

BULLETIN OF AMERICAN ODONATOLOGY

Volume 1 Number 3
October 1992

✓ MORPHOLOGICAL AND ECOLOGICAL DIFFERENCES AMONG SPECIES OF
LADONA (ANISOPTERA: LIBELLULIDAE), Michael L. May p. 51-56

COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO Y POLICROMATISMO EN *ISCHNURA*
DENTICOLLIS Burmeister (Zygoptera: Coenagrionidae), [Reproductive behavior and
polychromatism in *Ischnura denticollis*], with English summary
Alejandro Córdoba Aguilar. p. 57-64

THE DRAGONFLY SOCIETY OF AMERICA

Address: The Dragonfly Society of America, c/o T. Donnelly, 2091 Partridge Lane,
Binghamton NY 13903

EXECUTIVE COUNCIL, 1991-1993

President	Thomas W. Donnelly	Binghamton NY
President Elect	George L. Harp	Jonesboro AR
Past President	Carl Cook	Center KY
Vice President, SIO Affairs	M.J. Westfall Jr.	Gainesville FL
Vice President, Canada	R. A. Cannings	Guelph, Ontario
Vice President, Latin America	Rodolfo Novelo G.	Xalapa, Veracruz
Secretary	Sidney W. Dunkle	Plano TX
Director of Publications	Carl Cook	Center KY
Treasurer	Jerrell Daigle	Tallahassee FL
Regular Member	George L. Harp	Jonesboro AR
Regular Member	Michael L. May	New Brunswick NJ
Regular Member	Tim E. Vogt	Cypress IL

Published quarterly by the **Dragonfly Society of America**

Editor: Thomas W. Donnelly, 2091 Partridge Lane, Binghamton NY 13903

Subscriptions: Annual subscription rate for members of the Dragonfly Society of America, including surface postage: \$15; for non-members: \$18.75, plus \$4.00 for postage outside of North America. Subscriptions should be sent to the office of the Dragonfly Society of America, c/o T. Donnelly, 2091 Partridge Lane, Binghamton NY 13903. Claims for undelivered issues, and orders for back issues should be sent to the same address.

The **BULLETIN OF AMERICAN ODONATOLOGY** is a journal devoted to studies of Odonata of the New World. The BAO considers a wide range of topics for publication, including faunal synopses, behavioral studies, ecological studies, etc. The BAO publishes the results of taxonomic studies but will not consider publishing *new* names at any level. The editor invites submissions of manuscripts. Initial submissions should include two copies of a typescript and semi-finished versions of illustrations. The final version should preferably be submitted on a floppy disk, using a variety of word-processing languages. Enquiries should be sent to the editor.

POSTMASTER: send address changes to the DSA, 2091 Partridge Lane, Binghamton NY 13903.

ARGIA

The quarterly news journal of the Dragonfly Society of America is currently edited by T. Donnelly, who welcomes news items, including accounts of meetings and collecting trips, noteworthy Odonata occurrences, personal notes, news of studies in progress, and reviews of technical and non-technical publications.

MORPHOLOGICAL AND ECOLOGICAL DIFFERENCES AMONG SPECIES OF *LADONA* (ANISOPTERA: LIBELLULIDAE)

Michael L. May

Department of Entomology, New Jersey Agricultural Experiment
Station, Cook College, Rutgers University,
New Brunswick, NJ 08903, U. S. A.

Introduction

The three species placed by Needham (1897) in his new genus *Ladona* have suffered a checkered nomenclatorial history. Disagreement still exists as to 1) whether the taxon should be considered a full genus, a subgenus, or merely a synonym of *Libellula*; and 2) whether the included species are all truly distinct. In this note I use *Ladona* as a genus name for convenience, but I intend to take no particular position on the first question. If Kennedy's (1922) phylogeny of *Libellula* is accepted, then recognizing *Ladona* as a genus can only be justified if *Neotetrum* and *Holotania*, at least, are also accepted at that rank, but, on the other hand, that conclusion depends critically on Kennedy's rather problematic placement of *L. quadrimaculata*.

At various times, both *L. julia* (Hagen) and *L. deplanata* (Rambur) have been synonymized with the first described (but probably least known) species, *L. exusta* (Say). Bennefield (1965) reviewed the taxonomic status of the group. He concluded that the three species are indeed distinct, but this view has not been universally accepted (e.g., Dunkle, 1989). In the present paper I confirm the validity of all three species, principally on the basis of penile morphology, and present preliminary evidence for a partial behavioral and ecological separation between *L. exusta* and *L. deplanata* where they co-occur in the New Jersey Pine Barrens.

Materials and Methods

Specimens of *L. exusta* and *L. deplanata* for morphological study were collected at Pakim Pond, Lebanon State Forest, Burlington Co., NJ, or at Helmetta Pond, Middlesex County, NJ, and

examined either immediately after being killed by ethyl acetate vapor or after preservation in 70% ethanol. Living specimens of *L. julia* were obtained for me at Lake Denmark, Morris Co., NJ, by Mr. J. Michalski and treated as above.

Relaxed penes were dissected from ethanol preserved specimens, dried at about 45 C, gold coated, then photographed at 80-100X using an Hitachi S-510 scanning electron microscope. Selected photographs were traced and the tracings modified as appropriate following direct observation and/or camera lucida sketching of fresh specimens using a Wild dissecting microscope; the latter facilitated accurate discrimination of sclerotized and membranous areas. Fresh penes were also distended by compressing the basal segment with forceps equipped with a locking mechanism, and the distended penes were sketched using the camera lucida.

Adult populations of *L. deplanata* and *L. exusta* were censused at Pakim Pond at irregular intervals from 26 April to 8 July, 1991. I walked a fixed route of about 200 m along the shore of the pond and another of about 75 m along the inlet stream as it passed through an Atlantic white cedar swamp adjacent to the pond. *Ladona* adults along each route were identified, using binoculars as necessary, and counted; mature males could be distinguished at a distance by abdominal color, as described below, but females and teneral were only counted if they could be observed closely enough to distinguish unambiguously the pattern of abdominal and basal wing markings. Surveys were conducted between 11:00 and 15:00 EDT at temperatures of 17-32 C and sunny or partly sunny conditions (except mostly cloudy on 9 May).

Results and Discussion

Although Hagen (1875) and Calvert (1893) considered *L. julia* conspecific with *L. exusta*, most recent workers have accepted the former as distinct based on its larger size, robust stature, and on differences in color and distribution of pruinescence of males and thoracic coloration in females (Bennefield, 1965). The principal difficulty has been in separating specimens of *exusta* and *deplanata*. Bennefield pointed out several differences in coloration, but these are slight and sufficiently variable and/or difficult to detect in many dried specimens that their value has remained doubtful.

