



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

DEFENSA TERRITORIAL EN LA
MARIPOSA Sandia xami

huisito:

*Por fin terminé. Espero que te
guste el trabajo. En caso contrario
usalo vs. el insomnio, para eso es
buenísimo.*

*Con afecto
Carlos*

1x/86

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A :
CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO

A MIS PADRES

BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

AGRADECIMIENTOS:

- A mis padres, hermanos, tía, sobrinos, etc., por haberme apoyado (y aguantado!) siempre.
- A mi asesor, Dr. Jorge Soberón, sobre todo por su confianza.
- Al M. en C. Jorge Llorente, que fué como un segundo asesor.
- Al M. en C. Enrique González, Dr. John Fa, y los Biólogos Constantino Macías y Luis Eguiarte, por sus valiosos comentarios.
- A Betty, Fola y Carlos G.S., por su amistad y por haber estado conmigo desde el principio.
- A Carlos Fragoso, con quien sostuve conversaciones acerca de la ecología, evolución, ciencia y el mundo en general, que influyeron en mí más de lo que el mismo imagina.
- Al Dr. Miguel Franco, por su ayuda con el editor.
- Finalmente, debido a la falta de espacio y al temor a hacer omisiones injustas, quisiera agradecer a mis compañeros del Departamento de Ecología del I.B.U.N.A.M. y a todos mis amigos (compañeros, profesores y alumnos) de la Facultad de Ciencias por muchísimas razones, la principal: su amistad.

INDICE.

Presentación	1
I. Introducción	2
I.1. Definición de territorialidad y su demostración en el campo	2
I.2. Función del comportamiento territorial.....	3
I.3. Consecuencias ecológicas del comportamiento territorial.....	5
I.4. Territorialidad en mariposas	5
I.4.a. El debate sobre la territorialidad en mariposas.....	5
I.4.b. Mecanismos de defensa territorial en mariposas.....	7
I.4.c. Ubicación de los territorios de mariposas.....	7
I.4.d. Función de la territorialidad en las mariposas.....	8
II. Sujeto, área y métodos de estudio	10
II.1. Sujeto de estudio	10
II.2. Área de estudio	13
II.3. Métodos de estudio	13
III. Resultados	16
III.1. Ubicación e identidad de los individuos sedentarios	16
III.2. Evidencias de comportamiento territorial en machos sedentarios	16
III.3. Patrones temporales de ocupación de territorios y presu- puestos de tiempo de machos territoriales	26
III.4. Características de los territorios	28
IV. Discusión	38
IV.1. Defensa territorial	38
IV.2. Valor adaptativo de la territorialidad	43
IV.3. Evolución del sistema territorial	47
Apéndice A. Consecuencias ecológicas de la territorialidad.....	55
Apéndice B. Territorialidad en Lepidoptera.....	62
Literatura Citada.....	70

PRESENTACION.

Los miembros del grupo de trabajo del Dr. Jorge Soberón estamos llevando a cabo estudios acerca de los factores que determinan la dinámica poblacional de la mariposa Sandia xami (Lycaenidae). En un principio nos dedicamos a investigar los patrones de uso de recursos de alimentación larval (i.e. distribución de huevos sobre plantas) y los patrones de calidad de estos recursos, ya que existen razones teóricas que justifican este enfoque (Soberón, 1986). Al estar trabajando en el campo nos dimos cuenta que las señales mas conspicuas de la actividad de estas mariposas eran de dos tipos: (1) presencia de huevos en plantas de alimentación larval y (2) presencia habitual de individuos adultos en localidades particulares de la zona de estudio. Este segundo hecho, aunado a informes basados en observaciones casuales que sugerían la existencia de un comportamiento territorial en esta especie (Llorente, com. pers.) nos llevó a pensar que el estudio de la conducta de estos individuos podría ser de importancia para alcanzar un conocimiento mas profundo de la ecología de S. xami. Dicho estudio constituye el tema de esta tesis. El objetivo general del trabajo es realizar un estudio descriptivo del comportamiento de los individuos supuestamente territoriales.

I. INTRODUCCION.

I.1. Definición de territorialidad y su demostración en el campo.

Un aspecto sorprendente y fascinante del comportamiento animal es el hecho de que dos colonias de hormigas combatiendo mortalmente (Wilson, 1971) y un Parus major macho gorgeando (Krebs, Ashcroft y Webber, 1978), no sean sino distintas manifestaciones de un mismo fenómeno: el comportamiento territorial. Esta diversidad es explicada por la gran variedad de grupos taxonómicos en que se presenta (Ito, 1978; Morse 1980) y por las diferencias ecológicas que existen entre y dentro de los mismos.

La territorialidad ha sido definida de distintas maneras por diferentes autores (Morse, 1980), sin embargo la que parece capturar la esencia del fenómeno, a la vez de ser lo suficientemente flexible para abarcar las diversas expresiones del mismo es la de Noble (1939, en Wilson, 1975). Esta definición ha sido, incluso, retomada por autores que habían propuesto alternativas (comparar Davis, 1978a con Davis y Houston, 1984), y es la que voy a utilizar a lo largo de este trabajo. Para Noble un territorio es "cualquier área defendida".

Morse (1980) señala que todo territorio posee una serie de características esenciales que lo definen: "(1) es un área fija (la cual puede cambiar con el tiempo), (2) es defendida activamente y (3) el (los) propietario(s) tiene(n) uso exclusivo de ella (con respecto a un conjunto dado de individuos)". El punto uno implica que el territorio es un espacio físico con límites más o menos definidos. El segundo punto indica que los territorios son unidades discretas que no se sobrepone (aunque en algunos animales, principalmente aquellos con territorios muy grandes de varios cientos de metros o, incluso, kilómetros cuadrados, puede existir un cierto solapamiento (ver Brown y Orians, 1970)). En cuanto a la última característica, el término uso se refiere claramente a la función (i.e. el valor adaptativo) del territorio, aspecto que será tratado posteriormente.

Dado que los territorios son áreas delimitadas y defendidas activamente, es importante aclarar a que se hace referencia al hablar de "defensa activa". En relación a esto tenemos que los límites territoriales pueden ser mantenidos de diferentes maneras, las cuales pueden ubicarse a lo largo de un continuo de "agresividad" o "intensidad de interacción" que va desde señales químicas (p. ej. olfativas) que provocan que los intrusos potenciales eviten penetrar en el territorio (p. ej. varias avispas parasitoides, Baker, 1983) hasta la agresión directa (p. ej. la hormiga Tetramorium caespitum, en Wilson, 1971 y la mariposa Pararge aegeria, en Wickman y Wiklund, 1983), pasando por despliegues ritualizados que incluyen desde "reglas simples de movimiento" (p. ej. Libellula quadrimaculata, en Davis y Houston, 1984) hasta complicados rituales (p. ej. el pez Chaenopsis ocellata, en Wilson, 1975).

La gran diversidad de métodos de defensa territorial señalada anteriormente nos lleva a considerar un aspecto metodológico de importancia fundamental en los estudios de conducta territorial: cómo

se demuestra la existencia de territorialidad?. La relevancia de esta cuestión radica en el hecho de que, mientras en los casos de agresión directa resulta más o menos fácil demostrar dicho comportamiento, en los casos en que el modo de defensa es mucho menos obvio (p. ej. feromonas o reglas de movimiento) pueden existir dudas acerca de la existencia de territorialidad. Lo anterior es particularmente cierto en el caso de ciertos grupos de insectos, por ejemplo las mariposas, como señala Baker (1983).

La técnica más comúnmente utilizada para demostrar la ocurrencia de conducta territorial en un grupo de animales, consiste en remover al individuo residente (i. e., al ocupante del sitio) y observar si el área es reocupada en un tiempo relativamente corto por uno de los primeros intrusos que llegan (p. ej. Davis, 1978a, b), si esto ocurre podemos concluir que existe territorialidad en el sistema estudiado. Este enfoque experimental es muy poderoso y ha sido muy utilizado en este tipo de estudios (ver ejemplos con mariposas en Baker, 1972 y Davis, 1978a; con peces en Patterson, 1985; con roedores en Krebs, 1985). Otra técnica experimental que ha sido utilizada, consiste en la producción artificial de las señales utilizadas en la defensa del territorio (por ejemplo auditivas como en Gryllus integer, en Cade, 1979, y Parus major, en Krebs, Ashcroft y Webber, 1978), si estas señales impiden el establecimiento de individuos en áreas no ocupadas (por ejemplo territorios putativos de los cuales el residente ha sido removido) se prueba la existencia de un sistema territorial. Aunque estos métodos experimentales son muy potentes y rigurosos, existen casos en los que ninguno de ellos puede ser utilizado, ya que, por ejemplo, no es factible remover al grupo residente (p. ej. muchos carnívoros, Kruuk y Macdonald, 1985) o porque la relación del número de residentes sobre el número de territorios es muy pequeña (p. ej. la mariposa Deneis chryxus, en Knappón, 1985) dando como resultado que la probabilidad de reocupación, al menos a corto plazo, sea muy baja. Por otro lado, ciertos métodos de defensa no pueden ser reproducidos artificialmente (p. ej. las interacciones en espiral de muchas mariposas, ver Apéndice B). Es en estos casos en los que se debe recurrir a otro tipo de evidencias, principalmente conductuales, para demostrar la territorialidad. Muchas veces estas evidencias son meramente observacionales (i.e. no implican manipulaciones experimentales). lo que puede traer consigo el peligro de que las interpretaciones sean ambiguas (ver sección 1.4). A pesar de esto, muchos estudios han probado que es posible demostrar la existencia de territorialidad utilizando datos observacionales cuidadosamente seleccionados (para ejemplos con mariposas ver Bitzer y Shaw, 1979 (80); Lederhouse, 1982; Alcock, 1983; con moscas Alcock y Schaefer, 1983; con abejas Kimsey, 1980; con vertebrados ver referencias en Davis, 1978b y Morse, 1980).

1.2. Función del comportamiento territorial.

Para todo biólogo interesado en la ecología y la evolución de la territorialidad, la cuestión básica es la de cuál es la función o valor selectivo de esta conducta. Esta pregunta puede plantearse utilizando un lenguaje mas preciso, de la siguiente manera: ¿cómo afecta el comportamiento territorial la adecuación del individuo que

lo presenta?. Los primeros investigadores interesados en este problema elaboraron clasificaciones de tipos de territorios de acuerdo a la función que estos tienen (ver revisiones en Wilson, 1975; Ito, 1978 y Morse, 1980). Este enfoque fue muy útil; ya que permitió distinguir la diversidad taxonómica y funcional del fenómeno. El siguiente avance importante se lo debemos a Brown (1964, en Davis, 1978), quien buscó una explicación general al problema de por qué algunos animales defienden territorios. Brown se dio cuenta de que la defensa de un territorio tiene una serie de costos (C) asociados, ejemplos de esto son el gasto de energía y tiempo (p. ej. el ave Nectarinia reichenowi, Gill y Wolf, 1975), incrementos en el riesgo de ser depredado (p. ej. los antílopes africanos, Estes, 1969 en Morse, 1980; para ejemplos con insectos ver Thornhill y Alcock, 1983), riesgo de sufrir un daño o morir durante una interacción agresiva (p. ej. muchas especies de hormigas, Jeanne y Davidson 1984; varios mamíferos pequeños, Krebs, 1985) y riesgo de dañar a un pariente reduciendo con esto la probabilidad de que este último transmita genes compartidos por ascendencia (Thornhill y Alcock, 1983).

De la misma manera, la defensa de un territorio trae consigo una serie de beneficios (B), asociados principalmente con el acceso a recursos (alimento, parejas, sitios de anidación, etc.; ver Davis, 1978; Morse, 1980; Baker, 1983 y Davis y Houston, 1984) y la defensa contra depredadores (ejemplos en Davis, 1978a).

La idea central de Brown es que un animal debe defender un territorio sólo cuando existe un beneficio neto (i.e. cuando $B-C > 0$), a esto le llamó "defendibilidad económica" de un territorio. Las ideas de Brown han sido de gran importancia, ya que las investigaciones empíricas y teóricas derivadas de las mismas han permitido distinguir una serie de principios generales concernientes a los factores ecológicos que favorecen la evolución de la territorialidad (Morse, 1980; Davis y Houston, 1984). En términos generales son dos los factores principales: (1) calidad y patrón de distribución espacial y temporal de los recursos, y (2) grado de competencia por el recurso. En relación al primer punto, tenemos que el término recurso debe ser considerado en un sentido amplio que incluya características tanto del ambiente abiótico (p. ej. sitios para establecer nidos), como también del ambiente interespecífico (p. ej. presas) y del ambiente social (p. ej. parejas potenciales) de los individuos. Además, es necesario dejar claro que aunque los recursos pueden ser categorizados de acuerdo a un solo criterio, como se hizo al principio de este párrafo, la determinación de la calidad y la distribución espacio-temporal de un recurso cualquiera puede depender de la interacción de un conjunto de factores. Por ejemplo, si pensamos en el recurso alimento, es necesario que las presas se encuentren agregadas espacialmente, pero también puede ser necesario que existan zonas cercanas donde protegerse de depredadores.

En cuanto al punto dos, tenemos que el grado de competencia que existe por un territorio va a ser un determinante importante de la defendibilidad económica del mismo. La intensidad de competencia va a estar determinada por la interacción entre el número de competidores (Ito, 1978; Thornhill y Alcock, 1983) y las diferencias individuales en habilidad competitiva que existen entre los mismos (Davis, 1982;

Parker, 1982, 1985; Thornhill y Alcock, 1983), en relación al número de territorios potenciales. En términos generales, se puede decir que un territorio es económicamente defendible dentro de un cierto rango de valores de la(s) variable(s) relevantes. Por ejemplo, no es redituable defender un recurso alimenticio cuando éste es muy abundante o muy escaso (Gill y Wolf, 1975) o cuando la intensidad de competencia es muy alta o muy baja (Ito, 1978; Alcock, 1985; sección III.6.).

I.3. Consecuencias ecológicas del comportamiento territorial.

Varios autores han señalado las posibles influencias de la territorialidad sobre la dinámica de las poblaciones (p. ej. Fretwell 1972) y la estructura de las comunidades (p. ej. Hart 1985). Estas hipótesis han encontrado apoyo tanto en modelos teóricos (p. ej. Sutherland y Parker 1985) como en datos empíricos (p. ej. Patterson 1985). Sin embargo dado que este importante aspecto de la territorialidad no fue abordado en esta tesis, su discusión se presenta en un apéndice al final del trabajo.

I.4. Territorialidad en mariposas.

I.4.a. El debate sobre la territorialidad en mariposas.

Aunque actualmente la existencia de conducta territorial en mariposas es un hecho ampliamente reconocido, es útil comenzar esta breve revisión considerando los argumentos que algunos autores han utilizado para cuestionar esta afirmación.

Scott (1974), en el trabajo más citado cuando se trata de argumentos en contra de la territorialidad en mariposas, estudió varias especies de Lepidoptera llegando a la conclusión de que ninguna de las mariposas conocidas por él presentaban comportamiento territorial, ya que: (1) los machos no permanecen en una misma área durante varios días, (2) los machos no son capaces de distinguir rápidamente machos de hembras y (3) los machos no ahuyentan "intencionalmente" a otros machos.

Como Fitzpatrick y Wellington (1983) señalan, estos criterios son muy arbitrarios para definir territorialidad. En relación al punto uno tenemos que ninguna de las definiciones de territorialidad (salvo la de Scott, por supuesto) incluyen el requerimiento de que un territorio sea ocupado varios días (Bitzer y Shaw, 1979(80); ver sección I.1.). Fitzpatrick y Wellington (1983) especulan que para una mariposa el establecimiento de un territorio nuevo cada día (o, incluso, más de uno al día; p. ej. Aglais urticae, en Baker, 1972) puede ser un método más efectivo de contactar hembras que mantener un solo territorio a lo largo de toda su vida. Por otra parte, muchas especies de mariposas ocupan un mismo territorio durante más de un día (ver apéndice B). En relación a este mismo punto, Scott (1974) argumenta adicionalmente que los machos no regresan a una misma percha después de un vuelo. Nuevamente, además de que esto no es requerido por ninguna definición, en varias especies de mariposas los machos regresan a perchar a uno o

unos cuantos sitios específicos después de un vuelo.

En relación al segundo criterio, Fitzpatrick y Wellington (1983) dicen que este problema lo comparten los lepidópteros con muchos otros taxa en los que la territorialidad esta presente. Además, señalan, en las mariposas el reconocimiento sexual es bastante eficiente (ver Silberglied, 1977, 1984). Este último punto se ve reforzado por la rareza de reportes de cortejos e intentos de cópula entre machos. Finalmente, en relación al tercer punto, es muy importante demostrar la "intención" del macho al interactuar con otro individuo, ya que uno puede caer fácilmente en interpretaciones subjetivas. Por ejemplo, Fitzpatrick y Wellington (1983) dicen: "Scott registro muchas persecuciones macho-macho pero decidió que la motivación del que perseguía era determinar el sexo del intruso". Estos mismos autores señalan que en muchas especies las interacciones no terminan cuando el residente del area determina que el otro individuo es un macho, sino que sigue una interacción agresiva en la cual el residente ahuyenta al "intruso" y este, a su vez, intenta quedarse. Ellos mismos señalan que las interacciones de cortejo que siguen a la identificación de una hembra son claramente distintas de las interacciones entre machos. Este último argumento es utilizado por Bitzer y Shaw (1979-80) para refutar a Scott en relación al caso específico de A. urticae, una de las especies estudiadas por Baker (1972).

A pesar de las discusiones de Bitzer y Shaw (1979-80) y Fitzpatrick y Wellington (1983), Wickman y Wiklund (1983) señalan que este tipo de evidencias no son definitivas para demostrar que las interacciones entre machos son de carácter agresivo. Ellos mismos dicen que su estudio (basado en el análisis detallado de interacciones filmadas) es el primero que demuestra el carácter agresivo de las interacciones territoriales en una especie de mariposa.

Por otro lado, Ito (1978) señala, sin mayor discusión, que las mariposas muestran "formas primitivas" de territorio. Posteriormente, y para aumentar la confusión, dice que los machos de las especies estudiadas por Baker (1972) defienden areas definidas contra machos intrusos, lo cual satisface la definición de territorialidad de Noble (1939) definición que es utilizada por Ito. A pesar de esto último, Ito termina su discusión de territorialidad en mariposas diciendo que, hasta ese momento, no se conoce ninguna especie de mariposa con territorios claramente definidos.

Como podemos darnos cuenta, ni los argumentos de Scott (1974) ni los de Ito (1978) son muy sólidos. En la actualidad existe un buen número de trabajos que confirman la existencia de conducta territorial en varias especies de mariposas (ver apéndice B). En lo que resta de este capítulo se describen a grandes rasgos las características generales de este comportamiento en los Lepidoptera. Para la información particular de cada especie, así como las referencias, consultar el apéndice B.

I.4.b. Mecanismos de defensa territorial en mariposas.

En mariposas la territorialidad ha sido investigada de diferentes maneras, desde la observación informal (p. ej. los licénidos estudiados por Robbins, 1978 con excepción de Callophrys agustinus) hasta la experimentación rigurosa (p. ej. Davis, 1978). Aunque en algunos casos sería deseable hacer estudios más estrictos, en otros casos es indudable que el comportamiento se presenta.

En todos los casos estudiados el mecanismo de defensa territorial implica una interacción de vuelo entre el individuo residente (siempre del sexo masculino) y el "intruso". Se pueden distinguir al menos nueve tipos de vuelos defensivos:

1. Vuelo de persecución (=VP).
2. Vuelo horizontal (=VH).
3. Vuelo en espiral (=VE).
4. VE en columpio.
5. VH+VP.
6. VE+VH.
7. VE+VP.
8. VP+VE.
9. Vuelo en espiral con componente horizontal (VEH).

La mayoría de estas interacciones son descritas en la sección III.2. Los VE en columpio son VE que son seguidos de una persecución hacia abajo ("zambullida") después de la cual ocurre una persecución hacia arriba u otro VE (ver esquema en Baker, 1972). Las que incluyen un "+" son interacciones que invariablemente están constituidas por dos fases; la que está a la izquierda del "+" ocurre primero que la de la derecha.

Algunas especies utilizan solo un tipo de interacción (p. ej. Asterocampa leilia, en Austin, 1977), mientras que otras presentan varias (Pararge aegeria, en Davis, 1978b; Wickman y Wiklund, 1983). Al menos en tres casos (Eff, 1962; Wellington, 1974; Wickman y Wiklund, 1983) se ha mostrado la existencia de daño físico durante las interacciones. Sin embargo, en la mayoría de los casos estos vuelos constituyen despliegues ritualizados, es decir no implican daño físico a los contendientes. Ahora bien, la manera en que se resuelven los conflictos territoriales mediante este último tipo de interacciones, es motivo de controversia. Por una parte, algunos autores sugieren que son meras "convenciones" que sirven para señalar que el sitio está ocupado (p. ej. Davis, 1978). Por otro lado, al menos en un caso es posible que estas interacciones permitan a los contrincantes evaluar sus habilidades competitivas relativas (Wickman, 1985b). Una discusión más profunda de esta cuestión se encuentra en la sección IV.1.

I.4.c. Ubicación de los territorios de las mariposas.

En términos generales, podemos distinguir dos tipos extremos de territorios (Emlen y Oring, 1977; Krebs y Davis, 1981; Thornhill y Alcock, 1983; Rutowski, 1984): (1) aquellos que contienen recursos y (2) aquellos en los que éstos están ausentes. Bradbury (1985) señala que estos dos tipos deben ser considerados los extremos de un continuo más que una dicotomía. Sin embargo, en ausencia de información

detallada al respecto, se utilizará el enfoque dicotómico en la discusión que sigue.

Se ha observado que la territorialidad basada en recursos es extremadamente rara en mariposas (Rutowski, 1984). Existen algunos casos de defensa de sitios con plantas de oviposición (p. ej. Asterocampa leilia, en Austin, 1977). En una especie los machos aparentemente defienden recursos alimenticios de adultos, es decir fuentes de néctar (Eff, 1962). También es posible que algunas mariposas defiendan sitios con condiciones microclimáticas óptimas (ver discusión de Parker, 1978 acerca de Pararge aegeria, la mariposa estudiada por Davis, 1978).

