

## ESTRUCTURA DE TRES COMUNIDADES DE *CALOPTERYX* (ODONATA: CALOPTERYGIDAE) CON DIFERENTE COMPOSICIÓN ESPECÍFICA

A. Cordero

Área de Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Santiago de Compostela. 15071 Santiago de Compostela. Spain.

Palabras clave: *Calopteryx*, odonata, spatial distribution, survival, population size.

### ABSTRACT

#### STRUCTURE OF THREE *CALOPTERYX* (ODONATA: CALOPTERYGIDAE) COMMUNITIES WITH DIFFERENT SPECIFIC COMPOSITION

Three communities of *Calopteryx* have been studied from 1985 to 1987 at Galicia (NW of Spain) by marking-recapture techniques. A total of 1275 adults of three species (*haemorrhoidalis*, *virgo* and *xanthostoma*) were marked. The proportion of recaptures was 34 % (1985) and 48 % (1986) in *haemorrhoidalis*, 54 % (1986) in *virgo* and 38 % (1987) in *xanthostoma*. In the study area, the three species are dominant in different environments: *haemorrhoidalis* in coastal streams, *xanthostoma* in slow and sunny waters and *virgo* in rapid waters far from coast. The study was focalized on mobility of adults along the stream and the estimation of population parameters. The results have indicated a mean displacement among recaptures of 15-20 m for all species, and a significantly higher tendency to fly upstream in immature than in mature males of *haemorrhoidalis*. During the maturation period (9 days), *haemorrhoidalis* remains in the stream while *virgo* and *xanthostoma* disperse. Mature males concentrate in the water, with a density of 0.4-0.6 males/meter of stream in the middle of July, when the maximum population numbers occur. The maximum observed longevity was 43 days for *haemorrhoidalis* and 36 days for *virgo*, with a daily survival rate of about 0.9, and a mean life span of 10-16 days. Approximately equal numbers of males and females were marked, but the sex ratio became male biased, because females fly away from the stream, and return only for mating and oviposition.

### INTRODUCCIÓN

En el género *Calopteryx* Leach se incluyen los zigópteros de mayor tamaño de Europa. Se trata de especies habitantes de las aguas lóaticas, caracterizadas por su coloración metálica corporal y alas pigmentadas, más intensamente en los machos. En España se pueden hallar 3 especies, que a menudo coexisten: *haemorrhoidalis*, *virgo* y *xanthostoma*, cuyos machos se diferencian fácilmente por su coloración alar (castaño en *haemorrhoidalis*; marrón con reflejos azules en toda

la superficie alar en *virgo* y sólo en su mitad en *xanthostoma*).

En la reciente revisión de MAIBACH (1985, 1986, 1987) se concluye que *C. xanthostoma* debe denominarse *C. splendens xanthostoma*, por tratarse de una semiespecie (forma altamente diferenciada, pero con aislamiento reproductivo incompleto) de *C. splendens*, basándose en análisis bioquímicos y en el estudio de la coloración alar. Aquí se hablará de *C. xanthostoma*, ya que es la única forma del grupo *splendens* presente en España.

El comportamiento territorial y reproductor de los calopterígidos de Europa occidental ha sido

ampliamente estudiado por HEYMER (1972, 1973). No existe ningún estudio poblacional de este género en la Península Ibérica. En este trabajo se estudia la estructura de tres comunidades, con el fin de conocer los principales parámetros que regulan las poblaciones de *Calopteryx* (movilidad, probabilidad de supervivencia, longevidad, período de maduración y proporción de sexos).

## MATERIAL Y MÉTODOS

Desde 1985 a 1987 se han estudiado tres comunidades con distinta composición específica dentro del género *Calopteryx*, mediante marcaje y recaptura de los adultos. Para los marcajes se realizaron números en las alas, utilizando rotuladores de tinta permanente. Para cada observación se anotó el número, sexo, estado de maduración y lugar de recaptura dentro del área de muestreo.

### Poblaciones estudiadas

En 1985 se seleccionó un pequeño canal de 60 cm de ancho, con prolongada sequía estival, situado en Salcedo (Pontevedra). La zona inspeccionada incluía unos 100 m del tramo final del canal, donde transcurre entre prados y zonas de matorral. Se trata de una comunidad casi monoespecífica de *C. haemorrhoidalis* (sólo se observaron 2 individuos de *C. virgo* y, en 1984, 2 de *C. xanthostoma*). Las observaciones tuvieron lugar entre el 19 de junio y el 14 de septiembre (52 muestreos, diariamente del 9 de julio al 20 de agosto). Otras especies de odonatos presentes fueron *Cordulegaster boltoni* y *Lestes viridis*.

En 1986 se muestreó un arroyo situado a unos 1200 m del anterior, de aproximadamente 1,5 m de ancho, sin sequía estival y a 500 m de la costa. Se inspeccionó un tramo de unos 300 m, un canal y un manantial cercano. Comunidad compuesta por *C. haemorrhoidalis* (dominante) y *C. virgo meridionalis*. Las observaciones se realizaron entre el 3 de julio y el 15 de agosto (27 muestreos, diariamente del 5 al 16 de julio). Otras especies presentes: *Cordulegaster boltoni*, *Onychogomphus uncatius*, *Boyeria irene*, *Orthetrum coerulescens* y *Pyrrhosoma nymphula*.

