

SELECCIÓN SEXUAL Y COMPORTAMIENTO REPRODUCTOR DE LOS INSECTOS

Adolfo Cordero Rivera

Departamento de Ecología e Biología Animal, Universidade de Vigo, E.U.E.T. Forestal.
Campus Universitario, 36005 Pontevedra. Correo electrónico: acordero@uvigo.es

Resumen

La evolución del comportamiento reproductor de los insectos se relaciona con la intensidad de la selección sexual. En este artículo se revisan los cuatro mecanismos propuestos para la acción de la selección sexual (antes de la cópula: lucha entre machos y elección femenina; durante y después de la cópula: competencia espermática y elección femenina críptica), mediante ejemplos tomados del comportamiento de los insectos. Como las hembras de insectos habitualmente almacenan el esperma de los machos con los que se han apareado y sólo fertilizan los huevos en el momento de la puesta, la selección sexual postcópula ha tenido una gran importancia en la evolución del comportamiento de este grupo. Se sugiere que en los próximos años se necesitará un estudio más detallado de la posibilidad de elección femenina críptica, especialmente de la elección espermática. Algunos ejemplos aparentemente bien establecidos en relación con la competencia espermática necesitan ser re-examinados desde la perspectiva femenina. El orden de los odonatos, gracias a la gran diversidad de ciclos vitales y comportamiento que presenta, es un grupo ideal para poner a prueba estas hipótesis.

Palabras clave: Selección sexual, Competencia espermática, Elección femenina, Elección femenina críptica, Insectos, Revisión bibliográfica.

Sexual selection and mating behaviour of insects

Abstract

The evolution of insect reproductive behaviour is related to the intensity of sexual selection. In this article I review the four proposed mechanisms for the action of sexual selection (before copulation: fights between males and female choice; during and after copulation: sperm competition and cryptic female choice), by means of examples taken from the behaviour of the insects. As female insects habitually store the sperm from their mates and only fertilize the eggs at the moment of the oviposition, postcopulatory sexual selection has had a great importance in the evolution of the behaviour of this group. It is suggested that in future years a detailed study of the possibility of cryptic female choice will be needed, especially of sperm selection. Some examples seemingly well established in relation to sperm competition need to be re-examined from the female perspective. The order of the Odonata, because of their great diversity of life cycles and behaviour, is an ideal group to test these hypotheses.

Key words: Sexual selection, Sperm competition, Female choice, Cryptic female choice, Insects, Literature review.

¿QUÉ ES LA SELECCIÓN SEXUAL?

Los machos de muchas especies de animales presentan características "extravagantes", aparentemente poco útiles para la vida diaria (por ejemplo las enormes mandíbulas del ciervo volante, Fig. 1), que no se presentan o son solamente vestigiales en las hembras. Estos caracteres son difícilmente explicables mediante selección natural, ya que a primera vista parecen reducir la probabilidad de supervivencia de sus portadores. Este hecho llevó a Darwin (1871) a sugerir que la selección sexual es el mecanismo que da lugar a la aparición de las características sexuales secundarias (aquéllas que no tienen que ver directamente con la reproducción). Según Darwin, las características masculinas extravagantes se deben a dos procesos: la lucha entre los machos por aparearse (selección intrasexual) y la elección de pareja por las hembras (selección intersexual). Cualquier característica que confiera ventaja a los machos en la lucha (por ejemplo gran tamaño corporal, presencia de espolones, etc.) o que sea preferida por

las hembra, será positivamente seleccionada. Estos caracteres se desarrollarán incluso aunque tengan un efecto negativo sobre la supervivencia. Lo único que se necesita es que sus efectos negativos (en la supervivencia) sean menores que sus efectos positivos (en la reproducción). La posibilidad de que la selección natural y la selección sexual actúen de forma opuesta sobre los mismos caracteres fue ya prevista por Darwin, quien sugirió que la selección natural pone límite al desarrollo de caracteres extravagantes mediante selección sexual. La selección sexual entendida de esta forma se debe a la existencia de variancia en el éxito copulativo de los individuos, mientras que la selección natural es consecuencia de la variancia en otros componentes de la eficacia biológica (viabilidad, supervivencia, etc.; Wade & Arnold, 1980). De todas formas, los dos tipos de selección actúan de forma similar y podemos considerar a la selección sexual como un tipo particular de selección natural.

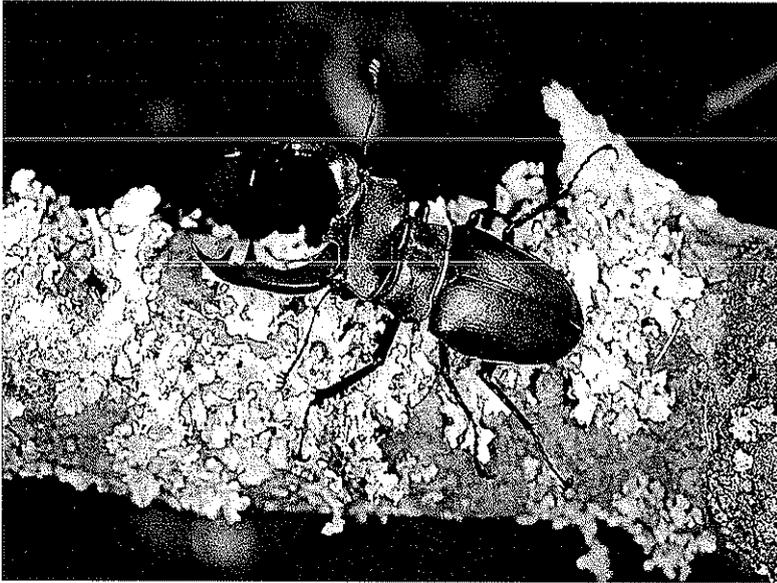


Fig. 1.- Muchas características masculinas "extravagantes", como las mandíbulas del ciervo volante, son el resultado de la acción de la selección sexual, mediante la lucha entre machos y/o la elección femenina.

	Tipo de selección sexual	
Antes del inicio de la cópula	Luchas directas entre machos	Elección femenina
Después del inicio de la cópula	Competencia espermática	Elección femenina críptica

Fig. 2.- Clasificación de los mecanismos de la selección sexual, según Eberhard (1996, 1998).

Estas ideas asumen implícitamente que todos los apareamientos son equivalentes y que, por lo tanto, el éxito de un macho puede medirse mediante el número de apareamientos que consigue o el número de hembras con las que se reproduce. Sin embargo existen múltiples razones para suponer que esto no es así. Parker (1970) expuso claramente la idea de que la selección sexual puede continuar después del apareamiento. Si las hembras se aparean con varios machos antes de realizar la puesta, y el esperma procedente de los diferentes machos se almacena en el interior de la hembra (como ocurre en la mayoría de los insectos), entonces se producirá competencia entre los espermatozoides por la fertilización de los huevos. Esto es lo que se conoce como competencia espermática, y corresponde a una extensión en el tiempo de la selección intrasexual. Este fenómeno tiene como consecuencia la selección a favor de cualquier carácter que permita a los machos aumentar su éxito en la fertilización. Parker (1970) ha subrayado que la competencia entre machos no se establece en realidad por las hembras, si no por la fertilización de sus huevos.