Nevertheless, males of the two taxa appear strikingly different where they co-occur in the field, as in the Pine Barrens of New Jersey, owing to the very different color of the abdominal pruinescence, bright blue-white in *exusta*, much duller slate blue in *deplanata*. These differences appear quite well correlated with differences in basal wing color, thoracic pattern, and abdominal pattern of females and immature males (Table 1). Thus, I searched for structural differences that might support the apparent differences in coloration.

Both Kennedy (1922) and Bennefield (1965) illustrated and briefly described differences among the penes of the three species, but their illustrations are not detailed enough to be convincing. A careful study of penes of New Jersey populations, however, revealed very distinct interspecific structural variation, as illustrated in Fig. 1. Among the most apparent are differences in the shape of the distal margin and the relation of length to distal width of the fourth segment, the shape and relative size of the posterior and median lobes, and the size of the lateral lobes; in the fully distended penis, the difference, especially between *deplanata* and the other species, in the shape of the expanded apical region of the median lobe is particularly notable. Bennefield (1965) also noted that the second penile segment is constricted in lateral view in *deplanata* and *julia* but not in *exusta* and that the anterodorsal spine of that segment (on which the ligula catches during natural erection of the penis) is more acute in *deplanata* than in the other two. Although not shown in Fig. 1, the constriction of segment 2 is present in *deplanata* and *julia*, but it appears less marked in the latter than indicated by Bennefield.

The spine of *deplanata*, however, is perhaps shorter than in its congeners but not more acute in my specimens.

Differences in the hamules also typify the species, as noted and figured by Bennefield: the lateral lobe of *deplanata* is relatively broader at the base than in *exusta* and *julia*; that of *exusta* is blunt or somewhat obliquely truncate, while in *julia* it is more narrowly and smoothly rounded at its apex. Variation occurs, however, and I am not certain that these features will always separate the species. In contrast to Bennefield's description, in none of the *exusta* I examined was the ventromedial hamular lobe bifid at its apex.

In addition to the morphological differences just described, the three *Ladona* species differ in habitat and phenology, at least in New Jersey. *Julia* is a more northern species, common at some places in the highland and the ridge and valley physiographic provinces but rare anywhere on the coastal plain. *Exusta* and *deplanata* co-occur abundantly in the Pine Barrens and are rare elsewhere, although *exusta* might be expected locally in the northern part of the state (Donnelly, 1991). This area is near the northern limit of the range of *deplanata* (the species extends along the coast to Long Island and Cape Cod; Donnelly, 1991; Carpenter, 1991), which is widespread in the southeast. Conversely, it is apparently near the southern limit for *exusta*, which occurs from Nova Scotia to northern Virginia (doubtfully to North Carolina; Carle, 1982).

In addition to geographic differences, habitat preferences differ slightly between *deplanata* and *exusta*. Specimens of *deplanata* were uncommon on the inlet stream to Pakim Pond and were always outnumbered there by *exusta* except during the very earliest portion of the season when *exusta* were everywhere rare. By contrast, during most of their flight season *exusta* were present at comparable densities on both the pond and the stream (Figs. 2, 3). Soltesz (1991) also noted the predominance of *exusta* in lotic situations. It is important to note, however, that males of the two species occurred literally side-by-side at the pond, occupying similar perches and not infrequently chasing each other. Also, mating and oviposition by both species were noted in both habitats. Thus overlap of adult habitats is complete, but with differences in relative

distributions; a study of larval distribution would certainly be of interest.

L. deplanata also has a slightly but distinctly earlier flight season than *exusta*; mature individuals were already on the wing at Pakim Pond by 26 April, about a week before *exusta* were seen, and their population peaked 1-2 weeks before that of *exusta* (Fig. 2). Casual observations in previous years confirm that this is the normal pattern. Full ranges of dates for which I have reliable New Jersey records are 26 April-12 July for *deplanata*, 4 May-30 July for *exusta*, 18 May-3 July for *julia*.

I agree with Needham (1897) and Bennefield (1965), therefore, that the three *Ladona* species are distinct, based primarily on the morphology of the penis. In this respect *deplanata*, which has been most often confused with *exusta*, is perhaps the most distinctive of the three. Well-preserved specimens of both sexes can be reliably determined on the basis of coloration, but this may be difficult if male pruinescence is lost or if female color patterns are obscured by age or faded with time.

Acknowledgments

My sincere appreciation to Dr. Sid Dunkle for inspiring this study, to Dr. Frank Carle for convincing me of the utility of some color characteristics in discriminating species of *Ladona*, and to Mr. John Michalski for supplying numerous fresh *L. julia* at a critical time. I thank the New Jersey Department of Environmental Protection, Division of Parks and Forestry, for permission to carry out this study in Lebanon State Forest. New Jersey Agricultural Experiment Station Publication # D-08425-20-91, supported by State and U.S. Hatch Act Funds.

References

- Bennefield, B. L. 1965. A taxonomic study of the subgenus *Ladona* (Odonata: Libellulidae). Univ. Kansas Sci. Bull. 45: 361-396.
- Calvert, P. P. 1893. Catalogue of the Odonata of the vicinity of Philadelphia, with an introduction to the study of the group. Trans. Amer. Ent. Soc. 20: 152a-271.
- Carle, F. L. 1982. A contribution to the knowledge of the Odonata. Ph.D. dissertation, Virginia Polytechnic Institute and State University. 1097 pp.
- Carpenter, V. 1991. Dragonflies and damselflies of Cape Cod. Cape Cod Natural History Soc., Brewster, MA. 79 pp.
- Donnelly, T. W. 1991. The Odonata of New York State. Bull. Am. Odonatology 1: ??
- Dunkle, S. 1989. Dragonflies of the Florida peninsula, Bermuda, and the Bahamas. Scientific Publishers, Gainesville, FL. 155 pp.
- Hagen, H. 1875. Synopsis of the Odonata of America. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 18: 20-96.
- Kennedy, C. H. 1922. The phylogeny and the geographical distribution of the genus *Libellula* (Odonata). Ent. News 33: 65-71, 105-111.
- Needham, J. G. 1897. *Libellula deplanata* of Rambur. Can. Ent. 29: 144-146.
- Soltész, K. 1991. A survey of the damselflies and dragonflies of Cape May County, New Jersey. Cape May Bird Observatory, Cape May Pt., NJ. 54 pp.

Table 1: Characteristics of body and wing coloration in species of *Ladona*.