En 1987 el estudio se realizó en la orilla del río Umia, a su paso por Portas (Pontevedra). Se eligió un tramo de 90 m, con densa vegetación herbácea en las orillas. En este punto el cauce es poco profundo (menos de 1,5 m) y de 10-12 m de anchura. La comunidad estaba compuesta por *C. xanthostoma* (dominante), *C. virgo* y ejemplares ocasionales de *C. haemorrhoidalis*. El muestreo se inició el 25 de julio y se interrumpió el 2 de agosto, debido al acusado descenso poblacional, por hallarse *C. xanthostoma* al final de su período de vuelo en esta localidad. Otras especies presentes eran *Onychogomphus uncatius*, *Gomphus simillinus*, *Oxygastra curtisi*, *Orthetrum coerulescens*, *Platycnemis latipes*, *P. acutipennis* y, ocasionalmente, *Lestes viridis*, *Cercion lindenii*, *Ischnura graellsii* y *Ceriatrigon tenellum*.

### Análisis de los datos

Se han utilizado los métodos de Jolly y Manly-Parr (SOUTHWOOD, 1978; BEGON, 1979), que permiten obtener estimas del tamaño de población, proporción de población marcada y probabilidad de supervivencia. Teniendo en cuenta que no se trata de poblaciones aisladas, sino de tramos dentro de cursos de longitud muy superior, las estimas poblacionales se ven afectadas por el error debido al desplazamiento de los individuos fuera del área de muestreo. Por ello, más que como estimas absolutas, son útiles para la comparación entre especies dentro del mismo hábitat.

Para el análisis de los movimientos a lo largo del hábitat, el arroyo estudiado en 1986 fue dividido arbitrariamente en 14 secciones, situadas en el arroyo principal y en un canal de riego derivado. Estos puntos de referencia no se hallaban a una distancia fija, pero el promedio era de 10-15 m. Una división similar en 18 secciones de 5 m se realizó en la orilla del río Umia estudiada en 1987. Teniendo en cuenta todas las recapturas de cada individuo (en el caso de varias observaciones en un mismo día se consideró la primera) se ha calculado un «índice de movilidad». Se asignó a cada desplazamiento un valor igual al número de puntos de muestreo recorridos, sin tener en cuenta el sentido. El valor para cada individuo se promedia por el número de desplazamientos observados, y esto proporciona la distancia media

recorrida por cada individuo entre dos recapturas, en función de los puntos de referencia. Este valor se corrige por la distancia entre puntos de muestreo para obtener el desplazamiento en metros.

La probabilidad de supervivencia basada en un intervalo de más de un día, se ha corregido hallando la raíz de índice  $n + 1$ , siendo  $n$  el número de días del período omitido (GARRISON & HAFERNIK, 1981). Basándose en la estima promediada de la probabilidad de supervivencia diaria, se calculó la longevidad media, hallando el inverso del logaritmo natural de la estima, cambiado de signo (Cook *et al.*, en GARRISON & HAFERNIK, 1981). A lo largo del trabajo, los resultados se presentan como medias y sus errores standard.

## RESULTADOS

### Movimientos y territorialidad

El valor promedio del índice de movilidad, junto con la proporción de desplazamientos realizados en cada sentido del arroyo, se presenta en la tabla 1. Para los datos globales, no se observa una clara tendencia al desplazamiento en ningún sentido, lo cual está probablemente relacionado con el comportamiento territorial. En el caso de *C. haemorrhoidalis*, la comparación entre las pautas de movimiento de los individuos jóvenes y maduros indica diferencias significativas para los machos ( $\chi^2$  contingencia = 59,408,  $p < 0,01$ ) pero no para las hembras ( $\chi^2$  contingencia = 4,105 ns). Los machos jóvenes tienen mayor tendencia a desplazarse río arriba que los machos maduros, los cuales, debido a la territorialidad permanecen en la misma zona (jóvenes [N = 146 desplazamientos]: 52,1 % río arriba; 32,9 % río abajo y 15,1 % sedentarios; maduros (N = 408): 25,5 % río arriba; 24,0 % río abajo y 50,5 % sedentarios). Las hembras jóvenes presentan también mayor tendencia, aunque no significativa, a desplazarse río arriba que las maduras (40,7 % frente a 31,3 %; N = 81 y 240 desplazamientos, respectivamente). La falta de observaciones de individuos jóvenes para *C. virgo* y *C. xanthostoma* impide comprobar si existe este comportamiento. La mayor proporción de individuos de *C. xan-*

*thostoma* desplazados río abajo se debe probablemente al fuerte viento de cabecera reinante durante el período de estudio. La tendencia a volar río arriba en muchos insectos acuáticos serviría para contrarrestar la deriva producida por la corriente en el estado larvario (MARGALEF, 1981), y en el caso de *Calopteryx cornelia* es muy acentuada: el 75 % de 43 individuos se desplazaron río arriba y sólo el 7 % río abajo (HIGASHI & UEDA, 1982).

