

Capítulo 32: INFLUENCIA DE LA SELECCIÓN SEXUAL SOBRE EL COMPORTAMIENTO REPRODUCTOR DE LOS ODONATOS

Adolfo Cordero Rivera

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA E BIOLOGÍA ANIMAL. UNIVERSIDADE DE VIGO
E.U.E.T. Forestal, Campus Universitario, 36005-Pontevedra. E-mail: acordero@uvigo.es

El comportamiento reproductor de los odonatos ha sido estudiado intensamente en las últimas décadas, ya que estos insectos son relativamente grandes y fáciles de observar en condiciones naturales. Este capítulo revisa la influencia de la selección sexual sobre la evolución de la conducta reproductora pre- y postcópula. La intensidad de la selección sexual precópula es muy alta en las especies territoriales. En la mayoría de las especies, los machos de mayor tamaño y con más reservas energéticas, consiguen mejores territorios y con ello mayor éxito. Sin embargo también son comunes los casos de estrategias alternativas utilizadas por los machos de menor tamaño, más viejos o con menores reservas energéticas. En las especies no territoriales, la longevidad es usualmente el factor más correlacionado con el éxito en el apareamiento. Algunos estudios han sugerido que los machos más simétricos tienen más éxito, pero los últimos trabajos no han corroborado esta relación. La selección sexual después del inicio de la cópula se manifiesta en los complejos comportamientos que han evolucionado en el contexto de la competencia espermática. Entre éstos destaca la habilidad para extraer el semen de los rivales usando la propia genitalia, una doble función de la genitalia masculina ampliamente difundida en este orden. En otras especies el esperma de los rivales no es completamente accesible a la genitalia del macho. La prolongada duración de la cópula podría ser en algunos casos debida a elección femenina críptica. En al menos dos especies los machos son aparentemente capaces de estimular a la hembra para que expulse esperma de la espermateca, y en una de ellas, la duración de la cópula está correlacionada con el éxito en la fertilización. Estas observaciones sugieren que la elección femenina críptica es un fenómeno relevante en los odonatos, que debe ser estudiado con mayor atención en el futuro.

Introducción:

El comportamiento reproductor en Odonata

La selección sexual es una fuerza evolutiva propuesta por Darwin (1871) para explicar el origen del dimorfismo sexual (ver Capítulo 13). Darwin propuso que los caracteres que sean ventajosos para aparearse, bien porque permiten a su portador ser más hábil en conseguir apareamientos que los demás miembros de su sexo, o bien porque son preferidos por los miembros del sexo opuesto, tenderán a predominar en la población. Parker (1970), en un trabajo clásico, propuso que la competencia entre los machos por conseguir reproducirse no se detiene una vez obtenido el apareamiento. Si las hembras pueden aparearse con más de un macho antes de fertilizar los huevos y el esperma permanece vivo dentro de la hembra, se producirá competencia entre los eyaculados de los machos rivales, y esta selección determinará la evolución de características ventajosas en esta “competencia espermática” (ver Capítulo 14). Más recientemente, Eberhard (1996) ha propuesto que las hembras pueden convertirse en un factor de selección muy importante después de la cópula, ejerciendo control sobre los procesos de fertilización, lo que se ha denominado “elección femenina críptica” por no ser evidente para el observador.

Los odonatos (libélulas y caballitos del diablo) son un antiguo orden de insectos que agrupa actualmente a unas 5500 especies. Se trata de animales de origen tropical, con una biología reproductora muy compleja (Corbet 1999). La morfología del aparato reproductor de los machos de odonatos no tiene parangón en ningún otro grupo zoológico: no existe genitalia primaria y por consiguiente los testículos no tienen conexión directa con el órgano copulador. Por este motivo los espermatozoides deben ser transferidos desde el extremo del abdomen del macho a una vesícula seminal secundaria, situada bajo el segundo segmento abdominal, y que se encuentra en conexión con una genitalia de origen secundario. Este hecho indica el inicio del comportamiento de cópula, pero además también obliga a estos animales a realizar la cópula en una postura extraordinaria, con dos puntos de contacto entre macho y hembra. En los zigópteros (caballitos del diablo) el macho inicia el apareamiento abalanzándose sobre la hembra (a menudo sin cortejo previo) y agarrándola inmediatamente por el protórax con sus apéndices anales (Fig. 1a). Si la captura de la hembra ha tenido éxito, a partir de este momento se inicia una “lucha” entre ambos individuos, que puede o no finalizar en apareamiento. En muchos casos las hembras rechazan a los machos que han

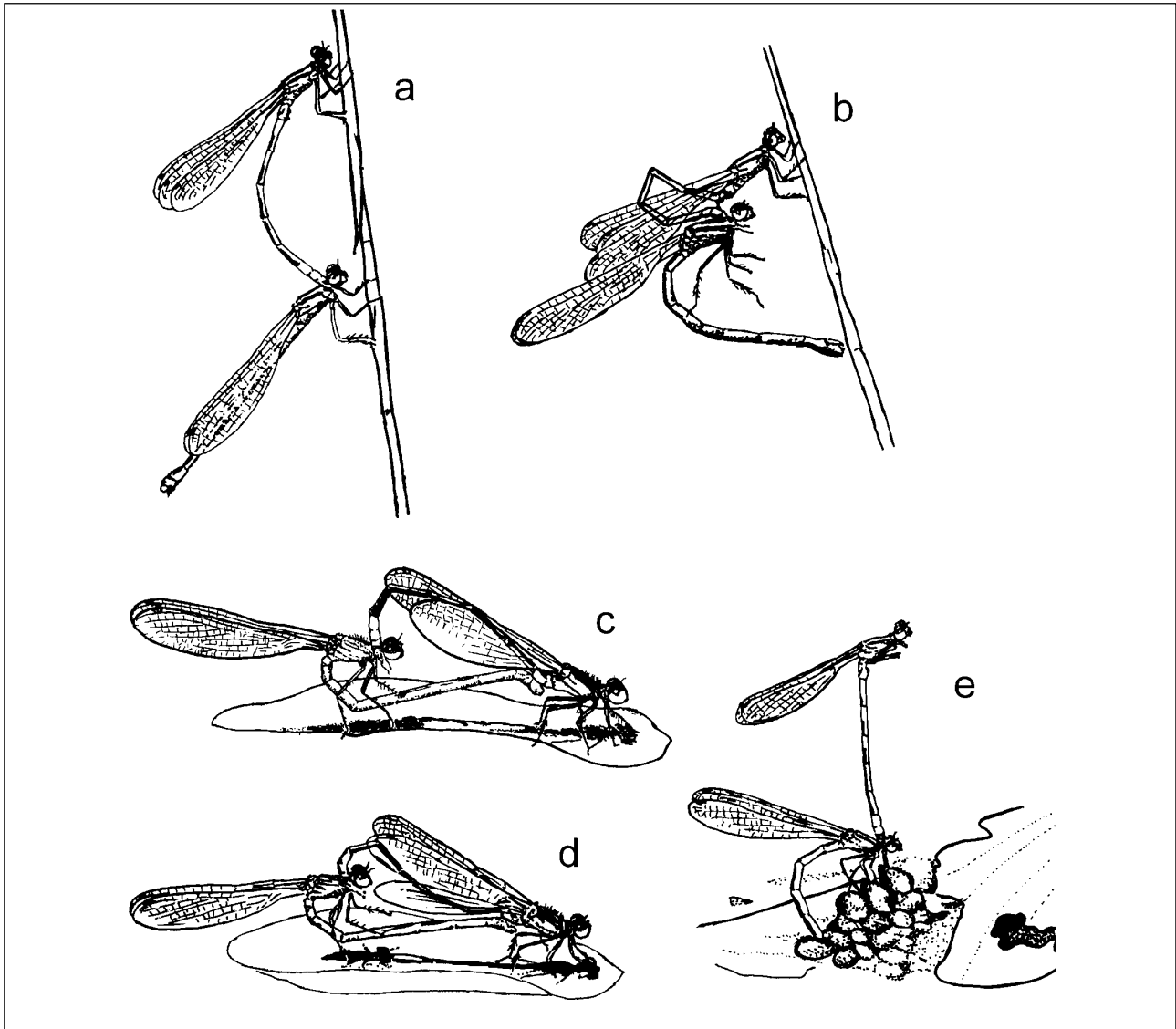


Figura 1. Fases típicas del comportamiento reproductor en odonatos. La captura en tándem de la hembra (a) constituye el inicio de la secuencia. En ocasiones las hembras rechazan al macho en esta fase. A continuación, si la hembra da muestras de receptividad, el macho transfiere el esperma desde el extremo del abdomen hasta la vesícula seminal situada en la parte ventral del segundo segmento abdominal (b). La cópula consta al menos de dos fases claramente diferenciadas. En la primera, denominada estado I (c), se observan movimientos rítmicos del abdomen del macho. Su función es básicamente la extracción del esperma de los machos que se aparearon anteriormente con la hembra. En el estado II (d) el abdomen del macho se pliega y se produce la inseminación. Finalmente la pareja en tándem realiza la puesta (e).