Feature Described	Species		
	<i>deplanata</i>	<i>exusta</i>	<i>julia</i>
Forewing base	Dark streaks extending to arculus and triangle	Dark streaks extending to arculus and triangle	Dark streaks not extending to arculus or to triangle
	Midbasal space hyaline except extreme base	Midbasal space at least slightly suffused with	Midbasal space brown or saffron in basal half
Hindwing base	Dark area extending at least to triangle	Dark area extending at least to triangle	Dark area not extending to triangle
Mesepisterna	With contrasting pale lateral stripes, usually obscured by blue pruinosity in mature male	With contrasting pale lateral stripes, not obscured by pruinosity in mature male	Without contrasting pale lateral stripes, usually obscured by white pruinosity in mature male
Abdominal segments 4-7 of female and teneral male	With distinct middorsal black triangles	With distinct narrow middorsal black stripes	With wide, sometimes irregular middorsal black
Male pruinosity	Slate blue	Blue-white	Blue-white

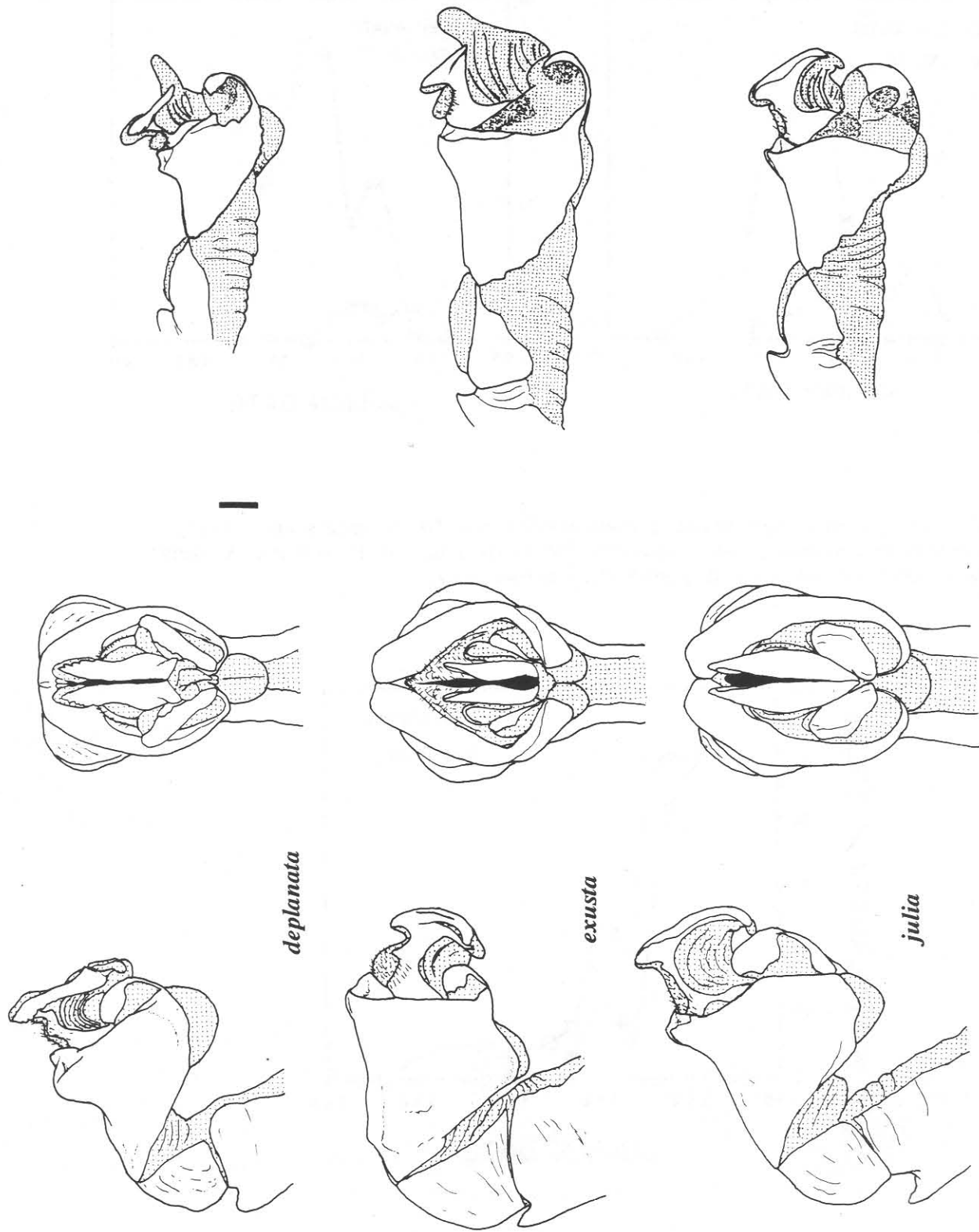


Figure 1: Penes of *deplanata* (top), *exusta* (center), and *julia* (bottom); in each case the anatomical dorsum of the penis is downward. Left hand figures are lateral views of distal portion of relaxed penis (scale bar 0.08 mm); center figures are apical views of distal segment of relaxed penis (scale bar 0.1 mm); right hand figures are lateral views of distal portion of distended penis (scale bar 0.065 mm).

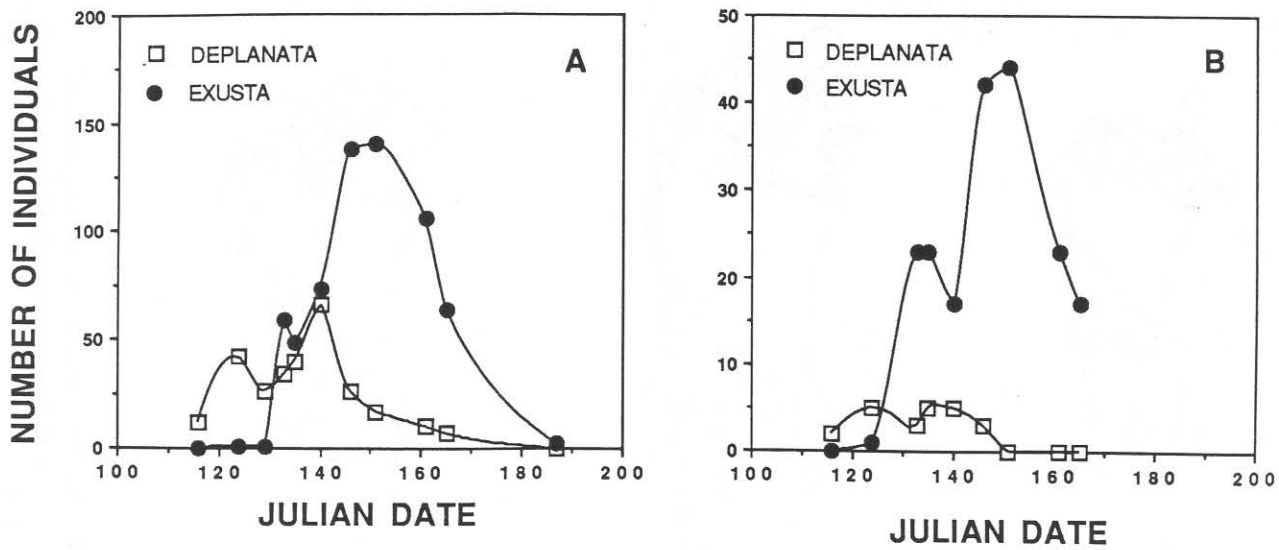


Figure 2: Activity of *Ladona deplanata* and *L. exusta* at Pakim Pond, NJ, during the spring and early summer of 1991; census counts include all identifiable individuals. Julian date 151 is June 1. A. Activity along the shoreline of the lake itself. B. Activity along the inlet stream.