El índice de movilidad (tabla 1) es mayor para las hembras que para los machos en las tres especies, pero esta diferencia sólo es significativa para *C. virgo* (test  $t = 2,054$ ,  $p < 0,05$ ). La comparación entre *C. haemorrhoidalis* y *C. virgo* indica que los machos de la primera especie se desplazan más que los de la segunda (1,4 frente a 1,0; test  $t = 2,116$ ,  $p < 0,05$ ), no existiendo diferencias significativas entre las hembras. Los resultados para *C. xanthostoma* no son comparables debido a que el hábitat fue distinto. Relacionando los valores del índice con la distancia entre puntos de referencia de cada arroyo se obtiene un

Tabla 1.- Movilidad de los adultos de *Calopteryx*. El índice de movilidad proporciona el desplazamiento promedio realizado entre recapturas sucesivas, como una función del número de puntos de referencia recorridos (véase el texto). Se presenta asimismo la proporción de desplazamiento río arriba (+), río abajo (—) y residentes (0). N1, número de individuos; N2, número de desplazamientos. El mayor valor del índice para *C. xanthostoma* se debe a que la distancia entre puntos de referencia era de 5 m, frente a 10-15 m para las otras dos especies.

Mobility of adult *Calopteryx*. The mobility index supplies the mean displacement among successive recaptures, as a function of the number of reference points travelled (see the text). The proportion of displacements upstream (+), downstream (—) and residents (0) is also presented. N1, number of individuals; N2, number of displacements. The higher value of the index for *C. xanthostoma* is due to that distance among reference points was 5 m, instead of 15-15 m for the other remaining species.

Especie	Sexo (N1, N2)	Índice ( $\bar{x} \pm SE$ )	Desplazamientos %		
			+	—	0
<i>C. haemorrhoidalis</i>	♂ (238, 554)	1,4 $\pm$ 0,08	32,5	26,4	41,2
	♀ (188, 321)	1,5 $\pm$ 0,09	33,6	33,0	33,3
<i>C. virgo</i>	♂ (45, 135)	1,0 $\pm$ 0,16	20,7	28,1	51,1
	♀ (23, 50)	1,6 $\pm$ 0,28	32,0	36,0	32,0
<i>C. xanthostoma</i>	♂ (33, 61)	3,5 $\pm$ 0,62	31,1	37,7	31,1
	♀ (11, 25)	4,3 $\pm$ 0,84	40,0	48,0	12,0

desplazamiento promedio entre recapturas de 15-20 m para las tres especies.

El macho de *Calopteryx* es territorial (PAJUNEN, 1966) y defiende un lugar para la puesta, donde sólo permite que ovipositen las hembras que han copulado con él (HEYMER, 1973). Sin embargo, a altas densidades, algunos individuos no consiguen un territorio y vagan por distintas zonas del cau-

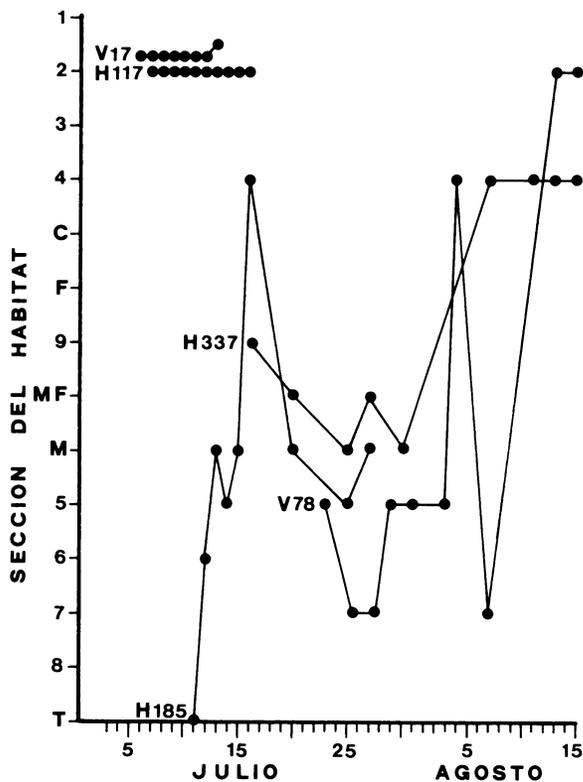


Figura 1.- Pautas de recaptura de los machos territoriales y no territoriales de *Calopteryx haemorrhoidalis* (H) y *C. virgo* (V). Las 14 secciones del hábitat se presentan ordenadas río abajo desde 1 a T. Los machos territoriales se recapturan en la misma zona (H117, V17), mientras que los no territoriales se recapturan cada día en distinto punto (H185, H337, V78), aunque pueden comportarse como territoriales ocasionalmente.

Recapture patterns of territorial and nonterritorial males of *Calopteryx haemorrhoidalis* (H) and *C. virgo* (V). The 14 habitat sections are presented downstream from 1 to T. Territorial males are recaptured in the same area (H117, V17), while nonterritorial males are recaptured each day in different section (H185, H337, V78), although they can behave occasionally as territorial.