conseguido asirlas, y esto no siempre se explica porque la hembra sea inmadura sexualmente, ya que en ocasiones la misma hembra acepta a otro macho al cabo de unos minutos. Después de la transferencia de esperma (Fig. 1b), tiene lugar el apareamiento propiamente dicho, de duración extremadamente variable tanto entre especies como dentro de la misma especie (Fig. 1c y d). Finalizado el apareamiento algunas especies se mantienen en tándem durante (casi) todo el tiempo que dura la oviposición (Fig. 1e), pero en otras especies la hembra realiza la puesta en solitario.

Esta descripción del comportamiento reproductor de los odonatos pone de manifiesto que la selección sexual puede ser intensa en varios momentos. Los machos pue-

den ser más o menos hábiles a la hora de localizar hembras receptoras o bien defender territorios donde es más probable la reproducción, lo que implica selección intrasexual (ver Capítulo 13). Las hembras por su parte pueden o no aceptar el apareamiento, y en ese caso realizar elección de pareja (selección intersexual). También es posible la acción de la selección sexual postcópula, ya que las hembras habitualmente se aparean con varios machos a lo largo de su vida. El objetivo de este capítulo es realizar una revisión de los estudios sobre comportamiento reproductor de los odonatos para establecer qué sabemos acerca de la importancia de la selección sexual en este grupo. Para ello me basaré fundamentalmente en los estudios que mi grupo de investigación ha realizado

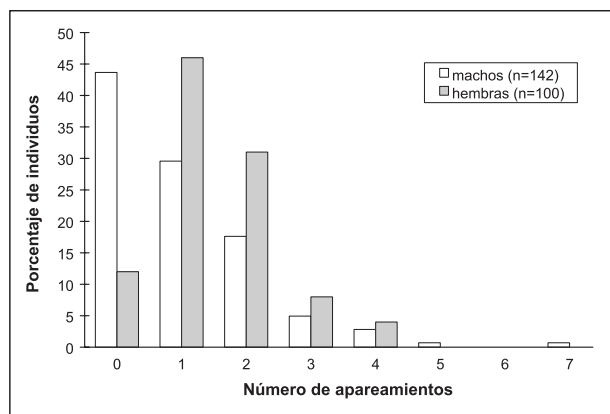


Figura 2. Éxito copulativo en machos y hembras de *Ischnura pumilio*, un ejemplo del principio de Bateman (datos de Cordero y Andrés 1999).

sobre varias especies de las familias Coenagrionidae, Platycnemididae, Lestidae y Calopterygidae. El lector interesado puede hallar más información sobre la ecología y el comportamiento de los odonatos en Corbet (1999).

Selección sexual precópula: conseguir pareja

Las larvas de casi todos los odonatos son acuáticas, y, en consecuencia, los adultos se concentran cerca de las masas de agua para la reproducción. Las hembras maduran los huevos lejos del agua, y sólo se acercan a ella para aparearse y realizar la puesta. En general, se asume que la mayoría de las hembras consigue aparearse, ya que la proporción de sexos en las cercanías de las masas de agua está muy sesgada hacia los machos. Esto determina mayor varianza en el éxito copulativo de los machos (Bateman 1948). Los estudios realizados en Odonatos apoyan esta interpretación: las hembras tienen siempre mayor éxito copulativo que los machos (Fig. 2). Las hembras podrían ejercer elección previa al tandem con mecanismos de conducta como ocultarse más o menos en la vegetación, o acercarse al agua en los momentos en que sea más probable encontrar los machos “mejores” (p. ej. cuando sea más costoso energéticamente el mantenerse en actividad).

Las tácticas masculinas utilizadas para obtener apareamientos varían según el hábitat ocupado por cada especie. La mayoría de los zigópteros no son territoriales. Conrad y Pritchard (1992) han sugerido que en estas especies la selección intrasexual favorece aquellas características que dan mayor habilidad en esta competencia por fecundar hembras, como por ejemplo agudeza visual, habilidad de maniobra y capacidad para pasar la mayor parte del tiempo en los lugares donde es más probable encontrar hembras. Existe evidencia en numerosas especies de que el apareamiento no es aleatorio con relación al fenotipo del macho. Las variables fenotípicas que más se han estudiado son el tamaño corporal, la longevidad, la edad, el grado de parasitismo por ácaros acuáticos y, más recientemente, el grado de asimetría fluctuante en la longitud alar y otros caracteres morfométricos.

La Tabla 1 resume los estudios que se han realizado sobre este tema. En las especies no territoriales, el principal factor que explica la varianza en éxito copulativo es la longevidad: los animales más longevos tienen mayor éxito porque viven más, pero no tienen por que ser más hábiles en la obtención de apareamientos, e incluso existe algún ejemplo donde el éxito va disminuyendo a medida que los machos envejecen (Robinson y Frye 1986), y otros donde aparentemente los machos tienen más éxito a edades intermedias (Forsyth y Montgomerie 1987). En general el tamaño no está en relación con el éxito en la cópula en los machos de especies no territoriales, aunque hay algunos ejemplos en los cuales los machos de mayor tamaño han obtenido más cópulas. Una clara excepción a esta regla es el caso de *Ischnura elegans*, donde tres estudios independientes han indicado que los machos más pequeños tienen más éxito (Tabla 1). Esto podría explicarse si su habilidad en el vuelo fuese mayor, debido a problemas de escala en los individuos más grandes (Cordero 1994). Otra explicación es que los machos más pequeños sean también más simétricos (McLachlan y Cant 1995). La importancia de la asimetría alar en el éxito copulativo de los machos de odonatos no territoriales es poco clara, ya que, si bien los primeros estudios sugerían que los machos más simétricos tienen más éxito (Harvey y Walsh 1993, Córdoba-Aguilar 1995), esta relación no se ha detectado en los estudios posteriores (Tabla 1; véase también Simmons et al. 2000). Existe una relación compleja entre parasitismo, asimetría, longevidad y éxito copulativo. La mayoría de los estudios se han realizado en una sola población y estación, y esto sugiere que los resultados podrían no ser generalizables. En algunos casos se ha demostrado que la selección sexual no actúa debido a interacciones con efectos aleatorios climáticos. Los días soleados permiten una intensa actividad reproductora y si un individuo tiene la “mala suerte” de emerger al principio de un período de mal tiempo, su éxito copulativo se verá enormemente reducido (Fig. 3, Thompson 1997). Cuando se ha estudiado el éxito copulativo en la misma población en dos años diferentes se ha encontrado que las correlaciones no siempre se mantienen (Anholt 1991, Cordero 1995, Andrés y Cordero 1998). Esto sugiere que estudios futuros deberían concentrarse en establecer el grado de repetibilidad de las correlaciones entre éxito reproductivo y características fenotípicas.

