



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Puesta a prueba de la hipótesis del querido enemigo en la libélula
Hetaerina vulnerata (Insecta: Calopterygidae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Shéridan Jael Maya García

Director
Dr. Alejandro Córdoba Aguilar

Tlaxcala, Tlax.

Agosto, 2015



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Puesta a prueba de la hipótesis del querido enemigo en la libélula
Hetaerina vulnerata (Insecta: Calopterygidae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Shéridan Jael Maya García

Director

Dr. Alejandro Córdoba Aguilar

Comité:

Dr. Martín Serrano Meneses

Dra. Margarita Martínez Gómez

Dr. Jorge Vásquez

Tlaxcala, Tlax.

Agosto, 2015

Financiamiento

Este trabajo de investigación se llevó a cabo en el Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta en la Maestría en Ciencias Biológicas perteneciente al Padrón Nacional de Posgrado. El trabajo de campo se realizó en la Comunidad de San Tadeo Huiloapan perteneciente al municipio de Panotla, Tlaxcala, en el periodo de mayo a noviembre de 2013. El proyecto de investigación fue financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT).



Universidad Autónoma de Tlaxcala
Secretaría de Investigación Científica y Posgrado

Maestría en Ciencias Biológicas



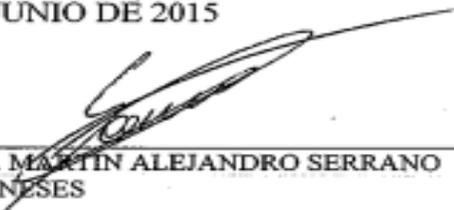
COORDINACIÓN MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Proyecto de tesis que Shéridan Jael Maya García realiza para la obtención del grado de Maestra en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es "Puesta a prueba de la hipótesis del querido enemigo en la libélula Hetaerina vulnerata (Insecta: Calopterygidae)".

Sin otro particular, le enviamos un cordial saludo.

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., 26 DE JUNIO DE 2015


DR. ALEJANDRO CORDOBA AGUILAR


DR. MARTIN ALEJANDRO SERRANO
MENESES


DR. JORGE CONTRERAS GARDUÑO


DR. JORGE VÁZQUEZ PÉREZ


DRA. MARGARITA MARTÍNEZ GÓMEZ



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado Bajo la Norma:
ISO 9001:2000-NMX-CC-9001-IMNC-2000



Km. 1.5 Carretera Tlaxcala-Puebla CP 90070 Tel/Fax: 01(246)462-15-57 e-mail: posgradoctbcuat@gmail.com
Tlaxcala, Tlax.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado **Maestría en Ciencias Biológicas** del Centro **Tlaxcala de Biología de la Conducta** de la Universidad Autónoma de Tlaxcala por respaldar mi trabajo de investigación y por dos años brindarme la oportunidad de expandir mi desarrollo académico y profesional.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)** por el apoyo económico que me brindó por dos años.

Al **Dr. Alejandro Córdoba Aguilar**, Director de mi tesis, por su apoyo incondicional en la realización adecuada de la tesis y los procedimientos de campo, por su siempre amable y completa disposición para trabajar en beneficio de mi desarrollo académico.

Al **Dr. Martín Serrano Meneses** por su apoyo tanto en el laboratorio como en el campo y por su instrucción en durante mi desarrollo académico.

A la **Dra. Margarita Martínez Gómez**, por su apoyo y absoluta disposición para ayudar académicamente mi desarrollo.

Al **Dr. Jorge Vásquez**, por participar en la aportación de ideas y correcciones al trabajo de investigación.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres Paty y Gabino, por impulsarme siempre a culminar mis metas y porque siempre serán mi mayor orgullo y mi mejor ejemplo a seguir.

A mis hermanos Cris y Wilo, porque siempre formarán parte de mi vida, porque también los admiro mucho y sé que siempre contaré con ellos.

A mi Abuelito Aus, porque ha sido como un padre para mi, además de ser un excelente amigo y por siempre brindarme un hogar cuando más lo necesito.

A mi Tío Mario, porque fue la persona más carismática y querida que he conocido, por sus consejos y enseñanzas y sobre todo por haberme querido tanto.

A mis suegros Vicky y Ramón y a mi cuñada Sara por formar parte de mi vida, por su ayuda y por brindarme un hogar sin condiciones.

A mi hermano Dennis por ser un joven hermoso en muchos aspectos y porque lo admiro mucho.

A mi tío Bey, a mi amiga Navi, a mi primo Chino y a mi prima Nayeli. A mi tía Vicky. Y a muchas más personas de las cuales he recibido solo cosas buenas.

DEDICATORIA

A Jhon, el hombre más extraordinario que he conocido, por su temple y carácter, por todo lo que aprendemos juntos y por todo el amor que nos tenemos. Gracias a mi amor por todo. A mi Hijo...Mi niño ISAAC, por ser el motor de mi vida y porque me ayuda a ser mejor cada día sin saberlo.... A mis dos grandes amores.

Resumen

La hipótesis del querido enemigo indica que las contiendas entre machos territoriales vecinos (aquellos que defienden territorios contiguos) son menos agresivas en comparación con las de un macho territorial vecino y un no vecino (machos que generalmente no defienden territorios). Una explicación de tal hipótesis es que un vecino raramente es un verdadero competidor. Puse a prueba esta idea en la libélula *Hetaerina vulnerata*, cuyos machos adultos defienden territorios que les permiten acceder sexualmente a las hembras. Realicé mi estudio en un arroyo de San Tadeo Huiloapan, municipio de Panotla, Tlaxcala entre Mayo y Septiembre de 2013. Predije que las conductas agresivas y su duración deberían ser menos frecuentes y de menor duración respectivamente en contiendas entre machos vecinos que entre vecinos y no vecinos. Sin embargo encontré lo opuesto, donde además la fecha es un importante predictor. Esto indica que en mi sujeto de estudio no opera la hipótesis del querido enemigo, lo cual supone que un vecino puede ser tomado más como un competidor que un no vecino. Una explicación de esto es que dado que los territorios son influidos por el grado de iluminación solar, los sitios defendidos son móviles a lo largo del día. Esto sugiere que los límites territoriales se encuentran en constante delimitación y que los machos vecinos son competidores potenciales pues pueden ampliar sus territorios o excluir a otros machos de los mismos.

Índice

1. Introducción.	
1.1. Competencia por recursos y la hipótesis del querido enemigo.....	1
1.2. Estatus de la hipótesis del querido enemigo.....	2
1.3. Las libélulas del género Hetaerina como sujetos para estudios conductuales.....	3
1.4. Las libélulas del género Hetaerina y la hipótesis del querido enemigo.....	4
2. Antecedentes.....	5
3. Objetivos.....	15
4. Hipótesis.....	16
5. Predicciones.....	16
6. Material y método.....	16
6.1. Zona de estudio y método de campo.....	16
6.2. Estatus conductual de los machos observados.....	17
6.3. Datos observacionales de conductas agresivas.....	17
6.4. Análisis estadístico.....	18
7. Resultados.....	19
7.1. Catálogo de conductas.....	19
7.2. Comparación de conductas entre vecinos vs vecinos y vecinos vs no vecinos.....	20

7.3.	Duración de los encuentros entre vecinos vs vecino y vecino vs no vecino.....	21
7.4.	Frecuencia de los encuentros entre vecinos vs no vecino y vecino vs no vecino.....	22
8.	Discusión.....	23
9.	Conclusiones.....	27
10.	Perspectivas.....	27
11.	Referencias.....	29

1. Introducción

1.1. *Competencia por recursos y la hipótesis del querido enemigo*

Los animales compiten comúnmente por recursos tales como el alimento, refugio y parejas, por citar algunos unos ejemplos. Una manera en la que los animales compiten es excluyendo a rivales potenciales del área que contiene los recursos. Esta exclusión puede a menudo tomar forma de conductas agonistas relacionadas con la defensa del territorio donde el recurso o recursos estén presentes y pueden ser costosas en términos energéticos (Riechert, 1988; Alcock, 2013).

A pesar de la connotación agonista indicada arriba, las relaciones entre animales cuyos territorios son contiguos y por lo tanto son vecinos, no siempre son agresivas (Darling, 1952). Relacionado con esto, Fisher (1954) propuso que: “*El objetivo de poseer un territorio es crear vecindades de individuos con un espacio delimitado física y socialmente para sus vecinos, lo que en términos humanos podría ser descrito como una situación de rival amigable o de querido enemigo*”. Con base en esto y de manera formal, tradicionalmente en ecología de la conducta se ha acuñado el término del “querido enemigo” para explicar las diferencias en la agresión que individuos territoriales despliegan hacia vecinos y extraños. La hipótesis del querido enemigo (HQE) indica que el nivel de agresión que individuos poseedores de territorios dirigen hacia extraños (e.g. aquel que no defienda un territorio o que éste no sea contiguo al del individuo territorial focal) es mayor que la agresión dirigida hacia vecinos territoriales (e.g. aquél con un territorio contiguo o muy cercano) (Fisher, 1954; Temeles, 1994). La lógica de ser menos agresivo contra un vecino es que raramente éste representa un verdadero competidor (excepto si pretende agrandar su territorio), ya que las peleas entre vecinos son más de delimitación de territorio (Alcock, 2013). Dado que las peleas son costosas energéticamente, estas delimitaciones deben ser breves o poco elaboradas y basadas en el reconocimiento rápido de los contrincantes (Temeles, 1994). Esta convivencia menos agresiva entre vecinos, quedó acuñada en la literatura etológica, y se cree que podría ejemplificar el origen de la vida en grupo en organismos no cercanamente emparentados (Temeles, 1994).