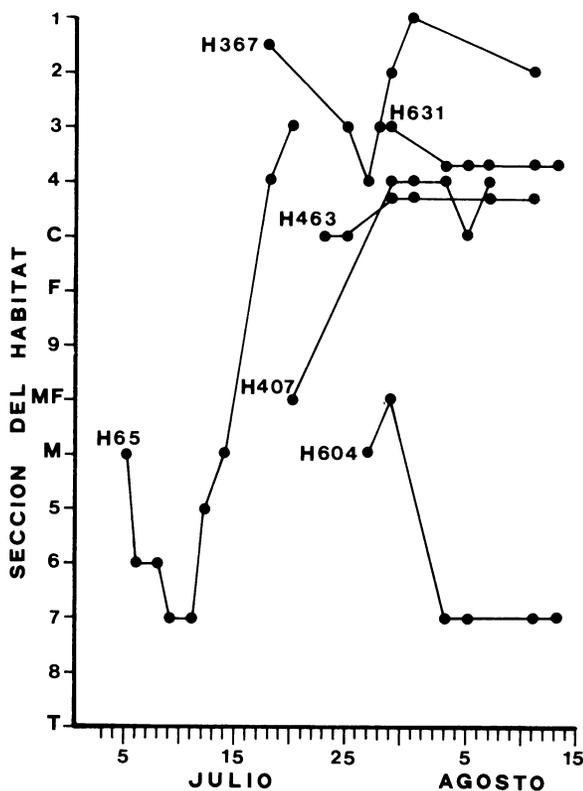


Figura 2.- Pautas de recaptura de 6 hembras de *Calopteryx haemorrhoidalis*. Algunas hembras (H407, H463, H604, H631) tienden a volver día tras día al mismo punto. Los mismos símbolos que en la figura 1.

Recapture patterns of 6 females *Calopteryx haemorrhoidalis*. Some females (H407, H463, H604, H631) return each day to the same area of stream. Symbols are as in figure 1.

ce. En la figura 1 se presentan las pautas de recaptura de los machos, territoriales y no territoriales, de *C. haemorrhoidalis* y *C. virgo* para los que se posee mayor número de observaciones. El ejemplo más claro de macho territorial es el H117, recapturado diariamente entre el 7 y el 16 de julio, siempre en el mismo punto. Un macho no territorial se recaptura sucesivamente en distintos puntos del cauce (H185, H337, V78) y generalmente se trata de individuos que son incapaces de defender un territorio frente a otros machos (HEYMER, 1972). Idénticos resultados se han obtenido para *C. xanthostoma*.

Aunque las hembras no son territoriales, existe evidencia de que algunos ejemplares tienden a

volver día tras días al mismo punto (fig. 2), como ocurre con las hembras H407, H463, H604 y H631 de *C. haemorrhoidalis*, para las que se posee mayor número de recapturas. En *C. virgo* y *C. xanthostoma* existen algunas hembras que siguen esta pauta, pero son necesarios más datos de recaptura. Este comportamiento no parece haber sido señalado para las hembras de ningún *Calopteryx*.

### Período de maduración

El tiempo promedio hasta el desarrollo de la coloración rojo-carmín abdominal en los machos de *C. haemorrhoidalis* fue de  $9,0 \pm 2,58$  días ( $n = 4$ ) en 1985 y  $8,6 \pm 0,43$  ( $n = 24$ ) en 1986. El período de maduración es, por tanto, de unos 9 días, lo cual se aproxima a los 10 días estimados por HEYMER (1972) en Francia. El color carmín empezó a aparecer no obstante a los  $4,8 \pm 1,61$  días ( $n = 5$ ) en 1985 y a los  $3,5 \pm 0,57$  días ( $n = 10$ ) en 1986.

La pruinescencia abdominal de las hembras se desarrolló en promedio a los  $6,8 \pm 0,49$  días ( $n = 27$ ) en 1986. Ahora bien, como sólo 5 de estas hembras fueron marcadas en el día de su emergencia, y el resto a los 1-2 días, el período de maduración será de unos 9 días, como en los machos. La pruinescencia empieza a aparecer a los  $4,8 \pm 0,78$  días ( $n = 12$ ) y alcanza un desarrollo máximo a los  $21,0 \pm 2,43$  días ( $n = 6$ ).

Estimas semejantes han sido proporcionadas para otros calopterigidos:  $10,7 \pm 0,73$  días (intervalo al 95 %) para los machos de *Mnais pruinosa pruinosa* (HIGASHI, 1982), 11 días para *C. maculata* (WAAGE, 1973) y aproximadamente una semana para *C. aequabilis*, *C. amata* y *C. maculata* (NANTEL, 1986). No obstante, ZAHNER (1960) y BUCHHOLTZ (1951) indican que *C. splendens* puede madurar en 2 o 3-5 días, respectivamente, lo cual es puesto en duda por HEYMER (1972).

No ha sido posible obtener estimas para *C. virgo* y *C. xanthostoma* debido a que los individuos jóvenes se alejan del arroyo, al contrario que los de *C. haemorrhoidalis*. Así, un 52% (1985) y un 46% (1986) de los individuos de esta especie fueron marcados antes de la madurez reproductora. Esta proporción fue tan sólo del 5% en *C. virgo* y del 12% en *C. xanthostoma*, lo que confirma su alejamiento.