Más recientemente, Eberhard (1996) ha puesto de relieve que, así como la competencia espermática es el equivalente postcópula de la lucha entre machos, la elección femenina críptica es el equivalente postcópula de la elección femenina de pareja. En la literatura sobre competencia espermática se ha hecho siempre hincapié en los comportamientos y adaptaciones masculinas para aumentar el éxito en la fertilización, y se ha asumido a menudo que la hembra juega un papel pasivo. Sin embargo, visto que la competencia espermática tiene lugar dentro del cuerpo de la hembra, es muy posible que no se comporte de modo pasivo y que favorezca ciertos machos sobre otros. Las hembras realizarían una elección críptica, en el sentido de que el método clásico

de contar apareamientos no sería útil para estimar el éxito de los machos. La figura 2 presenta un esquema de la selección sexual antes y después de la cópula (Eberhard, 1998), en el cual se pone de manifiesto la relación entre los cuatro procesos de selección sexual mencionados.

LUCHA ENTRE MACHOS: EL PRINCIPIO DE BATEMAN

Después de Darwin, el concepto de selección sexual fue ignorado hasta épocas recientes. Bateman (1948) razonó que la selección sexual debe producir diferentes variancias en el éxito reproductivo de machos y hembras. Teniendo en cuenta sólo los aspectos precopulatorios, el éxito de los machos será habitualmente proporcional al número de apareamientos, mientras que en las hembras dependerá del número de hijos que puedan tener y no del número de machos con los que se apareen. Las hembras de muchos animales no pueden incrementar su éxito reproductivo apareándose varias veces, ya que todo lo que reciben en cada cópula es esperma. Por lo tanto es de esperar que los machos compitan entre sí por el acceso a las hembras, que son el sexo limitante. Algunos machos tendrán éxito y se aparearán, incluso con varias hembras, mientras que otros no se aparearán. Por el contrario, la mayoría de las hembras se apareará, ya que los machos son menos selectivos. Como consecuencia, la variancia en el éxito reproductivo será mayor en los machos que en las hembras (el denominado "principio de Bateman"; Alcock, 1993). La existencia de variancia en el éxito copulativo pone un límite a la intensidad de la selección sexual (Arnold & Wade, 1984). La figura 3 presenta los resultados de un estudio realizado en una población natural de la libélula *Ischnura pumilio* (Cordero & Andrés, 1999). El marcaje de los adultos permitió su seguimiento y se pudo comprobar cómo la mayoría de las hembras se aparearon una o dos veces, mientras que una fracción significativa de los machos no consiguió ninguna cópula, tal como predice la teoría de la selección sexual (véase también Fincke et al., 1997).

La explicación de la diferencia entre machos y hembras parece radicar en el grado de inversión parental de los dos sexos (tiempo y energía dedicados a la cría de la descendencia). Cuando las hembras son el sexo que invierte más, los machos deben luchar por aparearse con ellas y ellas serán el sexo que elige. Esta hipótesis también predice que, cuando sean los machos los que proporcionan mayor inversión

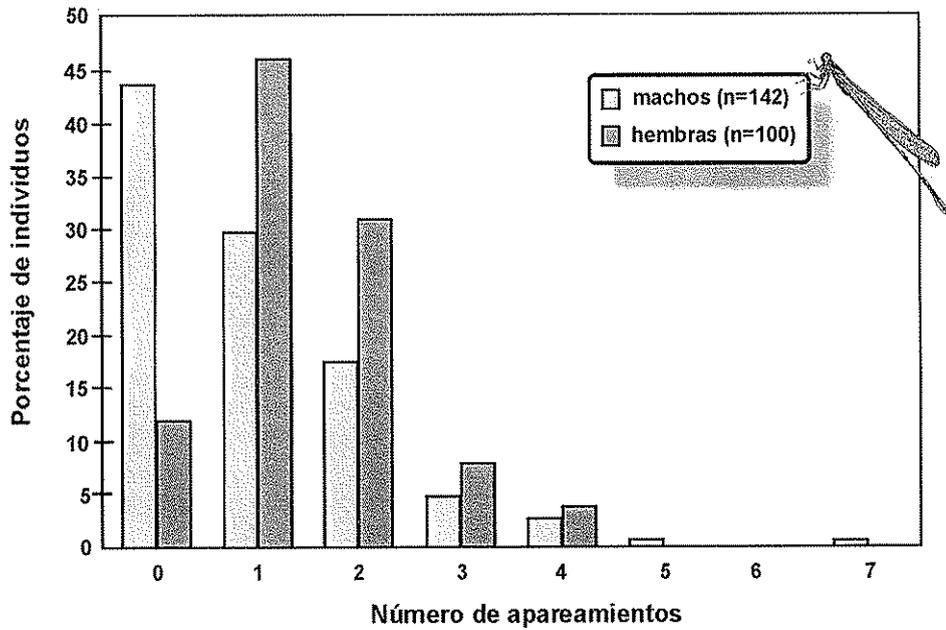


Fig. 3.- Éxito en el apareamiento de machos y hembras marcados individualmente en una población natural de la libélula *Ischnura pumilio*. Nótese cómo una fracción importante de los machos no ha sido nunca vista en cópula, mientras sólo un pequeño número de hembras aparentemente no ha conseguido aparearse (Datos de Cordero & Andrés, 1999).

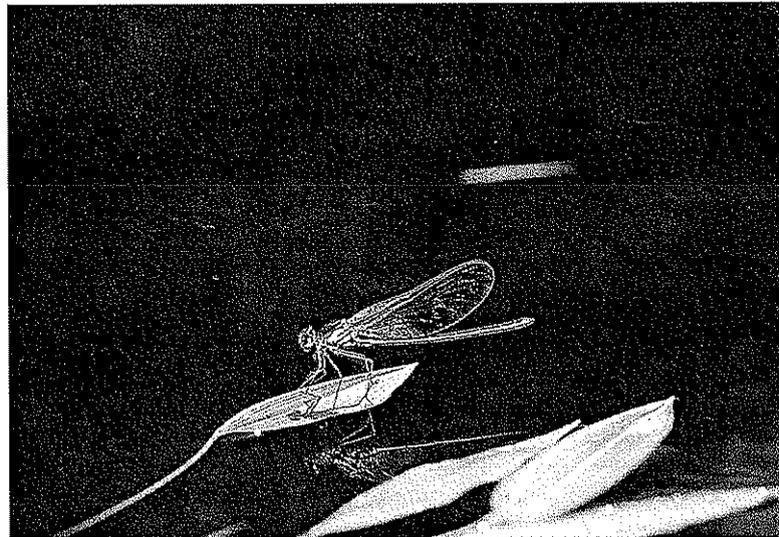


Fig. 4.- Un macho de *Calopteryx xanthostoma*, posado en el interior de su territorio. En esta especie el éxito reproductivo de los machos territoriales es muy superior al de los no territoriales, por lo que existen luchas continuas por la posesión del territorio.

parental, se convertirán en el sexo limitante y, por lo tanto, las hembras deben luchar por aparearse con ellos y los machos serán selectivos. Existe considerable evidencia que corrobora esta predicción y que será discutida más adelante.

Sutherland (1985) ha hecho notar que, si se tiene presente que el tiempo dedicado al apareamiento y al cuidado parental es diferente en los dos sexos, la "tardanza" en volverse a aparear puede explicar la diferente variancia en el éxito copulativo de los sexos. En el caso de *Drosophila melanogaster* (la especie estudiada por Bateman), las hembras tienen un tiempo entre apareamientos más largo que los machos y, debido a que la longevidad es similar en los dos sexos, es de esperar mayor variancia en el éxito reproductivo en los machos que en las hembras. De todas formas, este hecho no invalida la teoría de la inversión parental, ya que precisamente es el tiempo dedicado a las actividades parentales (maduración de huevos) lo que impide a las hembras aparearse un número elevado de veces y, por este motivo, la variancia en apareamientos de este sexo tiende a ser menor. Cuando ambos sexos dedican un tiempo similar a la reproducción, entonces la variancia en el éxito copulativo tiende a ser igual.