La territorialidad no basada en recursos (Territorialidad Lek de acuerdo al esquema de Thornhill y Alcock, 1983) es, con mucho, la más común en mariposas. De acuerdo a Rutowski (1984), esto parece deberse a la naturaleza de los recursos utilizados por estos animales. En muchos casos las plantas de alimentación larval (y, por lo tanto, hembras emergiendo y hembras en búsqueda de plantas para ovipositar) y de alimentación de adultos (y, por lo tanto, hembras forrajeando) ocurren de manera muy dispersa, lo que impide que estos recursos sean "económicamente defendibles" (ver sección 1.2.). Esto último, aunado a la duración relativamente prolongada de la estación reproductiva y al hecho de que las hembras nunca ocurren en densidades elevadas, provoca que la mejor estrategia por parte de los machos sea la defensa de territorios "simbólicos" donde las hembras concurren en busca de machos (Emlen y Oring, 1977; Thornhill y Alcock, 1983).

La ubicación de estos territorios "simbólicos" plantea un problema para el cual se han avanzado varias soluciones hipotéticas, ninguna de las cuales se ha puesto a prueba en el campo de una manera rigurosa (al menos con insectos). En términos generales, se supone que la ubicación exacta de los territorios es una función de los patrones de movimiento de las hembras. Esta relación funcional puede deberse a diferentes causas:

1. Los machos establecen territorios en zonas donde se sobreponen los ámbitos hogareños de varias hembras (Bradbury, 1981; Bradbury y Gibson, 1983).
2. Los machos establecen territorios en sitios que, por sus características topográficas, son utilizados por las hembras como guías ("landmarks") en sus desplazamientos a larga distancia (Alcock, 1984).
3. Los machos establecen territorios en lugares que, dada la estructura del paisaje, constituyen nodos de tránsito de hembras (Baker, 1972, 1983; Bradbury y Gibson, 1983; Bradbury, 1985).

1.4.d. Función de la territorialidad en las mariposas.

En los últimos párrafos ya fue dada la respuesta a la cuestión que encabeza este apartado. En todos los casos que se conocen, la territorialidad (basada y no basada en recursos) es un mecanismo utilizado por los machos a fin de conseguir hembras receptivas. Es decir, la territorialidad es un elemento del sistema de apareamiento masculino de las mariposas, y como tal debe ser estudiada.

De acuerdo a lo considerado en esta sección y en la anterior, las mariposas presentan tres tipos de sistemas de apareamiento territoriales (Thornhill y Alcock, 1983):

1. Poligínia por defensa de hembras (probablemente Heliconius erato, en Rutowski, 1984).
2. Poligínia por defensa de recursos (p. ej. Anartia sp., Lederhouse, com. pers.).
3. Poligínia lek (p. ej. Deneis chryxus, en Knapton, 1985).

II. SUJETO, AREA Y METODOS DE ESTUDIO.

II.1. Sujeto de estudio: Sandia xami.

Ubicación taxonómica. Esta información se presenta en la tabla II.1. El arreglo taxonómico es de acuerdo a Clench (1981) y Johnson (1981). Para información sobre sinonimias y relaciones taxonómicas ver Johnson (1981).

Distribución geográfica. De acuerdo a Pyle (1981), Sandia xami es una especie que habita zonas secas y rocosas que van desde México hasta el sur de Texas y, más al norte, hasta el sur del Condado de Yavapai en Arizona. Su distribución en México, de acuerdo a Beutelspacher (1980), incluye la Sierra Madre Occidental (de Sonora a Jalisco), estados del centro, todo el Valle de México, montañas de Veracruz, Valle de Tehuacán, Sierra Madre de Sur (Guerrero) y Oaxaca (zonas frías y templadas).

Ciclo de vida. El ciclo de vida fué descrito por Ziegler y Escalante (1964); recientemente Parlange (en prep.) realizó un estudio mucho más detallado. El aspecto más importante, desde el punto de vista de el presente trabajo, es el hecho de que el tiempo que transcurre desde que se pone un huevo hasta que emerge el adulto, es de aproximadamente dos meses, siendo probable que esta duración varíe estacionalmente, dependiendo de la temperatura ambiental (Parlange com. pers.).

Fenología. S. xami es una especie multivoltina que, de acuerdo a Pyle (1981), en Arizona presenta "brotes" a principios de Abril, Julio y Octubre, y de Junio a Diciembre en Texas, con un pico en Otoño en este último lugar. Por su parte, Beutelspacher (1980) señala que en el Valle de México la época de vuelo de esta mariposa se extiende a lo largo de todo el año. Johnson (1981) señala la existencia de "brotes" en Abril, Junio-Julio y Octubre-Diciembre. Por nuestra parte, hemos observado mariposas a lo largo de todo el año. Aunque S. xami nunca es numerosa, es más común de Octubre a Enero.

Recursos alimenticios de las larvas. Se alimentan de plantas de la Familia Crassulaceae. Pyle (1981) señala que consumen Echeveria (spp), Sedum allantoides y S. texana. Según Beutelspacher (1980), en el Valle de México utilizan E. gibbiflora y S. allantoides. Nosotros hemos encontrado que las plantas utilizadas en el área del Pedregal de San Angel son E. gibbiflora y S. dendroideum. Sin embargo, S. dendroideum es una planta cultivada (al menos en el área de estudio) y muy escasa en relación a E. gibbiflora. Esta última es una planta muy abundante en la zona de estudio ($X > 1$ planta/m², Sobérón et al., 1986) pudiéndose encontrar desde individuos muy aislados hasta grandes parches de varias decenas de plantas muy cercanas entre sí.

Recursos alimenticios de los adultos. Se les ha visto alimentándose exclusivamente del nectar de flores. La mayoría de los registros son de hembras. En la tabla II.2. se da la lista de plantas en que se les ha observado alimentándose, así como información acerca de la fenología floral de las mismas.

Tabla II.1. Ubicación taxonómica de Sandia xami.

Familia: Lycaenidae.

Subfamilia: Theclinae.

Tribu: Eumaeini.

Subtribu: Callophryna.

Género: Sandia.

Grupo: "macfarlandi".

Especie: Sandia xami.

Subespecie: Sandia xami xami Reakirt [1867].

Tabla II.2. Recursos florales de Sandia xami.

Especie (Fam.).	Fenología.*	Comentarios.
<u>Sedum dendroideum</u> (Crassulaceae)	Feb. a Sept.	Planta herbácea cultivada; presente principalmente en la zona de exhibición del Jardín Botánico.
<u>Eupatorium petiolare</u> (Compositae)	Ago. a Sept.	Arbusto abundante; crece principalmente dentro de oquedades, formando manchones grandes.
<u>Astragalus</u> sp. (Leguminosae)	Jul. a Ago.	Arbol poco abundante.
<u>Eupatorium (pycnocephalum?)</u> (Compositae)	Ultimos y primeros meses del año.	Arbusto pequeño y escaso.
<u>Tagetes tenuifolia</u> (Compositae)	Sept. a Oct.	Hierba abundante que llega a formar grandes tapetes de flores.
<u>Buddleja cordata</u> (Loganiaceae)	Ago. y Sept.	Arbol abundante que produce gran cantidad de flores

* Fuentes: Sanchez (1968) y Valiente (comunicación personal).

Stevia (¿rhombifolia?)
(Compositae)

II.2. Area de estudio.

Ubicación, origen y topografía. El Pedregal de San Angel se encuentra ubicado al SO de la Cuenca del Valle de México, al pie del Eje Neovolcánico, entre los paralelos 19° 20' 2" y 19° 13' 4" de latitud Norte y los meridianos 99° 08' 26" y 99° 14' 3" de longitud Este. Sus límites altitudinales inferior y superior son 2250 y 3100 m.s.n.m. respectivamente (Alvarez et al., 1982). El área específica donde se efectuó el estudio se encuentra dentro del Jardín Botánico exterior de la U.N.A.M., el cual se localiza en la comunidad vegetal denominada *Senecionetum praecosis* (Rzedowski, 1954), ésta ocupa la zona mas baja del Pedregal (su límite superior es 2600 m.s.n.m.).

El Pedregal se originó hace aproximadamente 2500 años a raíz de la erupción del Xitle y conos volcánicos adyacentes. La lava cubrió la ladera N de la Sierra del Ajusco y al solidificarse dió origen a una topografía sumamente heterogénea con numerosos promontorios de roca, hondonadas grandes, pequeñas oquedades y grietas. El sustrato está constituido principalmente por roca ígnea basáltica y arena volcánica (Alvarez et al., 1982).

Clima. De acuerdo al sistema de García (1964), el clima del Pedregal de San Angel es templado subhúmedo, con lluvias de Verano, Verano fresco y largo y poca oscilación térmica. Es de resaltar el hecho de que el área presenta un ciclo de lluvias muy marcado, con una estación húmeda que comienza en Mayo y termina en Octubre.

Vegetación. La gran diversidad de microclimas resultante de la heterogeneidad topográfica mencionada arriba, así como su ubicación geográfica en la zona de transición de las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical (Alvarez et al., 1982), ha originado que el Pedregal presente una vegetación diversa y particular que ha sido descrita en detalle por Rzedowski (1954). De acuerdo a este autor, la asociación vegetal a la que corresponde la zona donde se efectuó el presente estudio es un matorral de *Senecio praecox*. Este es un matorral xerófilo que responde a condiciones de aridez fisiológica originadas por la poca cantidad de suelo (Alvarez et al., 1982). Para una descripción de la vegetación y lista florística consultar Rzedowski (1954) y Alvarez et al. (1982). Estos últimos autores incluyen listas faunísticas, así como una discusión acerca de la importancia de impedir que se acabe con lo que queda de esta comunidad.

II.3. Métodos de estudio.

Las observaciones se efectuaron durante 107 días, comprendidos en el periodo que va del 20 de Diciembre de 1983 hasta finales de Marzo de 1985. Durante los días nublados o lluviosos las mariposas no están activas. En general estos días son fríos, sin embargo, si hay sol, aún cuando la temperatura sea baja, las mariposas vuelan. Debido a esto, las observaciones se realizaron en días en los cuales las condiciones climáticas eran favorables para que las mariposas volaran, es decir, en días cálidos y con sol. En ocasiones el cielo se nublaba y bajaba la temperatura alrededor del medio día o después; sin embargo, si más

temprano las condiciones habían sido adecuadas. Era posible observar individuos territoriales, ya que estos establecen sus territorios antes del medio día y no los abandonan (durante el periodo diurno de defensa) aunque las condiciones cambien. El tiempo de observación a lo largo de un día variaba de acuerdo a los datos que se fueran a tomar (ver abajo), el rango era de 1 1/2 a 4 horas.

Durante los primeros días de observación se utilizó un muestreo "Ad Libitum" (también llamado "notas de campo típicas", Altmann, 1974), que consiste en observar y registrar "tanto como se pueda". En este tipo de muestreo, las conductas, individuos y duración de los periodos de muestreo son elegidos con una base ad libitum. Como Altmann (1974) señala, este método de muestreo no-sistemático tiene gran utilidad dado su valor heurístico en la búsqueda de ideas y para la elección de un método de muestreo adecuado para la investigación a realizar.

Después de este periodo de "prospección", se decidió utilizar dos métodos de muestreo intercalados, que dependían del tipo de datos que se deseaba obtener:

1. Muestreo de animal focal. Altmann (1974) señala que este método se caracteriza por lo siguiente: "(i) todas las ocurrencias de (inter)acciones específicas de un individuo, ..., son registradas durante un periodo de muestreo, y (ii) se hace un registro de la duración de cada periodo de muestreo y, para cada individuo focal, de la cantidad de tiempo que esta en realidad a la vista durante la muestra. Una vez escogido, un individuo focal es seguido en la medida de lo posible durante cada uno de sus periodos de muestreo". Este método se utilizó a fin de determinar si los individuos eran territoriales y, una vez demostrado ésto, para describir dicho comportamiento. Los periodos de muestreo para cada individuo variaban entre 1/2 y 2 horas, dependiendo de la cantidad de territorios que estaban ocupados en un día particular.

A fin de obtener una descripción detallada, se hizo un esfuerzo por reconocer individualmente a las mariposas. Para ésto, las mariposas eran capturadas con una red entomológica, a través de la cual se les aplicaban marcas distintivas con un plumón "Sharpie". En algunos casos no era necesario marcarlas, ya que poseían "marcas naturales" (roturas o falta de escamas en sitios particulares de las alas) que permitían su identificación. Estos individuos sirvieron, así mismo, como controles para mostrar que las marcas aplicadas no afectaron, en la mayoría de los casos, el comportamiento y sobrevivencia de los individuos. De esta manera, se marcaron y observaron más de un día, 55 machos. El número total de machos estudiados (marcados y no marcados) fue 249, sin embargo este número es, probablemente, una sobreestimación, ya que en muchos casos los individuos no pudieron ser marcados el primer día que fueron observados y, por lo tanto, cuando se les vió en días posteriores, se tomaron como nuevos registros.

2. Registro de presencia/ausencia de machos residentes en territorios. Este método consistía en recorrer los territorios conocidos (ver sección III.2.) y registrar si estaban ocupados por un macho territorial. En muchos casos los individuos observados fueron marcados. Este método se utilizó a fin de determinar la frecuencia con

que eran utilizados los distintos territorios, así como para conocer el número de días que un mismo macho utiliza un territorio.

La observación de las mariposas se realizó con unos binoculares marca "Orbex" de 8x4 y un campo de 6.5°. Los tiempos fueron registrados con un cronómetro.

III. RESULTADOS.

III.1. Ubicación e identidad de los individuos sedentarios.

Al hablar de individuos sedentarios se hace referencia a las mariposas que habitualmente se encontraban perchadas en lugares particulares de la zona de estudio (ver presentación). Estos lugares particulares son zonas de no más de un metro de radio, en los cuales los individuos perchaban (en algunos casos la percha fue exactamente la misma a lo largo de varios días) y a las cuales regresan después de volar debido a alguna perturbación.

Aunque no todos estos lugares específicos tuvieron todo el tiempo un individuo residente (=R), siempre que se encontró uno de estos, estaba en una de dichas áreas. Los 249 Rs observados fueron machos. Las hembras que se observaron en estas áreas, las abandonaban rápidamente (cuando mucho permanecían unos cuantos minutos, en la mayoría de los casos ni uno) o estaban copulando con los machos.

La edad de los machos Rs era variable, pudiendo encontrarse desde individuos nuevos hasta otros con las alas extremadamente gastadas y rotas. Las áreas nunca estuvieron ocupadas por más de un individuo, salvo en una ocasión en la que un macho estaba copulando y, posteriormente, otro macho llegó a perchar en el área.

III.2. Evidencias de comportamiento territorial en machos sedentarios.

A fin de determinar si los individuos mencionados en la sección anterior eran o no territoriales, en primer lugar se procedió a obtener un catálogo conductual de los mismos (tabla III.1.). Las pautas conductuales identificadas son mutuamente excluyentes (McFarland, 1981; Dawkins, 1983). A continuación se describe cada una de las pautas observadas:

1. Percheo (P): individuo posado, generalmente sobre hojas o ramas, con las alas cerradas. Cuando la mariposa está perchada no necesariamente está inmóvil, ocasionalmente se da vuelta sin cambiar de lugar o, raramente, se desplaza sobre la percha.

Es interesante hacer notar que las vueltas que dan los individuos sin cambiar de sitio, sugieren una conducta termoreguladora (Kingsolver, 1985), ya que parecen exponer la parte ventral de sus alas a la acción directa de los rayos solares, y las vueltas que dan parecen ser para exponer alternativamente uno y otro lado de su cuerpo. Este tipo de conducta termoreguladora es denominado "asoleamiento lateral" y es común en mariposas de la Familia Lycaenidae (Kingsolver, 1985). Esta manera de calentarse, en caso de que tal sea la función de dicho comportamiento (Findlay et al., 1983), puede ser muy importante si consideramos que los machos prácticamente no se alimentan (y, por lo tanto, no obtienen energía) mientras están en sus territorios.

2. Alimentación (A): la mariposa percha sobre una flor e introduce su proboscis dentro de la misma.

3. Vuelo para cambiar de percha (VCP): el animal vuela

Tabla III.1. Catálogo conductual de machos territoriales.

Conductas no interactivas.

1. Percheo (P).
2. Alimentación (A).
3. Vuelo para cambiar de percha (VCP).
4. Vuelo alrededor de la zona de percheo (VAZP).
5. Vuelo alrededor del territorio (= "Vuelo para patrullar"; VPP).
6. Vuelo para abandonar el territorio (VAT).

Conductas interactivas.

1. Vuelo de inspección (VI).
 2. Vuelo horizontal (VH).
 3. Vuelo de persecución (VP).
 4. Vuelo en espiral (VE).
 5. Vuelo en espiral inclinado (= VE con componente horizontal; VEH).
 6. Cortejo (CR).
 7. Cópula (CO).
-

"espontáneamente" (i.e., en ausencia de perturbaciones externas evidentes) de una percha a otra, siguiendo una trayectoria rectilínea. Estos vuelos son cortos tanto en distancia (≤ 1 m) como en duración (unos cuantos segundos, tal vez nunca más de 5).

4. Vuelo alrededor de la zona de percheo (VAZP): el individuo vuela espontáneamente, dando vueltas alrededor de la zona en que estaba perchado, posándose, después, en la misma percha o en una muy cercana (≤ 50 cm). También puede ocurrir cuando un individuo regresa a su zona de percheo, después de inspeccionar o interactuar de alguna manera con otro animal.

5. Vuelo alrededor del territorio (= Vuelo para patrullar; VPP): el animal vuela espontáneamente a lo largo de los límites de toda, o al menos, la mitad del área que ocupa.

6. Vuelo para abandonar el territorio (VAT): el animal percha en los límites del territorio (en un área que no coincide con la zona de percheo), posteriormente vuela de manera más o menos rectilínea (al menos hasta donde se perdía de vista) alejándose del mismo y no regresa, al menos en lo que resta del día. Estos vuelos solo se observaron al atardecer y se vieron precedidos por frecuentes cambios de percha fuera de la zona de percheo, aunque dentro del territorio.

7. Vuelo de inspección (VI): este tipo de vuelo sólo ocurre cuando cerca del individuo R (distancia ≤ 2 m) pasa volando algún animal. El R vuela detrás de este, se le acerca (en general a una distancia < 1 m) y regresa a posarse en su zona de percheo; no se observa ninguna alteración en el comportamiento del animal "investigado". Los animales inspeccionados generalmente son mariposas de especies distintas a *Sandia*, principalmente piéridos, plebejinos, *Anthanassa texana* (Nymphalidae), *Pterourus multicaudatus* (Papilionidae), y *Danaus* sp (Nymphalidae). Estos vuelos rara vez ocurren cuando pasa algún otro tipo de insecto (dípteros grandes u odonatos) o un ave. Los vuelos son cortos tanto en duración (tal vez nunca más de 5 segundos) como en distancia (los R nunca salen de su territorio y, en muchos casos, ni siquiera llegan a los límites del mismo).

8. Vuelo horizontal (VH): estos vuelos ocurren cuando cerca del R pasa una mariposa de su misma especie o de alguna especie de Plebejinae (Lycaenidae). Cuando el R detecta a la otra mariposa (= "intruso"=I), vuela detrás de ella y, al encontrarse ambos, comienzan un "vuelo interactivo" en el que los individuos vuelan rápidamente uno alrededor del otro, desplazándose a lo largo de un plano horizontal (i.e., paralelo al suelo). Estos desplazamientos no necesariamente son en línea recta, sino que el par de individuos puede dar vueltas y seguir trayectorias erráticas. En la mayoría de las ocasiones (76.5%) no salen del territorio durante la interacción. Aparentemente estas interacciones son de menor duración e "intensidad" (vuelo más lento y círculos descritos más amplios) al involucrar plebejinos que contra *S. xami*.

9. Vuelo de persecución (VP): estos vuelos ocurren cuando cerca del R pasa un I coespecífico. El R vuela detrás del I, éste parece "responder" volando más velozmente, dando como resultado una rápida persecución que los lleva a los límites o fuera del territorio. Estos vuelos son mucho más largos que los VI, tanto en distancia (en algunas ocasiones se perdían de vista) como en duración.

10. Vuelo en espiral (VE): este tipo de interacción involucra exclusivamente a individuos de *Sandia xami*. Durante estas interacciones los individuos vuelan uno alrededor del otro, solo que, a

diferencia de lo que ocurre en los VH, se van desplazando a lo largo de un eje vertical (i.e. perpendicular al suelo). Este patrón de desplazamiento parece ser resultado de que cada uno de los individuos trata siempre de quedar por arriba del otro. La altura que alcanzan durante la interacción es variable, ya que en unas ocasiones suben apenas unos 2 m, mientras que en otras llegan tan alto que ya no se les puede observar a simple vista.

11. Vuelo en espiral inclinado (= Vuelo en espiral con componente horizontal; VEH): este tipo de interacción también ocurre únicamente "contra" S. xami, y es esencialmente igual a VE solo que el eje de desplazamiento vertical no es perpendicular al suelo, sino que forma un ángulo menor de 90°.

12. Cortejo (CR): el cortejo comienza cuando una hembra vuela cerca del macho, éste la sigue, y comienza un vuelo, similar a los VP pero mucho más lento, a lo largo de un plano horizontal. Durante estos vuelos el macho vuela muy cerca de la hembra (a una distancia de entre 5 y 10 cm), ligeramente arriba y por detrás de ella. Este vuelo dura aproximadamente medio minuto (n= 3), a menos que existan perturbaciones externas, tales como un viento fuerte, que provoquen que la pareja pierda contacto momentáneamente. Posteriormente, las mariposas perchan (pueden haber varios intentos antes de lograrlo). Al posarse, el macho se coloca frente a la hembra aleteando vigorosamente, mientras ella se mantiene inmóvil y con las alas cerradas. Sin dejar de aletear, el macho camina hacia la hembra y se da vuelta de manera que su cuerpo queda al lado del de ella, mirando en la misma dirección. Todavía aleteando, el macho torsiona su abdomen y se acopla con la hembra. deja de aletear y se da vuelta, de manera que queda mirando en dirección opuesta a ella, en la posición de cópula clásica de muchas mariposas (p. ej., ver foto en Powell, 1968). El proceso, desde que aterrizan hasta que alcanzan la posición de cópula, dura entre 10 y 20 segundos (n= 2). En un caso se observó el momento en que terminó la cópula; la hembra dió un par de vueltas como si estuviera "destornillándose", hasta que se desacopló del macho. Posteriormente se alejó volando del territorio (en ocasiones la hembra se queda perchada dentro o cerca de los límites del territorio durante un cierto tiempo antes de partir).