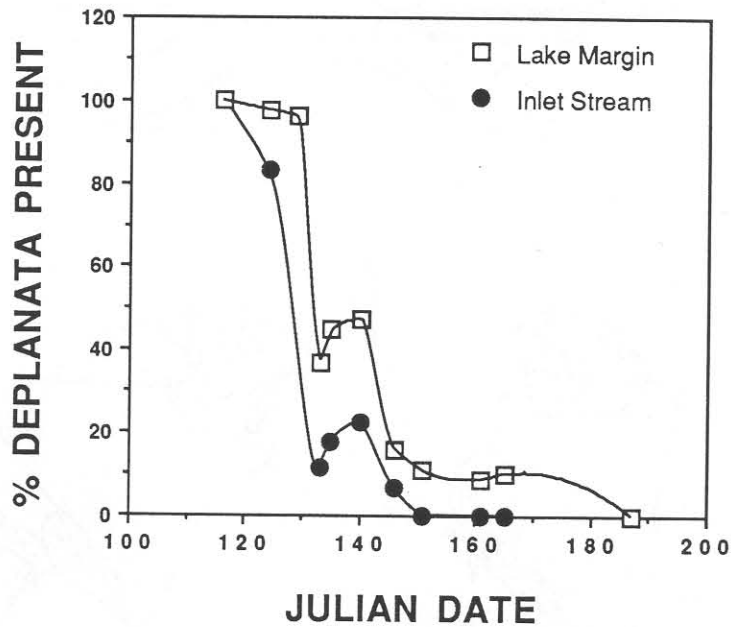


Figure 3: Relative activity of *L. deplanata* as a function of time in the two habitats (see text and Fig. 2) at Pakim Pond, NJ.

COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO Y POLICROMATISMO EN *ISCHNURA DENTICOLLIS* Burmeister (Zygoptera: Coenagrionidae)

Alejandro Córdoba Aguilar

Biosistemática de Insectos, Instituto de Ecología, A. P. 63.

91000 Xalapa, Veracruz. México.

ABSTRACT

The reproductive behavior of *I. denticollis* is described in a study of a low-density pond. Copula averaged 19.7 minutes, which is the shortest time of any species of *Ischnura*. The species exhibits a postcopulatory tandem for oviposition similar to that shown by *I. gemina* (Hafernik & Garrison, 1986); this averaged 46.4 min. A visual recognizance test with the males was performed, using as models two kind of polichromatic females, as well as other males. Statistical analysis suggests that behavior of androchromatic female mimics fairly well that of the male. These partial data support the hypothesis of Hinnekint.

RESUMEN

El comportamiento reproductivo de *I. denticollis* es descrito en un estudio de un estanque a baja densidad. La cópula tuvo un promedio de 19.7 min, que representa el más corto de todas las especies de *Ischnura*. Exhibe un tándem postcopula para la oviposición, en una forma similar como sucede en *I. gemina* (Hafernik & Garrison, 1986); el cual promedió 46.40 min. Se realizó un examen de reconocimiento visual con los machos, usando como modelos los dos tipos de hembras policrómicas, así como otros machos. El análisis estadístico sugiere que el comportamiento de la hembra androcromática imita bastante bien el del macho. Estos datos parciales apoyan de algún modo la hipótesis de Hinnekint sobre el mantenimiento del policromatismo.

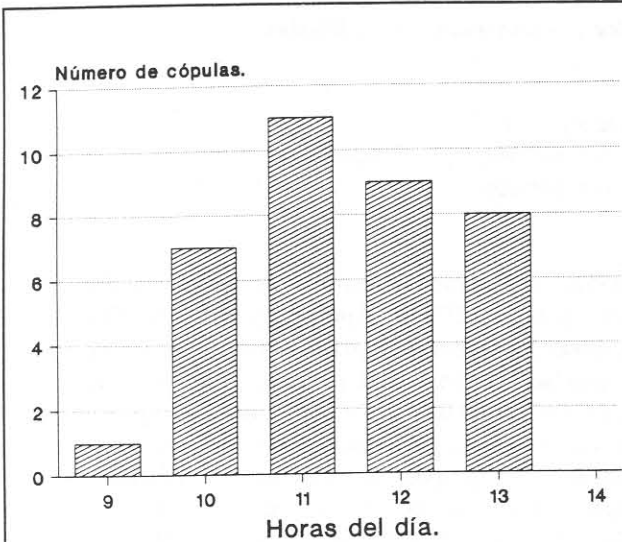
INTRODUCCION

Uno de los géneros de odonatos mejor estudiados etológicamente es *Ischnura*, que mantiene un excelente campo de diferencias comparables en diversas especies; en general, presenta los tiempos de cópula más prolongados de todas las libélulas (ej. *I. ramburi* (Robertson,

1985); *I. elegans* (Krieger and Krieger-Loibl, 1958, y Miller, 1987)); algunas especies presentan hembras policrómicas (*I. graellsii* (Cordero, 1989); *I. gemina* (Hafernik and Garrison, 1986)), entre otras particularidades. De este modo se puede hallar referencias publicadas en mayor proporción que en otros grupos. No obstante, en cuanto a descripciones del comportamiento reproductivo, sólo el de *I. graellsii* por Cordero (1989) se documenta detalladamente. La necesidad de este tipo de estudios se sustenta como base para una mejor comprensión de la evolución del comportamiento en este interesante género. Así, se emprendió el estudio etológico de *I. denticollis*, una especie común en cuerpos de agua lénticos en zonas templadas de Veracruz, Mexico, y que no había sido objeto de ningún trabajo similar. Se describe, en primera instancia, el comportamiento reproductivo y se hace una prueba de reconocimiento visual de los machos utilizando los dos tipos de hembras policrómicas.