Algunas familias de odonatos están constituidas por especies territoriales, en las cuales la lucha entre machos por obtener el territorio es muy intensa. Los machos que defienden territorios obtienen un éxito copulador desproporcionadamente mayor que los no territoriales (Plaistow y Siva-Jothy 1996). La calidad del territorio está positivamente correlacionada con el éxito en al menos seis especies (Tabla 1), lo que indica que las hembras podrían basar su elección en los recursos del territorio (substratos de puesta) en lugar del fenotipo del macho. Sin embargo, en las especies territoriales también existe evidencia de selección sexual sobre el tamaño del cuerpo y otras características fenotípicas (incluyendo por ejemplo las reservas de grasa, la edad, la coloración alar o la razón de

Tabla 1
Variables estudiadas en relación con el éxito reproductor (número de cópulas) de los machos de odonatos

<i>Familia y especie</i>	<i>territorial</i>	<i>Variables y efecto sobre el éxito</i>	<i>Referencia</i>
Calopterygidae			
<i>Calopteryx maculata</i>	sí	longevidad: efecto positivo edad: intermedia	Forsyth y Montgomerie 1987
		calidad de territorio (cantidad de substrato de puesta): efecto positivo	Alcock 1987
		reservas de grasa: efecto positivo	Marden y Waage 1990 Marden y Rollins 1994
<i>Calopteryx xanthostoma</i> <i>Calopteryx haemorrhoidalis</i>	sí	calidad de territorio (velocidad del agua hasta 0.15 m/s): efecto positivo	Gibbons y Pain 1992
<i>Calopteryx xanthostoma</i>	sí	reservas de grasa: efecto positivo ¹ grado de pigmentación alar: efecto positivo	Plaistow y Siva-Jothy 1996 Siva-Jothy 1999
<i>Calopteryx haemorrhoidalis</i>	sí	endoparásitos: efecto negativo	Córdoba-Aguilar, com. pers. 1998
<i>Hetaerina americana</i>	sí	tamaño: efecto positivo ornamentación alar: efecto positivo	Grether 1996a, 1996b
<i>Mnais pruinosa</i>	sí	fenotipo (alas coloreadas o hialinas): sin efecto a largo plazo	Nomakuchi 1988, Watanabe y Taguchi 1990, Nomakuchi 1992, Tsubaki et al. 1997
Coenagrionidae			
<i>Argia chelata</i>	sí	longevidad: efecto positivo	Hamilton y Montgomerie 1989
<i>Argia vivida</i>	no	tamaño: efecto positivo en una población pero no en otra	Conrad 1992
<i>Ceriagrion tenellum</i>	no	longevidad: efecto positivo ectoparásitos: efecto negativo sólo en un año	Andrés y Cordero 1998
<i>Coenagrion puella</i>	no	tamaño: efecto positivo longevidad: efecto positivo asimetría fluctuante: efecto negativo	Harvey y Walsh 1993
		longevidad: efecto positivo tamaño: selección estabilizante clima: efecto aleatorio edad: efecto positivo	Banks y Thompson 1985, Thompson y Banks 1989
<i>Coenagrion resolutum</i>	no	asimetría fluctuante: sin efecto	Forbes et al. 1997
<i>Enallagma boreale</i>	no	tamaño: efecto negativo en un año y selección estabilizante en otro	Anholt 1991
<i>Enallagma ebrium</i>	no	tamaño: efecto variable ectoparásitos: efecto negativo	Forbes 1991
<i>Enallagma hageni</i>	no	longevidad: efecto positivo tamaño: selección estabilizante edad: sin efecto	Fincke 1982, Fincke 1986, Fincke 1988
<i>Ischnura denticollis</i>	no	tamaño: sin efecto asimetría fluctuante: efecto negativo	Córdoba-Aguilar 1995
<i>Ischnura elegans</i>	no	tamaño: efecto negativo	Gittings 1988 (citado en Corbet 1999)
		longevidad: efecto positivo tamaño: efecto negativo	Cordero et al. 1997
		tamaño: efecto negativo asimetría fluctuante: sin efecto	Carchini et al. 2000
<i>Ischnura graellsii</i>	no	longevidad: efecto positivo tamaño: efecto positivo en una población, pero no en otra experiencia previa: efecto positivo	Cordero 1995
<i>Ischnura pumilio</i>	no	longevidad: efecto positivo tamaño: sin efecto experiencia previa: efecto positivo	Cordero y Andrés 1999
<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	sí	tamaño: efecto positivo tamaño: sin efecto	Harvey y Corbet 1985 Gribbin y Thompson 1991

1. Las reservas de grasa son máximas en individuos jóvenes.

Tabla 1

Variables estudiadas en relación con el éxito reproductor (número de cópulas) de los machos de odonatos (continuación)

Familia y especie	territorial	Variables y efecto sobre el éxito	Referencia
<i>Telebasis salva</i>	no	edad: efecto negativo	Robinson y Frye 1986
Lestidae			
<i>Lestes sponsa</i>	no	longevidad: efecto positivo tamaño: selección estabilizante	Stocks 2000
Chlorocyphidae			
<i>Platycypha caligata</i>	sí	tamaño: efecto positivo asimetría fluctuante: sin efecto	Jennions 1998
Pseudostigmatidae			
<i>Megaloprepus coerulatus</i>	sí	tamaño: efecto positivo	Fincke 1992
Aeshnidae			
<i>Aeschna cyanea</i>	sí	duración territorial: positivo	Kaiser 1985
Libellulidae			
<i>Erythemis simplicicollis</i>	sí	longevidad: efecto positivo calidad de territorio (tamaño): efecto positivo edad: intermedia	McVey 1988
<i>Leucorrhinia intacta</i>	sí	duración territorial: efecto positivo	Wolf et al. 1997
<i>Libellula quadrimaculata</i>	sí	tamaño: efecto negativo edad: sin efecto	Convey 1989
<i>Libellula luctuosa</i>	sí	edad: intermedia	Campanella 1975
		tamaño: efecto positivo (intrasexual) y selección estabilizante (intersexual) ornamentación alar: efecto positivo	Moore 1990
<i>Nannophya pygmaea</i>	sí	tamaño: efecto positivo clima: más importante que tamaño edad: intermedia calidad de territorio (tasa de llegada de hembras): efecto positivo	Tsubaki y Ono 1987
<i>Nannothemis bella</i>	sí	duración territorial: efecto positivo	Lee y McGinn 1986
<i>Orthetrum chrysostigma</i>	sí	tamaño: efecto positivo	Miller 1983
<i>Orthetrum japonicum</i>	sí	tamaño: efecto positivo duración territorial: efecto positivo	Kasuya et al. 1987, Kasuya et al. 1997a, Kasuya et al. 1997b
<i>Plathemis lydia</i>	sí	tamaño: sin efecto razón de músculos alares: efecto positivo	Marden 1989
		longevidad: efecto positivo tamaño: efecto positivo (1985) y sin efecto (1987) edad: efecto negativo calidad de territorio (tamaño): efecto positivo	Koenig y Albano 1985, Koenig y Albano 1987, Koenig 1990
<i>Sympetrum danae</i>	sí	longevidad: efecto positivo tamaño: efecto positivo	Michiels y Dhondt 1991
<i>Sympetrum rubicundulum</i>	sí	longevidad: efecto positivo tamaño: sin efecto edad: sin efecto	Van Buskirk 1987
<i>Sympetrum depressiusculum</i>	sí	tamaño: efecto positivo	Rehfeldt 1995

músculos alares) (Tabla 1). A pesar de que en muchas especies el comportamiento territorial sea la norma, algunos machos utilizan una estrategia alternativa no territorial, ya que son incapaces de defender el territorio, por tener bajas reservas energéticas (Forsyth y Montgomerie 1987; Plaistow y Siva-Jothy 1996). Si la densidad poblacional es muy elevada, en *Calopteryx haemorrhoidalis* se

ha observado un cambio de la mayoría de los machos al sistema no territorial (Cordero 1999). Esto está de acuerdo con la teoría de optimización del comportamiento: sólo puede mantenerse el comportamiento territorial cuando los beneficios son mayores que los costes, y a elevada densidad no compensa defender el territorio (Alcock 1993).