### Tamaño de población

En el tramo de arroyo estudiado en 1986, la población de *C. haemorrhoidalis* estuvo constituida por unos 75-100 machos y 50-75 hembras, observándose claramente un máximo a finales de julio. Con esta población coexistía un pequeño número de individuos de *C. virgo*, entre 15-20 machos y 10 hembras (fig. 3). Esto indica una densidad máxima de 0,6 machos/m de orilla para *C. haemorrhoidalis* y de 0,07 para *C. virgo*. En general,

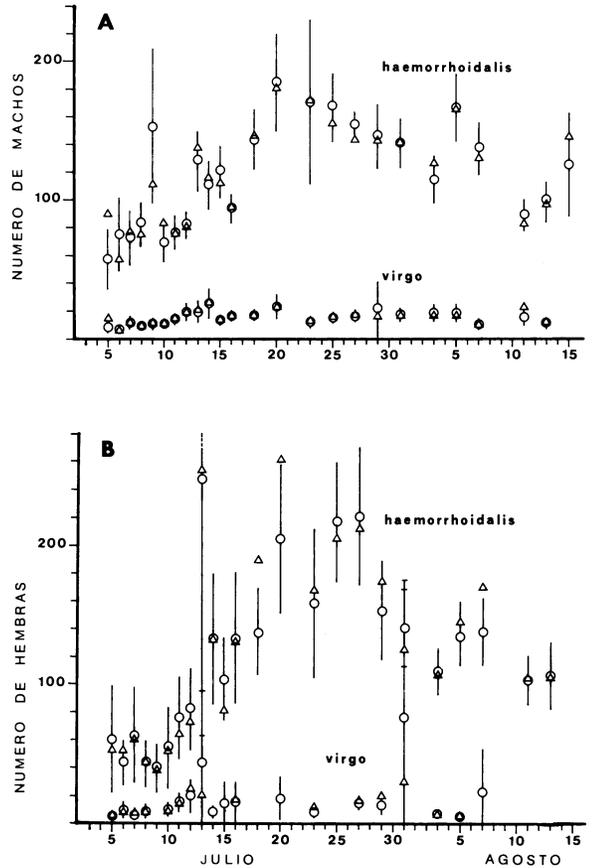


Figura 3.- Estimaciones del número de individuos para dos poblaciones coexistentes de *Calopteryx haemorrhoidalis* y *C. virgo*, según los métodos de Jolly (círculos) y Manly-Parr (triángulos). A, machos; B, hembras. Las barras verticales indican  $\pm$  SE de las estimas de Jolly.

Estimates of population numbers for two coexisting populations of *Calopteryx haemorrhoidalis* and *C. virgo*, according to Jolly (circles) and Manly-Parr (triangles) methods. A, males; B, females. Vertical bars are  $\pm$  SE of Jolly estimates.

las estimas fueron más exactas para *C. virgo*, ya que la intensidad del muestreo fue muy apropiada para su pequeño tamaño poblacional.

Las estimas indican que la población de *C. haemorrhoidalis* estudiada en 1985 constaba de un número de ejemplares muy semejantes a la de *C. virgo* en 1986. En el período de estudio, la población de *C. xanthostoma* del río Umia estaba constituida por pocos individuos: 30-40 machos y 15-20 hembras, coexistiendo con 2-3 de *C. virgo*, pero su número descendió rápidamente (densidad: 0,4 machos/m para *C. xanthostoma* y 0,03 para *C. virgo*).

En la tabla 2 se presentan los índices de recaptura. Puede observarse que los machos han sido recapturados un mayor número de veces que las hembras en las tres especies (salvo en 1985), y que la proporción de recapturas osciló entre el 34 % de *C. haemorrhoidalis* en 1985 y el 54 % de *C. virgo* en 1986.

## Longevidad

Los métodos de Jolly y Manly-Parr permiten obtener estimas de la probabilidad diaria de supervivencia. En la tabla 3 se presentan las estimas promediadas. El método de Manly-Parr proporciona a menudo estimas mayores que 1, que no tienen sentido. La mayoría de las estimas indican una probabilidad de supervivencia en torno a 0,9, y una vida media de 10-16 días, lo que, teniendo en cuenta los 9 días del período de maduración, concuerda con los datos de recaptura (tabla 4). HIGASHI (1976) calculó una probabilidad de 0,943 para *Mnais pruinosa*, siendo la estima más elevada para un zigóptero la de *Ischnura gemina*, en donde oscila entre 0,9363 y 0,9579 (GARRISON & HAFERNIK, 1981).

La longevidad máxima sólo puede obtenerse por intervalo entre marcaje y última recaptura, siendo de 1 a 8 semanas para los zigópteros (CORBET, 1980). Una estima de la vida media puede obtenerse también con este método (tabla 4), pero será una infraestima, ya que el marcaje no coincidirá a menudo con la emergencia, ni la última recaptura con la muerte. La longevidad máxima para *C. haemorrhoidalis* en Francia es de 39 días (HEYMER, 1972), muy semejante a los 43 días hallados en este estudio. La longevidad de

Tabla 3.- Estimaciones de la probabilidad diaria de supervivencia (S) y longevidad media para *Calopteryx*.

Estimates of daily survival rate (S) and mean longevity for *Calopteryx*.

Especie y año	Método	N	S ± SE	Vida media (días)
<i>C. haemorrhoidalis</i> (1985)				
machos	Jolly	18	0,91 ± 0,120	10,6
	M-P	16	1,17 ± 0,229	—
hembras	Jolly	14	0,92 ± 0,140	12,0
	M-P	6	1,18 ± 0,433	—
<i>C. haemorrhoidalis</i> (1986)				
machos	Jolly	24	0,94 ± 0,047	16,2
	M-P	24	0,97 ± 0,052	32,8
hembras	Jolly	23	0,89 ± 0,032	8,6
	M-P	23	0,94 ± 0,028	16,2
<i>C. virgo</i> (1986)				
machos	Jolly	23	0,86 ± 0,046	6,6
	M-P	23	1,04 ± 0,077	—
hembras	Jolly	15	0,95 ± 0,074	19,5
	M-P	14	0,66 ± 0,128	2,4
<i>C. xanthostoma</i> (1987)				
machos	Jolly	6	0,66 ± 0,176	2,4
	M-P	6	0,67 ± 0,140	2,5
hembras	Jolly	4	0,89 ± 0,223	8,4
	M-P	4	0,94 ± 0,250	16,2

Tabla 2.- Índices de recaptura para *Calopteryx*.  
Recapture indexes for *Calopteryx*.