1.2. *Estatus de la hipótesis del querido enemigo*

Aunque en su inicio, los estudios sobre la HQE se realizaron en aves (e.g. Speirs y Davis, 1991; Brindley, 1991 y Godard, 1993), el cúmulo de estudios ahora incluye mamíferos (e.g. Radford, 2005; Rosell *et al.*, 2008), reptiles (e.g. Carazo *et al.*, 2008), anfibios (e.g. Owen y Perril, 1998 y Bee, 2003) e invertebrados (e.g. Booksmythe *et. al* 2010). Los resultados mayoritariamente apoyan la idea de que, efectivamente, los vecinos no tienen verdaderas peleas, sino encuentros inicialmente agresivos seguidos de conductas de menor intensidad agonística. Por ejemplo, en la salamandra territorial *Phletodon cinereus*, los machos y hembras que defienden territorios muestran menos despliegues, mordidas y conductas de sumisión hacia los vecinos comparado con los extraños (Jaeger, 1981). Estas conductas reducen el costo de encuentros agresivos, por ejemplo la pérdida de alguna extremidad o disminución de reservas energéticas (Jaeger, 1981). En otros ejemplos más recientes, las aves de las especies *Phylloscopus collybita* y *P. trochilus* reconocen igualmente a sus vecinos a partir de las vocalizaciones, evitando así encuentros muy riesgosos (Jaska *et al.*, 2014). Estos estudios han puesto de manifiesto, además, parte de los mecanismos de reconocimiento entre vecinos. En el caso de la salamandra, por ejemplo, el reconocimiento del vecino está basado en las feromonas que los animales dejan en el sustrato (Jaeger, 1981) mientras que en las aves son las primeras sílabas en cada canto (Jaska *et al.*, 2014). Estas "pistas" las aprendería el animal defensor permitiéndole distinguir a sus vecinos de aquellos que no lo son.

Cabe mencionar que a diferencia de los vertebrados, son pocos los estudios enfocados a poner a prueba la HQE en insectos. Algunos ejemplos de los trabajos realizados en este grupo son aquellos en insectos eusociales como hormigas (Jutsum, *et. al* 1979), avispas (Pfennig y Reeve, 1989) y termitas (Dunn y Messier, 1999). Estos grupos exhiben una fuerte competencia entre colonias y viven en grupos con muy alto parentesco entre ellos, por lo que no es extraño que la HQE aplique. Sin embargo, se desconoce si este proceso aplica en otros organismos territoriales no gregarios. Una ventaja de investigar estos otros organismos es que permitiría aclarar los principios que gobiernan la evolución del querido enemigo en una escala de complejidad taxonómica. Dado que la HQE se basa en el reconocimiento, está claro que no todos los grupos taxonómicos son capaces de expresarlo (aún cuando sean territoriales;

Temeless, 1994). Por otra parte y en apoyo a este último argumento, se ha encontrado que en algunas ocasiones no opera la HQE, lo cual parece ser explicado tanto por el riesgo de perder un recurso como por la condición individual (Temeles, 1994). Esto nuevamente indica que se requiere estudiar más organismos, incluyendo insectos con organizaciones sociales menos complejas, para comprender cuándo aplica la HQE.

1.3. *Las libélulas del género Hetaerina como sujetos para estudios conductuales*

Un buen modelo de estudio de conducta territorial son los insectos del orden Odonata, particularmente los miembros del género *Hetaerina* (Familia Calopterygidae, Suborden Zygoptera) Los machos de este género compiten por conservar y/u obtener un territorio mediante contiendas agresivas (Córdoba-Aguilar y Cordero-Rivera, 2005). Los territorios son sitios riberinos de encuentro de adultos sexualmente maduros de ambos sexos a los cuales las hembras arriban con el objetivo primordial de copular. Los territorios contienen áreas iluminadas donde los machos se agregan a manera de parches esperando el paso de las hembras (Córdoba-Aguilar y Cordero-Rivera, 2005). Estos sitios al parecer son lugares estratégicos que permiten vislumbrar mejor a una hembra en su paso por los ríos (Raihani *et al.*, 2008). Estos sitios no son muy comunes así que los machos contienden fuertemente por ellos (Raihani *et al.*, 2008). Estas contiendas son costosas ya que los machos vuelan y se persiguen entre si por varias horas hasta que uno de ellos abandona el sitio en disputa, lo cual afecta las reservas de grasa corporal de ambos oponentes (e.g. Serrano-Meneses *et al.*, 2007; Contreras-Garduño *et al.*, 2008). El resultado de la competencia da lugar a dos tipos de machos: unos pocos machos que pueden defender un territorio (llamados de ahora en adelante machos territoriales), y el resto que no puede defender un sitio y que por lo regular vagan a lo largo de los ríos (llamados de ahora en adelante, machos no territoriales; Córdoba-Aguilar y Cordero-Rivera, 2005). La adecuación de los machos de cada rol es diferente ya que los machos no territoriales tienen relativamente pocas oportunidades de aparearse comparado con los machos territoriales (Grether 1996a, b; Serrano-Meneses *et al.*, 2007). El sistema de apareamiento en *Hetaerina* es lo que se conoce en la literatura ecológica como lek. Un lek es un sitio donde los machos esperan a las hembras, quienes obtienen como único beneficio el material genético de los machos (Höglund y Alatalo, 1995). El lek en *Hetaerina* es peculiar

porque no existe cortejo y los machos acosan intensamente a las hembras (Córdoba-Aguilar *et al.*, 2009). Como indiqué antes, los machos se agrupan en una especie de arena, defendiendo partes soleadas del río (Córdoba-Aguilar, 2009).

1.4. Las libélulas del género *Hetaerina* y la hipótesis del querido enemigo

Los machos de la mayoría de las especies del género *Hetaerina* portan una mancha roja en la base de las alas que se mantiene gracias a la competencia entre machos (Grether, 1996a). En una primera instancia, cuando un macho no territorial llega a un territorio, el color rojo alerta al intruso de que el territorio ya ha sido tomado (González-Santoyo *et al.* 2014). Sin embargo, si el intruso no se aleja, puede ocurrir una verdadera pelea (González-Santoyo *et al.* 2014). Dado que el tamaño de la mancha se correlaciona positivamente con la masa muscular y las reservas energéticas del macho portador (Contreras-Garduño *et al.*, 2006, 2007; Serrano-Meneses *et al.* 2007) y que la mancha es mostrada por ambos oponentes, se ha postulado que es el tamaño de la mancha el indicador de capacidad de lucha una vez que una verdadera pelea ocurre (Contreras-Garduño *et al.* 2008). Debido a que muchos territorios son contiguos, una gran mayoría de los encuentros se dan entre machos territoriales vecinos (observaciones personales). Estos encuentros son de muy poca duración (menos de 3 segundos; ver sección de Resultados), después de los cuales los machos regresan a sus perchas originales una vez que mostraron sus manchas (González-Santoyo *et al.* 2014). Estos datos hacen que las libélulas del género *Hetaerina* sean sujetos adecuados para poner a prueba la HQE. Para este fin, en esta tesis he investigado si esta hipótesis opera en las contiendas por territorios entre machos adultos de la libélula *H. vulnerata*.

H. vulnerata es una especie que se encuentra distribuida principalmente en Guatemala, Honduras, México y algunos estados de Estados Unidos (González-Soriano, 1991). Esta especie se encuentra en arroyos boscosos con rápidos rocosos y es más probable encontrarla en mayores elevaciones (González-Soriano, 1991). Al igual que la mayoría de los machos de éste género, los machos de *H. vulnerata* portan una mancha roja en la base de las alas, un cuerpo metálico iridiscente entre verde y amarillo mientras que el cuerpo de las hembras es café pálido y alas color ámbar (Córdoba-Aguilar, 1993) (Fig. 1).

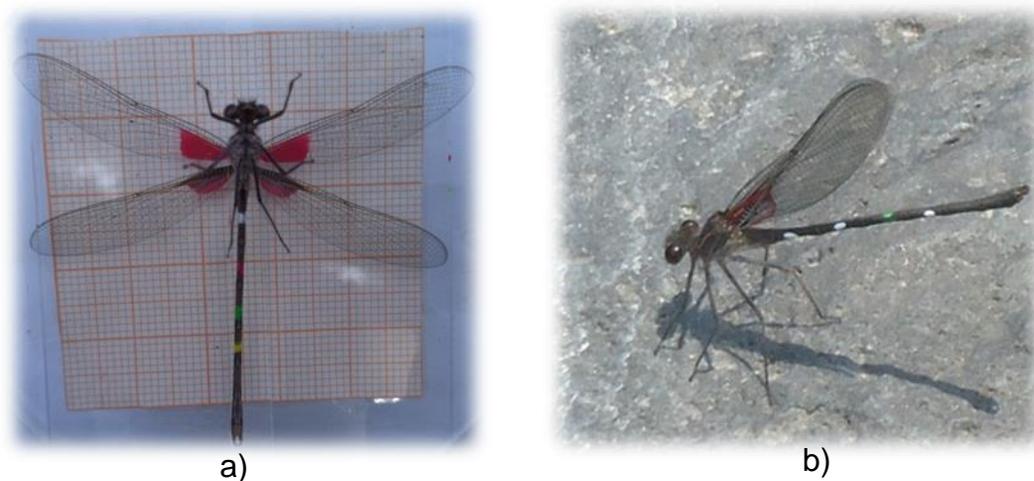


Figura 1. Machos de *Hetaerina vulnerata*, a) macho marcado con las alas extendidas y b) macho marcado en percha.