SELECCIÓN SEXUAL Y ESTRATEGIAS ALTERNATIVAS

Las hembras son el recurso limitante y, por lo tanto, altamente valioso para los machos de muchas especies. En consecuencia, los machos, habitualmente pero no siempre, pelean por tener acceso a las hembras. En muchas especies, las luchas entre machos determinan que los individuos de mayor tamaño tengan más éxito en el apareamiento, dando lugar a una selección positiva del tamaño corporal de los machos. Como consecuencia puede surgir un dimorfismo sexual de tamaño, siendo las hembras más pequeñas que los machos. Este sistema de apareamiento es típico de los himenópteros territoriales (Thornhill & Alcock, 1983).

En la competencia por los apareamientos, territorios o estatus social, necesariamente debe haber ganadores y perdedores. En la mayoría de las especies, los perdedores se rinden inmediatamente, de forma que raramente existen luchas importantes. Estas luchas "ritualizadas" se resuelven muy a menudo gracias a pequeñas asimetrías derivadas del hecho de ser residente. Muchos animales parecen resolver sus problemas de territorialidad mediante una regla que se puede describir como "si eres propietario, lucha; si eres intruso,

retirate". Esta estrategia comportamental es evolutivamente estable ya que, si es adoptada por la mayoría de los miembros de una población, no puede ser desplazada por ninguna otra estrategia. En las libélulas del género *Calopteryx*, por ejemplo, los machos establecen territorios que contienen substratos apropiados para la puesta (Fig. 4), y los propietarios habitualmente ganan las confrontaciones (Heymer, 1972; Marden & Waage, 1990; Plaistow & Siva-Jothy, 1996). Sin embargo, en ocasiones se producen luchas intensas y entonces es el macho que posee mayores reservas energéticas el que gana el combate. Es interesante que, en muchos casos, estas luchas resulten de una confusión sobre el estatus de residencia, ya que son especialmente intensas cuando dos machos "creen" ser los propietarios (algo que puede provocarse retirando temporalmente al propietario y dejando que otro macho se instale; Waage, 1988). Lo mismo ha sido observado en algunas mariposas (Alcock, 1993).

La defensa territorial sólo es lógica cuando los costes de la defensa del territorio son menores que los beneficios obtenidos. Existe evidencia experimental en diferentes animales que demuestra que los machos abandonan la defensa del territorio cuando la densidad de rivales es tan elevada que es imposible la defensa del territorio, o cuando los recursos están distribuidos en un espacio tal que un solo macho no puede controlarlos. En una población italiana de la libélula *Calopteryx haemorrhoidalis haemorrhoidalis* se ha observado que los mismos individuos que mantenían territorios al inicio de la mañana se comportaban como no territoriales a mediodía, a la par que aumentaba la densidad de machos en la zona, e intentaban apareamientos forzados con las hembras que se acercaban a realizar la puesta (Cordero, 1999).

Los machos no territoriales también pueden utilizar estrategias alternativas a la hora de aparearse. Una de esas estrategias es la de convertirse en satélite. Los machos satélites en ranas y sapos no cantan, si no que se sitúan cerca de un macho cantarín e intentan aparearse con las hembras atraídas por aquel. Estos machos tienen una menor probabilidad de aparearse, pero este comportamiento tiene varias ventajas cuando cantar es peligroso. Por ejemplo, en algunas especies los machos que cantan son presa preferente de los murciélagos (Alcock, 1993). Algo similar ocurre en algunos grillos, donde existen machos que cantan y atraen hembras (y parásitos), y machos satélites que interceptan menos hembras (pero viven más al no atraer a los parásitos; Cade, 1985). En especies territoriales, los machos satélites se sitúan cerca de un territorio y también intentan aparearse con las hembras atraídas al mismo, cuando su propietario está ocupado. Entre las libélulas existen numerosas especies en las que, además de machos territoriales, se pueden distinguir machos no territoriales o satélites, los cuales a menudo intentan apareamientos sin cortejo previo y que se pueden calificar de forzados (Cordero, 1999). Este tipo de estrategias puede estudiarse mediante los métodos de la teoría de juegos, buscando las condiciones para que una estrategia sea evolutivamente estable. Las estrategias pueden ser fijas o condicionales y, en este último caso, la aparición de las alternativas depende de las condiciones ambientales. En las libélulas, usualmente los machos no territoriales son demasiado jóvenes o viejos para defender un territorio (Plaistow, 1997) pero, por lo demás, no se diferencian de los machos territoriales. La expresión de este tipo de estrategias alternativas depende del ambiente, en este caso la edad (estrategia condicional). En las libélulas japonesas del género *Mnais* existen, sin embargo, dos tipos de machos, con alas coloreadas o transparentes, que se comportan respectivamente como territoriales o no (Nomakuchi, 1988, 1992; Watanabe & Taguchi, 1990; Nomakuchi & Higashi, 1996;

Higashi & Nomakuchi, 1997), proporcionando un interesante ejemplo de estrategias genéticamente determinadas (aunque si se eliminan experimentalmente los machos territoriales, entonces algunos machos de la forma no territorial pueden pasar a convertirse en territoriales, lo que demuestra que tienen la capacidad de expresar este comportamiento). Para que estas formas se mantengan en las poblaciones, los dos tipos de estrategias deben proporcionar un éxito reproductivo similar, y esto ha sido comprobado al menos en una especie (Tsubaki et al., 1997).

Otra alternativa para los machos subordinados es aparentar ser hembras. Imitando el comportamiento de una hembra pueden acercarse al macho, que no les atacará, y aprovechan para aparearse con la verdadera hembra atraída por el macho. Este comportamiento es común en insectos, peces y otros animales (Alcock, 1993).

ESPECIES CON INVERSIÓN DE LOS PAPELES SEXUALES

Para poner a prueba las predicciones de la teoría de la selección sexual e inversión parental, debe verse qué ocurre en las especies cuyos machos invierten más energía que las hembras en la descendencia. En este caso, es de esperar que la selección sexual determine que las hembras sean más grandes que los machos, más brillantemente coloreadas, más agresivas, más activas en el cortejo y que lleguen primero a las zonas de reproducción, algo que ocurre en ciertas aves como las jacanas o el emú. El éxito reproductivo de las hembras debe variar más que el de los machos, su éxito reproductivo estará limitado por el acceso a los machos, y serán los machos los que elijan con más cuidado a su pareja.

En el grillo mormón (*Anabrus simplex*) los machos transfieren a las hembras un gran espermátforo en el momento del apareamiento, que puede representar hasta el 30% del peso del macho. En zonas de alta densidad poblacional estos espermátforos son un recurso imprescindible para la producción de huevos por las hembras, que los consumen ávidamente después de la cópula. Pero los espermátforos son difíciles de producir y, por lo tanto, el macho elige las mejores hembras para aparearse. El peso medio de las hembras rechazadas es significativamente menor que el peso de las hembras aceptadas (Alcock, 1993), y éstas pueden contener un 60% más de huevos. En algunas mariposas, el eyaculado que los machos transfieren a las hembras contribuye en gran medida a la fecundidad femenina y, como es costoso de producir, los machos se muestran selectivos a la hora del apareamiento (Wiernasz, 1995). Los machos son también el sexo limitante en ciertos hemipteros acuáticos de la familia Belostomatidae, porque su dorso es utilizado como substrato de puesta por las hembras. Por este motivo son muy selectivos y las hembras compiten entre sí por aparearse y conseguir un espacio para la puesta (Thornhill & Alcock, 1983).