Especie y año	Número de individuos		%	
	marcados	recapturados	recaptura	recapturas/individuo
<i>C. haemorrhoidalis</i> (1985)				
machos	76	22	28,95	0,83
hembras	67	26	38,81	0,75
TOTAL	143	48	33,57	0,79
<i>C. haemorrhoidalis</i> (1986)				
machos	450	238	52,89	1,24
hembras	438	187	42,69	0,75
TOTAL	888	425	47,86	1,00
<i>C. virgo</i> (1986)				
machos	74	45	60,81	1,80
hembras	52	23	44,23	0,96
TOTAL	126	68	53,97	1,45
<i>C. xanthostoma</i> (1987)				
machos	88	33	37,50	0,66
hembras	30	11	36,67	0,80
TOTAL	118	44	37,29	0,69

Tabla 4.- Longevidad media y máxima para *Calopteryx* por intervalo entre recapturas. Se presenta las 5 longevidades máximas. No se dispone de datos para *C. xanthostoma*. Entre paréntesis, vida media excluyendo los individuos no recapturados.

Mean and maximum longevity for *Calopteryx*, by interval between recaptures. The 5 maximum longevitys are presented. No data are available for *C. xanthostoma*. Mean lifespan excluding individuals never recaptured is presented in brackets.

Especie y año	N	$\bar{X} \pm SE$ (días)	Máximo
<i>C. haemorrhoidalis</i> (1985)			
machos	76	2,7 $\pm$ 0,74 (9,4)	40, 22, 21, 20, 15
hembras	67	2,2 $\pm$ 0,58 (5,7)	21, 20, 18, 17, 12
<i>C. haemorrhoidalis</i> (1986)			
machos	450	5,2 $\pm$ 0,37 (9,9)	43, 43, 41, 39, 36
hembras	438	3,6 $\pm$ 0,29 (8,4)	30, 30, 29, 26, 24
<i>C. virgo</i> (1986)			
machos	74	5,3 $\pm$ 0,94 (8,7)	36, 34, 27, 26, 23
hembras	52	3,7 $\pm$ 0,84 (8,3)	24, 20, 19, 15, 14

las hembras es menor, pero esto debe ser el reflejo de su distinto comportamiento, lo que las hace alejarse del agua y por ello ser menos recapturadas (HINNEKINT, 1987). LABEZKI (1982) halló una longevidad media y máxima para *C. splendens* en Polonia de 20 y 27 días, marcando individuos recién emergidos.

### Proporción de sexos

A pesar de la preponderancia de los machos en los marcajes (y sobre todo en las recapturas), esto se debe a diferencias de comportamiento entre sexos, y la verdadera proporción de sexos sería 1:1 (WAAGE, 1980; HINNEKINT, 1987). Los resultados del marcaje de *Calopteryx* están en concordancia con esta explicación (tabla 5). La proporción de sexos es paritaria cuando se consideran sólo los individuos marcados, pero se hace sesgada hacia los machos al considerar los individuos recapturados o el número total de observaciones, ya que los machos se recapturan en mayor proporción y más veces que las hembras.

Es ilustrativo que en la población de *C. haemorrhoidalis* estudiada en 1985 la proporción de sexos no se desvía de 1:1 en ningún caso, debido a haber recapturado no sólo en el canal, sino tam-

bién en los alrededores. Proporciones de sexos paritarias se dan también en *C. maculata* y *C. dimidiata* (WAAGE, 1980).

### DISCUSIÓN

Los adultos de *Calopteryx* constituyen importantes poblaciones en las orillas de las aguas lóxicas. Los individuos recién emergidos tardan aproximadamente 9 días en alcanzar la madurez sexual, manteniéndose durante esta etapa alejados del agua, salvo en *C. haemorrhoidalis*. En esta especie la mortalidad durante la maduración es semejante a la de la etapa reproductora, ya que se han recapturado el 45 % de los individuos marcados en la primera fase y el 48 % de los marcados en la segunda ( $\chi^2$  contingencia = 0,728, ns). Entre los depredadores capaces de capturar ejemplares de *Calopteryx* se encuentran las arañas (en cuyas telas se han hallado los restos de 2 individuos de *C. haemorrhoidalis*, 2 de *C. virgo* y 1 de *C. xanthostoma*) y los dípteros asílidos (un macho recién emergido de *C. haemorrhoidalis* capturado por un asílido de la mitad de tamaño que su presa).

El estudio de la movilidad revela que los machos de *C. haemorrhoidalis* tienen mayor tendencia a volar río arriba durante la maduración que en la fase reproductora, y que el desplazamiento promedio entre recapturas es de 15-20 m en las tres especies. La mayor movilidad de los machos de *C. haemorrhoidalis* frente a los de *C. virgo* podría deberse a su mayor densidad, lo que pro-

Tabla 5.- Proporción de sexos (% de machos) en *Calopteryx*. Entre paréntesis, tamaño muestra (\*\* Diferencias significativas respecto a 1:1, con  $p < 0.01$ ).