La duración de las cópulas no se estableció, aunque parece ser variable (fig III.1.). Los cortejos pueden ocurrir a lo largo de casi todo el periodo de ocupación diurna del territorio (fig III.1.). En la tabla III.2. se muestra la distribución de cópulas entre diferentes machos, territorios y días.

La descripción de las diferentes pautas conductuales de los machos R, permite clasificarlas de acuerdo al contexto en que se presenta cada una. Una primera división sería entre lo que se denominarán conductas interactivas y no interactivas (tabla III.1.). Estas últimas son aquellas que ocurren de manera espontánea, i. e., sin que sea necesario el concurso de otro animal.

En cuanto a las conductas interactivas, se pueden dividir en dos categorías dependiendo de la identidad del organismo que sirve como estímulo para que ocurran. Un primer grupo sería el de aquellas conductas cuyos factores causales son mariposas de varias especies (incluida Sandia); aquí quedarían incluidos VI y VH (tabla III.3.).

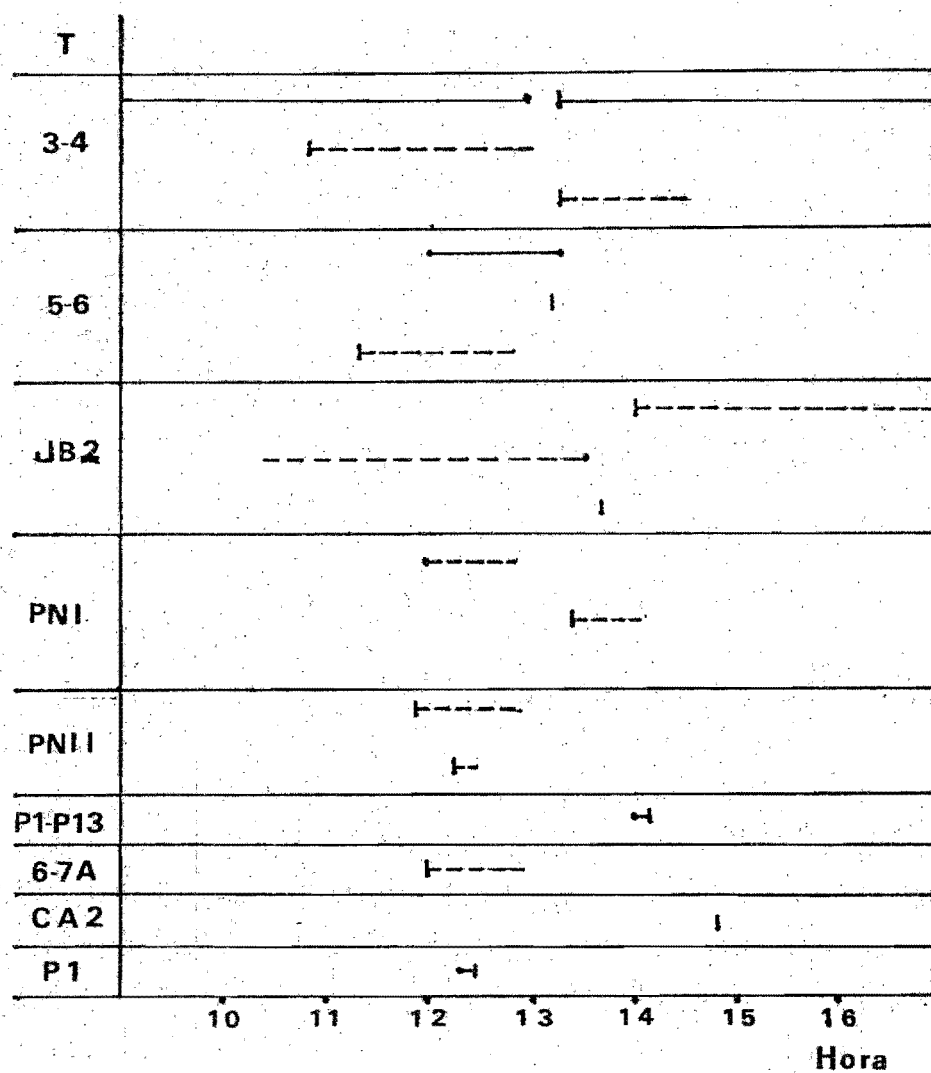


Figura III.1. Distribución diurna y por territorio de las cópulas observadas.

T: Territorio.

—; — : Inicio o fin de una cópula.

—; — : Cópula observada ya que había iniciado; cuando terminó la observación seguían copulando.

— : Observación continua.

----- : No se observó lo que ocurrió a lo largo de este periodo.

Tabla III.2. Distribución de cópulas entre diferentes territorios (=T), machos y días.

T	# de cópulas	# de machos que copularon	# de días**
3-4	3	3*	3
5-6 S	3	3	2
JB 2	3	3	3
PNI	3	2	3
PNII	2	2*	2
P1-P13	1	1	1
6-7A S	1	1	1
JBCA 2	1	1	1
P 1	1	1	1

** Número de días en que se efectuaron las cópulas. P. ej., en el T 56 S ocurrieron dos cópulas el mismo día.

* Uno de estos machos es el mismo.

Tabla III.3. Frecuencia con la que ocurren diferentes tipos de interacciones en función de la identidad del intruso (= I).

I	VI.1	VH.2	VP.2	VE.2	VEH.2	VC.2
<i>S. xami</i> 3	2 (2.2%)	16 (29.6%)	15 (75%)	11 (91.7%)	51 (85%)	0
<i>S. xami</i> ♂	1 (1.1%)	2 (3.7%)	5 (25%)	1 (8.3%)	9 (15%)	0
<i>S. xami</i> ♀	0	0	0	0	0	14 (100%)
Plebejino	33 (33.2%)	34 (63%)	0	0	0	0
Otras especies de mariposas 5	55 (60.4)	2 (3.7%)	0	0	0	0
Total	91 (100%)	54 (100%)	20 (100%)	12 (100%)	60 (100%)	14 (100%)

1 Ver simbología en tabla III.1.

2 Todos estos vuelos se vieron precedidos de un VI no incluido en la tabla.

3 Sexo no determinado.

4 Plebejinae (Lycaenidae).

5 *Pterourus multicaudatus* (Papilionidae), *Anthanassa texana* (Nymphalidae), *Danaus* sp. (Nymphalidae) y varias especies de Pieridae.

Por otra parte, las categorías 3 a 7 solo ocurren contra individuos de S. xami (tabla III.3.).

De las conductas no interactivas hay una que tiene particular importancia para este trabajo: los VPP. Como ya se mencionó, durante estos vuelos, los machos recorren los límites de una zona muy bien definida que, en general, corresponde a una pequeña hondonada u oquedad, a un plano de roca rodeado de vegetación, o a una zona de vegetación baja rodeada por vegetación más elevada. Es decir, las zonas "patrulladas" presentan límites topográficos que corresponden a muros, promontorios de roca o vegetación alta. Si imaginamos a estas zonas como cuadriláteros (lo cual no es muy lejano a la realidad), el 89% de ellas presenta límites bien definidos en al menos tres de sus lados (67% en los cuatro, tabla III.10.). Ejemplos de esto se encuentran en la figura III.4.

Aunque el hecho de que los machos ocupen áreas bien definidas no necesariamente indica que sean territoriales, es interesante destacar que este mismo tipo de comportamiento se presenta en siete especies de mariposas territoriales (Austin, 1977; Robbins, 1978; Bitzer y Shaw, 1979-80, 1983; Wickman y Wiklund, 1983; Alcock, 1985), y que, en éstas, los límites del territorio son definidos conductualmente por medio de dichos vuelos. En varias, estos límites territoriales coinciden con características topográficas que resaltan en el paisaje, al igual que lo que ocurre con las áreas patrulladas por S. xami. Por otra parte, también es necesario señalar que no en todos los R se observó este comportamiento.

En relación a los vuelos interactivos, tenemos que los VI son dirigidos de manera relativamente indiscriminada contra mariposas y algunos otros insectos. El "relativamente" de la oración anterior se debe a que los insectos muy pequeños (p. ej. moscas y abejas) son ignorados por los machos. En el otro extremo de tamaños no parece existir un límite tan bien definido, ya que se les ha visto inspeccionar objetos voladores tan grandes como la sombra de un ave.

Los VI, en general, son de corta duración (< 5 segundos) y preceden a todos los demás vuelos de tipo interactivo (2 a 6 de la tabla III.1.). Estos hechos parecen indicar dos cosas: primero, los VI al parecer sirven para aproximarse al I y determinar su identidad, ya que lo que ocurre después de la inspección depende del tipo de intruso de que se trate (tabla III.3); en segundo lugar, la brevedad de los VI parece indicar que su habilidad discriminatoria es bastante buena. En términos generales, se sabe que las señales visuales juegan un papel importante en este sentido (Silberglind, 1977, 1984), particularmente el color, tipo de movimiento y tamaño.

Salvo cuando son coespecíficos o plebejinos los I solamente provocan este tipo de interacción. Los plebejinos son los únicos insectos heteroespecíficos que suscitan algún otro tipo de interacción (VH en el 60% de sus interacciones con S. xami tabla III.3.). En relación a esto, es interesante señalar que estas mariposas son las más parecidas en tamaño y forma a Sandía xami, en la zona de estudio. En cuanto al color no es mucho lo que se puede decir, ya que, aunque los plebejinos y S. xami son de colores muy distintos, es bien

conocido el hecho de que los lepidópteros tienen un espectro visual mucho más amplio que el de los humanos, y que los componentes ultravioleta de los patrones de color son muy importantes para la discriminación (Silberglied, 1977, 1984).

Los VH, ^{VE}VF^Y y VEH, brindan las evidencias más importantes de territorialidad en Sandia xami, ya que en todos los casos en que esta conducta se ha demostrado en mariposas, vuelos de uno o varios de estos tipos son utilizados para defender el territorio (ver apéndice B), i. e. son comportamientos de carácter "agresivo". Otro aspecto interesante de este tipo de interacciones es que, salvo los ^{VX^H} son conductas netamente sociales (i. e., ocurren únicamente entre individuos de la misma especie, tabla III.3.).

En resumen, los argumentos hasta aquí presentados sugieren que los machos de Sandia xami son territoriales (i. e., defienden áreas definidas), y que esta territorialidad está dirigida principalmente hacia individuos de su misma especie.

Para apoyar la hipótesis propuesta en el párrafo anterior se presenta una serie de evidencias conductuales cuantitativas. En primer lugar, si esta mariposa es territorial y los vuelos arriba mencionados sirven para la defensa del territorio, entonces se puede predecir que, cuando un individuo entra al territorio e interactúa con el ocupante, la probabilidad de que ambos individuos, I y R, ocupen el área después de dicha interacción debe de ser muy baja (Baker, 1983). Esto quiere decir una de dos cosas: (a) la presencia de un R en el área impide que ésta sea ocupada por un I, o (b) un I puede establecerse en el área únicamente cuando el R la abandona por alguna causa, incluido el "desplazamiento" por parte del I durante la interacción. En relación a esto, en todos los casos observados, el resultado final de las interacciones fue que sólo uno de los individuos se quedaba en el área. Típicamente, un I entraba al área y, una vez dentro, podían ocurrir una de tres cosas: (1) el I cruzaba y salía del territorio sin ser detectado por el R; (2) el I pasaba volando cerca del R y ocurría una interacción entre ambos, o (3) el I se perchaba dentro del territorio sin ser detectado por el R.

El caso 1 fue el menos frecuente y no hay mucho que decir acerca del mismo. En el caso 2, en muchas ocasiones los individuos interactuaron una sola vez con el resultado de que uno abandonaba el área y el otro se quedaba o regresaba a la misma (columnas 2 y 4 de la tabla III.4.). En otras ocasiones (14.5% de las interacciones intraespecíficas), después de una primera interacción ambos perchaban en el área (columna 1 de la tabla III.4.), posteriormente uno de los dos individuos volaba y ocurría otra interacción; esto último podía ocurrir unas pocas veces más, sin embargo, el resultado final fue que sólo uno de los individuos se quedaba en el área. Finalmente, en relación al caso 3, tenemos que el I puede estar perchado desde unos cuantos segundos hasta varios minutos (Nota 1: En una ocasión llegó un macho nuevo al T34 y se perchó en el extremo contrario al ocupado por el R; estuvo dentro del área desde las 12:50 hasta las 13:14 - 24 min - sin ser detectado e, incluso, interactuando con otras mariposas. A las 13:14 voló a inspeccionar una mariposa heteroespecífica y se encontró con el R "original", interactuaron y sólo quedó éste último

Tabla III.4. Resultado de las interacciones entre machos residentes (R) e intrusos (I) en función del tipo de interacción.

Interacción	RPT/IPT	RPT/IST	RPT/I?	?PT/?ST	Total
VH vs. <u>S. xami</u>	1 (5.6%)	13 (72.2%)	0	4 (22.2%)	18 (100%)
VH vs. Plebejino	6 (16.7%)	9 (25%)	21 (58.3%)	0	36 "
VE	2 (16.7%)	5 (41.7%)	4 (33.3%)	1 (8.3%)	12 "
VP	3 (15%)	14 (70%)	2 (10%)	1 (5%)	20 "
VEH	10 (16.7%)	35 (58.3%)	2 (3.3%)	13 (21.7%)	60 "

RPT, IPT: R, I percha en el territorio.

IST: I sale del territorio.

I?: no se sabe dónde quedó el I.

?PT, ?ST: no se sabe quien salió ni quien quedó en el T.

Tabla III.5. Probabilidad de que uno (R *) o ambos (R e I) interactuantes perchen en el T en función del tipo de interacción.

Después de la interacción:	VH vs. <u>S. xami</u>	VH vs. Plebejino	VP	VE	VEH
RPT/IST	0.93	0.60	0.82	0.71	0.78
RPT/IPT	0.07	0.40	0.18	0.29	0.22

* En ningún caso se observó que I ocupara y R abandonara el T.

en el territorio), eventualmente uno de los dos (R o I) vuela, se encuentran e interactúan, y ocurre, generalmente, lo mismo que en el caso 2.

Las evidencias antes mencionadas nos indican claramente que los machos defienden las áreas que ocupan, i.e., son territoriales. El siguiente aspecto a tratar es el de hacia quienes está dirigida dicha conducta territorial. Como ya se mencionó, de las conductas identificadas como de defensa territorial, tres se utilizan únicamente contra Sandia xami (tabla III.3.). La cuarta, VH, se dirige en 2/3 de las ocasiones contra plebejinos. La primera pregunta que surge es la de por qué defender el territorio contra estos últimos animales. Existen, al menos, tres explicaciones a esto: la primera es que los plebejinos utilizan el recurso defendido por S. xami y, por lo tanto, para evitar el consumo del mismo, los R los excluyen de sus territorios. Como se señala en la discusión, éste no es el caso.

Una segunda posibilidad es que la territorialidad sea una conducta social y lo que ocurre es que los Rs se equivocan y confunden a los plebejinos con individuos de su propia especie. No es mucho lo que se puede decir acerca de esto, sin embargo es interesante recordar el hecho de que, en muchas mariposas, la habilidad para discriminar entre individuos co y heteroespecíficos está muy bien desarrollado (Silberglied, 1977, 1984). Finalmente, la tercera posibilidad solo tiene sentido cuando se considera la función del comportamiento territorial en S. xami, aspecto que se considera en el siguiente capítulo.

Resumiendo, aparentemente, la territorialidad en S. xami es de naturaleza básicamente intraespecífica. Ahora bien, ¿es dirigida indiscriminadamente contra individuos de ambos sexos? En la tabla III.3. se muestra que en la gran mayoría de los casos no fué posible identificar el sexo de los Is, ésto se debía principalmente a que estos individuos, en general, al abandonar el territorio se alejaban rápidamente y a gran distancia, esto, aunado a la accidentada topografía de la zona de estudio, hacía sumamente difícil el tratar de seguirlos. Sin embargo, en todos los casos en que se pudo identificar el sexo de los Is (15%), se encontró que eran machos. Además, en todos los estudios de mariposas territoriales en que se ha podido identificar el sexo de los individuos repelidos de los territorios (ver I.4.), se ha mostrado que estos siempre son machos. La evidencia anterior, junto con la que será discutida en relación al valor adaptativo de la territorialidad en S. xami (cap. IV), hace pensar que es muy probable que todas las acciones de defensa territorial estén dirigidas contra otros machos. Sin embargo, es importante señalar que los VP se parecen a los vuelos que utilizan las hembras de algunas especies para rehusar aparearse (Silberglied, 1977; Wiklund, 1982; Wickman y Wiklund, 1983; Rutowski, 1984). En general, estos vuelos son efectuados por hembras no receptivas que ya se han apareado. En la tabla III.3. se muestra que en el 75% de los VP observados, no se determinó el sexo del I, por lo que no podemos descartar que algunos de dichos vuelos hayan ocurrido "contra" hembras no receptivas. En una ocasión se observó una interacción que comenzó de manera similar a un VC, y, posteriormente, se convirtió en un VP. Esto podría apoyar la idea de que algunos VP fueron, en realidad, vuelos para rechazar

apareamientos ("mate-refusal").

Otro aspecto importante es el de quién gana las disputas territoriales. En primer lugar, sabemos que al finalizar los vuelos de interacción lo que ocurre en la gran mayoría de los casos (87%, tabla III.4.), es que el R regresa a perchar a su territorio (en el resto de los casos no se supo cual de los individuos regreso). Sin embargo, para tener una idea mas clara de quién ganó, sólo debemos tomar en cuenta las columnas 1 y 2 de la tabla III.4., que es donde se incluyen los casos en los que se sabe con certeza que ocurrió tanto con el R como con el I. En la tabla III.5. se muestra la probabilidad de que solamente el R ocupe el territorio (= probabilidad de que I abandone el territorio) después de una interacción, en función del tipo de interacción. Como podemos darnos cuenta, en el caso intraespecífico, la probabilidad de que el R gane después de una sola interacción es siempre mayor al 70%. En el resto de las ocasiones no fue el I el que ganó, sino que regreso al territorio junto con el R. Como ya se dijo, en muchas ocasiones el R y el I interactúan varias veces antes de que uno abandone, *i.e.*, en todos los casos en que fue posible distinguir al R y al I (n= 76), el R gano la interacción. Además, solo en un par de ocasiones se tuvo la sospecha de que el I venció al R.

Por otra parte, a diferencia de lo que se ha visto con otras mariposas (ver cap.I), en ningún caso se observó un territorio compartido entre varios machos residentes. Solamente una vez se observó el caso de una división de territorio (T34 → T34N + T34S), posteriormente, ambos territorios estuvieron ocupados varios días. Cabe señalar que el territorio dividido es uno de los más grandes y, a diferencia de los demás, aproximadamente en su parte central tiene una planta grande (Phytolaca?) que sirvió como límite entre los dos territorios. Como se menciona en la sección III.4., las áreas territoriales pueden ser caracterizadas como "anfiteatros" naturales y el T34 es uno de los pocos que parece estar formado por dos de estos anfiteatros (ver fig. III.4.).

III.3. Patrones temporales de ocupación de territorios y presupuestos de tiempo de machos territoriales.

En días despejados los machos llegan a sus territorios alrededor de las 10:00, ocupandolo continuamente hasta después de las 15:00, hora en que lo abandonan (tabla III.6.). Por lo tanto, el periodo de defensa territorial tiene una duración promedio de 5 h.

A lo largo de este periodo, los Rs pasan la mayor parte del tiempo perchados (tabla III.7). La proporción de tiempo que utilizan en interactuar con otros coespecíficos es muy baja, aproximadamente del 0.5%. Salvo los vuelos interactivos contra S. xami la mayor parte del tiempo las actividades señaladas en la tabla III.7. se desarrollan dentro de los límites del territorio (tabla III.8.).

El número de días que un macho ocupa un mismo territorio (Nota 2: Solo se observó un caso de cambio de territorio: el macho #149 ocupó el territorio FNII al menos el 3/I/85, los dos días siguientes se le observó ocupando el T34. El día 6 no se visitó el territorio, pero el

Tabla III.6. Periodo de ocupación diurna de territorios.

	$\bar{x} \pm S$	Rango	n
Hora de llegada	09:55 \pm 43	09:01--10:32	8
Hora de partida	15:11 \pm 52	14:24--16:20	4

Tabla III.7. Presupuesto temporal de machos territoriales.*

Actividad	% $\bar{x} \pm S$	Rango	C.V.
Perchar	97.9 \pm 1.8	92.09--100	1.84
V no In.	0.93 \pm 0.85	0--3.59	91.40
V In. vs. O	0.61 \pm 0.63	0--1.96	103.30
V In. vs. S	0.46 \pm 0.98	0--4.45	213.04

* Basado en datos de 24 machos observados por periodos de 45-130 min. (tiempo total= 1418.5 min.= 23.64 hrs.).

V no In.: vuelos no interactivos. V In.: vuelos interactivos.

O: otras especies de mariposas. S: Sandia xami.

C.V.: Coeficiente de variación.

Tabla III.8. Proporción del tiempo que los machos R pasan dentro y fuera del T.

Actividad	Dentro del T		Fuera del T		n*
	% $\bar{x} \pm S$	Rango	% $\bar{x} \pm S$	Rango	
Perchar	97.6 \pm 6.3	72.7--100	2.4 \pm 6.3	0--27.2	24
V no In.	98.4 \pm 5.5	76.2--100	1.6 \pm 5.5	0--23.8	19
V In. vs. O	98.9 \pm 3.3	87.2--100	1.1 \pm 3.3	0--12.8	18
V In. vs. S	43.5 \pm 34.9	0--100	56.5 \pm 34.9	0--100	8

* n varía debido a que solo se tomaron en cuenta aquellos presupuestos en que la actividad ocurrió.

día 7 se le observó todavía en el T34. Es interesante señalar que este macho copuló en ambos territorios los días 3 y 7) varía entre uno y 23 días (fig. III.2.). El 78% de los machos ocuparon territorios durante un solo día (sin embargo, ver sección II.3.), el 22% restante ocupó su territorio un promedio (\pm S) de 7.4 (\pm 5.6) días. Si uno considera a todos los individuos el promedio baja a 2.4 (\pm 3.7) días.

Por otra parte, no todos los días son ocupados los territorios (tabla III.9.), aun cuando las condiciones climáticas sean adecuadas. Además, no todos los territorios son utilizados con la misma frecuencia (tabla III.9.). Sin embargo, los mismos territorios son ocupados por distintos machos (tabla III.9) pertenecientes, incluso, a diferentes generaciones (fig. III.3).

III.4. Características de los territorios.