2. Antecedentes

La HQE ha sido ampliamente estudiada en diversos grupos taxonómicos, pero principalmente en aves. En 1994, Temeles realizó una extensa revisión bibliográfica y encontró que de 57 estudios, 10 especies no siguen el principio de la HQE. He revisado nuevamente la literatura para actualizar el estatus de la HQE desde el estudio de Temeles en 1994 y encontré estudios en otras 60 especies. En la Tabla 1 muestro 40 estudios que apoyan la HQE, el sexo estudiado de la especie, la metodología utilizada, y el rasgo de reconocimiento usado para diferencia entre vecinos y no vecinos. En contraparte, en la Tabla 2 ilustro 20 estudios cuyos resultados no muestran un claro apoyo a la HQE, el sexo estudiado, la metodología, el rasgo de reconocimiento y el resultado. En relación con esto último, existen cuatro tipos: a) ausente, no apoyo a la HQE (10 estudios); b) condicional, cuando la HQE opera bajo ciertas situaciones (6 estudios); c) evidencia marginal, cuando quizás el tamaño de muestra puede haber afectado las conclusiones (1 estudio); y, d) efecto opuesto, cuando ocurre lo contrario a lo predicho por la HQE, es decir cuando los ataques entre vecinos son más intensos que entre vecinos y no vecinos (3 estudios).

Especie	Sexo	Metodología	Reconocimiento	Autor(es)
<i>Aves: no canoras</i>				
<i>Athene noctua</i> *	Machos	Playback	Vocalizaciones	Macking W.A., 2002
<i>Puffinus Iehrminieri</i> *	Machos	Playback	Vocalizaciones	Macking W.A., 2002
<i>Crex crex</i> *	Machos	Playback	Vocalizaciones	Budka y Osiejuk, 2013
<i>Larus marinus</i> *	Machos	Playback	Vocalizaciones	Masco, 2013
<i>Spheniscus magellanicus</i> *	Machos y hembras	Playback	Vocalizaciones	Clarck;
<i>Gavia immer</i> *	Machos	Playback	Vocalizaciones	Mager <i>et al.</i> , 2010
<i>Dendragapus obscurus</i> *	Machos	Playback	Vocalizaciones	Falls y McNicholl, 2011
<i>Arenaria interpes</i>	Machos	Modelos	Vocalizaciones	Whitfield, 1986
<i>Dendragapus obscurus</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Falls y McNicholl, 1979
<i>Lagopus mutus</i>	Machos	Observación	Vocalizaciones	Brodsky y Montgomerie, 1987
<i>Larus argentatus</i>	Machos y hembras	Observación	Vocalizaciones	Burger, 1984
<i>Larus marinus</i>	Machos y hembras	Observación	Vocalizaciones	Butler y Janes-Butles, 1982
<i>Larus occidentalis</i>	Machos	Observación	Vocalizaciones	Ewald, datos no publicados
<i>Larus ridibundus</i>	Machos	Observación	Vocalizaciones	Patterson, 1965
<i>Melanerpes erythrocephalus</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Crusoe, 1982

<i>Phylidonyris nigra</i>	Machos	Observación	Vocalizaciones	Armstrong, 1991
<i>Phylidonyris novaehollandiae</i>	Machos	Observación	Vocalizaciones	Armstrong, 1991
<i>Porphyrio porphyrio</i>	Machos y hembras	Playback	Vocalizaciones	Clapperton, 1987
<i>Aves: canoras</i>				
<i>Empidorax alnorum*</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Lovell y Lein, 2004
<i>Melospiza melodia*</i>	Machos y hembras	Playback	Vocalizaciones	Kroodsma, 1976
<i>Empidonax alnorum suboscinos*</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Lovell y Lein, 2004
<i>Opornis formosa*</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Wiley, 2005
<i>Thryothorus pleurostictus*</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Molles y Vehrencamp, 2004
<i>Erithacus rubecula*</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Brindley, 1991
<i>Anthus petrosus*</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Elfstrom, 1997
<i>Emberiza hortulana*</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Skierczynski <i>et al.</i> , 2006
<i>Melospiza georgiana*</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Searcy, 1981
<i>Mionectes oleagineus*</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Wescott, 1997
<i>Agelaius phoeniceus</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Yasukawa <i>et al.</i> , 1982
<i>Campylorhynchus nuchalis</i>	Machos y hembras	Playback	Vocalizaciones	Wiley y Wyley, 1977

<i>Catharus fuscescens</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Weary <i>et al.</i> , 1987
<i>Erithacus rubecula</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Brémond, 1968
<i>Fringilla coelebs</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Pickstock y Krebs, 1980
<i>Geothlypis trichas</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Wunderle, 1978
<i>Icteria virens</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Ritchison, 1988
<i>Parus major</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Krebs, 1971
<i>Passerina cyanea</i>	Machos	Observación	Vocalizaciones	Blecher y Thompson, 1969
<i>Pipilo erythrophthalmus</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Richards, 1979
<i>Seiurus aurocapillus</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Weeden y Falls, 1959
<i>Spizella pusilla</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Goldman, 1973
<i>Sturnella magna</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Falls y d'Agincourt, 1981
<i>Sturnella neglecta</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Falls y d'Agincourt, 1981
<i>Thryothorus ludovicianus</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Shy y Morton, 1986
<i>Zonotrichia albicollis</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Falls, 1969
<i>Zonotrichia georgiana</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Searey <i>et al.</i> 1981
<i>Zonotrichia leucophrys</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Baker <i>et al.</i> , 1981
<i>Zonotrichia</i>	Machos	Playback	Vocalizaciones	Harris y Lemon, 1976

<i>melodia</i>				
Mamíferos				
<i>Oryctolagus cuniculus*</i>	Machos	Intrusiones	Olores	Monclus, Saavedra y de Miguel, 2014
<i>Phoeniculus purpureus*</i>	Machos y hembras	Playback	Vocalizaciones	Radford, 2005
<i>Rhabdomys pumilio*</i>	Machos	Observación	No se indica	Schradin, 2004
<i>Ctenomys talarum*</i>	Machos	Arena neutral	Olores	Zenuto, 2010
<i>Gerbillus dasyurus*</i>	Machos y hembras	Arena neutral	No se indica	Gromov <i>et al.</i> , 2001
<i>Mesocricetus brandti*</i>	Machos	Arena neutral	Conducta	delBarco-Trillo <i>et al.</i> , 2009
<i>Microtus oeconomus*</i>	Machos y hembras	Arena neutral	Conducta	Rosell <i>et al.</i> , 2008
<i>Castor fiber*</i>	Machos	Arena neutral	Olores	Rosell y Bjorkoyli, 2002
<i>Cercopithecus aethiops</i>	Machos y hembras	Playback	No se indica	Cheney y Seyfarth, 1982
<i>Dipodomys spectabilis</i>	Machos y hembras	Playback	No se indica	Randall, 1984
<i>Lemur catta</i>	Machos	Olfatorios	No se indica	Mertl, 1977
<i>Mirotus pennsylvanicus</i>	Hembras	Olfatorios	No se indica	Ferkin, 1988
<i>Ochotona princeps</i>	Machos y hembras	Playback	No se indica	Conner, 1985
<i>Peromyscus leucopus</i>	Machos y hembras	Arena neutral	No se indica	Vestal y Hellack, 1978

<i>Peromyscus maniculatus</i>	Machos	Arena neutral	No se indica	Heakey, 1967
<i>Procyon lotor</i>	Machos	Arena neutral	No se indica	Barash, 1974
<i>Tamiascirus hudsonicus</i>	Machos y hembras	Playback	No se indica	Price <i>et al.</i> , 1990
<i>Vulpes fulva</i>	Machos	Arena neutral	No se indica	Barash, 1974
Reptiles				
<i>Podarcis hispanica</i> *	Machos	Habituaación-Deshabituaación	Señales químicas	Carazo, Font y Desfilis, 2008
<i>Anolis carolinensis</i>	Machos	Arena neutral	No se indica	Qualls y Jaeger, 1992
<i>Crotaphytus collaris</i>	Machos	Introducción	No se indica	Fox y Baird, 2003
<i>Dipsosaurus dorsalis</i>	Machos	Introducción	No se indica	Glinski y Krekorian, 1985
Artropodos				
<i>Uca pugilator</i> *	Machos	Observación directa en campo	Conducta	Pratt y McLain, 2006
<i>Acromyrmex lobicornis</i> *	Machos	Experimentación en campo	Olores	Dimarco <i>et al.</i> , 2010
<i>Pheidole</i> *	Machos	Experimentación en campo	Olores	Langen <i>et al.</i> , 2000
<i>Cataglyphis fortis</i> *	Machos	Experimentación en campo	Olores	Knaden y Wehner, 2003
<i>Acromyrmex octospinosus</i>	Colonias	Arena neutral	Señales químicas	Jutsum <i>et al.</i> , 1979
<i>Sphecius speciosus</i>	Hembras	Arena neutral	Señales químicas	Pfennig y Reeve, 1989
Anfibios				

<i>Rana catesbiana</i> *	Machos	Playback	Vocalizaciones	Bee y Gerhardt, 2001
<i>Rana clamitans</i> *	Machos	Playback	Vocalizaciones	Owen y Perril, 1998
<i>Plethodon cinereus</i> *	Machos	Arena neutral	Vocalizaciones	Jeager, 1980
<i>Plethodon cinereus</i>	Machos y hembras	Arena neutral	No se indica	Jeager, 1981
Peces				
<i>Pomacentrus partitus</i> *	Machos	Playback	Sonidos	Myrberg y Riggio, 1985
<i>Neolamprologus pulcher</i> *	Machos	Arena neutral	Sonidos	Frostman y Sherman, 2004

Tabla 1. Especies en las que la HQE está presente. El asterisco (*) indica cuales son los estudios de nuestra revisión.

