

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

BIOLOGIA SEXUAL DE DOS ABEJONES (COLEOPTERA: CICINDELIDAE)
Y TRES CHINCHES (HETEROPTERA: LYGAEIDAE)

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de
Estudios de Posgrado en Biología, para optar al grado de
Magister Scientiae

Rafael Lucas Rodríguez Sevilla

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio.

1996

DEDICATORIA

A mi madre y mis hermanas.

AGRADECIMIENTOS

Estoy agradecido con William G. Eberhard por su orientación paciente como supervisor de tesis, por el uso de su laboratorio, y por su apoyo al tomar videos y fotografías de los abejones y de los chinches. Agradezco a Paul Hanson y a Daniel Briceño su orientación como miembros del comité de tesis, y sus comentarios a versiones preliminares de la tesis, y a Alvaro Morales y Julieta Carranza por comentarios a la tesis.

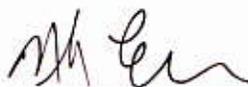
En Panamá, el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropical brindó apoyo financiero. Donald Windsor me dio orientación (biológica y geográfica), y me permitió el uso de su laboratorio.

Un agradecimiento especial es para los taxónomos que identificaron los especímenes. James Slater identificó a los chinches, William Ramírez identificó al higuito de los chinches, Manuel Zumbado identificó a la mosca parasitoide y Richard Freitag identificó a los abejones.

Muchas personas me ayudaron en muchas formas, y estoy en deuda con todos. Andrea Luecking preparó e hizo dibujos de las secciones del flagelo del abejón, y me salvó de decir una mentira horrible. Angel Solís me facilitó el acceso a información muy valiosa. Martina Koeniger me dio posada en Panamá, y Mauricio García me dio posada en Monteverde. Frank Joyce, Gerlinde Hoebel, Evan Bowen-Jones y Bernhard Huber cooperaron muy amablemente en la recolecta de los abejones y chinches. Gerlinde Hoebel tomó fotografías de los abejones. Bernhard Huber me ayudó en criar a los chinches en el laboratorio, y le agradezco muchas discusiones biológicas y técnicas. Rodolfo Ortiz dio permiso de trabajar en la Reserva Alberto Brenes (San Ramón), y Jorge Arturo Lizano dio permiso de recolectar en su propiedad (La Fondita, en el Zurquí de Moravia). Mi familia me dio apoyo financiero y moral durante todo el proyecto.

"Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae".

Director de Tesis



William G. Eberhard, Ph.D.

Miembro del Comité



R. Daniel Briceño, M.Sc.

Miembro del Comité



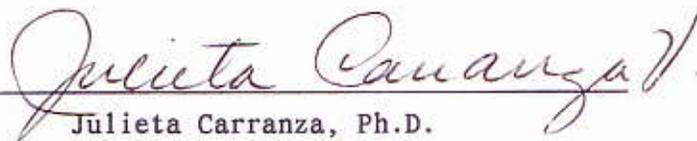
Paul Hanson, Ph.D.

Director del Programa



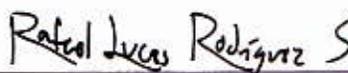
Alvaro Morales Ramírez, Dr. rer. nat.

Decana a.i.
Sistema de Estudios
de Posgrado



Julieta Carranza, Ph.D.

Sustentante



Rafael Lucas Rodríguez Sevilla

INDICE

Dedicatoria	ii
Agradecimientos	iii
Hoja de aprobación	iv
Indice	v
Prefacio	x
Resumen	xi
Lista de Cuadros	xiii
Lista de Figuras	xvii
Capítulo 1. Variación geográfica en el comportamiento de cópula del abejón <u>Pseudoxychila tarsalis</u> Bates, y diferencias con <u>Pseudoxychila bipustulata</u> Latreille (Coleoptera: Cicindelidae)	1
Resumen	1
Introducción	1
Material y Métodos	3
Resultados	
Comportamiento de cópula de <u>P. tarsalis</u>	4
Expulsión de espermátóforos	10
Forcejeo de la hembra durante la cópula	11
Cópulas observadas bajo iluminación intensa	12
Variación geográfica	12
Comportamiento de cópula de <u>P. bipustulata</u>	13
Comparación entre <u>P. tarsalis</u> y <u>P. bipustulata</u>	15
Discusión	
Comportamiento de cópula de <u>P. tarsalis</u>	16
Cortejo copulatorio del macho de <u>P. tarsalis</u> y <u>P. bipustulata</u>	18
Variación intra e inter-específica	19
Referencias	22

Capítulo 2. Transferencia y expulsión de espermatozoides en el abejón <u>Pseudoxychila tarsalis</u> Bates (Coleoptera: Cicindelidae)	43
Resumen	43
Introducción	43
Material y Métodos	44
Transferencia y expulsión de espermatozoides	45
Contenido de espermatozoides de los espermatozoides	45
Hembras que no copularon, y que copularon una y cuatro veces	45
Movimientos del macho y transferencia de espermatozoides	46
Resultados	46
Transferencia de espermatozoides	
Hembras que no copularon, y que copularon una y cuatro veces	47
Movimientos del macho y transferencia de espermatozoides	49
Medidas de machos y hembras	51
Mediciones del flagelo y del ducto de la espermateca	52
Organización de los espermatozoides dentro de la espermateca	52
Discusión	53
Referencias	57
Capítulo 3. Comportamiento de cópula de dos chinches <u>Ozophora</u> (Heteroptera: Lygaeidae)	68
Resumen	68
Introducción	68
Material y Métodos	69
Resultados	70

La hembra toquetea al macho durante la cópula con sus patas posteriores	73
Cortejo copulatorio de los machos	76
Acontecimientos genitales	
Movimientos del reservorio de espermatozoides	77
Movimientos de la cápsula genital y el ovipositor	79
Acople interno de los genitales	80
Expulsión de espermátóforos	80
Asociación entre el comportamiento de machos y hembras y aspectos de la cópula	81
Cópulas de hembras vírgenes y no-vírgenes en <u>Q. baranowskii</u>	84
Discusión	84
Referencias	89
Capítulo 4. Relación entre el comportamiento de la hembra de toquetear al macho durante la cópula y la transferencia de espermatozoides, y cópulas múltiples, en el chinche <u>Ozophora</u> <u>baranowskii</u> Slater & O'Donnell (Heteroptera: Lygaeidae)	
Resumen	112
Introducción	112
Material y Métodos	115
Cópulas repetidas	116
Transferencia de espermatozoides	116
Resultados	
Cópulas repetidas	118
Transferencia de espermatozoides	120
Discusión	123
Cópulas repetidas	123
Transferencia de espermatozoides	124
Referencias	128

Capítulo 5. Anotaciones sobre la historia natural de dos chinchas <u>Ozophora</u> (Heteroptera: Lygaeidae) en Costa Rica	142
Resumen	142
Introducción	142
Material y Métodos	143
Resultados	144
Proporción de sexos	145
Estado reproductivo de hembras silvestres	146
Oviposición de hembras de <u>O. baranowskii</u> en el laboratorio	147
Oviposición de hembras de <u>O. maculata</u> en el laboratorio	148
Longevidad	148
Cría de ninfas recolectadas en el campo	149
Parasitoides	149
Discusión	150
Referencias	152
Capítulo 6. Anotaciones sobre la historia natural de <u>Neopamera bilobata</u> Say (Heteroptera: Lygaeidae) en Costa Rica	154
Resumen	154
Introducción	154
Material y Métodos	154
Resultados	
Combate entre machos	155
Comportamiento de cópula	156
Oviposición y longevidad	157
Discusión	158
Referencias	160
Apéndice I. Literatura citada	163

PREFACIO

Esta tesis fue escrita de acuerdo con el Reglamento del Sistema de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica. Está dividida en seis capítulos, y cada uno sigue las normas de presentación de manuscritos de la Revista de Biología Tropical.

RESUMEN

Una pregunta central en el estudio de la evolución orgánica es: ¿por qué un organismo es como es, y no de otra manera? Esta tesis describe una característica particular del comportamiento de cópula de dos abejones y dos chinches, y presenta datos que tratan de responder a esa pregunta.

En dos abejones Pseudoxychila (Coleoptera: Cicindelidae), el macho corteja a la hembra durante la cópula, a pesar de que no hace ningún cortejo antes de la cópula. Este comportamiento aparentemente paradójico probablemente funciona en afectar el destino de los espermatozoides del macho dentro de la hembra, lo que implica que el cortejo copulatorio del macho evoluciona bajo selección sexual, y predice que debe divergir comúnmente entre especies cercanas. Se describe la variación intra e inter-específica en el cortejo copulatorio de los dos abejones, y se presenta datos que sugieren que la hembra de una de esas especies puede ser capaz de elegir entre machos luego del inicio de la cópula. Las cópulas no siempre resultaron en transferencia de espermátóforos, y la hembra a veces expulsaba los espermátóforos que el macho le había transferido.

En dos chinches Ozophora, el macho corteja a la hembra durante la cópula, y además la hembra toquetea o empuja al macho durante la cópula de forma repetida y estereotipada. Este comportamiento de la hembra parece ser aún más paradójico que el cortejo copulatorio del macho. Se describe el comportamiento de cópula del macho y la hembra de los dos chinches. La elección que la hembra hace entre machos después del inicio de la cópula es "críptica" en el sentido de que no es tan fácil de observar como una negativa ante un intento de cópula de un macho. Se

presenta datos que sugieren que el comportamiento de la hembra de toquetear al macho de uno de esos chinches podría ser un mecanismo de la hembra para elegir entre machos, que ocurre después del inicio de la cópula, pero que es observable con facilidad. Las cópulas cortas no resultaron en transferencia de espermatozoides, y la hembra toqueteó al macho con mayor incidencia en las cópulas cortas que en las largas que sí resultaron en transferencia de espermatozoides.

En el curso de hacer las observaciones anteriores, surgió la oportunidad de hacer anotaciones sobre la historia natural de los dos chinches, y sobre el comportamiento de cópula y de combate entre machos del chinche Neopamera bilobata.

LISTA DE CUADROS

CAPITULO 1.

Cuadro

1.1.	Atraso antes de la primera intromisión de la cópula y forcejeo de la hembra al inicio de la cópula, en <u>P. tarsalis</u>	25
1.2.	Frecuencia de los movimientos de cópula del macho, en <u>P. tarsalis</u> y <u>P. bipustulata</u>	25
1.3.	Frotada del macho a la hembra y movimiento de palanqueo, en <u>P. tarsalis</u>	26
1.4.	Atraso antes de la desmonta del macho y forcejeo de la hembra al final de la cópula, en <u>P. tarsalis</u> y <u>P. bipustulata</u>	26
1.5.	Expulsión de espermatozoides y forcejeo de la hembra durante la cópula, en <u>P. tarsalis</u>	27
1.6.	Expulsión de espermatozoides bajo iluminación intensa y normal, en <u>P. tarsalis</u>	27
1.7.	Variación geográfica en la expulsión de espermatozoides, en <u>P. tarsalis</u>	28
1.8.	Expulsión de espermatozoides y forcejeo de la hembra al final de la cópula, en <u>P. bipustulata</u>	28
1.9.	Atraso antes de la desmonta del macho en <u>P. tarsalis</u> y <u>P. bipustulata</u>	29
1.10.	Expulsión de espermatozoides luego de cópulas de una intromisión y de primeras intromisiones, en <u>P. tarsalis</u> y <u>P. bipustulata</u>	29

CAPITULO 2.

Cuadro

2.1.	Contenido de espermatozoides de espermatozoides expulsados por la hembra, y encontrados dentro de la hembra, en <u>P. tarsalis</u>	59
2.2.	Expulsión de espermatozoides por hembras que copularon una y cuatro veces, en <u>P. tarsalis</u>	60
2.3.	Transferencia de un espermatozoides y movimientos de cópula del macho, en <u>P. tarsalis</u>	60

2.4.	Medidas del macho y aspectos de la cópula, en <u>P. tarsalis</u>	61
2.5.	Asociación de medidas del macho y aspectos de la cópula, en <u>P. tarsalis</u>	62
2.6.	Diferencia entre las medidas del macho y la hembra y aspectos de la cópula, en <u>P. tarsalis</u>	62

CAPITULO 3.

Cuadro

3.1.	Ocurrencia de los movimientos del macho y la hembra, y de la expulsión de espermatozoides en <u>O. baranowskii</u> y <u>O. maculata</u>	92
3.2.	Patrones de ocurrencia del movimiento de la hembra de toquetear al macho, en <u>O. baranowskii</u> y <u>O. maculata</u>	92
3.3.	Incidencia de la hembra de toquetear al macho al inicio, en la mitad y al final de la cópula, en <u>O. baranowskii</u> y <u>O. maculata</u>	93
3.4.	Patrones de ocurrencia de los movimientos de cortejo copulatorio del macho, en <u>O. baranowskii</u> y <u>O. maculata</u>	94
3.5.	Patrón de ocurrencia de las salidas del endofalo y el reservorio, en <u>O. baranowskii</u> y <u>O. maculata</u>	95
3.6.	Cortejo copulatorio del macho y toqueteo de la hembra, en <u>O. baranowskii</u>	95
3.7.	Toqueteo de la hembra y vibración de las patas y el cuerpo del macho, en <u>O. baranowskii</u> y <u>O. maculata</u>	96
3.8.	Toqueteo de la hembra y períodos en que el endofalo y el reservorio permanecen fuera del abdomen de la hembra, en <u>O. baranowskii</u> y <u>O. maculata</u>	96
3.9.	Incidencia de la hembra de toquetear en cópulas en que toqueteó duro o no, en <u>O. baranowskii</u> y <u>O. maculata</u>	97
3.10.	Incidencia de la hembra de toquetear en cópulas en que se sacudió de lado a lado o no, en <u>O. baranowskii</u> y <u>O. maculata</u>	97
3.11.	Duración de cópulas en que la hembra toqueteó duro o se sacudió de lado a lado, o no, en <u>O. baranowskii</u> y <u>O. maculata</u>	98

3.12.	Asociación de las incidencias de los movimientos del macho durante la cópula entre sí, con la duración de la cópula, y con la incidencia de la hembra de toquetear al macho, en <u>O. baranowskii</u>	99
3.13.	Incidencia de los movimientos del macho durante la cópula, duración de la cópula, e incidencia de la hembra de empujar al macho, en <u>O. maculata</u>	100
3.14.	Incidencia de los movimientos de la hembra, del macho, y del reservorio de espermatozoides en cópulas luego de las cuales la hembra expulsó o no un espermátóforo, en <u>O. baranowskii</u> y <u>O. maculata</u>	101
3.15.	Comparación entre cópulas de hembras vírgenes y no-vírgenes, en <u>O. baranowskii</u>	103
3.16.	Salidas del reservorio de espermatozoides y expulsión de espermátóforos, en <u>O. baranowskii</u>	103
3.17.	Algunos insectos en que la hembra toca o estimula al macho durante la cópula	104

CAPITULO 4.

Cuadro

4.1.	Fecundidad y longevidad de las hembras de <u>O. baranowskii</u> del tratamiento de una cópula inicial que tuvieron pseudocópulas o cópulas completas	132
4.2.	Fecundidad y longevidad de las hembras de <u>O. baranowskii</u> del tratamiento de una cópula inicial y de dos machos disponibles	132
4.3.	Número y longitud de los huevos maduros encontrados dentro de las hembras de <u>O. baranowskii</u> del tratamiento de una cópula inicial, y de dos machos disponibles, al morir	133
4.4.	Mediciones del cuerpo de la hembra y su fecundidad y longevidad, en <u>O. baranowskii</u>	133
4.5.	Sustrato de oviposición de las hembras de <u>O. baranowskii</u>	134
4.6.	Número y porcentaje de huevos fértiles puestos por la hembra luego de la cópula, e incidencia de los movimientos de cópula del macho y la hembra, en <u>O. baranowskii</u>	134
4.7.	Mediciones del cuerpo y genitales del macho y la hembra y número de huevos fértiles puestos por la hembra luego de la cópula, en <u>O. baranowskii</u>	135

CAPITULO 5.

Cuadro

5.1. Estado reproductivo de 56 hembras de O. baranowskii
capturadas en 1995 153

CAPITULO 6.

Cuadro

6.1. Algunos chinches (Heteroptera) en que las hembras tocan
o empujan al macho durante la cópula 161

LISTA DE FIGURAS

CAPITULO 1.

Figura

1.1.	Sitios de recolecta de <u>P. tarsalis</u> y <u>P. bipustulata</u>	30
1.2.	Posiciones de cópula de <u>P. tarsalis</u>	31
1.3.	Número de intromisiones por cópula en <u>P. tarsalis</u> y <u>P. bipustulata</u>	32
1.4.	Intromisiones por cópula y duración de la cópula en <u>P. tarsalis</u>	33
1.5.	Porcentaje del tiempo en intromisión y duración de la cópula en <u>P. tarsalis</u>	34
1.6.	Movimientos de bombeo del cuerpo y aedeagus del macho en <u>P. tarsalis</u>	35
1.7.	Duración de las intromisiones y cópulas en que el macho hizo o no el movimiento de palanqueo, en <u>P. tarsalis</u>	36
1.8.	Movimiento del macho de frotar a la hembra, en <u>P. tarsalis</u> ...	37
1.9.	Duración de las cópulas en que el macho frotó o no a la hembra, en <u>P. tarsalis</u>	38
1.10.	Un espermátforo expulsado por una hembra, en <u>P. tarsalis</u>	39
1.11.	Duración de las cópulas y las intromisiones bajo iluminación intensa y normal, en <u>P. tarsalis</u>	40
1.12.	Variación geográfica en el comportamiento de cópula del macho, en <u>P. tarsalis</u>	41
1.13.	Variación en el comportamiento de cópula del macho entre <u>P. tarsalis</u> y <u>P. bipustulata</u>	42

CAPITULO 2.

Figura

2.1.	Un espermátforo de <u>P. tarsalis</u>	63
2.2.	Espermateca, ducto de la espermateca y esclerito asociado al ducto, en <u>P. tarsalis</u>	64
2.3.	Número de espermátforos en hembras congeladas dos horas luego de la captura, y en hembras que copularon una y cuatro veces, en <u>P. tarsalis</u>	65

2.4.	Flagelo del aedagus, en <i>P. tarsalis</i>	66
2.5.	Organización de los espermatozoides dentro de la espermateca, en <i>P. tarsalis</i>	67

CAPITULO 3.

Figura

3.1.	Reservorio de espermatozoides y endofalo del macho, y espermateca y ducto de la espermateca de la hembra, en <i>O. baranowskii</i>	105
3.2.	Movimiento de la hembra de toquetear al macho, en <i>O. baranowskii</i> y <i>O. maculata</i>	106
3.3.	Ejemplo del patrón temporal de los movimientos del macho, la hembra, y del reservorio de espermatozoides, en una cópula de <i>O. baranowskii</i> y una de <i>O. maculata</i>	107
3.4.	Un espermátóforo que fue expulsado por una hembra de <i>O. maculata</i>	108
3.5.	Duración de los episodios de la hembra de toquetear al macho y número de montadas del macho que ocurren durante esos episodios, en <i>O. baranowskii</i>	109
3.6.	Duración de la cópula e incidencia de la hembra de toquetear al macho, en <i>O. baranowskii</i>	110
3.7.	Incidencia del macho de montar a la hembra y de tocarle las alas con sus patas posteriores, en <i>O. baranowskii</i>	111

CAPITULO 4.

Figura

4.1.	Reservorio de espermatozoides y endofalo del macho, en <i>O. baranowskii</i>	136
4.2.	Porcentaje de huevos fértiles puestos por hembras de <i>O. baranowskii</i> del tratamiento de una cópula inicial y de dos machos disponibles	137
4.3.	Contenido de espermatozoides de la espermateca, en <i>O. baranowskii</i>	138
4.4.	Tasa de oviposición de hembras de <i>O. baranowskii</i> experimentales y capturadas en el campo	139
4.5.	Duración de la cópula y número de huevos fértiles puestos por la hembra luego de la cópula, en <i>O. baranowskii</i>	140

4.6. Incidencia de la hembra de toquetear al macho en pseudocópulas cortas, pseudocópulas largas, y cópulas fértiles, en O. baranowskii 141

CAPITULO 6.

Figura

6.1. Dimorfismo sexual en el femur anterior en N. bilobata 162

CAPITULO 1

VARIACION GEOGRAFICA EN EL COMPORTAMIENTO DE COPULA
DEL ABEJON Pseudoxychila tarsalis Bates, Y DIFERENCIAS
CON Pseudoxychila bipustulata Latreille (COLEOPTERA: CICINDELIDAE).

RESUMEN

Las cópulas de Pseudoxychila tarsalis y P. bipustulata constan de una a varias intromisiones durante las cuales el macho hace hasta cuatro tipos de movimientos de bombeo con su cuerpo y aedeagus. Entre intromisiones, el macho frota a la hembra con sus patas medias. La hembra a veces expulsa uno o dos espermátóforos. Hay diferencia geográfica en factores cuantitativos del comportamiento de cópula del macho en P. tarsalis y del uso de los genitales en comparación con P. bipustulata, aunque los movimientos de los genitales fueron semejantes. El movimiento de frotar a la hembra también difirió entre las especies. Las diferencias inter-específicas fueron mayores que las intra-específicas. La explicación de esta variación puede ser que el comportamiento de cópula de los machos está sujeto a selección sexual por elección críptica de las hembras.