En un principio, los territorios fueron definidos a partir del comportamiento de las mariposas. Las pautas conductuales utilizadas fueron los VPP y los VI (tabla III.1 y fig. III.4.). Como ya se dijo (sección III.2.), los primeros definen claramente los límites del territorio, sin embargo estos vuelos fueron muy poco frecuentes (de hecho, no se observaron en todos los machos R). Los VI los presentaron todos los R observados y fueron de mayor utilidad, ya que, en una gran proporción de ellos, la máxima distancia recorrida correspondió a los límites definidos con los VPP. En todo caso, los VI nunca llevaron a los R mas allá de estos límites.

En todos los casos, los límites definidos conductualmente correspondieron con características topográficas que actuaban como "límites naturales". Estos rasgos topográficos podían ser muros, rocas o vegetación alta (fig. III.4.). Los límites de un territorio, en general, correspondieron entre los distintos machos que lo ocuparon. Aunque las excepciones a esto último fueron raras, podemos citar, por ejemplo, el caso del T34, que se dividió en los territorios T34N y T34S (fig. III.4.).

El tamaño de los territorios es muy variable (fig. III.5.) y no presenta ninguna relación con la frecuencia de ocupación (tabla III.9.; Correlación de Spearman, $r_s = 0.24$, $p > 0.1$). Esto último sugiere que el tamaño, per se, no es una característica muy importante para determinar que una localidad sea atractiva como territorio.

Un rasgo notable de los territorios es el "carácter de anfiteatro" que presentan. Estos anfiteatros pueden ser oquedades del terreno, zonas de vegetación baja rodeadas por plantas y/o rocas altas, segmentos de veredas con vegetación a ambos lados, o "nichos" de construcciones (tabla III.10.). En los casos en que se encuentran en oquedades, los territorios presentan límites topográficos por todos sus lados. Cuando se encuentran en zonas planas, la mayoría (18 de 22) se encuentra bien delimitado por, al menos, tres de sus lados (tabla III.10.).

Este carácter de anfiteatro puede ser muy importante para la defensa territorial, al menos por dos razones. Primero, el que el territorio tenga límites bien definidos permite al R saber con certeza

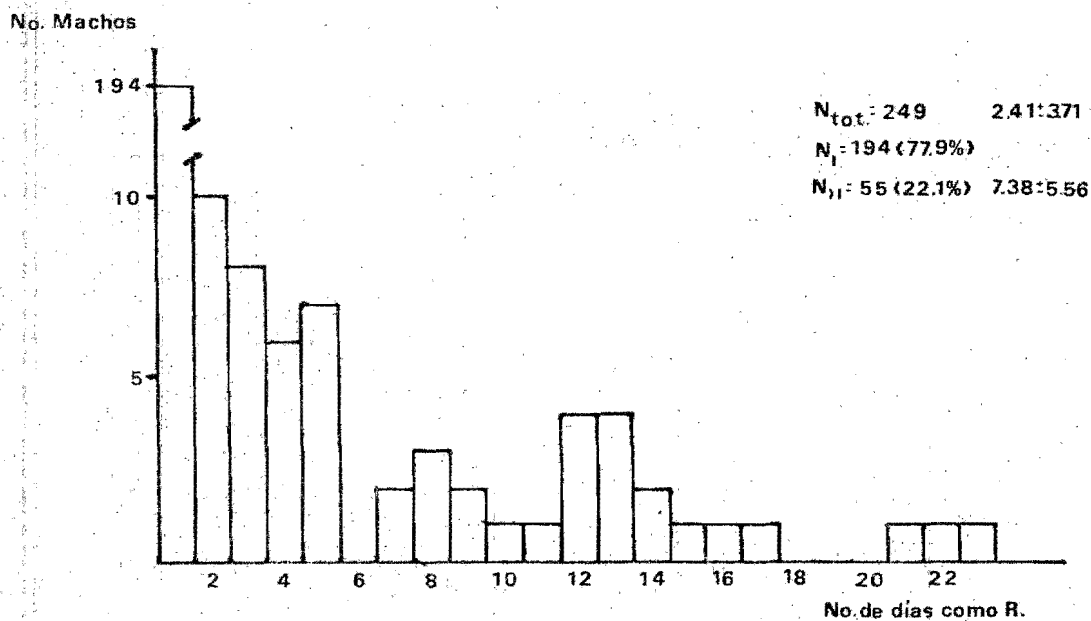


Figura III.2. Distribución de frecuencias de número de días que un macho ocupó un territorio.

N_{tot} : Número total de machos observados. $\bar{X} \pm S.$

N_1 : Número de machos observados un solo día.

$N_{>1}$: Número de machos observados más de un día. $\bar{X} \pm S.$

Tabla III.9. Patrón temporal de ocupación de diferentes territorios.

Territorio*	# de días revisado.	# de días ocupado.	Frecuencia de ocupación.	# de machos	# de días/macho (rango).	Tamaño (m ²).
3-4 N	107	86	0.80	41	1--23	11.22
6-7 A	76	52	0.68	31	1--13	8.91
H	32	15	0.47	12	1--8	14.28
5-6 S	76	35	0.46	35	1	6.21
JB2	66	26	0.40	17	1--5	4.60
7-8 E	68	20	0.29	11	1--12	13.80
5-6 N	76	9	0.12	8	1--2	6.97
6-7 B	68	7	0.10	5	1--5	12.48
3-4 S	107	9	0.08	4	1--8	28.35
7	68	4	0.06	4	1	4.56
6	76	4	0.05	4	1	5.70

* Sólo se toman en cuenta los territorios visitados más de 30 días.

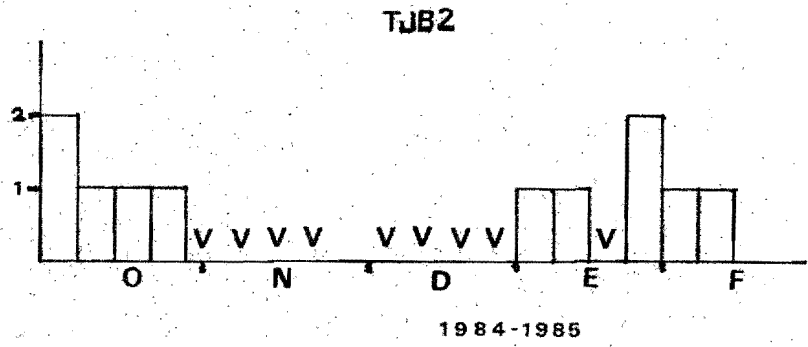
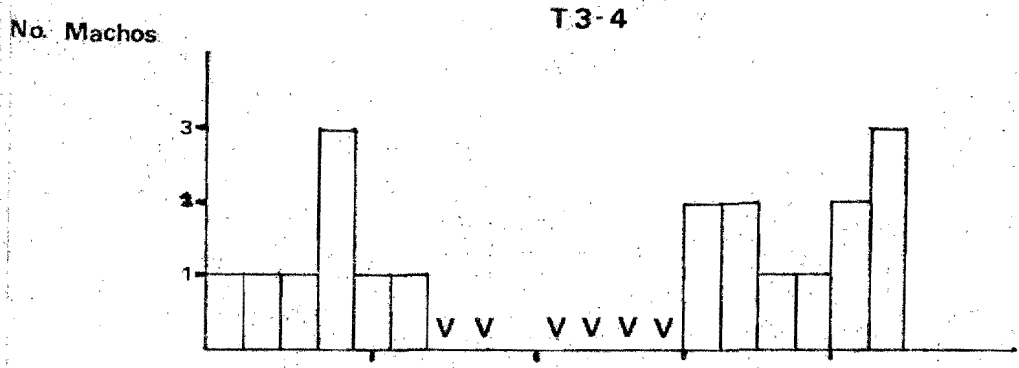


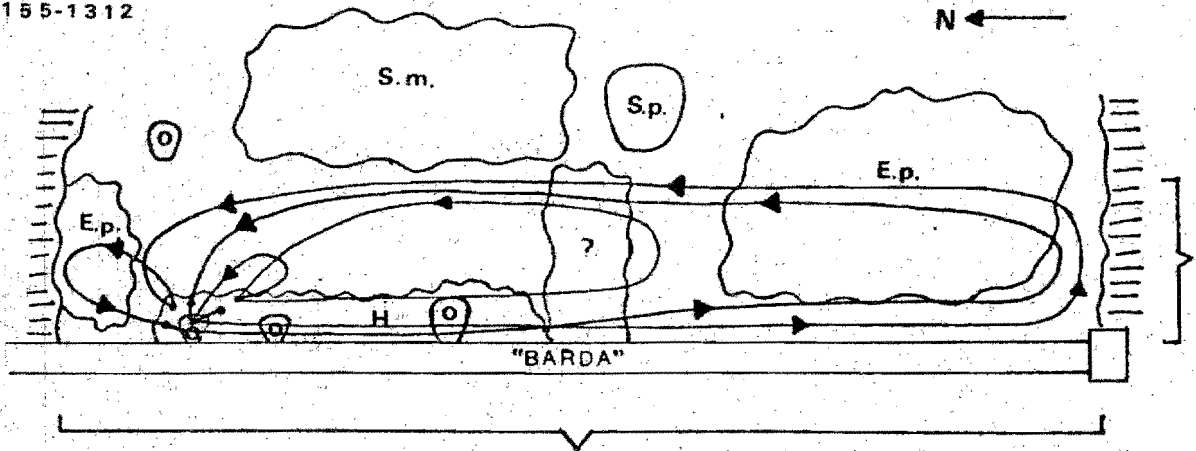
Figura III.3. Patrón temporal de ocupación de los territorios T 3-4 y T JB2 durante los meses de Octubre de 1984 a Febrero de 1985. En el eje de las ordenadas se grafica el número de machos que ocupó el territorio en una semana particular.

V: Territorio no ocupado en toda la semana.

T3-4

32

1155-1312



TPNI

1135-1235

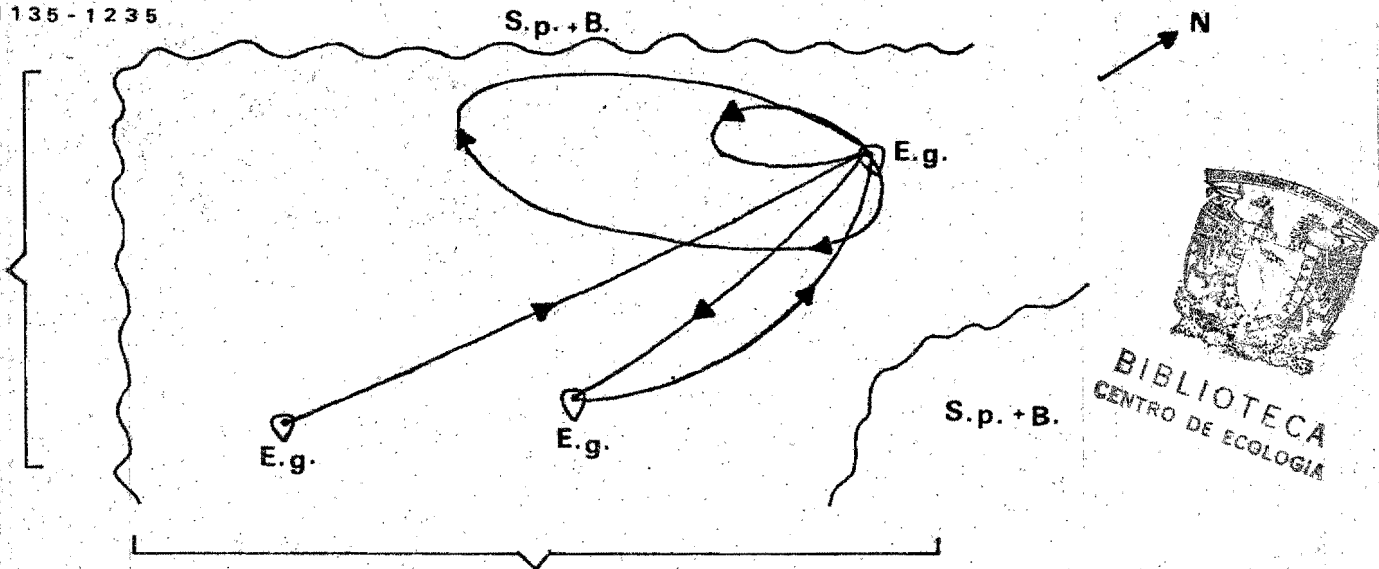


Figura III.4. Ejemplos de la conducta de dos machos en sus territorios.

T 3-4: Macho # 1, observado entre las 11:55 y las 13:12 del día 21-XII-83.

TPNI: Macho # 125, observado entre las 11:35 y las 12:35 del día 27-X-84.

S.m.: *Schinus molle* (Anacardiaceae). S.p.: *Senecio praecox* (Compositae).

E.p.: *Eupatorium petiolare* (Compositae). O: *Opuntia* sp (Cactaceae).

B.: *Buddleia cordata* (Loganiaceae). E.g.: *Echeveria gibiflora* (Crassulaceae).

?: Arbusto no identificado. H: Hierbas no identificadas. •: Sitios de percha.

—: Extensión del territorio. —>: Ruta seguida por el macho durante sus desplazamientos.

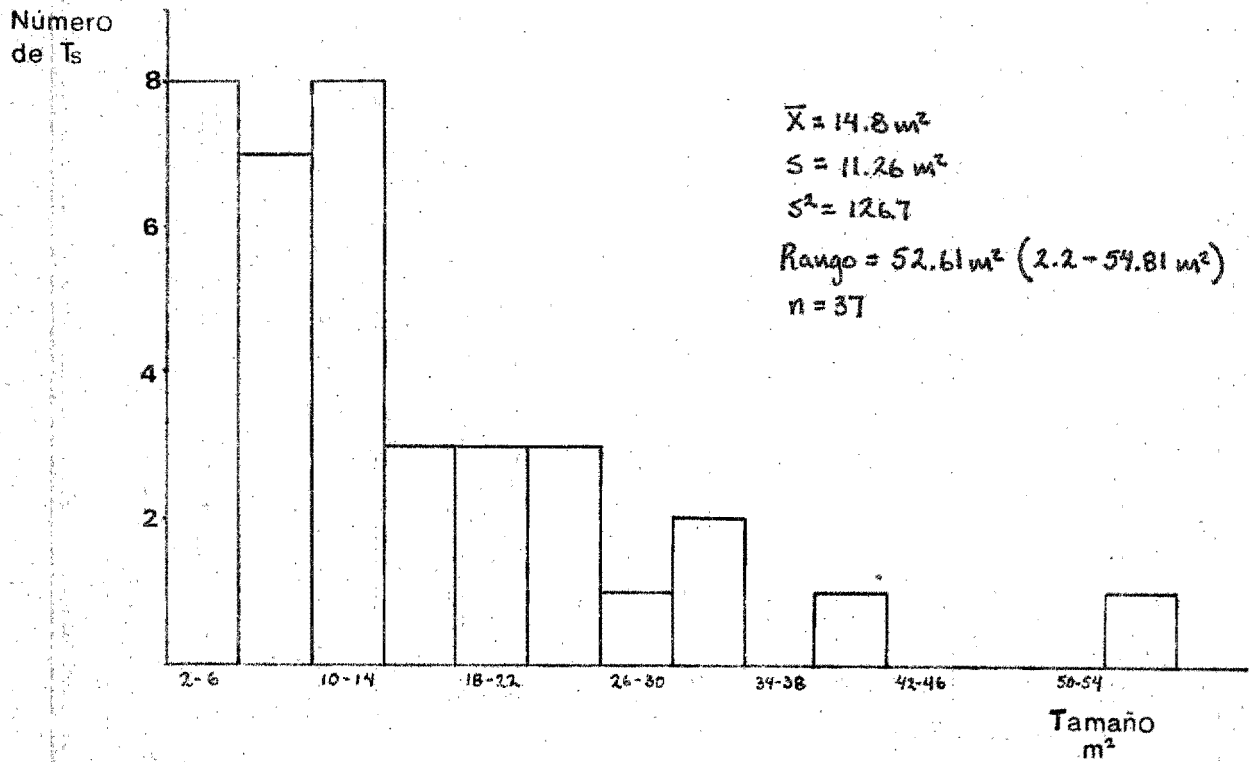


Figura III.5. Distribución de frecuencias del tamaño de los territorios.

TABLA III.10. Características topográficas de los territorios.

Junto o sobre una V. (35; 97.22%) *	V. Natural (9; 25%)	Oquedad (3; 3.33%)	D. por 3 lados (2; 5.56%)
		Plano (6; 16.67%)	
	V. Artificial (26; 72.22%)	Oquedad (10; 27.78%)	D. por 2 lados (4; 11.11%)
		Plano (16; 44.44%)	D. por 3 lados (6; 16.67%) D. por 4 lados (6; 16.67%)
No junto o sobre V. — Oquedad (1; 2.78%)			

* (número de territorios; porcentaje del total de territorios).
V. = Vereda. D. = Delimitado.

Tabla III.11. Proporción del área territorial cubierta con vegetación de altura mayor a la de la zona de percheo de los machos R.

% del territorio cubierto con vegetación y/o rocas de altura mayor a la de la zona de percheo.	Número de territorios.
70	1*
25	1
20	5
15	1
10	3
5	5
0	18

* Este territorio se ubica en un "nicho" de una construcción y toda la vegetación se encuentra pegada a la pared (enredadera).

que área defender y, segundo, el carácter de anfiteatro le facilita la inspección visual de la zona. Los datos acerca de la proporción del área territorial que presenta vegetación de altura mayor a la de la zona de percheo de los R (y que, por lo tanto, podría disminuir la visibilidad) (tabla III.11.), también sugieren que la segunda razón es importante.

Otra característica común a prácticamente todos los territorios (35 de 36), es el hecho de que se encuentran ubicados sobre o a un lado de senderos o veredas (tabla III.10.). Estas veredas pueden ser naturales ("corredores" cuyo piso está formado por vegetación baja o roca, bordeados por vegetación o rocas más altas) o artificiales (caminos de tierra o pavimento, conductos de cables eléctricos, o senderos formados debido a que las personas pasan constantemente por ciertas áreas).

La forma de los territorios (vista aérea) es variable (tabla III.12.), predominando la forma oval-rectangular (84% de los territorios).

Como se señala en el primer capítulo, un aspecto de importancia fundamental para poder determinar el valor adaptativo de la territorialidad, es el tipo de recursos que están siendo defendidos. Los recursos obvios que podrían estar defendiendo los machos de *S. xami* son de dos tipos: flores (= recursos alimenticios de adultos) o *Echeveria gibbiflora* (= sitios de oviposición). En la tabla III.13. se presentan los datos de presencia de estos recursos en los 37 territorios estudiados. En relación a las flores, tenemos que, aunque una gran proporción de los territorios en alguna ocasión presentó este recurso dentro de sus límites (86%), un porcentaje muy similar (83%) de los mismos estuvo ocupado cuando no habían flores dentro. Otro dato interesante es que casi el 40% de los territorios estuvo ocupado solamente en las temporadas en que no habían flores presentes.

E. gibbiflora estuvo presente en menos del 40% de los territorios (tabla III.13.). En los que hubo, el número de plantas por territorio fue muy distinto, pudiendo encontrarse entre uno y 29 individuos (tabla III.14.). Además, la mayoría de los territorios con frecuencia de ocupación alta no presentaban *E. gibbiflora* (tabla III.15.).

Tabla III.12. Forma y orientación de los territorios.

Forma	# de territorios (%)	Orientación
Triangular	1 (2.63)	*
Circular	1 (2.63)	No hay vereda
Cuadrangular	4 (10.53)	=
	3 (7.9)	≠
Oval	26 (68.42)	=
Rectangular	2 (5.26)	**
	1 (2.63)	*

* Territorio ubicado donde confluyen varias veredas.

= Eje mayor (algún eje en el caso circular cuadrangular) con la misma orientación de la vereda.

≠ Eje mayor con orientación diferente a la de la vereda.

Tabla III.13. Presencia/Ausencia de recursos alimenticios en los territorios (=T)

Flores		<u>E. gibbiflora</u>	
# de T que alguna vez tuvieron	31 (86.11%)	# de T con	14 (37.84%)
# de T que nunca tuvieron	5 (13.89%)	# de T sin	23 (62.16%)
# de T ocupados cuando no habían	30 (83.33%)		
# de T ocupados sólo cuando no habían	14 (38.89%)		
# de T ocupados solo cuando habían	1 (2.78%)		

Tabla III.14. Número de E. gibbiflora presentes en los territorios (=T).

# de plantas	# de T	# de plantas con H*	# de T con macho*
0	23	—	4
1	3	0	1
2	2	2	0
2	1	1	1
3	1	2	1
3	1	0	0
4	1	3	0
6	1	2	0
6	1	1	0
8	1	1	0
21	1	4	1
29	1	12	1

H= Huevos de Sandia xami.

* Datos tomados el día 25/III/1985.

TABLA III.15. Relación entre la frecuencia de ocupación de los territorios y el número de E. gibbiflora presentes.

Territorio	Frecuencia de ocupación	# de <u>E. gibbiflora</u>
3-4 N	0.80	0
6-7 A	0.68	2
H	0.47	0
5-6 S	0.46	0
JB2	0.40	3
7-8 E	0.29	0
5-6 N	0.12	0
6-7 B	0.10	0
3-4 S	0.08	0
7	0.06	0
6	0.05	0

IV.1. Defensa territorial.

En la sección III.2. se presentaron evidencias que indican que los machos de S. xami exhiben una conducta territorial, y que ésta es dirigida, principalmente, contra machos coespecíficos. Uno de los aspectos más interesantes de la conducta de esta mariposa es que, en comparación con otras mariposas, parece ser una de las que muestra uno de los repertorios más variados de vuelos para defensa del territorio (ver Apéndice B). Además, existen diferencias entre dichas pautas conductuales en cuanto a dos aspectos: (1) la probabilidad de que sólo un individuo perchen en el territorio después de una interacción, y (2) la probabilidad de que el R salga del territorio durante una interacción. Aunque la discusión que se presenta a continuación es un tanto especulativa, vale la pena presentarla, ya que las diferencias antes mencionados sugieren diferencias en cuanto a la "intensidad" (agresividad) de las diferentes interacciones, y ésto, a su vez, sugiere diferencias individuales entre contendientes. Comenzaré por documentar dichas diferencias.

