



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

**BASES DE LA COMPETENCIA MASCULINA EN LA
MARIPOSA *Eumaeus toxea* GODART (INSECTA:
LEPIDOPTERA: LYCAENIDAE)**

**TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA PRESENTA:**

NORMA EDITH MARTÍNEZ LENDECH

**DIRECTORES DE TESIS:
DR. ALEJANDRO CÓRDOBA - AGUILAR
DR. IGNACIO CASTELLANOS STUREMARK**

Agradecimientos

A mis padres y hermanos, por estar siempre conmigo, ser mis guías y mis consejeros, por su apoyo moral en las situaciones difíciles de mi vida, por quererme tanto y por su apoyo económico para la realización de este proyecto

Al bebé más hermoso del mundo, Joram Francisco, por traer muchísimas alegrías a mi vida. Gracias a Cinthya por traer cosas tan bonitas al mundo.

A mis primos por ser tan divertidos y hacerme reír. A mis tíos por su interés y preocupación.

A mis padrinos Enrique y Juanita, por ayudarme en muchísimos aspectos durante mi vida.

Al Dr. Alex Córdoba, por tus consejos, tu paciencia, apoyo en muchos aspectos, tus historias en campo (la del gatito estuvo muy buena), tus chistes, por estar ahí cuanto necesitaba tu ayuda, por ser un pilar fundamental en este proyecto de tesis. Por hacerme saber que puedo contar siempre. Gracias Alex.

Al D. Ignacio Castellanos, por su asesoría, sus críticas y por el tiempo invertido en la revisión y corrección de esta tesis. Gracias.

Al Dr. Aurelio, por ser una de las personas que me hacen pensar que la vida puede ser algo maravilloso, gracias por sus consejos, por su sabiduría, su sencillez, por saber escucharme y su apoyo moral. ¡Mil gracias!

Al Dr. Mario Seguera, por ser un guía muy importante, no solo para mí sino para muchos de mis compañeros, gracias por transmitirnos sus conocimientos y sus experiencias, que hacen de nosotros mejores seres humanos.

Al Dr. Gerardo Sánchez, por su apoyo desinteresado e incondicional, por sus lecciones y sugerencias. Muchas gracias.

A la Dr. Irene Goyenechea por todas sus palabras y consejos que me brindó durante la carrera. Muchos de ellos puestos en práctica. Gracias.

Al Dr. Raúl Ortiz, por transmitirme sus conocimientos sobre todo en estadísticas y por ser una grandísima persona y hacerme reír tanto.
Gracias Raúl.

A mis sinodales, Dr. Arturo, Dr. Atilano, Dr. Juan Márquez, Dr Alberto, Dra Iriana, Dr Aurelio que gracias a sus consejos y criticas, este proyecto pudo culminarse.

A los profesores del CIB y Paleontología que de alguna manera estuvieron conmigo incondicionalmente.

A mis amigos Iván, Nahum, Estaza, Lulu, Maiky, Aline, Pao, Anita, Axel, Marce, Mara, Imelda, Kenia, Erika, (a la Spice), Yaz, Cinthya, Isa, Gloria, Ere, Najera, Chanel, Jorge Contreras, Fair, Heli, Julio, Mane, a la Roska, Silvia, a Pandra, a Nelly, Mary, Arón, Pajitas, Lalo, al Güero, Juanjo, Chelo, Alan, Marin, Dinorah, y todos mis amigos de la licenciatura, gracias por esos buenos momentos.

A Daniel, Andrés, Alain y Maria Elena, espero que podamos seguir juntos durante muchísimo más tiempo.

A Miguel, Victor, Vivian Elizabeth, Ibeth, Nubia, Celia y Haydee, gracias por su calidez y amabilidad.

Agradezco el apoyo del Programa de Mejoramiento del Profesorado (PROMEP) a través del proyecto "Implicaciones de la alteración de hábitats sobre interacciones entre carábidos y sus presas: Análisis comparativo entre hábitats no manejados y sistemas agrícolas en el estado de Hidalgo" y al Programa Institucional de Investigación de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo a través del proyecto "Influencia de las practicas de manejo en la conservación de la biodiversidad de bosques templados del estado de Hidalgo".

ÍNDICE

1 RESUMEN -----	1
2 INTRODUCCIÓN -----	2
2.1 Selección sexual-----	2
2.2 Elección femenina-----	4
2.3 Competencia entre machos-----	8
2.3.1 Antes de la cópula-----	8
2.3.1.1 Competencia directa-----	8
2.3.1.1.1 Teoría de juegos y conflicto animal---	9
2.3.1.1.2 Competencia indirecta-----	11
2.3.2 Durante la cópula-----	12
2.3.3 Después de la cópula-----	14
2.4 La talla corporal y la grasa muscular como factores que determinan el éxito en la competencia masculina previo a la cópula-----	14
2.5 Orden Lepidoptera-----	16
2.5.1 Superfamilia Papilionoidea-----	17
2.5.2 Familia Lycaenidae-----	17
2.5.3 El género <i>Eumaeus</i> -----	18
2.5.4 Competencia entre machos en mariposas-----	22

3	OBJETIVOS	25
3.1	Objetivo general	25
3.2	Objetivos específicos	25
4	MATERIALES Y MÉTODO	26
4.1	Área de estudio	26
4.2	Trabajo de campo y laboratorio	30
4.2.1	Marcaje de adultos	30
4.2.2	Observaciones de adultos	31
4.2.2.1	Actividades monitoreadas	31
4.2.3	Influencia del tamaño corporal de los machos adultos de <i>E. toxea</i> en la resolución de las contiendas	33
4.2.4	Influencia del contenido de grasa muscular en los machos adultos de <i>E. toxea</i> en la resolución de contiendas	34
4.2.5	Análisis de datos	35
4.2.5.1	Análisis de datos /Observaciones de adultos	35
4.2.5.2	Análisis de datos /Tamaño corporal y contenido de grasa muscular en los diferentes años	36
4.2.5.2.1	Análisis de datos/ Influencia del tamaño corporal de los machos adultos de <i>E. toxea</i>	37
4.2.5.2.2	Análisis de datos/Influencia del contenido de grasa muscular en los machos adultos de <i>E. toxea</i>	38

5	RESULTADOS	39
5.1	Conducta de los adultos de <i>E. toxea</i>	39
5.1.1	Observaciones del comportamiento masculino	39
5.1.2	Observaciones del comportamiento femenino	41
5.2	Análisis de talla y grasa en los diferentes años	43
5.2.1	Talla y diferencias entre machos	46
5.2.2	Grasa y diferencias entre machos	49
6	DISCUSIÓN	53
1)	Comportamiento sexual de los adultos	53
2)	El papel de la talla corporal y la grasa muscular en la mariposa <i>E. toxea</i>	54
7	CONCLUSIONES	60
8	LITERATURA CITADA	61

1 RESUMEN

La teoría de Selección sexual sugiere que en la competencia entre machos por el acceso a las hembras, favorece a aquellos individuos con atributos morfológicos y conductuales más elaborados, por lo que son ellos los que resultan victoriosos. En la mariposa *Eumaeus toxea* se ha observado que los machos defienden los sitios de percha, mostrando un comportamiento agresivo frente a otros machos coespecíficos durante la temporada de apareamiento. Estos sitios son lugares de encuentro con las hembras para la cópula. En este estudio se analizó el efecto de la talla corporal y la grasa muscular para probar el éxito en las contiendas masculinas en esta mariposa. Se encontró que los machos más grandes y con más grasa resultaron victoriosos en los encuentros, además de que son frecuentemente los "dueños" de los sitios de encuentro con las hembras.

2 INTRODUCCIÓN

2.1 Selección sexual

La selección natural fue el principal argumento que utilizó Charles Darwin (1859) en su teoría de la evolución de las especies. Para él, la selección natural es el principal motor que mantiene en funcionamiento los mecanismos de la evolución. La “lucha por la existencia” entre individuos de la misma o de diferentes especies, a través de la competencia por los recursos insuficientes, y los esfuerzos por escapar de los depredadores tiene como resultado la supervivencia (Darwin, 1859).

La selección sexual se presenta cuando existe competencia entre los individuos de un sexo (generalmente los machos) por el acceso al otro sexo, y de las ventajas que tienen unos individuos sobre otros del mismo sexo desde el punto de vista de la reproducción (Andersson, 1994). El resultado no es la muerte del competidor desafortunado, sino que éste deja menos descendencia (Darwin, 1859).

Generalmente los machos más vigorosos, dejarán más descendencia (Andersson, 1994). En muchos casos, la victoria depende, mas que del vigor natural del individuo, de la posesión de caracteres (atributos) especiales limitadas al sexo masculino, como son cornamentas, tamaño,

coloración, canto, etc. (Darwin, 1859). A estas características Darwin las llamó caracteres sexuales secundarios porque, a diferencia de los caracteres primarios (por ejemplo, gametos sexuales y genitales), no están vinculadas directamente con el acto de la reproducción, sino que han surgido por la acción indirecta de la reproducción (Darwin, 1871; Andersson, 1994; Krebs y Davies, 1997). La evolución de estos caracteres sexuales, particularmente en machos, ha sido enigmática desde tiempos de Darwin debido a que estos caracteres exigen altos costos energéticos para producirse y pueden perjudicar la supervivencia de los individuos (e.g., exponiendo al individuo a un riesgo elevado de ataque por depredadores y parásitos; Krebs y Davies, 1997).

Darwin hizo una distinción entre la selección natural, que conserva los rasgos que refuerzan la supervivencia y la selección sexual que conserva los que aumentan el éxito del individuo para adquirir una pareja (Thornhill y Alcock, 1983). La selección sexual, además de presentar rasgos asociados con el éxito en el apareamiento y la elección de pareja, se encuentra ligada con otros componentes, principalmente la supervivencia del adulto y su capacidad de fecundar (Stearns y Hoekstra, 2000).

Todos los rasgos conspicuos tienen costos y beneficios en términos de su impacto en la transmisión de los genes, por lo que, un carácter que promueve la supervivencia del individuo sólo persistirá de acuerdo al efecto positivo que tenga en correlación con una reproducción exitosa (Thornhill y Alcock, 1983). Un rasgo sexualmente seleccionado puede disminuir la longevidad del individuo, sin embargo el individuo puede aumentar las oportunidades para reproducirse. Un ejemplo muy claro se observa en el pavo real, teniendo un plumaje grande y vistoso, el macho atrae a las hembras al igual que a los depredadores (Halliday, 1980). De esta manera, la selección sexual puede entrar en conflicto con la selección natural si esta última sólo se ve como supervivencia.

Darwin propuso dos fuerzas o procesos que actúan en la selección sexual: la elección femenina y la competencia entre machos (Andersson, 1994).

2.2 Elección femenina

Actualmente existe evidencia de que las hembras eligen a su pareja en varias especies, por los atributos prominentes portados por los machos. Sin embargo, todavía se debate sobre las formas exactas por las que las hembras seleccionan los rasgos y la forma en la que estas preferencias

evolucionan, por lo que sigue siendo un problema polémico dentro de la teoría de la selección sexual (Andersson, 1994).

La elección femenina se puede dar principalmente de dos maneras. Una es la forma directa, en la cual la hembra elige ciertos rasgos o características que muestran los machos, y otra es la indirecta, que se distingue por involucrar ciertos actos o comportamientos realizados por los machos para que ellas noten cual de ellos es el adecuado (Fisher, 1930). En las peleas entre machos, generalmente se muestran ciertos signos o señales de discriminación, por lo menos como identidad de la especie. La selección sexual debe favorecer a aquellos individuos con señales que estimulen eficazmente a las hembras, es decir la intensidad, la persistencia y en general los signos prominentes (Otte, 1979). Un ejemplo de esto es el caso del cortejo donde las pautas conductuales mostradas por el macho estimulan e inducen a la hembra a copular (Alcock, 1984).