Sex ratio (percentage of males) in *calopteryx*. In brackets, sample size. (\*\* Significant differences from 1:1, with  $p < 0.01$ ).

Especie y año	N.º individuos ♂		N.º de observaciones
	marcados	recapturados	
<i>haemorrhoidalis</i>			
1985	53,15 (143)	45,84 (48)	55,75 8113)
1986	50,68 (888)	56,00 (425)**	62,95 (888)**
<i>virgo</i>			
1986	58,73 (126)	66,18 (68)**	72,68 (183)**
<i>xanthostoma</i>			
1987	74,58 (118)**	75,00 (44)**	70,73 (82)**

vocaría más interacciones territoriales. Esto está corroborado por el hecho de que las hembras de las dos especies (que no son territoriales) presentan la misma movilidad. Sin embargo también existen persecuciones territoriales entre los machos de distintas especies.

HEYMER (1972) ha descrito las pautas de territorialidad de los machos de estas especies, que son similares a las de otros calopterígidios (HIGASHI, 1981; HIGASHI & UEDA, 1982; NANTEL, 1986; NOMAKUCHI *et al*, 1984). Los individuos jóvenes de *C. haemorrhoidalis* forman grupos numerosos, en donde los animales se mantienen mirando al sol y guardando cierta distancia entre ellos (HEYMER, 1972). Esto ocurrió en el punto 7 del arroyo estudiado en 1986.

Teniendo en cuenta que la vida media estimada del adulto maduro es de unos 3-5 días (tabla 4), la actividad reproductora ocupa una pequeña parte de la vida del imago. Como la proporción de sexos es paritaria, los machos que consiguen defender un territorio durante varios días, obtendrán probablemente un gran éxito copulativo. La duración de la copulación es muy corta, lo cual ha impedido realizar muchas observaciones (promedio:  $149 \pm 14,4$  s [N = 12, cópula] y  $27 \pm 7,3$  s [N = 7, transferencia de esperma] para *C. haemorrhoidalis*, y 58 s [cópula] para sendas parejas de *C. virgo* y *C. xanthostoma*). No obstante, HEYMER (1973), al observar durante 45 minutos a un macho de *C. virgo*, comprobó que copuló con 5 hembras, y la observación de un macho copulando con dos hembras en un breve lapso de tiempo no es rara. Los machos de *C. maculata* pueden retirar hasta el 88 % del esperma almacenado por la hembra de apareamientos previos (WAAGE, 1979). Esto explica el significado adaptativo de la vigilancia sin contacto que los machos de *Calopteryx* realizan sobre las hembras con las que han copulado, mientras éstas ponen en el interior de su territorio (WAAGE, 1984). Los machos no territoriales pueden copular con las hembras antes de que éstas se acerquen al arroyo, pero serán interceptadas cuando intenten realizar la puesta en el territorio de un macho. En ocasiones las hembras consiguen introducirse en un territorio y ovipositar sin haber copulado con el macho residente (HEYMER, 1973), lo que permite el éxito de los machos no territoriales. La comprobación de que las hembras de *C. haemorrhoidalis* tienen tenden-

cia a volver al mismo territorio para la puesta en sucesivos días, puede explicar por qué algunas zonas del arroyo, que presumiblemente ofrecen mejores sustratos de puesta, son preferentemente ocupadas por los machos. La densidad en estos puntos puede ser muy elevada, mientras que otras zonas del arroyo (las que permanecen más tiempo sombrías) son raramente ocupadas, produciendo una heterogeneidad en la distribución espacial de los adultos.

Las tres especies de *Calopteryx* presentes en España poseen una biología bastante similar. Sin embargo, es común que en un río coexistan dos o las tres especies, a pesar de la potencial competencia que debiera producirse. De los muestreos realizados hasta la fecha en diferentes medios lóticos de Galicia, se deduce que *C. virgo* es la especie más abundante, presentándose como especie dominante en todos los ríos y arroyos de agua rápida, alejados de la costa. En el tramo final de los arroyos y canales de riego, la especie mediterránea *C. haemorrhoidalis* sustituye casi totalmente a *C. virgo*, lo que coincide con las observaciones de OCHARÁN (1983) para Asturias. Ésta es también la especie dominante en los canales de riego cercanos a la costa, incluso con prolongada sequía estival, donde ningún otro *Calopteryx* se desarrolla. Cuando estos medios se secan, en verano, los adultos se dispersan, siendo capaces de localizar otros arroyos, lo que permite su subsistencia en estas condiciones (CORDERO, en preparación). Por último *C. xanthostoma* es la menos abundante, habiendo sido hallada como especie dominante sólo en aguas lentas y soleadas. No obstante, se presenta en pequeño número en zonas dominadas por *C. virgo*.

La exclusión de otras especies sólo se produce en los canales más pequeños, que soportan poblaciones monoespecíficas. Únicamente un estudio de los diferentes requerimientos de las larvas podría dilucidar esta cuestión, pero esto es, de momento, irrealizable, ya que las larvas (particularmente las jóvenes) son prácticamente indistinguibles.