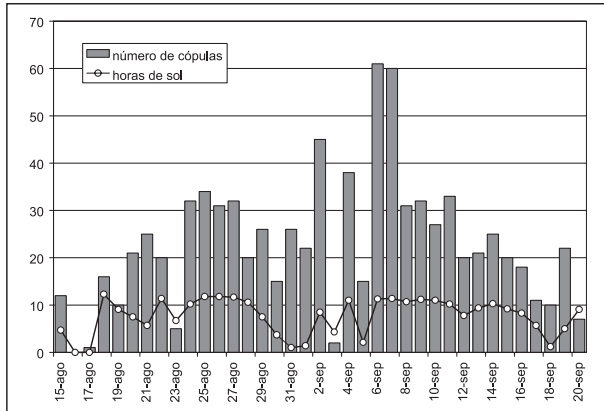


Figura 3. La variación climática afecta a la actividad reproductora de los odonatos, y, en consecuencia, disminuye la probabilidad de cópula de los machos que maduran cuando el clima es adverso. La figura muestra la variación en el número de cópulas observadas cada día en una población de *Ischnura graellsii*, y su relación con el número de horas de sol (coeficiente de correlación, $r = 0.58$, $p < 0.001$; datos de Cordero 1991).

Selección sexual precópula: duración del tándem precopulatorio

El tiempo que transcurre desde que el macho consigue asir a la hembra hasta que se inicia el apareamiento se conoce como tándem precopulatorio (Fig. 1a), y puede durar desde unos segundos a más de una hora (Cordero 1989, Cordero et al. 1995). Durante el tándem el macho podría recibir información acerca del grado de receptividad de la hembra, o incluso del número de huevos que tiene listos para poner, ya que las hembras grávidas son más pesadas. La hembra recibe estimulación en su protórax (o cabeza en el caso de los anisópteros; Robertson y Patterson 1982) que podría proporcionar información acerca de la calidad del macho (Eberhard 1985). En este momento se podría por lo tanto producir selección de pareja. Si la función del tándem fuese simplemente la de servir de paso previo a la cópula, entonces esperaríamos que su duración fuese muy breve. La evidencia experimental y observacional sugiere además otras funciones (Robertson y Patterson 1982). Las hembras no receptivas manifiestan claramente su intención de no aparearse mediante movimientos de la cabeza y desplazándose lateralmente sobre su percha. Esto obliga al macho a desplazarse asimismo si no quiere perderla. Normalmente los machos desisten al cabo de unos minutos si la hembra sigue manifestando su rechazo. No obstante, en *Ischnura pumilio* los machos ocasionalmente capturan en tándem a hembras que están realizando la puesta y, aparentemente consiguen “forzar” el apareamiento (Cordero, obs. no publicadas).

En algunas especies el tándem tiene una función de vigilancia de la hembra. Los machos esperan en tándem hasta que llegue el momento adecuado para el apareamiento y si un macho tiene éxito y consigue a la hembra temprano, esperará más tiempo en tándem que si consi-

gue a la hembra hacia media mañana. Esto ocurre en muchos Coenagrionidae, Platycnemididae y Lestidae (p. ej. *Coenagrion scitulum*, Cordero et al. 1995). En *C. scitulum* se ha observado que si un macho captura en tándem a una hembra moribunda (que no rechaza al macho), puede mantener el tándem más de 24 horas (Cordero et al. 1992). Esta observación demuestra que el macho desiste sólo cuando recibe información de rechazo por parte de la hembra.

En observaciones de laboratorio con diversos Coenagrionidae hemos descubierto que las hembras usualmente rechazan el apareamiento si están posadas, pero que se puede conseguir que colaboren si se las separa de su percha y quedan “colgando” del abdomen del macho. Es posible que los machos más “fuertes” consigan separar a las hembras de la percha, y este hecho podría ser usado por las hembras como factor de decisión.

Significado adaptativo de la duración de la cópula: selección natural versus sexual

El apareamiento es un momento crucial en la vida de los animales. Muchos depredadores pueden capturar con mayor facilidad a los individuos en cópula, lo cual es probable en los odonatos (Fig. 4), aunque no existen estudios que examinen experimentalmente esta cuestión. Además, durante la cópula es posible el contagio de enfermedades, o se puede perder un tiempo precioso para otras actividades (Daly 1978). Por este motivo, si la única función del apareamiento fuese la inseminación, esperaríamos que por selección natural (ver Capítulo 7) la cópula durase lo mínimo indispensable para realizar esta función. La duración de la cópula en odonatos es, no obstante, muy variable. Corbet (1980) ha clasificado los sistemas de apareamiento de los odonatos en función de la duración de la cópula: algunas especies tienen cópula breve, de menos de 1 min, otras se aparean durante 1-5 min y finalmente otro grupo se mantiene en cópula entre 5 min y varias horas.

La etología clásica aceptaba que las pautas de comportamiento eran típicas de cada especie. Sin embargo ahora se sabe que la condición de los individuos varía y, en consecuencia, la mejor solución a un compromiso puede ser diferente para individuos distintos. La duración de la cópula es uno de esos casos. Además de servir para la inseminación, la cópula puede tener otras funciones (Eberhard 1985). Desde el punto de vista de la hembra, la cópula es un momento apropiado para examinar el fenotipo del macho. El hecho de que la hembra acepte a un macho para aparearse no determina necesariamente que tenga que aceptarlo para la fertilización de los huevos (Eberhard 1996). Si el macho no resultase del fenotipo adecuado, la hembra podría cambiar su comportamiento y expulsar su esperma, no poner todos los huevos después de la cópula, o incluso buscar activamente un nuevo apareamiento. Estos mecanismos de elección femenina se han denominado “crípticos” porque para un observador pasarían a menudo desapercibidos, pero potencialmente son una presión de selección importante.



Figura 4. Costes de la cópula: pareja de *Ischnura elegans* atacada por una araña, que ha conseguido capturar a la hembra.

Por su parte el macho, en el momento que inicia la cópula, puede invertir más o menos recursos (tiempo, espermatozoides, otras sustancias del eyaculado, etc.) en ese apareamiento. Las hembras de odonatos se aparean usualmente con varios machos a lo largo de su vida y almacenan el esperma en la bolsa copuladora y la espermateca (Fig. 5d). Esto produce gran competencia entre los eyaculados de los diferentes machos (competencia espermática, ver Capítulo 14; Parker 1970). En este apartado revisaré lo que conocemos acerca de estos comportamientos en odonatos.

Mecanismos de competencia espermática

En 1979 se publicó un estudio sobre el comportamiento reproductor de *Calopteryx maculata*, que ha determinado un antes y un después en la etología (Waage 1979). En dicho estudio Jonathan Waage demostró que el apareamiento en los odonatos ha estado sometido a una intensa selección sexual postcópula, y ello ha determinado la evolución de mecanismos para evitar la competencia espermática. En *C. maculata*, los machos dedican la mayor parte de su breve apareamiento (70-80 s) a extraer el semen de los machos que se habían apareado anteriormente con la hembra, y sólo al final realizan la inseminación. El ingenioso método del que se valió Waage para su descubrimiento fue estimar el volumen de esperma que la hembra almacena antes, durante y después de la cópula. Comprobó cómo el esperma almacenado alcanzaba un mínimo al cabo de unos segundos de iniciada la cópula.

El sistema reproductor femenino de los odonatos consta de dos oviductos que se unen en un conducto común al

final del abdomen (Fig. 5d). Aquí se sitúa un complejo órgano donde el esperma es almacenado en una bolsa copuladora y una, dos o incluso más espermatecas. La bolsa copuladora se comunica con la vagina, donde se introduce el edeago (Fig. 5a) durante la cópula. El descubrimiento de Waage fue que los machos de algunas especies son capaces de extraer el esperma de los rivales, gracias a que su genitalia está provista de espinas orientadas hacia atrás (Fig. 5c), que “atrapan” el semen y lo expulsan con cada movimiento rítmico del abdomen que el macho realiza durante la cópula.

Miller y Miller (1981) demostraron que la cópula se puede dividir en varias fases en odonatos, según la posición y los movimientos del abdomen de macho y hembra (Fig. 1c, d). En la primera fase (estado I), que ocupa más del 80% del tiempo total de cópula, se produce la extracción del esperma de los rivales. En la segunda fase (estado II) se inicia la inseminación, que continúa hasta el final de la cópula o bien finaliza en el estado III, de función poco conocida. Actualmente se sabe que la extracción del semen de los rivales es común en odonatos, y constituye el mecanismo más difundido para evitar la competencia espermática en este orden.