La elección femenina ha sido uno de los puntos de controversia de la selección sexual (Cronin, 1991). Quizás uno de los puntos más difíciles de entender, ha sido atribuir procesos discriminatorios a las hembras de insectos. Otro de los puntos de controversia es la forma en que han evolucionado estas preferencias. Actualmente existen varias hipótesis:

Procesos Fisherianos. Las hembras se inclinan por la apariencia del macho, de esta manera sus hijos serán igual de atractivos que el macho al cual eligieron, y por lo tanto serán igualmente elegidos por otras hembras. Con este tipo de elección aseguran buenos genes para su descendencia (Andersson, 1994). Esta idea se basa en que, tanto la apariencia del macho como la preferencia de la hembra están "ligados" y tienen una base genética, por lo tanto, estas características son heredables y coevolucionan dando como resultado un aislamiento reproductivo después de varias generaciones (Fisher, 1930).

Mecanismos indicadores. También llamados de "beneficios indirectos", debido a que esta preferencia tiene que ver con beneficios para la progenie (Thornhill & Alcock, 1983). Dado que la expresión de los caracteres sexuales secundarios tiene a menudo costos, principalmente de supervivencia (Williams, 1966), el hecho de que los machos muestren cierto carácter prominente, es garantía de que ha podido sobrevivir a situaciones adversas en la naturaleza. La producción de este carácter, si logra estar genéticamente determinado, podría proveer de la misma capacidad de supervivencia para la progenie masculina así como la habilidad de atraer a otras hembras (Fisher, 1930). Si una hembra elige a un macho con caracteres sexuales secundarios llamativos, su

progenie obtendrá los mismos genes para su éxito, tanto reproductivo como de supervivencia (Fisher, 1930).

Reconocimiento entre especies. Esto ocurre cuando los machos de distintas especies son parecidos, por lo que existen ciertas características que distinguen las hembras para identificar cuáles son los machos de su misma especie (Otte, 1979). Uno de los ejemplos más comunes se encuentra en el canto de las ranas, los cuales por sus diferentes sonidos (canto) y frecuencia de sus notas, permiten que una hembra reconozca cuál es el macho de su especie (Andersson, 1994).

Beneficios directos. Los machos con caracteres sexuales secundarios más pronunciados podrían proveer de mejores recursos y/o protección para la hembra o su progenie. Por ejemplo, en la especie *Requena verticalis* (Orthoptera) los machos proveen de espermatozoides a las hembras para su alimentación cuando existe escasez de alimento y entre mayor sea el número de espermatozoides que coma la hembra mayor será el número de huevos que pondrá, por lo que los machos que provean a la hembra con más espermatozoides tendrán mayor oportunidad de dejar más descendencia (Andersson, 1994). Otro ejemplo se observa en el insecto mecóptero *Hylobittacus apicalis* en el que el macho le obsequia a la hembra una presa y cuyo tamaño

correlacionado positivamente con la duración de la cópula (Thornhill, 1980).

2.3 Competencia entre machos

La competencia entre los machos mediante el uso de los caracteres sexuales secundarios para tener acceso a las hembras puede ser por vía directa (combates), o indirecta (despliegues y atributos de comparación). La competencia entre los machos es la principal explicación para la evolución del dimorfismo sexual, principalmente armas usadas en la lucha contra otros machos (Darwin, 1859). Esta competencia puede tener lugar antes, durante y después de la cópula (Carranza, 1994).

2.3.1 Antes de la cópula

2.3.1.1 Competencia directa

Esta competencia implica contacto físico, por lo que las peleas o despliegues entre uno o más competidores es por el recurso necesario para atraer a las hembras (Andersson, 1994). Las peleas entre los machos representan la forma por la cual los individuos o grupos de individuos excluyen a otros del recurso, y generalmente el objetivo es ganar territorio y poseer cierta jerarquía social (Riechert, 1998). Este tipo de peleas se pueden observar también en los llamados "leks", los

cuales se definen como la agregación de los machos y que las hembras visitan con el único propósito de copular (Höglund y Alatalo, 1995).

Durante la pelea los animales típicamente intercambian información acerca de su habilidad para pelear (Rubenstein y Hack, 1992). La pelea y la comunicación están relacionadas desde que el combate involucra diferencias entre los individuos en la habilidad de pelear y/o la valoración del recurso (Enquist y Jakobson, 1986). Un ejemplo de esto ocurre en ciervos donde las vocalizaciones correlacionan positivamente con la capacidad de lucha de los machos (Andersson, 1994).

2.3.1.1.1 Teoría de juegos y conflicto animal

Las peleas entre un par de machos, tienen la estructura típica de la teoría clásica del juego. La teoría de juegos se puede definir como el conjunto de interacciones entre dos individuos, con los mismos intereses (Hammerstein, 1998). Esta teoría ha permitido examinar más de cerca cómo la habilidad de pelear contra un contrincante, el valor del recurso, y la posibilidad para la evaluación en pares (entre dos contrincantes) de estos parámetros debe actuar recíprocamente entendiendo la evolución de la conducta agresiva (Kemp y Wiklund, 2001).

Maynard-Smith y Price (1973) concibieron la idea de aplicar la teoría clásica del juego al conflicto animal. Quizás, lo más importante es que la teoría del juego ofreció una alternativa egoísta (la selección individual) a la tradicional (la selección del grupo) y la explicación de por qué las armas peligrosas se usan raramente en las peleas intra-específicas. Las peleas entre animales dentro de la teoría de juego, se refieren a una conducta no convencional, en la que existe una lucha dañina entre contrincantes, sin embargo, la conducta convencional implica despliegues visuales, auditivos, olfativos y/o despliegues vibratorios, los que a menudo se simbolizan y estereotipan sin causar daño (Riechert, 1998; Parker, 1983).

La teoría de juegos, provee una explicación de la variabilidad en cada aspecto de la estructura de las peleas, como son costo y duración. Estos predictores son factores que determinan los siguientes parámetros: (1) la probabilidad de ganar una disputa y (2), el valor del recurso disputado (Riechert, 1998).

En insectos es interesante la manera en la que se presenta la competencia entre machos. En la libélula, *Pyrrhosoma nymphyla*, los machos generalmente defienden los territorios, los cuales son atractivos para las hembras (Gribbin & Thompson, 1991). En otra libélula

Calopteryx haemorrhoidalis, los machos defienden territorios por varias horas a lo largo del día. Estos territorios contienen recursos para la oviposición y los protegen de otros machos coespecíficos que quieran poseer el recurso (Córdoba-Aguilar, 2000). Estas interacciones se componen de vuelos en espiral subiendo y bajando, en el que ambos machos se siguen uno al otro sobre varios territorios. Estos encuentros terminan cuando un macho se queda con el territorio. En algunas mariposas (e.g., *Pararge aegeria*), se defienden territorios los cuales son lugares estratégicos para las hembras, estas peleas se distinguen por vuelos en espiral de aproximadamente cinco segundos (Stutt y Willmer, 1998).

2.3.1.2 Competencia indirecta

La competencia indirecta se caracteriza porque no implica un combate físico (Andersson, 1994), debido a que los individuos competidores se comparan entre sí, y si uno de ellos resulta de mayor tamaño, coloración, u otro carácter sexual secundario superior al otro, se evita un enfrentamiento. Esta forma de rivalidad implica tiempo y esfuerzo en despliegues. Un ejemplo se da en ranas y sapos, los cuales en la estación reproductiva, llaman durante varias horas a las hembras con la finalidad de aparearse, este llamado tiene como consecuencia un

elevado esfuerzo de cada macho para lograr destacar entre los otros machos y durar más tiempo croando para lograr copular (Wells, 1980).

2.3.2 Durante la cópula

La competencia durante la cópula se caracteriza principalmente por la competencia espermática (competencia entre eyaculaciones de dos o más machos para la fecundación de un conjunto de óvulos; Parker 1970; Birkhead y Møller, 1992; Simmons, 2001).

Se ha visto que la competencia espermática ha modelado varios rasgos morfológicos, fisiológicos y de comportamiento de los machos para oponerse a las habilidades competitivas de otros machos, o para evitar totalmente la competencia espermática (Simmons, 2001). Por otro lado, se ha visto que las hembras pueden manipular la habilidad de los machos para suministrar el esperma de varias maneras. Por ejemplo, muchas hembras poseen órganos complejos de almacenamiento de esperma (espermatecas) en los cuales se puede mezclar el esperma proveniente de varios machos. En algunos casos el eyaculado puede ser transferido al intestino y usado como una fuente nutritiva de alimento (Simmons, 2001).

Los insectos están predispuestos a niveles altos de competencia de esperma, ya que muchas hembras son propensas a tener apareamiento múltiple y almacenan el esperma de los machos en espermatecas. Debido a su alta competencia espermática, los insectos se utilizan como modelo para estudiar cómo ocurre la competencia de esperma y cuáles son las consecuencias evolutivas en términos de morfología reproductiva, fisiológica y de comportamiento (Birkhead & Møller, 1992; Simmons y Siva-Jothy, 1998).

Los odonatos son uno de los grupos de animales en donde la competencia espermática ha sido más intensamente estudiada y cuyos mecanismos copulatorios son bien entendidos (Simmons y Siva-jothy, 1998; Simmons, 2001). Como en muchos insectos, las hembras de los odonatos guardan el esperma en órganos especializados, pueden retrasar su oviposición y copular varias veces. Estos rasgos han favorecido las condiciones para que la competencia espermática ocurra. Los machos de varias especies de odonatos presentan una serie de adaptaciones (modificaciones o estructuras especializadas en los genitales) para evitar o minimizar el riesgo de que su propio esperma compita con el de otro macho coespecífico (Córdoba-Aguilar *et al.*, 2003). Estas adaptaciones pueden ocurrir durante y después de la cópula. En algunas libélulas, por ejemplo, se ha visto que durante la

cópula los machos usan una serie de estructuras especializadas en sus genitales para desplazar el esperma de otros machos que haya sido guardado por la hembra antes de transferirle el esperma (Córdoba-Aguilar *et al.*, 2003). Después de la cópula los machos también pueden presentar diferentes comportamientos que evitan el re-apareamiento de la hembra con otros machos (Córdoba- Aguilar *et al.*, 2003).

2.3.3 Después de la cópula

Este tipo de competencia se caracteriza por la barrera que los machos realizan para evitar que otros machos coespecíficos copulen con la hembra con la que recientemente copularon. En este tipo de competencia se utilizan diferentes estrategias por parte de los machos como son, el no separarse de la hembra hasta la puesta de los huevos, o evitar que otros machos se acerquen a ella con la única finalidad de asegurar su descendencia (Simmons y Siva-Jothy, 1998).

2.4 La talla corporal y la grasa muscular como factores que determinan el éxito en la competencia masculina previo a la cópula

La magnitud de la competencia entre machos a menudo depende de las condiciones que muestren los individuos, como son la fuerza, el tamaño, la experiencia, los despliegues, etc. (Tornhill y Alcock, 1983). Estas

condiciones pueden ir cambiando con la edad, particularmente entre los machos sexualmente maduros y en las especies donde hay un crecimiento continuo después de la maduración (Andersson, 1994).

Existen tácticas alternativas realizadas por los machos cuando su condición no es favorecida para la atracción de la hembra. Estas tácticas son comunes cuando los machos adultos no crecen más y difieren enormemente en el tamaño (Maynard-Smith, 1982; Parker, 1983). Diferencias genéticas o nutricionales pueden mediar las diferencias en la talla entre adultos (Ghiselin, 1974). Por ejemplo, en la mosca de excremento *Scatophaga stercoraria*, los machos grandes pelean por hembras sobre la vaca, mientras que los machos pequeños tratan de encontrar compañeras alrededor del césped (Parker, 1970), aunque los machos grandes generalmente tienen mayor éxito de apareamiento.

Los machos de muchas especies de mariposas no comprometen un contacto en las contiendas aéreas con rivales para poseer territorios de apareamiento, sino que manifiestan la competencia mediante maniobras de vuelo que reciben el nombre de vuelos en espiral (Kemp y Wiklund, 2001). Estas maniobras de vuelo aparentan ser guerras de cansancio y en algunos casos el tamaño del cuerpo ha sido relacionado con el resultado de las "peleas" (Harg y Rose 1980; Rutowsky *et al.*, 1983;

Maynard-Smith y Brown, 1986), mientras que en otros casos no es así (Kemp, 2000).