MATERIAL Y METODO

Las observaciones se realizaron del 17 de abril al 12 de mayo en dos estanques artificiales cubriendo horarios de 7:50 a 17:00 horas. El mayor de éstos, de forma semioval, mide 6 x 15 m y el menor, más angosto, de 9 x 6 m; este último fue cuadrulado con hilos en secciones de 1 m² para el estudio; los dos tienen una profundidad similar de 40 cm, habitando en ellos plantas acuáticas como *Typha angustifolia*, *Cyperus papyrus*, *Equisetum* sp, entre otras. Los estanques se ubican en el Jardín Botánico Francisco Javier Clavijero en Xalapa, Veracruz, México (19°30' Lat. norte y 96°95' Long. oeste). La temperatura media anual es de 17.9 °C y la altitud de 1300 m snm. (Delgado et. al., 1988). Otros odonatos que habitan los estanques son: *Acanthagrion quadratum*, *Apanisagrion lais*, *Orthemis ferruginea*, *Libellula herculea*, *Tramea abdominalis*, *Micrathyria aequalis* y *Coryphaeschna luteipennis florida* entre los más notorios.



Gráfica 1. Distribución del número de cópulas en *Ischnura denticollis*
Figure 1. Distribution of number of copulas in *Ischnura denticollis*

Se marcaron 51 individuos con pintura de aceite indeleble en alas, tórax y abdomen liberándose rápidamente en el mismo sitio. El comportamiento se registró utilizando una grabadora magnetofónica, un cronómetro y una matriz para datos de campo. Debido a que estos estanques presentaban una baja densidad de organismos se hicieron observaciones adicionales el 30 de mayo y 10 de junio en la "Lagunilla" (19° 32' lat. norte y 32° 55' long. oeste (Soto, 1986)), donde la densidad de individuos es mucho mayor. Para la prueba de reconocimiento visual se usaron las hembras andro y ginocromotípicas y también un macho como modelos vivos presentados volando a unos 20-30 cm frente a los machos examinados. Los modelos fueron atados al tórax con alambre delgado de 0.5 mm de anchura permitiéndoles agitar las alas. El experimento fue hecho de acuerdo al realizado por Cordero (1989), sólo que éste se hizo en el campo y no en un insectario. Las respuestas se clasificaron de la siguiente manera: 1) **Sin respuesta**, el macho queda perchado sin moverse al paso del modelo; 2) **Aproximación**, el macho perchado vuela hacia el modelo y regresa a su sitio sin tener contacto físico; 3) **Intento de tándem**, el macho vuela e intenta tomar en tándem al modelo, teniendo contacto, pero no culmina su acometido; y 4) **Tándem o cópula**, el macho lleva a cabo el tándem

e incluso la cópula permaneciendo varios segundos en esta forma.

RESULTADOS

Actividad Diaria

Antes del comienzo de la actividad, los machos y hembras generalmente se encuentran perchados en los juncos (*Equisetum* sp) que se localizan en las orillas de los estanques. El promedio del inicio de la actividad fue a las 9:46 h finalizando a las 14:57 h, ocurriendo las horas de máxima actividad copulatoria alrededor de las 11:00 h (ver Gráfica 1). Temprano (8:50 - 9:45) los organismos se alimentan sin alejarse de los cuerpos de agua teniendo algunas interacciones, tanto machos como hembras, de corta duración ($x = 1-1.5$ segs. $N = 18$) donde el macho residente aleja a su oponente en cada encuentro (nueve intraespecíficos y nueve interespecíficos). Algunas veces ejercen desde amenazas ("threat display") hasta persecuciones cortas. En estas interacciones

las hembras ginocromotípicas en percha, sólo doblan el abdomen hacia abajo ("hockey-stick position"), despliegue que también usan como signo de irreceptividad sexual, y las androcromotípicas sí imitan el comportamiento masculino exitosamente rechazando machos de un modo agresivo.

Cópula

En el curso de la mañana, los machos realizan normalmente algunos vuelos cortos en busca de hembras, llevando el abdomen flexionado ligeramente ("hockey-stick position"), sobre la vegetación emergente y orillas de los estanques provocando, la mayoría de las veces, interacciones con otros machos. Cuando una hembra es receptiva llega a los sitios de alta densidad de machos; si un macho la descubre, se precipita sobre ella violentamente, ya sea en pleno vuelo o en percha, abrazándola del tórax y rápidamente tomándola en tándem mediante los apéndices del último segmento abdominal; puede ocurrir que la pareja ante esta acción caiga al suelo o al agua durante unos segundos mientras es formado el tándem. Inmediatamente después de formado éste, vuelan hacia una percha donde el macho invita a la cópula y la hembra receptiva dobla su abdomen hacia los genitales masculinos, concretando uno o dos

contactos precopulatorios ("*genital touching*" Robertson and Tennesen, 1984), seguido a esto el macho lleva a cabo la translocación espermática con una duración mínima ($x = 0.9$ segs., $N = 8$). La cópula viene a continuación, al efectuarse la unión de los genitales de la hembra con los del macho, comenzando inmediatamente el estado 1, con un promedio de 13.32 minutos ($N = 33$), con movimientos del segundo y tercer segmento abdominal del macho hacia arriba que, según Miller (1987), se refieren al desplazamiento espermático. En este estado los movimientos son regulares, con muy raras excepciones, y continuos. Para finalizar esta etapa el macho acentúa cada vez más sus movimientos abdominales hasta que el último es prolongado y acompañado de un ligero batir de alas de corta duración pero muy perceptible ("*transition*" Miller, 1987), dando paso al estado 2, donde el macho baja los mismos segmentos abdominales dando un promedio de 6.52 minutos ($N = 32$), comenzando los movimientos de una forma bastante pronunciada y disminuyendo en intensidad hacia el final de esta fase que, según Miller (1987), está asociada con la transferencia de esperma del macho a la hembra. Los movimientos se hacen cada vez más pausados hasta que en un cambio de percha rompen la posición copulatoria quedando en tándem por un tiempo promedio de $x = 22.5$ min ($N = 23$) con constantes cambios de percha. El promedio total de la cópula fue de 19.7 min ($N = 32$).

Si la hembra es irreceptiva al paso del macho en vuelo y ella está perchada, dobla la punta del abdomen y abre sus alas sin batirlas, rechazando de esta manera al macho. Sin embargo, existen ocasiones en que la hembra es tomada en tándem, comportándose entonces muy inestable, moviéndose de un lado a otro hasta que es liberada; raramente algún macho fue exitoso ante este tipo de comportamiento. No obstante, en una ocasión una hembra accedió a la cópula pero al final de ésta se volvió nuevamente irreceptiva sin concretar la oviposición.

La actividad reproductiva comienza generalmente alrededor de las 9:00 a.m. hasta las 13:00 h (ver Gráfica 1).

Oviposición

Esta se lleva a cabo en tándem y tiene un promedio de 46.40 min ($N = 18$), poniendo la hembra los huevos, en sustratos como tallos

sumergidos de vegetación emergente o troncos húmedos, algunas ocasiones bajo la superficie del agua. Así también, las hembras fueron muy inestables con el macho sin acceder a la puesta, soltándose sin concretarla en ocho ocasiones (21.6% $N = 8$) ni tampoco se observó que realizaran la puesta después, no obstante que se pueden observar hembras ovipositando solas. En el área de estudio la oviposición ocurrió preferentemente donde la vegetación es densa en los estanques ya que son menos frecuentes los ataques por otros machos y peces.