Especie	Sexo	Metodología	HQE	Reconocimiento	Autor(es)
<i>Aves: no canoras</i>					
<i>Circus cianeus</i> *	Hembra	Conductual	Efecto opuesto	Vocalizaciones	Temeles, 1990
<i>Gallirallus philipensis</i> *	Machos y hembras	Playback	Ausente	Vocalizaciones	Lachish y Goldizen, 2004
<i>Spheniscus magellanicus</i> *	Machos y hembras	Playback	Ausente	Vocalizaciones	Mager, Walcott y Piper, 2010
<i>Gavia immer</i> *	Machos	Playback	Ausente	Vocalizaciones	Mager, Walcott y Piper, 2010
<i>Larus delawarensis</i>	Machos y hembras	Observación	Ausente	Vocalizaciones	Dulude <i>et al.</i> , 1989
<i>Pygoscelis adeliae</i>	Machos y hembras	Playback	Ausente	Vocalizaciones	Speirs y Davis, 1991
<i>Rissa tridactyla</i>	Machos y hembras	Playback	Ausente	Vocalizaciones	Wooller, 1978
<i>Sela bassana</i>	Machos y hembras	Playback	Ausente	Vocalizaciones	White, 1971
<i>Aves: canoras</i>					
<i>Vireo olivaceous</i> *	Machos	Playback	Ausente	Vocalizaciones	Godard, 1993
<i>Alauda arvensis</i> *	Machos	Playback	Condicional	Vocalizaciones	Briefer <i>et al.</i> , 2008
<i>Troglodytes troglodytes</i> *	Machos	Playback	Condicional	Vocalizaciones	Courvoisier <i>et al.</i> , 2014
<i>Empidonax virescens</i> *	Machos	Playback	Evidencia marginal	Vocalizaciones	Wileys, 2005

<i>Mimus jirvus</i> *	Machos	Playback	Ausente	Vocalizaciones	Botero <i>et al.</i> , 2007
<i>Hylophylax naevioides</i> *	Machos y hembras	Playback	Ausente	Vocalizaciones	Bard <i>et al.</i> , 2002
<i>Anthornis melanura</i> *	Hembras y machos	Playback	Ausente	Vocalizaciones	Brunton, 2008
<i>Wilsonia citrina</i> *	Machos	Playback	Condicional	Vocalizaciones	Godard, 1993
<i>Larus delawarensis</i>	Machos y hembras	Observación	Ausente	Vocalizaciones	Dulude <i>et al.</i> , 1989
<i>Pygoscelis adeliae</i>	Machos y hembras	Playback	Ausente	Vocalizaciones	Speirs y Davis, 1991
<i>Rissa tridactyla</i>	Machos y hembras	Playback	Ausente	Vocalizaciones	Wooller, 1978
<i>Sela bassana</i>	Machos y hembras	Playback	Ausente	Vocalizaciones	White, 1971
Mamíferos					
<i>Meles meles</i> *	Machos	Experimentación	Ausente	Olores	Palphramand y White, 2007
<i>Pan <i>traglodytes</i> verus</i> *	Machos y hembras	Playback	Efecto opuesto	Vocalizaciones	Herbinger, <i>et al.</i> , 2009
<i>Mirotus pennsylvanicus</i>	Machos	Arena neutral	Ausente	No se indica	Ferkin, 1988
Reptiles					
<i>Crotaphytus collaris</i> *	Machos	Arena neutral	Condicional	No se indica	Husak y Fox, 1985
Anfibios					
<i>Dendrobates pumilo</i> *	Machos	Playback	Ausente	Vocalizaciones	Bee, 2003
Artropodos					

<i>Solenopsis saevissima*</i>	Machos	Arena neutral	Condicional	Olores	Roux <i>et al.</i> , 2013
<i>Solenopsis saevissima*</i>	Machos	Arena neutral	Condicional	Olores	Roux <i>et al.</i> , (2013)
<i>Oecophylla smaragdina*</i>	Machos	Arena neutral	Efecto opuesto	Olores	Newey <i>et al.</i> 2010
<i>Homarus americana*</i>	Machos	Arena neutral	Ausente	Olores	Gherardi <i>et al.</i> , 2010
<i>Camponotus cruentatus*</i>	Machos	Arena neutral	Ausente	Olores	Boulay <i>et al.</i> , 2007
<i>Nasutitermes corniger*</i>	Machos	Arena neutral	Ausente	Olores	Dunn y Messier, 1999
<i>Pogonomyrmex barbatus</i>	Colonias	Observación	Ausente	No se indica	Gordon, 1989

Tabla 2. Estudios donde el apoyo a la HQE no es claro. Los asteriscos indican los trabajos de nuestra revisión.

Claramente, el apoyo a la HQE no es contundente con la revisión de Temeles (1994), y tampoco lo es en los estudios posteriores. Son diversas las explicaciones derivadas de la ausencia de la HQE en los diferentes grupos taxonómicos. Quiero discutir algunos aspectos importantes que se han considerado para explicar tal ausencia o el efecto opuesto para contextualizar mis propios resultados en esta tesis. Para el efecto opuesto a la HQE, se ha propuesto la hipótesis de amenaza, basada en que el riesgo de perder un territorio es mayor con un vecino que con un extraño. Un ejemplo es el caso del ave rapaz *Circus cianeus*, donde se encontró que las hembras responden más agresivamente a otras hembras vecinas que a extrañas. Estas hembras defienden territorios alimenticios de otras hembras vecinas que representan una gran amenaza sobre todo por la habilidad de pelea de éstas y por la pérdida de recursos por las intrusiones de las mismas (Temeles, 1990). En este caso, una hembra vecina representa un riesgo mayor que una extraña por la cercanía al territorio alimenticio y por la

gran pérdida potencial que tendría la hembra residente si una hembra vecina decidiera ampliar su territorio o excluir definitivamente a su competidor más cercano (Temeles, 1990). Una hembra ambulante no representa una gran amenaza porque se encuentra fuera de los límites del territorio alimenticio de la hembra residente (Temeles, 1990).

Otro aspecto importante que se ha considerado en la ausencia de la HQE es la falta de reconocimiento individual. Por ejemplo, en el caso del ave *Vireo olivaceus*, se encontró que los machos residentes son igualmente agresivos hacia vecinos y extraños por lo que se cree que el reconocimiento entre individuos se dificulta o no tiene lugar debido al amplio repertorio de vocalizaciones que desempeñan los machos (Godard, 1993). Es decir, entre más sonidos produce un individuo, mayor es la dificultad para identificar y discriminar los individuos que emiten tales vocalizaciones. Ante tal dificultad, se cree que la agresión es indistinta hacia machos vecinos y extraños (Godard, 1993).

Por otro lado, se cree que el ambiente puede moldear las relaciones entre vecinos y extraños, lo que hace a la HQE de tipo más condicional. Por ejemplo, en la alondra (*Alauda arvensis*), cuya etapa reproductiva consta de tres fases bien marcadas, la HQE está presente sólo al principio de la temporada reproductiva, cuando las parejas se forman y no cuando las colonias se encuentran estables lo que indica una familiaridad de los individuos (Briefer *et al.*, 2008). Entre más interacciones haya entre los individuos, la agresión disminuye gradualmente (Briefer *et al.*, 2008).

3. Objetivos

- Caracterizar los tipos de conductas agresivas entre machos adultos de la libélula *Hetaerina vulnerata*.
- Investigar si los machos adultos de *H. vulnerata* discriminan entre machos vecinos y machos no vecinos mediante la duración y frecuencia de las contiendas así como por el tipo de conducta desplegada.

4. Hipótesis

- Los machos territoriales de *Hetaerina vulnerata* serán más agresivos con machos no vecinos que con machos vecinos.

5. Predicciones

- Ante la intrusión de machos no vecinos, un macho territorial agredirá con mayor frecuencia, invertirá más tiempo en la contienda y desplegará conductas más agresivas en comparación con intrusiones de vecinos.

6. Material y Métodos

6.1. Zona de estudio y método de campo

Realicé mi estudio de mayo a noviembre de 2013 en un arroyo ubicado en San Tadeo Huiloapan, Municipio de Panotla, Tlaxcala (19° 22' 56", latitud:-98° 16' 13" y una altitud de 2.540 metros). La escala de tiempo elegida obedeció a toda la temporada en el año que observé a los individuos adultos. La captura, marcaje y observaciones de los machos las hice en un transecto del arroyo de aproximadamente 110 m de largo. Los machos de *H. vulnerata* se colectaron a lo largo de este transecto usando redes entomológicas, y fueron marcados con un código de cuatro colores en el abdomen (Fig. 1a y b) siguiendo el método propuesto por Anderson et al., 2011. Este método permite identificar de forma individual sin necesidad de capturar al animal nuevamente. El tiempo promedio de manipulación de los individuos fue de 3 minutos aproximadamente. Posteriormente los machos fueron liberados lo más cerca posible del sitio donde fueron capturados.

6.2. *Estatus conductual de los machos observados*

Una vez que los individuos fueron marcados y liberados se determinó el tipo de táctica reproductiva (territorial o no territorial) utilizada por los machos mediante censos diarios realizados entre 10 y 11 de la mañana. Para determinar si un macho es territorial, me cercioré de que el animal permaneciera fiel al área después de dos días y de que defendiera su territorio ante otros machos territoriales y de machos satélite. Esto último fue investigado al ver que después de varias intrusiones, el macho territorial regresaba a su sitio original. Tal como ocurre en otras especies de *Hetaerina* (e.g. *H. americana*; Serrano-Meneses et al. 2007), los machos no territoriales no defendieron un área, sino que vagaron a lo largo del arroyo y por lo regular fueron perseguidos por machos territoriales. Además, para verificar el estatus de los machos focales (territoriales y no territoriales que usé para registrar su conducta), acerqué un macho atado a un palo (de aproximadamente 1m de largo) a un macho perchado en algún sitio cercano al arroyo (rocas, plantas, suelo, etc.). Intenté que el macho atado abriera sus alas durante estas pruebas. Si el macho focal intentó perseguir al macho atado y regresó a su percha original, entonces se consideró al macho focal como territorial, pero si el macho focal no persiguió al macho y por el contrario no regresó a su percha original, entonces se consideró al macho focal como no territorial.