En la tabla III.5. se muestra la probabilidad de que el R como el I se queden o abandonen el territorio en función del tipo de interacción ocurrida. Lo que se observa es que la probabilidad de que sólo un individuo se quede en el territorio, en el caso intraespecífico, varía, observándose un incremento en dicha probabilidad: VE(0.71) → VEH(0.78) → VP(0.82) → VH(0.93). Dado que aquí no nos interesa la identidad del que se queda, sino las diferencias en función del tipo de interacción, es posible aumentar nuestro tamaño de muestra utilizando los datos de la columna ?PT/?ST de la tabla III.4. En la tabla IV.1. se presentan estos resultados. En este caso observamos un patrón muy similar al anterior, la probabilidad de que sólo quede un individuo en el territorio se incrementa de la siguiente forma: VE(0.75) → VEH(0.829) → VP(0.833) → VH(0.94). Sin embargo, estas diferencias no son estadísticamente significativas (Prueba de χ^2 ; $p > 0.5$).

Por otra parte, tenemos el efecto que tiene cada una de las interacciones en la probabilidad de que un R salga del territorio durante la interacción. En la tabla IV.2. se muestran estos resultados. Para comprender la posible importancia de estos datos es importante recordar que en ninguna de las conductas no interactivas (salvo VAT, obviamente) ni en los VI, los Rs abandonan su territorio. Es claro que la probabilidad de salir del territorio durante una interacción aumenta en el siguiente orden: VE(0) → VH(0.28) → VP(0.5) → VEH(0.73). Estas diferencias son estadísticamente significativas (Prueba de χ^2 ; $p < .001$). Explicar el por qué de las diferencias señaladas es un asunto complicado. A un nivel próximo (sensu Tinbergen, ver Krebs y Davis, 1981), en algunos casos, la naturaleza misma de las interacciones las explica (p. ej., dado que los VE ocurren a lo largo de un eje vertical y se inician, al igual que todas las interacciones, dentro del territorio, el R no sale de este último durante este tipo de interacciones). Sin embargo, la cuestión más interesante, desde el punto de vista evolutivo, es la de por qué se

Tabla IV.1. Probabilidad de que sólo uno (R o I) o ambos (R+I) interactuantes perchen dentro del territorio (=T) después de una interacción, en función del tipo de interacción.*

Interacción	Ambos perchan en T	Sólo uno percha en T
VH	1 (5.6%)	17 (94.4%)
VP	3 (16.7%)	15 (83.3%)
VE	2 (25%)	6 (75%)
VEH	10 (17.2%)	48 (82.8%)

* Sólo se toman en cuenta interacciones intraespecíficas.

Tabla IV.2. Probabilidad de que el residente (R) salga de su territorio (T) durante una interacción, en función del tipo de interacción.*

Interacción	R sale del T	R no sale del T
VH	15 (27.8%)	39 (72.2%)
VP	10 (50%)	10 (50%)
VE	0	12 (100%)
VEH	44 (73.3%)	16 (26.7%)

* Sólo se toman en cuenta interacciones intraespecíficas.

interactúa de distinta forma con diferentes individuos. Con los datos con que se cuenta, no es posible responder a esta pregunta; lo único que se puede hacer es especular.

Una posibilidad fascinante es que los patrones observados estén correlacionados con el grado de agresividad de la interacción, en cuyo caso las secuencias representadas indicarían una "escalada". Las suposiciones detrás de este argumento son que, en el segundo caso, entre más agresiva es una interacción, mayor es la probabilidad de que se salga del territorio. Esto podría explicarse al menos de dos maneras. Por un lado, podría ser que el gasto energético de los individuos sea mayor entre más lejos del territorio se desplazan, así un R tendería a utilizar las opciones menos agresivas, a fin de gastar la menor cantidad de energía (esto puede ser de gran importancia, ya que los machos prácticamente no se alimentan durante las horas que ocupan su territorio), y solo utilizarían las más costosas contra los Is más agresivos (i.e., aquellos que, de alguna manera, muestren tener una mayor tendencia a ocupar el territorio). Sin embargo, no es claro que los vuelos en los que se sale del territorio sean los más costosos, energéticamente hablando, ya que la duración de las diferentes interacciones es muy variable y, en algunos casos es obvio que interacciones durante las cuales no se sale del territorio (p. ej. VE) pueden ser mucho más costosas, dada su duración y distancia de desplazo (en el ej., a lo largo de un eje vertical). Otra posibilidad es que los Rs tiendan a utilizar conductas en las que se sale del territorio, a fin de que el I con el que interactúan tenga mayor dificultad en encontrar el camino de regreso, tal como sugiere Baker (1972) para el ninfárido *Inachis io*. También en este caso, el R utilizaría estos vuelos sólo contra aquellos Is que son más agresivos.

En cuanto a las diferencias en la probabilidad de que quede sólo un individuo en el territorio después de una interacción, la relación entre el patrón observado y el grado de "agresividad" es más obscura. Por una parte, podría ser que entre mayor sea el grado de agresividad de la interacción, mayor sea la probabilidad de que solo quede un individuo en el territorio. Por otra, podría ser lo contrario, i. e., que las interacciones más agresivas sean aquellas en las cuales existe una menor probabilidad de que sólo quede un ocupante, y que lo que sucede es que estas interacciones ocurren contra aquellos Is que muestran una mayor fuerza en su tendencia a establecerse en el territorio. Por esto último, es posible que la probabilidad de que los dos individuos se perchen en el territorio sea mayor, y sea necesario un mayor número de interacciones antes de que uno abandone.

El hecho de que los dos patrones discutidos anteriormente no coincidan (probabilidad de salir del territorio: $VE \rightarrow VH \rightarrow VP \rightarrow VEH$; probabilidad de que solo quede un individuo en el territorio: $VE \rightarrow VEH = VP \rightarrow VH$) puede indicar al menos una de dos cosas: (1) uno de los dos patrones (o ambos!) no tiene relación con una escalada en las interacciones, o (2) ambos patrones están relacionados con el grado de agresividad, pero de una manera más compleja que la esquematizada aquí. Desgraciadamente los datos no permiten distinguir cual de estas posibilidades es más plausible. Un comentario final en relación a las limitaciones de los datos, es que la agresividad de las interacciones puede estar no solo en función del tipo de interacción, sino también

de la duración que esta tenga. Aunque no fué posible medir la duración exacta de cada interacción observada, fué claro que la duración de las interacciones de un mismo tipo variaba mucho. Sin embargo, independientemente de que no se pueda sacar ninguna conclusión de lo discutido anteriormente, queda manifiesto el hecho de que los Rs no se comportan de la misma manera contra todos los Is, y la posibilidad de que esto refleje diferencias en agresividad.

Ahora bien, en caso de que la hipótesis de las diferencias en agresividad sea cierta, ¿por qué los Rs interactúan con diferentes grados de agresividad contra diferentes Is de su misma especie?, en otras palabras, ¿por qué existen diferentes maneras de decidir los conflictos territoriales?. Esta pregunta nos sitúa dentro del debate acerca de cuales tipos de mecanismos para establecer decisiones territoriales es más probable que hayan evolucionado (Baker 1983). En teoría estos mecanismos o "convenciones" pueden pertenecer a una de dos categorías: (1) convenciones arbitrarias, y (2) convenciones basadas en asimetrías relevantes para el resultado ("payoff relevant") (Parker, 1982, 1984).

Las convenciones arbitrarias pueden presentarse cuando las contiendas son simétricas, *i. e.*, cuando los oponentes son iguales, o cuando existen asimetrías no correlacionadas o no relevantes para el resultado, *i. e.*, las asimetrías evaluadas no influyen en los costos y/o beneficios de las contiendas. Las convenciones basadas en asimetrías relevantes para el resultado, son aquellas en las cuales las asimetrías evaluadas por los contendientes influyen en los costos y beneficios de las contiendas (Baker, 1983; Parker 1984).

En relación a las segundas, Parker (1982, 1984) señala que son dos los tipos principales de asimetrías relevantes para el resultado: (1) asimetrías en el valor del recurso, *i. e.*, uno de los contendientes tiene más que ganar que el otro, y (2) asimetrías en el "poder para mantener recursos" ("resource holding power" = RHP), *i. e.*, los oponentes difieren en su habilidad para luchar o defender recursos.

Los diferentes modelos de contiendas entre animales son revisados formalmente por Maynard Smith (1982) y Parker (1984). Baker (1983) resume los principales resultados de los modelos y discute la evidencia empírica (derivada de estudios de territorialidad en insectos) a favor y en contra de cada uno de ellos. En este último trabajo, Baker llega a una conclusión particularmente interesante para este trabajo: "Wherever insects have been used to evaluate theoretical models of territorial decision-making, the evidence seems to point towards the universal adoption of assessment of asymmetries of RHP and resource value and the 'common sense' retreat of the individual least favored by the assymetry". Lo anterior sugiere que los diferentes mecanismos para resolver contiendas en Sandia xami, podrían deberse a diferencias en RHP y/o valor del recurso entre contendientes. Por lo tanto, valdría la pena hacer un estudio específico de esta cuestión en esta mariposa, poniendo énfasis especial en los siguientes aspectos:

1. Análisis observacional detallado de las interacciones. Baker (1972) realizó un estudio con Inachis io, cuya metodología podría ser utilizada.
2. Análisis experimental de las maneras en que se deciden

conflictos territoriales. Los experimentos de remoción utilizados por Davis (1978b) y el análisis de películas de interacciones realizado por Wickman y Wiklund (1983), podrían ser aplicados a este problema.

3. Investigación de diferencias en características que podrían ser relevantes para las decisiones territoriales (p. ej., tamaño, edad, experiencia como R, etc.) entre pares de individuos conocidos. Esto permitiría ver si hay diferencias predecibles en las interacciones entre pares particulares de individuos (como las encontradas por Baker 1972 y Wickman y Wiklund 1983).

Aunque, como ya se dijo, la investigación propuesta en los párrafos anteriores parece muy interesante, es necesario recalcar que, dado que S. xami es una especie muy rara, el trabajo requeriría de muchísimas horas de observación.

Otro aspecto interesante del comportamiento de los machos de S. xami, es el hecho de que los Rs ocupan sus territorios la mayor parte del tiempo en que las condiciones son adecuadas para volar (tabla III.6.). Esto, aunado al hecho de que los machos llegan a ocupar un mismo territorio hasta por 23 días, nos indica que la ocupación y defensa de un territorio es la principal actividad de estos individuos a lo largo de toda su vida. Por lo tanto, de acuerdo a la teoría de la selección natural, la territorialidad debe de tener un efecto sumamente importante sobre la adecuación de los Rs. Este punto será discutido en la siguiente sección.

En relación a los presupuestos de tiempo, tenemos que los machos pasan la mayor parte del tiempo perchados dentro del territorio (98%), mientras que en interacciones contra coespecíficos ocupan en promedio el 0.5% de su tiempo. En relación a éste último dato hay, al menos dos cosas interesantes: (1) el gasto de energía para la defensa territorial debe ser relativamente bajo, y (2) la baja proporción de tiempo ocupado en interactuar refleja la baja frecuencia con que ocurren estas interacciones, y esto, a su vez, indica las bajas densidades de la mariposa.

Comparada con otras mariposas (ver I.4.), S. xami utiliza una fracción relativamente pequeña de su tiempo en defender activamente su territorio. Si el tiempo consumido es directamente proporcional al gasto energético, en promedio, el costo de defensa debe ser bajo. Sin embargo, la variabilidad en este aspecto (tabla III.7.) es la más elevada. Esto nos indica que, en ciertos días, los machos ocupan una fracción "significativa" de su tiempo en interactuar con otros S. xami (en un caso un macho gastó el 5% de su tiempo en esta actividad). A fin de precisar estos argumentos, es necesario obtener medidas del costo energético de las diferentes actividades en machos con diferentes características (p. ej., tamaño o edad) y bajo diferentes condiciones climáticas.

En la tabla III.8. se muestra que todas las actividades no sociales ocurren primordialmente dentro del territorio, mientras que más del 50% del tiempo ocupado en interactuar contra individuos de su misma especie lo pasan fuera del territorio. Esto sirve como un argumento más a favor de la existencia de territorialidad intraespecífica en Sandia, ya que los Rs se pasan la mayor parte del

tiempo dentro de su territorio, y la única actividad que los lleva a salir del mismo son las interacciones sociales (i.e., la defensa del territorio y el cortejo).

En relación a los patrones de ocupación de los territorios tenemos que el hecho de que un mismo territorio sea ocupado por distintos machos (tabla III.9.), muchos de ellos pertenecientes a distintas generaciones (fig. III.3.), nos indica que son características propias de las localidades ocupadas, las que las hacen atractivas como zonas para establecer territorios. Por último, el que la frecuencia de ocupación varíe entre territorios (tabla III.9.), nos sugiere que no todas las zonas son igualmente atractivas. Estos aspectos serán discutidos en la siguiente sección.

IV.2. Valor adaptativo de la territorialidad.

"No creas que por estar sentado aquí
no voy a poder correr hacia ti"
(L.I.I.D.A.)

Para poder discutir la función del comportamiento territorial en S. xami es necesario señalar las alternativas teóricas a este respecto. En términos generales, se reconocen tres funciones posibles, no excluyentes, de la territorialidad (Davis, 1978b; Morse, 1980):

(1) Alimentación: los individuos territoriales defienden un área donde se encuentran concentrados recursos alimenticios que ellos van a consumir (en algunos casos estos recursos son utilizados "legalmente" por otros individuos, principalmente parientes).

(2) Defensa contra la depredación: en este caso los organismos utilizan la territorialidad como un mecanismo de espaciamiento, el cual trae como resultado una disminución en las tasas de depredación.

(3) Reproducción: en este caso la defensa de un territorio trae consigo un incremento en la probabilidad de obtener parejas sexuales.

A continuación se discute cada una de las alternativas mencionadas arriba, a la luz de lo que se sabe acerca de la ecología y conducta de S. xami.

De entrada podemos descartar (1) como función de la territorialidad en nuestra mariposa. Hasta donde sabemos, el recurso alimenticio de los adultos es el néctar de flores. En la tabla III.11. se presentan los datos relacionados con la presencia de este recurso en las áreas territoriales. En primer lugar, al menos en cinco territorios nunca se observaron flores. Por otra parte, de los 31 territorios en que alguna vez hubo flores, 30 estuvieron ocupados cuando estas no estaban presentes, y 14 fueron defendidos únicamente en épocas en que el recurso estaba ausente. Por último, a lo largo de todo el estudio, solo se observó a seis de los Rs alimentándose dentro de su territorio (nunca se les observó haciendo esto fuera del mismo). Lo que estos datos indican es que la presencia de flores en un área no determina que ésta sea un sitio adecuado para establecer un territorio.

Otro recurso importante son las plantas para oviposición (E. gibbiflora). Como se muestra en la tabla III.13., más del 60% de los territorios nunca presentaron Echeveria. Por otro lado, la mayoría de los que sí tenían, presentaban unas cuantas plantas aisladas (tabla III.14.). Finalmente, salvo los territorios 6-7 A y JB2 que tenían una y dos plantas respectivamente, los territorios más frecuentemente ocupados no tuvieron E. gibbiflora.

Otro tipo de recurso que los machos podrían estar defendiendo para uso propio, son sitios adecuados para pasar la noche. Sin embargo, como se señala en la sección III.3., los Rs abandonan sus territorios al atardecer y no regresan hasta el día siguiente.

En relación a (2), Davis (1978a) señala que los depredadores que buscan presas camufladas, pueden favorecer en estas últimas la adopción de una conducta territorial, ya que el espaciamiento resultante de ésta trae consigo, en muchas ocasiones, una reducción en las tasas de depredación. Aunque Sandia es una mariposa críptica muy difícil de detectar cuando se encuentra posada sobre hojas (su sitio de percheo más común), los territorios muestran un patrón de espaciamiento poco compatible con esta idea. Por ejemplo, los territorios TH, TJB2 y TP1 se encuentran, cada uno, muy aislados (a varias decenas de metros del territorio más próximo), mientras que los TPNI, IPNII, TPNG y TPNS son prácticamente contiguos. Otra observación contraria a la función (2), es el hecho de que en algunas ocasiones los Rs inspeccionan las aves (= depredadores potenciales) que cruzan su territorio.

Finalmente, en relación a la posibilidad de que los territorios tengan una función reproductiva, la información con que contamos apoya dicha hipótesis. En primer lugar, la defensa territorial se presenta principalmente en un contexto social, y parece dirigirse a la exclusión de otros machos del territorio. Esta conducta puede ser explicada a la luz de esta última hipótesis. Los Rs, al excluir otros machos del territorio, aseguran su acceso a la primer hembra receptiva que entra al mismo. Si consideramos la rareza de S. xami, la "primer hembra receptiva" puede ser la única de ese día o, incluso, de varios.

En este mismo contexto es posible explicar otras de las pautas conductuales que presentan los machos Rs. Si se compara la distancia aproximada a la que los machos son capaces de detectar otros insectos (distancia $\leq 2m.$), con el tamaño de los territorios (fig. III.5.), uno se da cuenta que no es posible que un macho inspeccione todo su territorio (en búsqueda de hembras receptivas o machos competidores) sin moverse de su percha. Es muy probable que esta inspección se lleve a cabo por medio de los VFP.

Otro aspecto particular, ya mencionado, del comportamiento de S. xami, es el hecho de que las 2/3 partes de los VH se dirigen contra mariposas de la subfamilia Plebejinae (tabla III.3). Si la función de la territorialidad es reproductiva, esta conducta podría considerarse "errónea" desde el punto de vista adaptativo. En la sección III.2. se plantearon dos hipótesis para explicar este comportamiento. Aquí quisiera presentar una tercera.

Borgia (1979) señala que un macho que desarrolla un cortejo elaborado y conspicuo sin ser perturbado por otros machos, puede estar "señalando", al mismo tiempo, que no es un intruso que ocupa temporalmente el territorio de un macho de rango superior. Si esta idea es correcta, es de esperar que, si el cortejo es perturbado por un tercer individuo, la hembra abandone el territorio en busca de un macho que sea capaz de mantener su posición a pesar de desarrollar un cortejo vistoso. El mismo autor señala como un posible ejemplo el caso de la mariposa Danaus gilippus. En esta especie la hembra puede abandonar el territorio de un individuo si es perseguida por más de un macho. Ahora bien, si esta hipótesis se aplica a nuestra mariposa y las hembras solo necesitan una perturbación durante el cortejo para abandonar al macho, es posible que los Rs traten de excluir no solo machos conespecíficos, sino también a otras mariposas morfológicamente similares como los plebejinos, ya que éstos pueden suscitar una respuesta similar en las hembras.

Otro argumento en favor de la función (3), es el hecho de que una vez que entra una hembra receptiva a un territorio y es detectada por el R, éste se dedica a cortejarla y, posteriormente, a copular con ella. Esto es muy importante, ya que, al parecer, el cortejo y la cópula son los únicos factores que provocan que el R deje de defender su territorio durante el periodo normal de defensa. Por último, tenemos el hecho de que 17 de las 18 cópulas observadas fueron efectuadas por machos territoriales. El otro apareamiento fue de un macho que ocupó el territorio T549 mientras el R original (i.e., el que había ocupado el territorio desde temprano) copulaba dentro del mismo territorio (tabla III.3.).

En relación a la última evidencia, podría arguirse que el hecho de que sólo se hayan visto cópulas en los territorios se debe a que las observaciones estaban concentradas en estos sitios. Sin embargo, esto no es cierto, ya que, con motivo de otro estudio (Soberón et al., 1984), la zona de estudio (total, no solo los territorios) era visitada de una a tres veces por semana, entre 10:00-11:00 y 12:00-13:00 P.M., aproximadamente. Estos recorridos eran efectuados por 2-4 personas, cuyo trabajo les permitía detectar la presencia de S. xami (de hecho, algunas de las cópulas aquí reportadas fueron observadas durante estas ocasiones).

Salvo un par de casos, las únicas ocasiones en que se observaron machos que no ocupaban un territorio, fueron las interacciones agresivas entre Rs e Is. Dadas las bajas frecuencias de interacción entre éstos (tabla III.7.), así como el hecho de que en ningún día se observaron ocupantes en todos los territorios (de hecho, en un gran número de ocasiones solo se observaron Rs en uno o unos pocos territorios), es razonable suponer que la fracción de machos no territoriales en un día cualquiera es muy pequeña.

Como hemos visto, la información con que se cuenta apunta hacia el incremento en la probabilidad de contactar hembras receptoras como función de la conducta territorial en S. xami. Esto nos indica que la territorialidad es uno de los elementos constituyentes del sistema de apareamiento de los machos de esta especie (Emlen y Oring, 1977; Thornhill y Alcock, 1983; Vehrencamp y Bradbury, 1984).

Rutowski (1984) revisa los sistemas de apareamiento masculinos que presentan las mariposas a la luz del modelo propuesto por Thornhill y Alcock (1983). De acuerdo a estos autores, el sistema que presenta Sandia es una "Polignia Lek" (= PL). En este tipo de sistemas los machos defienden Ts que no contienen grupos de hembras receptivas ni recursos atractivos para éstas. En algunos casos estos territorios pueden estar ubicados en sitios topográficamente prominentes, en los cuales los machos pueden tener una mejor visibilidad (y, por lo tanto, una mayor probabilidad de detectar hembras) y/o las hembras una mayor facilidad para localizar (y, tal vez, seleccionar) machos (Parker, 1978; Thornhill y Alcock, 1983; Alcock, 1984; Bradbury, 1985).

Otra posibilidad (no excluyente) es que los territorios se ubiquen en zonas en las cuales existe una mayor probabilidad de que las hembras transiten ("hot spots"), debido a la sobreposición de los ámbitos hogareños de las mismas (Bradbury, 1981; Bradbury y Gibson, 1983) y/o la estructura del hábitat (Rutowski, 1984; Bradbury, 1985).

Como se vió en la sección III.4., los territorios de nuestra mariposa no contienen grupos de hembras ni concentraciones de recursos atractivos para estas. En relación a la ubicación de los territorios, es muy improbable que la visibilidad a larga distancia (que es a la que se refiere Parker, 1978) sea mayor, dado que se localizan en zonas delimitadas por barreras topográficas (muros, vegetación, etc.). Por otra parte, la capacidad de *S. xami* para detectar otras mariposas a larga distancia parece ser bastante limitada (ver sección III.2.).