Si la mayor duración de la cópula tuviese un coste para los machos (por ejemplo reducción de oportunidades para buscar nuevos apareamientos), la selección podría favorecer la optimización del tiempo de cópula si la hembra tiene poco o nada de esperma almacenado. Basándonos en esta idea hemos predicho que los machos de odonatos deberían ser capaces de “detectar” el estatus reproductivo de la hembra con la que se aparean. Nuestros resultados demuestran que los machos de varias es-

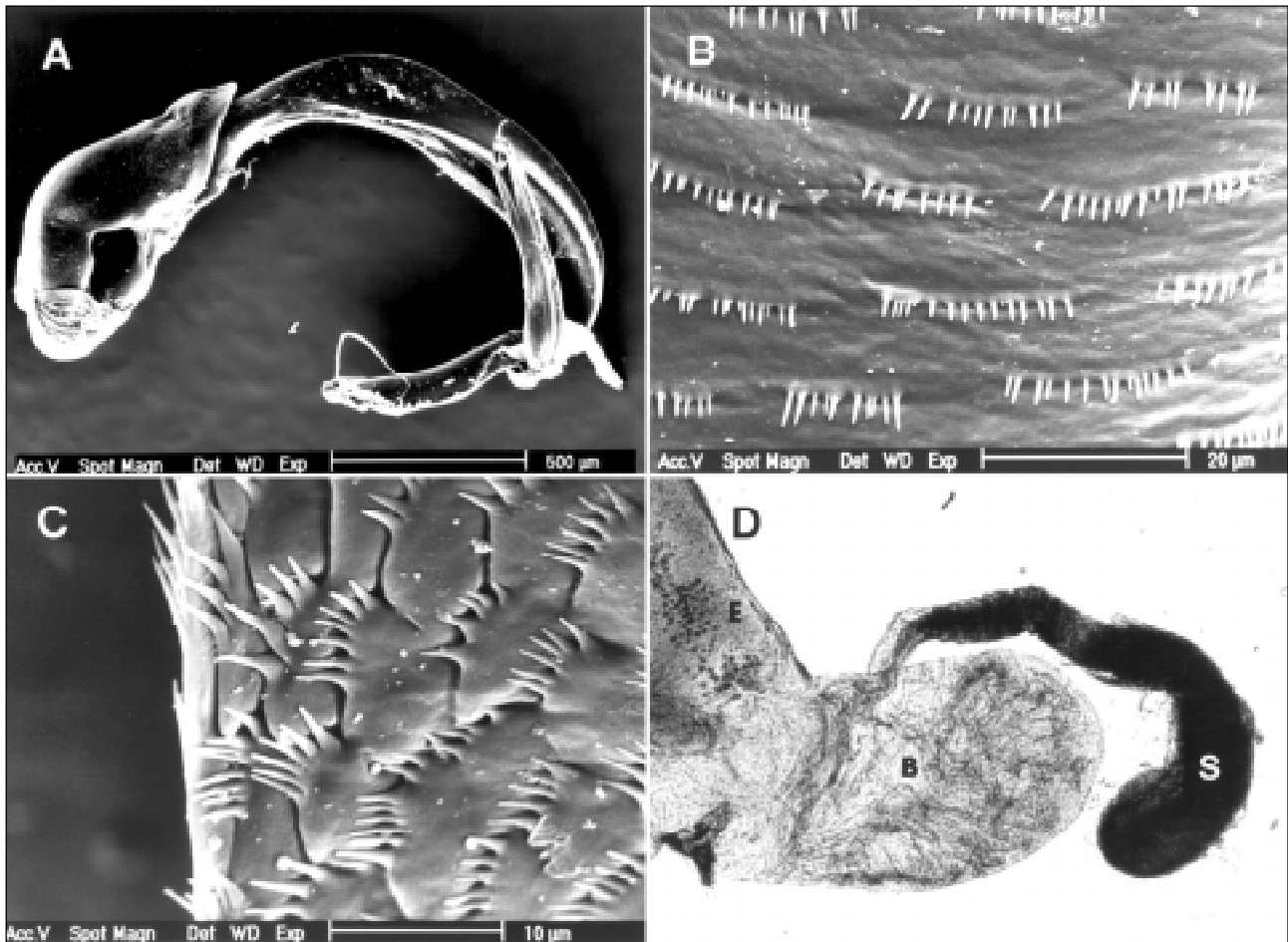


Figura 5. Genitalia femenina y masculina en *Ceriagrion tenellum*. Vista lateral del edeago (A). La parte final (a la izquierda de la imagen), plegada sobre si misma, se usa a modo de “cuchara” para la extracción del esperma de cópulas previas, almacenado en la bolsa copuladora de la hembra. Para ello la parte interna de la “cuchara” está recubierta de espinas dirigidas hacia atrás (B), que también se observan en los laterales del pene (C) y servirían para atrapar las masas de esperma. Fotografía al microscopio óptico de la genitalia de una hembra cuya segunda cópula fue interrumpida al final del estado I (D). Se observa la espermateca (s), llena de esperma, la bursa (b), completamente vacía después de la acción masculina, y los sensilios (e) que el macho podría estimular durante la cópula.

pecies de odonatos son capaces de “distinguir” entre hembras vírgenes y apareadas (Fig. 6). A diferencia de la mayor parte de insectos en los que los machos son capaces de “distinguir” el estado reproductivo de las hembras antes de la cópula, en los odonatos esta “distinción” se realiza una vez iniciada la cópula. El mecanismo fisiológico del que se valen es aparentemente una serie de sensilios presentes en la superficie del pene (Andrés y Cordero 2000).

Cordero et al (1995) estudiaron el comportamiento reproductor de *Coenagrion scitulum*, una especie que manifiesta cópula cíclica. Esta especie realiza 2-7 cópulas (con sus correspondientes estados I y II) en una sola secuencia de apareamiento y repite la transferencia de esperma antes de cada una de estas cópulas. De los experimentos realizados se dedujo la existencia de otro mecanismo adicional de competencia espermática: la inseminación abundante. Aparentemente los machos de *C. scitulum* son incapaces de extraer la mayor parte del semen de los rivales (Cordero et al. 1995). Mediante una inseminación abundante y repetida, los machos podrían

“expulsar mediante lavado” el esperma de los rivales (algo que aparentemente ocurre también en cefalópodos y tiburones pero inyectando agua a presión; Alcock 1993) o bien aumentar la proporción de esperma almacenado proveniente de su eyaculación. En ambos casos el resultado final sería el mismo: aumentar la probabilidad de fertilizar los huevos.

Otras especies de odonatos “empaquetan” el esperma rival hacia zonas lejanas del punto de fertilización (Waage 1984), y en *Calopteryx haemorrhoidalis asturica* la estimulación genital induce a las hembras a expulsar el esperma de los machos anteriores (Córdoba-Aguilar 1999).

Otro comportamiento que ha evolucionado como consecuencia de la competencia espermática, es el tándem postcópula, del cual me ocuparé más adelante.