2.5 Orden Lepidoptera

Las mariposas pertenecen al orden Lepidoptera, dentro de la clase Insecta. El nombre de este orden tiene su origen en las palabras griegas *lepis* (escama) y *pteron* (ala) y se deriva precisamente de la particularidad de que sus integrantes tienen las alas cubiertas de escamas (Borrór *et. al.*, 1989).

Los lepidópteros se encuentran divididos en dos subórdenes: los Homoneuros y los Heteroneuros (De la Maza, 1987). El primero está formado por un grupo de mariposas nocturnas primitivas, cuyas alas posteriores y anteriores tienen el mismo tamaño y mismo patrón de venación. El segundo suborden corresponde a un grupo de especies cuyas alas posteriores son más pequeñas que las anteriores. Dentro de este están incluidas todas las mariposas que realizan su actividad durante el día y casi la totalidad de las que realizan su actividad en la noche (De la Maza, 1987).

2.5.1 Superfamilia Papilionoidea

Entre los insectos, el grupo de los Papilionoidea se ha convertido en un taxón modelo para diversos estudios de conservación y biodiversidad (Llorente *et al.*, 1996). Entre las cinco familias de Papilionoidea, Hesperidae cuenta con el mayor número de especies conocidas y le sigue Lycaenidae y Nymphalidae con un número similar y, finalmente están Pieridae y Papilionidae. México cuenta con alrededor del 10% de la riqueza mundial de especies de Papilionoidea (Llorente *et al.*, 1996).

2.5.2 Familia Lycaenidae

Los miembros de género *Eumaeus* pertenecen a la familia Lycaenidae. Los licénidos son mariposas pequeñas y de coloración llamativa azul o cobrizo (Coronado y Márquez, 1972), los machos son de color azul brillante y las hembras son pardas (algunas especies presentan otros colores como verde, anaranjado, etc.). En la región ventral del cuerpo presentan colores variados que van desde el café, negro, blanco, verde y gris, siendo este último el más frecuente (De la Maza, 1987).

Los licénidos son abundantes, y en verano se les encuentra en grandes grupos posados alrededor de charcos y sobre excrementos de animales. Los huevos pueden ser aplanados o semiesféricos, y las larvas son

generalmente de color verde o café. Las larvas de género *Eumaeus* presentan una coloración rojiza (De Vries, 1977).

Los adultos presentan un vuelo errático y se posan generalmente sobre las hojas. Habitan preferentemente espacios abiertos, sobre las copas de los árboles o en terrenos perturbados donde abundan las flores en donde se alimentan; algunas gustan de los humedales o lodos donde llegan a formar concentraciones numerosas y otras habitan en el estrato herbáceo y arbustivo de las selvas tropicales (Llorente, *et. al.*, 1996).

2.5.3 El género *Eumaeus*

El género *Eumaeus* se distribuye principalmente desde los estados de Texas y Florida, E. U. A., hasta Sudamérica (Landolt, 1984; Romo y Solares, 2001). Tanto los machos como las hembras presentan una coloración azul tornasol en la parte dorsal de las alas (Castillo-Guevara y Rico-Gray, 2002). Sin embargo, en *Eumaeus toxea* las hembras difieren de los machos por la coloración negra en la parte dorsal del abdomen, y los machos muestran una coloración azul, semejante al de las alas (Castillo-Guevara y Rico-Gray, 2002). La parte ventral del abdomen en todas las especies es de color anaranjado - rojizo, pero la intensidad de esta coloración depende de su edad, entre más viejos menos intenso (De la Maza, 1987).

Los huevos son de color blanco amarillento de forma esférica semiaplanada (De la Maza, 1987; Fig. 1). Las larvas son de color rojizo (De Vries, 1977; Fig. 2), y muestran un comportamiento gregario. Son monófagas, por lo que las larvas se alimentan de una sola especie de planta, particularmente de la cícada *Zamia furfuracea* (Fig. 3). Los adultos muestran un vuelo errático (De la Maza, 1987), y el comportamiento gregario y coloración de las larvas, llevan a pensar que son aposemáticas. Esto es que presentan colores de advertencia ante depredadores (Romo y Solares, 2001), quizás por el alto contenido de cicasina, un compuesto altamente carcinogénico proveniente de la planta que sirve de alimento (Castillo-Guevara & Rico-Gray, 2002). En su estado adulto no se ha observado de que se alimentan (A. Córdoba Aguilar y N. E. Martínez Lendeck, obs. pers.).

Los machos de la especie *E. toxea* (Fig. 4) muestran un comportamiento agresivo contra otros machos coespecíficos, por lo que esta conducta se define como territorialidad. Este comportamiento se distingue por tener peleas directas de corta duración, pero en ocasiones los machos realizan vuelos alrededor de su percha (Romo y Solares, 2001).

La duración de la cópula de *E. toxea* es relativamente prolongada. Sin embargo, no existe ningún tipo de cortejo previo a ésta. Las hembras

tardan mucho tiempo en los sitios de oviposición, esto se debe a que son muy selectivas al momento de poner sus huevos (Romo y Solares, 2001).



Figura 1. Huevos de la mariposa *E. toxea*.



Figura 2. Larvas de la mariposa *E. toxea*.



Figura 3. La planta *Zamia furfuracea*.



Figura 4. La mariposa macho *E. toxea*.

2.5.4 Competencia entre machos en mariposas

Las mariposas proporcionan un ejemplo excelente en el cual los machos compiten por la propiedad de territorios. Las peleas se realizan de manera intrasexual, sin embargo, carecen de medios físicos (como son las ornamentas, mandíbulas, etc.) para infringir daños sobre sus adversarios (Kemp y Wiklund, 2001). Las peleas entre mariposas implican maniobras aéreas visibles en las cuales el contacto físico entre los machos es raro (Kemp y Wiklund, 2001).

Las peleas entre machos en mariposas territoriales son esencialmente disputas por recursos (Maynard-Smith, 1982). En la mayoría de las especies, el éxito en una pelea es para aquel individuo que puede persistir más tiempo en la competencia (Marden y Waage, 1990). Estas cualidades hacen de las mariposas buenos ejemplos de la "guerra de cansancio" (Bishop *et al.*, 1978; Maynard-Smith, 1982). Este es un modelo teórico que trata de casos donde las peleas constan sólo de despliegues, donde los costos se acumulan continuamente con respecto al tiempo y el resultado de la pelea es decidido fundamentalmente por la persistencia (Marden y Waage, 1990; Kemp y Wiklund, 2001).

Una característica que no ha sido ampliamente examinada en insectos en términos de su papel en el resultado de las contiendas es la energía de reserva, la cual podría ser una variable importante porque tanto la competencia por pareja, la defensa de un territorio y el apareamiento tienen asociados costos energéticos (Marden y Rollins, 1994). Por ejemplo, se ha visto que en la libélula *Calopteryx virgo* las reservas energéticas pueden predecir el resultado en las contiendas entre machos por territorios, porque los machos ganadores de estas contiendas poseen mayor contenido de grasa en los músculos del tórax, que es donde se insertan las alas (Plaistow y Siva-Jothy, 1996).

Debido a que las reservas de energía no han sido ampliamente examinadas en términos de su papel en el resultado en la competencia entre machos, la defensa de territorios y el apareamiento, en este trabajo se estudió la relación entre el tamaño corporal y el contenido de grasa muscular en los machos de la mariposa *Eumaeus toxea* Godart (Lycaenidae) en la resolución de las contiendas con otros machos por la posesión de territorios. Se seleccionó a esta especie de mariposa debido a que se sabe que los machos son agresivos contra otros machos y parecen guardar un estatus territorial y no territorial (De Vries, 1977; Romo y Solares, 2001). También se estudió si había alguna relación

entre la talla corporal de los machos y la posibilidad de cópula como una medida de la adecuación de los individuos.

3 OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

Determinar si la talla corporal y la cantidad de grasa muscular afectan el resultado de las peleas y la posesión de territorios en machos adultos de *E. toxea*.

3.2 Objetivos específicos

Determinar si los machos son "residentes", "intrusos", "ganadores" o "perdedores" de contiendas.

Investigar si el tamaño corporal en los machos adultos de *E. toxea* determina la resolución de las peleas y la posesión de territorios.

Investigar si la grasa muscular en los machos adultos de *E. toxea* determina el resultado de las contiendas y la posesión de territorios.

Conocer si hay alguna relación entre la posibilidad de cópula y la talla del macho.

4 MATERIALES Y MÉTODO

4.1 Área de estudio

El estudio se realizó en el mes de junio de los años 2002 y 2003 en un vivero ubicado en la población de Ciénega del Sur (Fig. 5), dentro de la zona del humedal de Alvarado, en el Municipio de Alvarado, Veracruz. La zona del humedal de Alvarado pertenece a la cuenca baja del Río Papaloapan y se ubica en el margen de la costa central de Veracruz, (95°45' y 95°55' O y 18°5' y 18°0' N). Tiene una altura promedio de 10 msnm y una extensión de 5,240.35 km². El clima es cálido - húmedo, con lluvias de verano y poca oscilación térmica (entre 5 y 7°C). La temperatura media anual es de 28°C y la precipitación de 1,925 mm (Romo y Solares, 2001).

El vivero tiene una extensión de 25 X 40 m (1000 m²) y presenta plantaciones de cíadas de la especie *Zamia furfuracea* de distintas edades en la mayor parte del vivero, además de algunos árboles de ciruelo (*Prunus domestica*) y otra especie de cicadacea del género *Ceratozamia* (Fig. 6). En las dos últimas semanas del segundo año, las observaciones se realizaron en un vivero cercano al primero (aproximadamente a 100 m de distancia; Fig. 7).



Figura 5. Ubicación del sitio de estudio. Se observa el Municipio de Alvarado dentro del estado de Veracruz.

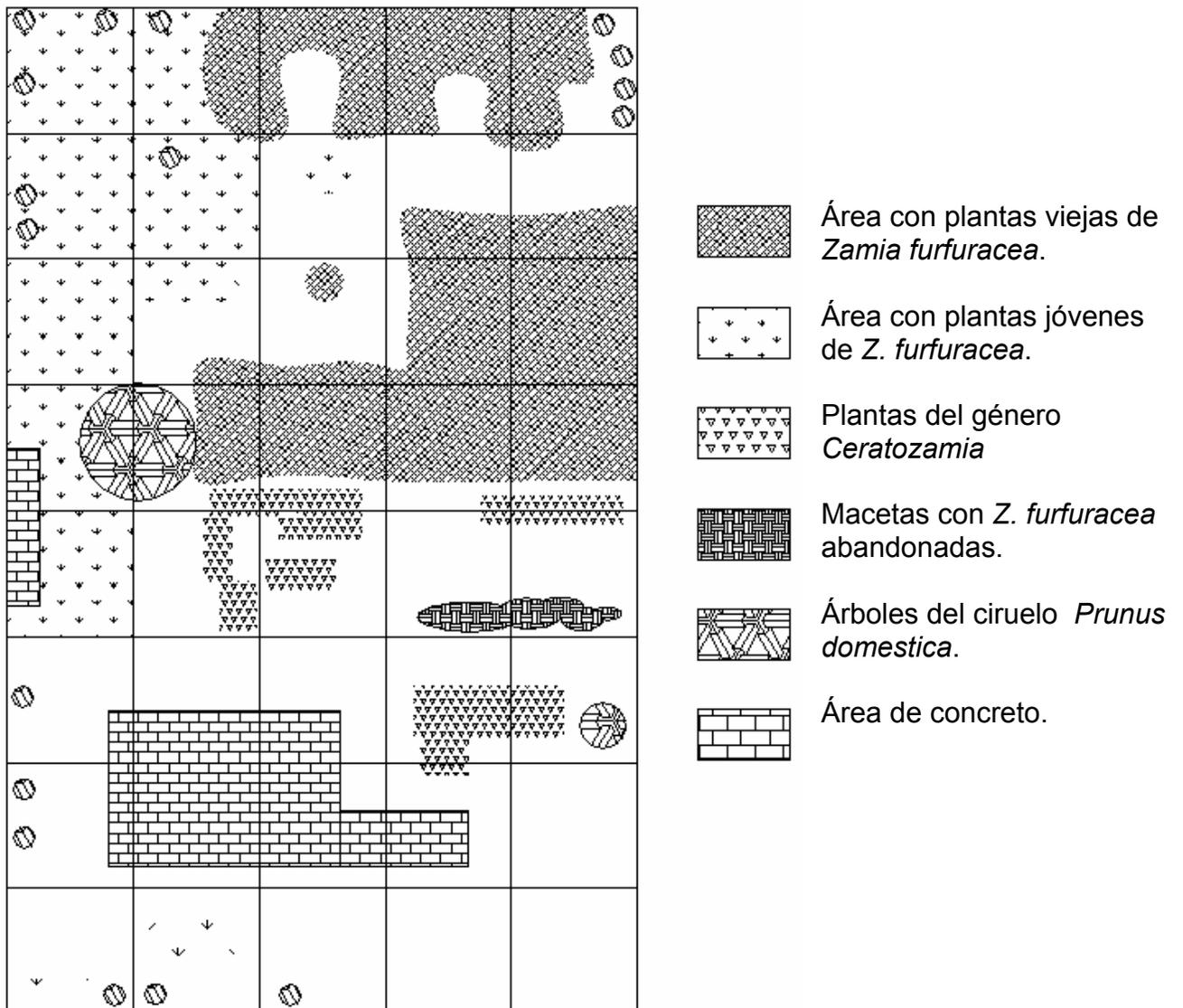


Figura 6. Diagrama del vivero, en el que se llevaron a cabo la mayor parte de las observaciones del comportamiento sexual de *E. toxea*.