## AGRADECIMIENTOS

Al Dr. A. Carballeira, por sus comentarios a las primeras versiones del manuscrito.

## BIBLIOGRAFÍA

- BEGON, M., 1979. *Investigating Animal Abundance*. Edward Arnold, Londres. 97 pp.
- BUCHHOLTZ, C., 1951. Untersuchungen an der Libellen-Gattung *Calopteryx*-Leach unter besonderen Berücksichtigung ethologischer Fragen. *Z. Tierpsychol.* 8: 273-293.
- CORBET, P.S., 1980. Biology of Odonata. *Ann. Rev. Entomol.* 25: 189-217.
- GARRISON, R.W. & J.E. HAFERNIK, 1981. Population structure of the rare damselfly, *Ischnura gemina* (Kennedy) (Odonata: Coenagrionidae). *Oecologia* 48: 377-384.
- HEYMER, A., 1972. Comportements social et territorial des *Calopteryx* (Odon. Zygoptera). *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)* 8 (1): 3-53.
- HEYMER, A., 1973. Etude du comportement reproducteur et analyse des mécanismes déclencheurs innés (MDI) optiques chez les *Calopterygidae* (Odon. Zygoptera). *Ann. Soc. ent. Fr. (N.S.)* 9(1); 219-255.
- HIGASHI, K., 1976. Ecological studies on the population of *Mnais pruinosa* Selys (Odonata: Calopterygidae). I. Population density, survival rate and daily activities in the adult damselfly. *Physiol. Ecol. Japan* 17(1/2): 109-116 (En japonais).
- HIGASHI, K., 1981. A description of territorial and reproductive behaviours in *Mnais pruinosa* Selys (Odonata Calopterygidae). *J. Fac. lib. Arts Saga Univ.* 13: 123-140.
- HIGASHI, K., 1982. Length of maturation period and daily food consumption of immature damselfly *Mnais pruinosa* Selys (Zygoptera: Calopterygidae). *Tombo* 25 (1-4). 23-26.
- HIGASHI, K. & T. UEDA, 1982. Territoriality and movement pattern in a population of *Calopteryx cornelia* (Selys) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 11 (2): 129-137.
- HINNEKINT, B.O.N., 1987. Population dynamics of *Ischnura e. elegans* (Vander Linden) (Insecta: Odonata) with special reference to morphological colour changes, female polymorphism, multiannual cycles and their influence on behaviour. *Hydrobiologia* 146: 3-31.
- LABEZKI, A., 1982. Researches concerning the dispersion in terrain and the life length of some species of dragonflies (Odonata). *Rocz. Akad. Roln. Pozn.* 140: 76-90 (En polaco).
- MAIBACH, A., 1985. Révision systématique du genre *Calopteryx* Leach (Odonata: Zygoptera) pour l'Europe Occidentale. I. Analyses biochimiques. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 58: 477-492.
- MAIBACH, A., 1986. Révision systématique du genre *Calopteryx* Leach (Odonata: Zygoptera) pour l'Europe Occidentale. II. Analyses morphologiques et synthèse. *Mitt. schweiz. ent. Ges.* 59: 389-406.
- MAIBACH, A., 1987. Révision systématique du genre *Calopteryx* Leach pour l'Europe Occidentale (Zygoptera: Calopterygidae). 3. Révision systématique, étude bibliographique, désignation des types et clé de détermination. *Odonatologica* 16(2): 145-174.
- MARGALEF, R., 1981. *Ecología*. Planeta. Barcelona, 252 pp.
- NANTEL, F., 1986. Biologie et comportement territorial de trois espèces de *Calopteryx* Leach (Odonates: Calopterygidae), Comté de Bellechase. Québec. *Fabriques* 12(2): 25-45.
- NOMAKUCHI, S., K. HIGASHI, M. HARADA & M. MAEDA, 1984. An experimental study of the territoriality in *Mnais pruinosa* Selys (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 13(2): 259-267.
- OCHARÁN, F.J., 1983. *Calopteryx haemorrhoidalis asturica*, nueva subespecie de caballito del diablo del norte de España (Odonata: Zygoptera). *Bol. Cien. Nat. I.D.E.A.* 31: 3-10.
- PAJUNEN, V.I., 1966. Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Calopteryx virgo* L. (Odon., Calopterygidae). *Annls. Zool. Fenn.* 3: 201-214.
- SOUTHWOOD, T.R.E., 1978. *Ecological methods*. Chapman & Hall., Londres. 524 pp.
- WAAGE, J.K., 1973. Reproductive behaviour and its relation to territoriality in *Calopteryx maculata* (Beauvois) (Odonata: Calopterygidae). *Behaviour* 47(3-4): 240-256.
- WAAGE, J.K., 1979. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science* 203: 916-918.
- WAAGE, J.K., 1980. Adult sex ratio and female reproductive potential in *Calopteryx* (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 9(3): 217-230.
- WAAGE, J.K., 1984. *Sperm competition and the evolution of odonate mating systems*. In: Sperm competition and the evolution of animal mating systems (R.L. SMITH, ed): 251-290. Academic Press, Orlando.
- ZAHNER, R., 1960. Über die Bindung der Mitteleuropäischen *Calopteryx*-Arten (Odonata: Zygoptera) an den Lebensraum strömen Wassers. II. Der Anteil des Imagines an der Biotopbindung. *Int. Rev. Hydrobiol.* 45: 101-123.