COMPETENCIA ESPERMÁTICA

Numerosos comportamientos característicos de los machos de muchas especies de insectos y otros animales (como vigilancia postcópula, cópula prolongada, tapones nupciales, etc.) probablemente surgieron como consecuencia de la competencia espermática. Las libélulas son un grupo especialmente interesante en este contexto. En muchas especies, los machos se quedan con la hembra en tándem mientras ésta realiza la puesta. Este comportamiento se había interpretado como un ejemplo de cooperación, ya que el macho estaría ayudando a la hembra a encontrar los lugares apropiados para la puesta, o

a escapar de los depredadores. Sin embargo, desde la formalización de la teoría de la competencia espermática, se le ha dado una nueva interpretación: los machos permanecen en tándem para vigilar a la hembra y evitar que se aparee con otros machos. De hecho, existen numerosos trabajos que demuestran que el porcentaje de huevos fertilizados por el último macho que se aparee con una hembra es elevadísimo, alcanzando a veces el 100% (Fincke, 1984; Michiels & Dhondt, 1988). Tan pronto como la hembra se aparee con otro macho, es el último el que fertiliza la mayoría de los huevos puestos inmediatamente. Este es un fenómeno muy difundido en los insectos (Gwynne, 1984; Simmons & Siva-Jothy, 1998), pero en la mayoría de los casos se desconoce el mecanismo de la "ventaja del último macho". Los experimentos más recientes indican, sin embargo, que existe una gran variación en el éxito en la fertilización y a veces el último macho tan sólo fertiliza una minoría de los huevos (Conner, 1995; Santolamazza Carbone & Cordero Rivera, 1998).

Tan solo nueve años después de la publicación del trabajo de Parker (1970) sobre competencia espermática en insectos, Waage (1979) demostró que los machos de *Calopteryx maculata*, una libélula norteamericana, utilizan el pene para una doble función: en primer lugar, gracias a una serie de espinas dirigidas hacia atrás, extraen el semen de los rivales del interior de la genitalia femenina, y sólo al final de la cópula inseminan a la hembra. El resultado de este comportamiento es que la competencia espermática se reduce drásticamente y explica por qué los machos de los calopterídeos son capaces habitualmente de fertilizar casi el 100% de los huevos puestos por la hembra (Siva-Jothy & Tsubaki, 1989; Hooper & Siva-Jothy, 1996). Desde el descubrimiento de Waage se ha demostrado que muchos odonatos tienen la habilidad de retirar espermatozoides de los rivales y, en algunos casos, esta habilidad parece llegar al 100% de todo el espermatozoides almacenado. En *Orthetrum cancellatum*, los machos territoriales realizan cópulas muy cortas (21 s en promedio), en las cuales sólo remueven un 10-15% del espermatozoides, mientras que los no territoriales permanecen en cópula durante 894 s y remueven el 100% del espermatozoides (Siva-Jothy, 1987). La diferencia entre ambos tipos de machos es que los primeros vigilan a la hembra una vez finalizada la cópula, con lo que evitan nuevos apareamientos, y los últimos no. Es por lo tanto más importante la mezcla de eyaculados para los machos no territoriales y deben invertir más tiempo en la remoción. La figura 5 muestra el mecanismo de remoción de espermatozoides en *Ischnura graellsii*. En esta especie los machos poseen dos filamentos en el extremo del pene, que se introducen en los órganos femeninos de almacenamiento de espermatozoides, y extraen el semen de los rivales (Cordero & Miller, 1992). Después de su descubrimiento en libélulas, la remoción de espermatozoides fue demostrada en ortópteros y coleópteros (Ono et al., 1989; Yokoi, 1990; Helversen & Helversen, 1991), por lo que probablemente esté mucho más extendida de lo que se suponía. Se ha sugerido que los machos de los tiburones lavan con agua a

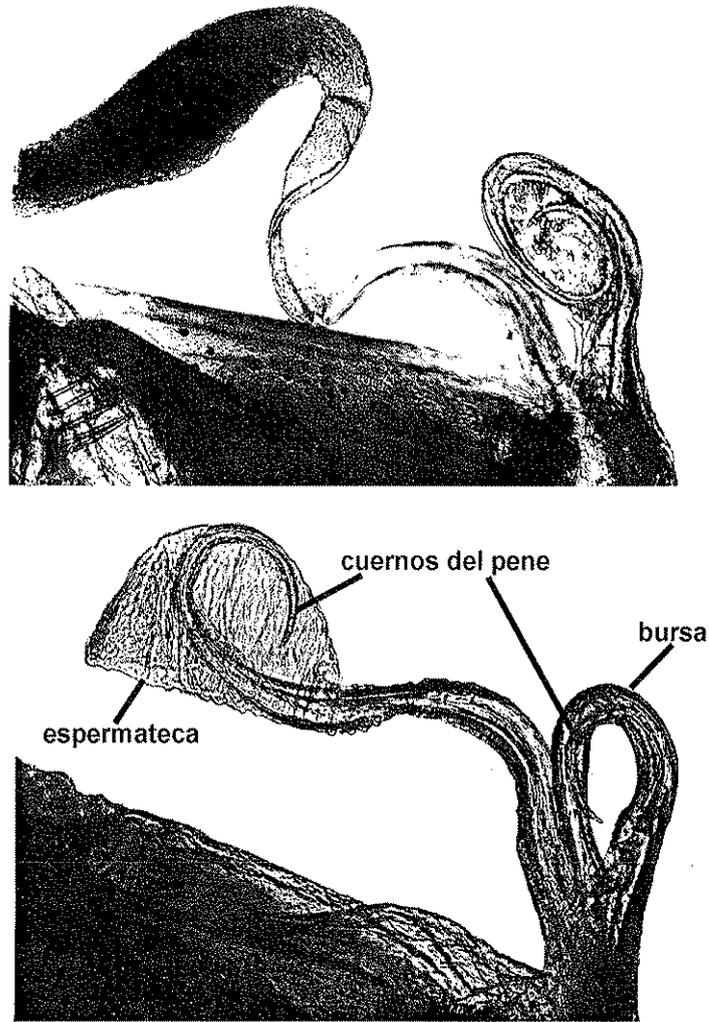


Fig. 5.- En muchos zigópteros se ha demostrado que los machos extraen el espermatozoides de los rivales almacenado en el interior de la hembra, antes de inseminarla. En esta fotografía al microscopio de la genitalia de una pareja de *Ischnura graellsii*, se observan por transparencia dos filamentos ("cuernos") que son empleados por el macho para la extracción del espermatozoides "rival". En la fotografía superior, la masa oscura en el interior de la espermateca es espermatozoides de machos que se han apareado anteriormente con la hembra. En el otro caso, la hembra era virgen y ello permite observar por transparencia el pene del macho en el interior de los dos órganos de almacenamiento de espermatozoides de la hembra (bursa copulatrix y espermateca).

presión las vías reproductoras de las hembras antes de aparearse con ellas, con lo cual estarían también retirando espermatozoides de los rivales mediante un método de lavado (Alcock, 1993).