La otra posibilidad (que los territorios se ubiquen en "hot spots") es, en mi opinión, mas probable. Por una parte, tenemos que 35 de 36 territorios (97%) se encuentra sobre o al lado de una vereda (tabla III.10.). Cuatro de los 35 se localizan en sitios donde confluyen varias veredas (tabla III.12). Por otro lado, 32 de 37 territorios (84%) tienen una forma oval-rectangular vistos desde arriba, y en 29 de ellos (90% de los 32) el eje mayor del territorio presenta la misma orientación que la de la vereda (tabla III.12.). i.e. la vereda corre a todo lo largo o paralela a dicho eje. Ahora bien, si las hembras receptivas utilizan dichas veredas para desplazarse a través del hábitat, es posible que los machos establezcan sus territorios en aquellos sitios donde el tránsito de hembras es mas intenso (i.g., en "hot spots"). Además, dado que el eje mayor coincide, en la mayoría de los casos, con la orientación de la vereda, las hembras tendrán que cruzar el territorio a todo lo largo y la probabilidad de que el macho las detecte será mayor.

Para terminar con esta sección, es importante dejar claro que lo dicho en el párrafo anterior es especulativo, ya que todo esta basado en la suposición de que las veredas que YO distingo claramente, tambien son percibidas y, todavía más importante, utilizadas como rutas de tránsito por las hembras receptivas. Hasta el momento no se cuenta con los datos necesarios para probar esta hipótesis, ya que encontrar y seguir hembras en el campo es sumamente difícil. Sin embargo, algunas observaciones casuales del movimiento de las hembras sugieren que la suposición no es del todo descabellada.

IV.3. Evolución del sistema territorial.

En esta sección se discuten las posibles presiones selectivas que dieron origen al sistema territorial que presenta S. xami. Para este fin se van a considerar los conocimientos que se tienen acerca de la ecología y conducta de esta especie, a la luz del modelo propuesto recientemente por Thornhill y Alcock (1983). De acuerdo a este modelo, los sistemas de apareamiento son el resultado de la acción conjunta de las presiones selectivas derivadas de la selección sexual y de ciertas variables ecológicas clave. En términos generales, la selección sexual resulta en una predisposición hacia la poliginia como sistema de apareamiento masculino "típico" (Halliday, 1978; Borgia, 1979). Por su parte, el ambiente (abiótico, interespecífico y social) va a determinar si esta poliginia potencial se expresa, así como la manera particular que va a tomar (Emlen y Oring, 1977; Bradbury y Vehrencamp, 1984).

Rutowski (1984) señala que en mariposas la regla es la poliginia. Como se discutió en el apartado anterior, Sandia no es una excepción a esta regla. Lo que tenemos que explicar es el por qué del sistema poligínico particular que presenta nuestra mariposa (Poliginia Lek = PL). De acuerdo a Thornhill y Alcock (1983), cuando las hembras que emergen o que utilizan recursos están muy dispersas, el potencial de monopolización de hembras por medio de la defensa de las mismas (FDH) o de los recursos atractivos para ellas (PDR) es nulo. Por otra parte, si las hembras se presentan en números bajos a través de una estación reproductiva relativamente prolongada, no es posible que se formen ensamblajes explosivos de apareamiento (EEA). Bajo estas condiciones, una de las alternativas abiertas a los machos es la PL (las condiciones que favorecen la adopción de ésta sobre sus alternativas no son muy claras en el esquema de Thornhill y Alcock, por lo que su discusión se deja para el final). A continuación veremos si estas condiciones se aplican a Sandia.

Por una parte, tenemos que la planta de alimentación larval (Echeveria gibbiflora) es muy abundante (más de una planta por m² en promedio), presentándose frecuentemente en "parches" de diferentes densidades, aunque también es común encontrar individuos aislados. El hecho de que las plantas ocurran en parches hace posible, en teoría, que sean económicamente defendibles. Ahora bien, ¿por qué S. xami no defiende estos recursos?. En primer lugar, Sandia es una especie multivoltina que se encuentra presente a lo largo de todo el año en muy bajas densidades (ver cap. II). Por otra parte, existe una fuerte tendencia a que las hembras pongan solamente un huevo por planta, además de que la mortalidad de huevo a adulto parece ser elevada (Soberón et al., 1986; Benrey, en prep.). Finalmente, las hembras presentan una marcada tendencia a poner sus huevos en plantas aisladas (Soberón et al., 1986). Las características mencionadas indican que el número de hembras que emergen en un parche dado por unidad de tiempo es muy bajo, ya que el número de huevos puestos dentro de los mismos es pequeño y la mortalidad preadulto alta. Por otro lado, el número de hembras en proceso de oviposición que ingresa en un territorio debe ser bajo, dadas las tendencias a utilizar plantas aisladas. Es claro, a la luz de la información anterior, que la defensa de hembras (en

este caso grupos de pupas) y recursos larvales no brindaría muy buenas expectativas reproductivas a los machos que utilizaran dicha estrategia.

La discusión anterior llama nuestra atención hacia una cuestión metodológica que raramente es considerada. Al hablar acerca de si un recurso es o no defendible solo se consideran las características del mismo (principalmente densidad y patrón de distribución) en relación al tamaño y movilidad de los organismos que los defienden (o podrían defenderlos). El presente estudio muestra que los patrones de uso de recursos son tan (o, incluso, en algunos casos, más) importantes como los arriba mencionados, para determinar la defendibilidad económica de un recurso.

Otro recurso que podrían defender los machos es el nectar de flores, sin embargo éstas, cuando hay, son muy abundantes y están muy dispersas. Como podemos darnos cuenta, la defensa de hembras o recursos atractivos para éstas no parecen ser alternativas factibles para nuestra mariposa. La posibilidad de que se formen EEA también queda excluida, ya que, como ya se mencionó, S. xami está presente a lo largo de todo el año y en muy bajas densidades.

En este punto, de acuerdo a Thornhill y Alcock (1983), las alternativas que quedarían abiertas para S. xami serían la PL (que es el sistema que presenta) y la poliginia de búsqueda prolongada (PBP). Estos mismos autores señalan que existe un problema para determinar que condiciones favorecen la adopción de PL o PBP, y sugieren que una elevada tasa de intrusión por parte de machos competidores podría favorecer la PBP.

Recientemente Alcock (1985) ha documentado la existencia de otras dos alternativas en mariposas: perchar en una localidad fija sin interaccionar agresivamente (PeSA), y patrullar activamente en búsqueda de hembras interactuando agresivamente con otros machos (PaCA). Alcock se refiere a especies que utilizan puntas de colinas o cumbres ("hilltops") como sitios de encuentro de parejas. Sin embargo, es muy posible que estas mismas alternativas se presenten en especies cuyos sitios de encuentro sexual, aunque no se encuentran en cumbres, están en lugares donde no hay agrupaciones de hembras y/o recursos atractivos para ellas (p. ej. en lugares donde se cruzan las rutas de tránsito de hembras; posibles ejemplos se pueden encontrar en Scott (1975b, 1982-83)).

Alcock (1985) plantea una hipótesis para explicar la diversidad de tácticas de localización de parejas en mariposas. Esta hipótesis señala como factor causal principal de dicha diversidad a la densidad poblacional. Utilizando un enfoque de costo-beneficio, Alcock propone que a muy bajas densidades la mejor estrategia es patrullar interactuando agresivamente con otros machos, ésto les permite visitar varias cumbres en las que podrían encontrar hembras, y la agresión les ayuda a disminuir la competencia. A densidades intermedias los machos defienden territorios (PL), ya que la estrategia PaCA no es redituable debido a que el número de sitios de encuentro vacíos sería reducido. Finalmente, a densidades elevadas pueden adoptar una de dos estrategias: PBP o PeSA, ésto debido a que un territorio no es económicamente defendible cuando la presión que

ejercen los intrusos es muy fuerte. En relación a estas últimas alternativas no es del todo claro qué factores favorecen la adopción de una u otra, sin embargo Alcock sugiere que factores termorregulatorios podrían jugar un papel importante.

Para apoyar su modelo verbal, Alcock (1985) utiliza datos comparativos de varias especies de mariposas. Sin embargo, como este mismo autor señala, una mejor manera de poner a prueba la hipótesis es utilizando datos cuantitativos (los datos de densidad que él presenta son cualitativos) de una población cuya densidad varíe a través del tiempo, o de varias poblaciones de una misma especie que difieran en sus densidades. A continuación se presenta una explicación alternativa a la planteada por Alcock. Este modelo no solo considera a la densidad poblacional como factor determinante de la estrategia adoptada, sino que también incluye el rol del tamaño del nodo de tránsito o "hot-spot" (relativo a la movilidad y capacidad de percepción a larga distancia del animal).

Antes de desarrollar el modelo, debemos aclarar que vamos a partir de la suposición de que los machos realizan sus actividades de localización de parejas en aquellas zonas donde existe una mayor probabilidad de encontrar hembras receptivas. No vamos a discutir la evolución de los sitios de encuentro, ya que este problema ha sido analizado de manera ejemplar por otros autores (Parker, 1978; Bradbury, 1981, 1985; Bradbury y Gibson, 1983).

Las cuatro estrategias que distingue Alcock (1985) son el resultado de la combinación de una "estrategia de movilidad" (perchar y esperar vs. buscar activamente) y "una estrategia de interacción" (agresividad vs. "pacifismo"; tabla IV.3.). Para poder determinar bajo qué condiciones se favorecería la adopción de una u otra combinación de estrategias debemos de considerar los costos y beneficios de cada una como funciones de la densidad y el tamaño relativo del nodo de tránsito.

Tabla IV.3. Estrategias de localización de parejas en mariposas.

		Estrategia de Interacción	
		Agresividad	Pacifismo
Estrategia de Movilidad	Sentarse y esperar	FL	PeSA
	Patrullar	PaCA	FBP

(i) Efecto del tamaño del nodo. Podemos representar a cada uno de los nodos ("hot-spots") como un área más o menos circular dentro de la cual la probabilidad de contactar una hembra receptiva es alta. También podemos imaginar una serie de franjas circulares concéntricas

a través de las cuales la probabilidad de contactar hembras disminuye paulatinamente a medida que nos alejamos de la zona central (= nodo).

Si cada uno de estos nodos es lo suficientemente pequeño como para que un individuo pueda inspeccionarlo sin tener que estar patrullando constantemente, y si los nodos se encuentran lo suficientemente separados entre sí, podemos esperar que los animales presenten una estrategia "sentarse y esperar" (tal vez con patrullamientos ocasionales).

Si los nodos son muy grandes, los machos van a tener que patrullar continuamente a lo largo de los mismos a fin de contactar a las hembras que pasan. Es decir que a medida que el tamaño del nodo se incrementa, los beneficios de patrullar aumentan y los de "sentarse y esperar" disminuyen. Un efecto similar lo podrían tener grupos de nodos pequeños muy cercanos entre sí, de manera que las áreas de baja probabilidad de encuentro de hembras que los separan son muy pequeñas.

Como podemos darnos cuenta, dado que en las poblaciones naturales se observa una variación continua en las densidades, estas dos estrategias vienen a ser los extremos de un continuo a lo largo del cual nosotros esperamos que la proporción de tiempo que un macho dedica a patrullar, así como el tamaño del área que cubre durante cada patrullamiento, se incrementa continuamente.

Existe bastante evidencia, mucha de ella circunstancial, que apoya la existencia de las relaciones arriba mencionadas. En varias mariposas territoriales la frecuencia de patrullamientos muestra una relación directa con el tamaño del territorio (Bitzer y Shaw, 1979-80, 1983). En otras mariposas la no existencia de nodos (equivalente a encontrarse en un "nodo gigantesco") determina que los machos patrullen constantemente en vez de establecer territorios (Davis, 1978b; Shreeve, 1984).

El estudio de Dennis (1982) sobre el satírido Lasiommata megera aporta una de las mejores evidencias en favor de la hipótesis aquí propuesta. Dennis encontró en una sola población una variación conductual continua que iba desde individuos que pasan la mayor parte del tiempo perchados, hasta mariposas que patrullan continuamente. Dennis presenta evidencia de que las estrategias adoptadas por los distintos individuos están asociadas al tamaño de los sitios de encuentro sexual en la manera que predice la hipótesis presentada arriba. Para finalizar con este ejemplo, hay que hacer notar que en esta especie los nodos de encuentro de parejas están en sitios donde se encuentran plantas de oviposición. Lo anterior sugiere que el modelo podría ser más general de lo que se sugirió al principio.

En este punto, es interesante que Alcock (1985) haya encontrado que especies que utilizan las mismas cumbres para buscar parejas, muestren diferentes estrategias de movilidad (p. ej. Atlides halesus percha y Battus philenor patrulla constantemente). Estos datos nos llevan a considerar la cuestión de qué determina que un sitio particular constituya un nodo. Un factor evidente es la estructura física del paisaje. Esta va a determinar los sitios potenciales de tránsito, así como los posibles puntos de referencia (rasgos

topográficos prominentes). Sin embargo, si ésta fuera la única variable importante, nosotros esperaríamos que los machos de todas las especies presentaran la estrategia "sentarse y esperar". Para resolver este problema debemos considerar un segundo factor, la conducta de las hembras. Esta va a estar determinada por la capacidad de percepción y la manera en que responden a estímulos particulares. Así, por ejemplo, las diferencias entre A. halesus y E. philenor pueden deberse a que, aunque las hembras de ambas especies son atraídas hacia las cumbres (razón por la que ambas especies son "hilltoppers"), solo las hembras de A. halesus son atraídas hacia los árboles de Cercidium microphyllum. Esto querría decir que para A. halesus los nodos son áreas alrededor de los árboles de C. microphyllum que se encuentran en las cumbres de las montañas, mientras que para E. philenor los nodos son todo el filo de las montañas.

(ii) Efecto de la densidad. La densidad se encuentra relacionada principalmente con la manera de interaccionar con machos coespecíficos. La agresividad permite que los individuos disminuyan la cantidad de competidores en la vecindad, permitiéndoles el acceso a todas las hembras que pasan cerca de donde ellos se encuentran. Por otra parte, la agresividad trae consigo una serie de costos asociados con el gasto de energía y tiempo durante las contiendas y, probablemente, con incrementos en las tasas de depredación (ver 1.2.). El comportamiento agresivo debe presentarse siempre que los beneficios sean mayores que los costos (i. e. siempre que haya un beneficio neto), en caso contrario el animal debe comportarse "pacíficamente". Es evidente que la existencia de un beneficio neto va a estar determinada principalmente por la densidad, ya que a medida que ésta aumenta, los costos se incrementan hasta que llega un momento en que sobrepasan los beneficios.

Por otro lado, la densidad puede tener un efecto un poco menos obvio. A medida que el número de individuos en la población aumenta, la probabilidad de contactar hembras receptivas en las franjas concéntricas al nodo puede irse incrementando, dando como resultado un incremento en el tamaño del nodo. Como vemos, este efecto resulta en un cambio gradual de "sentarse y esperar" a "patrullar". Es decir que los nodos varían de tamaño a causa de las diferencias en la estructura del paisaje y/o conducta de las hembras y/o la densidad poblacional.

En insectos de varios ordenes se ha demostrado la relación arriba señalada entre grado de agresividad y densidad (ver revisión en Thornhill y Alcock, 1983; también ver citas en Wickman y Wiklund, 1983). Todos estos casos se refieren a insectos territoriales que a densidades elevadas patrullan continuamente sin mostrar agresividad. Como vemos, en estos casos la densidad también modifica la estrategia de movilidad de los machos, lo que sugiere que los dos efectos señalados en los párrafos anteriores están ocurriendo simultáneamente.

En el caso específico de las mariposas, un ejemplo probable sería el de L. agestis (Dennis, 1982) descrito anteriormente. En esta mariposa los machos que perchan continuamente son agresivos, mientras que los que patrullan constantemente son más bien pacíficos. Dado que en este caso las diferentes estrategias coexisten, podría ser que las mariposas responden a las "densidades locales" modificando su

estrategia de interacción.

Un ejemplo menos especulativo es el de Pararge aegeria estudiado por Wickman y Wiklund (1983). Estos autores demostraron el carácter agresivo de las interacciones entre machos de esta especie, y encontraron que el grado de agresividad de las interacciones (medido como la duración de cada una de éstas) disminuye notablemente a medida que se incrementa la densidad (otro factor que también parece estar afectando negativamente el grado de agresividad, es el incremento en la temperatura ambiente).

Por otra parte, en relación al efecto de la densidad (a través de su efecto sobre el tamaño del nodo de tránsito) sobre la estrategia de movilidad, tenemos el caso de los insectos que cambian de territoriales a PBP, mencionados anteriormente. En el caso particular de las mariposas, Scott (1975b, 1982-83) presenta datos de varias especies que a bajas densidades perchan y a altas patrullan en búsqueda de hembras. Este mismo autor señala que hay poblaciones de algunas especies en las cuales ambas estrategias coexisten en distintas frecuencias (ver arriba explicación probable al caso de L. megera; discusiones generales sobre estrategias alternativas se encuentran en Thornhill y Alcock (1983) y Parker (1984)). Finalmente, cabe señalar que, aunque Scott no acepta la existencia de territorialidad en ninguna de las especies que estudió, investigaciones más detalladas han demostrado esta conducta en algunas de ellas.

En este momento nos encontramos en condiciones de considerar conjuntamente el efecto de la densidad y el tamaño del nodo sobre la estrategia de localización de pareja de los machos:

1. Cuando la densidad es relativamente baja y el tamaño del nodo pequeño, esperamos que adopten una PL.
2. Cuando la densidad es relativamente baja y el tamaño del nodo es grande, esperamos PaCA.
3. Cuando la densidad es alta y el nodo pequeño, esperamos PeSA.
4. Cuando la densidad es alta y el nodo grande, esperamos PBP.

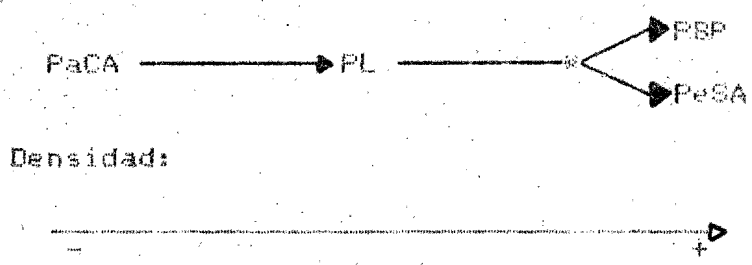
En la figura IV.1. se resumen estos resultados y se comparan con las predicciones del modelo de Alcock (1985).

Como podemos darnos cuenta, las predicciones del modelo de Alcock y del aquí a propuesto son distintas. En relación al tema de estudio de esta tesis, la diferencia más importante es que a bajas densidades, como las que frecuentemente presenta Sandia xami, podemos encontrar PL si el tamaño de los nodos es pequeño, mientras que el modelo de Alcock predice PaCA.

La relevancia relativa de ambos modelos para las situaciones reales puede ser probada en el campo por medio de observaciones y experimentos. Por el momento, la evidencia empírica discutida anteriormente sugiere que, al menos para el caso de las mariposas, el modelo aquí propuesto es más adecuado.

Para terminar con este modelo, es necesario señalar que existen otros factores que pueden afectar los costos y beneficios de las distintas estrategias y, por lo tanto, las predicciones representadas

(a). Estrategia de localización de hembras receptoras:



(b). Estrategia de localización de hembras receptoras:

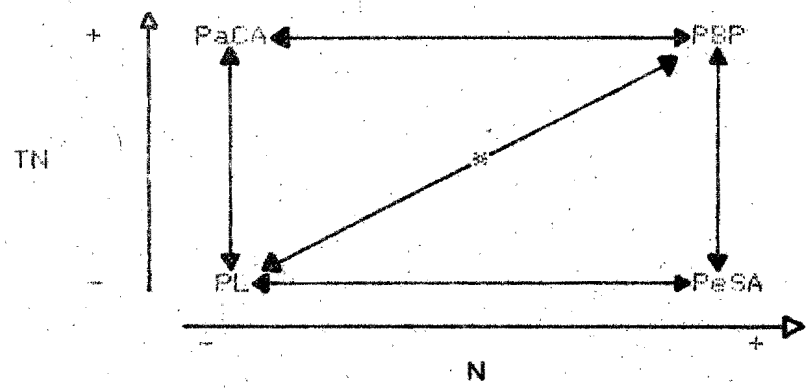


Figura IV.1. Comparación de las predicciones de los modelos propuestos: (a) por Alcock (1985), y (b) en el presente trabajo.
 N= densidad poblacional (-: baja; +: alta).
 TN= tamaño del nodo (-: pequeño; +: grande).
 ←→: transiciones posibles.
 *: esta transición se debe a que la N incrementa el tamaño de TN (ver explicación en el texto).

en la figura IV.1. En algunas mariposas se ha mostrado que los factores climáticos (en particular la temperatura ambiental) son de gran importancia (Austin, 1977; Dennis, 1982; Wickman y Wiklund, 1983; Shreeve, 1984; Wickman, 1985).

Finalmente, volviendo al caso de Sandia kami en el Pedregal de San Angel, podemos concluir diciendo que el sistema territorial que presenta es, muy probablemente, resultado de la interacción entre el patrón de dispersión de las hembras (el cual, a su vez, es resultado de los patrones de distribución y de uso de recursos), el tamaño relativamente pequeño de los nodos de tránsito de las mismas, y la baja densidad de su población.

Consecuencias ecológicas de la territorialidad.

En este apéndice se discuten las principales hipótesis concernientes al efecto de la territorialidad sobre la ecología de las poblaciones y comunidades.

En teoría, la territorialidad puede afectar uno o más de los siguientes atributos poblacionales:

1. Tamaño poblacional en equilibrio (N_{eq}).
2. Estabilidad de N_{eq} .
3. Disposición espacial de los individuos.

A.1. Efecto sobre N_{eq} .

Para considerar este efecto, imaginemos una población de aves que defienden territorios dentro de los cuales se llevan a cabo las actividades de reproducción, crianza y colecta de alimento. Estas aves viven en una localidad en la que pueden establecerse un número máximo x de dichos territorios (ésto debido a que, por ejemplo, existe un tamaño mínimo de territorio, T_{min} , determinado por la cantidad de recursos alimenticios disponibles dentro del mismo). Supongamos que todos los territorios de dicha localidad se encuentran ocupados (i.e., se ha alcanzado la capacidad de carga del medio, Begon y Mortimer, 1981), entonces tendríamos que el número en equilibrio de la población sería igual a nx , donde n es igual al número promedio de individuos por territorio. Si llegaran otros individuos no podrían establecer territorios (o tendrían que desplazar a un residente) y tendrían que hacer una de dos cosas: abandonar la localidad o constituir una "subpoblación flotante" de individuos no territoriales, los cuales estarían a la espera de que algún territorio se desocupara. En el primer caso (abandono de la localidad) es clara la manera en que la territorialidad determina N_{eq} , al no permitir que haya más de nx individuos en la zona. En el segundo caso (formación de una población flotante), el efecto sobre N_{eq} sigue estando presente, ya que lo más probable es que los individuos "flotantes" tengan tasas de mortalidad relativamente altas o no se reproduzcan (ver ejemplos en Davis, 1978; Morse, 1980).