6.3. *Datos observacionales de conducta agresiva*

Antes de realizar las observaciones de las conductas agresivas de los machos territoriales focales hacia vecinos y extraños, hice un catálogo de conductas. Este catálogo consistió en caracterizar las conductas agresivas desplegadas por los machos territoriales para saber si existía alguna diferencia en los tipos de conductas desplegadas hacia vecinos y extraños. Como conducta agresiva, me basé en aquellas conductas que la literatura en libélulas ha definido como tales (Corbet, 1999).

Para determinar si un macho era un vecino o un extraño, se tomaron en cuenta varios criterios. Los machos vecinos sólo podrían ser otros machos territoriales cuyo territorio fuera

contiguo de aquel del macho territorial focal. Sin embargo, como en algunos casos este aspecto de "contiguo" no era claro, consideré vecinos a aquellos machos que no estuvieran a más de 5 metros del territorio de un macho. Esta distancia obedece al radio en el que los encuentros son muy comunes en mi sitio de estudio. En otras ocasiones, la zona donde estuviera el macho focal determinaba quienes eran vecinos. Por ejemplo, piedras muy grandes, impedían que el macho focal pudiera ver o tener interacción con otro macho territorial cercano (a menos de 1m), por lo que no se consideraron como vecinos aunque la distancia fuera cercana. Es decir, la presencia de barreras físicas como piedras grandes o incluso troncos también fue un criterio que se tomó en cuenta en la elección de los vecinos. El que los machos vecinos fuesen fieles a su territorio (por lo menos el día en que se llevó a cabo la observación del macho focal) también se tomó en cuenta. Por el contrario, se consideró un macho como extraño aquél que no defendía un territorio y vagaba a lo largo del transecto así como aquellos machos territoriales lejanos del focal (más de cinco metros de distancia) o con territorios no contiguos.

Una vez que los machos territoriales fueron identificados, elegí 50 machos focales aleatoriamente a lo largo de la temporada de campo. De estos, registré tanto el tiempo (en segundos) que éstos pasaron volando en un encuentro con otro macho intruso y el tipo de conducta desplegada (ver categorías conductuales en la sección de Resultados) así como el individuo con el que interactuaban en encuentros agresivos, es decir, si el encuentro era con un vecino o con un extraño.

6.4. *Análisis estadísticos*

Comparé si las conductas que implicaban agresión eran diferentes entre vecinos, que entre vecinos y no vecinos. Para esto, analicé las frecuencias de estas conductas usando pruebas de contingencia. Para la duración de las contiendas (previamente transformada a escala logarítmica para facilitar su análisis), usé un modelo lineal general usando como variables predictivas el tipo de contienda (vecino vs vecino, y vecino vs. y no vecino), la fecha (fechas julianas) y su interacción. Añadir la fecha es importante porque la densidad de macho es diferente a lo largo

de la temporada, es decir hay pocos machos al inicio y final de la temporada, y muchos machos en la mitad. Esta variación afectaría el número de territorios disponibles y la competencia por ellos (e.g. Serrano-Meneses *et al.*, 2007) por lo que la fecha es un importante predictor.

7. Resultados

7.1. *Catálogo de conductas*

Se pudieron identificar cuatro tipos de encuentros agonistas entre machos:

1. **Círculos de frente:** Es un tipo de encuentro en el que un macho detecta a otro y se levanta de su percha dirigiéndose a él. Ninguno de los dos huye, ya que vuelan uno alrededor del otro a manera de círculos de diámetro variable (desde 10 cm hasta casi 1m aproximadamente).
2. **Mutua persecución:** Es un tipo donde un primer macho territorial detecta a un segundo macho territorial en un territorio no necesariamente contiguo. Este último huye hasta su territorio pero en cuanto el primer macho entra al territorio del segundo, este último persigue al primero. Esto se repite hasta que uno de los dos machos se percha dentro de cada uno de sus territorios originales.
3. **Zig-Zag:** Es un tipo de encuentro en el que un macho territorial detecta a otro macho ya sea territorial o no territorial y lo persigue pero éste último no huye de manera recta, sino que presenta una conducta evasiva en la que se mueve de derecha a izquierda. Estos encuentros son a menudo de forma frontal.
4. **Persecución:** Es un tipo de encuentro en el que un macho territorial detecta a un no territorial y lo persigue lejos del territorio. El macho no territorial vuela de manera recta hasta que dejan de perseguirlo. El macho territorial regresa a su percha y el perseguido no regresa al territorio del primero.

7.2. Comparación de conductas entre vecino vs vecino y vecino vs no vecino

La Tabla 3 ilustra los cuatro tipos de conductas en relación con el contexto, ya sea entre vecinos o vecinos vs. y no vecinos. Las diferencias son significativas (Chi cuadrada = 494, g.l. = 3, $P < 0.0001$), donde las de tipo círculos de frente, mutua persecución y zig-zag son predominantes entre vecinos, mientras que las de persecución son sólo entre vecinos vs. y no vecinos.

	Vecino vs. Vecino	Vecino vs. y no vecino
Círculos de frente	49	14
Mutua persecución	69	9
Zig-zag	28	7
Persecución	0	456

Tabla 3. Frecuencia de encuentros según el tipo de estos y su contexto social.

La duración según el tipo de conducta y la interacción tipo de conducta*tipo de pelea (vecino vs vecino y vecino vs. y no vecino)*fecha fueron significativos (Tabla 4). Los valores de los tipos de conducta indican que la de círculos de frente es la de mayor duración (6.393 ± 0.735 s), seguida de zig-zag (5.473 ± 1.156 s), persecución (2.914 ± 0.218 s) y mutua persecución (2.001 ± 2.530 s).

	Suma de cuadrados	gl	F	P
Tipo de encuentro	2.235	1	0.103	0.748
Tipo de conducta	386.727	3	5.997	<0.0001
Fecha	1.717	1	0.079	0.778
Tipo de encuentro * fecha * tipo de conducta	354.929	6	2.731	0.013

Tabla 4. Resultados del análisis de la duración de las contiendas según el tipo de encuentro (vecino vs vecino, vecino vs, no vecino), tipo de conducta y fecha.

7.3. Duración de los encuentros entre vecino vs. vecino, y vecino vs. no vecino

Contrario a lo esperado, se encontró que los encuentros entre vecinos (N = 485) duraron más tiempo que entre vecinos. vs. y no vecinos (N = 145) tanto cuando la fecha es tomada en cuenta como cuando no (Tabla 5; Fig. 2).

	Suma de cuadrados	gl	F	P
Tipo de encuentro	106.84	1	26.006	0.001
Fecha	344.267	1	8.515	0.004
Tipo de encuentro * fecha	181.014	1	4.477	0.035

Tabla 5. Resultados del análisis de la duración de las contiendas según el tipo de encuentro (vecino vs vecino, vecino vs, intruso) y fecha.

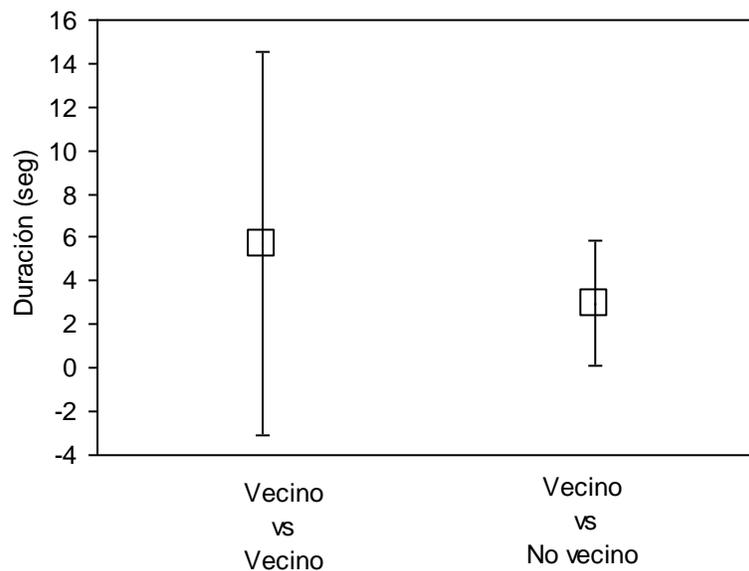


Figura 2. Duración (en segundos con valores logarítmicos mostrando medias \pm error estándar) de las contiendas en *H. vulnerata* según el tipo de encuentro.

7.4. Frecuencia de los encuentros entre vecino vs. vecino, y vecino vs. no vecino

La tabla 6 muestra que la frecuencia con la que los machos despliegan conductas agresivas es significativamente diferente de acuerdo al tipo de encuentro, la fecha así como para la interacción entre el tipo de encuentro*fecha.

	gl	F	P
Tipo de encuentro	1	653.542	0.001
Fecha	25	3.777	0.001
Tipo de encuentro * fecha	25	5.069	0.035

Tabla 6. Resultados del análisis de la frecuencia de las contiendas según el tipo de encuentro (vecino vs vecino, vecino vs no vecino) y fecha.