La remoción del espermatozoides rival es sólo uno de los mecanismos posibles para disminuir la intensidad de competencia espermática. Algunas especies han resuelto el problema de forma diferente. En la libélula *Crocothemis erythraea* la cópula dura tan solo siete segundos, y el número de espermatozoides que la hembra almacena aumenta con el número de apareamientos. Esto sugiere que los machos no remueven espermatozoides rival, sino que simplemente lo "reposicionan", alejándolo de los lugares privilegiados para la fertilización, donde colocan su eyaculado (Siva-Jothy, 1988). En otras especies de odonatos se ha sugerido que los machos usan líquido seminal para "lavar" las vías genitales femeninas y conseguir así mayor paternidad (Michiels, 1989; Miller, 1990). En *Coenagrion scitulum*, los machos parecen incapaces de remover una cantidad significativa de espermatozoides rival (Cordero et al., 1995), pero en contrapartida repiten la inseminación

hasta siete veces en una sola secuencia de cópula, con lo que probablemente consiguen aumentar sus posibilidades de fertilización al inseminar una enorme cantidad de esperma. La dilución del esperma de los rivales parece ser el mecanismo de precedencia de esperma en algunos escarabajos (Dickinson, 1997). En el escarabajo de la harina (*Tenebrio molitor*) y en dos especies de grillos, la presencia de rivales determina un aumento significativo del número de espermatozoides inseminados, un claro ejemplo de comportamiento seleccionado por competencia espermática (Gage & Baker, 1991; Gage & Barnard, 1996). En mariposas se ha demostrado que el tamaño del espermátforo disminuye en sucesivos apareamientos (ya que los recursos se agotan) pero el número de espermatozoides inseminados aumenta, presumiblemente porque la probabilidad de encontrar hembras vírgenes disminuye en apareamientos sucesivos (Cook & Wedell, 1996).

La existencia de competencia espermática permite interpretar el comportamiento reproductor de los insectos y aparentemente ha sido muy importante en la evolución de los odonatos (Waage, 1984). La ventaja del último macho explica que las especies que realizan cópulas breves se mantengan después en tándem durante la oviposición (como muchos Coenagrionidae, Lestidae, Platycnemididae, Libellulidae y Aeshnidae), o bien realicen una vigilancia sin contacto, manteniéndose cerca de la hembra (Calopterygidae y Libellulidae). En otras especies ha evolucionado una cópula prolongada, que ha sido interpretada como un mecanismo de vigilancia en cópula (Robertson, 1985; Miller, 1987; Cordero, 1990). Similares mecanismos han sido descritos en otros insectos (Thornhill & Alcock, 1983). Por ejemplo, los machos de la mariposa monarca realizan largas cópulas cuya función primordial parece ser la vigilancia de la hembra, y sólo inseminan un poco antes de la noche, cuando la hembra ya no se puede volver a aparear (Svärd & Wiklund, 1988).

ELECCIÓN FEMENINA

En muchas especies, los machos no realizan ninguna inversión parental, y la única cosa que ofrecen a las hembras son sus propios genes. En estas especies es también muy común encontrar los caracteres más extravagantes en la coloración y morfología de los machos, y los más extraños comportamientos a la hora del apareamiento. Esto sugiere que son las hembras con su elección las determinantes del dimorfismo sexual característico de estas especies. Existe abundante evidencia de que las hembras eligen con qué macho aparearse (Andersson, 1994), incluso cuando los machos sólo ofrecen sus genes como contribución a la siguiente generación. Pero, ¿qué ganan las hembras al elegir?

Existen dos tipos de hipótesis sobre esta cuestión. La hipótesis de los "genes buenos" admite que los caracteres extravagantes de los machos están correlacionados con su calidad genética, es decir, que en término medio sus genes están mejor adaptados. Así como las hembras que reciben comida de los machos durante el cortejo eligen en función de la calidad del regalo (Cumming, 1994), las hembras de las especies que no reciben nada eligen en función de la calidad de los machos. La hipótesis alternativa, denominada de la "selección desenfrenada", propone que las hembras no seleccionan nada relacionado con la calidad de los machos, si no que su elección es completamente arbitraria. Las hembras elegirían inicialmente un tipo de característica y sus descendientes llevarían los genes para esa característica masculina y simultáneamente para la preferencia femenina. Es por lo tanto un proceso que se autoacelera, de ahí el nombre de selección desenfrenada. El proceso sólo pararía cuando la selección

natural frenase el desarrollo de los caracteres arbitrarios por ser demasiado negativos para la supervivencia de los machos.

La elección femenina de "genes buenos" se ha ligado a menudo con los parásitos. Existen obvias razones por las cuales las hembras deberían elegir aparearse con machos que demuestren habilidad para resistir al ataque de los parásitos. Por ejemplo, la probabilidad de contagiarse durante la cópula disminuye al aparearse con un macho aparentemente sano y la descendencia podría heredar la resistencia. Por este motivo esta hipótesis predice que las hembras elegirán machos con "aspecto saludable". En aves, se ha relacionado la falta de brillo del plumaje con la presencia de parásitos (Hamilton & Zuk, 1982). En insectos se han detectado efectos negativos de los parásitos sobre el éxito de los machos (por ejemplo Andrés & Cordero, 1998), pero no está claro si esto se debe a la elección femenina o a un efecto directo de los parásitos sobre la competitividad del macho. En *Drosophila nigrospiracula* la presencia de dos o más ácaros en los machos y cuatro o más en las hembras aparentemente impide el apareamiento, pero si se eliminan experimentalmente los ácaros, los individuos tienen un éxito similar al de los no parasitados, lo cual sugiere que son precisamente los ácaros los que disminuyen el éxito copulativo (Polak & Markow, 1995). En este sentido, el cortejo elaborado que manifiestan los machos, que en muchos casos es muy costoso en términos energéticos (por ejemplo los *Calopteryx* europeos) serviría para que las hembras pudiesen realizar su elección: sólo los machos con buena calidad genética serían capaces de realizar estos cortejos.

En la última década se ha asistido a la publicación de una plétora de estudios sobre la asimetría fluctuante y la selección sexual (Møller & Swaddle, 1997). Se entiende por asimetría fluctuante la existencia de desviaciones aleatorias de la simetría en los caracteres con expresión bilateral, de tal manera que las desviaciones tienen media cero y están normalmente distribuidas (Palmer & Strobeck, 1986). El interés en este fenómeno se debe que los dos lados del cuerpo están bajo la influencia del mismo sistema genético y por lo tanto cualquier desviación de la simetría se debe a incapacidad o mala adaptación al ambiente. Las hembras deberían elegir a machos simétricos para aparearse. De hecho, en varios insectos y otros animales se ha encontrado que el éxito (o atractivo) de los machos está positivamente correlacionado con su simetría corporal, por ejemplo en libélulas (Harvey & Walsh, 1993; Córdoba Aguilar, 1995), en mosquitos (McLachlan & Cant, 1995) o en la mosca doméstica (Møller, 1996), y lo mismo ha sido encontrado repetidamente en el hombre (Gangestad et al., 1994; Møller et al., 1995). Aparentemente en algunas especies las hembras utilizan la simetría como guía en la elección de pareja, aunque en otras especies no se ha hallado este efecto (véase en este sentido la dura crítica de Houle (1998) a Møller & Swaddle (1997), quien sugiere que la relación entre asimetría y eficacia biológica es muy débil).