Después de algunos cambios de percha la pareja se suelta quedando el macho en el estanque y la hembra volando lejos del mismo.

PRUEBA DE RECONOCIMIENTO VISUAL POR LOS MACHOS.

En el Cuadro 1 se muestran los resultados de la prueba notándose un gran porcentaje de individuos que no respondieron al modelo, algunos volando incluso a manera de escape al usar un macho o una hembra androcromica. Del mismo modo, cuando se usaba este tipo de hembra muchas veces quedaba completamente inmóvil frente al macho moviéndose después de la prueba.

DISCUSION

De manera similar como ocurre con *Ischnura elegans* (Miller, 1987), los machos de *I. denticollis* buscan a las hembras en vuelo con el abdomen flexionado hacia abajo ("*hockey-stick position*").

Los signos de irreceptividad de la hembra cuando se encuentra en percha denotan, la mayoría de las ocasiones, un mecanismo exitoso para alejar a algún macho, que son parecidos a los observados en *I. aurora* (Rowe, 1978), *I. elegans* (Krieger and Krieger, 1958) e *I. verticalis* (Bick and Bick, 1966; Fincke, 1987) conocidos como despliegue agitando las alas ("*wing flutter display*") y que consiste en una flexión de la punta del abdomen (en ocasiones más que en "*hockey-stick position*") y las alas entreabiertas con un ligero batir. Sin embargo, en *I. denticollis* este batir no ocurre. El comportamiento irreceptivo, por medio de las flexiones abdominales, también se observa cuando cualquier tipo de hembra se encuentra en tándem, así como al usar la androcromica como modelo. No

obstante, esta última realiza un "despliegue de amenaza" ante los machos. En las pocas ocasiones que un macho tomó una hembra irreceptiva, sólo una vez ésta accedió a copular; este hecho ha sido observado en *I. graellsii* (Cordero, 1989), modificándose la conducta de la hembra ante la insistencia del macho, sin embargo esta única hembra no procedió a la oviposición en ese momento ni después.

Muchos de los pasos que *I. denticollis* presenta en su comportamiento reproductivo son similares en el inicio con *I. graellsii* (Cordero, 1989) a diferencia de que el abrazo inicial no es en la base de las alas sino más adelante (en el metatórax) ya que la hembra no bate sus alas, procediendo a la cópula de una manera similar a aquella especie.

Los movimientos abdominales descritos en la cópula para *I. elegans* por Miller (1987) se presentan del mismo modo para *I. denticollis* siendo de interés la etapa de transición entre los estados 1 y 2 que tienen movimientos intermedios al pasar de un estado a otro y que no está documentado para otras especies del género. Los movimientos característicos del estado 1 presumiblemente refieren también desplazamiento espermático por machos de esta especie (como sucede en *I. elegans*, Miller, 1987; *I. graellsii*, Cordero, 1989) aunque habría que verificarse en el laboratorio.

En muchas ocasiones, al buscar un sitio para la oviposición, la pareja era frecuentemente asediada por otros machos intentando tomar a la hembra, inclusive realizando este intento con el mismo macho sin llegar nunca a romper el tándem, como ocurre en *I. gemina* (Hafernik and Garrison, 1986); estas interacciones prolongaban extraordinariamente el tiempo postcópula propiciando los ataques por ranas y peces que algunas ocasiones los devoraban. Ante esto, la pareja perchaba fuera del estanque regresando después de unos minutos a la puesta.

I. gemina e *I. denticollis* son los únicos miembros de este género que presentan tándem postcopulatorio y que sirve como resguardo en contacto para la oviposición, no obstante que en esta última especie es menor el tiempo de cópula y que, en general, es el menor promedio de todas las especies de *Ischnura* (ver tabla 1). Este método de

resguardo explica el mínimo tiempo copulatorio en las dos especies y la inexistencia del estado 3 que es característico de especies con largas cópulas y donde la hembra oviposita sola (*I. ramburi*, Robertson, 1985; *I. elegans*, Miller, 1987; *I. graellsii*, Cordero, 1989).

Aparentemente las hembras androcromicas mimetizan bien su comportamiento masculino, de acuerdo con la prueba de reconocimiento visual. Al realizar las pruebas estadísticas para los resultados de la aproximación en las dos hembras, éstos son significativamente diferentes ($\chi^2 = 4.02$ $p = 0.05$) siendo el comportamiento de la hembra androcromica muy efectivo en semejanza con el macho usado también como modelo ($\chi^2 = 0.3$ $p = 0.05$). En el intento de tándem existe una mayor diferencia entre las dos hembras ($\chi^2 = 14.8$ $p = 0.05$) lo que significa que, cuando algunos machos toman al modelo aún en ese momento no reconocen a la androcromica como hembra, no obstante, sí hay diferencia entre esta hembra y el macho ($\chi^2 = 19.8$ $p = 0.05$) en el reconocimiento por los machos. En la última respuesta existe todavía una marcada diferencia entre las dos hembras ($\chi^2 = 16.02$ $p = 0.05$) y una mínima entre la androcromica y el macho ($\chi^2 = 3.85$ $p = 0.05$) que se puede notar también por las pocas cópulas evidenciadas en el campo y que sucedieron en la prueba.

EL POLICROMATISMO FEMENINO.

Distintos autores han estudiado el policromatismo femenino en odonatos (Johnson, 1975; Robertson, 1985; Hinnekint, 1987; Cordero, 1989; Hinnekint & Dumond, 1989; Thompson, 1989; entre otros), así como las posibles ventajas de un tipo de hembra sobre la otra. A pesar de que aún en otras especies también los machos toman más preferentemente a las heterocromicas que a las androcromicas (ver Robertson, 1985; Cordero, 1989; para un resultado contradictorio ver Conrad & Pritchard, 1989), las hipótesis propuestas para explicar las ventajas de las androcromicas no son efectivas al compararse con otras especies. Johnson (1975), en sus estudios con *Ischnura damula* e *I. demorsa* observó la abundancia de androcromicas en zonas de simpatria de estas dos especies notando una cantidad de cópulas interespecíficas en las que se veían envueltas en su mayoría hembras heterocromicas, pero las androcromicas por su comportamiento peculiar casi no se

observaban en tales encuentros. A partir de ésto propuso que las hembras androcromicas se mantenían debido a su mayor aislamiento reproductivo en aquellas zonas simpátricas pero no en zonas alopátricas; así también menciona la depredación como un factor en desventaja para las androcromicas. Estas predicciones no se han podido comprobar en otras especies; Robertson (1985), indica en su estudio que la única especie que estuvo en simpatria con *I. ramburi* fue *I. posita* de la cual no se esperan apareamientos entre las dos por el tamaño mucho menor de la segunda especie. En algunos datos preliminares de la estructura de la población de *I. denticollis* tampoco se ha corroborado alguna otra especie en simpatria (Córdoba, en proc.).