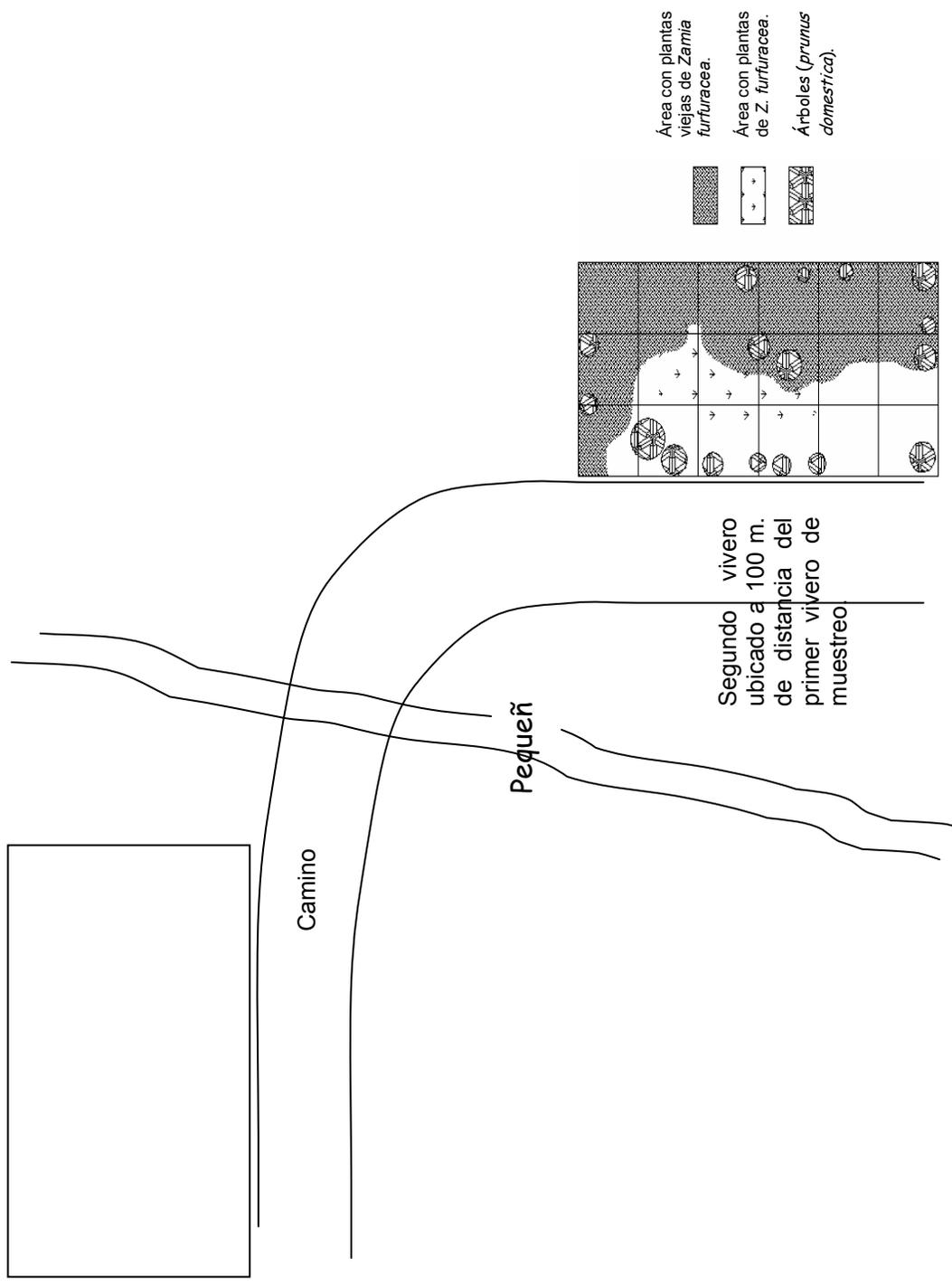


Figura 7. Ubicación del segundo vivero en el que se llevaron a cabo las últimas observaciones (ver texto)

4.2 Trabajo de campo y laboratorio

4.2.1 Marcaje de adultos

Durante el mes de junio de 2002 y 2003 se capturó un total de 390 individuos adultos, los cuales fueron marcados con pintura de aeromodelismo en el ala anterior derecha usando los colores blanco, amarillo y rojo con números ascendentes de dos dígitos por cada color hasta llegar a 99, llegando a este número se cambió de color para evitar pintar tres dígitos en el ala y prevenir un posible daño al individuo (Fig. 8). Posteriormente al marcaje, a cada individuo se le midió con el apoyo de un vernier digital el ala anterior derecha (Fig. 9), se anotó el sexo y la hora de captura, y finalmente se liberó al individuo en el mismo sitio de captura, todo esto con la finalidad de reconocer al organismo en el momento de ser observado posteriormente (Romo y Solares, 2001; Wickman y Wiklund, 1983; Waage, 1988).



Figura 8. Un individuo marcado de *E. toxea*.



Figura 9. Medición de los individuos de *E. toxea*.

4.2.2 Observaciones de adultos

Se realizaron observaciones focales de los machos y las hembras en las horas de máxima actividad (0900 – 1400 y 1600 – 2000 hrs.). Este horario se determinó con base en la cantidad de individuos que previamente se habían observado en el sitio (Romo y Solares, 2001).

4.2.2.1 Actividades monitoreadas

Los individuos observados se eligieron de manera arbitraria y las observaciones focales consistieron en anotar algunas actividades que los individuos realizaban durante un periodo de una hora. Una de las actividades que se documentó fue la hora de arribo de los machos y las hembras al vivero con la finalidad de establecer los horarios de actividad

de cada sexo. En los machos, se observaron vuelos "exploratorios" o de vigilancia (los que realizaron solo alrededor de su percha, de 42 machos observados 30 realizaron esta actividad), acercamientos hacia las hembras (de 18 machos todos se observaron realizando esta actividad) y enfrentamientos entre ellos para determinar si eran "residentes" ("dueños" de territorio 30 machos observados), "intrusos" (no "dueños" de territorio 12 machos observados), "ganadores" (individuos que permanecieron en el mismo lugar después de una contienda de 42 machos, 30 machos fueron observados) o "perdedores" (individuos que dejaron el lugar después de una contienda N=12 machos), estas observaciones se realizaron en el transcurso de una hora por cada individuo. El sitio de percha es el objeto en el cual el macho permanece o se posa (generalmente en las hojas de los árboles) durante el horario de actividad (Romo y Solares, 2001).

En las hembras se observaron las visitas a las hojas de las plantas de *Zamia furfuracea* anotando conductas como movimientos abdominales, de patas y antenas para saber si querían o no ovipositar. Se anotaron también las visitas que realizaron en las partes altas de los árboles, para observar si esos vuelos los realizaron con la finalidad de copular con los machos que se encontraban en este sitio. Por último se tomó el tiempo de duración de las cópulas para documentar el tiempo de esta actividad.

4.2.3 Influencia del tamaño corporal de los machos adultos de *E. toxea* en la resolución de las contiendas

Se colectaron con redes entomológicas 36 hembras y 108 machos de *E. toxea*, los cuales previamente habían sido observados y se determinó que eran "residentes" ("dueños" de territorio; N=30 individuos colectados), "intrusos" (no "dueños" de territorio; N=34), "ganadores" (individuos que permanecieron en el mismo lugar después de una contienda; N=22) o "perdedores" (individuos que dejaron el lugar después de una contienda; N=22, ver tabla 1). Así mismo, se colectaron aquellos individuos que se encontraban en cópula (N=38), para medir sus alas y de esta manera saber la talla de los individuos.

Conducta	Observación	Número de individuos
Residentes	Dueños de territorio	30 colectados
Intrusos	No tienen un territorio	34 colectados
Ganadores	Individuos que permanecieron en el mismo lugar después de una contienda	22 colectados
Perdedores	Individuos que dejaron al lugar después de una contienda	22 colectados

Tabla 1. Individuos colectados de la mariposa *E. toxea*

4.2.4 Influencia del contenido de grasa muscular en los machos adultos de *E. toxea* en la resolución de contiendas

Se tomaron a los machos residentes, intrusos, ganadores y perdedores de contiendas y se les efectuó la extracción de grasa del cuerpo. La extracción de grasa se realizó principalmente en el área del tórax y el abdomen, debido a que en insectos el contenido de grasa en el resto del cuerpo (patas, alas y cabeza) es escaso (Plaistow y Siva-Jothy, 1996). El proceso de extracción de grasa se basó en la técnica de Plaistow y Siva-Jothy (1996), el cual consiste en colocar a los individuos en bolsas de papel glassine, dentro de un recipiente con sílica gel para extraer la humedad del animal. Posteriormente a cada individuo se le cortaron las patas, alas y cabeza, y se pesó el tórax y abdomen en una balanza (Kern 770 con una precisión de 0.0001). Después de pesar a los individuos, éstos fueron colocados individualmente en viales a los cuales se les agregó cloroformo (1 mililitro por vial), manteniéndolos así por una hora. Después de este tiempo, se retiró el cloroformo (vaciándolo y sólo dejando al individuo en el vial) y los animales fueron extraídos del vial colocándolos en conos de papel filtro, los cuales previamente habían estado en un desecador (Dry keeper sanplatec corp) durante 24 horas. Los animales se dejaron en el desecador y fueron pesados nuevamente, la acción del cloroformo es disolver la grasa, la cual se

evapora junto con el cloroformo mediante la acción del desecador. Se utilizó la diferencia entre los dos pesos (antes y después de la evaporación) como una medida de la cantidad de grasa presente en el organismo (Plaistow y Siva-Jothy, 1996).

4.2.5 Análisis de datos

4.2.5.1 Análisis de datos /Observaciones de adultos

Las observaciones de los machos y las hembras se realizaron con la finalidad de determinar el estatus de cada individuo. En los machos se observaron los acercamientos hacia las hembras y la defensa del sitio en el que se encontraron. Si los machos durante el tiempo de observación seguían en el mismo sitio, se les nombró "residentes", si no se encontraron perchados en ningún lugar y sólo recorrían los territorios, se les nombró "intrusos". En las contiendas los machos que ganaron y por lo tanto regresaron a sus territorios se les llamó "ganadores" y a los que se alejaron "perdedores".

En las hembras se determinó si querían o no ovipositar, por los recorridos que hicieron sobre los folíolos de la planta *Zamia furfuracea*, si recorrieron varios folíolos de varias plantas, tocándolos con las patas y antenas, rodeándolos casi totalmente y por último tocándolos con el

abdomen, se consideró que buscaban sitios para ovipositar (Romo y Solares, 2001).

Se observó a las hembras que realizaban visitas a las partes altas de los árboles que se encontraron dentro del vivero para determinar si esos vuelos los realizaron con la finalidad de copular con los machos que se encontraron en esos sitios. No se consideró la frecuencia en la que sucedía esto, por lo que se realizó arbitrariamente. Si la hembra pasaba lentamente por los lugares que defendían los machos, se interpretó que fue con la finalidad de copular. Si la hembra no subía y solo se quedaba sobrevolando las plantas de *Z. furfuracea*, significaba que no quería copular (Romo y Solares, 2001).

4.2.5.2 Análisis de datos/ Tamaño corporal y contenido de grasa muscular en los diferentes años

Debido a que se tomaron datos durante dos temporadas de campo, de dos años diferentes, se compararon los tamaños y el contenido de grasa de los individuos de ambos años para ver si era posible juntar y analizar los datos de los dos años en un único grupo. Se analizó la distribución de los datos con la finalidad de decidir si se podían usar pruebas paramétricas (t de Student y correlación de Pearson), si es que los datos eran normales o no paramétricos (U de Mann- Whitney y

correlación de Spearman) si los datos no eran normales. Posteriormente se compararon cada una de las categorías (“residente” con “intruso”, “ganador” con “perdedor”, y los que “copularon” con los que “no copularon”) en los dos años, esperando que los machos con mayor talla y contenido de grasa fueran los residentes y ganadores de contiendas, y por lo tanto logaran un mayor número de cópulas.

En los resultados, los tamaños se indican en milímetros, la grasa en gramos y los tiempos en segundos. Los gráficos se dan como medias \pm error estándar. El programa estadístico utilizado en los análisis estadísticos fue Minitab [®] versión 13 para Windows.

4.2.5.2.1 Análisis de datos/ Influencia del tamaño corporal en los machos adultos de *E. toxea*

Para el análisis de talla, se tomó la medida del ala anterior derecha de los individuos colectados (mm), se realizaron comparaciones entre los machos que copularon y los que no copularon utilizando una U de Mann-Whitney (debido a que no presentaron una distribución normal), los residentes e intrusos y entre los ganadores y perdedores de peleas se realizó la comparación con una t de Student (presentaron una distribución normal).

4.2.5.2.2 Análisis de datos/ Influencia del contenido de grasa muscular en los machos adultos de *E. toxea*

Se hicieron comparaciones de la cantidad de grasa muscular que presenta cada individuo entre los machos residentes e intrusos, para esto se utilizó una *t* de Student para los individuos del 2002 (por la normalidad que presentan sus datos) y una *U* de Mann-Whitney para los del 2003 (no tuvieron distribución normal) y entre los machos ganadores y perdedores de contiendas se realizó una *t* de Student por tener sus datos normales.

Por último se realizó una regresión entre la talla y el contenido de grasa, para saber si estas dos variables se encuentran relacionadas, se estandarizaron con raíz de x (\sqrt{x}) para normalizarlos (Zar, 1999).

5 RESULTADOS

5.1 Conducta de los adultos de *E. toxea*

5.1.1 Observaciones del comportamiento masculino

Los machos presentan dos horarios de actividad; la actividad más intensa se observó principalmente en periodos crepusculares, de las 16:00 a las 20:00 horas, esto se determinó cualitativamente por la mayor cantidad de individuos (machos principalmente) que se encontraron a esas horas. Los sitios de percha se encontraron en las partes altas (>1.5 m) de los árboles cercanos a las plantas de *Zamia furfuracea* (Fig. 6 y 10). Los machos mostraron tendencia a defender los sitios en los que se encontraban perchando (de 42 machos observados en la tarde 30 machos se observaron realizando esta actividad). Estos machos volaron hacia los machos que se acercaban, siguiéndolos mientras éstos se alejaban del sitio. Los individuos que se encontraron perchando fueron "fieles" (permanecieron en el lugar) dado que ocuparon el mismo sitio por varios días (2 - 8 días; N=30 que permanecieron en el lugar). A los individuos que realizaron esta conducta se les llamó "residentes". Por otra parte, se les denominó "intrusos" a los que no lo hicieron. Aunque, algunos de los machos (N=18) fueron observados en la mañana sobrevolando las plantas de *Zamia furfuracea* y persiguiendo a las hembras (N=20 hembras) que se encontraban en esos lugares, por lo general, buscando sitios de

oviposición, la actividad de los machos (residentes e intrusos) fue en la tarde.



Figura 10. Árbol al centro del vivero en donde se observó el mayor número de actividad de los machos.

Los machos que se observaron en la tarde se distinguen además por mostrar un comportamiento agresivo ante otros machos que se encontraban cerca (0.5 - 1.0 m) del sitio de percha, en los que involucraban encuentros en forma de espiral y hacia arriba de la copa del árbol y de corta duración (2 seg. - 8 seg., N=30 machos) aproximadamente. La mayor parte de estos encuentros o "peleas" culminaron cuando el macho "residente" desplazó al "intruso" (29 de 30

peleas). Además de las peleas, los machos residentes realizaron recorridos "exploratorios" o de vigilancia de muy corta duración (1- 2 segundos) cerca de su percha haciendo de 2 a 8 recorridos por macho cada hora.

El comportamiento hacia las hembras fue directo, ya que no se percibió ningún tipo de cortejo antes de la cópula (N=30 observaciones). La hembra volaba cerca de los sitios de percha, en donde los machos la seguían, y después de que ésta perchaba en alguna rama de árbol, un macho la tomaba en cópula (3 de 30 casos). Las cópulas duraron varias horas (420 ± 120 min. N=38) y se dieron predominantemente en la tarde (29 en la tarde y 9 en la mañana).

5.1.2 Observaciones del comportamiento femenino

La hora de actividad de las hembras la realizaron en dos periodos: entre 09:00 – 12:00 hrs y 16:00 – 20:00 hrs. El comportamiento femenino previo a la oviposición consistió en recorrer casi todos los folíolos de la planta *Zamia furfuracea*, tocándolos extensamente con sus patas, antenas y abdomen antes de encontrar un lugar para ovipositar (N=10 hembras ovipositando). Para las hembras que sobrevolaron los sitios de percha de los machos (N=26 hembras), se pudo observar que eran seguidas por los machos para copular (N=16 copulas), y no se observó ningún tipo de cortejo previo a la cópula.

Por las mañanas se observó que algunas hembras (N=20) eran seguidas por los machos que se encontraban en el lugar. Ellas percharon entre las plantas de *Zamia* o salían del vivero. Este comportamiento no se observó en la tarde. Ninguna de las hembras que en la mañana fueron seguidas por los machos pudo ovipositar, pero una copuló con el macho que la siguió, y de las que no fueron seguidas, dos ovipositaron (Fig. 11).

En la tarde 8 hembras recorrieron los foliolos para depositar sus huevos. Sin embargo, a diferencia de la mañana, las hembras de la tarde fueron directamente a los sitios donde los machos estaban perchados, es ahí donde el macho la toma en cópula (16 hembras de 43).

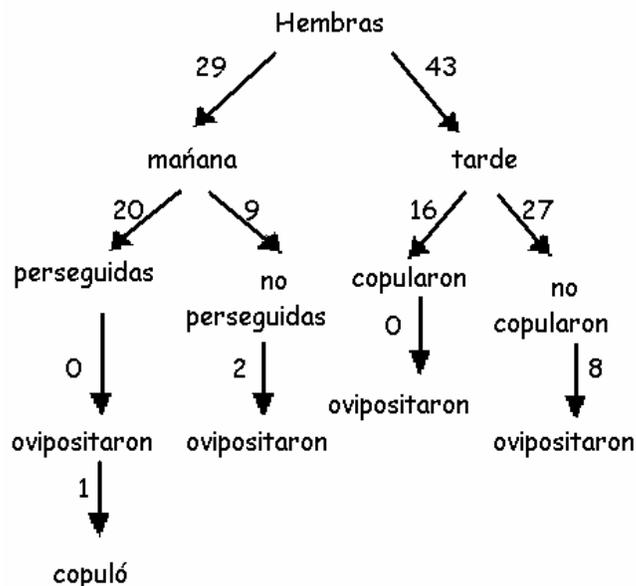


Figura 11. Eventos realizados por las hembras en el vivero de *Zamia furfuracea*.

5.2 Análisis de talla y grasa en los diferentes años

Se compararon los datos de los machos y las hembras del 2002 y 2003. La cantidad de grasa en las hembras no difirió significativamente entre el año 2002 y el 2003. Sin embargo, la talla difirió significativamente al comparar el primer año y el segundo (Fig.12). Se detectó más grasa en los machos residentes en el primer año que en el segundo año (Fig. 13) y una tendencia similar para los machos intrusos (Fig. 14). La talla de los machos residentes no difirió significativamente entre el primero y segundo año; en los machos intrusos ocurrió algo similar con ausencia de diferencias significativas entre el primer y segundo año. Igualmente no hubo diferencias significativas entre años al comparar la talla de los machos ganadores y perdedores de peleas. Dadas las diferencias de grasa de los machos residentes y de los intrusos, estos datos no se pusieron en un mismo conjunto de datos y, por lo tanto, se analizaron por año (Tabla 2).

Talla	Tipo de distribución	2002 media ± desviación estándar	2003 media ± desviación estándar	Análisis estadístico
Hembras	Normal	23.63 ± 2.69, N=15	25.47 ± 2.24, N=21	t= -2.16, P=0.040
Machos residentes	Normal	24.99 ± 1.22, N=20	25.88 ± 1.10, N=10	t= -2.01, P=0.06
Machos intrusos	Normal	22.46 ± 2.47, N=24	22.30 ± 1.47, N=10	t= 0.22, P=0.82
Ganadores de contiendas	No normal	25.48 ± 1.24, N=12	25.33 ± 1.47, N=10	U= 141.0, P=0.8690
Perdedores de contiendas	Normal	20.65 ± 1.43, N=12	21.47 ± 2.10, N=10	t= 1.05, P=0.31
Grasa				
Hembras	No normal	0.00281 ± 0.00193, N=15	0.00636 ± 0.00628, N=21	U=222.5, P=0.0802
Machos residentes	No normal	0.002115 ± 0.000633, N=20	0.001580 ± 0.000924, N=10	U=368.5, P=0.01
Machos intrusos	Normal	0.001650 ± 0.000547, N=22	0.000890 ± 0.000331, N=10	t=4.85, P<0.001

Tabla 2. Análisis de talla y grasa en los diferentes años.

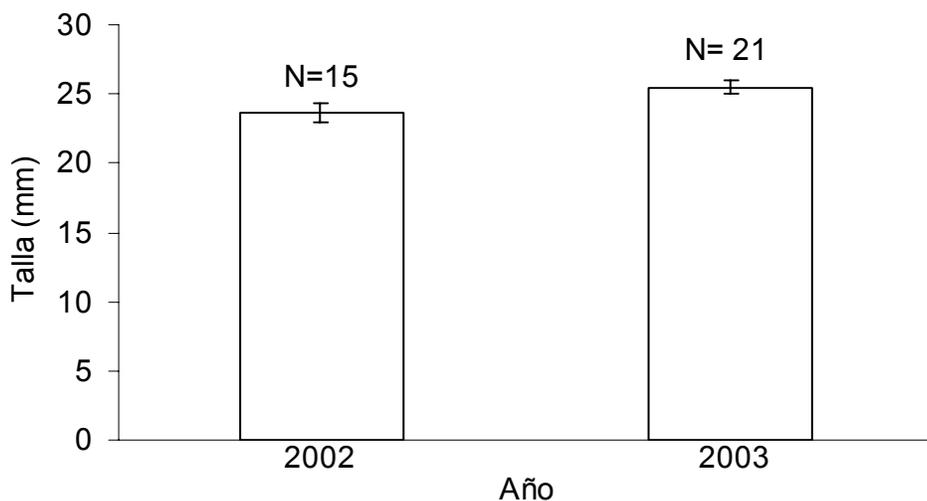


Figura 12. Diferencias en talla (medias \pm error estándar en gráfico) entre las hembras de *E. toxea* del primer (23.63 \pm 2.69, N = 15) y segundo año (25.47 \pm 2.24, N = 21; $t = -2.16$, $P = 0.040$)

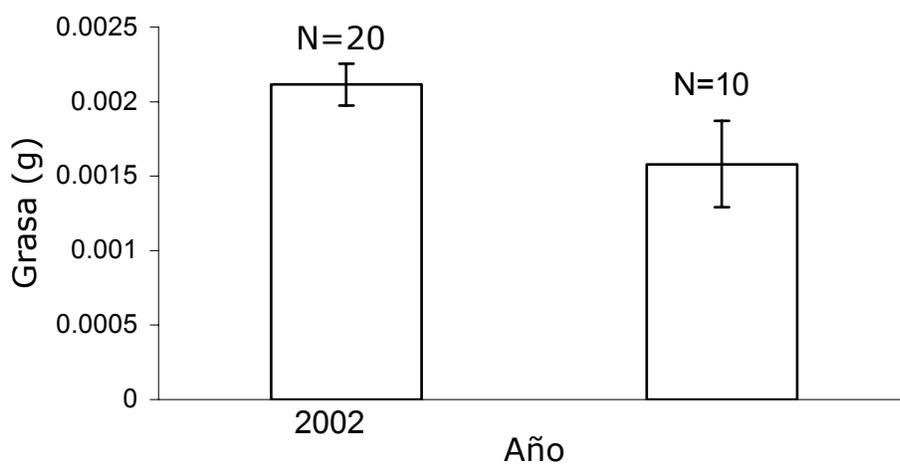


Figura 13. Diferencias de grasa (medias \pm error estándar en gráfico) en los machos residentes de *E. toxea* en el año 2002 (0.002115 \pm

0.000633, N = 20) y 2003 (0.001580 ± 0.000924 , N = 10; U = 368.5, P = 0.01).

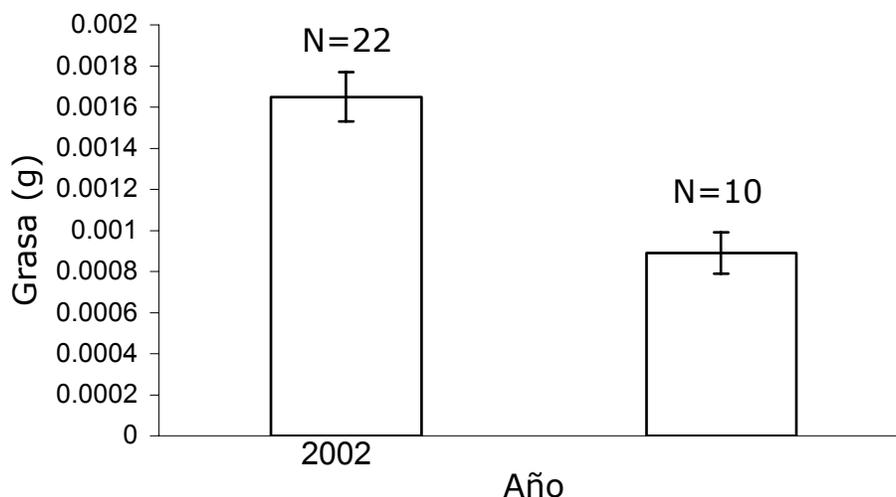


Fig. 14. Diferencias en grasa (medias \pm error estándar en gráfico) entre el primer y segundo año de trabajo en la categoría de los machos intrusos de *E. toxea* (año 2002 = 0.001650 ± 0.000547 , N = 22; año 2003 = 0.000890 ± 0.000331 , N = 10, $t = 4.85$, $P < 0.001$).

5.2.1 Talla y diferencias entre machos

Los machos residentes tuvieron mayor tamaño que los machos intrusos (Fig. 15). En las contiendas, los machos ganadores resultaron ser significativamente más grandes en talla del cuerpo que los machos perdedores (Fig. 16).

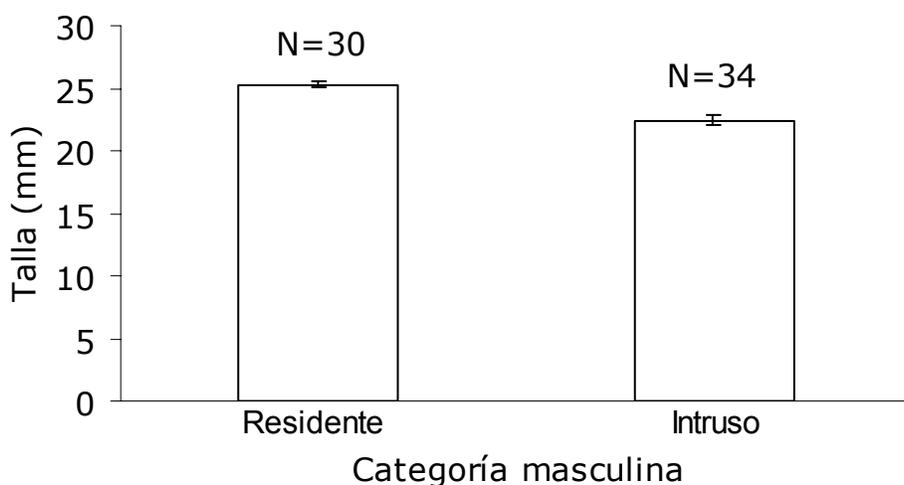


Figura 15. Diferencias en talla del cuerpo (media \pm error estándar) entre los machos residentes (25.29 ± 1.24 , $N = 30$) e intrusos (22.41 ± 2.24 , $N = 34$; $t = 6.43$, $P < 0.001$) de *E. toxea*.

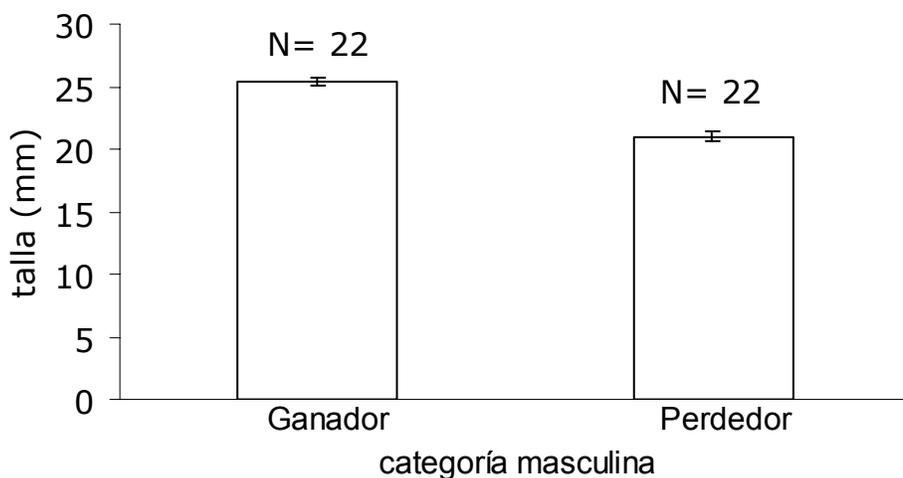


Figura 16. Diferencias en talla corporal (media \pm error estándar) entre los machos ganadores (25.41 ± 1.32 , $N = 22$) y perdedores (21.02 ± 1.77 , $N = 22$; $t = 9.31$, $P < 0.001$) de *E. toxea*.

No hubo diferencias significativas en tamaño del cuerpo entre los machos que copularon y los que no copularon (Fig. 17).



Figura 17. Talla del cuerpo (media \pm error estándar) de los machos que se encontraron en cópula (24.64 ± 2.04 , $N = 38$) y contra los machos que no se observaron en cópula (24.00 ± 2.38 , $N = 195$; $U = 4958.5$, $P = 0.1780$).

5.2.2 Grasa y diferencias entre los machos

Al comparar la grasa de los machos residentes del año 2002 con la de los intrusos, se observó que los primeros tuvieron un mayor contenido de grasa (Fig. 18).

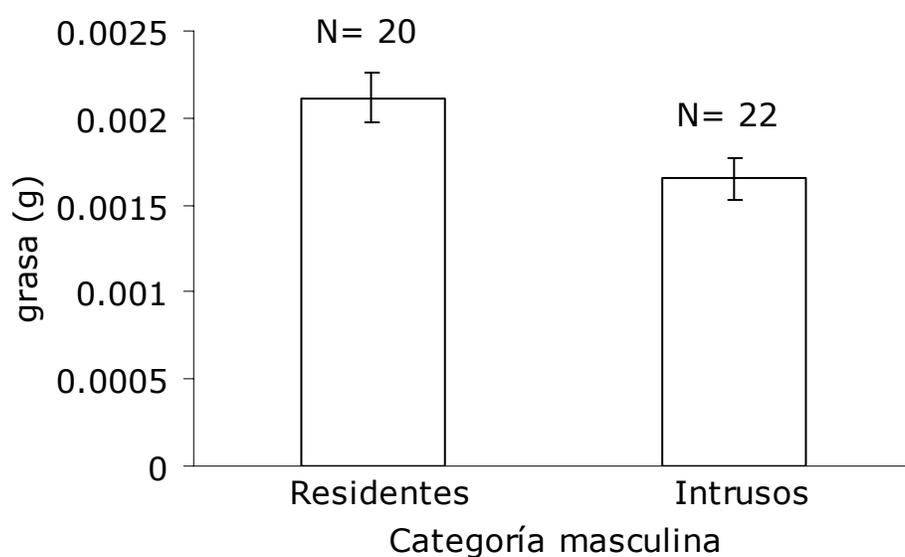


Figura 18. Diferencias en grasa (media \pm error estándar) entre los machos residentes (0.002115 ± 0.000633 , $N = 20$) e intrusos (0.001650 ± 0.00054 , $N = 22$; $t = 2.54$, $P = 0.016$) en el año 2002 de *E. toxea*.

En el año 2003, los residentes nuevamente tuvieron mayor cantidad de grasa muscular que los intrusos (Fig. 19).

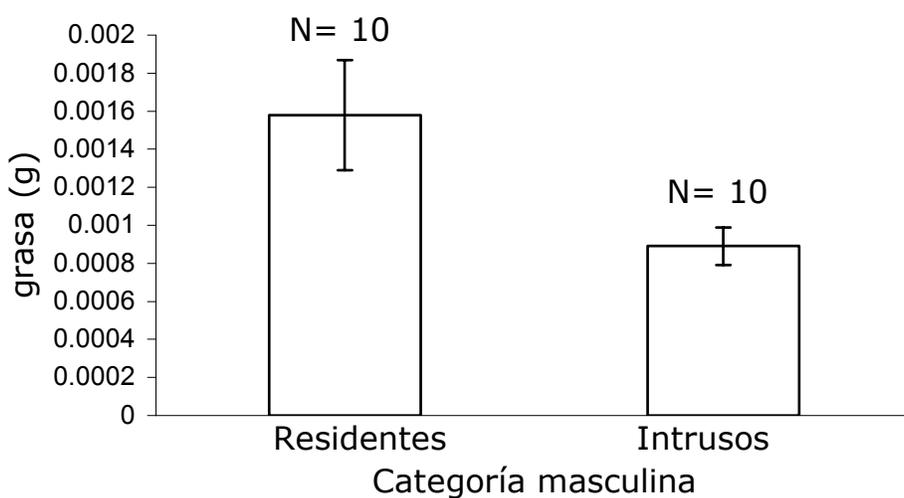


Figura 19. Diferencias en grasa (media \pm error estándar) entre los machos residentes (0.001580 ± 0.00029 , $N = 10$) e intrusos (0.000890 ± 0.000331 , $N = 10$; $U = 138.5$, $P = 0.012$) en el 2003 de *E. toxea*.

Para las contiendas se obtuvo que los machos ganadores tuvieron mayor contenido de grasa muscular que los machos perdedores (Fig. 20).