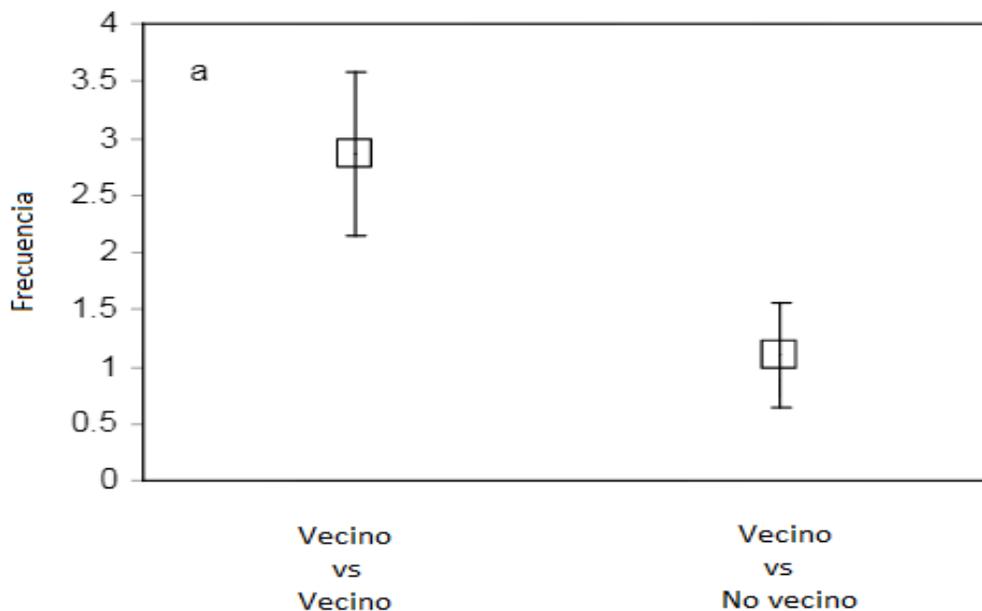


Figura 2. Frecuencia de las contiendas en *H. vulnerata* según el tipo de encuentro.

8. Discusión

Primordialmente nuestros resultados muestran que la HQE no opera en nuestro modelo de estudio. Los encuentros entre machos vecinos son más agresivos, de mayor duración y se dan con mayor frecuencia en comparación con los encuentros entre machos vecinos vs no vecinos. Así pues, la relación entre machos territoriales vecinos de *H. vulnerata* se puede considerar como una de “Nasty neighbour” (vecino desagradable), una condición totalmente opuesta a la presentada en la HQE (Muller y Manser, 2007). Las condiciones bajo las cuales opera la hipótesis del Nasty neighbour (HNN), al igual que la HQE, no son claras, sin embargo, algunos estudios han evidenciado que la HNN ocurre cuando la competencia por los recursos es demasiado intensa por lo que las especies son más agresivas con vecinos que con extraños. Por ejemplo, en la especie de hormiga de fuego *Solenopsis saevissima*, se observó que su interacción agresiva con otras especies de hormigas en simpatria varía dependiendo del uso de los recursos alimenticios. Es decir, independientemente de la cercanía o lejanía de las colonias de heterospecíficos, si estas colonias se alimentaban del mismo tipo de recurso que *S. saevissima* ésta era más agresiva con dichas colonias. Debido a esto, la conducta de *S. saevissima* podía ser tanto sumisiva (con especies con las que no compartían el recurso alimenticio) como agresiva (con especies con las que compartían el recurso). En éste último caso se presentaba la HNN (Roux *et al.*, 2013). En un ejemplo similar pero en una especie de ave, *Anthornis melanura*, tanto los machos como las hembras defienden territorios alimenticios y los niveles de agresión desplegados hacia vecinos conespecíficos son mayores comparados con los niveles desplegados hacia extraños. Ésta ave se encuentra en una isla cuya capacidad de carga se encuentra en aumento lo que tiene un efecto en la disponibilidad de territorios pues éstos se encuentran cada vez más limitados (Brunton, *et al.*, 2008). En el caso de *H. vulnerata*, los machos no defienden algún recurso alimenticio o de beneficio directo para la hembra, pero se sabe que los machos que defienden territorios tienen mayor éxito de apareamiento respecto a los que no defienden territorios por lo que éste recurso es de gran importancia para la adecuación de los individuos (Grether, 1996a; Serrano-Meneses *et al.*, 2007). La competencia por los territorios es muy intensa, de tal manera que sólo los machos

con mejor condición fisiológica (mayores reservas energéticas y masa muscular) son capaces de defender y mantener dichos territorios (Contreras-Garduño *et al.* 2007).

En nuestro modelo de estudio se observó que la fecha es un importante factor que afecta la duración y frecuencia de los encuentros entre machos. Creemos que a lo largo de la temporada reproductiva la disponibilidad de territorios varía dependiendo de la densidad de individuos. A mitad de la temporada la densidad de individuos es mayor en comparación con el principio y final de la temporada (observaciones personales) lo que podría estar afectando directamente la intensidad de peleas entre machos. Cuando hay más territorios disponibles, los machos no tendrían necesidad de pelear por un territorio particular pues la disponibilidad de territorios sería amplia. En cambio, cuando la mayoría de los territorios están ocupados, entonces los encuentros serían más frecuentes entre los machos para tener acceso a tales territorios y por lo tanto a parejas reproductivas.

Aunado a lo anterior, nuestros resultados indican que las contiendas agresivas son cuantitativamente diferentes según el tipo de contienda. Estudios en otros odonatos (revisado por Corbet, 1999) han indicado que los cuatro tipos exhibidos en *H. vulnerata* corresponden bien con lo encontrado en otros miembros de la misma familia (e.g. Córdoba-Aguilar y Cordero-Rivera, 2005). En general las conductas de persecución donde un macho no ofrece resistencia y simplemente es alejado por otro, obedecen al tipo de interacción entre un macho territorial y uno no territorial (Waange, 1998). Se cree que en estas peleas, los machos no territoriales en menor condición energética simplemente buscan un territorio vacante pero dada su peor condición no ofrecen ninguna resistencia y huyen ante cualquier agresión (González-Santoyo *et al.* 2014). Los machos no territoriales podrían encontrar un territorio vacante el cual podrían aprovechar para interceptar alguna hembra y copular. Los territorios son sitios que al parecer ofrecen un mejor acceso para visualizar el paso de las hembras (dado que están en lugares mejor iluminados; Raihani *et al.*, 2008), un macho no territorial podría aprovechar esta circunstancia para detectar alguna hembra. En el sistema de apareamiento de *Hetaerina* donde los machos acosan a las hembras sin cortejo, las hembras tienen pocas oportunidades para elegir y simplemente ceden si el macho persiste demasiado (Córdoba-Aguilar, 2009).

Los otros tipos de encuentro descritos aquí obedecen a los encuentros entre vecinos o vecinos vs intrusos. Estos encuentros son los que más frecuentemente llevan a que el macho territorial pierda su territorio (Waage, 1998; Marden y Waage, 1990). Es decir, son los que más riesgos suponen para el macho defensor. Estos encuentros son los que más consumen reservas energéticas y son a menudo los de círculos de frente (Waage, 1998), lo cual se apoya directamente por nuestros resultados ya que estos encuentros son los de mayor duración.

Nuestros resultados no apoyan la HQE. En primer lugar, aunque las peleas de tipo persecución son mucho más comunes que las otras tres, las de persecuciones son típicas de vecino e intruso. Las otras tres tipos de interacciones fueron más frecuentes entre vecinos. Esto supone que las agresiones son más comunes entre vecinos. En segundo lugar, las peleas de mayor duración fueron las de los vecinos que entre vecinos e intrusos. La explicación de estos resultados no predichos tiene distintas bases. En primer lugar, es probable que el riesgo de perder un territorio sea mayor con un macho vecino que con un intruso. Tal como sucedió en el ave *Circus cianeus* donde ocurre un resultado similar (Temeles, 1990), puede ser que un macho quisiera hacer más grande su espacio defendido afectando al vecino. Esto puede bien ser el caso en *Hetaerina*. Nuevamente, las hembras de estas especies usualmente vuelan muy rápido en su paso por los territorios (Córdoba-Aguilar, 2000) esto hace que un territorio fijo probablemente no sea la mejor táctica, sino tratar de ampliarlo más para tener más campo de visión por parte de los machos. En segundo lugar, dado que los territorios son básicamente sitios móviles que dependen del grado de iluminación solar (lo cual varía según la hora del día), estos sitios defendidos no fijos pueden ampliarse y por tanto la táctica de siempre es moverse junto con él (Raihani et al. 2008). Esto hace que el riesgo de que un macho vecino invada el territorio de otro sea siempre constante por lo que todo el tiempo tendría que haber una especie de negociación. Por otra parte, la mayoría de los encuentros de machos territoriales es contra intrusos que no tienen la capacidad energética, así es que raramente serán adversarios de peligro (Marden y Waage, 1990; Plaistow y Siva-Jothy, 1996; Contreras-Garduño et al. 2008). Una última hipótesis es que los machos no hayan evolucionado capacidades de reconocimiento, lo cual ya se ha mencionado en casos donde no ha habido apoyo a la HQE (e.g. Godard, 1993). En *Hetaerina* se ha discutido ya este aspecto en un

contexto diferente (Grether, 2011). Recientemente, se ha encontrado que más de una especie de *Hetaerina* viven en el mismo sitio, es decir, la simpatría es muy común. Como los machos de diferentes especies defienden los mismos sitios, las peleas entre machos de la misma y diferentes especies son muy intensas (Anderson y Grether, 2009, 2010). La capacidad de reconocer machos de otras especies no parece ocurrir en estos animales lo cual incluso es el caso de machos y hembras. De esto último, cuando la cópula termina, el macho lleva en tándem a la hembra a algún sitio a poner huevos (Córdoba-Aguilar, 2009). Una vez que encuentran un sitio, el macho suelta a la hembra y ésta se sumerge sola por varios minutos para poner huevos. Sin embargo, sin importar cuánto tiempo ha estado sumergida, si sube a la superficie, el macho intenta otra vez copular con ella (Alcock, 1982). Aunque se podría pensar que puede ser adaptativo para el macho hacer esto en caso de que ella hubiera copulado con otro macho, los machos de otras especies no tratan de copular de nuevo, algo que se ha interpretado como un reconocimiento hacia la hembra, en el caso de *H. vulnerata* no se evidencia que no existe tal reconocimiento (Waage, 1979). Esto sugiere fuertemente que el reconocimiento en *Hetaerina* es muy pobre. Pero más allá de esto, la ausencia de reconocimiento no explica porqué encontré que la duración es mayor con los machos no vecinos que con los vecinos. Podría ser que simplemente el hecho de que un no vecino no tenga un territorio y no ofrezca resistencia explique por qué estos encuentros duran tan poco.