INTRODUCCION

El comportamiento de cortejo del macho durante la cópula es muy común en insectos y arañas (Eberhard 1991, 1994). Probablemente funciona en afectar la elección críptica de las hembras, que ocurre durante o después de la cópula (Thornhill 1983; Eberhard 1991, 1994, 1996). Esa hipótesis implica que el cortejo copulatorio evoluciona bajo selección sexual y predice que debe diferir frecuentemente entre especies cercanas

(Eberhard 1991, 1994, 1996). El cortejo copulatorio difiere entre especies del mismo género en todos los 26 géneros para los que hay datos (Simpson 1975; Cowan 1986; Eberhard 1992, 1993a,b, 1994, 1996; Eberhard y Kariko en prep.; Lachmann 1994; Rodríguez y Eberhard 1994; Rodríguez 1996). Hay datos de ocho especies que muestran diferencias intra-específicas (Cowan 1986; Wcislo et al. 1992; Huber 1993; Eberhard 1994; Wcislo y Buchmann 1995), y sólo un caso en que no hubo diferencias entre poblaciones de la misma especie (Hunter et al. 1996).

Este trabajo documenta la variación intra e inter-específica en el comportamiento de cópula de dos especies de abejones tigre: Pseudoxychila tarsalis Bates y Pseudoxychila bipustulata Latreille (Coleoptera: Cicindelidae). El ámbito geográfico de P. tarsalis incluye Costa Rica, Panamá y tal vez Honduras, y el de P. bipustulata (P. bipustulata bipustulata) incluye Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela (Checklist of the Western Hemisphere Caraboidea [Coleoptera], en Smithsonian Institution Natural History Web, http://www.nmnhgoph.si.edu/gopher-, [menus/ChecklistoftheWesternHemisphereCaraboideaColeoptera.html](http://www.nmnhgoph.si.edu/gopher-/menus/ChecklistoftheWesternHemisphereCaraboideaColeoptera.html)). Varios aspectos de la historia natural de P. tarsalis han sido estudiados en San Vito de Coto Brus (Puntarenas, Costa Rica) (Palmer 1976). Los adultos cazan o comen carroña en el suelo y vuelan ocasionalmente. Las hembras ovipositan en huecos que excavan en paredes de barro. La etapa de huevo dura en promedio unos 40 días. Las larvas construyen túneles a partir del hueco que hizo su madre y cazan presas que pasan por la entrada del túnel. El desarrollo larval dura en promedio unos 260 días. La pupación ocurre en el túnel y dura unos 30 días. Las larvas son atacadas por los

ectoparasitoides Pterombrus piceus Krombein (Hymenoptera: Tiphidae) y Anthrax gideon Fab. (Diptera: Bombyliidae) (Palmer 1976, 1982; Fernández et al. 1993).

Palmer (1976) hizo una descripción de las cópulas de P. tarsalis y menciona tres fases: I) inserción del aedeagus, de aproximadamente un minuto; II) retracción del aedeagus, de unos 30 segundos; y III) reinsertión del aedeagus y transferencia de espermatozoides, de unos dos minutos. En la fase III, los machos se sacuden y mueven mucho, y hay una penetración profunda del aedeagus. Las fases I y II a veces se repiten antes de la fase III. Este trabajo describe la variación en los movimientos de los genitales del macho. Uno de esos movimientos está asociado con la transferencia de espermátóforos a la hembra (Rodríguez 1996). Otros estudios del comportamiento de cópula no han incluido los movimientos de los genitales del macho dentro de la hembra en la descripción del cortejo copulatorio, en parte por la falta de conocimiento acerca de su función con respecto a la transferencia de espermatozoides (Eberhard 1994).

MATERIAL Y METODOS

Los individuos de P. tarsalis fueron recolectados en varios sitios de Costa Rica (Monteverde, San Ramón, Moravia y Las Alturas) y Panamá (Fortuna y El Calvario); los individuos de P. bipustulata fueron recolectados en Colombia (Fig. 1.1). Las Alturas está cerca de San Vito, donde Palmer (1976) hizo sus estudios de P. tarsalis. Los abejones fueron mantenidos en el laboratorio a temperatura ambiente, cada individuo en un frasco plástico oscuro de aproximadamente tres cm de alto y dos cm de diámetro, con hojas o servilletas dobladas y humedecidas que proveían

escondites. Los individuos que estuvieron varios días en cautiverio fueron alimentados con presas pequeñas, como moscas y termitas, o pedacitos de mortadela.

Las cópulas fueron observadas en el laboratorio bajo luz natural o de una lámpara fluorescente (y 13 cópulas adicionales fueron vistas bajo una luz de fibra óptica muy intensa), en platos redondos de metal o plástico de aproximadamente 15 cm de diámetro, y con paredes que impedían que los abejones huyeran. Una o dos parejas eran colocadas en el plato hasta que empezaba una cópula, y luego los individuos restantes eran retirados. Quince cópulas de P. tarsalis fueron registradas en video con una cámara Omnipro con lentes +6, y 138 cópulas fueron registradas con descripciones verbales dictadas a una grabadora. Treinta y cuatro grabaciones de cópulas de P. bipustulata (seis cópulas en video, con la misma cámara que las de P. tarsalis, y 28 con descripciones verbales) hechas por William G. Eberhard fueron incluídas en este estudio. En P. tarsalis, después de cada cópula, el macho era retirado y la hembra era observada por 30 min para ver si expulsaba espermátóforos (abajo). La expulsión de espermátóforos también fue registrada en 28 cópulas de P. bipustulata.

Los promedios aparecen con el error estándar (ES). Excepto donde se indica otra cosa, las pruebas estadísticas fueron de U de Mann-Whitney.

RESULTADOS

COMPORTAMIENTO DE COPULA DE P. tarsalis

Al ser introducidos en las cajas, los abejones caminaban rápidamente y trataban de escapar. Luego de unos minutos se quedaban

quietos, en particular si había un objeto que ofreciera un escondite (una hoja o pedazo de papel arrugado). A veces se mantenían quietos hasta que otro individuo pasaba cerca, o empezaban a caminar de nuevo y más lentamente. Solamente una vez un individuo salió volando del plato. Si dos hembras se encontraban, cada una seguía por su camino. A veces los machos agarraban a otros machos por el tórax y trataban de copular con ellos. En esos casos, los individuos se separaban luego de unos segundos de forcejeo, en que el macho agarrado se tiraba de lado o de espaldas y pataleaba.

Una vez que el macho se encontraba con una hembra, casi siempre la perseguía para montarla y agarrarla por el tórax con sus mandíbulas, sin ningún cortejo precopulatorio. Muchas veces la hembra huía y el macho la perseguía por 2 ó 3 cm. Si no la alcanzaba en unos segundos, parecía perder el "rastros", y caminaba aparentemente al azar hasta que a veces prácticamente chocaba de nuevo con ella, o se quedaba quieto o empezaba a caminar lentamente. Palmer (1976) sugiere que la vista no es importante para localizar a la pareja en *P. tarsalis*.

Una vez que el macho lograba agarrar a una hembra por el tórax, trataba de insertar su aedeagus en la apertura genital de ella (Fig. 1.2). A veces la hembra se resistía: caminaba rápidamente, empujaba el abdomen del macho hacia arriba con las patas posteriores alzadas, empujaba la cabeza del macho hacia atrás con las patas medias, se dejaba caer de espaldas o de lado, o presionaba el ápice del abdomen contra el sustrato. A veces la hembra lograba quitarse al macho y la pareja se separaba. A veces el forcejeo de la hembra también ocurría durante la cópula (abajo). El macho usaba sus patas anteriores y medias para

sujetarse cuando la hembra forcejeaba, o para estorbar su caminar. Sin embargo, cuando la hembra caminaban rápidamente, el macho casi siempre se dejaba llevar con sus patas anteriores levantadas.

A veces el macho no lograba introducir el aedeagus en la apertura genital de la hembra, aparentemente por alguna "constricción" de la hembra que impedía la penetración. Por ejemplo, un macho hizo al menos cinco intentos de intromisión en nueve minutos, y no logró introducir el aedeagus en la apertura genital de la hembra. En cuatro casos, el macho agarró a la hembra una o dos veces, se quedó quieto sin hacer intentos de intromisión, la soltó, y luego volvió a agarrarla y copuló.

La mayoría de los intentos de cópula fueron exitosos, a pesar de que muchas hembras presentaron al menos alguna resistencia inicial. Los machos que nunca lograron copular eran lentos y no lograban alcanzar a las hembras, o no las perseguían.

En total, 153 cópulas fueron observadas. Cada cópula de Monteverde, San Ramón y Las Alturas fue con individuos diferentes, pero hubo individuos repetidos en Moravia (61 cópulas con 22 parejas diferentes), El Calvario (31 cópulas con 25 parejas) y Fortuna (26 cópulas con nueve parejas). Lo siguiente es una descripción general del comportamiento de cópula. Las comparaciones del comportamiento de los abejones de diferentes sitios no incluyen las cópulas de machos repetidos (abajo).

En el 67% de 149 cópulas en que se pudo revisar, el macho demoró menos de un segundo en introducir el aedeagus, después de agarrar a la hembra con sus mandíbulas. Cuando hubo un atraso de más de un segundo, duró 0.27 ± 0.078 min (mediana = 0.10, ámbito = 0.03-2.2, n = 39 cópulas). Los atrasos fueron más comunes cuando hubo una resistencia

fuerte de la hembra (empujar al macho, caminar rápidamente, tirarse de lado o de espaldas) (Cuadro 1.1).

La duración de la cópula fue 12.92 ± 1.48 min (mediana = 5.87, ámbito = 0.3-93.28, $n = 153$). Las cópulas tuvieron de 1 a 20 intromisiones (Fig. 1.3), que duraron 1.31 ± 0.03 min, mediana = 1.13, ámbito = 0.02-6.65, $n = 601$). Las cópulas largas tuvieron un mayor número de intromisiones que las cortas (Fig. 1.4), a pesar de que la mayor parte del tiempo en esas cópulas transcurría sin intromisión (Fig. 1.5). Las cópulas largas no tuvieron intromisiones más largas que las cópulas cortas ($r_s = 0.09$, $p > 0.1$, $n = 151$).

Durante la cópula, el macho a veces no lograba reintroducir el aedeagus. Hubo siete de esos "fracasos" de intromisión en cinco cópulas en las cuales hubo otras intromisiones "normales". Esos "fracasos" duraban menos de un segundo. Algunas de las intromisiones más cortas (por ejemplo una de 0.02 min) también podrían ser "fracasos".

Durante las intromisiones, el macho a veces permanecía quieto o hacía hasta cuatro movimientos de bombeo con su cuerpo y aedeagus (Cuadro 1.2). Cada movimiento empezaba en la posición de intromisión (Fig. 1.2). Los movimientos eran los siguientes:

1) PALANQUEO. El aedeagus era introducido totalmente, el cuerpo del macho se movía hacia adelante y hacia arriba, y sus mandíbulas mantenían el agarre con el tórax de la hembra (Fig. 1.6). La posición era sostenida por varios segundos (14.55 ± 1.08 s, mediana = 14, ámbito = 3 a 29, $n = 40$ movimientos de 26 machos). A veces los palanqueos ocurrían en series de 2.4 ± 0.1 palanqueos, mediana = 2, ámbito = 2-4, $n = 25$ series de 16 machos), que duraban 30.3 ± 3.19 s (mediana = 29.5 s, ámbito = 7-59, $n =$

20 series de 16 machos).

El palanqueo parece involucrar un gran esfuerzo del macho, y la fuerza aparentemente es ejercida al menos en parte por la cabeza. En 11 de las cópulas en que hubo palanqueo, el agarre de las mandíbulas del macho se soltó una o dos veces durante el palanqueo, el macho volvió a agarrarse con las mandíbulas, y siguió en palanqueo. En una de esas cópulas, la hembra caminó rápidamente cuando el macho había perdido el agarre de sus mandíbulas, el aedeagus del macho salió de la hembra, y la cópula terminó. Esos machos parecían pequeños en comparación con las hembras con que estaban copulando. El palanqueo está asociado con la transferencia de espermatozoides a la hembra (Rodríguez 1996).

2) BOMBEO. El aedeagus era introducido totalmente, las mandíbulas del macho mantenían el agarre con el tórax de la hembra y su cabeza y cuerpo se movían hacia adelante (Fig. 1.6). Cada bombeo duraba menos de un segundo y generalmente ocurrían en series de 4.2 ± 0.4 bombeos (mediana = 4, ámbito = 2-8, n = 20 series de 11 machos), que duraban 6.47 ± 0.41 s (mediana = 6 s, ámbito = 2-17, n = 85 series de 51 machos).

3) MINI-BOMBEO. El ápice del abdomen del macho se movía levemente hacia adelante y atrás, el resto del cuerpo del macho permanecía quieto y no se notaba movimiento en el aedeagus (Fig. 1.6). Cada mini-bombeo duraba menos de un segundo y ocurrían en series de 11.44 ± 1.05 s (mediana = 8, ámbito = 1-47, n = 80 series de 48 machos).

4) SACAR Y METER EL AEDEAGUS. El aedeagus era retraído hasta casi salir de la hembra (Fig. 1.6), luego era introducido totalmente y retraído parcialmente a la posición inicial. El movimiento duraba menos de un segundo y generalmente no ocurría en series.

Los parameros de los machos nunca entraron en contacto con la hembra, como sí ocurre en el carábido Pasimachus punctulatus (Alexander 1959).

La duración de las intromisiones y de las cópulas en que los machos hicieron el palanqueo fue mayor que cuando no hubo palanqueo (Fig. 1.7).

A veces, el macho frotaba a la hembra al final de las intromisiones o en los períodos entre intromisiones (Cuadro 1.2). Generalmente usaba sus patas medias (Fig. 1.8) y frotaba los esternitos posteriores, las partes dorsal, lateral y apical de los élitros, y el femur o tibia de las patas posteriores de la hembra. Un macho utilizó sus patas anteriores para frotar a la hembra y otro usó sus patas posteriores, pero ambos frotaron con sus patas medias antes y después de usar las otras. Los períodos de frotar duraban de 3 a 51 s (promedio = 13.89 ± 2.21 s, mediana = 10, n = 27 series de 16 machos).

Las cópulas en que el macho frotó a la hembra al menos una vez tuvieron una duración mayor que las cópulas en que el macho no frotó a la hembra (Fig. 1.9).

El macho tendió a frotar a la hembra en las mismas cópulas en que hizo el movimiento de palanqueo (Cuadro 1.3).

Una cópula incompleta fue vista en el campo en Moravia. Todos los movimientos observados en cautiverio también ocurrieron en esa cópula. La pareja fue encontrada cuando ya estaba en cópula y el resto de la cópula duró 59 min, y hubo 15 intromisiones. La hembra caminó mucho durante la primera media hora. Luego encontró un sitio bajo una piedra y se quedó quieta. Cuando la hembra caminaba, el macho llevaba sus patas anteriores subidas. El movimiento de bombeo fue visto en ocho intromisiones; los

movimientos de palanqueo, minibombeo y de sacar y meter el aedeagus fueron vistos cada uno en una intromisión. El macho frotó a la hembra después de una intromisión. La hembra empujó la cabeza del macho con sus patas medias y subió sus patas posteriores durante y después de dos intromisiones. Después de las intromisiones 11, 13 y 14 el macho desmontó a la hembra, la volvió a agarrar e hizo otra intromisión. Al final de la cópula, el macho desmontó y se alejó caminando.

EXPULSION DE ESPERMATOFOROS

La hembra expulsó uno o dos espermatozoides (Fig. 1.10) en 47 (35%) de las 136 cópulas en que se pudo revisar. La hembra expulsó un espermatozoides después de la cópula en 35 cópulas, y entre intromisiones en cuatro cópulas. Ocho de las hembras expulsaron dos espermatozoides (una luego de la cópula, otra entre intromisiones, y seis hembras expulsaron un espermatozoides entre intromisiones y otro luego de la cópula). Nunca hubo una expulsión después de la primera intromisión, ni luego de 14 cópulas de sólo una intromisión en que se pudo revisar. Las expulsiones ocurrían desde unos segundos después de alguna intromisión hasta un máximo de aproximadamente 20 min luego de terminada la cópula. El período entre el final de la cópula y la expulsión del espermatozoides fue de 2.20 ± 0.87 min (mediana = 1.00, ámbito = 30 2 a 9 min, n = 9 cópulas). Las hembras probablemente expulsan espermatozoides luego de ese plazo (Rodríguez 1996).

Para expulsar un espermatozoides, la hembra presionaba el ovipositor contra el piso y caminaba hacia adelante. Ese movimiento es distinguible de la oviposición en el campo, porque al ovipositar la hembra introduce el ovipositor en la cámara que ha excavado, y no camina. Las hembras

nunca trataron de ovipositar en los platos en que fueron observadas.

Todas menos una de las 47 hembras que expulsaron espermatozoides los abandonaron en el piso. En una ocasión, una hembra se dio vuelta después de expulsar un espermatozoides y lo recogió con sus partes bucales.

Casi todos los espermatozoides expulsados por las hembras tenían forma globular y color blanco perlado. Siete fueron revisados al microscopio y estaban llenos de espermatozoides vivos. Un espermatozoides blanco salió despedado, y cuatro espermatozoides salieron arrugados y de color café. Uno de esos fue revisado y sólo contenía unos pocos espermatozoides aislados.

FORCEJEIO DE LA HEMBRA DURANTE LA COPULA

El forcejeio de la hembra fue clasificado en tres categorías:

1) la hembra permaneció quieta durante toda la cópula (en el 43% de las 153 cópulas); 2) la hembra forcejeó, pero muy poco y generalmente sólo al principio (en el 29% de las cópulas); y 3) forcejeó o caminó rápido durante toda la cópula (28% de las cópulas).

La duración de la cópula no difirió significativamente entre las tres categorías (promedio = 13.22, 15.71 y 9.59 min, respectivamente, Kruskal-Wallis, $p = 0.57$), ni tampoco difirió la proporción de intromisiones por cópula en que ocurrió el movimiento de palanqueo (promedio = 0.33, 0.38 y 0.38 intromisiones/cópula, respectivamente, Kruskal-Wallis, $p = 0.41$). Lo mismo ocurrió con la proporción de intromisiones por cópula al final o luego de las cuales el macho frotó a la hembra (promedio = 0.29, 0.29 y 0.19 respectivamente, Kruskal-Wallis, $p = 0.1$).

En 37% de 145 cópulas, el macho desmontó a la hembra en un momento

en que ella forcejeaba, y en 18% de 144 cópulas, la desmontó inmediatamente después de la última intromisión. En los otros casos, hubo un período de 30.70 ± 6.05 s, mediana = 11, ámbito = 1 s a 8.40 min, n = 117) entre la retracción del aedeagus y la desmonta. El atraso antes de la desmonta no estuvo asociado con el forcejeo de la hembra (Cuadro 1.4).

La expulsión de espermátóforos no estuvo asociada con el forcejeo de la hembra durante la cópula (Cuadro 1.5).

COPULAS OBSERVADAS BAJO ILUMINACION INTENSA

La luz de fibra óptica no aumentaba la temperatura, pero los abejones corrían mucho más que en las cópulas vistas con luz natural o de un fluorescente.

La duración de las cópulas y la duración promedio de las intromisiones de las cópulas fueron significativamente menores bajo condiciones de iluminación intensa (Fig. 1.11). Sin embargo, la proporción de intromisiones por cópula en que ocurrió el palanqueo (0.40 ± 0.06 bajo iluminación intensa, y 0.36 ± 0.02 con luz normal), y la proporción de intromisiones al final o luego de las cuales el macho frotó a la hembra (0.36 ± 0.11 bajo luz intensa, y 0.26 ± 0.02 con luz normal) no difirieron significativamente ($p = 0.31$ y 0.36 , respectivamente). Tampoco hubo diferencia en cuanto a la expulsión de espermátóforos (Cuadro 1.6).

VARIACION GEOGRAFICA

La variación entre dos cópulas de un macho (n = 27 pares de cópulas) fue semejante a la variación entre cópulas de diferentes machos (n = 282 pares de cópulas), para un mismo sitio. El valor absoluto de la diferencia entre el valor de cada par de cópulas fue calculado y fue

comparado entre pares de cópulas de un macho y de diferentes machos. La diferencia no fue significativa entre cópulas de un macho y de diferentes machos en: la duración de la cópula ($p = 0.40$), el número de intromisiones por cópula ($p = 0.29$), el promedio por cópula de la duración de las intromisiones ($p = 0.15$), y la proporción de intromisiones por cópula en que ocurrieron los movimientos de palanqueo ($p = 0.53$), sacar y meter el aedeagus (0.57) y frotar a la hembra ($p = 0.31$). La diferencia entre cópulas de un macho y de machos diferentes sólo fue significativamente mayor en la proporción de intromisiones por cópula en que ocurrieron los movimientos de bombeo y de mini-bombeo ($p = 0.004$ y 0.024 , respectivamente). Para el análisis de la variación geográfica del comportamiento de los machos, solamente las cópulas de parejas distintas fueron usadas.

Las frecuencias de los movimientos de palanqueo y minibombeo, la duración de la cópula, el número de intromisiones de cada cópula y el promedio por cópula de la duración de las intromisiones difirieron significativamente entre sitios (Fig. 1.12). La frecuencia de los movimientos de bombeo, de sacar y meter el aedeagus y de frotar a las hembras no difirieron significativamente entre sitios ($p = 0.09$, 0.75 y 0.18 , respectivamente).

El número de cópulas en que la hembra expulsó un espermátforo difirió significativamente entre El Calvario y los demás sitios, los cuales no difirieron entre sí (Cuadro 1.7) (San Ramón no fue incluido en el análisis, porque las cópulas de ese sitio fueron observadas antes de haber notado que la hembra a veces expulsa espermátforos). Esto puede ser otra diferencia geográfica en el comportamiento de cópula, o puede

estar asociado con la mayor duración de las cópulas de El Calvario (Fig. 14).

COMPORTAMIENTO DE COPULA DE P. bipustulata.