ELECCIÓN FEMENINA CRÍPTICA Y PERSPECTIVAS DE FUTURO

Eberhard (1996, 1998) presenta una lista de 20 mecanismos mediante los cuales las hembras podrían elegir crípticamente entre los diferentes machos con los que se han apareado. Por ejemplo, las hembras podrían abortar selectivamente los embriones, favoreciendo a un macho; podrían usar con preferencia el semen de un macho o expulsar el semen de otros; a veces podrían no realizar la puesta o poner menos huevos dependiendo del fenotipo del macho con el que se han apareado, etc. Pero, ¿existen realmente estos comportamientos femeninos?

Cada vez existe más evidencia de que el comportamiento reproductor de los insectos ha sido sometido a intensa selección sexual por elección femenina críptica. Clásicamente se ha interpretado que el comportamiento de cortejo sirve para "convencer" a la hembra de la calidad del macho, y conseguir el apareamiento. Si esto es así, entonces el cortejo debería cesar una vez iniciada la cópula, ya que entonces sería innecesario. Sin embargo, si las hembras pueden sesgar el éxito de los machos una vez iniciada la cópula, esto es, si existe elección femenina críptica, entonces se espera que el cortejo continúe durante e incluso después de la cópula y esto es así en muchas especies de artrópodos (Eberhard, 1994). La existencia de elección femenina críptica ha modificado el modo de entender el comportamiento de los insectos, añadiendo una nueva explicación para la asociación postcópula. El hecho de que los machos permanezcan con la hembra después de la cópula se ha interpretado como evidencia de la existencia de competencia espermiática: el macho permanece "vigilando" a la hembra para evitar nuevos apareamientos y que su esperma sea desplazado (Alcock, 1994). Por ejemplo, la asociación en tándem postcópula de las libélulas podría servir para "cortejar" a la hembra, además de para vigilancia. Esta idea predice que si el macho abandona a la hembra al final de la cópula, su éxito se verá reducido no porque la hembra se aparee de nuevo, sino porque pondrá menos huevos o usará preferentemente el esperma de otros machos con los que se había apareado anteriormente. Hasta el momento no se ha puesto a prueba esta predicción.

La posibilidad de que las hembras sean capaces de elegir entre eyaculados (elección espermiática) está todavía en discusión (Simmons et al., 1996; Birkhead, 1998) y es un campo en el que seguramente se trabajará con intensidad en el futuro. Por el momento, la evidencia es circunstancial. El gorgojo del eucalipto, *Gonipterus scutellatus*, presenta un complejo comportamiento de cópula, cuya duración es extremadamente variable, desde algo menos de una hora hasta más de dos días. Sin embargo los experimentos indican que ni la duración de la cópula ni el volumen del eyaculado se ven afectados por la densidad de rivales. Tampoco se ha detectado una relación significativa entre duración de la cópula y el volumen del eyaculado, lo que excluye la posibilidad de que los machos estén prolongando la cópula para inseminar mayor número de espermatozoides. Mediante el uso de animales esterilizados por irradiación se ha comprobado que el porcentaje de huevos fertilizados por el segundo macho es muy variable, incluso entre diferentes puestas de la misma hembra. Estos resultados sugieren, mediante un proceso de eliminación de alternativas, que la cópula prolongada de *G. scutellatus* ha evolucionado bajo selección sexual por elección femenina críptica (Santolamazza Carbone & Cordero Rivera, 1998). Incluso entre las libélulas, un grupo donde la competencia espermiática ha tenido una influencia primordial en la evolución de su comportamiento reproductor (Waage, 1984), diferentes observaciones indican que las hembras tienen mayor control

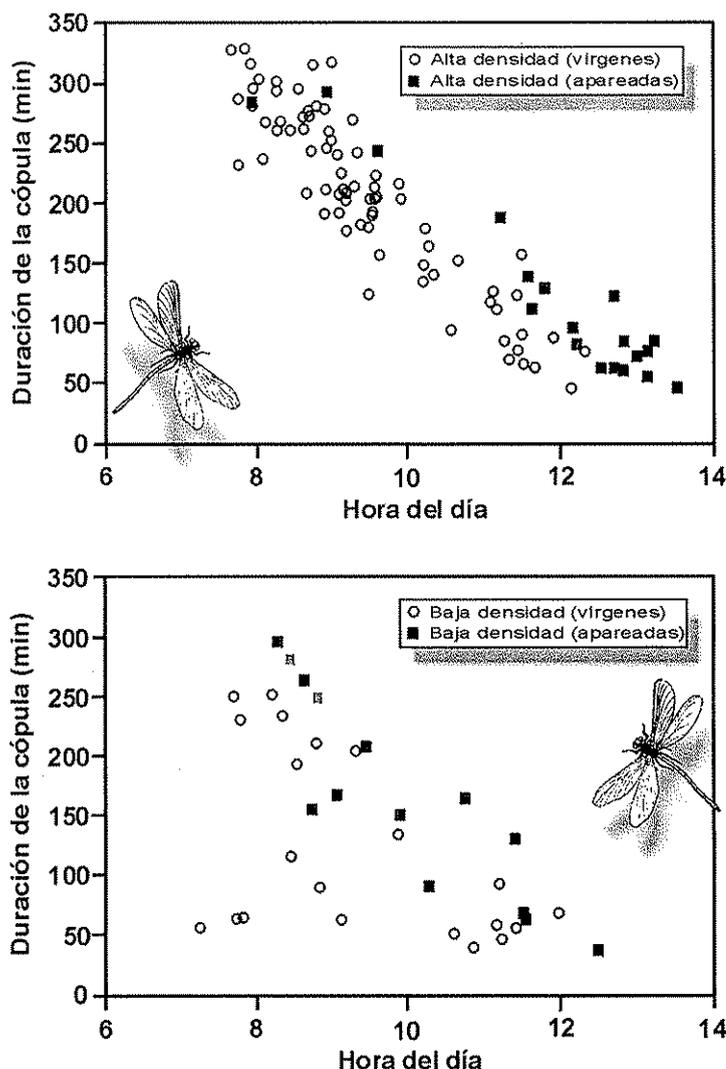


Fig. 6.- Duración de la cópula en condiciones controladas de laboratorio en la libélula *Ischnura graellsii*. A alta densidad la duración de la cópula depende claramente de la hora de inicio, mientras que a baja densidad las cópulas con hembras vírgenes pueden ser extraordinariamente breves a primeras horas del día. Datos de Cordero (1990).

sobre las decisiones reproductivas (Fincke, 1997). Por ejemplo, Cordero (1990) mostró que la cópula prolongada de la libélula *Ischnura graellsii* tiene un componente de vigilancia, ya que si aumenta la densidad de rivales los machos prolongan la cópula (Fig. 6). De esta forma, cuando la probabilidad de que la hembra se aparee de nuevo es elevada, los machos no terminan la cópula hasta las últimas horas del día, asegurándose así que la hembra no volverá a aparearse en ese día. Sin embargo los datos presentados en la figura 6 también sugieren que el comportamiento masculino cambia en función del estatus reproductor de la hembra: las cópulas breves sólo ocurren cuando la hembra es virgen. Esto no puede ser explicado por la idea de la vigilancia en cópula: los machos deberían permanecer con la hembra tanto si es virgen como si se ha apareado previamente. Una posibilidad es que la cópula se prolongue como respuesta a la selección sexual por elección femenina críptica (Andrés, 1998). Si esto es así, sólo las hembras apareadas deben ser cortejadas, ya que una hembra virgen no puede realizar elección femenina críptica de eyaculados. El análisis del comportamiento reproductor de las libélulas sugiere cada vez con más fuerza que efectivamente existe elección femenina críptica, en un grupo donde se creía que la competencia espermiática explicaba su comportamiento. Córdoba Aguilar

(1999) ha demostrado que los machos de *Calopteryx haemorrhoidalis asturica* sólo remueven esperma de la bursa, pero son incapaces de remover esperma rival de las dos espermatecas de la hembra. Sin embargo los machos inducen la expulsión de esperma de las espermatecas mediante la estimulación de los sensilios campaniformes presentes en el tracto genital femenino (que originalmente eran estimulados por los huevos en el momento de la puesta e inducían la expulsión de esperma para la fertilización; Miller, 1987). Este mecanismo permite, sin embargo, un mayor control femenino, ya que el número y disposición de los sensilios es altamente variable entre hembras y entre las dos paredes del tracto genital de la misma hembra. Existe por lo tanto la posibilidad de elección femenina críptica.