En el contexto de la comparación taxonómica de la HQE, si bien mi estudio no apoya esta hipótesis, tampoco mis resultados son excepcionales teniendo en cuenta mi revisión, de la cual hubo tres casos similares (el ave *Circus cianeus*, Temeles, 1990; el chimpancé *Pan troglodytes*, Herbinger et al., 2009; y la hormiga *Oecophylla smaragdina*, Newey et al. 2010). Estos casos se han explicado en contextos muy particulares pero que el más cercano a mi sujeto de estudio sea el de *Circus cianeus* como expuse arriba. Así, dado que el efecto opuesto a la HQE parece ser no tan común, quizás son más bien excepciones. Más allá de mis resultados, cabe decir que en esta comparación taxonómica debería hacerse un meta-análisis para saber si la HQE está ya totalmente examinada.

9. Conclusiones

El efecto del querido enemigo no aplica en *H. vulnerata*, por el contrario, las relaciones entre vecinos y extraños obedecen a la hipótesis de Nasty neighbour que indica que los individuos son más agresivos con vecinos que con extraños.

La fecha es un factor que afecta la duración y frecuencia de las contiendas entre machos, posiblemente la agresión desplegada por los machos sea una condición denso-dependiente.

La falta de reconocimiento en *H. vulnerata* podría ser un factor que afecta las relaciones entre vecinos y extraños.

10. Perspectivas

Claramente mi estudio requiere un enfoque experimental al menos para poner a prueba mis argumentos de si un vecino representa más riesgo que un no vecino. Vislumbro una situación donde pueda reducir la agresión de un macho contra su vecino y ver si efectivamente esto conduciría a perder su territorio. Una manera sería reduciendo niveles hormonales de manera inversa a como ya se ha hecho con la especie hermana *Hetaerina americana* (revisado por Córdoba-Aguilar y González-Tokman, 2014).

La mayoría de los estudios de la HQE resaltan la importancia del reconocimiento intra e interespecífico como un factor, si bien no determinante, contundente en las relaciones entre vecinos y no vecinos. Propongo que estudios futuros enfoquen su atención en poner a prueba la importancia de los mecanismos que puedan estar operando en la identificación entre machos. Si bien se ha sugerido que la mancha alar puede ser una señal de identificación, aún no hay evidencia terminante que indique que los machos de *H. vulnerata* utilicen alguna señal particular para reconocerse de manera individual. Por otra parte, actualmente el uso de herramientas moleculares ha ayudado a explicar las relaciones entre vecinos y no vecinos en insectos eusociales a nivel químico. Quizás herramientas de éste tipo ayuden a vislumbrar lo que está ocurriendo en términos de reconocimiento en nuestra especie de estudio.

Un aspecto importante a considerar en futuros estudios interesados en la conducta agonista de *H. vulnetara* es la densidad de individuos. La duración de las contiendas seguramente varía de acuerdo a la disponibilidad de recursos (en éste caso territorios), disponibilidad que se reduce cuando la densidad de individuos es elevada. Esta situación es muy probablemente lo que ocurre ya entrada la temporada de apareamiento en nuestra especie de estudio lo cual puede explicarse por la interacción significativa de la fecha en mis análisis. Así, considero necesario poner a prueba la denso-dependencia de la conducta en *H. vulnerata*.

11. Referencias

- Akçay , C.; Wood, W.; Searcy, W.; Templeton, C.; Campbell, E. y Beecher M. (2009). Good neighbour, bad neighbor: song sparrows retaliate against aggressive rivals. 78, 97-102.
- Akçay, Ç.; Wood, W.; Searcy, W. A.; Templeton, C. N.; Campbell S. E. y Beecher M. D. (2009). Good neighbor, bad neighbor: song sparrows retaliate against aggressive rivals. *Animal behavior*. 70, 97-102.
- Alcock, J. (1982). Post-copulatory mate guarding by males of the damselfly *Hetaerina vulnerata* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Animal Behaviour*, 30(1), 99-107.
- Anderson, C. N., & Grether, G. F. (2009). Interspecific aggression and character displacement of competitor recognition in *Hetaerina* damselflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, rspb20091371.
- Anderson, C. N., & Grether, G. F. (2010). Character displacement in the fighting colours of *Hetaerina* damselflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, rspb20100935.
- Anderson, C.N.; Córdoba-Aguilar, A.; Drury, J.P. y Grether, G.F. (2011). Assessment of marking techniques for odonates in the family Calopterygidae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 141, 258-261.
- Bee, M. (2003). A test of the dear enemy effect in the strawberry dart-poison frog (*Dendrobates pumilio*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54: 601-610.
- Bee, M. y Gerhardt, C. (2001). Neighbour-stranger discrimination by territorial male bullfrogs (*Rana catesbiana*): I. Acoustic basis. *Animal behavior*. 62, 1129-1140.
- Beletsky, L. (1983). An investigation of individual recognition by voice in female red-winged blackbirds. *Animal behavior*. 31, 355-362.
- Blumenrath, S.; Dabelsteen, T. y Pedersen, S. (2007). Vocal neighbor-mate discrimination on female great tits despite high song similarity. 73, 789-796.

Booksmythe, I.; Jennions, M. y Backwell, P. (2010). Investigating the dear enemy phenomenon in the territory defence of the fiddler crab, *Uca mjoebergi*. *Animal behavior*. 79, 419-423.

Booksmythe, I.; Jennions, M.D. y Backwell, P.R.Y. (2010). Investigating the 'dear enemy' phenomenon in the territory defence of the fiddler crab, *Ucamjoebergi*. *Animal behavior*. 79, 419-423.

Botero, C.; Riveros, J. y Vehrencamp, S. (2007). Relative threat and recognition ability in the responses of tropical mockingbirds to song playback. *Animal behavior*, 73, 661- 669.

Boulay, R.; Cerda, X.; Simor, T.; Roldan, M. y Hefetz, A. (2007). Intraespecific competition in the ant *Camponotus cruentatus*: should we expect the dear enemy effect? *Animal behavior*, 74, 985-993.

Briefer, E.; Rybak, F. y Aubin T. (2008). When to be a dear enemy: Flexible acoustic relationship of neighbouring skylarks, *Alauda arvensis*. *Animal behavior*, 76, 1319-1425.

Briefer, E.; Rybak, F. y Aubin Thierry (2008). When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks, *Alaudaarvensis*. *Animal behaviour*. 76, 1319-1325.

Brindley, E. L. (1991). Response of European robins to playback of song: neighbor recognition and overlapping. *Animal behavior*. 41, 503-512.

Brunton, D.: Evans, B.; Cope, T. y Ji, W. (2008). A test of the dear enemy hypothesis in female New Zealand bellbirds (*Anthornis melanura*): female neighbors as threats. *Behavioral ecology*.

Brunton, D.H.; Evans, B.; Cope, T. y Ji, W. (2008). A test of the dear enemy hypothesis in female New Zealand bellbirds (*Anthornismelanura*): femaleneighbors as threats. *Behavioral Ecology*. doi:10.1093/beheco/arn027.

Brunton, D.H.; Evans, B.; Cope, T. y Ji, W. (2008). A test of the dear enemy hypothesis in female New Zealand bellbirds (*Anthornismelanura*): female neighbors as threats. *Behavioral Ecology*. doi:10.1093/beheco/arn027.

Budka, M. y Osiejik, T. (2013). Neighbour-stranger call discrimination in a nocturnal rail species, the Corncrake *Crex crex*. *J. Ornithol.* 154: 685-694.

Carazo P.; Font, E. y Desfilis, E. (2008). Beyond nasty neighbours and dear enemies? Individual recognition by scent marks in a lizard (*Podarcis hispanica*). *Animal behavior*, 76, 1953-1963.

Clutton-Brock, T.H.; Albon, S.D.; Gibson, R.M. y Guinness, F.E. (1979). The logical stag: Adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Animal Behavior*, 27, 211-225.

Contreras-Garduño, J.; Córdoba-Aguilar, A. Lanz-Mendoza, H. y Cordero-Rivera, A. (2009). Territorial behaviour and immunity are mediated by juvenile hormone: the physiological basis of honest signalling? *Functional Ecology*, 23, 157-163.

Contreras-Garduño, J.; Lanz-Mendoza, H. y Córdoba-Aguilar, A. (2007). The expression of a sexually selected trait correlates with different immune defense components and survival in males of the American rubyspot. *Journal of Insect Physiology* 53 (2007) 612-621.

Córdoba-Aguilar, A. (2009). A female evolutionary response when survival is at risk: male harassment mediates early reallocation of resources to increase egg number and size. *Behavioral ecology and sociobiology*, 63(5), 751-763.

Córdoba-Aguilar, A. (2009). A female evolutionary response when survival is at risk: male harassment mediates early reallocation of resources to increase egg number and size. *Behavioral ecology and sociobiology*, 63(5), 751-763.

Córdoba-Aguilar, A. (2009). A female evolutionary response when survival is at risk: male harassment mediates early reallocation of resources to increase egg number and size. *Behavioral ecology and sociobiology*, 63(5), 751-763.

Córdoba-Aguilar, A. y Cordero-Rivera, A. (2005). Evolution and Ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): Status of knowledge and research perspectives. *Neotropical Entomology* 34(6), pp (861-879).

Courvoisier, H.; Camacho-Schlenker, S. Aubin, T. (2014). When neighbours are not dear enemies: a study in the winter wren, *Troglodytes troglodytes*. *Animal behavior*. 90, 229-235.

Dear enemy relationships in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*: the role of memory of familiar odours. *Animal behavior*. 79, 1247-1255.

Dimarco, R.; Farji-Brener, A. y Premoli, A. (2010). Dear enemy phenomenon in the leaf-cutting ant *Aceomyrmex lobicornis*: behavioral and genetic evidence. *Behavioral Ecology*.