Por otra parte, hay que hacer notar que hemos estado suponiendo que el hábitat es homogéneo en cuanto a la calidad, ya que consideramos que T_{min} es igual en toda la localidad. Sin embargo, lo más probable es que existan zonas más pobres en las cuales T_{min} sea mayor o n sea menor. Esto afecta cuantitativa pero no cualitativamente el argumento (para una discusión detallada ver Fretwell, 1972).

Argumentos teóricos en apoyo a este efecto los podemos encontrar en Fretwell (1972) y Maynard Smith (1974). Para evidencia empírica ver Fretwell (1972), Davis (1978) y Morse (1980). En contra de esta hipótesis algunos autores (p. ej. Lack, 1964, en Fretwell, 1972) proponen que la territorialidad afecta únicamente el espaciamiento de los individuos, es decir que "la densidad en un hábitat es determinada

independientemente de la conducta, pero que dada una cierta densidad, los individuos se separan tanto como sea posible" (Fretwell, 1972, p. 99). Las posibles consecuencias de este efecto las discutiremos posteriormente en relación al último atributo poblacional mencionado al principio de este apéndice.

En la discusión anterior mostramos como podría la conducta territorial actuar de manera más o menos directa como factor determinante de los niveles numéricos en equilibrio. Sin embargo, modelos teóricos recientes acerca de cuales son los factores que determinan las densidades poblacionales de insectos (Soberón, 1986), sugieren una manera más sutil en la cual la territorialidad podría influir. La idea básica de Soberón es que en muchas especies la relación existente entre el patrón de uso de recursos y el patrón de calidad de los mismos es el factor más importante en la determinación de los Neq. Soberón formaliza matemáticamente esta hipótesis y acuña el término "eucresis", al cual define como el grado de asociación o grado de ajuste (en un sentido estadístico) entre el patrón de uso de recursos y el patrón de calidad de los mismos. Asimismo, construye índices que permiten estimar la eucresis. Cuando la eucresis es máxima, los animales utilizan sus recursos de la manera proporcional a sus calidades. Por otra parte, Soberón demuestra que existe una relación directamente proporcional entre Neq y el grado de eucresis de la población, definiendo, de acuerdo a esto, la capacidad de carga como la densidad que alcanzaría la población si tuviera una eucresis perfecta. Es claro que en la naturaleza la mayoría de las poblaciones no pueden alcanzar una eucresis perfecta (Soberón, 1986) y, por lo tanto, los Neq observados son menores a la capacidad de carga.

Para poder visualizar la posible relación entre estas ideas y la territorialidad, tenemos que considerar cuales son los factores que determinan los patrones de uso de recursos. Soberón señala que estos son las "tasas de búsqueda y encuentro de los recursos" y la "tasa de oviposición una vez que el recurso es encontrado". En ciertas especies de insectos es posible que el comportamiento territorial afecte estas tasas y, por lo tanto, la eucresis (y, a través de ésta, la Neq).

Ahora bien, ¿en qué casos existe la posibilidad de que la territorialidad afecte los patrones de uso de recursos? Dada la gran diversidad que presenta el fenómeno de la territorialidad en insectos (Baker, 1983; Fitzpatrick y Wellington, 1983; Walker 1984), prefiero discutir, a manera de ejemplo, uno de los casos posibles. Es probable que la eucresis se vea afectada en aquellas especies en las cuales:

1. Los machos, a fin de obtener parejas sexuales, establecen territorios en sitios de oviposición, es decir, en sitios donde existen recursos para la alimentación de estadios juveniles. Para ejemplos de estos sistemas ver Baker (1983), Fitzpatrick y Wellington (1983), Thornhill y Alcock (1983), Rutowski (1984) y Walker (1984).
2. Para las hembras existe un costo por el hecho de copular durante el periodo de oviposición (Thornhill y Alcock, 1983, para el caso particular de los lepidópteros ver Drummond, 1984 y Rutowski, 1984).

Un aspecto importante en relación al punto uno, es el hecho de que el efecto sobre la eucresis debe de ser más marcado en aquellos caso

en los que los machos detecten y defiendan un porcentaje relativamente grande de los recursos de mayor calidad; la teoría general de la territorialidad (ver cap. I), así como la evidencia empírica con que se cuenta (Thornhill y Alcock, 1983), hacen suponer que es muy probable que esto ocurra al menos en algunos casos.

En cuanto al segundo punto me gustaría discutir brevemente la naturaleza de dichos costos. La mayoría de los insectos hembra copulan una o unas pocas veces durante su vida y, en el último caso, a intervalos durante los cuales se alimentan y ponen huevos. El tiempo dedicado a estas actividades (copular, alimentarse y ovipositar) debe ser presupuestado, y existe evidencia de que en algunas especies la producción reproductiva de las hembras está limitada por el tiempo asignado a la oviposición (Thornhill y Alcock, 1983; Drummond, 1984 y Rutowski, 1984). En relación a esto, es interesante hacer notar que en muchos casos una sola cópula toma un porcentaje relativamente grande del tiempo en que las condiciones son adecuadas para volar. Por todo esto, es probable que el costo de la cópula (para una hembra con un abastecimiento adecuado de espermatozoides) en términos de tiempo sea elevado y, bajo ciertas circunstancias, supere los beneficios que obtendría al poner sus huevos en los recursos incluidos dentro de un territorio. Además, existe la posibilidad de que la cópula traiga otros costos asociados, por ejemplo incrementos en las tasas de depredación, incrementos en la vulnerabilidad a condiciones climáticas adversas (Drummond, 1984) y, al menos en el caso de algunas mariposas, infertilidad definitiva o temporal de la hembra, aun cuando el primer apareamiento haya sido exitoso (Drummond, 1984), que acentuarían el efecto propuesto (ver discusión en Thornhill y Alcock, 1983).

Ahora bien, si nosotros consideramos conjuntamente los dos puntos anteriores, surge la posibilidad de que los machos impidan que los recursos incluidos en sus territorios sean utilizados en proporción a sus calidades, si al menos algunas hembras encuentran demasiado costoso poner sus huevos dentro de estos. Un sistema que parece adecuado para poner a prueba esta hipótesis es el de la mariposa Anartia sp (Ledrhouse com. pers.).

A.2 Efecto sobre la estabilidad de Neq.

Al hablar de estabilidad nos referimos a la regulación natural de las poblaciones (para una revisión general de este tema ver Krebs, 1978; Rabinovich, 1980, y Begon y Mortimer, 1981), es decir, a la "habilidad" o capacidad que tienen las poblaciones de retornar al valor Neq después de una perturbación. Siguiendo con el ejemplo de las aves, tendríamos que si, por alguna razón, la población se incrementara hasta alcanzar un valor mayor a Neq sin que cambiara x (p. ej., en aves migratorias podría ocurrir que la mortalidad en la época no reproductiva disminuyera mucho provocando que el número de individuos que regresa en la época de reproducción, suponiendo que la territorialidad sólo se manifieste durante ésta, fuera anormalmente alto), para que la territorialidad actuara como factor regulador sería necesario que debido a ella la población regresara al nivel Neq. Esto es posible tanto en la teoría como en la práctica, y la explicación es exactamente la misma que se utilizó en relación al efecto sobre Neq.

Por otra parte, también tendría que ocurrir que cuando la densidad disminuyera mucho con respecto a N_{eq} , la territorialidad tendría que actuar de manera tal que permitiera que los números se incrementaran hasta alcanzar nuevamente N_{eq} . Imaginar maneras en las que esto pudiese ocurrir no es difícil. Así, es posible que al haber menos individuos el tamaño de los territorios se incremente, lo cual podría traducirse en un incremento en la adecuación de cada uno de los integrantes de la población (p. ej., podrían criar un mayor número de hijos o sufrir menores tasas de depredación), lo cual podría llevar a la población a alcanzar nuevamente el tamaño poblacional en equilibrio. Aunque existen modelos teóricos que apoyan esta hipótesis (por ejemplo Maynard Smith, 1974), la evidencia empírica a favor no es muy abundante).

En relación a los argumentos en contra de la territorialidad como factor regulador, tenemos que estos son particularmente fuertes en el caso de insectos territoriales, en particular aquellos cuyos territorios funcionan únicamente como estaciones de apareamiento (Walker, 1984). En este tipo de territorialidad, la cual es muy frecuente en insectos (Baker, 1983; Thornhill y Alcock, 1983; Walker, 1984), los machos defienden áreas que no ofrecen a las hembras más recursos que su espermatozoos (y, en algunos casos, nutrientes incluidos en las secreciones de glándulas accesorias a los testículos; Walker, 1980; Marshall, 1982; Gwynne, 1984). Como Walker señala, en la mayoría de estos casos, los machos que no obtienen territorios no necesariamente perecen y, además, en muchos casos pueden adoptar estrategias alternativas, es decir, no territoriales de obtención de parejas (para revisiones ver Krebs y Davis, 1981; Davis, 1982; Dunbar, 1982, 1983; Thornhill y Alcock 1983). Además, a menos que las proporciones sexuales estén muy sesgadas hacia las hembras y/o el apareamiento con una hembra sea costoso (Dawsbury, 1982), todas las hembras tendrán oportunidad de reproducirse. Dado que, en última instancia, la tasa de crecimiento de una población está limitada más bien por las hembras, este tipo de territorialidad no tiene efectos regulatorios, aunque sí resulta en un incremento en la varianza del número de cópulas de los machos.

A.3. Efecto sobre la disposición espacial de los individuos.

La mayoría de los autores coincide en señalar que, independientemente de si afecta o no a N_{eq} y/o a su estabilidad, la territorialidad resulta en el espaciamiento de los organismos que la presentan, es decir, afecta su patrón de distribución (Fretwell, 1972; Davis, 1978; Morse, 1980). En general se supone que gracias a la territorialidad los individuos se distribuyen de manera homogénea o regular en el hábitat (Davis, 1978; Rabinovich, 1980; Fitzpatrick y Wellington, 1983). Aún cuando en un caso particular los niveles en equilibrio y la regulación no se vean afectados, el patrón de distribución resultante de la conducta territorial puede tener efectos dramáticos sobre la dinámica de la población. A manera de ejemplo, me gustaría discutir brevemente las consecuencias que podría tener en relación a la dinámica de las interacciones con especies competidoras y depredadoras.

Interacciones competitivas. Lawton y Hassell (1984) revisan la literatura (en su mayoría teórica) acerca del efecto de la heterogeneidad espacial en la dinámica de la competencia interespecífica, y señalan que una de las conclusiones generales de estos estudios es que la variabilidad espacial tiene un fuerte efecto estabilizador. Una de las maneras en que la heterogeneidad genera estabilidad es cuando las especies competidoras muestran distribuciones agregadas e independientes entre sí. Estos mismos autores puntualizan que: "Particularmente importante para la coexistencia es la agregación marcada del competidor superior, proveyendo así de más parches en los cuales esta ausente y en los cuales el competidor inferior puede sobrevivir". De lo anterior, es claro que existe la posibilidad de que la territorialidad, al provocar distribuciones regulares entre los individuos, actúe como factor desestabilizador de las interacciones competitivas entre especies animales.

Interacciones depredador-presa. Hassell (1981) y Luck (1984) revisan los trabajos teóricos y empíricos en relación al efecto que tienen tanto la distribución de presas como de depredadores, sobre la estabilidad de la interacción (en especies de insectos). Dos resultados generales son de particular importancia: (1) entre más agregada es la distribución de presas, mayor es la estabilidad de la interacción (independientemente de la distribución que tengan los depredadores), y (2) a medida que se incrementa el grado de agregación de los depredadores, la estabilidad tiende a incrementarse, siempre y cuando la distribución de la presa no sea uniforme (i.e., que tenga un cierto grado de agregación). Para explicar estos resultados citamos a Hassell (1981): "Al agregarse en los parches de mayor densidad de presas, los depredadores, al menos inicialmente, incrementan su tasa de encuentro con presas por encima de la que sería posible con una búsqueda aleatoria. Así, los parches de menor densidad de presas se convierten en refugios parciales contra la depredación, y es este efecto de refugio el que contribuye a la estabilidad". Nuevamente, es claro que, en ciertos casos, la territorialidad podría tener un efecto desestabilizador en las interacciones depredador-presa, al promover patrones de distribución uniformes. Además, este efecto debe de ser más marcado cuando el comportamiento territorial se manifieste en la población de presas.

Fretwell (1972) muestra otra de las maneras en que el patrón de distribución resultante de la territorialidad podría afectar este tipo de interacciones, al señalar que el espaciamiento podría evitar la propagación de enfermedades, mediante un efecto similar al de la cuarentena.

Un comentario final acerca de los efectos de la territorialidad sobre los parámetros poblacionales es necesario. Es claro que en muchos casos la conducta territorial influye en la dinámica de las poblaciones, en algunos casos de manera "ventajosa" para las mismas (p. ej., el efecto regulador impide que se extingan). ¿Significa esto que la territorialidad evolucionó debido al efecto benéfico que aporta a la población? o, más bien, las consecuencias ecológicas son un resultado meramente fortuito (i.e., no seleccionado) de la selección natural actuando sobre los individuos. Esto nos sitúa en la vieja

cotroversia selección de grupo- selección individual.

En relación a la evolución por selección de grupo, tenemos que si ésta actúa en el mismo sentido que la selección individual, entonces no hay problemas con la argumentación (Walker, 1984), éstos surgen cuando ambas actúan en sentidos opuestos. Varios autores, incluido Wynne-Edwards (1964, citado, p. ej., en Krebs, 1978 y Hutchinson, 1978) su exponente más famoso, suponen que el mecanismo cuyos efectos predominan es la selección a nivel de grupos. Sin embargo, el estado actual del conocimiento acerca de la manera en que actúan los mecanismos selectivos, nos lleva a pensar que la principal responsable de la evolución de la territorialidad es la selección actuando a nivel de los individuos (para discusiones detalladas y recientes ver Dawkins, 1982; Grafen, 1984; Walker, 1984). De hecho algunos de los que antes apoyaban a la selección de grupo han cambiado de parecer (ver, p. ej., Wynne-Edwards, 1978 en Grafen, 1984). No quiero con esto dejar la impresión de que la selección de grupo ha sido totalmente descartada del proceso evolutivo. Lo que si puedo decir es que los modelos actuales acerca de ella son mucho más sofisticados (y restrictivos en cuanto a las características que deben presentar las poblaciones para que actúe) que los propuestos, por ejemplo, por Wynne-Edwards (para una discusión de ambos tipos de modelos ver Grafen, 1984; Harvey, 1985, explica en detalle los modelos actuales de selección de grupo).

A.4. Efectos sobre la comunidad.

Fitzpatrick y Wellington (1983) señalan que en la mayoría de los estudios de territorialidad (ellos en particular se refieren a los de insectos) se ha enfatizado la importancia intraespecífica de dicha conducta, dejando a un lado los importantes efectos interespecíficos que puede generar y que, como ellos dicen, pueden "reverberar" en toda, o parte de (i.e., en gremios particulares), la comunidad. Es obvio que estos efectos solo van a existir cuando la defensa del territorio también sea dirigida contra miembros de otras especies. Algunos estudios recientes comienzan a considerar dichos efectos (ver Hart, 1985, y referencias citadas ahí).

Por poner solo dos ejemplos, Fitzpatrick y Wellington (1983) discuten el caso del sírfido Merodon equestris (díptera), el cual es capaz de impedir totalmente el acceso de abejas (Apis mellifera y varias especies de megaquilidos) a los parches de flores que defienden (6 machos llegan a defender manchones de 40 m). Esto indica que la territorialidad de los sírfidos puede tener un efecto importante en la organización del gremio de los consumidores de recursos florales. Además, es claro que, al limitar la actividad de polinizadores potenciales dentro de sus territorios, estas moscas pueden afectar la reproducción de las plantas, sobre todo de aquellas que solo pueden ser polinizadas por abejas, de hecho Fitzpatrick y Wellington tienen evidencia de que esto ocurre.

Por otra parte, Gilbert (1980) discute acerca de los "mosaicos de hormigas" de bosques tropicales y templados, que resultan de la actividad territorial de diferentes especies de hormigas. Esto, además

de la importancia que tiene sobre la organización de la hormigas, es de gran relevancia para las plantas, ya que la probabilidad de ser atacadas por herbívoros (incluidos desde hormigas hasta primates) es una función de la ubicación que tengan dentro del mosaico de hormigas (i.e., depende de la especie de hormiga en cuyo territorio se encuentra).

Estos efectos a nivel de la comunidad pueden llegar a tener, incluso, importancia práctica en cuestiones de producción (p. ej. en la agricultura) y conservación. Para una discusión detallada de la importancia aplicada de los mosaicos de hormigas ver Gilbert (1980).

APENDICE B.

Territorialidad en Lepidoptera.

Bajo la simbología que se explica a continuación, se resumen varios estudios en donde se han efectuado observaciones de territorialidad en mariposas.

1. Especie (subfamilia).
 2. ¿Cómo se demostró?: - Observación informal de individuos no marcados (= OA).
- Observaciones detalladas de al menos algunos individuos marcados (artificial o naturalmente) (= OD).
- Experimentos de remoción (= E).
 3. Forma de defensa: simbología de acuerdo a la sección I.4.
 4. Función: - Reproductiva (= R). Cuando se agrega un asterisco significa que se ha demostrado dicha función, en el resto de los casos solo se sugiere.
- Sitio para pasar la noche (= PN).
 5. Ubicación de los territorios: - Recursos larvales (= RL).
- Recursos de adultos (= RA).
- Cumbre ("hilltop") sin recursos (= H).
- Lugar sin recursos que no es una cumbre (= SR).
- Si se agrega una T significa que se encuentran ubicados en zonas donde es posible que exista un mayor tránsito de hembras receptivas
6. Periodo diurno de ocupación del territorio.
 7. Número de días que el territorio es ocupado por un solo macho ($\bar{X} \pm S$ (rango)).
 8. Número de territorios/ Número de machos.
 9. Número de machos no residentes/ Número de machos residentes.
 10. Número de machos por territorio.
 11. Referencia.

Listado de especies.

Familia Papilionidae.

1. Papilio indra minori (Papilioninae).
 2. OA.
 3. VH, VE?
 4. R.
 5. RA, RL?
 11. Eff (1960).
1. Papilio zelicaon (Papilioninae).
 2. OD, E.
 3. VP, VE.
 4. R.
 5. H.
 6. "tarde por la mañana y durante el mediodía".

7. "varios días".
11. Gilbert, en Baker (1983).
1. Papilio polyxenes (Papilioninae).
2. OD, E.
3. VP, VP+VH.
4. R*.
5. HT.
6. 00:00-dos horas antes de la puesta del Sol.
7. 1-5.
8. Tal vez menor que 1, aunque parece variar.
10. 1.
11. Lederhouse (1982).

Familia Nymphalidae.

1. Goneis nevadensis (Satyrinae).
2. DA, E?
3. VH?
4. R.
5. SRT, HT.
10. 1.
11. Guppy (1962).
1. Aglais urticae (Nymphalinae).
2. OD.
3. VE en columpio.
4. R, FN.
5. RLT.
6. 11:00-16:30
7. Dos territorios por día, cada uno por 90 min..
8. 0.25.
9. Número muy pequeño, i.e., cercano a 0.
10. 1 a 4.
11. Baker (1972).
1. Inachis io (Nymphalinae).
2. OD, E.
3. VE en columpio.
4. R.
5. SRT.
6. 11:30-16:30.
7. 1 (un macho dos días en un territorio?).
8. ≥ 1 .
9. Número muy pequeño, i.e., cercano a 0.
10. 1.
11. Baker (1972).
1. Limenitis lorquini (Nymphalinae).
2. OD.
3. VE al menos.
4. R.
5. SRT.
6. Medio día-?

- 7. Hasta 21 días.
- 11. Wellington (1974).

- 1. Præcis coenia (Nymphalidae).
- 4. R.
- 5. SRT.
- 7. "hasta varios días".
- 11. Scott (1975).

- 1. Asterocampa leilia (Apaturinae).
- 2. OA. OD.
- 3. VP.
- 4. R.
- 5. RL, tal vez T.
- 6. "la mayor parte del día".
- 7. Hasta 17 días.
- 10. 1.
- 11. Austin (1977).

- 1. Pararge aegeria (Satyrinae).
- 2. OD, E.
- 3. VE.
- 4. R*.
- 5. "Sunspots" T.
- 6. 09:00 o 10:00-atardecer.
- 8. <= 1 (?).
- 9. 0.6.
- 10. 1-4.
- 11. Davies (1978).

- 1. Vanessa atalanta (Nymphalinae).
- 2. OD. E.
- 3. VE muy amplios.
- 4. R.
- 5. SRT.
- 6. 17:00-18:30 (19:30).
- 7. 1.
- 8. Tal vez menor que 1.
- 10. 17.
- 11. Bitzer y Shaw (1979-80).

- 1. Lasiomata megera (Satyrinae).
- 2. OD.
- 3. VE, VE en columpio.
- 4. R.
- 5. RLT.
- 6. 09:00-18:00.
- 7. "varios días".
- 9. Alrededor de 1, aunque varía a lo largo del día.
- 10. Varios?.
- 11. Dennis (1982).

- 1. Nymphalis antiopa (Nymphalinae).
- 2. OD.
- 3. VE+VP.

4. R.
5. SRT (hondonada o cañon pequeño).
6. 11:30 (12:00)-15:30 (16:00).
7. 1.
8. Tal vez mayor que 1.
10. 1.
11. Bitzer y Shaw (1983).

1. Poligonia comma (Nymphalinae).
2. OD.
3. VE+VP, VE en columpio.
4. R.
5. HT.
6. 15:15 (15:30)-17:15 (18:00).
8. Tal vez menor que 1.
10. 1.
11. Bitzer y Shaw (1983).

1. Pararge aegeria (Satyrinae).
2. OD.
3. VP, VH, VH+VP.
4. R*.
5. "Sunspots" T.
7. 1-20.
9. 20% > % de no residentes (= patrulladores) < 60%.
11. Wickman y Wiklund (1983).