Creo que, en los próximos años, el estudio de la selección sexual en insectos se centrará básicamente en

establecer hasta qué punto tiene lugar la elección femenina críptica y la importancia de este mecanismo en comparación con la competencia espermática. La evolución de la genitalia de los animales se ha interpretado en función de la existencia de elección femenina críptica (Eberhard, 1985). Los odonatos serán un grupo crucial en este contexto (A. Córdoba Aguilar, com. pers.). Se necesitan experimentos que determinen los efectos de diferentes comportamientos masculinos sobre el éxito en la reproducción, por ejemplo manipulando el comportamiento del macho para evitar que pueda realizar cortejo en cópula (Eberhard, 1998). El reciente énfasis en el punto de vista femenino probablemente nos llevará a entender mejor la evolución del comportamiento reproductor de los insectos, esa mezcla sutil de cooperación y conflicto entre sexos, que constituyen el campo de acción de la selección sexual y sus cuatro mecanismos.

BIBLIOGRAFÍA

- ALCOCK, J., 1993. *Animal behavior*. Sinauer, Sunderland, MA, 625 pp.
- ALCOCK, J., 1994. Postinsemination associations between males and females in insects: The mate guarding hypothesis. *Annu. Rev. Entomol.*, **39**: 1-21.
- ANDERSSON, M., 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 599 pp.
- ANDRÉS, J. A., 1998. *Polimorfismo y selección sexual en Ceriatgrion tenellum (Odonata)*. Tesis Doctoral, Universidade de Vigo.
- ANDRÉS, J. A. & CORDERO, A., 1998. Effects of water mites on the damselfly *Ceriatgrion tenellum*. *Ecol. Entomol.*, **23**: 103-109.
- ARNOLD, S. J. & WADE, M. J., 1984. On the measurement of natural and sexual selection: theory. *Evolution*, **38**: 709-719.
- BATEMAN, A. J., 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Hereditas*, **2**: 349-368.
- BIRKHEAD, T. R., 1998. Cryptic female choice: criteria for establishing female sperm choice. *Evolution*, **52**: 1212-1218.
- CADE, W. H., 1985. Insect mating and courtship behaviour. En: G. A. KERKUT & L. I. GILBERT (eds.) *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. Pergamon Press, Oxford: 591-619.
- CONNER, J. K., 1995. Extreme variability in sperm precedence in the fungus beetle, *Bolitotherus cornutus* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Ethol. Ecol. Evol.*, **7**: 277-280.
- COOK, P. A. & WEDELL, N., 1996. Ejaculate dynamics in butterflies: A strategy for maximizing fertilization success? *Proc. R. Soc. Lond. B*, **263**: 1047-1051.
- CORDERO, A., 1990. The adaptive significance of the prolonged copulations of the damselfly, *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). *Anim. Behav.*, **40**: 43-48.
- CORDERO, A., 1999. Forced copulations and female contact guarding at high male density in a Calopterygid damselfly. *J. Insect Behav.*, **12**: 27-37.
- CORDERO, A. & ANDRÉS, J. A., 1999. Lifetime mating success, survivorship and synchronized reproduction in the damselfly *Ischnura pumilio* (Odonata: Coenagrionidae). *Int. J. Odonatol.*, **2**: 105-114.
- CORDERO, A. & MILLER, P. L., 1992. Sperm transfer, displacement and precedence in *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **30**: 261-267.
- CORDERO, A., SANTOLAMAZZA CARBONE, S. & UTZERI, C., 1995. Male disturbance, repeated insemination and sperm competition in the damselfly *Coenagrion scitulum* (Zygoptera: Coenagrionidae). *Anim. Behav.*, **49**: 437-449.
- CÓRDOBA AGUILAR, A., 1995. Fluctuating asymmetry in paired and unpaired damselfly males *Ischnura denticollis* (Burmeister) (Odonata: Coenagrionidae). *J. Ethol.*, **13**: 129-132.
- CÓRDOBA AGUILAR, A., 1999. Male copulatory sensory stimulation induces female ejection of rival sperm in a damselfly. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, **266**: 779-784.
- CUMMING, J. M., 1994. Sexual selection and the evolution of dance fly mating systems (Diptera, Empididae, Empidinae). *Can. Ent.*, **126**: 907-920.
- DARWIN, C., 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. (Edición española de 1982), Edaf, Madrid, 523 pp.
- DICKINSON, J. L., 1997. Multiple mating, sperm competition, and cryptic female choice in the leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae). En: J. C. CHOE & B. J. CRESPI (eds.) *The evolution of mating systems in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge: 164-183.
- EBERHARD, W. G., 1985. *Sexual selection and animal genitalia*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 244 pp.
- EBERHARD, W. G., 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution*, **48**: 711-733.
- EBERHARD, W. G., 1996. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 501 pp.
- EBERHARD, W. G., 1998. Importancia de la elección femenina críptica para la Etología. *Etología*, **6**: 1-10.
- FINCKE, O. M., 1984. Sperm competition in the damselfly *Enallagma hageni* Walsh (Odonata: Coenagrionidae): benefits of multiple mating to males and females. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **14**: 235-240.
- FINCKE, O. M., 1997. Conflict resolution in the Odonata: implications for understanding female mating patterns female choice. *Biol. J. Linn. Soc.*, **60**: 201-220.
- FINCKE, O. M., WAAGE, J. K. & KOENIG, W. D., 1997. Natural and sexual selection components of odonate mating patterns. En: J. C. CHOE & B. J. CRESPI (eds.) *The evolution of mating systems in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge: 58-74.
- GAGE, A. R. & BARNARD, C. J., 1996. Male crickets increase sperm number in relation to competition and female size. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **38**: 349-353.
- GAGE, M. J. G. & BAKER, R. R., 1991. Ejaculate size varies with socio-sexual situation in an insect. *Ecol. Entomol.*, **16**: 331-337.
- GANGESTAD, S. W., THORNHILL, R. & YEO, R. A., 1994. Facial attractiveness, developmental stability, and fluctuating asymmetry. *Ethol. Sociobiol.*, **15**: 73-85.
- GWYNNE, D. T., 1984. Male mating effort, confidence of paternity, and insect sperm competition. En: R. L. SMITH (ed.) *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Academic Press, Orlando, FL: 117-149.
- HAMILTON, W. D. & ZUK, M., 1982. Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science*, **218**: 384-386.
- HARVEY, I. F. & WALSH, K. J., 1993. Fluctuating asymmetry and lifetime mating success are correlated in males of the damselfly *Coenagrion puella* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecol. Entomol.*, **18**: 198-202.
- HELVERSEN, D. v. & HELVERSEN, O. v., 1991. Pre-mating sperm removal in the bushcricket *Metaplastes ornatus* Ramme 1931 (Orthoptera, Tettigonoidea, Phaneropteridae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **28**: 391-396.

- HEYMER, A., 1972. Comportamiento social et territorial des Calopterygidae (Odon. Zygoptera). *Annls. Soc. ent. Fr. (N. S.)*, 8: 3-53.
- HIGASHI, K. & NOMAKUCHI, S., 1997. Alternative mating tactics and aggressive male interactions in *Mnais nawai* Yamamoto (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 26: 159-169.
- HOULE, D., 1998. High enthusiasm and low *r*-squared. *Evolution*, 52: 1872-1876.
- HOOPER, R. E. & SIVA-JOTHY, M. T., 1996. Last male sperm precedence in a damselfly demonstrated by RAPD profiling. *Molec. Ecol.*, 5: 449-452.
- MARDEN, J. H. & WAAGE, J. K., 1990. Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Anim. Behav.*, 39: 954-959.
- MCLACHLAN, A. & CANT, M., 1995. Small males are more symmetrical: Mating success in the midge *Chironomus plumosus* L. (Diptera: Chironomidae). *Anim. Behav.*, 50: 841-846.
- MICHIELS, N. K., 1989. Morphology of male and female genitalia in *Sympetrum danae* (Sulzer), with special reference to the mechanism of sperm removal during copulation (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 18: 21-31.
- MICHIELS, N. K. & DHONDT, A. A., 1988. Direct and indirect estimates of sperm precedence and displacement in the dragonfly *Sympetrum danae* (Odonata: Libellulidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 23: 257-263.
- MILLER, P. L., 1987. An examination of the prolonged copulations of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 16: 37-56.
- MILLER, P. L., 1990. Mechanisms of sperm removal and sperm transfer in *Orthetrum coerulescens* (Fabricius) (Odonata: Libellulidae). *Physiol. Entomol.*, 15: 199-209.
- MØLLER, A. P., 1996. Sexual selection, viability selection, and developmental stability in the domestic fly *Musca domestica*. *Evolution*, 50: 746-752.
- MØLLER, A. P., SOLER, M. & THORNHILL, R., 1995. Breast asymmetry, sexual selection, and human reproductive success. *Ethol. Sociobiol.*, 16: 207-219.
- MØLLER, A. P. & SWADDLE, J. P., 1997. *Asymmetry, developmental stability and evolution*. Oxford University Press, Oxford, 291 pp.
- NOMAKUCHI, S., 1988. Reproductive behaviour of females and its relation to the mating success of two male forms in *Mnais pruinosa* (Zygoptera: Calopterygidae). *Ecol. Res.*, 3: 195-203.
- NOMAKUCHI, S., 1992. Male reproductive polymorphism and form-specific habitat utilization of the damselfly *Mnais pruinosa* (Zygoptera, Calopterygidae). *Ecol. Res.*, 7: 87-96.
- NOMAKUCHI, S. & HIGASHI, K., 1996. Competitive habitat utilization in the damselfly, *Mnais nawai* (Zygoptera: Calopterygidae) coexisting with a related species, *Mnais pruinosa*. *Res. Popul. Ecol.*, 38: 41-50.
- ONO, T., SIVA-JOTHY, M. T. & KATO, A., 1989. Removal and subsequent ingestion of rivals' semen during copulation in a tree cricket. *Physiol. Entomol.*, 14: 195-202.
- PALMER, A. R. & STROBECK, C., 1986. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 17: 391-421.
- PARKER, G. A., 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.*, 45: 525-567.
- PLAISTOW, S. J., 1997. Variation in non-territorial behaviour in male *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 26: 171-181.
- PLAISTOW, S. & SIVA-JOTHY, M. T., 1996. Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proc. R. Soc. Lond. B*, 263: 1233-1238.
- POLAK, M. & MARKOW, T. A., 1995. Effect of ectoparasitic mites on sexual selection in a Sonoran desert fruit fly. *Evolution*, 49: 660-669.
- ROBERTSON, H. M., 1985. Female dimorphism and mating behaviour in a damselfly, *Ischnura ramburi*: females mimicking males. *Anim. Behav.*, 33: 805-809.
- SANTOLAMAZZA CARBONE, S. & CORDERO RIVERA, A., 1998. Sperm competition, cryptic female choice and prolonged mating in the *Eucalyptus* Snout-Beetle, *Gonipterus scutellatus* (Coleoptera, Curculionidae). *Etologia*, 6: 39-48.
- SIMMONS, L. W., STOCKLEY, P., JACKSON, R. L. & PARKER, G. A., 1996. Sperm competition or sperm selection: No evidence for female influence over paternity in yellow dung flies *Scatophaga stercoraria*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 38: 199-206.
- SIMMONS, L. W. & SIVA-JOTHY, M. T., 1998. Sperm competition in insects: mechanisms and the potential for selection. En: T. R. BIRKHEAD & A. P. MØLLER (eds.) *Sperm competition and sexual selection*. Academic Press, Orlando, FL: 341-434.
- SIVA-JOTHY, M. T., 1987. Variation in copulation duration and the resultant degree of sperm removal in *Orthetrum cancellatum* (L.) (Libellulidae: Odonata). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 20: 147-151.
- SIVA-JOTHY, M. T., 1988. Sperm "repositioning" in *Crocothemis erythraea*, a libellulid with a brief copulation. *J. Insect Behav.*, 1: 235-245.
- SIVA-JOTHY, M. T. & TSUBAKI, T., 1989. Variation in copulation duration in *Mnais pruinosa pruinosa* Selys (Odonata: Calopterygidae) I. Alternative mate-securing tactics and sperm precedence. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 24: 39-45.
- SUTHERLAND, W. J., 1985. Chance can produce a sex difference in variance in mating success and explain Bateman's data. *Anim. Behav.*, 33: 1349-1352.
- SVÅRD, L. & WIKLUND, C., 1988. Prolonged mating in the monarch butterfly *Danaus plexippus* and nightfall as a cue for sperm transfer. *Oikos*, 52: 351-354.
- THORNHILL, R. & ALCOCK, J., 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press, Cambridge, MA, 547 pp.
- TSUBAKI, Y., HOOPER, R. E. & SIVA-JOTHY, M. T., 1997. Differences in adult and reproductive lifespan in the two male forms of *Mnais pruinosa costalis* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Res. Popul. Ecol.*, 39: 149-155.
- WAAGE, J. K., 1979. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science*, 203: 916-918.
- WAAGE, J. K., 1984. Sperm competition and the evolution of odonate mating systems. En: R. L. SMITH (ed.) *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Academic Press, Orlando, FL: 251-290.
- WAAGE, J. K., 1988. Confusion over residency and the escalation of damselfly territorial disputes. *Anim. Behav.*, 36: 586-595.
- WADE, M. J. & ARNOLD, S. J., 1980. The intensity of sexual selection in relation to male sexual behaviour, female choice, and sperm precedence. *Anim. Behav.*, 28: 446-461.
- WATANABE, M. & TAGUCHI, M., 1990. Mating tactics and male wing dimorphism in the damselfly *Mnais pruinosa costalis* Selys (Odonata: Calopterygidae). *J. Ethol.*, 8: 129-137.
- WIERNASZ, D. C., 1995. Male choice on the basis of female melanin pattern in *Pieris* butterflies. *Anim. Behav.*, 49: 45-51.
- YOKOI, N., 1990. The sperm removal behavior of the Yellow Spotted Longicorn Beetle *Psacotheta hilaris* (Coleoptera: Cerambycidae). *Appl. Ent. Zool.*, 25: 383-388.