En total, 34 cópulas (todas con individuos diferentes) fueron vistas; seis en Saladito y 28 en La Planada (Fig. 1.1). Las cópulas constaron de 1 a 16 intromisiones (Fig. 1.3). El promedio por cópula de la duración de las intromisiones no difirió significativamente entre La Planada y Saladito (promedio = 4.71 ± 0.53 min, $n = 28$, y 5.16 ± 0.98 min, $n = 4$, respectivamente, $p = 0.63$). En total, las intromisiones duraban 4.63 ± 0.38 min (mediana = 3.5, ámbito = 0.25-22 min, $n = 119$). Durante las intromisiones el macho a veces hacía los mismos movimientos de palanqueo, bombeo, minibombeo y sacar y meter el aedeagus observados en P. tarsalis (Cuadro 1.2). El movimiento de palanqueo era sostenido por varios segundos (19.22 ± 5.07 , mediana = 15, ámbito = 3-52, $n = 9$ movimientos de 9 machos), y a veces ocurría en series (tres series tuvieron 2, 3 y 7 palanqueos, y duraron 33, 66 y 90 s). Cada bombeo duraba menos de un segundo y generalmente ocurría en series de 6.3 ± 1.1 bombeos (mediana = 6, ámbito = 3-10, $n = 8$) que duraban 21.38 ± 8.6 s (mediana = 11, ámbito = 4-73, $n = 8$ series de 8 machos). El mini-bombeo duraba menos de un segundo y generalmente ocurría en series de 41.44 ± 11.08 s (mediana = 28 s, ámbito = 10-92, $n =$ nueve series de nueve machos). El movimiento de sacar y meter el aedeagus a veces duraba menos de un segundo, pero cinco movimientos que pudieron ser medidos duraron 1.5 s ($n = 1$), 2.0 ($n = 3$) y 3.0 ($n = 1$) s.

Entre intromisiones, el macho a veces (Cuadro 1.2) frotaba a la hembra con sus patas medias en el ápice del abdomen, y no lateralmente

como en P. tarsalis.

En 11 (37%) de las 30 cópulas en que se pudo revisar, el macho desmontó menos de un segundo después de la última intromisión. En los otros casos, hubo un atraso de 2 s a 15 min (promedio = 130.30 ± 56.02 s, mediana = 60 s, n = 19 cópulas) entre la retracción del aedeagus y la desmonta. En un caso, el macho se mantuvo sobre la hembra por 90 min después de la última intromisión hasta que la pareja fue separada. En 16 (57%) de las 28 cópulas en que se pudo revisar, el macho desmontó en un momento en que la hembra forcejeaba. El atraso antes de la desmonta no estuvo asociado con el forcejeo de las hembras (Cuadro 1.4).

En 10 (36%) de 28 cópulas, la hembra expulsó al menos un espermatozoido. Nueve de esas hembras expulsaron un espermatozoido (tres luego de cópulas de una intromisión, una luego de una cópula de más de una intromisión, y cinco entre intromisiones). Sólo una hembra expulsó dos espermatozoidos (uno entre intromisiones y el otro luego de la cópula). Ocho de los 11 espermatozoidos expulsados contenían espermatozoides y tres estaban vacíos.

La expulsión de espermatozoidos no difirió significativamente entre cópulas en que la hembra forcejeaba o estaba quieta cuando el macho desmontó (Cuadro 1.8).

COMPARACION ENTRE P. tarsalis y P. bipustulata

Las cópulas de P. tarsalis tuvieron más intromisiones que las de P. bipustulata (Fig. 1.3), pero el promedio por cópula de la duración de las intromisiones fue casi tres veces mayor en P. bipustulata que en P. tarsalis (Fig. 1.13).

El número de cópulas en que los movimientos de bombeo, mini-bombeo

y sacar y meter el aedeagus ocurrieron al menos una vez difirió significativamente entre ambas especies (Cuadro 1.2).

La duración de las series de los movimientos de bombeo y de mini-bombeo fue mayor en P. bipustulata que en P. tarsalis (Fig. 1.13), pero la duración del movimiento de palanqueo (promedio = 19.2 ± 5.1 s, y 14.6 ± 1.1 s, respectivamente) y de las series de palanqueos (promedio = 63 ± 16.5 s, y 30.3 ± 3.2 s, respectivamente) no difirieron significativamente ($p = 0.55$ y 0.06 , respectivamente).

El atraso antes de la desmonta del macho ocurrió más frecuentemente en P. bipustulata que en P. tarsalis (Cuadro 1.9).

En P. bipustulata, la hembra a veces expulsaba espermátóforos después de sólo una intromisión, lo que nunca fue visto en P. tarsalis (Cuadro 1.10). Sin embargo, eso puede deberse a la mayor frecuencia de cópulas de sólo una intromisión en P. bipustulata.

DISCUSION

COMPORTAMIENTO DE COPULA DE P. tarsalis

La descripción del comportamiento de cópula de P. tarsalis presentada difiere de la de Palmer (1976) en tres aspectos: 1) Las fases descritas por Palmer no fueron vistas en este estudio, y hubo mucha más variación de lo que sugiere su descripción (las cópulas tuvieron de 1 a 20 intromisiones y en cualquiera de ellas a veces ocurrían hasta cuatro tipos de movimientos de bombeo del cuerpo y aedeagus del macho). Palmer no menciona ningún tipo de movimiento de bombeo del macho. 2) Palmer menciona que, en la fase III (segunda intromisión o intromisiones posteriores), el macho se sacude y mueve mucho, hay una penetración más profunda del aedeagus y el macho a veces pierde el agarre de sus

mandíbulas. Parece que esa descripción corresponde con el movimiento de palanqueo, pero dos de los otros movimientos también involucran una "penetración profunda" del aedeagus. Además, el palanqueo a veces ocurría desde la primera intromisión, y a veces no ocurría del todo. 3) Palmer tampoco menciona la expulsión de espermatozoides por la hembra.

Se ha propuesto (Pearson 1988) que en abejones tigre, el período que el macho pasa montado sobre la hembra sin intromisión es una asociación posterior a la inseminación (Alcock 1994) para evitar que la hembra copule de nuevo. Por ejemplo, en el abejón tigre Cicindela marutha, el macho pasa el 98% de la duración de la cópula sin intromisión, luego de la inseminación (Kraus y Lederhouse 1983). Sin embargo, en P. tarsalis, los períodos que el macho a veces pasa montado sobre la hembra sin intromisión probablemente no siempre son una asociación posterior a la inseminación. Luego de un período sin intromisión, a veces había otras intromisiones, lo que no ocurre en C. marutha (Kraus y Lederhouse 1983), la transferencia de espermatozoides ocurre con poca frecuencia en la primera intromisión de una cópula (Rodríguez 1996), y el movimiento de palanqueo del macho, que está asociado a la transferencia de espermatozoides, ocurre en promedio en el 36% de las intromisiones de las cópulas. La duración del atraso que a veces ocurre entre la última intromisión y la desmonta del macho (en promedio 30 s) fue pequeña en comparación con la duración de la cópula (en promedio 13 min). Además, muchos de los machos de P. tarsalis desmontaron a las hembras inmediatamente después de la última intromisión de la cópula (27% de 144 cópulas), y las hembras de P. tarsalis fueron vistas ovipositando en el campo con frecuencia, pero nunca con un macho

montado (R. L. Rodríguez obs. pers.). Una oviposición de P. bipustulata también fue vista sin ningún macho en la vecindad (W. G. Eberhard obs. pers.). Palmer (1976) vio a algunos machos iniciar cópulas con hembras que estaban ovipositando, pero no menciona hembras que ovipositaran con machos agarrados a ellas. En resumen, los machos de P. tarsalis aparentemente no intentan cuidar a las hembras de otros machos, a pesar de que la falta de asociación entre el forcejeo de la hembra y el atraso antes de la desmonta sugiere que los machos están en control de cuándo termina la cópula.

CORTEJO COPULATORIO DE LOS MACHOS DE P. tarsalis Y P. bipustulata

El movimiento de los machos de frotar a las hembras en ambas especies de Pseudoxychila calza con los criterios para ser considerado cortejo según Eberhard (1994). Este movimiento era:

- 1) estereotipado y repetido en una misma cópula y entre cópulas.
- 2) apropiado para estimular a las hembras. Por ejemplo, los palpos maxilares del macho de P. tarsalis vibraban levemente y en ocasiones tocaban el protórax de las hembras. Ese movimiento fue considerado incidental y no "diseñado" para estimular a las hembras. Otro movimiento que fue considerado incidental fue la vibración leve que a veces ocurría en los tarsos de ambos sexos en P. tarsalis, y que no contactaba ninguna parte del cuerpo de los abejones. Finalmente, el labro de los machos frotaba el pronoto de las hembras cuando hacían el movimiento de bombeo. Esa frotada podría ser detectada por la hembra, pero fue considerada incidental del movimiento del cuerpo y genitales del macho.
- 3) mecánicamente irrelevante en cuanto a los problemas de los machos de mantenerse agarrados a las hembras. El movimiento de frotar a las hembras

con las patas medias nunca fue visto cuando las hembras forcejeaban o caminaban rápidamente. Al contrario, cuando las hembras pataleaban mucho los machos usaban sus patas anteriores para agarrarse a ellas; y cuando ellas caminaban los machos se dejaban llevar o las estorbaban con sus patas anteriores.

La función del movimiento de frotar a las hembras es desconocida, pero ocurre en asociación con el movimiento de palanqueo y la transferencia de espermatozoides en *P. tarsalis* (Rodríguez 1996). La diferencia entre especies del mismo género calza con otros casos de divergencia en el cortejo copulatorio.

El movimiento de palanqueo está asociado con la transferencia de espermatozoides a la hembra (Rodríguez 1996). Sin embargo, el movimiento de mini-bombeo, que también presentó divergencia intra-específica, aparentemente no funciona directamente en la transferencia de espermatozoides (Rodríguez 1996), de modo que cumple con los criterios para ser considerado cortejo copulatorio.

La iluminación intensa afectó de forma negativa la duración de la cópula y de las intromisiones. Sin embargo, no parece haber afectado el cortejo copulatorio del macho, ni la expulsión de espermatozoides por la hembra. En *P. tarsalis*, las intromisiones en las cuales el macho transfiere a la hembra un espermatozoides tuvieron una mayor duración que otras intromisiones (Rodríguez 1996), y las intromisiones y las cópulas en que el macho hizo el movimiento de palanqueo (asociado con la transferencia de espermatozoides) también tuvieron una duración mayor. Esto sugiere que la iluminación intensa podría haber tenido un efecto negativo sobre la transferencia de espermatozoides.

VARIACION INTRA E INTER-ESPECIFICA

Hubo variación geográfica significativa en P. tarsalis en la frecuencia de los movimientos de palanqueo y minibombeo, la duración de las cópulas, el número y la duración de las intromisiones de las cópulas, y la frecuencia con que las hembras expulsaban espermatozoides. P. tarsalis tiene una distribución altitudinal de entre 600 y 2000 m.s.n.m. en Costa Rica (Palmer 1991), y los sitios de recolecta están a lo largo de montañas que aparentemente no ofrecen barreras físicas con respecto a la posible dispersión de los abejones (Fig. 1.1). Sin embargo, el tamaño efectivo de una subpoblación puede ser menor que el tamaño total de una población continua, si la capacidad de dispersión de los individuos no es alta (Kawata 1995), y puede haber divergencia dentro de poblaciones continuas (Lande 1982; Wu 1985). El vuelo de estos abejones es lento y pesado (Palmer 1976; R. L. Rodríguez obs. pers.) y es posible que sean poco vágiles. Sin embargo, el vuelo lento no asegura la ausencia de flujo genético entre sitios, pues los abejones podrían ser dispersados por vientos fuertes. Por otro lado, la abundancia del tipo de hábitat perturbado en que viven los abejones, como caminos sin pavimentar, potreros y otros sitios con paredones de barro (Palmer 1976, 1982) es reciente, y los sitios en que los abejones fueron recolectos probablemente estaban mucho más aislados o eran inhabitables hace relativamente poco tiempo.

Las diferencias entre P. tarsalis y P. bipustulata fueron mayores que la variación intra-específica de P. tarsalis. Hubo divergencia entre P. tarsalis y P. bipustulata en la duración de las intromisiones, el número de intromisiones de las cópulas, los movimientos de bombeo, mini-

bombeo y de frotar a la hembra, la frecuencia de los movimientos de bombeo, mini-bombeo y de sacar y meter el aedeagus, la frecuencia del atraso antes de la desmonta, y la intromisión luego de la cual la hembra expulsa un espermátforo.

La divergencia geográfica en *P. tarsalis* y las diferencias entre *P. tarsalis* y *P. bipustulata* pueden ser explicadas por la hipótesis de que el cortejo copulatorio evoluciona bajo selección sexual por elección críptica de la hembra (Eberhard 1991, 1994, 1996). Otra hipótesis que predice especificidad en el cortejo copulatorio es la del reconocimiento de especies, que propone que los caracteres que divergen entre especies tienen la función de permitir a los sexos aparearse con individuos de la especie correcta (Andersson 1994). En este caso, el cortejo copulatorio del macho daría información a la hembra sobre la identidad específica del macho. Sin embargo, la hipótesis del reconocimiento de especies no predice la existencia de diferencias intra-específicas como las observadas en *P. tarsalis*. Su predicción de la existencia de diferencias inter-específicas no sería aplicable al caso de estas dos especies de abejones, pues el ámbito de ambas especies no se traslapa en el presente, y probablemente era más restringido en el pasado reciente. La hipótesis del reconocimiento de especies predice que el macho debería hacer cortejo precopulatorio, y que, durante la cópula, el cortejo del macho debería estar concentrado al principio. Ambas predicciones no se cumplen: el macho no hace ningún tipo de cortejo precopulatorio, y en el 26-79% de las intromisiones de las cópulas hubo movimientos del macho (Cuadro 2), aparte del movimiento de palanqueo asociado con la transferencia de espermátforos (Rodríguez 1996).

REFERENCIAS

- Alcock, J. 1994. Postinsemination associations between males and females in insects: the mate-guarding hypothesis. *Annual Review of Entomology* 39:1-21.
- Alexander, R. D. 1959. The courtship and copulation of Pasimachus punctulatus Haldemann (Coleoptera: Carabidae). *Annals of the Entomological Society of America* 52(4):485.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton.
- Cowan, D. P. 1986. Sexual behavior of eumenid wasps (Hymenoptera: Eumenidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 88(3):531-541.
- Eberhard, W. G. 1991. Copulatory courtship and cryptic female choice. *Biological Reviews* 66:1-31.
- Eberhard, W. G. 1992. Copulatory courtship and notes on the natural history of Ochtera occidentalis Clausen (Diptera: Ephydriidae). *Pan-Pacific Entomologist* 68:261-267.
- Eberhard, W. G. 1993a. Copulatory courtship and genital mechanics of three species of Macroductylus (Coleoptera Scarabaeidae Melolonthinae). *Ethology, Ecology and Evolution* 5:19-63.
- Eberhard, W. G. 1993b. Copulatory courtship and morphology of genitalic coupling in seven Phyllophaga species (Coleoptera: Melolonthinae). *Journal of Natural History* 27:683-717.
- Eberhard, W. G. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution* 48(3):711-733.
- Eberhard, W. G. 1996. *Female control: Sexual selection and cryptic female choice*. Princeton.
- Eberhard, W. G. & S. J. Kariko. The "inside and outside" of copulation behaviour in Macrohaltica beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). En prep.
- Fernández, F.; G. Amat & D. L. Pearson. 1993. Los Escarabajos-tigre (Coleoptera: Cicindelidae) de Colombia I. Introducción y Clave para Géneros. *Boletín del Museo Entomológico de la Universidad del Valle* 1:29-40.
- Huber, B. A. 1993. Genital mechanics and sexual selection in the spider Nesticus cellulanus (Araneae: Nesticidae). *Canadian Journal of Zoology* 71:2437-2447.

- Hunter, M. S.; M. F. Antolin & M. Rose. 1996. Courtship behavior, reproductive relationships, and allozyme patterns of three North American populations of Eretmocerus nr. californicus (Hymenoptera: Aphelinidae) parasitizing the whitefly Bemisia sp., tabaci complex (Homoptera: Aleyrodidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 98(1):126-137.
- Kawata, M. 1995. Effective population size in a continuously distributed population. *Evolution* 49(6):1046-1054.
- Kraus, B. & R. C. Lederhouse. 1983. Contact guarding during courtship in the tiger beetle Cicindela marutha Dow (Coleoptera: Cicindelidae). *The American Midland Naturalist* 110(1):208-211.
- Lachmann, A. 1994. Struktur und Evolution der Fortpflanzungsorgane und Fortpflanzungssysteme von fünf Coproica - Arten (Diptera, Sphaeroceridae). Disertación doctoral, Universidad de Berlín.
- Lande, R. 1982. Rapid origin of sexual isolation and character divergence in a cline. *Evolution* 36(2):213-223.
- Palmer, M. K. 1976. Natural history and behavior of Pseudoxychila tarsalis Bates. *Cicindela* 8:61-92.
- Palmer, M. K. 1982. Biology and behavior of two species of Anthrax (Diptera: Bombyliidae), parasitoids of the larvae of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). *Annals of the Entomological Society of America* 75(1):61-70.
- Palmer, M. K. 1991. Pseudoxychila tarsalis (Abejón tigre, Tiger Beetle). p. 779-780. *En* D. H. Janzen (ed.). *Historia Natural de Costa Rica*. Universidad de Costa Rica.
- Pearson, D. L. 1988. Biology of tiger beetles. *Annual Review of Entomology* 33:123-147.
- Rodríguez, R. L. 1996. Biología sexual de dos abejones (Coleoptera: Cicindelidae) y tres chiches (Heteroptera: Lygaeidae). Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica.
- Rodríguez S., R. L. & W. G. Eberhard. 1994. Courtship before and during copulation in two species of Xyonysius bugs (Hemiptera, Lygaeidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 67(1):37-45.
- Simpson, K. W. 1975. Biology and immature stages of three species of nearctic Ochtera (Diptera: Ephydriidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 77:129-155.
- Thornhill, R. 1983. Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly Harpobittacus nigriceps. *The American Naturalist* 122:765-788.

- Wcislo, W. T. & S. L. Buchmann. 1995. Mating behaviour in the bees, Dieunomia heteropoda and Nomia tetrazonata, with a review of courtship in Nomiinae (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of Natural History* 29:1015-1027.
- Wcislo, W. T.; R. L. Minkley & H. S. Spangler. 1992. Precopulatory courtship behavior in a solitary sweat bee Nomia triangulifera (Hymenoptera: Halictidae). *Apidologie* 23:431-442.
- Wu, C.-I. 1985. A stochastic simulation study on speciation by sexual selection. *Evolution* 39(1):66-82.

Cuadro 1.1. En *P. tarsalis*, el número de cópulas en que hubo un atraso entre el agarre del macho a la hembra y la introducción del aedeagus fue significativamente diferente entre cópulas en que la hembra forcejó al inicio de la cópula o no.

	Cópulas en que la hembra forcejó al inicio	Cópulas en que la hembra no forcejó al inicio
Hubo atraso	26	23
No hubo atraso	18	82

$\chi^2 = 19.43, p \ll 0.005.$

Cuadro 1.2. Frecuencia de los movimientos de cópula del macho en *P. tarsalis* y de *P. bipustulata*. El número de cópulas en que ocurrieron los movimientos de bombeo, mini-bombeo y de sacar y meter el aedeagus difirió significativamente entre ambas especies.

Movimiento	cópulas en que el movimiento ocurrió al menos una vez			proporción de intromisiones por cópula en que ocurrió el movimiento	
	<i>bipustulata</i> N = 34	<i>tarsalis</i> N = 153		<i>tarsalis</i> promedio \pm ES	Mediana
Palanqueo	91% (31 de 34)	83% (125 de 152)	$\chi^2 = 1.64$ $p > 0.1$	0.36 \pm 0.022	0.33
Bombeo	41% (14 de 34)	91% (138 de 152)	$\chi^2 = 45.73$ $p \ll 0.005$	0.74 \pm 0.026	0.86
Minibombeo	76% (25 de 33)	93% (141 de 152)	$\chi^2 = 8.50$ $p < 0.05$	0.79 \pm 0.025	1.00
Sacar y meter el aedeagus	50% (17 de 34)	77% (117 de 152)	$\chi^2 = 10.03$ $p < 0.05$	0.40 \pm 0.025	0.33
Frotar a la hembra	34% (11 de 32)	53% (81 de 152)	$\chi^2 = 3.78$ $p > 0.05$	0.26 \pm 0.024	0.19

Cuadro 1.3. En *P. tarsalis*, el número de cópulas en que el macho frotó a la hembra fue significativamente diferente entre cópulas en que el macho hizo el movimiento de palanqueo o no.

	cópulas en que frotó	cópulas en que no frotó
cópulas en que hizo el palanqueo	74	52
cópulas en que no hizo el palanqueo	5	21

$$\chi^2 = 13.47, p \ll 0.005$$

Cuadro 1.4. El atraso antes de la desmonta del macho no fue significativamente diferente entre cópulas en que la hembra forcejeó al final de la cópula o no, en *P. tarsalis* y *P. bipustulata*.

	<i>P. tarsalis</i>		<i>P. bipustulata</i>	
	Cópulas en que hubo atraso	Cópulas en que no hubo atraso	Cópulas en que hubo atraso	Cópulas en que no hubo atraso
Cópulas en que la hembra forcejeaba cuando el macho desmontó	10	42	10	6
Cópulas en que la hembra no forcejeaba cuando el macho desmontó	14	75	6	6

$$\chi^2 = 0.29, p > 0.1$$

$$\chi^2 = 0.44, p > 0.10$$

Cuadro 1.5. En *P. tarsalis*, el número de cópulas en que la hembra expulsó un espermatozoido no difirió significativamente entre cópulas en que la hembra no forcejeó, forcejeó poco, o forcejeó durante toda la cópula.

	Cópulas en que la hembra no forcejeó	Cópulas en que la hembra forcejeó poco	Cópulas en que la hembra forcejeó toda la cópula
Cópulas en que la hembra expulsó	24	15	8
Cópulas en que la hembra no expulsó	40	26	23

$$\chi^2 = 1.37, p > 0.1$$

Cuadro 1.6. En *P. tarsalis*, el número de cópulas en que la hembra expulsó espermatozoidos no difirió significativamente entre cópulas observadas bajo iluminación intensa o luz normal.

	cópulas vistas con iluminación intensa	cópulas vistas con luz normal
cópulas en que la hembra expulsó	5	47
cópulas en que la hembra no expulsó	7	89

$$\chi^2 = 0.24, p > 0.1$$

Cuadro 1.7. Variación geográfica en la expulsión de espermatozoides por la hembra en, *P. tarsalis*. El número de cópulas en que la hembra expulsó o no espermatozoides no fue significativamente entre Monteverde, Moravia, Las Alturas de Cotón (Costa Rica) y Fortuna (Panamá) ($G = 1.63$, $p > 0.1$, calculado sumando 1 a las casillas), pero fue mayor en El Calvario (Panamá) que en los otros sitios ($\chi^2 = 36.73$, $p \ll 0.005$).

Sitio	Cópulas en que la hembra expulsó	Cópulas en que la hembra no expulsó
Costa Rica:		
Monteverde	2	7
Moravia	3	24
Las Alturas	0	11
Panamá:		
Fortuna	1	8
El Calvario	22	7

Cuadro 1.8. En *P. bipustulata*, el número cópulas en que la hembra expulsó espermatozoides no difirió significativamente entre cópulas en que la hembra forcejeaba o no cuando el macho desmontó.

	Cópulas en que la hembra forcejeaba cuando el macho desmontó	Cópulas en que la hembra no forcejeaba cuando el macho desmontó
Cópulas en que la hembra expulsó	8	2
Cópulas en que la hembra no expulsó	8	10

$G = 3.52$, $p > 0.05$

Cuadro 1.9. El número de cópulas en que hubo un atraso antes de la desmonta del macho fue mayor en *P. tarsalis* y *P. bipustulata*.

	<i>P. tarsalis</i>	<i>P. bipustulata</i>
Cópulas en que hubo atraso	117	19
Cópulas en que no hubo atraso	27	11
$\chi^2 = 4.67, p < 0.05$		

Cuadro 1.10. El número cópulas de una intromisión y de primeras intromisiones luego de las cuales la hembra expulsó espermatozoides fue mayor en *P. bipustulata* que en *P. tarsalis*. El número de cópulas de una intromisión en que la hembra expulsó o no espermatozoides no fue significativamente diferente entre ambas especies.

Cópulas en que la hembra expulsó espermatozoides		Cópulas de sólo una intromisión	
<i>tarsalis bipustulata</i>		<i>tarsalis bipustulata</i>	
Cópulas en que la hembra expulsó luego de la primera o única intromisión	0 5	Cópulas en que la hembra expulsó	0 3
Cópulas en que la hembra no expulsó luego de la primera o única intromisión	47 6	Cópulas en que la hembra no expulsó	15 9
$G = 13.16, p << 0.05$ (calculado sumando 1 a las casillas).		$G = 3.02, p > 0.05$	

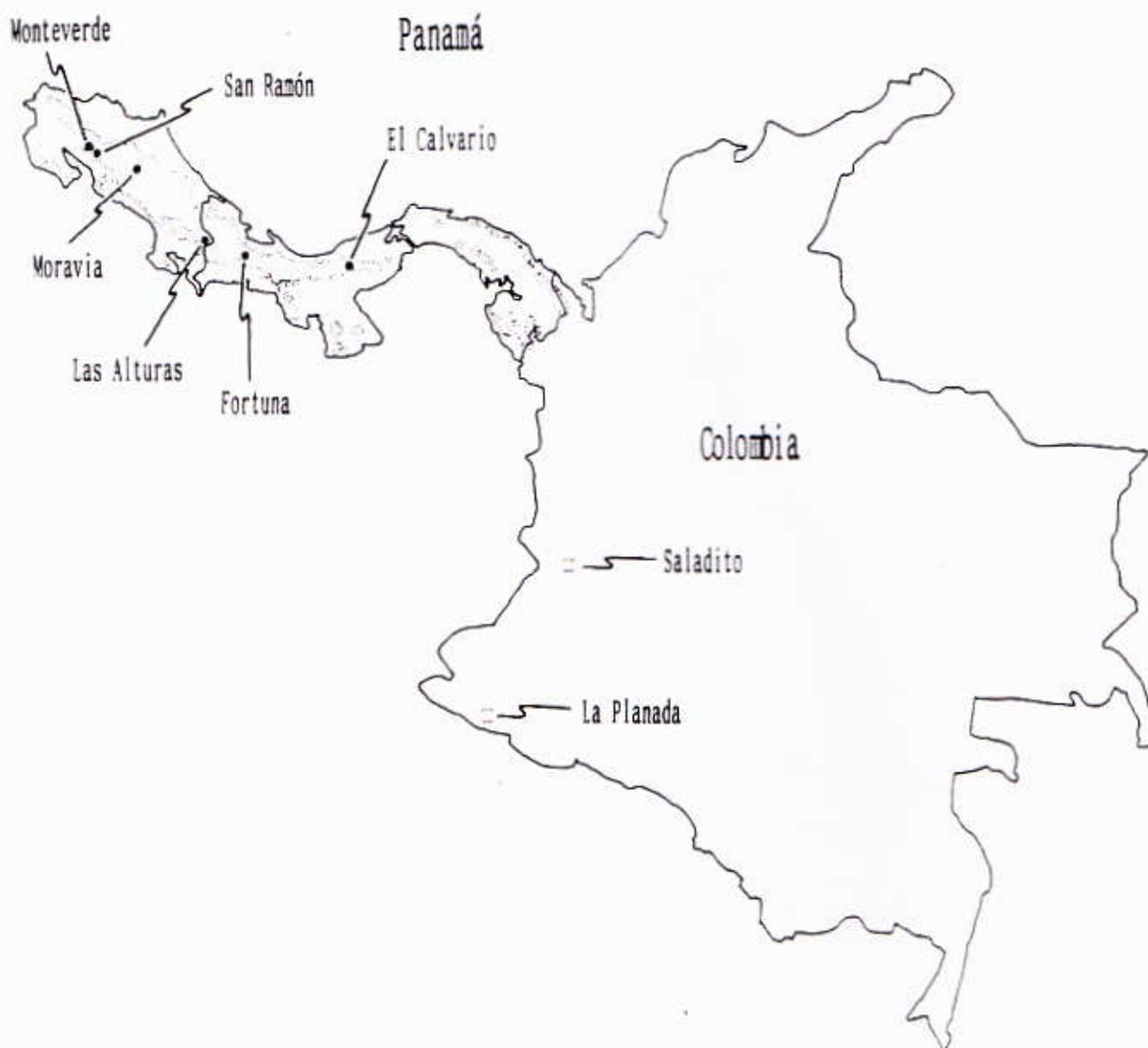
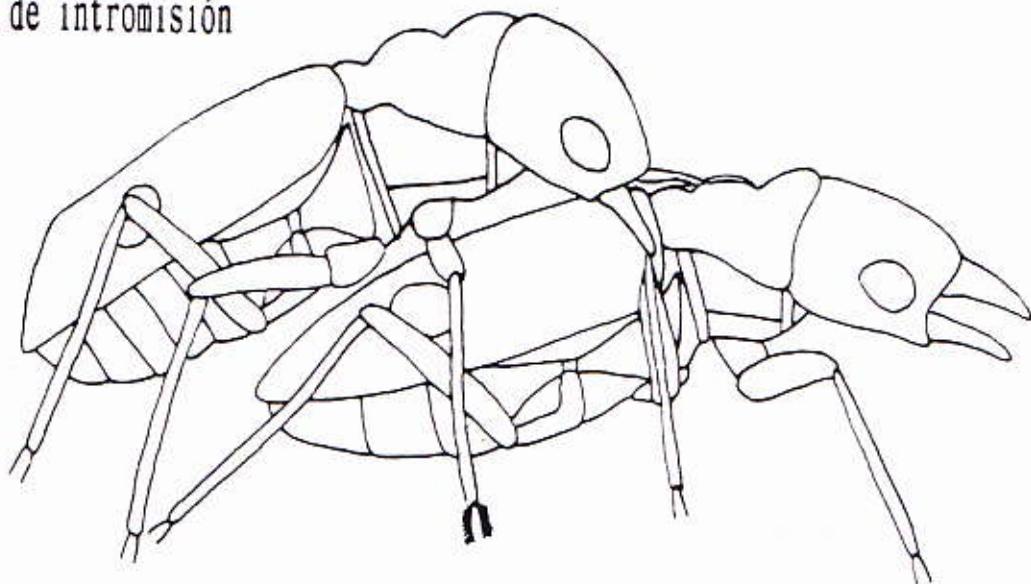


Fig. 1.1. Sitios de recolecta de *P. tarsalis* (●) y *P. bipustulata* (□). En Costa Rica: Monteverde (1400-1600 m.s.n.m.), San Ramón (Reserva Alberto Brenes, 850 m.s.n.m.), Moravia (1500-1600 m.s.n.m.), y Las Alturas de Cotón (1500-1600 m.s.n.m.). En Panamá: Fortuna (1100 m.s.n.m) y El Calvario de El Copé (división continental, 850 m.s.n.m.). En Colombia: Saladito (aprox. 1600 m.s.n.m.) y La Planada (aprox. 1800 m.s.n.m.). Probablemente no hay barreras físicas entre los sitios de recolecta de *P. tarsalis* en cuanto a la posible dispersión de los abejones; la línea punteada marca una altitud de 600 m.

a) Fuera de intromisión



b) En intromisión

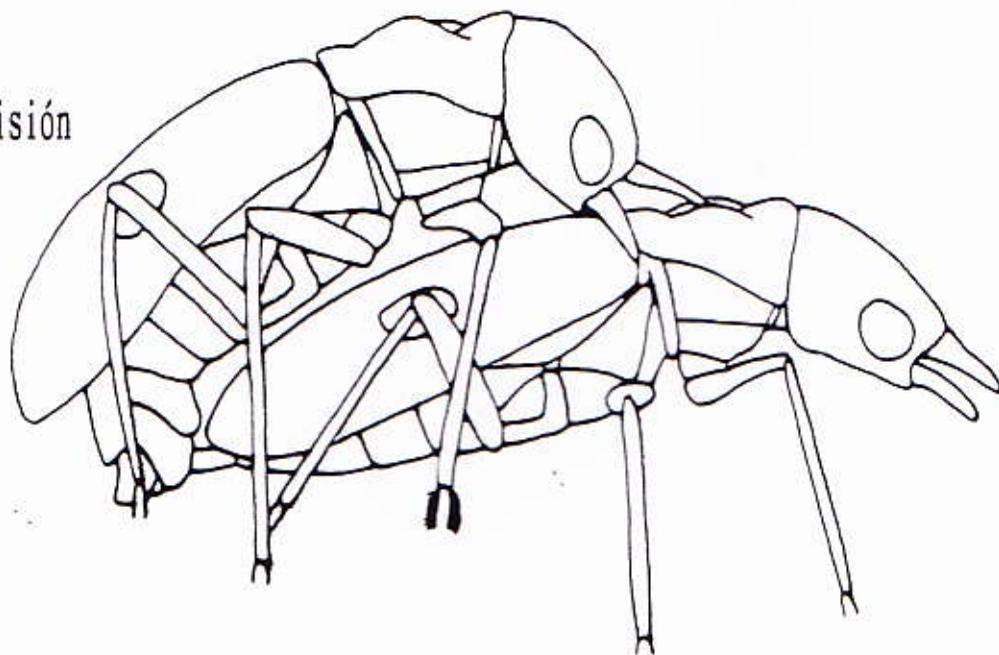


Fig. 1.2. Posiciones de cópula de *P. tarsalis*. En la pareja dibujada, las mandíbulas del macho en la posición fuera de intromisión (a) estaban más atrás que en la posición en intromisión (b). Sin embargo, en siete de ocho cópulas en que se pudo revisar, las mandíbulas estuvieron en la misma posición toda la cópula, desde el inicio. Los dibujos fueron calcados de fotografías.

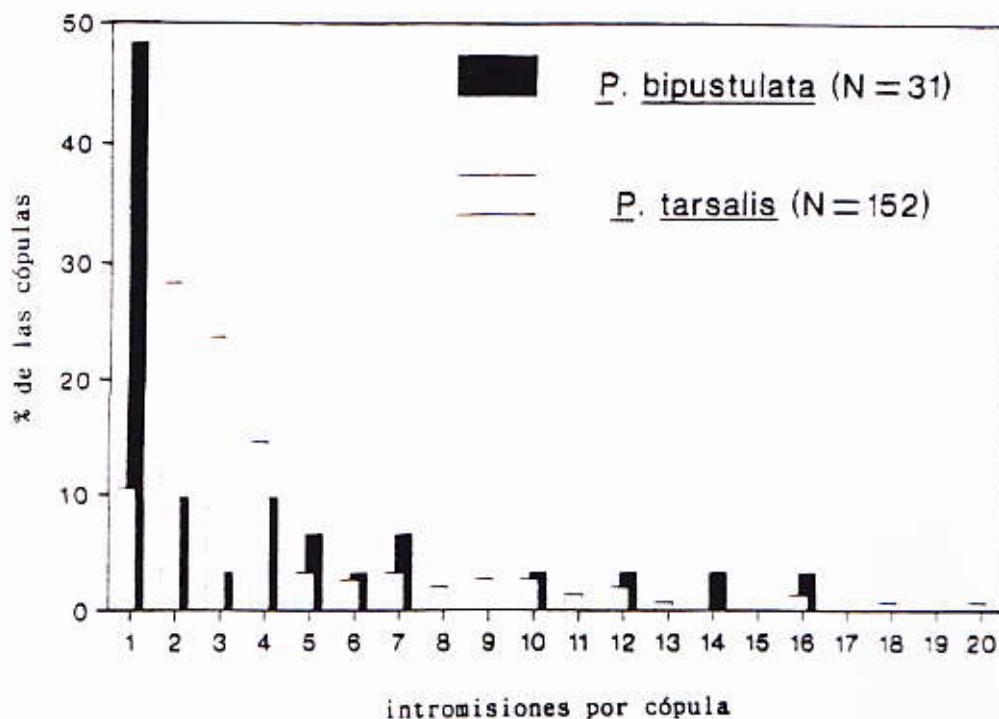


Fig. 1.3. Número de intrusiones por cópula en *P. tarsalis* y *P. bipustulata*. El número de intrusiones por cópula, agrupado en categorías de una, dos, tres, cuatro, cinco y seis o más intrusiones, fue significativamente diferente entre ambas especies ($G = 29.56$, $p < 0.005$).

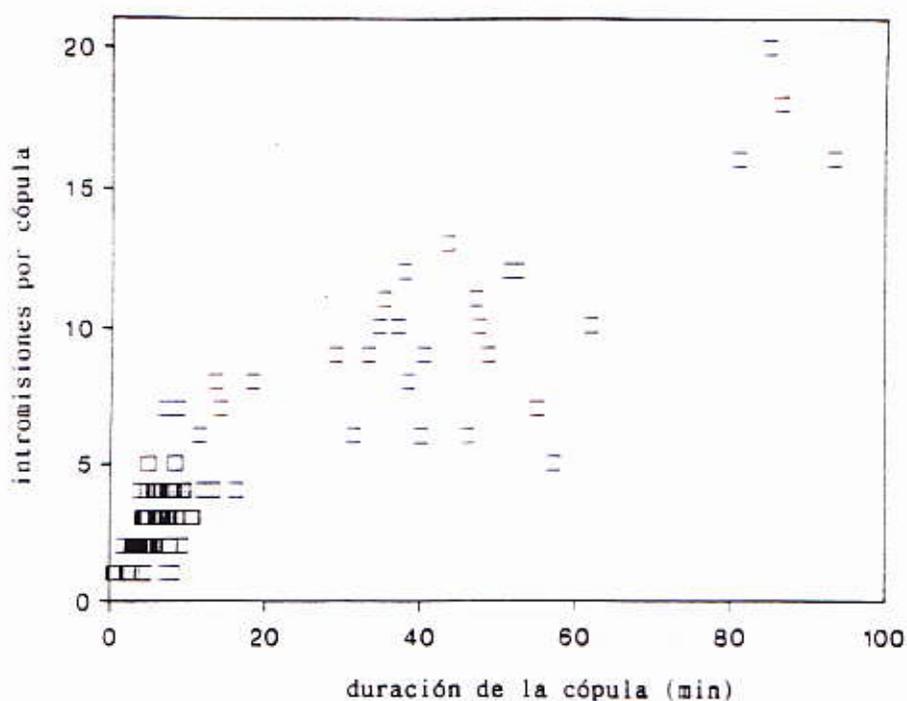


Fig. 1.4. El número de intrusiones por cópula y la duración de la cópula estuvieron asociados en *P. tarsalis* ($r_s = 0.84$, $p \ll 0.005$, $n = 152$). La asociación es no-linear. Una transformación a logaritmo cambió el coeficiente de regresión (r) de 0.90 a 0.87, y cambió el error estándar de la estimación de 1.49 a 0.15.

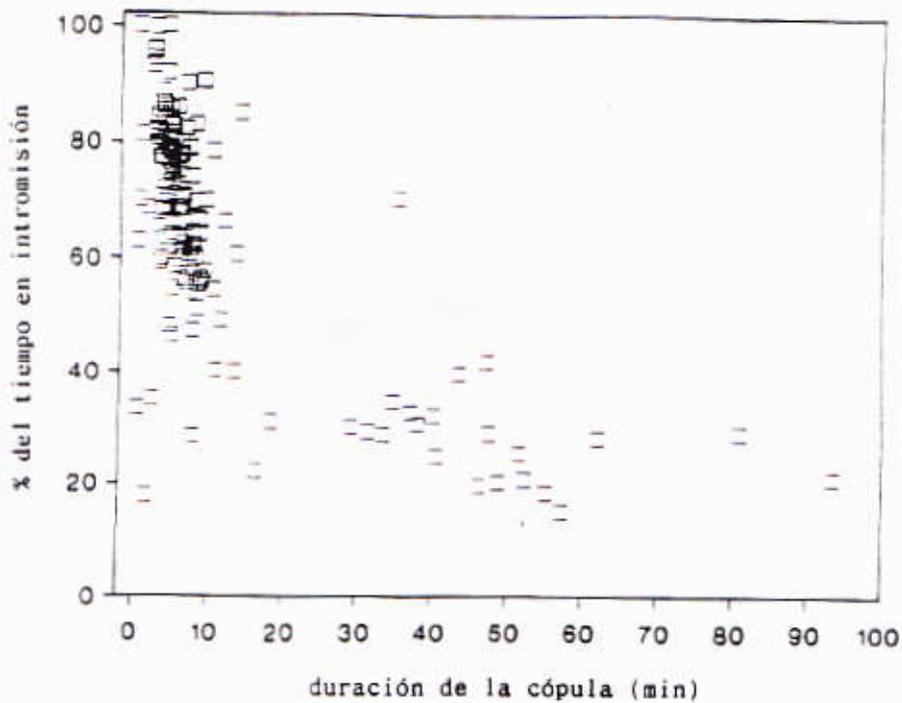


Fig. 1.5. El porcentaje del tiempo que el macho pasa en intromisión y la duración de la cópula estuvieron asociados de forma inversa ($r_s = -0.62$, $p \ll 0.005$, $n = 146$). La asociación es no-linear: una transformación a logaritmo cambió el coeficiente de regresión (r) de 0.71 a 0.66, y cambió el error estándar de la estimación de 14.82 a 0.14.

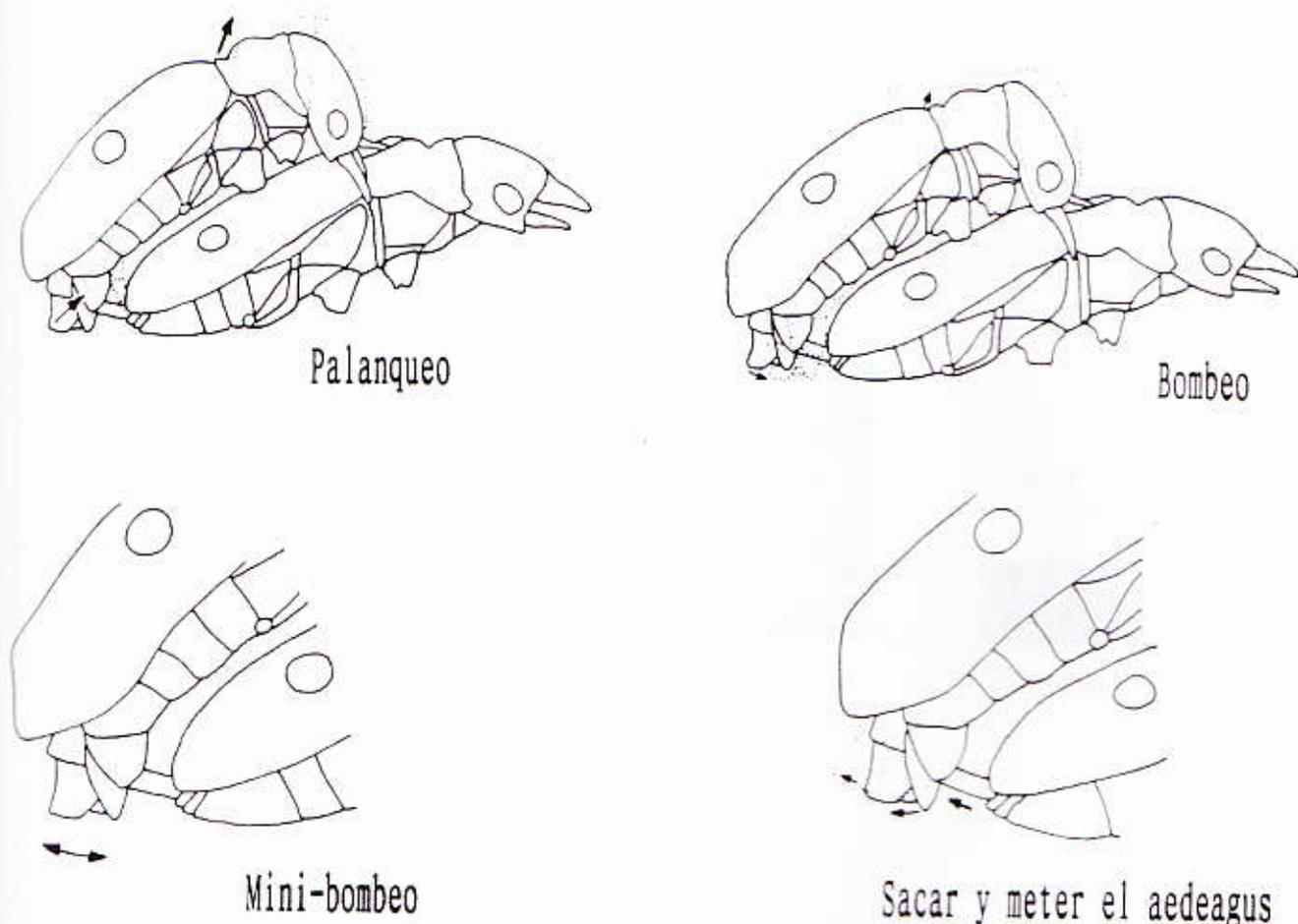


Fig. 1.6. Movimientos de bombeo del cuerpo y aedeagus que el macho de *P. tarsalis* hace durante las intromisiones de las cópulas. Las líneas punteadas indican la posición final de los movimientos y las flechas indican la dirección de los movimientos. Los dibujos fueron calcados de imágenes de video.

Palanqueo. El aedeagus es introducido totalmente, el cuerpo del macho se mueve hacia adelante y arriba, sus mandíbulas mantienen el agarre con el tórax de la hembra, y el abdomen de la hembra es movido hacia arriba. Tiempo transcurrido entre posiciones: 0.2 s.

Bombeo. El aedeagus es introducido totalmente, las mandíbulas del macho mantienen el agarre con el tórax de la hembra y su cabeza y cuerpo se mueven hacia adelante. Tiempo transcurrido entre posiciones: 0.2 s.

Mini-bombeo. El ápice del abdomen del macho se mueve levemente hacia adelante y atrás, el cuerpo permanece quieto y no se nota que el aedeagus sea movido. Las líneas punteadas indican el ámbito aproximado del movimiento y no fueron copiadas de videos.

Sacar y meter el aedeagus. Las líneas punteadas muestran la posición en que el aedeagus ha sido retraído hasta casi salir de la hembra. Tiempo transcurrido entre posiciones: 0.3 s.

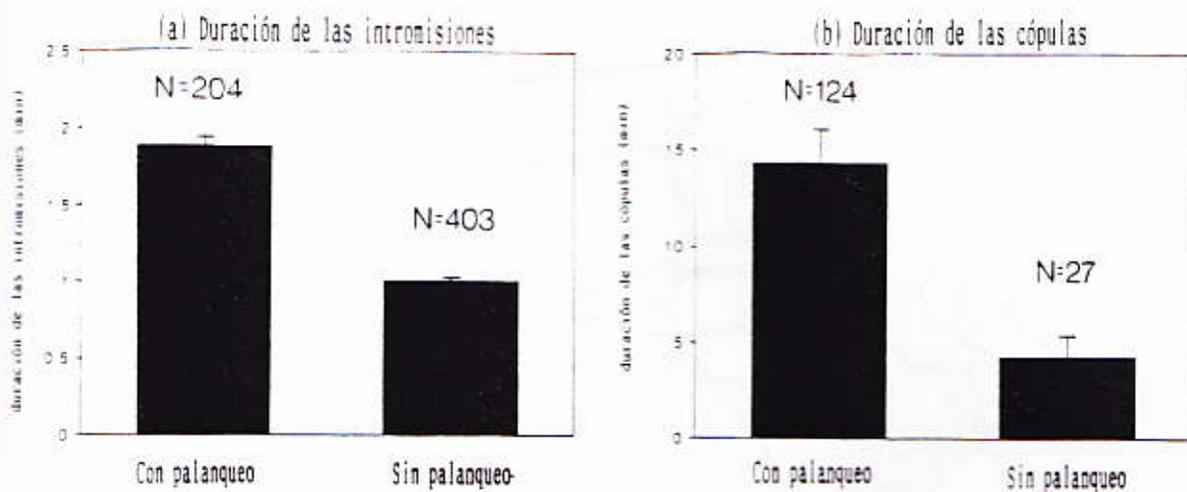


Fig. 1.7. En *P. tarsalis*, las intrusiones (a) en que el macho hizo el movimiento de palanqueo tuvieron una duración significativamente mayor que las intrusiones en que no hubo ese movimiento (U de Mann-Whitney, $p < 0.0001$). Las cópulas (b) en que el macho hizo el movimiento de palanqueo también tuvieron una duración significativamente mayor que las cópulas en que no hubo ese movimiento (U de Mann-Whitney, $p < 0.0001$).

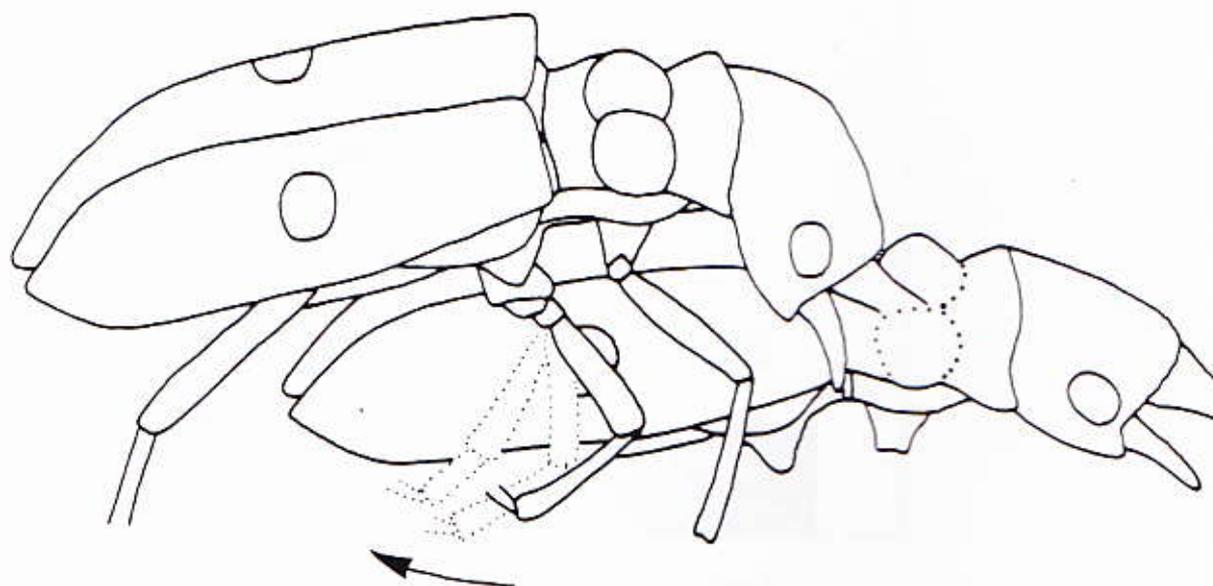


Fig. 1.8. Movimiento del macho de *P. tarsalis* de frotar a la hembra con sus patas medias. Las líneas punteadas indican el movimiento de la pata media derecha del macho. La flecha indica la dirección del movimiento. El tiempo transcurrido entre las posiciones inicial y final fue de 0.06 s. El dibujo fue calcado de imágenes de video.

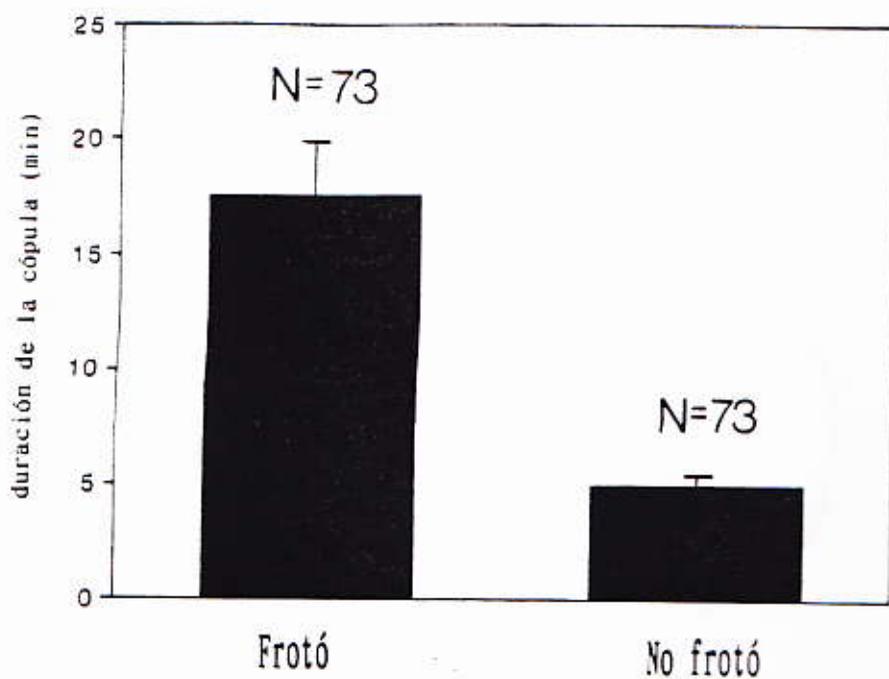


Fig. 1.9. En *P. tarsalis*, las cópulas en que el macho frotó a la hembra al menos una vez tuvieron una duración significativamente mayor que las cópulas en que el macho no frotó a la hembra (U de Mann-Whitney, $p < 0.0001$).

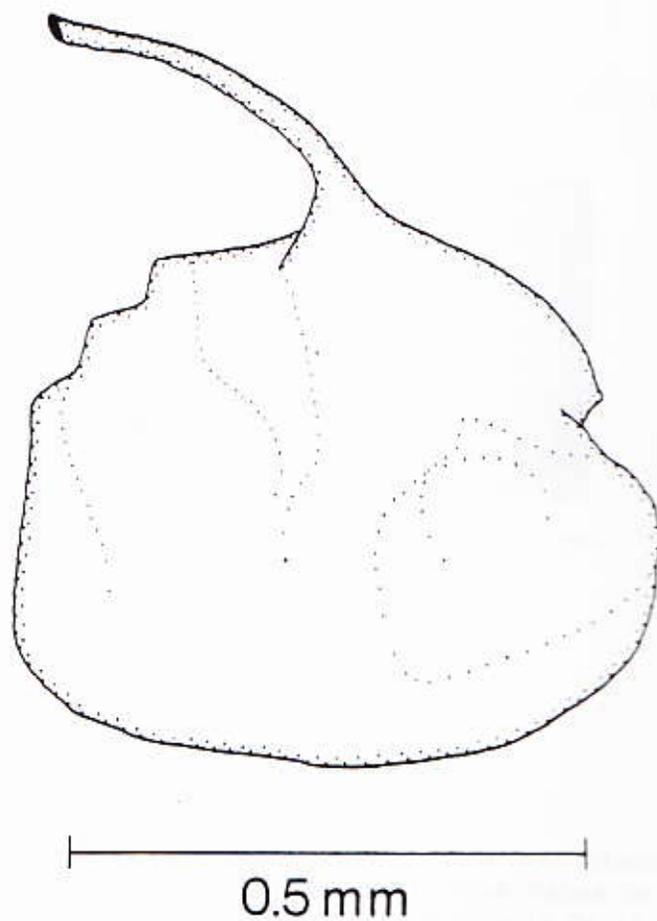


Fig. 1.10. Un espermátóforo expulsado por una hembra de *P. tarsalis*.

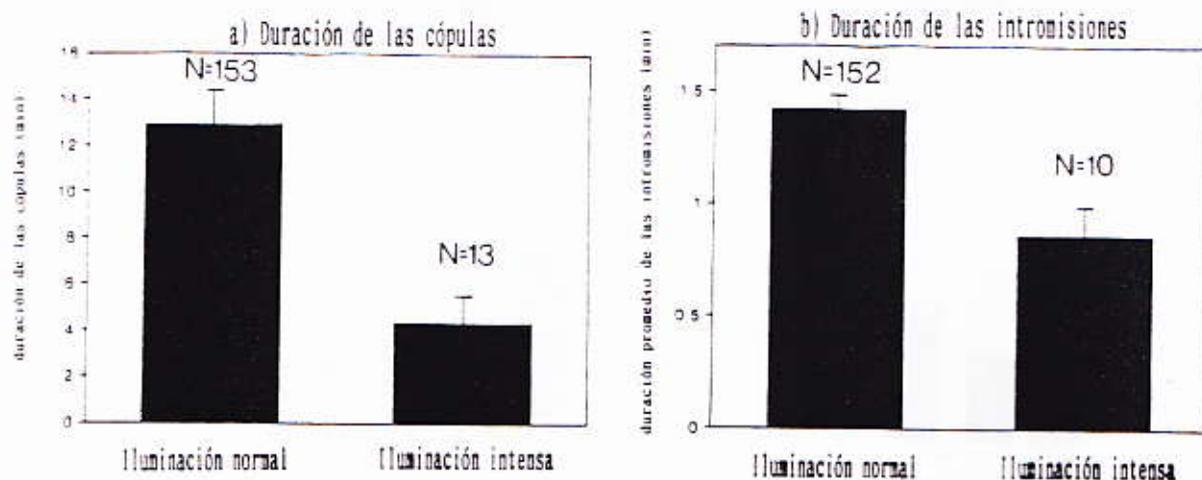


Fig. 1.11. Las cópulas observadas bajo iluminación intensa tuvieron una duración (a) significativamente menor que las observadas bajo luz normal (U de Mann-Whitney, $p = 0.0007$). El promedio por cópula de la duración de las intromisiones (b) también fue significativamente menor en cópulas observadas bajo iluminación intensa que las observadas bajo luz normal (U de Mann-Whitney, $p = 0.0013$).

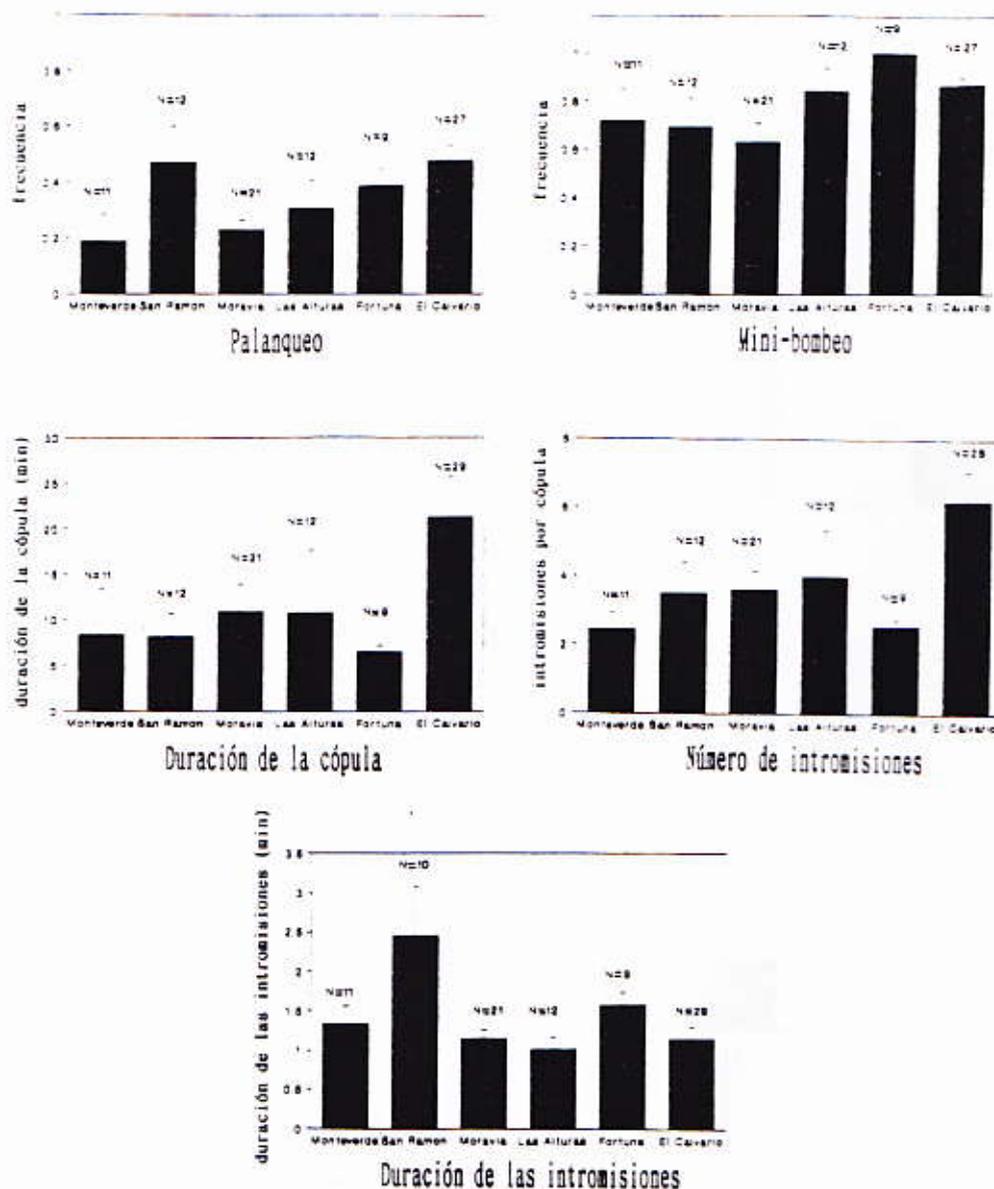


Fig. 1.12. Variación geográfica en el comportamiento de cópula del macho en *P. tarsalis*. El orden de los sitios de izquierda a derecha va de noroeste a sureste.

PALANQUEO. La frecuencia del palanqueo fue medida como la proporción de intrusiones de la cópula en que ocurrió. $p = 0.017$. La prueba de Tukey no identificó grupos distintos.

MINI-BOMBEO. La frecuencia del mini-bombeo fue medida como la proporción de las intrusiones de la cópula en que ocurrió. $p = 0.016$. Solamente Moravia y Fortuna difieren entre sí (prueba de Tukey).

DURACION DE LA COPULA. $p = 0.0016$. La prueba de Tukey no identificó grupos distintos.

NUMERO DE INTROMISIONES POR COPULA. $p = 0.012$. Solamente Monteverde y El Calvario difieren entre sí (prueba de Tukey).

DURACION DE LAS INTROMISIONES (promedio por cópula de la duración de las intrusiones). $p = 0.05$. San Ramón difiere de los demás sitios (prueba de Tukey).

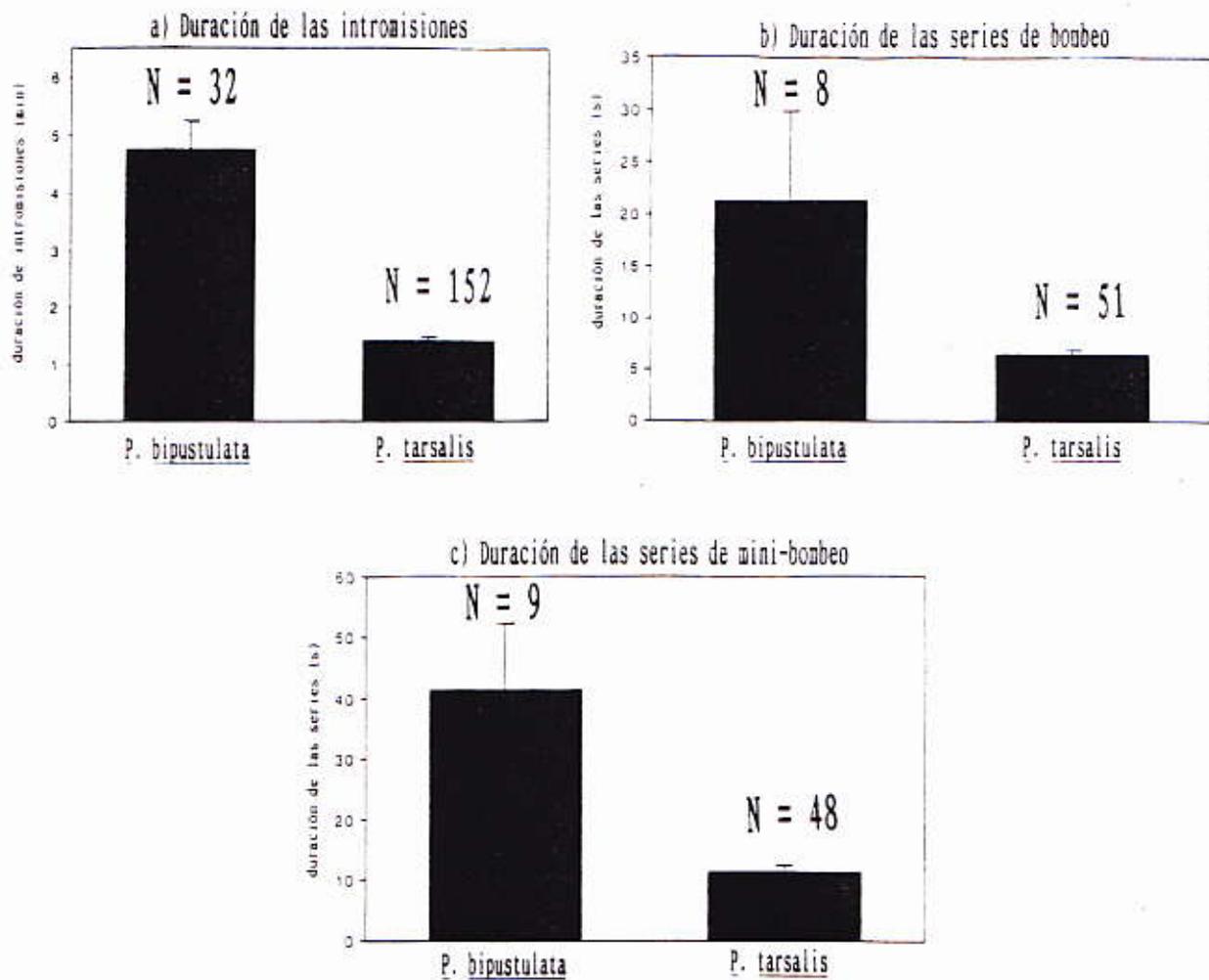


Fig. 1.13. El promedio por cópula de la duración de las intrusiones (a), y la duración de las series de los movimiento de bombeo (b) y de mini-bombeo (c) fueron significativamente mayores en *P. bipustulata* que en *P. tarsalis* ($p < 0.0001$, $= 0.034$, y $= 0.0003$, respectivamente).

CAPITULO 2

TRANSFERENCIA Y EXPULSION DE ESPERMATOFOROS EN EL
ABEJON Pseudoxychila tarsalis Bates (COLEOPTERA: CICINDELIDAE).

RESUMEN

En el abejón tigre Pseudoxychila tarsalis, el macho realiza durante la cópula varios movimientos de bombeo con su cuerpo y aedeagus. La transferencia de espermátóforos ocurre en asociación con el "palanqueo". Algunas cópulas no transfieren espermátóforos, y las hembras a veces expulsan los espermátóforos que reciben. Los datos de transferencia de espermátóforos, y las mediciones de los genitales del macho y la hembra no calzan con hipótesis previas sobre las "fases" de las cópulas de P. tarsalis.

INTRODUCCION

Rodríguez (1996) describe el comportamiento de cópula del abejón tigre Pseudoxychila tarsalis Bates (Coleoptera: Cicindelidae). Las cópulas constan de una a varias intromisiones en las cuales el macho hace hasta cuatro tipos de movimientos de bombeo con su cuerpo y aedeagus. El macho corteja a la hembra durante la cópula, frotándola con sus patas medias. La hembra a veces expulsa uno o dos espermátóforos entre intromisiones o hasta aproximadamente 20 min después de la cópula. El comportamiento de cópula de los machos presenta divergencia intra-específica en P. tarsalis, y diferencias mayores en comparación con P. bipustulata.

Freitag et al. (1980) proponen que las cópulas de abejones tigre transcurren en tres fases: 1) una intromisión inicial en la cual el flagelo, un esclerito del aedeagus del macho, limpia el ducto de la

espermateca de la hembra, 2) retracción del aedeagus, y 3) otra intromisión en la que ocurre la transferencia de semen, usualmente en un espermatóforo. Las cópulas de P. tarsalis han sido descritas en tres fases más o menos equivalentes (Palmer 1976), pero esa descripción no es adecuada (Rodríguez 1996). Este trabajo analiza los movimientos de bombeo del macho de P. tarsalis en relación con la transferencia de espermatóforos, y aporta datos de mediciones del flagelo del macho y del ducto de la espermateca de la hembra.

MATERIAL Y METODOS

Los abejones fueron recolectados en el Zurquí de Moravia (1600 m.s.n.m.), Provincia de San José, Costa Rica. Fueron mantenidos en el laboratorio en frascos plásticos oscuros de aproximadamente 3 cm de alto y 2 cm de diámetro, con hojas o servilletas dobladas y humedecidas que proveían escondites. Los individuos que estuvieron varios días en cautiverio fueron alimentados con presas pequeñas, como moscas y termitas, o pedacitos de mortadela. Las cópulas fueron observadas en el laboratorio bajo luz natural o fluorescente, en platos redondos de metal o plástico (aproximadamente 15 cm de diámetro), y con paredes que impedían que los abejones huyeran. Una o dos parejas eran colocadas en el plato hasta que empezaba una cópula, y luego los individuos restantes eran retirados. El comportamiento del macho y la hembra fueron registradas con descripciones verbales dictadas a una grabadora. Todas las mediciones (abajo) fueron tomadas con la rejilla óptica de un estereoscopio.

Dos mediciones del cuerpo de machos y hembras (distancia entre los márgenes externos de los ojos, y el ancho del pronoto), y una medición

genital de los machos (longitud del aedeagus) fueron tomadas para 43 parejas que copularon. El ancho del lumen del ducto de la espermateca (Fig. 2.2) de 10 hembras, el ancho del ápice del flagelo y la longitud del flagelo (Fig. 2.4) de cuatro machos también fueron medidos. La organización de los espermatozoides dentro de la espermateca de la hembra fue descrita.

TRANSFERENCIA Y EXPULSION DE ESPERMATOFOROS

El contenido de espermatozoides de los espermatóforos fue examinado en solución salina. Las disecciones para determinar el número de espermatóforos dentro de las hembras fueron hechas en etanol al 70%.

CONTENIDO DE ESPERMATOZOIDEOS DE LOS ESPERMATOFOROS

El contenido de espermatozoides de los espermatóforos fue comparado entre ocho espermatóforos expulsados por la hembra luego de la cópula y 26 espermatóforos encontrados dentro de hembras. El ancho de 20 de esos últimos espermatóforos fue medido.

HEMBRAS QUE NO COPULARON, Y QUE COPULARON UNA Y CUATRO VECES.

Catorce hembras fueron congeladas luego de dos horas de la captura, y fueron disectadas para determinar el número de espermatóforos que tenían adentro, y si esos espermatóforos eran recién transferidos (abajo).

Seis hembras fueron puestas con un macho el día de la captura, se les permitió una cópula completa, y cada hembra fue observada por media hora luego de la cópula para ver si expulsaba espermatóforos (Rodríguez 1996). Las hembras fueron congeladas luego de esa media hora y disectadas. A otras 10 hembras se les permitió copular cuatro veces durante cuatro a cinco días, fueron observadas por media hora luego de

cada cópula para determinar si expulsaban espermatozoides, y fueron congeladas y disectadas media hora después de la cuarta cópula.

MOVIMIENTOS DEL MACHO Y TRANSFERENCIA DE ESPERMATOFOROS

Otras 29 hembras fueron aisladas por cinco días. Luego, cada una fue puesta con un macho al que se le permitió una única intromisión. El comportamiento del macho durante y después de la intromisión fue registrado, y se anotó si el macho desmontó luego de la intromisión o si intentó hacer otra (y en ese momento la cópula fue interrumpida). Las hembras fueron congeladas inmediatamente después de la intromisión y disectadas. Cuatro hembras testigo fueron aisladas por cinco días y disectadas sin haber copulado.

Los promedios aparecen con el error estándar (ES). Excepto donde se indica otra cosa, las pruebas estadísticas fueron de U de Mann-Whitney.

RESULTADOS

En 14 hembras disectadas dos horas después de la captura y sin haber copulado hubo de 1-6 espermatozoides (Fig. 2.1). En los casos en que hubo sólo un espermatozoides dentro de la hembra (5 de las 14 hembras), el ducto del espermatozoides entraba en el ducto de la espermateca, y el cuerpo del espermatozoides estaba en el esclerito asociado al ducto de la espermateca (Fig.s 2.1 y 2.2). Cuando había más de un espermatozoides dentro de una hembra (8 de las 13 hembras), estaban agrupados en el esclerito asociado al ducto de la espermateca, pero ninguno o sólo uno tenía el ducto dentro del ducto de la espermateca.

Veinte espermatozoides fueron medidos (de 13 hembras que copularon una vez, y cinco que fueron congeladas dos horas luego de la captura).

Diez de esos espermátóforos tenían forma bien definida (Fig. 2.1), como los que a veces son expulsados luego de la cópula (Rodríguez 1996), y su ancho (Fig. 2.1) fue de 0.48 ± 0.022 mm (mediana = 0.47, ámbito = 0.39 a 0.62). La forma de los otros 10 espermátóforos era irregular, su ancho fue de 0.2 a 0.3 mm aproximadamente, el ducto estuvo ausente o acortado y aplastado, y aparentemente estaban en proceso de degradación.

Los espermátóforos expulsados tuvieron más espermatozoides que los encontrados dentro de hembras disectadas sin haber copulado desde la captura (Cuadro 2.1). Esto sugiere que los espermátóforos expulsados por la hembra hasta aproximadamente 20 minutos luego de la cópula (Rodríguez 1996) son los transferidos por el último macho en copular, y que no son espermátóforos viejos que la hembra tiene adentro. Sin embargo, las hembras probablemente expulsan espermátóforos luego del plazo en que eran observadas (abajo).

TRANSFERENCIA DE ESPERMATOFOROS

HEMBRAS QUE NO COPULARON, Y QUE COPULARON UNA Y CUATRO VECES.

Los espermátóforos encontrados dentro de las hembras fueron clasificados en "nuevos" (transferidos por el último macho en copular) o "viejos" (menos de 0.30 mm, en particular si contenían muy pocos espermatozoides).

La Figura 2.3 muestra el número de espermatoforos viejos, recién transferidos y expulsados de las hembras que fueron congeladas dos horas después de la captura, y de las que copularon una y cuatro veces. En todas las hembras congeladas dos horas luego de la captura (Fig. 2.3, n = 14), sólo hubo dos espermátóforos nuevos, lo que representa un promedio de 0.14 espermátóforos/hembra.

De las seis hembras que copularon una vez, cuatro (67%) no habían recibido espermatozoides nuevos. De las otras dos cópulas, una transfirió un espermatozoides que fue expulsado, y la otra transfirió dos espermatozoides, uno de los cuales fue expulsado. Las cuatro cópulas que fracasaron en transferir espermatozoides tuvieron sólo una intromisión cada una. En ninguna de esas ocurrió el movimiento de palanqueo del macho. Las dos cópulas que transfirieron espermatozoides tuvieron cuatro intromisiones cada una, y el movimiento de palanqueo ocurrió en la última intromisión de cada cópula (los otros movimientos del macho ocurrieron en casi todas las intromisiones). En total, las seis cópulas tuvieron 12 intromisiones, cuatro (33%) de las cuales fracasaron en transferir espermatozoides. Las otras ocho intromisiones transfirieron tres espermatozoides, lo que representa un promedio de 0.38 espermatozoides/intromisión.

En las 10 hembras de cuatro cópulas, dos no tuvieron espermatozoides nuevos adentro y no expulsaron. Esas hembras representan un 5-20% (2 de 40 cópulas ó 2 de 10 hembras) de cópulas que fracasaron en transferir espermatozoides. En las hembras que copularon cuatro veces y que recibieron al menos un espermatozoides ($n = 8$, Fig. 2.3), hubo 19 espermatozoides recién transferidos, lo que representa un promedio de 2.38 espermatozoides/hembra. Las tres cópulas adicionales de las hembras de cuatro cópulas, en comparación con las que de una cópula, aportaron en promedio

$$2.38 - \text{aprox. } 1.5 \approx 0.88 \text{ espermatozoides/hembra, y}$$

$$0.88/3 = 0.29 \text{ espermatozoides/cópula adicional.}$$

Las cuatro cópulas extra de las hembras de cuatro cópulas, en comparación

con las que fueron congeladas dos horas luego de la captura, aportaron en promedio

$$2.38/4 = 0.60 \text{ espermatozoides/cópula adicional.}$$

Las hembras que copularon una vez expulsaron relativamente más espermatozoides que las hembras de cuatro cópulas (Cuadro 2.2). Sin embargo, las hembras de cuatro cópulas tuvieron menos espermatozoides viejos (10 espermatozoides en 10 hembras, de un total de 29 espermatozoides contados) que las hembras que fueron congeladas dos horas luego de la captura (28 espermatozoides en 14 hembras, de un total de 30 espermatozoides contados). El hecho de que no hubiera más espermatozoides viejos acumulados en las hembras que copularon cuatro veces, sino menos, sugiere que las hembras probablemente expulsaron espermatozoides luego de la media hora después de la cópula en que fueron observadas. Diez hembras que copularon y que no expulsaron fueron puestas cada una en una caja de Petri limpia, y luego de 24 horas no había espermatozoides en el piso. Sin embargo, una hembra una vez se comió un espermatozoides que acababa de expulsar (Rodríguez 1996), y es posible que con el tiempo los espermatozoides se sequen y sean difíciles de distinguir de otras basuras en las cajas de Petri.

En resumen, 20-67% de las cópulas fracasaron en transferir espermatozoides. Las primeras cópulas que transfirieron espermatozoides transfirieron 1-2 espermatozoides ($n = 3$ cópulas), las cópulas repetidas no aportaron muchos espermatozoides adicionales (de 0.29-0.60 espermatozoides/cópula), y las hembras expulsaron el 37-67% de los espermatozoides que recibieron.

MOVIMIENTOS DEL MACHO Y TRANSFERENCIA DE ESPERMATOFOROS

La degradación de los espermátóforos dentro de la hembra dura varios días. Tres de las cuatro hembras de control que fueron aisladas por cinco días y que no copularon tuvieron 1-3 espermátóforos viejos. La cuarta hembra no tenía ningún espermátóforo.

De las 29 hembras aisladas por cinco días y sometidas a una intromisión, solamente dos hembras tuvieron un espermátóforo nuevo. Una de esas hembras tenía otros dos espermátóforos viejos aparte del nuevo, y la otra sólo tenía el nuevo. De las otras 27 hembras, 25 tuvieron de 1-4 espermátóforos viejos (18 hembras), o ninguno (9 hembras). Sólo una hembra tuvo un espermátóforo de ancho intermedio (0.34 mm), pero estaba completamente vacío.

Las dos intromisiones que resultaron en transferencia de espermátóforo fueron las únicas de las 29 en las cuales el macho hizo el movimiento de palanqueo (Cuadro 2.3). Este movimiento involucra una penetración profunda y un cambio en la inclinación del aedeagus que son mantenidos por varios segundos (Rodríguez 1996). Esas intromisiones también fueron las únicas luego de las cuales el macho desmontó y no intentó hacer otra. Los otros movimientos de bombeo del cuerpo y aedeagus del macho (Rodríguez 1996) ocurrieron en las dos intromisiones que resultaron en la transferencia de un espermátóforo y en muchas de las otras intromisiones (Cuadro 2.3).

Las intromisiones que resultaron en transferencia de espermátóforo duraron 4.3 y 2.63 min, significativamente más que las otras intromisiones (promedio = 1.44 ± 0.11 min, mediana = 1.48 min, $p = 0.028$), y las intromisiones y las cópulas con palanqueo tienen una

duración mayor que las intromisiones y cópulas sin palanqueo (Rodríguez 1996).

Aparentemente, la transferencia de espermatozoides ocurre durante intromisiones en las cuales ocurre el movimiento de palanqueo. Sin embargo, el movimiento de palanqueo no siempre resulta en transferencia de espermatozoides; una hembra que había copulado en el campo (Rodríguez 1996) por al menos 59 min, con al menos 15 intromisiones, una de las cuales tuvo el movimiento de palanqueo, no tenía ningún espermatozoides adentro.

MEDIDAS DE MACHOS Y HEMBRAS.

La distancia entre los márgenes externos de los ojos, el ancho del pronoto, y la longitud del aedeagus fueron comparados entre intromisiones únicas que transfirieron un espermatozoides o no, y cópulas en las que ocurrieron o no el palanqueo, la frotada del macho, y la expulsión de espermatozoides. En ningún caso hubo diferencias significativas (Cuadro 2.4). Tampoco hubo diferencias significativas en la diferencia entre la distancia entre los márgenes externos de los ojos y el ancho del pronoto del macho y la hembra de cada pareja, en intromisiones únicas que transfirieron un espermatozoides o no ($p = 0.76$ y 0.73 , respectivamente); cópulas en que el macho hizo el palanqueo o no ($p = 0.74$ y 0.57 , respectivamente); cópulas en que el macho frotó a la hembra o no ($p = 0.53$ y 0.78 , respectivamente); y cópulas en que la hembra expulsó espermatozoides o no ($p = 0.25$ y 0.11 , respectivamente).

Las medidas de los machos no estuvieron asociadas significativamente con la duración de la cópula, la proporción de intromisiones de la cópula en que el macho hizo el palanqueo, o la

proporción de intromisiones de la cópula en que el macho frotó a la hembra (Cuadro 2.5). Tampoco hubo asociación significativa de la diferencia entre las medidas del macho y la hembra de cada pareja con la duración de la cópula, la proporción de intromisiones de la cópula en que el macho hizo el palanqueo, o la proporción de intromisiones de la cópula en que el macho frotó a la hembra (Cuadro 2.6).

MEDICIONES DEL FLAGELO Y DEL DUCTO DE LA ESPERMATECA

El lumen del ducto de la espermateca en su punto más ancho (Fig. 2.2) midió 0.055 ± 0.0059 mm (mediana = 0.054, ámbito = 0.038 a 0.072, n = 6), y 0.027 ± 0.0012 mm (mediana = 0.026, ámbito = 0.021 a 0.032, n = 10) en su punto más angosto (Fig. 2.2).

El ápice del flagelo del macho tiene un canal profundo que se une basalmente con un tubo ciego interno (Fig. 2.4). El ancho del ápice (Fig. 2.4) fue de 0.025 ± 0.0046 mm (mediana = 0.025, ámbito = 0.015 a 0.035, n = 4). Eso implica que podría entrar en el ducto de la espermateca, pero probablemente no más allá del punto en que el lumen angosto del ducto fue medido (Fig. 2.2). La pared del ducto de la espermateca tiene pliegues (Fig. 2.5) que sugieren que podría ser expandible longitudinalmente. Sin embargo, si fuera expandible lateralmente, el flagelo podría penetrar más profundamente, y la porción del flagelo que podría entrar en el ducto de la espermateca (Fig. 2.4) midió 0.75, 0.75, 0.80 y 0.83 mm en cuatro machos, lo que es aproximadamente la mitad de la longitud del ducto de la espermateca (Fig. 2.2).

ORGANIZACION DE LOS ESPERMATOZOIDES DENTRO DE LA ESPERMATECA

Los espermatozoides no parecen estar acomodados al azar dentro de la espermateca (Fig. 2.5). En la zona media de la espermateca hay un haz

central y dos masas laterales en que los espermatozoides tienen una orientación perpendicular a la del haz central. Hay un espacio libre de espermatozoides entre la pared de la espermateca y la masa central de espermatozoides. La organización de los espermatozoides parece ser más laxa en las partes basal y distal de la espermateca. Los espermatozoides salen del ducto de la espermateca hacia el lumen de la espermateca en un haz que toma forma de "S" antes de unirse a la masa de espermatozoides.

Las paredes de la espermateca y del ducto de la espermateca tienen pliegues que sugieren que son expandibles longitudinalmente (Fig. 2.5). Sin embargo, la longitud de siete espermatecas que tenían la pared con pliegues muy marcados fue de 0.77, 0.82, 0.85, 0.95, 1.03, 1.03 y 1.11 mm, lo que no difirió significativamente de la longitud de dos espermatecas en que la pared se veía extendida y los pliegues se notaban muy poco (0.97 y 1.13 mm, $p = 0.66$).

DISCUSION

Aparentemente la transferencia de espermátóforos en *P. tarsalis* ocurre en intromisiones en que el macho hace el movimiento de palanqueo. Palmer (1976) propone que la transferencia de semen (no menciona espermátóforos) ocurre durante la "fase 3", en que los machos se mueven mucho, hay una penetración profunda del aedeagus, y a veces los machos pierden el agarre de sus mandíbulas. Probablemente, la "penetración profunda" y la pérdida ocasional del agarre de las mandíbulas de los machos que menciona corresponden con el movimiento de palanqueo (Rodríguez 1996). Sin embargo, ésto no ocurre en una "tercera fase", como describe Palmer. Las cópulas de *P. tarsalis* constan de 1-20 intromisiones y el palanqueo puede ocurrir en cualquiera de ellas (Rodríguez 1996). Además,

hubo casos de transferencia de espermátóforos en la primera intromisión (2 de 29 primeras intromisiones), y hubo una cópula de al menos 15 intromisiones (una con palanqueo) que no resultó en la transferencia de un espermátóforo.

Freitag et al. (1980) proponen tres etapas para describir los eventos internos de las cópulas en abejones tigre, que corresponden con las fases de Palmer (1976): 1) una intromisión inicial en la cual el flagelo, un esclerito del aedeagus del macho, limpia el ducto de la espermateca de la hembra, 2) el aedeagus sale de la hembra, y 3) otra intromisión en la que ocurre la transferencia de semen, usualmente en un espermátóforo. Freitag et al. (1980) se basan en tres tipos de evidencia: 1) que el flagelo de al menos algunos abejones tigre no está conectado con el poro eyaculador; 2) que la forma del flagelo corresponde con el ducto de la espermateca; 3) en las tres fases de la descripción del comportamiento de cópula de P. tarsalis (Palmer 1976) y de cinco especies de Cicindela (Freitag et al. 1980).

Los datos de las mediciones del flagelo y del lumen de la espermateca de P. tarsalis no son consistentes con la hipótesis de Freitag et al. (1980). Si el ducto de la espermateca fuera expandible lateralmente, y no sólo longitudinalmente como sugieren los pliegues en su pared, el flagelo entraría hasta aproximadamente la mitad de la longitud del ducto, y podría limpiar "tapones" o material que estuviera en esa zona. En el abejón tigre Cicindela tranquebarica, el flagelo es largo y delgado y sí penetra en el ducto de la espermateca (Schincariol y Freitag 1986).

La función de los movimientos de bombeo de los machos (Rodríguez

1996), aparte del palanqueo, es desconocida. Es posible que tengan una función de estimulación. Por ejemplo, en roedores, los machos hacen series de intromisiones sin eyaculación que estimulan a las hembras e inducen efectos fisiológicos en ellas que favorecen la ovulación o el embarazo (McClintock 1984; Dewsbury 1988). Otro caso es el del saltamontes Metaplastes ornatus los machos hacen una serie de intromisiones previas a la transferencia de espermatozoides que imitan la presencia de un huevo e inducen a las hembras a expulsar los espermatozoides de machos anteriores (von Helversen y von Helversen 1991). Varias líneas de evidencia apoyan la hipótesis de que los órganos intromitentes de los machos frecuentemente tienen una función de estimulación que afecta la elección críptica de las hembras (Eberhard 1985, 1993a, 1993b, 1996; Eberhard y Kariko en prep.; Eberhard et al. en prep.; Huber y Eberhard en prep.). Esa podría ser una función para el flagelo de P. tarsalis.

Hay una tasa relativamente alta de fracaso en transferir espermátóforos a la hembra. Sólo 2 de 29 primeras intromisiones lograron transferir un espermátóforo. Aún si el macho realiza una serie de intromisiones en cópulas completas, se estima que el 20-67% de las cópulas, y al menos el 33% de las intromisiones de esas cópulas, fracasan en transferir un espermátóforo. Hubo 1-2 espermátóforos transferidos en las cópulas que sí transfirieron, y en promedio 0.38 espermátóforos por intromisión en esas cópulas. Las cópulas adicionales aportaron menos espermátóforos nuevos, de 0.34-0.60 por cópula. Además, las hembras expulsaron el 37-67% de los espermátóforos que reciben. La frecuencia del palanqueo (Rodríguez 1996) podría ser otra estimación del porcentaje de

fracasos en transferir espermatoóforos. Sólo 17 de 152 cópulas tuvieron palanqueo en la primera intromisión (11% vs. 7% de las 29 intromisiones únicas en que hubo palanqueo). El movimiento de palanqueo ocurrió en al menos una intromisión en 125 (82%) de 152 cópulas, y ocurrió en todas las intromisiones en sólo 7 de 136 cópulas de más de una intromisión.

Las hembras de *P. tarsalis* a veces rechazan los intentos de los machos de inseminar y de fecundar sus huevos en al menos cinco contextos:

- 1) prevenir la cópula (Rodríguez 1996)
- 2) prevenir la intromisión completa (Rodríguez 1996)
- 3) interrumpir la cópula prematuramente (Rodríguez 1996)
- 4) copular de nuevo. Las hembras copularon hasta dos veces en un día (R. L. Rodríguez obs. pers.) y hasta cuatro veces en varios días. La presencia de hasta seis espermatoóforos dentro de hembras recién capturadas sugiere que copulan frecuentemente en el campo.
- 5) expulsar el espermatoóforo prematuramente.

Además, a veces las cópulas no resultan en transferencia de espermatoóforos, lo que podría deberse a la hembra o al macho.

Todos los niveles menos el primero corresponden a mecanismos de elección críptica (Eberhard 1996). Otras posibilidades, como manipular los espermatozoides de diferentes machos, variar las respuestas fisiológicas a los productos seminales de los machos, etc. (Eberhard y Cordero 1995; Eberhard 1996) no han sido analizadas. Sin embargo, la organización de los espermatozoides dentro de la espermateca sugiere que los espermatozoides de diferentes machos podrían tener diferente éxito en fecundar los huevos de la hembra.

La ausencia de un efecto de las medidas del cuerpo de machos y

hembras, y del aedeagus de los machos no permite hablar de "elección" de la hembra con los datos disponibles. Las hembras de *P. tarsalis* frecuentemente forcejean al principio y durante la cópula, y algunos machos no logran alcanzar a las hembras o mantenerse montados sobre ellas (Rodríguez 1996). La misma ausencia de un efecto de las medidas del cuerpo de machos y hembras sugiere que la hipótesis de "buenos genes de viabilidad" de que las hembras de abejones tigres eligen entre machos según su capacidad de mantenerse montados sobre ellas (Pearson 1988) no es aplicable a todos los casos, o que puede haber niveles en que otros aspectos de los machos son evaluados.

REFERENCIAS

- Dewsbury, D. A. 1988. Copulatory behavior as courtship communication. *Ethology* 79:218-234.
- Eberhard, W. G. 1985. *Sexual selection and animal genitalia*. Harvard.
- Eberhard, W. G. 1993a. Copulatory courtship and genital mechanics of three species of *Macrodactylus* (Coleoptera Scarabaeidae Melolonthinae). *Ethology Ecology & Evolution* 5:19-63.
- Eberhard, W. G. 1993b. Copulatory courtship and morphology of genitalic coupling in seven *Phyllophaga* species (Coleoptera: Melolonthinae). *Journal of Natural History* 27:683-717.
- Eberhard, W. G. 1996. *Female control: Sexual selection and cryptic female choice*. Princeton.
- Eberhard, W. G. & C. Cordero. 1995. Sexual selection by cryptic female choice on male seminal products - a new bridge between sexual selection and reproductive physiology. *Trends in Ecology and Evolution* 10(12):493-496.
- Eberhard, W. G.; R. L. Rodríguez S.; B. A. Huber; R. D. Briceño; I. Salas & V. Rodríguez. One size fits all? Relationships between the size and degree of variation in genitalia and other body parts in 16 species of insects and spiders. En prep.
- Freitag, R; J. E. Olynyk & B. Barnes. 1980. Mating behavior and genitalic counterparts in tiger beetles (Carabidae: Cicindelinae). *International Journal of Invertebrate Reproduction* 2:131-135.

- Kraus, B. & R. C. Lederhouse. 1983. Contact guarding during courtship in the tiger beetle Cicindela marutha Dow (Coleoptera: Cicindelidae). *The American Midland Naturalist* 110(1):208-211.
- McClintock, M. K. 1984. Group mating in the domestic rat as a context for sexual selection: consequences for the analysis of sexual behavior and neuroendocrine responses. *Advances in the study of behavior* 14:1-50
- Palmer, M. K. 1976. Natural history and behavior of Pseudoxychila tarsalis Bates. *Cicindela* 8:61-92.
- Pearson, D. L. 1988. Biology of tiger beetles. *Annual Review of Entomology* 33:123-147.
- Rodríguez, R. L. 1996. Biología sexual de dos abejones (Coleoptera: Cicindelidae) y tres chinches (Heteroptera: Lygaeidae). Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica.
- Schincariol, L. A. & R. Freitag. 1986. Copulatory locus, structure and function of the flagellum of Cicindela tranquebarica Herbst (Coleoptera: Cicindelidae). *International Journal of Invertebrate Reproduction and Development* 9:333-338.
- von Helversen, D. & O. von Helversen. 1991. Pre-mating sperm removal in the bushcricket Metaplastes ornatus Ramme 1931 (Orthoptera, Tettigonoidea, Phaneropteridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28:391-396.

Cuadro 2.1. Contenido de espermatozoides de los espermátóforos expulsados por la hembra y de los encontrados dentro de la hembra.

Contenido de espermatozoides	Número de espermátóforos dentro de hembras	Número de espermátóforos expulsados
Nada-poco	21	1*
Intermedio	2	0
Lleno	3	7

G = 13.51 (calculado sumando 1 a las casillas), $p < 0.005$

Nada-poco: El espermátóforo estaba totalmente sin espermatozoides, o con unos pocos "hilos" individuales.

Intermedio: El espermátóforo tenía más que unos pocos "hilos", pero tenía cerca de la mitad de su interior sin espermatozoides.

*: el espermátóforo salió de color café, y arrugado de la hembra.

Cuadro 2.2. Espulsión de espermatozoides nuevos por las hembras que copularon una y cuatro veces.

	espermatozoides recién transferidos que fueron expulsados	espermatozoides expulsados por hembras que recibieron al menos un espermatozoides
hembras de 1 cópula	2 expulsados/3 transferidos = 67%	2 expulsados/3 hembras que recibieron = 0.67
hembras de 4 cópulas	7 expulsados/19 transferidos = 37%	7 expulsados/8 hembras que recibieron = 0.88

Cuadro 2.3. Transferencia de un espermatozoides y movimientos copulatorios del macho. El palanqueo está significativamente asociado con la transferencia de un espermatozoides nuevo ($p = (2/29)^2 = 0.0048$).

Espermatozoides en las hembras	Intromisiones en que hubo palanqueo	Intromisiones en que hubo el bombeo	Intromisiones en que hubo el minibombeo	Intromisiones en que hubo el saca-mete	Intromisiones en que el macho frotó
	Sí-No	Sí-No	Sí-No	Sí-No	Sí-No
nuevo (1)	2-0	2-0	2-0	2-0	0-2
viejos (1-4)	0-18	17-1	14-4	14-4	6-12
Ninguno	0-9	7-2	5-4	6-3	4-5

Cuadro 2.4. Distancia entre los márgenes externos de los ojos, el ancho del pronoto, y la longitud del aedeagus en machos de: intromisiones que transfirieron un espermátforo o no, y cópulas completas en las que ocurrieron el palanqueo, la frotada a la hembra, y la expulsión de espermátforos.

	ancho de ojo a ojo (mm)		ancho del pronoto (mm)		longitud del aedeagus (mm)	
	intromisiones que transfirieron un espermátforo		intromisiones que transfirieron un espermátforo		intromisiones que transfirieron un espermátforo	
	sí	no	sí	no	sí	no
promedio	3.79 y 4.14	3.92 ± 0.04	3.64 y 3.86	3.58 ± 0.04	3.86 y 4.00	3.84 ± 0.04
mediana	-	4.0	-	3.57	-	3.93
n	2	27	2	27	2	21
p	0.83		0.30		0.58	
	cópulas en que el macho hizo el palanqueo		cópulas en que el macho hizo el palanqueo		cópulas en que el macho hizo el palanqueo	
	sí	no	sí	no	sí	no
	sí	no	sí	no	sí	no
promedio	3.81 ± 0.04	3.76 ± 0.05	3.59 ± 0.05	3.51 ± 0.05	3.80 ± 0.02	3.80 ± 0.03
mediana	3.79	3.75	3.51	3.50	3.79	3.82
n	27	16	27	16	25	16
p	0.52		0.29		0.97	
	cópulas en que el macho frotó		cópulas en que el macho frotó		cópulas en que el macho frotó	
	sí	no	sí	no	sí	no
	sí	no	sí	no	sí	no
promedio	3.79 ± 0.06	3.79 ± 0.04	3.58 ± 0.06	3.55 ± 0.04	3.76 ± 0.04	3.82 ± 0.02
mediana	3.71	3.79	3.57	3.5	3.79	3.79
n	15	27	15	27	13	27
p	0.82		0.70		0.36	
	cópulas en que la hembra expulsó espermátforos		cópulas en que la hembra expulsó espermátforos		cópulas en que la hembra expulsó espermátforos	
	sí	no	sí	no	sí	no
	sí	no	sí	no	sí	no
promedio	3.73 ± 0.06	3.79 ± 0.03	3.50 ± 0.09	3.56 ± 0.04	3.84 ± 0.07	3.80 ± 0.03
mediana	3.75	3.79	3.50	3.50	3.86	3.79
n	4	39	3	39	4	39
p	0.63		0.69		0.48	

Cuadro 2.5. La distancia entre los márgenes externos de los ojos, el ancho del pronoto, y la longitud del aedeagus no estuvieron asociados significativamente con la duración de la cópula, la proporción de intromisiones de la cópula (frecuencia) en que el macho hizo el palanqueo o frotó a la hembra.

	ancho de ojo a ojo (mm)			ancho del pronoto (mm)			longitud del aedeagus (mm)		
	rs	n	p	rs	n	p	rs	n	p
duración de la cópula	0.09	43	>0.5	-0.29	43	>0.05	-0.18	41	>0.2
frecuencia del palanqueo	0.05	27	>0.5	0.06	27	>0.5	0.18	27	>0.2
frecuencia de frotar	-0.09	15	>0.5	-0.12	15	>0.5	0.05	13	>0.5

Cuadro 2.6. La diferencia en la distancia entre los márgenes externos de los ojos y el ancho del pronoto del macho y la hembra de cada pareja no estuvieron asociados significativamente con la duración de la cópula, la proporción de intromisiones de la cópula (frecuencia) en que el macho hizo el palanqueo o frotó a la hembra.

	ancho de ojo a ojo (mm)			ancho del pronoto (mm)		
	rs	n	p	rs	n	p
duración de la cópula	-0.14	43	>0.2	-0.19	43	>0.1
frecuencia del palanqueo	0.06	27	>0.5	0.07	27	>0.5
frecuencia de frotar	-0.21	15	>0.2	-0.31	15	>0.2

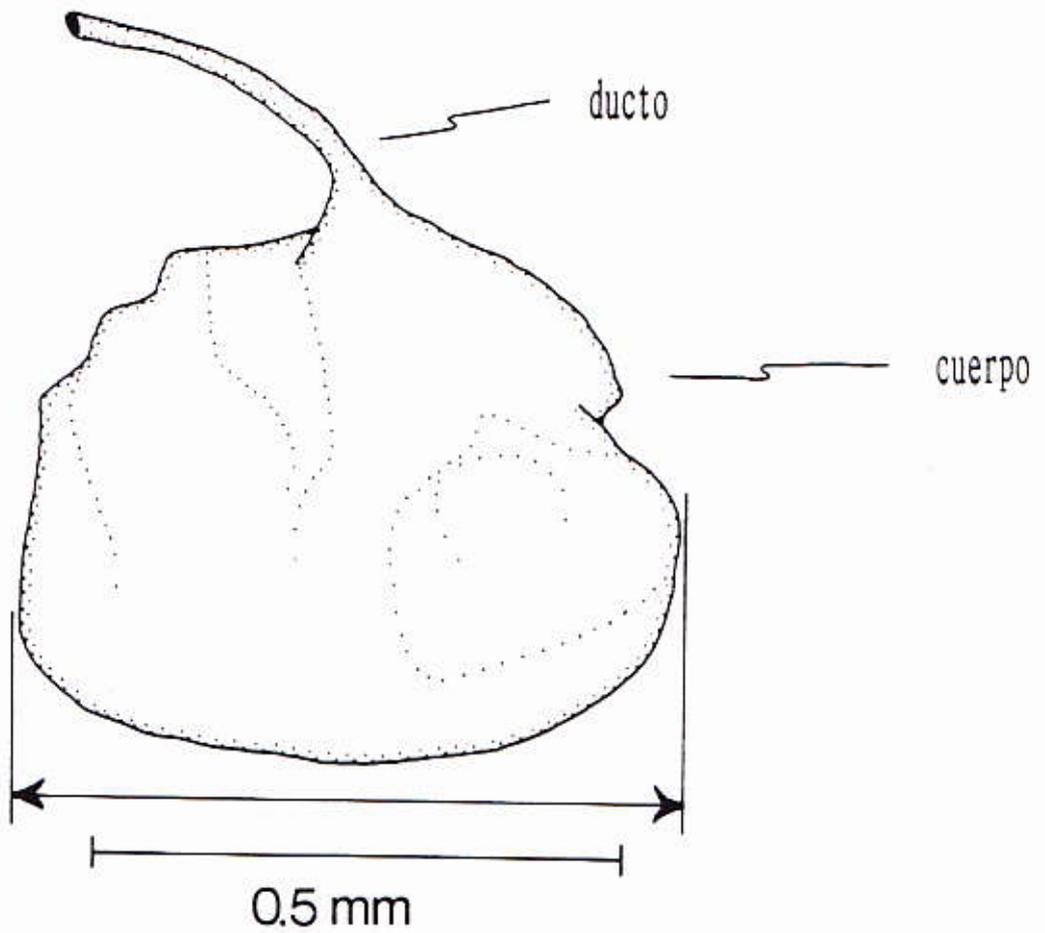


Fig. 2.1. Un espermatozoido de *P. tarsalis*. La flecha marca el ancho que fue medido.

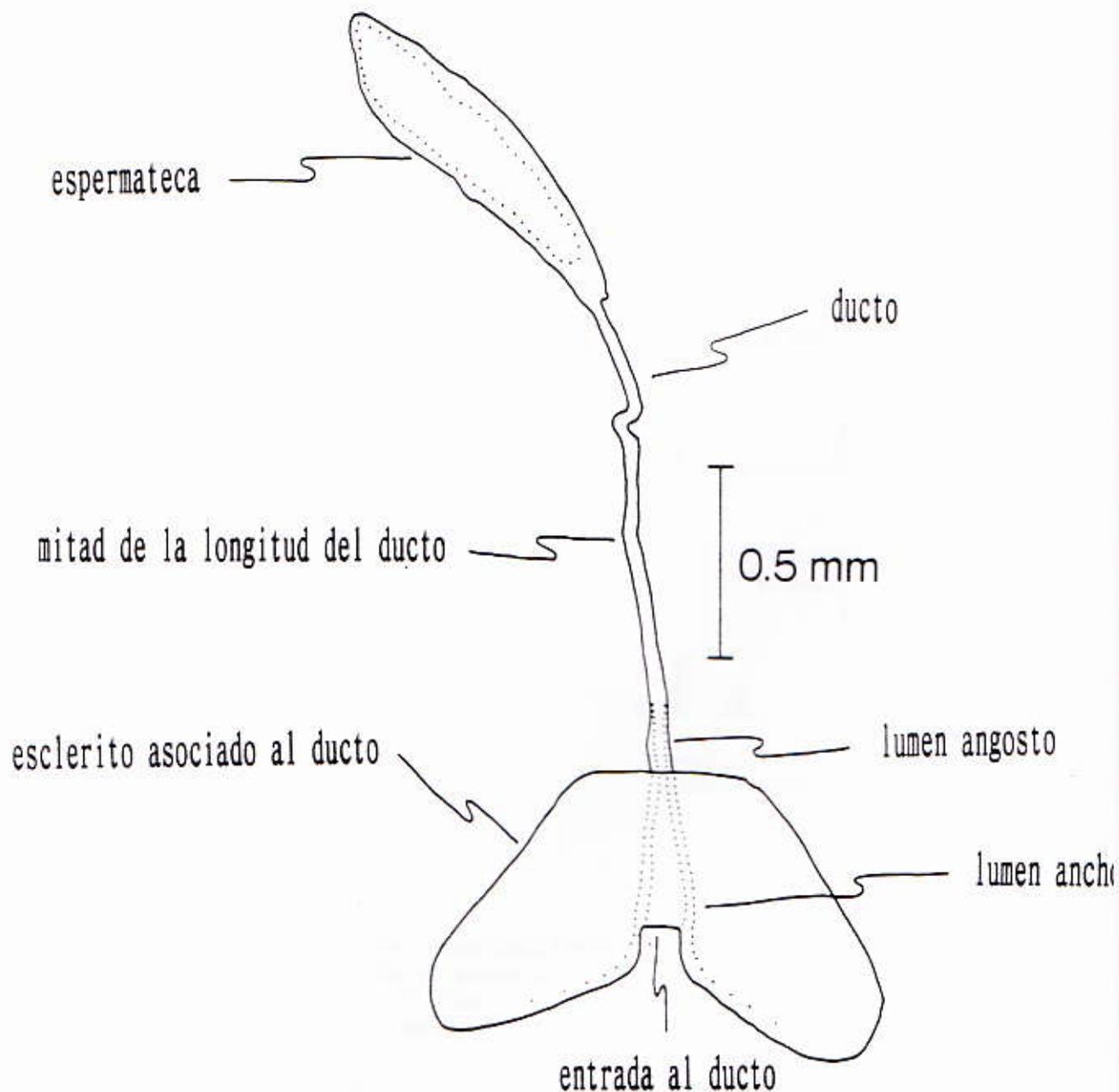


Fig. 2.2. Espermateca, ducto de la espermateca y esclerito asociado al ducto en *P. tarsalis*. La línea punteada dentro de la espermateca delimita la región ocupada por espermatozoides. Si la pared del ducto fuera expandible lateralmente, el flagelo del macho podría penetrar hasta aproximadamente la mitad de la longitud del ducto.