1. Chlosyne californica (Nymphalinae).
2. OD, E.
3. VP, VP+VE.
4. R.
5. HT.
6. 08:00 (10:00)-medio día.
7. 1-8.
8. Tal vez menor de 1.
10. 1.
11. Alcock (1984, 1985).

1. Coenonympha pamphilus (Satyrinae).
2. OD.
3. VP, VH.
4. R*.
5. SR (algunos con RA).
7. 7.3+ 1.1 (1-33).
8. < 1 ? (directamente proporcional a la temperatura).
9. > o < que 1 (directamente proporcional a la temperatura).
10. 1.
11. Wickman (1985a, b).

1. Deneis chryxus (Satyrinae).
2. OD.
3. VP, VE.
4. R.
5. SR.
6. Al menos entre 10:00 y 16:30.

7. 1982: 6.1+ 3.8 (máximo 12).
- 1983: 5.6+ 3.2 (máximo 11).
- 1984: 5.5+ 3.5 (máximo 10).

8. > 1.

9. < 1.

10. 1.

11. Knapton (1985).

1. Anartia sp. (Nymphalinae).

2. OD.

4. R.

5. RL.

11. Ledrhouse (comunicación personal).

Familia Lycaenidae.

1. Indisalia iroides (Theclinae).

2. OD.

3. VP. VH.

4. R. PN.

5. SRT.

6. 10:00-11:00.

7. 2.73+ 2.65 (1-8)

10. 1.

11. Powell (1969).

1. Callophrys dumetorum (Theclinae).

2. OD?

3. VE, vuelo de forcejeo (?).

4. R.

5. H.

10. 1.

11. Gorelick (1971).

1. Callophrys viridis (Theclinae).

2. OD?

3. VE, vuelo de forcejeo (?).

4. R.

5. H.

7. Hasta 5 días.

10. 1.

11. Gorelick (1971).

1. Heodes virgaureae (Lycaeninae).

2. OD.

3. VP.

4. ? (Lundgren, 1977, sugiere R).

5. SR T.

6. "temprano por la mañana"-"medio día o temprano por la tarde".

7. 1-3.

8. < 1.

9. > 1.

10. 1-2.

11. Downes (1975).

1. Menander felsina (Riodininae).
2. OD (?).
3. VH (?).
5. SRT (claros y caminos).
6. 12:30-13:30.
7. 1-2.
11. Callaghan (1978).

1. Callophrys agustinus (Theclinae).
2. OD.
3. VH, VE+VH.
4. R.
5. SRT, HT.
6. 09:30-16:00; 09:00-18:00 en zonas con menos arboles.
7. 1-23.
8. Tal vez < 1.
9. > 1.
10. 1-4.
11. Robbins (1978).

1. Callophrys irus (Theclinae).
2. OA.
3. "interacción de vuelo".**
4. R.
5. M. algunos con RL o cerca de ellos.
6. 09:30-16:30.
11. Robbins (1978).

1. Callophrys nippon (Theclinae).
2. OA.
3. "interacción de vuelo".
4. R.
5. Sobre Pinus strobus (RL?).
6. 11:30-15:00.
11. Robbins (1978).

1. Satyrium calanus (Theclinae).
2. OA.
3. "interacción de vuelo".
4. R.
5. Sobre robles en la orilla del bosque.
6. 07:30- 17:00?.
11. Robbins (1978).

1. Satyrium edwardsii (Theclinae).
2. OA.
3. "vuelo de interacción".
4. R.
5. RL o en la vecindad de los mismos.
6. 09:00-18:00.
11. Robbins (1978).

1. Satyrium liparops (Theclinae).

2. DA.
3. "vuelo de interacción".
4. R.
5. H en el lado Este de RL.
6. 07:30-18:30.
11. Robbins (1978).

1. Callophrys gryneus (Theclinae).

2. DA.
3. "interacción de vuelo".
4. R.
5. RL.
6. 09:00-20:00.
11. Robbins (1978).

1. Strymon melinus (Theclinae)>

2. DA.
3. "interacción de vuelo".
4. R.
5. H.
6. 15:30-19:00.
11. Robbins (1978).

1. Calystryma trebula (Theclinae).

2. DA.
3. "interacción de vuelo".
4. R.
5. SR (áreas soleadas de la selva).
6. 14:00-16:30.
11. Robbins (1978).

1. Atlides halesus (Theclinae).

2. OD, E.
3. VP, VE.
4. R.
5. HT.
6. 12:00 (13:00)-16:30 (19:30).
7. 1-24.
8. << 1.
9. > 1.
10. 1.
11. Alcock (1983).

1. Sandia xami (Theclinae).

2. OD.
3. VP, VH, VE, VEH.
4. R*.
5. SRT (algunos tienen RL y/o RA, aunque no concentrados).
6. 09:01 (10:32)-14:26 (16:20).
7. 2.41 ± 3.71 tomando en cuenta todos los machos; 7.38 ± 5.56 los que

estuvieron más de un día (1-23).

8. > 1.

9. << 1.

10. 1.

11. Este estudio.

** "interacción de vuelo" = VE o VH.

Nota: Callaghan (1982-83) estudió la "conducta de percheo" de 36 especies pertenecientes a 10 géneros de riodínidos (Lycaenidae). Aunque él no dice que sean territoriales, su descripción sugiere que al menos algunas lo son, ya que los machos perchan en sitios específicos desde los cuales vuelan a investigar los objetos que pasan. Si estos objetos son machos conespecíficos o mariposas de otras especies, los machos "exhiben una actitud agresiva". Este autor presenta datos que indican que la conducta de los machos tiene la función de localizar parejas. Finalmente, las zonas donde perchan estos riodínidos no parecen tener relación con recursos, sino que, al menos en algunos casos, parecen localizarse en zonas de tránsito de hembras.

LITERATURA CITADA.

- Alcock, J. (1983). Territoriality by hilltopping males of the great purple hairstreak, Atlides halesus (Lepidoptera, Lycaenidae): convergent evolution with a pompilid wasp. Behav. Ecol. Sociobiol. 13: 57-62.
- _____. (1984). Convergent evolution in perching and patrolling site preferences of some hilltopping insects of the Sonoran desert. Southwestern Nat. 29: 475-480.
- _____. (1985). Hilltopping in the Nymphalid butterfly Chlosine californica. Amer. Midl. Nat. 113: 69-75.
- _____. y J. E. Schaefer (1983). Hilltop territoriality in a Sonoran desert bot fly (Diptera: Outerebriidae). Anim. Behav. 31: 518-525.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. Behavior 49: 227-265.
- Alvarez, F. J., J. Carabias, J. Meave, P. Moreno, D. Nava, F. Rodriguez, C. Tovar y A. Valiente. (1982). Proyecto para la creación de una reserva en el Pedregal de San Angel. Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- Austin, G. T. (1977). Notes on the behavior of Asterocampa leilia (Nymphalidae) in southern Arizona. J. Lep. Soc. 31: 111-118.
- Baker, R. R. (1972). territorial behaviour of the nymphalid butterflies, Aglais urticae (L.) and Inachis io (L.). J. Anim. Ecol. 41: 453-469.
- _____. (1983). Insect territoriality. Ann. Rev. Entomol. 28: 65-89.
- Begon, M. y M. Mortimer (1981). Population ecology: an unified study of animals and plants. Blackwell.
- Beutelspacher, C. R. (1980). Mariposas diurnas del Valle de México. Ediciones Cientificas L.P.M.M.
- Bitzer, R. J. y K. C. Shaw (1979-80). Territorial behavior of the red admiral, Vanessa atalanta (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae). J. Res. Lepid. 18: 36-49.
- _____. (1983). Territorial behavior of Nymphalis antiopa and Polygonia comma (Nymphalidae). J. Lep. Soc. 37: 1-13.
- Borgia, G. (1979). Sexual selection and the evolution of mating systems. In: Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects, M. S. Blum y N. A. Blum, eds. Academic Press.
- Bradbury, J. W. (1981). The evolution of leks. In: Natural Selection and Social Behavior, R. D. Alexander y D. Tinkle, eds. Chiron Press.
- _____. (1985). Contrasts between insects and vertebrates in the evolution of male display, female choice and lek mating. In: Experimental Behavioral Ecology, B. Holldobler y M. Lindauer, eds. G. Fischer Verlag.
- _____. y R. Gibson (1983). Leks and mate choice. In: Mate Choice, P.P.G. Bateson, ed. Cambridge University Press.
- Brown, J. L. (1964). The evolution of diversity in avian territorial systems. Wilson Bull. 76: 160-169.
- _____. y G. H. Orians (1970). Spacing patterns in mobile animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1: 239-262.
- Cáde, W. (1979). The evolution of alternative male reproductive strategies in field crickets. In: Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects, M. S. Blum y N. A. Blum, eds. Academic Press.

- Callaghan, C. J. (1978). Studies on *Restinga* butterflies, II. Notes on the population structure of *Menander felsina* (Riodinidae). J. Lep. Soc. 32: 37-49.
- _____ (1982-83). A study of isolating mechanisms among neotropical butterflies of the subfamily Riodininae. J. Res. Lepid. 21: 159-176.
- Clench, H. K. (1981). New *Callophrys* (Lycaenidae) from North and Middle America. Bull. Allyn Mus. 64: 1-31.
- Davis, N. B. (1978a). Ecological questions about territorial behaviour. In: Behavioural Ecology: an evolutionary approach, J. R. Krebs y N. B. Davis, eds. Blackwell.
- _____ (1978b). Territorial defense in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. Anim. Behav. 26: 138-147.
- _____ (1982). Behaviour and competition for scarce resources. In: Current Problems in Sociobiology, King's College Sociobiology Group, ed. Cambridge University Press.
- _____ y A. I. Houston (1984). Territory economics. In: Behavioural Ecology: an evolutionary approach, J. R. Krebs y N. B. Davis, eds. 2nd ed. Blackwell.
- Dawkins, R. (1976). The Selfish Gene. Oxford University Press.
- _____ (1982). The Extended Phenotype. W. H. Freeman.
- Dawkins, M. S. (1983). The organization of motor patterns. In: Causes and consequences (Animal Behaviour, Vol. 1), T. R. Halliday y P. J. B. Slater, eds. Freeman.
- Dennis, R. L. H. (1982). Mating location strategies in the wall brown butterfly, *Lasiommata megera* (L.) (Lepidoptera: Satyridae): wait or seek?. Ent. Rec. J. Var. 24: 209-214; 95: 7-10.
- Dewsbury, D. A. (1982). Ejaculate cost and mate choice. Amer. Nat. 119: 601-610.
- Douwes, P. (1975). Territorial behaviour in *Heodes virgaureae* L. (Lep., Lycaenidae) with particular reference to visual stimuli. Norw. J. ent. 22: 143-154.
- Drummond, B. A. III (1984). Multiple mating and sperm competition in the Lepidoptera. In: Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems, R. L. Smith, ed. Academic Press.
- Dunbar, R. I. M. (1982). Intraspecific variations in mating strategy. In: Perspectives in Ethology, Vol. 5; P. P. G. Bateson y P. H. Knopfler, eds. Plenum Press.
- _____ (1983). Life history tactics and alternative strategies of reproduction. In: Mate Choice, P. P. G. Bateson, ed. Cambridge University Press.
- Eff, D. (1962). A little about the little known *Papilio indra minori*. J. Res. Lepid. 16: 137-142.
- Emlen, S. T. y L. W. Oring (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science 197: 215-223.
- Estes, R. D. (1969). Territorial behavior of the wildbeest (*Connochaetes taurinus* Burchell). Z. Tierpsychol. 26: 284-370.
- Findlay, R., M. R. Young y J. A. Findlay (1983). Orientation behaviour in the grayling butterfly: thermoregulation or crisis?. Ecol. Ent. 8: 143-153.
- Fitzpatrick, S. M. y W. G. Wellington (1983). Insect territoriality. Can. J. Zool. 61: 471-486.
- Fretwell, S. D. (1972). Populations in a Seasonal Environment. Princeton University Press.

- García, E. (1964). Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía, U.N.A.M.
- Gilbert, L. E. (1980). Food web organization and conservation of neotropical diversity. In: Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective, M. E. Soule y B. A. Wilcox, eds. Sinauer.
- Gill, F. E. y L. L. Wolf (1975). Economics of feeding territoriality in the golden winged sunbird. Ecology 56: 333-345.
- Gorelick, G. A. (1971). A biosystematic study of two species of Callophrys (Callophrys) in California (Lycaenidae). J. Lep. Soc. 25: supplement 2.
- Grafen, A. (1984). Natural selection, kin selection and group selection. In: Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach, 2nd ed. Blackwell.
- Guppy, R. (1962). Collecting Deneis nevadensis (Satyrinae) and other genera on Vancouver Island, with a theory to account for hilltopping. J. Lep. Soc. 16: 64-66.
- Gwynne, D. T. (1984). Male mating effort, confidence of paternity, and insect sperm competition. In: Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems, R. L. Smith, ed. Academic Press.
- Halliday, T. R. (1978). Sexual selection and mate choice. In: Behavioural Ecology: an evolutionary approach. Blackwell.
- Hart, D. D. (1985). Causes and consequences of territoriality in a grazing stream insect. Ecology 66: 404-414.
- Harvey, P. H. (1985). Intrademic group selection and the sex ratio. In: Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour, R. M. Sibly y R. H. Smith, eds. Blackwell.
- Hassell, M. P. (1981). Arthropod predator-prey systems. In: Theoretical Ecology, R. M. May, ed. Blackwell.
- _____ y R. M. May (1985). From individual behaviour to population dynamics. In: Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour, R. M. Sibly y R. H. Smith, eds. Blackwell.
- Hutchinson, G. E. (1978). Introducción a la Ecología de Poblaciones. Blume.
- Ito, Y. (1978). Comparative Ecology. Cambridge University Press.
- Jeanne, R. L. y D. W. Davidson (1984). Population regulation in social insects. In: Ecological Entomology, C. B. Huffaker y R. L. Rabb, eds. Wiley-Interscience.
- Johnson, K. (1981). Revision of the Callophryna of the World with Phylogenetic and Biogeographic Analyses (Lepidoptera: Lycaenidae). Ph. D. Thesis. City University of New York.
- Kimsey, L. S. (1980). The behaviour of male orchid bees (Apidae, Hymenoptera, Insecta) and the question of leks in insects. Anim. Behav. 28: 996-1004.
- Kingsolver, J. G. (1985). Butterfly thermoregulation: organismic mechanisms and population consequences. J. Res. Lepid. 24: 1-20.
- Knapton, R. W. (1985). Lek structure and territoriality in the chryxus arctic butterfly Deneis chryxus (Satyridae). Behav. Ecol. Sociobiol. 17: 389-395.
- Krebs, C. J. (1978). Ecology. 2nd. ed. Harper and Row.
- _____ (1985). Do changes in spacing behaviour drive population cycles in small mammals?. In: Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour, R. M. Sibly y R. H. Smith, eds. Blackwell.

- Krebs, J. R., R. Ashcroft y M. I. Webber (1978). Song repertoires and territory defence in the great tit (Parus major). Nature 271: 539-542.
- _____ y N. B. Davis (1981). An Introduction to Behavioural Ecology. Blackwell.
- Kruuk, H. y D. M. Macdonald (1985). Group territories of carnivores: empires or enclaves. In: Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour, R. M. Sibly y R. H. Smith, eds. Blackwell.
- Lawton, J. H. y M. P. Hassell (1984). Interspecific competition in insects. In: Ecological Entomology, C. B. Huffaker y R. L. Rabb, eds. Wiley-Interscience.
- Lederhouse, R. C. (1982). Territorial defense and lek behavior of the black swallowtail butterfly, Papilio polyxenes (Papilionidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 10: 109-118.
- Luck, R. F. (1984). Principles of arthropod predation. In: Ecological Entomology, C. B. Huffaker y R. L. Rabb, eds. Wiley-Interscience.
- Lundgren, L. (1977). The role of intra and interspecific male: male interactions in Polyommatus icarus Rott. and some other species of blues (Lycaenidae). J. Res. Lepid. 16: 249-264.
- McFarland, D. ed. (1981). The Oxford Companion to Animal Behaviour. Oxford University Press.
- Marshall, L. D. (1982). Male nutrient investment in the Lepidoptera: what nutrient should males invest?. Amer. Natur. 120: 27-35.
- Maynard Smith, J. (1974). Models in Ecology. Cambridge University Press.
- _____ (1982). Evolution and the Theory of Games. Cambridge University Press.
- Morse, D. H. (1980). Behavioral Mechanisms in Ecology. Harvard University Press.
- Noble, G. (1939). The role of dominance in the social life of birds. Auk 56: 263-273.
- Otte, D. y A. Joern (1975). Insect territoriality and its evolution: population studies of desert grasshoppers on creosote bushes. J. Anim. Ecol. 44: 29-54.
- Parker, G. A. (1978). Evolution of competitive mate searching. Ann. Rev. Entomol. 23: 173-196.
- _____ (1982). Phenotype-limited evolutionarily stable strategies. In: Current Problems in Sociobiology, King's College Sociobiology Group, ed. Cambridge University Press.
- _____ (1984). Evolutionarily stable strategies. In: Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach, J. R. Krebs y N. B. Davies, eds. 2nd. ed. Blackwell.
- _____ (1985). Population consequences of evolutionarily stable strategies. In: Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour, R. M. Sibly y R. H. Smith, eds. Blackwell.
- Patterson, I. J. (1985). Limitation of breeding density through territorial behaviour: experiments with convict cichlids. In: Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour, R. M. Sibly y R. H. Smith, eds. Blackwell.
- Powell, J. A. (1968). A study of area occupation and mating behavior in Incisalia iroides. J. New York Ent. Soc. 76: 47-57.
- Pyle, R. M. (1981). The Audubon Society Field Guide to North American Butterflies. Knopf.

- Rabinovich, J. (1980). Introducción a la Ecología de Poblaciones Animales. C.E.C.S.A.
- Robbins, R. K. (1978). Behavioral Ecology and Evolution of Hairstreak Butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae). Ph. D. thesis. Tufts University.
- Ross, (1963). Evidence for lack of territoriality in two species of Hamadryas (Nymphalidae). J. Res. Lepid. 2: 241-246.
- Rutowski, R. L. (1984). Sexual selection and the evolution of butterfly mating behavior. J. Res. Lepid. 33: 125-142.
- Rzedowski, J. (1954). Vegetación del Pedregal de San Angel (D.F., Mexico). An. Esc. Cien. Biol. I.P.N. 8: 59-129.
- Sánchez, O. (1968). La Flora del Valle de México. Ed. Herrero.
- Scott, J. A. (1974). Mate-locating behavior of butterflies. Amer. Midl. Nat. 91: 103-117.
- _____ (1975). Movement of Precis coenia, a "pseudoterritorial" submigrant (Lepidoptera: Nymphalidae). J. Anim. Ecol. 44: 843-850.
- _____ (1975b). Mate locating behavior of western North American butterflies. J. Res. Lepid. 14: 1-40.
- _____ (1982-83). Mate locating behavior of western North American butterflies. II. New observations and morphological adaptations. J. Res. Lepid. 21: 177-187.
- Shreeve, T. G. (1984). Habitat selection, mate location, and microclimatic constraints on the activity of the speckled wood butterfly Pararge aegeria. Oikos 42: 371-377.
- Silberglied, R. E. (1977). Communication in the Lepidoptera. In: How Animals Communicate, T. A. Sebeok, ed. Indiana University Press.
- _____ (1984). Visual communication and sexual selection among butterflies. In: The Biology of Butterflies, R. Vane-Wright, P. Ackery y P. Devries, eds. Academic Press.
- Soberón, J. (1986). The relationship between use and suitability of resources and its consequences to insect population size. Am. Nat. 127: 338-357.
- _____, C. Cordero, B. Benrey, P. Parlange, C. García-Saez y G. Berges (1986). Patterns of oviposition of Sandia xami (Lepidoptera, Lycaenidae) in relation to its food-plant apparency. Ecol. Ent. (en revisión).
- Stamp-Dawkins, M. (1983). The organisation of motor patterns. In: Animal Behaviour, T. R. Halliday y P. J. B. Slater, eds. Freeman.
- Sutherland, W. J. y G. A. Parker (1985). Distribution of unequal competitors. In: Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour, R. M. Sibly y R. H. Smith, eds. Blackwell.
- Suzuki, Y. (1976). So-called territorial behaviour of the small copper, Lycaena phlaeas daimio Seitz (Lepidoptera, Lycaenidae). Kontyu 44: 193-204.
- Thornhill, R. y J. Alcock (1983). The Evolution of Insect Mating Systems. Harvard University Press.
- Vehrencamp, S. L. y J. W. Bradbury. (1984). Mating systems and ecology. In: Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach, J. R. Krebs y N. B. Davis, eds. 2nd. ed. Blackwell.
- Walker, T. J. (1984). Do populations self-regulate?. In: Ecological Entomology, C. E. Huffaker y R. L. Rabb, eds. Wiley-Interscience.
- Walker, W. F. (1980). Sperm utilization strategies in nonsocial insects. Amer. Natur. 115: 780-799.
- Wellington, W. G. (1974). A special light to steer by. Nat. Hist.

- 83(10): 46-53.
- Wickman, P. O. (1985a). The influence of temperature on the territorial and mate locating behaviour of the small heath butterfly, Coenonympha pamphilus (L.) (Lepidoptera: Satyridae). Behav. Ecol. Sociobiol. 16: 233-238.
- _____ (1985b). Territorial defense and mating success in males of the small heath butterfly, Coenonympha pamphilus, L. (Lepidoptera: Satyridae). Anim. Behav. 33: 1162-1168.
- Wickman, P. O. y C. Wiklund (1983). Territorial defense and its seasonal decline in the speckled wood butterfly (Pararge aegeria). Anim. Behav. 31: 1206-1216.
- Wiklund, C. (1982). Behavioural shift from courtship solicitation to mate avoidance in female ringlet butterflies (Aphantopus hyperantus) after copulation. Anim. Behav. 30: 790-793.
- Wilson, E. O. (1971). The Insect Societies. Harvard University Press.
- _____ (1975). Sociobiology: The New Synthesis. Harvard University Press.
- Wynne-Edwards, V. C. (1962). Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour. Oliver and Boyd.
- _____ (1978). Intrinsic population control: an introduction. In: Population Control by Social Behaviour. F. J. Ebling y D. M. Stoddart, eds. Institute of Biology, London.
- Ziegler, B. J. y T. Escalante (1964). Observations on the life history of Callophrys xami (Lycaenidae). J. Lep. Soc. 18: 85-89.



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA