tamaño de los machos (o sea, que los machos de tamaño muy reducido tendrán menores probabilidades de sobrevivir hasta alcanzar la madurez sexual (véase también Gribbin y Thompson, 1991). Además, aunque describieron a los machos de *P. nymphula* como territoriales, éstos sólo protegen perchas en los barrancos y no los sitios de postura de los huevos (I. F. Harvey, *comunicación personal*).

El tamaño del cuerpo de los adultos de *M. coerulatus* se afectó en forma considerable, con la variación del volumen del hábitat de las larvas, lo que explica un 23% (r^2) de las variaciones de tamaño observadas en los machos. Los machos grandes controlaban el acceso a los hábitats de las larvas que produjeron los machos de mayor tamaño. Así, aun en la ausencia de variación genética aditiva para el tamaño del cuerpo, la selección fenotípica que resulta de este efecto paterno (véase Kirkpatrick y Lande, 1989) favorece a los machos grandes y a las hembras discriminantes, que se aparean con tenedores de territorio (Figura 7). Sin embargo, también encontré pequeñas, pero significativas diferencias familiares, en el tamaño del cuerpo de individuos adultos criados bajo condiciones idénticas (O. M. Fincke, *manuscrito inédito*). Este componente hereditario del tamaño podría facilitar la respuesta de la población actual a la selección sexual de machos grandes. Cualquier propensión genética al mayor tamaño, tendría su máxima expresión en los agujeros grandes de los árboles.

Dos factores contradicen la selección direccional del tamaño grande, en los machos de *M. coerulatus* y podrían mantener la variación genética aditiva para el tamaño del cuerpo, en algún punto de equilibrio. Primero, los machos de tamaño muy reducido, en ocasiones lograron fertilizaciones. Segundo, las hembras pusieron huevos tanto en los agujeros de árbol grandes como en los pequeños, aumentando así el componen-

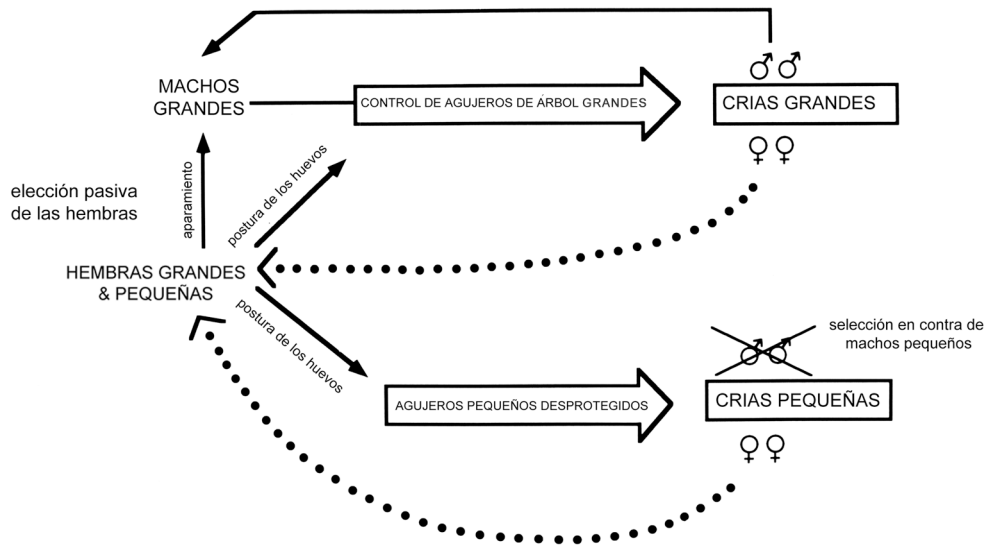
Megaloprepus coerulatus

Figura 7. Esquema mediante el cual la variación del hábitat de las larvas genera variación del tamaño de los machos, sobre el que la selección fenotípica podría actuar, en ausencia de la variación genética aditiva del tamaño del cuerpo.

te ambiental de la variación fenotípica de las crías (hermanos), lo que reduciría la capacidad de la selección natural, para “detectar” diferencias genéticas subyacentes entre individuos (véase también Price y otros, 1988; Alatalo y otros, 1990).

Consecuencias de la ecología de las larvas para el comportamiento reproductor de los adultos

Tres características del hábitat de las larvas favorecieron a las hembras que utilizaban diversos agujeros de árbol, no sólo los defendidos por los machos: (1) los agujeros que produjeron crías más grandes y numerosas fueron relativamente escasos, (2) aun los agujeros grandes eran demasiado reducidos para sostener todas las crías hasta que emergieran, y (3) la ocupación previa de los agujeros por posibles depredadores era impredecible. Al repartir la nidada en diferentes agujeros y poner algunos huevos en agujeros de tamaño reducido, cuando los encontraban, las hembras “cubrían su apuesta”, poniendo huevos también, en agujeros previamente ocupados. Las hembras ponían más huevos en los agujeros de mayor tamaño y visitaban sitios de gran volumen en los claros, con mayor frecuencia, que sitios de volumen reducido, lo que sugiere

re que la elección de sitios por las hembras, optimiza la cantidad y la calidad de las crías que sobreviven. Al aparearse sólo en agujeros defendidos (o sea, elección pasiva de pareja), las hembras accedieron los hábitats de mejor calidad para las larvas, controlados por machos; también es posible que adquirieran parejas de superioridad genética. Esta última ventaja fue sugerida por la observación de que las hembras, en ocasiones, se abstendían de poner huevos en sitios defendidos, si el tenedor del territorio no se encontraba presente (Fincke, 1984a); pero los resultados actuales no me permiten juzgar el valor relativo de estas dos ventajas.

Mediante un solo método empírico aproximado, es decir, protegiendo sólo sitios de volumen mediano a grande en los claros, un macho territorial de *M. coerulatus* ganó acceso simultáneo a gran cantidad de posibles parejas y a hábitats para las larvas que aumentaban sus propias probabilidades de producir hijos machos, de éxito reproductor. No obstante, diversas evidencias apoyan la hipótesis de que la supervivencia y/o, la calidad de las larvas, actúa como factor *decisivo* en la elección del sitio por los machos, muy aparte de la tasa de encuentros con las hembras. Aunque los sitios de volumen reducido, de los claros, fueron relativamente escasos (9.4% del total), el hecho de que los machos no protegieran agujeros de tamaño reducido en los claros,

no justifica la escasez de hembras allí. En efecto, en ausencia de los machos, se encontraron seis veces más hembras en los claros, donde no había agujeros de árbol, que en los agujeros de árbol del sotobosque. Además, los pocos agujeros de árbol en el sotobosque defendidos se encontraban contiguos a los claros que los machos territoriales recorrían, para encontrarse con las hembras que llegaban allí. Así que, los claros mismos eran tan atractivos para las hembras, que no se justificaba la inversión de tiempo que los machos necesitarían, para proteger agujeros de tamaño reducido, *si la única función de la territorialidad fuera la de ganar acceso a las hembras*, y no la de asegurar también, hábitats de buena calidad para las larvas.

La evidencia adicional de que la calidad de los hábitats para las larvas influía sobre la elección de territorio por los machos, consiste en que, al contrario de muchos otros animales territoriales, cuyos machos utilizan la presencia de las hembras como factor decisivo para elegir un sitio (p. ej., Warner, 1987), los machos de *M. coerulatus* utilizaban señales diferentes de las de los coespecíficos. La defensa de algunos agujeros, a sólo uno o dos días de haberlos colocado en el campo, antes de que los machos tuvieran tiempo de juzgar las probabilidades de encontrar hembras en estos sitios, evidenció que la elección inicial de territorio por los machos no depende de la presencia de las hembras. Además, era posible predecir que los machos ingenuos elegirían los mismos sitios que habían estado defendidos, en años anteriores.

El hecho de que las larvas de Odonata no sobrevivan la estación seca en los agujeros de los árboles y las ventajas de colonización para los depredadores heteroespecíficos cuando los hábitats ya no tienen larvas (Fincke, 1992b), anularían cualquier beneficio que de otra forma los machos de *M. coerulatus* pudieran obtener al defender agujeros de tamaño reducido, en los claros. A pesar del mayor riesgo que la presencia de *Gynacantha* en los agujeros grandes representa, la máxima recompensa de aptitud para un satélite que frecuentaba un solo territorio, fue de 2.0 crías (0.15 x 13 crías por agujero grande, por estación). Este cálculo presupone un éxito reproductor de 0.15 (0.23 éxito de apareamiento x 0.66 éxito de fertilización por apareamiento) e igual probabilidad de que las hembras ponedoras produjeran crías en un agujero de árbol dado. En contraste, el primer macho *M. coerulatus* en descubrir y proteger un agujero de tamaño reducido en un claro, podría, en el mejor de los casos, producir una sola cría por temporada (dos crías por agujero, por temporada,

x 0.5 de probabilidad de ocupación previa por *Mecistogaster*). Además, las hembras que se apareaban en agujeros reducidos, se apareaban de nuevo en territorios con agujeros grandes. La cópula más prolongada de un satélite, comparada con la de un macho territorial, podría aumentarle las probabilidades al satélite, de fertilizar los huevos de alguna hembra que saliera del territorio para poner huevos en agujeros no defendidos, antes de aparearse de nuevo en otro, defendido (véanse también Miller, 1983; Siva-Jothy, 1987).

La flexibilidad para utilizar estas tácticas alternas de apareamiento era ventajosa, puesto que los machos debían reestablecer su residencia en cada estación lluviosa, cuando los machos, grandes y pequeños, tenían igual oportunidad de descubrir agujeros de árbol grandes. Aún después de que todos los territorios apropiados habían sido descubiertos, los agujeros de los árboles recién caídos les ofrecían oportunidades adicionales de residencia a los machos pequeños.

Inferencias para el estudio del comportamiento reproductor de los adultos

Debido a que examiné la aptitud relativa en términos de la supervivencia de las crías hasta la madurez, mis resultados ofrecen varias inferencias para el estudio del éxito reproductor. Primero, es posible que medir el éxito reproductor según la cantidad de huevos fertilizados (Fincke, 1986; Koenig y Albano, 1987; McVey, 1988) no sea un buen índice de aptitud, porque podría haber poca relación entre el número de huevos y el número de crías que sobreviven (véase también Clutton-Brock, 1988). Algunos de los machos de este estudio, de gran éxito en cuanto a la tenencia de territorio, y a los apareamientos que resultaron en postura de huevos, mostraron poca aptitud en cuanto al número de crías producidas por territorio. Segundo, en este estudio, la calidad de las crías que sobrevivieron fue variable. Los machos (y posiblemente las hembras, si la fecundidad se relacionara con el tamaño del cuerpo) que emergieron de agujeros de árbol grandes, tuvieron mayores probabilidades de éxito reproductor, que los que emergieron de agujeros de árbol reducidos, lo que hizo que los agujeros de árbol grandes constituyeran un recurso más valioso para los padres.

Tercero, este estudio ilustra la confusión que puede resultar al repartir las variaciones del éxito reproductor entre episodios artificialmente discretos, de selección natural y de selección sexual (véase Arnold y

Wade, 1984; Clutton-Brock, 1988). La defensa del territorio tuvo tres ventajas para los machos de *M. coeruleus*. Les aumentó las probabilidades de aparearse, de producir múltiples crías, e hijos machos de éxito reproductor. Si se considera que las últimas dos ventajas resultan de la inversión paternal de los machos en la protección del territorio (como lo hizo Howard, 1978), entonces, la oportunidad para la selección sexual sobre el éxito de apareamiento de los machos, comparada con la oportunidad total para la selección sobre el éxito reproductor de los machos, debería *disminuir*, hasta el punto en que la supervivencia de las crías variara como una función de la calidad del territorio. En forma alternativa, se podría argumentar que todas las ventajas de la territorialidad son componentes de la selección sexual, puesto que la protección territorial incrementó el número de apareamientos que produjeron crías viables. En este caso, las diferencias en el número de crías que los machos apareados produjeron *aumentarían* la probabilidad relativa de selección sexual en los machos. Por tanto, las conclusiones contrarias acerca de la posible fuerza de la selección sexual, podrían deducirse de los mismos datos.

Por último, este estudio demostró cómo la ecología de las larvas puede, en últimas, afectar la postura de huevos y la elección de los sitios territoriales de los adultos. Se cree que el comportamiento de postura de huevos de las hembras ha evolucionado para optimizar la supervivencia o la calidad de las crías; sin embargo, sólo unos pocos estudios anteriores (Via, 1986; Singer y otros, 1988; Craig y otros, 1989) lo han demostrado. El efecto de la supervivencia de las larvas, como una presión de selección sobre el comportamiento de los machos, ha sido aún menos documentado. Howard (1978) encontró que los machos de las ranas mugidoras (*R. catesbeiana*) mejoraban la supervivencia de los huevos en forma significativa, al proteger ciertas partes del estanque. Greenfield y otros (1989) informaron que los saltamontes machos protegían los arbustos que facilitarían mejores tasas de crecimiento de juveniles y hembras. Hasta donde sé, mi estudio es el primero en documentar el hecho de que el comportamiento de los machos adultos afecta la eficacia potencial de apareamiento de los hijos machos.

Las consecuencias de la ecología de las larvas en el comportamiento de los adultos deberían ser mayores donde, como en *M. coeruleus*, (1) ni la movilidad, ni la competencia interespecífica de las larvas restringieran en forma excesiva la influencia de los adultos sobre la suerte de las crías (Fincke, 1992b) y (2) las ca-

racterísticas de aptitud de los machos y de las hembras fueran susceptibles de ser modificadas por el ambiente (p. ej., Sigurjonsdottir, 1984; Pickup y Thompson, 1990; O. M. Fincke, *manuscrito inédito*), y/o (3) los factores abióticos y bióticos que afectan el ambiente de desarrollo, afectaran la distribución espacial y/o los patrones temporales de los adultos emergentes (Banks y Thompson, 1987; Crowley y otros, 1987). Es probable que las condiciones anteriores se encuentren generalizadas en animales con historias de vida complejas, en particular en los insectos en que el tamaño de los adultos ya está establecido en el momento de emerger. Los estudios futuros que traten sobre la interacción de las presiones de selección en las etapas del ciclo de vida de larva y de adulto deberían lograr grandes avances en la explicación de los patrones del comportamiento reproductor de los adultos (véase también Buskirk y Sherman, 1985).

RECONOCIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por una beca de investigación de corto plazo y otra, de posdoctorado, del Smithsonian Tropical Research Institute. Le agradezco a E. Rojas su ayuda como asistente de campo, y a C. McCallister, por las figuras. Los comentarios de D. Mock, W. Koenig, P. Schwagmeyer, J. Waage y cuatro revisores no identificados, mejoraron, en forma considerable, la calidad del texto.

BIBLIOGRAFÍA

- Alatalo, R. V., L. Gustafsson, and A. Lundberg. 1990. Phenotypic selection on heritage size traits: environmental variance and genetic response. *American Naturalist* **135**:464-471.
- Arnold, S. J., and M. S. Wade. 1984. On the measurement of natural and sexual selection. *Applications. Evolution* **38**:720-734.
- Banks, M., and D. J. Thompson. 1985. Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Animal Behaviour* **33**:1175-1183.
- Banks, M., and D. J. Thompson. 1987. Regulation of damselfly populations: the effects of larval density on larval survivorship, developmental rate and size in the field. *Freshwater Biology* **17**:357-365.
- Brokaw, N. V. L. 1982. Treefalls: frequency, timing, and consequences. Pages 101-108 in E. G. Leigh, A. S. Rand, and D. M. Windsor, editors. *The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- Buskirk, R. E., and K. J. Sherman. 1985. The influence of larval ecology on oviposition and mating strategies in dragonflies. *Florida Entomologist* **68**: 39-51.

- Calvert, P. P. 1923. Studies on Costa Rica Odonata X. *Megaloprepus*, its distribution, variation, habits, and food. *Entomological News* 34:168-174.
- Clutton-Brock, T. H., editor. 1988. Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems. Chicago University Press, Chicago, Illinois, USA.
- Craig, T. P., J. K. Itami, and P. W. Price. 1989. A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. *Ecology* 70:1691-1699.
- Crowley, P. H., R. M. Nisbet, W. S. C. Gurney, and J. H. Lawton. 1987. Population regulation in animals with complex life-histories: formulation and analysis of a damselfly model. *Advances in Ecological Research* 17:1-59.
- D'Aguilar, J., J.-L. Doumanget, and R. Prechac. 1985. A field guide to the dragonflies of Britain, Europe, and North Africa. Collins Sons, London, England.
- Darwin, C.: 1871. The descent of man and selection in relation to sex. J. Murray, London, England.
- Emlen, S., and T. L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
- Fincke, O. M. 1982. Lifetime mating success in a natural population to the damselfly *Enallagma hageni* Walsh (Odonata: Coenagrionidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10:293-302.
- _____, 1984a. Giant damselflies in a tropical forest: reproductive behaviour of *Megaloprepus coerulatus* with notes on *Mecistogaster*. *Advances in Odonatology* 2:13-27.
- _____, 1984b. Sperm competition in the damselfly *Enallagma hageni* Walsh (Odonata: Coenagrionidae): benefits of multiple mating to males and females. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14:235-240.
- _____, 1986. Lifetime reproductive success and the opportunity for selection in a damselfly (Odonata: Coenagrionidae). *Evolution* 40:791-803.
- _____, 1988. Sources of variation in lifetime reproductive success in a non-territorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). Pages 24-43 in T. H. Clutton-Brock, editor. Reproductive success: individual variation in contrasting breeding systems. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- _____, 1992a. Behavioral ecology of giant damselflies (Odonata: Zygoptera: Pseudostigmatidae) of Barro Colorado Island, Panama. Pages 102-113 in D. Quintero Arias and A. Aiello, editors. *Insects of Panama and Mesoamerica, selected studies*. Oxford University Press, Oxford, England.
- _____, 1992b. Interspecific competition for tree holes: consequences for mating systems and coexistence in neotropical damselflies. *American Naturalist* 139, in press.
- Gilbert, J. J., and C. E. Williamson. 1983. Sexual dimorphism in zooplankton. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14:1-33.
- Greenfield, M. D., T. E. Shelley, and A. Gonzalez-Coloma. 1989. Territory selection in a desert grasshopper: the maximization of conversation efficiency on a chemically defended shrub. *Journal of Animal Ecology* 58:761-771.
- Gribbin, S., and D. J. Thompson. 1991. The effects of size and residency on territorial disputes and short-term mating success in the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Animal Behaviour* 41:689-695.
- Harvey, I. F., and P. S. Corbet. 1985. Territorial behaviour of larvae enhances mating success of male dragonflies. *Animal Behaviour* 33:561-565.
- Heymer, A. 1972. Comportement social et territorial des *Calopterygidae* (Odonata: Zygoptera). *Annales de la Société Entomologique Française* 8:3-53.
- Howard, R. D. 1978. The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. *Ecology* 59:789-798.
- Kirkparick, M., and R. Lande. 1989. Selection, inheritance and evolution of maternal characters. *Evolution* 43:485-503.
- Koenig, W. D., and S. S. Albano. 1987. Lifetime reproductive success, selection, and the opportunity for selection in the white-tailed skimmer, *Plathemis lydia* (Odonata: Anisoptera). *Evolution* 41:22-36.
- McVey, M. E. 1988. The opportunity for sexual selection in a territorial dragonfly *Erythemis simplicicollis*. Pages 44-58 in T. H. Clutton-Brock, editor. Reproductive success: individual variation in contrasting breeding systems. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- McVey, M. E., and B. Smittle. 1984. Sperm precedence in a territorial dragonfly *Erythemis simplicicollis*. *Journal of Insect Physiology* 30:619-628.
- Miller, P. L. 1983. The duration of copulation correlates with other aspects of mating behaviour in *Orthetrum chrysostigma* (Burmeister) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologia* 12:227-238.
- Moore, A. J. 1990. The evolution of sexual dimorphism by sexual selection: the separate effects of intrasexual selection and in intersexual selection. *Evolution* 44:315-333.
- Pickup, J., and D. J. Thompson. 1990. The effects of temperature and prey density on the developmental rates and growth of damselfly larvae (Odonata: Zygoptera). *Ecological Entomology* 15:187-200.
- Price, T. D., M. Kirkpatrick, and S. J. Arnold. 1988. Directional selection and the evolution of breeding date in birds. *Science* (Washington, D.C.) 240:798-799.
- Rüppell, G. 1987. *Megaloprepus coerulatus* (Pseudostigmatidae): Flug-und Fortpflanzungsverhalten. Flying and reproductive behaviour. Film E2976 des Institut für den Wissenschaftliche Film, Göttingen, Germany.
- Rüppell, G., and O. M. Fincke. 1989. *Megaloprepus coerulatus* (Pseudostigmatidae): Flug-und Fortpflanzungsverhalten. Flying and reproductive behaviour. Publikationen zu Wissenschaftlichen Filmen, Sektion Biologie Serie 20, 10:1-28, Institut für den Wissenschaftliche Film, Göttingen, Germany.
- Shine, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Quarterly Review of Biology* 64:419-461.
- Sigurjonsdottir, H. 1984. Food competition among *Scatophaga stercoraria* larvae with emphasis on its effects on reproductive success. *Ecological Entomology* 9:81-90.
- Singer, M. C., D. Ng, and C. D. Thomas. 1988. Heritability of oviposition preference and its relationship to offspring performance within a single population. *Evolution* 42:977-985.
- Siva-Jothy, M. T. 1984. Sperm competition in the Libellulidae with special references to *Crocothemis erthraea* and *Orthetrum cancellatum*. *Advances in Odonatology* 2:195-207.

- _____, 1987. Variation in copulation duration and the resultant degree of sperm removal in *Orthrum cancellatum* (L.) (Libellulidae: Odonata). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **20**:147-151.
- Thornhill, R., and J. Alcock. 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Tsubaki, Y., and T. Ono. 1987. Effect of age and body size on the male territorial system of the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur. *Animal Behaviour* **35**:518-525.
- Ubukata, H. 1984. Oviposition site selection and avoidance of additional mating by females of the dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys (Corduliidae). *Researches in Population Ecology* **26**:285-301.
- Via, S. 1986. Genetic covariance between oviposition preference and larval performance in an insect herbivore. *Evolution* **40**:778-785.
- Waage, J. K. 1973. Reproductive behaviour and its relation to territoriality in *Calopteryx maculate* (Beauvois) Odonata: Calopterygidae). *Behaviour* **47**:240-256.
- _____, 1986. Evidence for widespread sperm displacement ability among zygoptera (Odonata) and the means for predicting its presence. *Biological Journal of the Linnean Society* **28**:285-300.
- _____, 1987. Choice and utilization of oviposition sites by female *Calopteryx maculate* (Odonata: Calopterygidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **20**: 439-446.
- Warner, R. R. 1987. Female choice of sites versus mates in a coral reef fish, *Thalassoma bifasciatum*. *Animal Behaviour* **35**:1470-1478.
- Wells, K. D. 1977. Territoriality and male mating success in the green frog (*Rana clamitans*). *Ecology* **58**:750-762.
- Windsor, D. M. 1990. Climate and moisture variability in a tropical forest: long-term records from Barro Colorado Island, Panama. *Smithsonian Contributions to the Earth Science* **29**:1-145.
- Woolbright, L. L. 1983. Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibians. *American Naturalist* **121**:110-119.
- Young, A. M. 1980. Feeding and oviposition in the giant tropical damselfly *Megaloprepus coeruleatus* (Drury) in Costa Rica. *Biotropica* **12**:237-239.