Dunn, R. y Messier, S. (1999). Evidence for the opposite of the dear enemy phenomenon in termites. *Journal of Insect Behavior*. Vol. 12, No.4.

Earley, R. L., Attum, O. & Eason, P. 2002. Varanid combat: perspectives from game theory. *Amphibiae Reptilia*, 23, 469e485.

Ferkin, M. (1988). The effect of familiarity on social interactions in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*: a laboratory and field study. *Animal behavior*. 36, 1816-1822.

Fisher, J. 1954. Evolution and bird sociality. In: *Evolution as a Process* (Ed. By J. Huxley, A. Hardy & E. Ford), pp. 71–83. London: Allen & Unwin.

Getty, O.R.; Scribner, T. K. y Robinson, S. K. (2004). Male red-winged blackbirds distrust unreliable and sexually attractive neighbours. *Proceedings of the Royal Society B*, 271, 1033–1038.

Gherardi, F.; Cenni, F.; Parisi, G. y Aquiloni, L. (2010). Visual recognition of conspecifics in the american lobster, *Homarus americanus*. *Animal behavior* 80: 713-719.

Godard, R. (1993). Red-eyed vireos have difficulty recognizing individual neighbors songs. *The Auk*. 110(4): 857-862.

Godard, R. (1993). Tit for tat among neighboring hooded warblers. *Behavioral ecology and sociobiology*. 33: 45-50.

González-Santoyo, I., González-Tokman, D. M., Munguía-Steyer, R. E., & Córdoba-Aguilar, A. (2014). A mismatch between the perceived fighting signal and fighting ability reveals survival and physiological costs for bearers. *PloS one*, 9(1), e84571.

Grether, G. F. (1996a). Sexual selection and survival selection on wing coloration and body size in the rubyspot damselfly *Hetaerina Americana*. *Evolution*. 50(5), pp. 1939-1948.

Grether, G. F. (2011). The neuroecology of competitor recognition. *Integrative and comparative biology*, 51(5), 807-818.

Hardouin, L.; Tabel, P. y Bretagnolle, V. (2006). Neighbour-stranger discrimination in the Little owl, *Athene noctua*. *Animal Behaviour*. 72, 105-112.

Herbinger, I.; Papworth, S.; Boesch, C. y Zuberbühler, K. (2009). Vocal, gestural and locomotor responses of wild chimpanzees to familiar and unfamiliar intruders: a playback study. *Animal behavior*. 78, 1389-1396.

Höglund, J. y Alatalo, R. (1995). *Leks*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Husak, J.; y Fox, S. (2003). Adult male collared lizards, *Crotaphytus collaris*, increase aggression towards displaced neighbours. *Animal Behaviour*. 63, 391-396.

Hyman, J. (2002). Conditional strategies in territorial defense: do Carolina wrens play tit-for-tat?. *Behavioral Ecology*. Vol. 13. No. 5: 664-669.

Hyman, J. (2005). Seasonal variation in responses to neighbors and strangers by a territorial songbird. *Ethology* 111, 951-961.

Jeager, R. (1981). Dear enemy recognition and the costs of aggression between salamanders. *The American naturalist*. Vol. 117. No.6.

Jutsum, A.; Saunders, T y Cherrett (1979). Intraespecific aggression in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus*. *Animal behavior*. 27, 839-844.

Jutsum, A.R.; Saunders, T.S. y Cherrett, J.M. (1979). Intraespecific aggression in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus*. *Animal behaviour*, 27, 839-844.

Knanden, M. y Wehner, R. (2003). Nest defense and conspecific enemy recognition in the desert ant *cataglyphis fortis*. *Journal of Insect Behaviour*. Vol.16, No. 5.

Langen, T.; Tripet, F. y Nonacs, P. (2000). The red and the black: habituation and the dear enemy phenomenon in two desert *heidole* ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48: 285-292.

Lehtonen, T.; McCrary, J. y Axel M. (2010). Territorial aggression can be sensitive to the status of heterospecific intruders. *Behavioural Processes*. 84, 598-601.

Leiser, J. (2003). When are neighbours dear enemies and when are they not? The responses of territorial male variegated pupfish, *Cyprinodon variegatus*, to neighbours, strangers and heterospecifics. *Animal behavior*. 65, 453-462.

Loghlen, A. y Beecher, M. (1999). Mate, neighbor and stranger songs: a female song sparrow perspective. *Animal behavior*, 58, 13-20.

Lovell, S. F. y Lein M.R. (2004). Neighbour-stranger discrimination by song in a suboscine bird, the alder flycatcher, *Empidonax alnorum*. *Behavioral ecology*. Vol. 15. No. 5: 799-804.

Mackin, W. (2005). Neighbor-stranger discrimination in Audubon's shearwater (*Puffinus I. Iherminieri*) explained by a real enemy effect. *Behav Ecol Sociobiol.* 59: 326-332.

Marden, J. H., & Waage, J. K. (1990). Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Animal Behaviour*, 39(5), 954-959.

Marden, J. H., & Waage, J. K. (1990). Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Animal Behaviour*, 39(5), 954-959.

- Masco, C. (2013). Neighbor-stranger discrimination on the basis of a threat vocalization in the great black-backed gull. *The Wilson Ornithological society*. 125(2):342-347.
- Molles, L. y Vehrencamp, S. (2001). Neighbour recognition by resident males in the banded wren, *Thryothorus pleurosticus*, a tropical songbird with highsong type sharing. *Animal behavior*. 61, 119-127.
- Monclús, R.; Saavedra, I y de Miguel J. (2014). Context-dependent responses to neighbours and strangers in wild European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Behavioural Processes*. 106, 17-21.
- Müller, C. y Manser, M. (2007). Nasty neighbours rather than dear enemies in a social carnivore. *Proceedings of the royal society*. 274, 959-965.
- Myrberg, A. y Riggio, R. (1985). Acoustically mediated individual recognition by a coral reef fish (*Pomacentrus partitus*). *Animal behavior*. 33, 411-416.
- Newey, P.; Robson, S. y Crozier, R. (2010). Weaver ants *Oecophylla smaragdina* encounter nasty neighbours rather than dear enemies. *Ecology*. 91(8).
- Palphramand, K. y White, P. (2007). Badgers, *Meles meles*, discriminate between neighbour, alien and self scent. *Animal behavior*, 74, 429-436.
- Pfenning, D.W. y Reeve, H.K. (1989). Neighbor recognition and context-dependent aggression in a solitary wasp, *Sphecius speciosus* (Hymenoptera: sphecidae). *Ethology*. 80, 1-4.
- Plaistow, S., & Siva-Jothy, M. T. (1996). Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263(1374), 1233-1239.
- Radford, A.N. (2005). Group-specific vocal signatures and neighbor-stranger discrimination in the cooperatively breeding green woodhoopoe. *Animal behavior*. 70, 1227-1234.
- Riechert, E. (1988). The energetic costs of fighting. *Amer. Zool.* 28: 877-844.

Rosell, F. y Bjorkoyli, T. (2002). A test of the dear enemy phenomenon in the Eurasian beaver. *Animal behavior*. 63, 1073-1078.

Rosell, F.; Gundersen, G. y Le galliard, J. Territory ownership and familiarity status affect how much male root voles (*Microtus oeconomus*) invest in territory defence. e-mail: Frank.Rosell@hit.no, Tel.: + 47-35 95 27 62, Fax: + 47-35 95 27 03

Roux, O.; Rossi, V.; Cereghino, R.; Compin, A.; Martin, J. y Dejean, A. (2013). How to coexist with fire ants: The roles of behaviour and cuticular compounds. *Behavioural processes*. 98, 51-57.

Serrano-Meneses, M.A.; Córdoba-Aguilar, A.; Méndez, V.; Layen, J. y Székely, T.(2007). Sexual size dimorphism in the American rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. *Animal Behaviour*. 73, 987-997.

Skierczynsky, M.; Czarnecka, M y Osiejuk, T. (2007). Neighbour-stranger song discrimination in territorial ortolan bunting *Emberiza hortulana* males. *J. Avian Biol.* 38: 415-420.

Speirs, E. y Davis, L. (1991). Discrimination by Adelie penguins, *Phygoscelis adeliae*, between the Loud Mutual calls of mates, neighbours and strangers. *Animal behavior*. 41, 937-944.

Tanner, C. y Adler, F. (2009). To Fight or not to fight: context-dependent interspecific aggression in competing ants. *Animal behavior*, 77, 297-305.

Temeles, E. (1990). Northern harriers on feeding territories respond more aggressively to neighbors than to floaters. 26: 57-63.

Temeles, E.J. (1994). The role of neighbours in territorial systems: when are they “dear enemies”? *Animal Behaviour*, 47, 339-350.

Tierney, A. J.; Andrews, K.; Happer, K.R. y With, M.K.M. (2013). Dear enemies and nasty neighbors in crayfish: Effects of social status and sex on responses to familiar and unfamiliar conspecifics. *Behavioural processes*. 99.47-51.

Waage, J. K. (1988). Confusion over residency and the escalation of damselfly territorial disputes. *Animal Behaviour*, 36(2), 586-595.

Waage, J. K. (1988). Confusion over residency and the escalation of damselfly territorial disputes. *Animal Behaviour*, 36(2), 586-595.

Wiley, R.H. (2005). Individuality in songs of Acadian flycatchers and recognition of neighbours. *Animal behavior*. 70, 237-247.

Wiley, R: H. y Wiley M.S. (1976). Recognition of neighbors duets by stripe-bached wrens *Campylorhynchus nuchalis*. *Behaviour*, LXII, 1-2.

Wunderle, J. M. (1978). Differential response of territorial yellowthroats to the songs of neighbors and non neighbors. *The Auk* 95: 389-395.

Yoon, J.; Sillett, S.; Morrison, S. y Ghalambor, C. (2012). Breeding density, not life history, predicts interpopulation differences in territorial aggression in a passerine bird. 84, 515-521.