Mecanismos de elección femenina críptica

Una vez iniciada la cópula o incluso después de su finalización, la hembra tiene variados mecanismos para

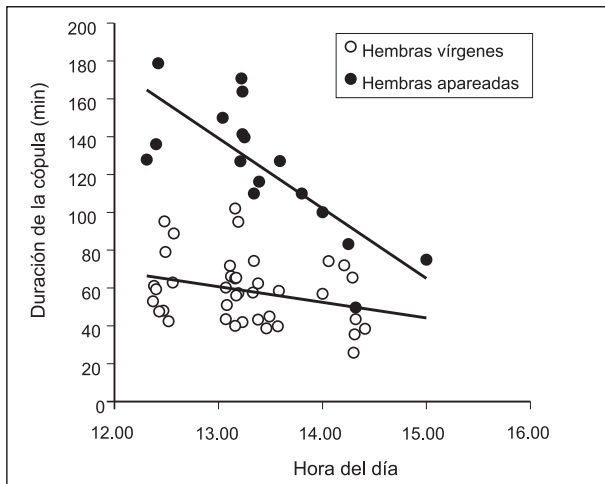


Figura 6. Duración de la cópula en hembras vírgenes y apareadas de *C. tenellum* (datos de Andrés y Cordero 2000). Es evidente la habilidad de los machos para detectar el estatus reproductivo de las hembras.

sesgar el éxito en la fertilización de los machos con los que se ha apareado (Eberhard 1996). Durante la primera fase (estado I) de la cópula, se ha descrito más arriba la habilidad que los machos poseen para extraer el esperma de los rivales. Este hecho puede inducir a pensar que el sistema reproductor de los odonatos está “controlado” por los machos. Se ha sugerido, sin embargo, que las hembras disponen de múltiples mecanismos para controlar este proceso (Fincke 1997). Al finalizar la cópula, las hembras de algunos odonatos expulsan esperma. En *Calopteryx* se ha interpretado este comportamiento como el resultado de la actividad de extracción de semen realizada por el macho: las hembras estarían desechando el esperma previamente extraído por el macho (Lindeboom 1998). Sin embargo hemos comprobado que en ocasiones las hembras expulsan esperma al finalizar su primera cópula. En este caso el macho no ha podido extraer esperma rival puesto que la hembra era virgen, y sólo puede interpretarse como un caso de elección femenina críptica o bien como un error o problema durante la inseminación.

En *Ceriagrion tenellum*, la cópula puede durar 0.5-3 horas (Andrés y Cordero 2000). Esta variación depende de la hora de inicio, ya que cuanto antes empiece una cópula, mayor es su duración (Fig. 6). Las hembras almacenan el esperma en la bolsa copuladora y la espermateca. Inicialmente interpretamos la cópula prolongada como el tiempo que los machos deben emplear para la extracción del esperma de los rivales. Sin embargo, diversos experimentos han indicado que la elevada duración de la cópula puede explicarse mediante mecanismos de elección femenina críptica. Los machos son capaces de vaciar la bursa en sólo unos 10 min. El tiempo extra (hasta 3 horas) no se emplea en vaciar la espermateca, puesto que su interior es inaccesible (Fig. 5a, d). Tampoco sirve para transferir más esperma, ya que la inseminación dura siempre igual, independientemente de si la cópula es corta o larga. ¿Entonces, para qué sirve? Quizás durante este tiempo los machos estimulan las placas vaginales de la hembra, y



Figura 7. Tándem postcópula en *Pyrrhosoma nymphula*: el macho se mantiene con la hembra durante la mayor parte de la oviposición, aparentemente para evitar que otros machos puedan copular con la hembra y desplazar su esperma.

podrían inducirla a expulsar el esperma de la espermateca como ocurre en otras especies (Miller 1987, Córdoba-Aguilar 1999). El mecanismo dependería de la “imitación” por parte del macho, de los estímulos que la hembra recibe durante la puesta de los huevos, y que la inducen a la liberación de esperma para la fertilización. Este hecho es plausible ya que los machos consiguen mayor paternidad si realizan cópulas largas que si se aparean durante un tiempo más breve (Andrés y Cordero 2000). Eberhard (1985) propuso que la genitalia evoluciona fundamentalmente debido a elección femenina críptica, de ahí que la genitalia masculina sea tan a menudo un carácter diagnóstico entre especies. Trabajos recientes en otros órdenes de insectos apoyan la interpretación “eberhardiana” de la evolución de la genitalia ya que el éxito en la fertilización se relaciona con la morfología genital (Arnqvist 1998, Arnqvist y Danielsson 1999, Danielsson y Askenmo 1999), y con el comportamiento de cópula (Edvardsson y Arnqvist 2000). Los odonatos, con su complejo comportamiento reproductor, son un modelo ideal para el estudio de este tema ya que se conocen con mucho detalle los mecanismos de cópula, lo cual no ocurre en otros grupos (Córdoba-Aguilar 1999).

Selección sexual postcópula

Una vez finalizado el apareamiento, en algunas especies se mantiene un contacto físico (tándem postcópula) entre el macho y la hembra, que puede durar varias horas, y durante las cuales la hembra realiza la puesta (Fig. 7). En otras especies, macho y hembra se separan inmediatamente al final de la cópula. Waage (1984) ha hecho notar que la asociación postcópula en este grupo está ligada a la competencia espermática. El macho, según esta interpretación, permanece en tándem con la hembra para evitar que otros machos puedan aparearse y desplacen su esperma. El comportamiento de tándem durante la puesta, una característica de muchas especies de odonatos, se habría originado y se mantendría por selección sexual, incluso a pesar de los peligros evidentes de depredación.

En varias especies de *Ischnura*, cuya cópula es de muy larga duración (hasta 7 horas), no existe asociación postcópula, poniendo las hembras los huevos en solitario. En este género la propia cópula puede funcionar como un mecanismo de vigilancia de la hembra, y sería de nuevo la selección sexual la responsable de las cópulas prolongadas (Robertson 1985, Miller 1987, Cordero 1990, Córdoba-Aguilar 1992, Sawada 1995, Sirot 1999).

La evidente relación entre competencia espermática y comportamiento masculino postcópula ha hecho olvidar otras posibles funciones del tándem postcópula. Sería posible que el macho se mantuviese en tándem no sólo para vigilar a la hembra, sino también para aumentar la eficiencia en la puesta, ya que a ambos puede convenirles poner el mayor número de huevos en el menor tiempo. La ayuda que el macho puede proporcionar en escapar de los depredadores (Rehfeldt 1985, 1991) al tener mayor campo de visión que la hembra por su posición más elevada

(Fig. 7) es substancial, y no ha sido estudiada en profundidad. El tándem postcópula podría asimismo servir como un mecanismo de "cortejo postcopulatorio" según Eberhard (1996): las hembras "decidirían" poner más o menos huevos o retrasar el siguiente apareamiento o sesgar la paternidad, en función del comportamiento postcópula del macho. Esta idea predice que el éxito en la fertilización debería ser mayor en los machos que mantienen el tándem postcópula más tiempo, y no ha sido nunca puesta a prueba.

Conclusiones

El complejo comportamiento reproductor de los odonatos es un claro ejemplo del éxito del paradigma de investigación en ecología evolutiva: proponer hipótesis que se basan en que el comportamiento tiene una función adaptativa nos permite plantear predicciones y probarlas mediante experimentos y observaciones. Esta metodología nos ha llevado a descubrir la habilidad de extracción de esperma, a interpretar la variación en el comportamiento reproductor y las estrategias alternativas, y a plantear la importancia de los mecanismos de elección femenina críptica en la evolución del comportamiento. Los odonatos han sido un grupo modelo en este sentido y continuarán proporcionando un substrato de investigación adecuado en el futuro.

Agradecimientos

Este estudio ha sido financiado por un proyecto de la Dirección General de Enseñanza Superior (PB97-0379).

Bibliografía

- ALCOCK, J. 1987. The effects of experimental manipulation on the behaviour of two Calopterygid damselflies that exhibit resource-defense polygyny. *Can. J. Zool.* 65: 2475-2482.
- ALCOCK, J. 1993. *Animal Behavior*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- ANDRÉS, J.A. y CORDERO, A. 1998. Effects of water mites on the damselfly *Ceragrion tenellum*. *Ecol. Entomol.* 23: 103-109.
- ANDRÉS, J.A. y CORDERO, A. 2000. Copulation duration and fertilization success in a damselfly: an example of cryptic female choice? *Anim. Behav.* 59: 695-703.
- ANHOLT, B.R. 1991. Measuring selection on a population of damselflies with a manipulated phenotype. *Evolution* 45: 1091-1106.
- ARNQVIST, G. 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature* 393: 784-785.
- ARNQVIST, G. y DANIELSSON, I. 1999. Copulatory behavior, genital morphology, and male fertilization success in water striders. *Evolution* 53: 147-156.
- BANKS, M.J. y THOMPSON, D.J. 1985. Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Anim. Behav.* 33: 1175-1183.
- BATEMAN, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2: 349-368.
- CAMPANELLA, P.J. 1975. The evolution of mating systems in temperate zone dragonflies (Odonata: Anisoptera) II. *Libellula lucifera* (Burmeister). *Behaviour* 54: 278-310.
- CARCHINI, G., CHIAROTTI, F., DI DOMENICO, M. y PAGANOTTI, M. 2000. Fluctuating asymmetry, size and mating success in males of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Odonata: Coenagrionidae). *Anim. Behav.* 59: 177-182.
- CONRAD, K.F. 1992. Relationships of larval phenology and imaginal size to male pairing success in *Argia vivida* Hagen (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 21: 335-342.
- CONRAD, K.F. y PRITCHARD, G. 1992. An ecological classification of odonate mating systems: the relative influence of natural, inter- and intra-sexual selection on males. *Biol. J. Linn. Soc.* 45: 255-269.
- CONVEY, P. 1989. Influences on the choice between territorial and satellite behaviour in male *Libellula quadrimaculata* Linn. (Odonata: Libellulidae). *Behaviour* 109: 125-141.
- CORBET, P.S. 1980. *Biology of Odonata*. *Annu. Rev. Entomol.* 25: 189-217.
- CORBET, P.S. 1999. *Dragonflies. Behaviour and ecology of Odonata*. Harley Books, Essex, UK.
- CORDERO, A. 1989. Reproductive behaviour of *Ischnura graellsii* (Rambur) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 18: 237-244.

- CORDERO, A. 1990. The adaptive significance of the prolonged copulations of the damselfly, *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). *Anim. Behav.* 40: 43-48.
- CORDERO, A. 1991. Estrategias reproductivas, polimorfismo y selección sexual en la libélula *Ischnura graellsii* (Rambur). Tesis Doctoral, Universidade de Santiago de Compostela.
- CORDERO, A. 1994. Reproductive allocation in different-sized adults *Ischnura graellsii* (Rambur) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 23: 271-276.
- CORDERO, A. 1995. Correlates of male mating success in two natural populations of the damselfly *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecol. Entomol.* 20: 213-222.
- CORDERO, A. y ANDRÉS, J.A. 1999. Lifetime mating success, survivorship and synchronized reproduction in the damselfly *Ischnura pumilio* (Odonata: Coenagrionidae). *Int. J. Odonatol.* 2: 105-114.
- CORDERO, A., SANTOLAMAZZA CARBONE, S. y UTZERI, C. 1992. A twenty-four-hours-lasting tandem in *Coenagrion scitulum* (Ramb.) in the laboratory (Zygoptera: Coenagrionidae). *Notul. Odonatol.* 3: 166-167.
- CORDERO, A., SANTOLAMAZZA CARBONE, S. y UTZERI, C. 1995. Male disturbance, repeated insemination and sperm competition in the damselfly *Coenagrion scitulum* (Zygoptera: Coenagrionidae). *Anim. Behav.* 49: 437-449.
- CORDERO, A., SANTOLAMAZZA CARBONE, S. y UTZERI, C. 1997. Male mating success in a natural population of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Odonata: Coenagrionidae). *Odonatologica* 26: 459-465.
- CORDERO, A. 1999. Forced copulations and female contact guarding at a high male density in a Calopterygid damselfly. *J. Insect Behav.* 12: 27-37.
- CÓRDOBA-AGUILAR, A. 1992. Comportamiento reproductivo y policromatismo en *Ischnura denticollis* Burmeister (Zygoptera: Coenagrionidae). *Bull. Am. Odonatol.* 1: 57-64.
- CÓRDOBA-AGUILAR, A. 1995. Fluctuating asymmetry in paired and unpaired damselfly males *Ischnura denticollis* (Burmeister) (Odonata: Coenagrionidae). *J. Ethol.* 13: 129-132.
- CÓRDOBA-AGUILAR, A. 1999. Male copulatory sensory stimulation induces female ejection of rival sperm in a damselfly. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 779-784.
- DALY, M. 1978. The cost of mating. *Am. Nat.* 112: 771-774.
- DANIELSSON, I. y ASKENMO, C. 1999. Male genital traits and mating interval affect male fertilization success in the water strider *Gerris lacustris*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 46: 149-156.
- DARWIN, C. 1871. El origen del hombre. EDAF (edición en español de 1982), Madrid.
- EBERHARD, W.G. 1985. Sexual selection and animal genitalia. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- EBERHARD, W.G. 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton University Press, Princeton.
- EDVARDSSON, M. y ARNQVIST, G. 2000. Copulatory courtship and cryptic female choice in red flour beetles *Tribolium castaneum*. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267: 559-563.
- FINCKE, O.M. 1982. Lifetime mating success in a natural population of the damselfly, *Enallagma hageni* (Walsh) (Odonata: Coenagrionidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 293-302.
- FINCKE, O.M. 1986. Lifetime reproductive success and the opportunity for selection in a nonterritorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). *Evolution* 40: 791-803.
- FINCKE, O.M. 1988. Sources of variation in lifetime reproductive success in a nonterritorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). En T.H. Clutton-Brock (ed.): *Reproductive success*. Pp. 24-43. University of Chicago Press, Chicago.
- FINCKE, O.M. 1992. Consequences of larval ecology for territoriality and reproductive success of a neotropical damselfly. *Ecology* 73: 449-462.
- FINCKE, O.M. 1997. Conflict resolution in the Odonata: implications for understanding female mating patterns and female choice. *Biol. J. Linn. Soc.* 60: 201-220.
- FORBES, M.R.L. 1991. Ectoparasites and mating success of male *Enallagma ebrium* damselflies (Odonata, Coenagrionidae). *Oikos* 60: 336-342.
- FORBES, M.R.L., LEUNG, B. y SCHALK, G. 1997. Fluctuating asymmetry in *Coenagrion resolutum* (Hagen) in relation to age and male pairing success (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 26: 9-16.
- FORSYTH, A. y MONTGOMERIE, R.D. 1987. Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly *Calopteryx maculata*: sneaking by older males. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21: 73-81.
- GIBBONS, D.W. y PAIN, D. 1992. The influence of river flow rate on the breeding behaviour of *Calopteryx* damselflies. *J. Anim. Ecol.* 61: 283-289.
- GRIBBIN, S.D. y THOMPSON, D.J. 1991. The effects of size and residency on territorial disputes and short-term mating success in the damselfly *Pyrrosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Anim. Behav.* 41: 689-695.
- GRETHER, G.F. 1996a. Sexual selection and survival selection on wing coloration and body size in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. *Evolution* 50: 1939-1948.
- GRETHER, G.F. 1996b. Intrasexual competition alone favors a sexually dimorphic ornament in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. *Evolution* 50: 1949-1957.
- HAMILTON, L.D. y MONTGOMERIE, R.D. 1989. Population demography and sex ratio in a Neotropical damselfly (Odonata: Coenagrionidae) in Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 5: 159-171.
- HARVEY, I.F. y CORBET, P.S. 1985. Territorial behaviour of larvae enhances mating success of male dragonflies. *Anim. Behav.* 33: 561-565.
- HARVEY, I.F. y WALSH, K.J. 1993. Fluctuating asymmetry and lifetime mating success are correlated in males of the damselfly *Coenagrion puella* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecol. Entomol.* 18: 198-202.
- JENNIONS, M.D. 1998. Tibial coloration, fluctuating asymmetry and female choice behaviour in the damselfly *Platycypha caligata*. *Anim. Behav.* 55: 1517-1528.
- KAISER, H. 1985. Availability of receptive females at the mating place and mating chances of males in the dragonfly *Aeshna cyanea*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 1-7.
- KASUYA, E., EDANAMI, K. y OHNO, I. 1997a. Territorial conflicts in males of the dragonfly, *Orthetrum japonicum japonicum* (Odonata: Libellulidae): The role of body size. *Zool. Sci.* 14: 505-509.
- KASUYA, E., EDANAMI, K. y OHNO, I. 1997b. Selection and reproductive success in males of the dragonfly, *Orthetrum japonicum* (Odonata: Libellulidae). *Res. Popul. Ecol.* 39: 113-119.
- KASUYA, E., MASHIMA, Y. y HIROKAWA, J. 1987. Reproductive behaviour of the dragonfly *Orthetrum japonicum* (Odonata: Libellulidae). *J. Ethol.* 5: 105-113.
- KOENIG, W.D. 1990. Territory size and duration in the white-tailed skimmer *Plathemis lydia* (Odonata: Libellulidae). *J. Anim. Ecol.* 59: 317-333.
- KOENIG, W.D. y ALBANO, S.S. 1985. Patterns of territoriality and mating success in the White-tailed skimmer *Plathemis lydia* (Odonata: Anisoptera). *Am. Midl. Nat.* 114: 1-12.
- KOENIG, W.D. y ALBANO, S.S. 1987. Lifetime reproductive success, selection, and the opportunity for selection in the white-tailed skimmer *Plathemis lydia* (Odonata: Libellulidae). *Evolution* 41: 22-36.
- LEE, R.C.P. y MCGINN, P. 1986. Male territoriality and mating success in *Nannothemis bella* (Uhler) (Odonata: Libellulidae). *Can. J. Zool.* 64: 1820-1826.
- LINDEBOOM, M. 1998. Post-copulatory behaviour in *Calopteryx* females (Insecta, Odonata, Calopterygidae). *Int. J. Odonatol.* 1: 175-184.
- MARDEN, J.H. 1989. Bodybuilding dragonflies: costs and benefits of maximizing flight muscle. *Physiol. Zool.* 62: 505-521.
- MARDEN, J.H. y ROLLINS, R.A. 1994. Assessment of energy reserves by damselflies engaged in aerial contests for mating territories. *Anim. Behav.* 48: 1023-1030.
- MARDEN, J.H. y WAAGE, J.K. 1990. Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Anim. Behav.* 39: 954-959.
- MCLACHLAN, A. y CANT, M. 1995. Small males are more symmetrical: Mating success in the midge *Chironomus plumosus* L. (Diptera: Chironomidae). *Anim. Behav.* 50: 841-846.