Robertson (1985) propuso la hipótesis de que las hembras androcromicas de *I. ramburi* tienen una ventaja al tener una menor cantidad de cópulas comportándose como machos (ventaja dependiente de la frecuencia), no permaneciendo tanto tiempo en esta actividad y por lo tanto están menos expuestas a los depredadores, pero se mantiene en balance con la otra hembra por su coloración más visible a los depredadores. Esta explicación ha encontrado varios problemas: 1) No todas las especies que presentan policromatismos tienen cópulas extraordinariamente prolongadas, o al menos no más de una hora, así como no se han evidenciado menor cantidad de cópulas en las androcromicas (ver *Coenagrion puella*, Thompson, 1989, *Enallagma hageni*, Fincke, 1988); y 2) Como ha señalado Thompson (1989), se necesitan datos de mayor depredación en las androcromicas, los cuales no han sido obtenidos en los estudios de este autor con *C. puella* (1989), ni Cordero (1991) con *I. graellsii*. Por su parte, Fincke (1982) no encontró diferencias con la vida media de los dos tipos de hembras en *Enallagma hageni*, siendo estos, de los estudios más detallados que abordan diversos aspectos de la biología reproductiva y selección sexual en especies con policromatismo femenino. Cabe señalar que en dichos estudios tampoco se han obtenido diferencias en el número de cópulas, tamaño ni longevidad. En las primeras observaciones de la estructura de la población de *I. denticollis*, al igual que ha encontrado Cordero (1991) para *I. graellsii*, los mayores factores de mortalidad están dados por caídas al agua y al quedar atrapados los individuos en las telarañas, factores que no están determinados por la coloración. En el presente

estudio los ataques por peces están dados en menor grado debido a que el estanque es artificial agregándose estos vertebrados cada cierta temporada. No obstante, estas circunstancias no existen en el incipiente estudio de estructura de la población (que es en otro estanque), ni siquiera ataques por ranas.

Hinnekin (1987), en sus estudios sobre *I. elegans*, se ha inclinado más sobre la cuestión de la densidad poblacional oscilante, asumiendo desventajas para las androcromicas a bajas densidades donde los encuentros con machos serían más raros y tendrían pocas copulas, pero con ventajas a alta densidad; de este modo él así predice cómo el policromatismo estaría balanceado y evolutivamente estabilizado (Hinnekin & Dumond, 1989 en Cordero, 1991). Para esta hipótesis aún faltan datos que la apoyen, los cuales deben ser obtenidos a partir de estudios con menor densidad poblacional donde el éxito copulativo de las androcromicas debe ser mínimo (Cordero, 1991). Cordero (1991) apoya esta hipótesis de acuerdo a sus datos poblacionales en *I. graellsii* y además propone que al principio y final de cada etapa de vuelo las androcromicas se verán desfavorecidas pero no a la mitad de este período. En el presente estudio de las 23 cópulas cronometradas sólo una involucró a una hembra androcromica, asumiendo la baja densidad de el área de estudio, estos resultados están parcialmente de acuerdo con lo predicho por Hinnekin (1987), Hinnekin & Dumond (1989) y Cordero (1991). Pero para hacer notar más claramente esta variación poblacional, en este momento se está estudiando la misma especie en un estanque mucho mayor a lo largo de un año, verificando de esta manera las densidades de androcromicas en apoyo de los anteriores autores.

AGRADECIMIENTOS

A Rodolfo Novelo G. por su constante ayuda, consejos y revisión del manuscrito; John Alcock en las correcciones del mismo, además de su sugerencia de agregar una parte sobre el policromatismo; Rosser Garrison por su ayuda valiosa; Adolfo Cordero quien amablemente me proporcionó su bibliografía. Al I.E.-Xalapa por el apoyo logístico así como a Carlos Iglesias al preocuparse por las prestaciones necesarias en el estanque del Jardín Botánico. Por último a I. A.

Chamorro Florescano por su asistencia en las observaciones.

REFERENCIAS.

- Conrad, K.F. & Pritchard, G. 1989. Female dimorphism and physiological colour change in the damselfly *Argia vivida* hagen (Odonata: Coenagrionidae). *Can. J. Zool.* 67: 298-304.
- Cordero, A., 1989. Reproductive behavior in *Ischnura graellsii* (Rambur) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 18: 237-244.
- Cordero, A., 1990. The adaptative significance of the prolonged copulations of the damselfly, *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). *Anim. Behav.* 40: 43-48.
- Cordero, A., 1991. Estrategias reproductivas, polimorfismo y selección sexual en la libélula *Ischnura graellsii* (Rambur). Tesis doctoral. Universidade de Santiago de Compostela, España.
- Delgado, J.L.M., Ortega, .O., Cadena, J.I., Garcia, J.G.F., 1988. Guía del Jardín Botánico Francisco Javier Clavijero. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos (Ed.). 33 pp. Xalapa, Ver., México.
- Fincke, O.M., 1982. Lifetime mating success in a natural population of the damselfly, *Enallagma hageni* (Walsh) (Odonata: Coenagrionidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 293-302.
- Fincke, O.M., 1987. Female monogamy in *Ischnura verticalis* Say (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 16: 129-143.
- Fincke, O.M., 1988. Sources of variation in lifetime reproductive success in a non-territorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). In: T.H. Clutton-Brock, (Ed.), *Reproductive success studies of individual variation in contrasting breeding systems*, pp. 24-43, Univ. Chicago Press, Chicago-London.
- Hafernik, J.E. & R.W. Garrison, 1986. Mating success and survival rate in a population of damselflies: results at variance with theory? *Am. Nat.* 128: 353-365.
- Hinnekin, B.O.N., 1987. Population dynamics of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Insecta: Odonata) with special reference to morphological colour changes, female polymorphism, multiannual cycles and their influence on behaviour. *Hydrobiologia* 146: 3-31.
- Hinnekin, B.O.N. & Dumond, H.J. 1989. Multi-annual cycles in populations of *Ischnura e. elegans* induced by crowding and mediated by sexual aggression (Odonata: Coenagrionidae). *Entomol. Gener.* 14: 161-166.
- Johnson, C., 1975. Polimorphism and natural selection in ischnuran damselflies. *Evol. Theory* 1: 81-90.
- Krieger, F. & E. Krieger-Loibl, 1958. Beiträge zum Verhalten von *Ischnura elegans* und *Ischnura pumilio* (Odonata). *Z. Tierpsychol.* 15: 82-93.
- Miller, P.L. & C.A. Miller, 1981. Field observations on copulatory behaviour in Zygoptera, with an examination of the structure and the activity of the male genitalia. *Odonatologica* 10: 201-218.
- Miller, P.L., 1987. An examination of the prolonged copulations of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 16: 37-56.
- Miller, P.L., 1987. Sperm competition in *Ischnura elegans* (Vander-Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 16: 201-207.
- Paulson, D.R. & R.A. Cannings, 1980. Distribution, natural history and relationships of *Ischnura erratica* Calvert (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 9: 147-153.
- Robertson, H.M., 1985. Female dimorphism and mating behaviour in a damselfly, *Ischnura ramburi*: females mimicking males. *Anim. Behav.* 33: 805-809.
- Rowe, R.J., 1978. *Ischnura aurora* (Brauer), a dragonfly with unusual mating behaviour (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 7: 375-383.
- Soto, E.M., 1982. Localidades y climas del estado de Veracruz. Ed. I.N.I.R.E.B. Xalapa, Veracruz. México.
- Thompson, D.J., 1989. Lifetime reproductive success in andromorph females of the damselfly *Coenagrion puella* (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 18: 209-213.
- Waage, J.K., 1979. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and sperm transfer. *Science* 203: 916-918.
- Waage, J.K., 1984. Sperm competition and the evolution of Odonate mating systems. In: *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. (Ed. by R.L. Smith), pp. 251-290. New York: Academic Press.

RESPUESTAS

Responses

Modelo <i>Model</i>	N <i>N</i>	Aproximación <i>Approach</i>	Intento de tándem <i>Attempted tandem</i>	Tándem o cópula <i>Tandem or copula</i>	Sin respuesta <i>Without response</i>
Hembra ginocrómica <i>Gynochrome</i> female	44	5	11	20	8
Hembra androcromica <i>Androchrome</i> female	57	18	12	5	22
Macho <i>Male</i>	64	35	0	0	29

Tabla 1. Respuestas a diferentes modelos intraespecíficos en *Ischnura denticollis* donde se muestran de manera independiente.

Table 1. Responses of *Ischnura denticollis* males to different intraspecific models presented independently.

Especie <i>species</i>	Cópula <i>Time of copula</i>	Tándem postcópula <i>Time of post-copula tandem</i>	Referencia <i>Reference</i>
<i>elegans</i>	324 ± 190 180-400	4 - 68 ----	Miller, 1987 Krieger & Krieger-Loibl, 1958
<i>ramburi</i>	202 ± 114	----	Robertson, 1985
<i>graellsii</i>	74-250	0.45±0.29	Cordero, 1989
<i>erratica</i>	62-84	----	Paulson & Cannings, 1980
<i>gemina</i>	43.6±127.4	35.7±25.4 *	Hafernik & Garrison, 1987
<i>verticalis</i>	43.5±2.0	----	Fincke, 1987
<i>aurora</i>	20	----	Rowe, 1978
<i>denticollis</i>	19.7	69.30 *	Este trabajo

* Especies que presentan oviposición en tándem.

Tabla 2. Tiempos de cópula y tándem postcópula (*) en las especies del género *Ischnura* (en min).

Table 2. Times of copula and post-copula tandem (*) in species of the genus *Ischnura* (in minutes)

MATING BEHAVIOR AND POLYCHROMATISM IN *ISCHNURA DENTICOLLIS*

Summary

An investigation has been undertaken of the mating behavior of *Ischnura denticollis*, which has androchrome as well as gynochrome females. The experiment involved the use of marked individuals. Mating behavior was recorded for both gynochrome and androchrome females. In an additional experiment, live examples of androchrome and gynochrome females, and males were tethered with a piece of wire and presented, fluttering their wings, to perched males. The following responses were tabulated: (1) **approximation**, in which the perched male flew toward the model; (2) **attempted tandem**, in which the male made contact but did not complete the tandem; (3) **tandem or copula**, in which the male completed the wheel position; and (4) **no response**, in which the perched male did not move when the model was presented.

In the beginning of a typical day, the males and females perch on Equisetum stems. They feed and have some intraspecific as well as interspecific interactions. In many cases gynochrome females that are not receptive will adopt the "hockey-stick" position, with a sharply, downwardly bent abdomen. They also partially open their wings ("wing flutter display"). Androchrome females repel males successfully by adopting masculine aggressive behavior towards males.

Males searching for receptive females will perch on stems with the abdomens bent in the "hockey-stick" position. Receptive females will fly into these aggregations and are immediately seized by a male -- sometimes even being forced into the water by the male. A perched, unreceptive female will repel males by bending her abdomen and partially opening her wings. Males may overcome the female in this state, but oviposition will not occur after one of these encounters.

The male quickly copulates, with the copulation lasts an average of 13.3 minutes. Then the male goes into stage 2 behavior, with pronounced pumping of the male abdomen as sperm is transferred (average 6.5 minutes). The mated pair remains in tandem position for an average of 22.5 additional minutes. Oviposition itself averages 23.9 minutes, for a total tandem time of 46.4 minutes after copulation.

Oviposition is undertaken in tandem. Eggs are placed in moist plant stems, sometimes beneath the

water. Often the tandem is interrupted by males attempting to separate the female from the male; these interruptions extended the time required for oviposition.

The investigation of model preferences showed that a tethered gynochrome female excited an intended tandem or tandem / copula result about two thirds of the time, while a tethered androchrome female excited this behavior less than a third of the time, and a male never.

I. denticollis behaves similarly to other species of the genus in regard to mating behavior. However, *gemina* and *denticollis* are the only members of the genus that have postcopulatory tandem. This method of post-copulatory guarding explains the short time of copulation (the shortest of the genus) and the absence of a stage 3 of copulation, which is characteristic of the species with long copulatory times and in which the female oviposits solo.

In *Ischnura* generally the males prefer gynochrome females over androchrome. The explanation for preference of one form of female over the other is not satisfying in all cases. Robertson (1985) suggested that androchrome females of *I. ramburii* remained less time in copula and were thus exposed less to predators, balancing this advantage with the disadvantage that their brighter coloration makes them more visible to predators. This seems not to be the case generally, because (1) not all polychromatic species have prolonged copulation or a different number of copulations, and (2) indications of enhanced depredation of androchromes have not been found.

Hinnekin (1987) has focused on an oscillating population structure, in which the androchromes are at a disadvantage at a low population density because of few encounters with males, but have an advantage at high population densities. Thus the balance between androchrome and gynochrome will reach a balance and be evolutionarily stabilized. Cordero (1991) supports this hypothesis with data for *I. graellsii* and proposes that at the beginning and end of the each stage of flight the androchromes will be disfavored, but not at the middle of this period. In the present study of 23 timed couples, only one involved an androchrome female; these results are partially in accord with the hypothesis of Hinnekin. In order to establish the importance of population density a longer term study of this study is being undertaken on a large body of water.