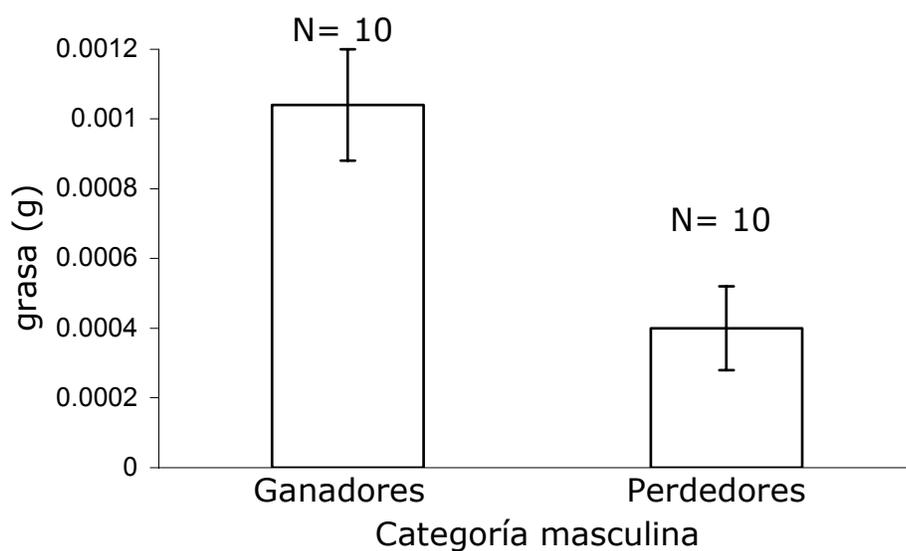


Figura 20. Diferencias en contenido de grasa muscular (media \pm errores estándar) en los machos ganadores (0.00104 ± 0.0005 , $N = 10$) y perdedores (0.00032 ± 0.000336 , $N = 10$; $t = -3.76$, $P = 0.002$) en contiendas.

Se observó una relación positiva significativa entre la talla del cuerpo y la grasa en los machos de *E. toxea* (Fig. 21).

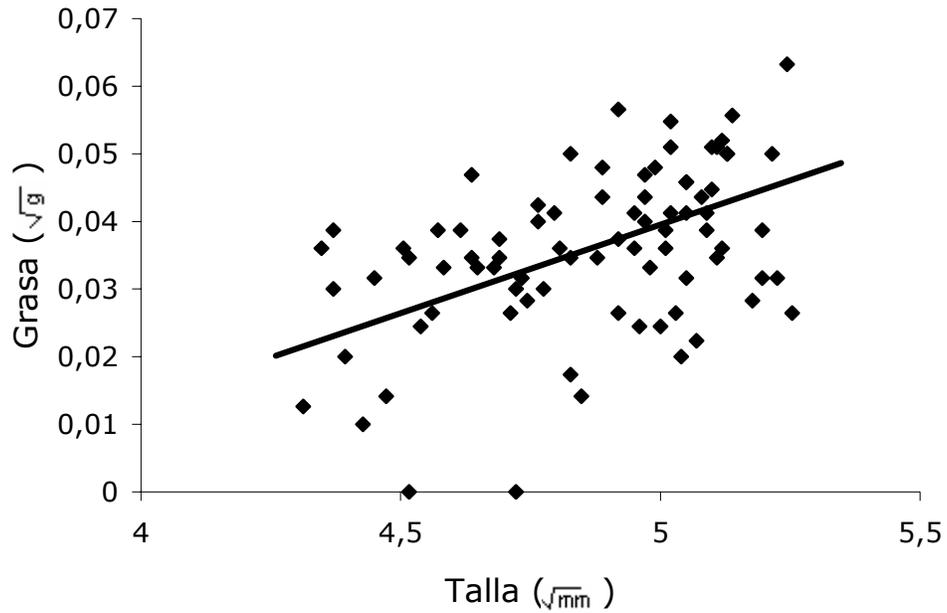


Figura 21. Relación entre la talla del cuerpo y la grasa ($r^2=21.3$, $F_{(81,1)}=21.7$, $P<0.0001$) en los machos de *E. toxea*.

6 DISCUSIÓN

Para una mejor comprensión se ha dividido la discusión en dos partes:

1) Comportamiento sexual de los adultos y 2) El papel de la talla corporal y la grasa muscular en la mariposa *E. toxea*.

1) Comportamiento sexual de los adultos

Los machos de *E. toxea* defendieron los sitios de percha mostrando un comportamiento agresivo frente a otros machos coespecíficos. Esta conducta, tal como se ha definido para otros insectos (e. g. Borgia, 1981; Marden y Waage, 1990; Anholt *et al.*, 1991; Gribbin y Thompson, 1991; Conrad y Pritchard, 1992; Strohm y Lechner, 2000;) se conoce como territorialidad. Por otra parte los machos realizaron recorridos a los que se les puede denominar como exploratorios o de vigilancia, debido a que se realizaron cerca de su percha y fueron de corta duración. Estos recorridos son comunes en muchas especies de insectos y pueden estar relacionados con la búsqueda de hembras para la cópula (Wickman y Wiklund, 1983; Watanabe y Matsunami, 1990). Estas actividades se realizaron básicamente hacia el crepúsculo y en puntos altos, muy por encima de las plantas de *Zamia furfuracea*. Esto sugiere que la conducta masculina no necesariamente está asociada al recurso que las hembras necesitan, las cícadras, sino que esta asociada a la actividad reproductiva. A este tipo de conducta Emlen y Oring (1977) la

clasifican dentro de la poligamia, como un "lek", donde los machos se enfrentan en contiendas directas en lugares en donde las hembras se acercan para copular, estos sitios se encuentran muy por encima (alejados) de los sitios de oviposición, por lo que esta agregación se realiza con la finalidad de aparearse. Este sistema de apareamiento promueve una alta varianza en éxito reproductivo donde la evolución de caracteres sexuales secundarios es extrema y la elección femenina juega un papel determinante (Högland *et al.*, 1995).

Las peleas entre machos de *E. toxea* son de corta duración, en comparación con otros insectos y en la mayoría de éstas, el residente "gana" la contienda. Esto es común en los combates animales (Halliday, 1980) probablemente debido a que los machos residentes conocen mejor el territorio. Según esto, los intrusos sólo buscarán, en la mayoría de los casos, verificar si algún residente ocupa un sitio en particular y, si existe alguno que no ofrezca mucha resistencia, buscar un encuentro con él (e.g. Alcock, 1979; Shuster, 1989; Shuster y Wade, 1991).

2) El papel de la talla corporal y grasa muscular en la mariposa *E. toxea*

En *E. toxea* los factores principales que intervienen en las contiendas son los atributos que confieren mayor vigor corporal, como son el

tamaño corporal y la grasa muscular. Probablemente estas características son muy fáciles de reconocer y por ello las peleas duran poco tiempo en comparación con otros insectos. Este trabajo muestra que estas dos variables, talla corporal y grasa muscular, sirven como la explicación en la resolución y resultado de las contiendas agonísticas. En estas dos variables, sin embargo, es difícil saber cómo contribuye cada una a explicar la resolución de una pelea. Lo que sí podría suceder es que una variable sea usada para reflejar a la otra en las contiendas. Por ejemplo, quizás los animales usan la talla como un indicador de cuánta grasa tiene el contrincante. Aunque no se midió, existen otras variables que potencialmente podrían ser utilizadas también para el mismo propósito, una de éstas podría ser la edad, la cual podría medirse colectando y observando a los individuos desde la fase de pupa, para comenzar el registro en el momento de emerger y anotar diariamente los cambios que muestre, uno de ellos podría ser el desgaste de las alas. En libélulas, por ejemplo, los machos de *Calopteryx maculata* utilizan el color del cuerpo el cual indica el contenido de grasa del contrincante (Fitzstephens & Getty, 2000). La influencia del color y su potencial para explicar la capacidad de pelea podría investigarse en *E. toxea*. Esto puede hacerse midiendo el color con un espectrofotómetro y ver si hay una relación entre el color y la grasa.

El estatus conductual, ser residente, intruso, ganador o perdedor de contiendas, refleja las diferencias de talla y grasa en esta mariposa, por lo que, las consecuencias del efecto de estas dos variables es que, si se es pequeño y con poca grasa, es muy probable terminar como macho intruso.

Los machos con territorio tienen la principal ventaja de tener un acceso más directo a las hembras (Krebs y Davies, 1997). A pesar de las ventajas que tienen los machos más grandes con mayor contenido energético (grasa), como son obtener territorios, también podrían tener altos costos. Datos empíricos de comportamiento en combates, muestran que el costo por pelea varía fuertemente entre especies (Enquist & Leimar, 1990). En muchas especies el costo es alto y en otras es bajo (Enquist & Leimar, 1990). Un ejemplo del costo de ganar contiendas se observa en la rana toro (*Rana catesbeina*) en la cual los machos grandes aunque favorecidos en las peleas, son más susceptibles a depredadores (Howard, 1981). En *E. toxea* el costo se puede ver a varios niveles. Un costo en el adulto es que para lograr una buena talla y suficientes abastecimientos de grasa en el adulto, las larvas tienen que consumir cantidades relativamente grandes de alimento para contar con los atributos que les favorecerán en las peleas (mayor grasa y tamaño). En experimentos no publicados por I. Sánchez-Barrera y A.

Córdoba-Aguilar, las larvas de *E. toxea* fueron sometidas a cantidades variables de alimento y se observó que las que consumieron más alimento alcanzaron tallas más grandes como adultos. Además, dado que existe una correlación cercana, positiva y significativa entre el tamaño y la grasa en adultos recién emergidos, es probable que más cantidad de alimento como larva incida directamente en la grasa del animal como adulto.

Paradójicamente, a pesar de los costos que podrían tener, no existió ninguna diferencia de talla entre los machos que copularon (24.64 ± 2.04 , $N = 38$) y los que no lo hicieron (24.00 ± 2.38 , $N = 195$; $U = 4958.5$, $P = 0.1780$). Quizá esto se deba a un problema de muestreo, los machos colectados que lograron una cópula fueron pocos en comparación con los que no copularon, o quizá a que machos ganadores de contiendas y con territorio nunca fueron observados en cópula debido a que la mayor parte de las cópulas se efectuaron en la parte superior de los árboles. Estos posibles problemas en las observaciones tienen que ser investigados con mayor profundidad en el futuro, tomando un mayor número de individuos en cópula.

Los machos observados en la mañana utilizaron los sitios de oviposición como lugar de intercepción de hembras. Los machos sobrevuelan en

estos sitios sin defenderlos. Una vez detectada la hembra, la seguían e intentaban copular con ella. Esto, junto con el comportamiento exploratorio de los machos en la tarde, sugiere dos tácticas masculinas para obtener cópulas: a) la matutina, no basada en la defensa de un sitio, sino en la búsqueda de las hembras en sitios utilizados por ellas en la oviposición. Esta táctica se observa en otros insectos y muchas veces ocurre simultáneamente con una táctica de defensa de un sitio (Wang y Zeng, 2004); b) la vespertina, donde los machos no buscan a las hembras en los sitios de oviposición, sino que defienden un sitio que no utilizan las hembras. Es curioso que estas dos tácticas no se sobrepongan (por ejemplo que haya machos en la tarde que busquen a las hembras en los sitios de oviposición, N. E. Martínez Lendeck y A. Córdoba Aguilar, datos sin publicar), aún cuando las hembras pongan huevos a cualquier hora del día. Probablemente hay un costo de búsqueda en los sitios de oviposición que los machos en la tarde no tienen. Lo mismo se podría decir de defender un sitio en un árbol en la mañana. Esto requiere más investigaciones. Un punto interesante en todo esto sería conocer el papel de las hembras para moldear estas estrategias. Por ejemplo, resulta curioso que muchas de las hembras de la tarde van directamente al sitio en el árbol donde están perchando los machos (A. Córdoba Aguilar y N. E. Martínez Lendeck, datos sin publicar). Si buscaran una cópula, podrían hacerlo en la mañana donde

los machos matutinos las buscan y no las esperan como en la tarde. Sin embargo, en la mayoría de ellas se observó que trataron de evitar un contacto con el macho (A. Córdoba Aguilar y N. E. Martínez Lendech, datos sin publicar).