- MCVEY, M.E. 1988. The opportunity for sexual selection in a territorial dragonfly, *Erythemis simplicicollis*. En T.H. Clutton-Brock (ed.): Reproductive success. Pp. 44-58. The University of Chicago Press, Chicago.
- MICHIELS, N.K. y DHONDT, A.A. 1991. Sources of variation in male mating success and female oviposition rate in a nonterritorial dragonfly. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29: 17-25.
- MILLER, P.L. 1983. The duration of copulation correlates with other aspects of mating behaviour in *Orthetrum chrysostigma* (Burmeister) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 12: 227-238.
- MILLER, P.L. 1987. An examination of the prolonged copulations of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 16: 37-56.
- MILLER, P.L. y MILLER, C.A. 1981. Field observations on copulatory behaviour in Zygoptera, with an examination of the structure and activity of male genitalia. *Odonatologica* 10: 201-218.
- MOORE, A.J. 1990. The evolution of sexual dimorphism by sexual selection: the separate effects of intrasexual selection and intersexual selection. *Evolution* 44: 315-331.
- NOMAKUCHI, S. 1988. Reproductive behaviour of females and its relation to the mating success of two male forms in *Mnais pruinosa* (Zygoptera: Calopterygidae). *Ecol. Res.* 3: 195-203.
- NOMAKUCHI, S. 1992. Male reproductive polymorphism and form-specific habitat utilization of the damselfly *Mnais pruinosa* (Zygoptera: Calopterygidae). *Ecol. Res.* 7: 87-96.
- PARKER, G.A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.* 45: 525-567.
- PLAISTOW, S. y SIVA-JOTHY, M.T. 1996. Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proc. R. Soc. Lond. B* 263: 1233-1238.
- REHFELDT, G.E. 1985. Anti-predator strategies in oviposition site selection in *Pyrrhosoma nymphula* (Zygoptera: Odonata). *Oecologia* 85: 233-237.
- REHFELDT, G.E. 1991. The upright male position during oviposition as an anti-predator response in *Coenagrion puella* (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 20: 69-74.
- REHFELDT, G.E. 1995. Natürliche Feinde, Parasiten und Fortpflanzung von Libellen. *Aqua y Terra, Braunschweig*.
- ROBERTSON, H.M. 1985. Female dimorphism and mating behaviour in a damselfly, *Ischnura ramburi*: females mimicking males. *Anim. Behav.* 33: 805-809.
- ROBERTSON, H. M. y PATERSON, H. E. H. 1982. Mate recognition and mechanical isolation in *Enallagma* damselflies (Odonata: Coenagrionidae). *Evolution*, 36:243-250.
- ROBINSON, J.V. y FRYE, B.L. 1986. Survivorship, mating and activity pattern of adult *Telebasis salva* (Hagen) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 15: 211-217.
- SAWADA, K. 1995. Male's ability of sperm displacement during prolonged copulations in *Ischnura senegalensis* (Rambur) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 24: 237-244.
- SIMMONS, L.W., Tomkins, J.L., Kotiaho, J.S. y Hunt, J. 2000. Fluctuating paradigm. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 593-595.
- SIROT, L.K. 1999. Intersexual conflict and mating avoidance in the damselfly, *Ischnura ramburi*. M.Sc. Thesis, University of Florida.
- SIVA-JOTHY, M.T. 1999. Male wing pigmentation may affect reproductive success via female choice in a calopterygid damselfly (Zygoptera). *Behaviour*, 136:1365-1377.
- STOCKS, R. 2000. Components of lifetime mating success and body size in males of a scrambling damselfly. *Anim. Behav.* 59: 339-348.
- THOMPSON, D.J. 1997. Lifetime reproductive success, weather and fitness in dragonflies. *Odonatologica* 26: 89-94.
- THOMPSON, D.J. y BANKS, M.J. 1989. Short-term mating success of male *Coenagrion puella* (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 18: 65-73.
- TSUBAKI, Y. y ONO, T. 1987. Effects of age and body size on the male territorial system of the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata: Libellulidae). *Anim. Behav.* 35: 518-525.
- TSUBAKI, Y., HOOPER, R.E. y SIVA-JOTHY, M.T. 1997. Differences in adult and reproductive lifespan in the two male forms of *Mnais pruinosa costalis* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Res. Popul. Ecol.* 39: 149-155.
- VAN BUSKIRK, J. 1987. Influence of size and date of emergence on male survival and mating success in a dragonfly, *Sympetrum rubicundulum*. *Am. Midl. Nat.* 118: 169-176.
- WAAGE, J.K. 1979. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science* 203: 916-918.
- WAAGE, J.K. 1984. Sperm competition and the evolution of odonate mating systems. En R.L. Smith (ed.): Sperm competition and the evolution of animal mating systems. Pp. 251-290. Academic Press, Orlando.
- WATANABE, M. y TAGUCHI, M. 1990. Mating tactics and male wing dimorphism in the damselfly *Mnais pruinosa costalis* Selys (Odonata: Calopterygidae). *J. Ethol.* 8: 129-137.
- WOLF, L.L., WALTZ, E.C., KLOCKOWSKI, D. y WAKELEY, K. 1997. Influences on variation in territorial tenures of male white-faced dragonflies (*Leucorrhinia intacta*) (Odonata: Libellulidae). *J. Insect Behav.* 10: 31-47.

Lecturas recomendadas

- (1) CORBET, P.S. 1999. *Dragonflies*. Behaviour and ecology of Odonata. Harley Books, Essex. Una obra enciclopédica que revisa la práctica totalidad de lo publicado sobre ecología y comportamiento de odonatos. Imprescindible para iniciarse en el estudio del orden y como obra de consulta para cualquier estudioso de la evolución del comportamiento.
- (2) THORNHILL, R. y ALCOCK, J. 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. Una revisión ya clásica del comportamiento reproductor de los insectos desde el punto de vista adaptativo.
- (3) EBERHARD, W.G. 1996. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press, Princeton. Esta obra revisa la evidencia (escasa en general) de elección femenina críptica en todos los grupos zoológicos. Presenta abundantes ideas para probar y será sin duda referencia obligada en el futuro.