En los acercamientos de los machos hacia las hembras, no se observó ningún tipo de cortejo aparente antes de la cópula (3 de 30 casos), simplemente las hembras pasan por los sitios de percha de los machos, son seguidas y posteriormente tomadas para realizar la cópula. El tiempo de duración de la cópula es relativamente prolongado, 7 horas aproximadamente y no se sabe a qué se deba esta situación. Estudios previos (revisado por Simmons, 2001) sugieren tiempos de cópula prolongados, aproximadamente de 10 hrs, sobre todo en mariposas (Ehrlich y Ehrlich, 1978; Nastas, 1991). Existen cuatro posibles hipótesis que explican las cópulas largas, estas son, el efecto del tiempo en las contiendas, proteger a la pareja en la cópula, el desplazamiento del esperma y la elección críptica de la hembra (Andrés & Cordero Rivera, 2000). Sería interesante poner a prueba estas hipótesis en *E. toxea*.

7 CONCLUSIONES

Los machos de *Eumaeus toxea* tienen un comportamiento territorial. La conducta en los machos se marcó principalmente por recorridos exploratorios y por encuentros agonísticos hacia otros machos coespecíficos.

Los machos más grandes y con mayor contenido de grasa fueron usualmente los ganadores de encuentros y, consecuentemente, los residentes de los sitios defendidos. Estas dos variables (talla corporal y contenido de grasa muscular) se encontraron relacionadas, por lo que esto sugiere que los machos que tienen este tipo de cualidades tienen mayores oportunidades de conseguir una cópula.

A pesar de las ventajas de la talla grande y la cantidad de grasa, no se detectó que los machos con estas características se encontraran con mayor probabilidad de cópula; esto sin embargo, se puede deber a errores metodológicos porque no se detectó un número suficiente de cópulas.

8 LITERATURA CITADA

- Alcock, J. 1979. The evolution of intraspecific diversity in male reproductive strategies in some bees and wasps. In M. S. Blum and N. A. Blum, eds., *Sexual Selection and Reproductive Competition in insects*, 381-402. Academic Press. New York.
- Alcock, J. 1984. *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*, 3th ed. Sinauer. Sunderland, Mass.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Andrés, J. A. y A. Cordero Rivera. 2000. Copulation duration and fertilization success in a damselfly: an example of cryptic female choice? *Anim. Behav.* 1-9.
- Anholt, B. R., J. H. Marden, y D. M. Jenkins. 1991. Patterns of mass gain and sexual dimorphism in adult dragonflies (Insecta: Odonata). *Can. J. Zool.* 69: 1159-1163.

- Birkhead, T. R. y A. P. Møller. 1992. Sperm Competition in Birds: Evolutionary Causes and Consequences Academic Press, London.
- Bishop, D.T., C. Cannings, y J. Maynard Smith. 1978. The war of attrition with random rewards. J. Theor. Biol. 74: 377-388.
- Borgia, G. 1981. Mate Selection in the Fly *Scatophaga stercoraria*: Female Choice in a Male Controlled System. Anim. Behav. 29:71-80.
- Borror, D.J., C. A. Triplehorn y N. F. Johnson. 1989. An Introduction to the study of Insects. 6th edition. Thompson Learning. Ohio. E. U. A.
- Carranza, 1994. Sistemas de apareamiento y selección sexual. En: Etología, introducción a la ciencia del comportamiento. Carranza Ed., Universidad de Extremadura. Cáceres.
- Castillo-Guevara, C. y V. Rico-Gray. 2002. Is cycasin in *Eumaeus mynias* (Lepidoptera: Lycaenidae) a Predator Deterrent? Interciencia 27(9):465-470.
- Conrad, K. F. y G. Pritchard. 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.

- Córdoba-Aguilar, A. 2000. Reproductive behavior of the territorial damselfly *Calopteryx Haemorrhoidalis Asturica* ocharan (Zigoptera: Calopterygidae). Odonatologica 29 (4): 295-305.
- Córdoba-Aguilar, A., E. Uhía y A. Cordero Rivera. 2003. Sperm Competition in Odonata (Insecta): the Evolution of Female Sperm Storage and Rivals' Sperm Displacement. J. 2001. Lond. 261: 381-398.
- Coronado, R. y A. Márquez. 1972. Introducción a la Entomología. Morfología y taxonomía de los insectos. Limusa- Wiley. México. 282.
- Cronin, H. 1991. The Ant and the Peacock. Cambridge University Press, Cambridge.
- Darwin, 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection. J. Murray. London.

- Darwin, 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to sex*. J. Murray, London.
- De la Maza, R. 1987. *Mariposas mexicanas*. Fondo de cultura económica. México. 302.
- DeVires, P. J. 1977. *Eumaeus minyas*: an aposematic lycaenid butterfly. *Brenesia* 12:260-270.
- Emlen, S. T. y L. W. Oring. 1977. Ecology, Sexual Selection and the evolution of mating systems. *Science*. 197: 215-223.
- Enquist, M. y S. Jakobsson. 1986. Decision Making and Assessment in the Fighting. Behaviour of *Nannacara anomala* (Cichlidae, Pisces). *Ethology*, 72:143-153.
- Enquist, M. y O. Leimar. 1990. The evolution of fatal fighting. *Animal Behavior*. 39: 1-9.
- Enrich, A. H. y P. R. Ehrlich. 1978. Reproductive strategies in the butterflies. I. Mating frequency, plugging, and egg number. *J. Kans. Entomol. Soc.* 51: 660-697.

- Fisher, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford.

- Fitzstephens, D. M. y Getty, T. 2000. Colour, fat and social status in male damselflies, *Calopteryx muculata*. Anim. Behav. 60: 851-855.

- Ghiselin, M. T. 1974. The Economy of Nature and the Evolution of sex. University of California Press, Berkeley.

- Gribbin, S. D. y 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 Behavior. 41:689-695.

- Haigh, J. y M. R. Rose, 1980. Evolutionary game auctions. J. Theor. Biol. 85:381-397.

- Halliday, T. 1980. Sexual Strategy. The University of Chicago Press, Chicago Press, Chicago.

- Hammerstein, P. 1998. What is evolutionary Game Theory? In: Dugatkin, L. A. and H. K. Reeves eds., Game Theory and Animal Behavior. Oxford. University Press. 1-15.

- Höglund, J., R. V. Alatalo., R. M. Gibson y A. Lundberg. 1995. Mate choice copying in black grouse. Anim. Behav. 49 (6): 1627-1633.

- Höglund, J. y R.V. Alatalo, 1995. Leks. Princeton University press. Princeton New Jersey.

- Howard, R. D. 1981. Male age-size distribution and male mating success in bullfrogs. In: R. D. Alexander and D. W. Tinkle. Eds. Natural selection and social behaviour. Chiron Press. New York.

- Kemp D. J. y C. Wiklund. 2001. Fighting without weaponry: a review of male-male contest competition in butterflies. Behav. Ecol. Sociobiol. 49 (6): 429-442.

- Kemp, D. 2000. Contest behaviour in territorial male butterflies: does size matter? Behavioral Ecology 11(6): 591-596.

- Krebs, J. R. y N. B. Davies. 1997. Behavioural Ecology An Evolutionary Approach. 4ta ed. University Press. Cambridge. 456.
- Landolt, P. J. 1984. The Florida atala butterfly, *Eumaeus atala* Florida Ruber (Lepidoptera Entomologist 67 (4): 570-571.
- Llorente, J., A.N. García y E. González-Soriano. 1996. Biodiversidad, taxonomía y Biogeografía de artrópodos de Méxco. Hacia una síntesis de su conocimiento. Instituto de biología. UNAM. México, 531-548.
- Marden, J. M. y R. A. Rollins, 1994. Assesment pf energy reserves by damselflies engaged in aerial contest for mating territories. Anim. Behav. 48:1023-1030.
- Marden, J. M. y J. K. Waage. 1990. Escalated damselfly territorial contest are energetic wars of attriction. Anim. Behav. 39:954-959.
- Maynard Smith, J. 1982. Evolution and the theory of games. Cambridge University Press. Cambridge U. K.
- Maynard Smith, J. y G. R. Price. 1973. The logic of animal conflict. Nature. 246:15-18.

- Maynard Smith, J. y R. L. W. Brown. 1986. Competition and body size. *Theor. Po. Biol.* 30:166-179.

- Nastas, T. N. 1991. Ethological Peculiarities of cabbage white butterflies (*Mamestra* – *Brassicae*) during their copulation period. *Zool. Z. H.* 70(12):64-72.

- Otte, D. 1979. Historical development of sexual selection theory, In M. S. Blum and N. A. Blum, eds., *Sexual Selection and Reproductive Competition in: insects*, 1-18. Academic press. New York.

- Parker, G. A. 1970. The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in *Scatophaga stercoraria* L. IV. Epigamic recognition and competition between males for the possession of females. *Behaviour* 37:113- 139.

- Parker, G. A. 1983. Arms races in evolution – an ESS to the opponent-independent costs game. *J. Theor. Biol.* Cambridge University Press, Cambridge.

- Plaistow, J. S. y M. T. Siva-Jothy. 1996. Energetic constrains and male mate_securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpenter). Proc. R. Soc. London. 263:1233-1239.

- Riechert, S. E. 1998. Game Theory and Animal Contest. In: Dugatkin, L. A. and H. K. Reeve. eds., Game Theory and Animal Behavior. Oxford. University Press, 64-93.

- Romo, A. N. y I. Solares. 2001. Contribuciones al conocimiento de la biología de *Eumaeus toxea* Godart, (Lepidoptera: Lycaenidae) en un vivero de *Zamia furfuracea* L. (*zamiaceae*). Tesis profesional para obtener el título de licenciatura en biología. Universidad de las Américas- Puebla.

- Rubenstein, D. y M. A. Hack. 1992. Horse signals: the sounds and scents of fury. Evolutionary Ecology. 6, 254-260.

- Rutowski, R. L., Newton, M. y J. Schaefer. 1983. Intrespecific variation in the size of the nutrient investment made by male butterflies during copulation. Evolution. 57(4), 708-713.

- Shuster, S. M. 1989. Male alternative reproductive strategies in a marine isopod crustacean (*Paracerceis Sculpta*): The use of genetic markers to measure differences in fertilisation success among α -, β -, μ - males. *Evolution* 43:1683-1698.
- Shuster, S. M. y M. J. Wade. 1991. Equal mating success among male reproductive strategies in marine isopod *Nature* 350:608-610.
- Simmons, L. W. y M. T. Siva-Jothy. 1998. Sperm competition in insects: mechanisms and the potential for selection In: *Sperm competition and sexual selection*. Birkhead, T. R. and A. P. Møller, eds. Academic London press.
- Simmons, L. W. 2001. *Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects*. Princeton University Press.
- Stearns, S. C. y R. F. Hoekstra. 2000. *Evolution an Introduction*. Oxford University press 381.
- Strohm, E. y K. Lechner. 2000. Male size does not effect territorial behaviour and life history traits in sphecid wasp. *Animal Behavior*. 59:183-191.

- Stutt, A. D. y P. Willmer. 1998. Territorial defence in speckled wood butterflies: do the hottest males always win? *Animal Behavior*. 55:1341-1347.
- Thornhill, R. 1980. Mate choice in *Hylobittacus apicalis* (Insecta: Mecoptera) and its relation to some models of female choice. *Evolution* 34:519-538.
- Thornhill, R. y J. Alcock, 1983. *The Evolution of insect Mating Systems*. Harvard. University Press. U.S.A. 547.
- Wang, Q. y W. Y. Zeng. 2004. Sexual Selection and male aggression of *Nadezhdiella cantori* (Hope) (Coleoptera: Cerambycidae: Cerambycinae) in relation to body size. *Environ, Entomol.* 33 (3): 657-661.
- Watanabe, M. y E. Matsunami. 1990. A lek-Like systems in *Lestes sponsa* (Hansemann), with special reference to the diurnal changes in flight activity and mate-finding tactica (Zygoptera: Lestidae). *Odonatologica* 19(1): 47-59.

- Wells, K. 1980. Social behavior and communication of a dendrobatid frog (*colostethus trinitatis*). *Herpetologica* 36:189-199.

- Williams, G. C. 1966. *Adaptation and Natural Selection: A critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press, Princeton, N. J.

- Wickman, P. y C. Wiklund. 1983. Territorial defence and its seasonal decline in the speckled wood butterfly (*Parage aegeria*). *Anim. Behav.* 31:1206-1216.

- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th edition. Prentice hall, N. J. 123.