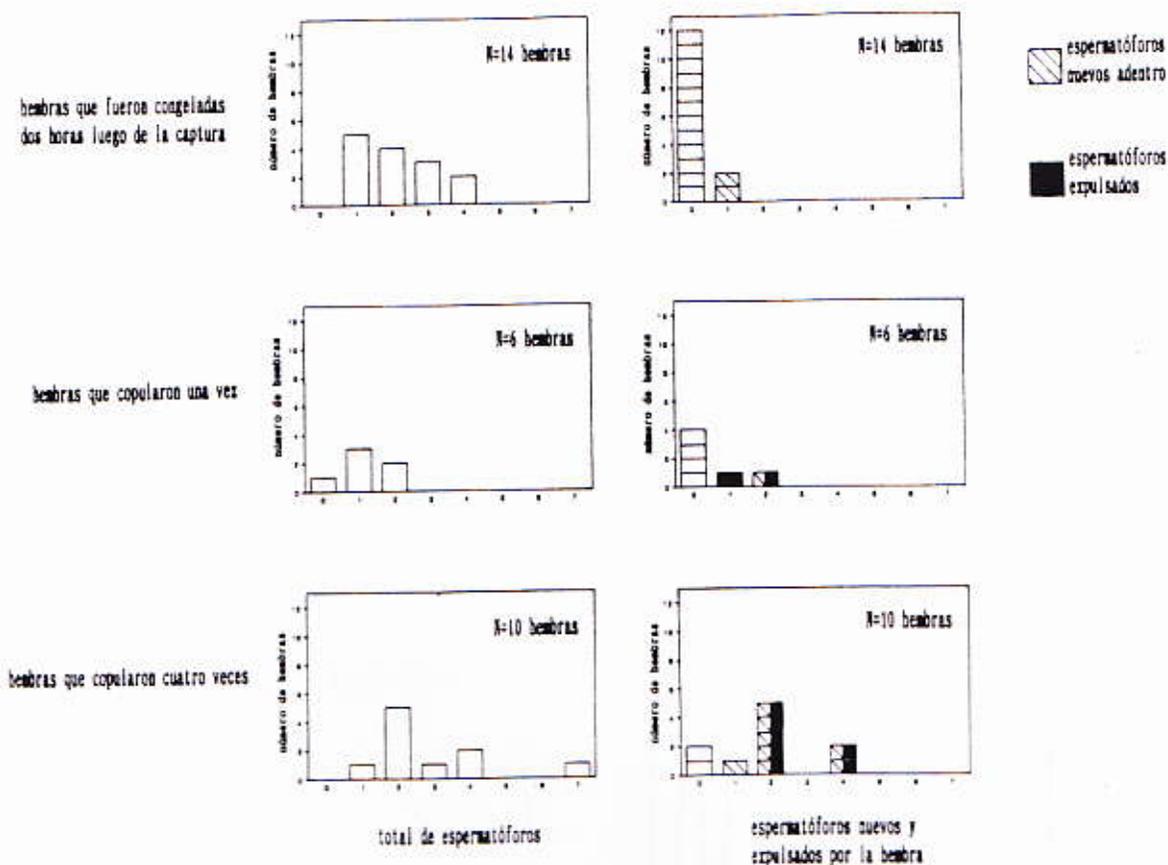


Fig. 2.3. Número total de espermatozoides, espermatozoides nuevos y expulsados, en hembras que fueron congeladas dos horas luego de la captura, y que copularon una y cuatro veces. Los espermatozoides nuevos y los expulsados fueron contados como "recién transferidos". En la columna de espermatozoides nuevos y usados, cada casilla de cada barra (divisiones horizontales) representa a una hembra. El número de espermatozoides de cada hembra es indicado por el número de la barra (0, 1, 2, etc.). Algunas casillas de hembras fueron subdivididas verticalmente para indicar casos en que una hembra tuvo, por ejemplo, un espermatozoides nuevo adentro, y expulsó otro.

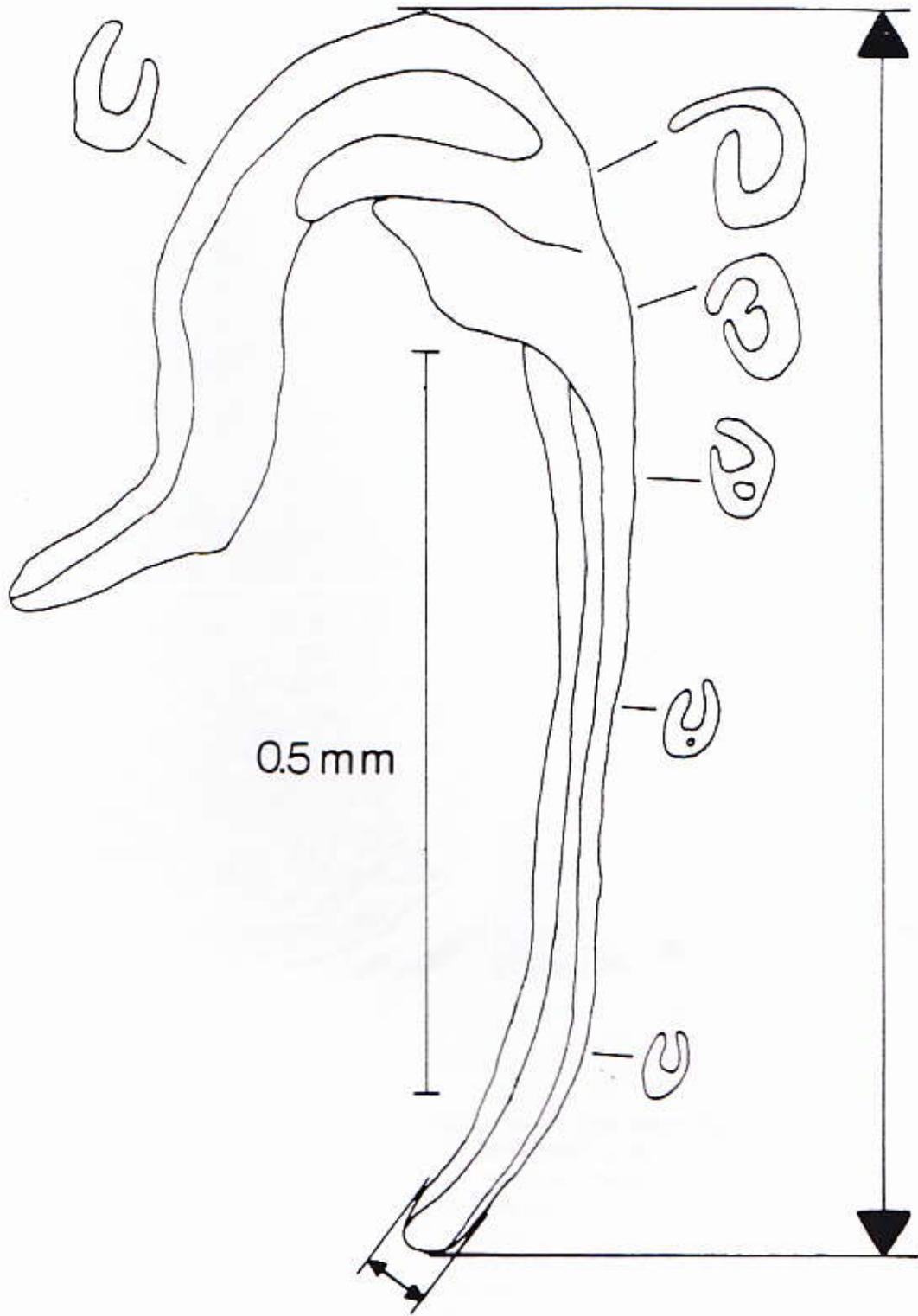


Fig. 2.4. Flagelo del aedeagus de *P. tarsalis*. Las flechas marcan el ancho del ápice del flagelo, y la longitud de la porción del flagelo que podría penetrar en el ducto de la espermateca de la hembra si se expandiera lateralmente. Esa porción tiene un zurco externo y un canal interno ciego que se unen basalmente.

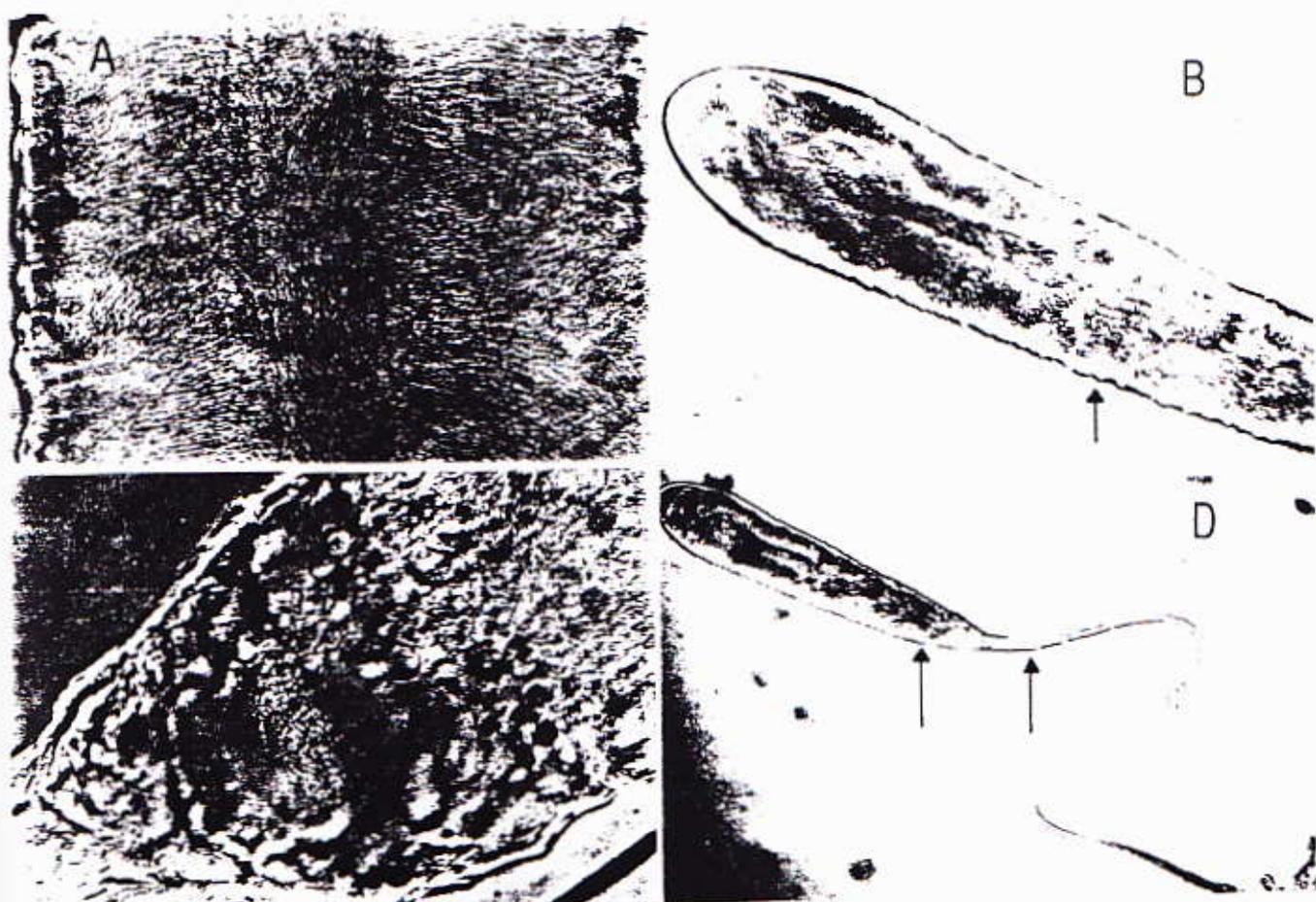


Fig. 2.5. Fotografía de la organización de los espermatozoides dentro de la espermateca, en *P. tarsalis*. En la zona media de la espermateca (A) hay un haz central de espermatozoides y dos masas laterales en que los espermatozoides tienen una orientación perpendicular a la del haz central. Hay un espacio libre de espermatozoides (A, izquierda) entre la pared de la espermateca y la masa central de espermatozoides. La organización de los espermatozoides parece ser más laxa en las partes distal (B) y basal (C) de la espermateca. Los espermatozoides salen del ducto de la espermateca hacia el lumen de la espermateca en un haz que toma forma de "S" antes de unirse a la masa de espermatozoides (C, flecha). La pared de la espermateca y del ducto tiene pliegues, como por ejemplo los que marcan las flechas en (B) y (D).

CAPITULO 3

COMPORTAMIENTO DE COPULA DE DOS CHINCHES Ozophora
(HETEROPTERA: LYGAEIDAE).

RESUMEN.

En los chinches Ozophora baranowskii y O. maculata, el macho hace tres tipos de movimientos de cortejo copulatorio, y la hembra toca rítmicamente al macho con sus patas posteriores durante la cópula. El endofalo del macho entra en el ducto de la espermateca de la hembra durante la cópula; no fue posible determinar si llega hasta la espermateca. Al final de la cópula, la hembra a veces expulsa un espermátforo con espermatozoides vivos. El cortejo copulatorio del macho está asociado temporalmente con el toqueteo de la hembras, y el toqueteo de la hembra está asociado de forma negativa con la duración de la cópula en O. baranowskii. El comportamiento de cópula del macho y la hembra difiere entre ambas especies. El movimiento de la hembra de tocar al macho con las patas posteriores en O. maculata es un empujón que se concentra al final de la cópula; en O. baranowskii, es un toqueteo relativamente suave que se concentra al principio y al final de la cópula.

INTRODUCCION

El comportamiento de cortejo de los machos durante la cópula es muy común en insectos y arañas (Eberhard 1991, 1994). Probablemente funciona en afectar la elección críptica de las hembras, que ocurre durante o después de la cópula (Thornhill 1983; Eberhard 1991, 1994, 1996). Esa hipótesis implica que el cortejo copulatorio evoluciona bajo selección

sexual y predice que debe diferir frecuentemente entre especies cercanas (Eberhard 1991, 1994, 1996). Este trabajo documenta la variación interespecífica en el comportamiento de cortejo copulatorio del macho en los chinches Ozophora baranowskii Slater & O'Donnell y Ozophora maculata Slater & O'Donnell (Heteroptera: Lygaeidae). Ambas especies pertenecen al complejo de Ozophora laticephala (Slater y O'Donnell 1979). En ambas especies, la hembra es notable porque toca al macho con las patas posteriores durante la cópula de forma estereotipada y repetida.

Una fauna diversa de chinches de la familia Lygaeidae son depredadores de semillas de higuerones (Moraceae: Ficus) y muchos son del género Ozophora (Slater 1972, 1983, 1987). O. baranowskii y O. maculata viven en las ramas y el suelo bajo árboles con frutos maduros del higuero Ficus padifolia (Rodríguez 1996).

MATERIAL Y METODOS

Los chinches fueron recolectados alrededor de San Antonio de Escazú (1300-1400 m.s.n.m.), provincia de San José, Costa Rica, en las ramas y el suelo bajo árboles del higuero. Las ramas de los árboles eran sacudidas con una red entomológica de golpe. Los chinches que estaban en el suelo eran recolectados con un aspirador entomológico. Fueron mantenidos en cajas de Petri y alimentados con siconios (infrutescencias del higuero) con semillas, y con semillas de girasol. Cada caja de Petri tenía un vial con agua tapado con algodón y sujeto al piso con plasticina, como fuente de humedad. Las cajas de Petri para las ninfas tenían un trozo de corcho impregnado de fungicida (Nipagin) diluído. El corcho proveía un ambiente tridimensional complejo que favorece el desarrollo de las ninfas (Coulianos y Kugelberg 1973). Al llegar al

último instar las ninfas eran puestas en cajas de Petri individuales.

Las hembras vírgenes copularon luego de al menos ocho días de haber mudado. En el chinche Oncopeltus fasciatus (Lygaeidae) hay una alta mortalidad temprana en hembras que copulan en los primeros dos días de vida adulta (Loher y Gordon 1968).

Para ver las cópulas, una pareja de chinches era introducida en una caja de Petri. La pareja era reemplazada si no había empezado a copular luego de media hora. Las cópulas fueron vistas bajo el estereoscopio. El comportamiento del macho y la hembra, y la duración de la cópula fueron registrados con descripciones verbales grabadas. Se mantuvo un espejo debajo de la caja de Petri, y como el ovipositor de las hembras es parcialmente transparente, fue posible ver algunos acontecimientos genitales. Después de cada cópula, la hembra era observada por media hora para ver si expulsaba un espermatozoo.

Seis parejas de O. baranowskii y una de O. maculata fueron congeladas en cópula con nitrógeno líquido. Otras parejas de O. baranowskii fueron inmovilizadas con aerosol de cloruro de etilo ($n = 6$), o con parafina derretida ($n = 3$).

Los promedios aparecen con el error estándar (ES). Excepto donde se indica otra cosa, las pruebas estadísticas fueron de U de Mann-Whitney.

RESULTADOS

La siguiente descripción es para ambas especies, excepto donde se indica lo contrario. Al ser introducidos en las cajas de Petri, los chinches caminaban rápidamente y trataban de escapar. Luego de unos minutos, se quedaban quietos. A veces pasaban hasta media hora sin

moverse. Si dos hembras se encontraban, cada una seguía su camino. A veces un macho montaba a otro y tocaba su cápsula genital con la suya, en un aparente intento de acoplar sus genitales (abajo), pero luego de unos segundos, el macho desmontaba.

Un intento de cópula empezaba cuando el macho montaba a la hembra con sus patas anteriores y medias sobre el tórax y alas de ella. El cuerpo de ambos estaba orientado en la misma dirección. Las montadas ocurrían por el lado derecho o izquierdo de la hembra. La pata posterior del lado por el que montó el macho se mantenía en contacto con el sustrato. El macho toqueteaba la cabeza, tórax y alas de la hembra con sus antenas y patas anteriores y medias, y trataba de acoplar sus genitales con el ovipositor de la hembra. En una pareja de *O. maculata*, el macho trató de acoplar sus genitales durante un minuto, y la hembra sacudía su abdomen de lado a lado y vibraba sus antenas verticalmente. Ese movimiento de antenas también fue visto en un encuentro entre dos machos de *O. maculata*.

A veces un macho intentaba copular y la hembra se resistía: corría cuando el macho se acercaba, o sacudía su cuerpo de lado a lado cuando el macho la montaba, de modo que el macho no podía acoplar sus genitales (abajo) y desmontaba. En *O. baranowskii*, en 111 ocasiones en que una o dos parejas fueron colocadas en cajas de Petri para intentar observar cópulas, hubo 100 intentos de los machos que resultaron en 53 cópulas. De las otras 11 ocasiones, en siete ninguno de los individuos se movió durante la media hora que fueron observados; en tres ocasiones una hembra se acercó a 1-2 mm del macho, y éste no intentó copular; y hubo un macho que no logró acoplar sus genitales a pesar de que la hembra se mantuvo

quieta cuando él la había montado. En O. maculata, hubo 22 ocasiones en que una o dos parejas fueron colocadas en cajas de Petri para intentar observar cópulas. En esas hubo 18 intentos de cópula de los machos, que resultaron en 13 (72%) cópulas. En una ocasión, una hembra se acercó a un macho, y éste no intentó copular; y un macho hizo tres intentos con dos hembras y no logró acoplar sus genitales a pesar de que las hembras se mantuvieron quietas cuando él las había montado. De las 53 cópulas de O. baranowskii, 13 fueron de hembras y machos silvestres (ocho primeras y cinco segundas cópulas en cautiverio), 27 de hembras vírgenes criadas en el laboratorio (14 con machos vírgenes y 11 con machos silvestres), y 8 fueron segundas cópulas de hembras criadas en el laboratorio (abajo, 7 con machos vírgenes y 1 con un macho del campo). En O. baranowskii, el número de intentos del macho que resultaron en cópula fue significativamente mayor con hembras vírgenes (27 cópulas de 35 intentos) que con hembras no-vírgenes (13 cópulas de 36 intentos, $\chi^2 = 12.14$, $p < 0.005$). Las 13 cópulas de O. maculata fueron de machos y hembras silvestres.

El acople de los genitales involucra una torsión de 180° de la cápsula genital del macho, con respecto a la "posición de descanso", y la introducción del endofalo y el reservorio de esperma (Fig. 3.1) entre las válvulas del ovipositor de la hembra hacia su abdomen. Al pasar por el ovipositor de la hembra hacia su abdomen, el endofalo va "enrollado", como aparece en la Figura 3.1. Después se desenrolla y penetra en el ducto de la espermateca (abajo). Una hembra de O. baranowskii murió durante la cópula (estaba viva a los 196:19 min, y ya había muerto a los 215:55 min). El macho se mantuvo acoplado por lo menos cinco horas y

media, y a las catorce horas ya se había separado. Eso sugiere que el macho es capaz de terminar la cópula sin la participación activa de la hembra.

Si el macho lograba el acople genital (introducir el reservorio y el endofalo en el ovipositor de la hembra), desmontaba a la hembra y giraba hasta quedar con el cuerpo en dirección opuesta al de ella.

Las cópulas de *O. baranowskii* duraron en promedio 64.84 ± 8.59 min (mediana = 46.97, ámbito = 1.13-333.00 min, n = 52 cópulas). Las de *O. maculata* duraron casi el doble (118.30 ± 12.97 min, mediana = 112.6, ámbito = 19.17-195.00 min, n = 13 cópulas, p = 0.0006).

LA HEMBRA TOQUETE A AL MACHO DURANTE LA COPULA CON SUS PATAS POSTERIORES

En ambas especies, la hembra toqueteaba al macho durante la cópula con las patas posteriores, en promedio 16.2 segundos por minuto de cópula en *O. baranowskii*, y 3.7 s/min en *O. maculata* (abajo). El movimiento en *O. baranowskii* consistió en toquetear el abdomen, cápsula genital y alas del macho con sus tarsos posteriores con movimientos alternos de sus patas posteriores (Fig. 3.2). En *O. maculata*, el movimiento es diferente; la hembra empujaba el abdomen, cápsula genital y alas del macho hacia atrás en movimientos simultáneos (Fig. 3.2). En 18 de 48 cópulas en *O. baranowskii*, la hembra también empujó al macho al toquetearlo, pero esto ocurrió apenas ocasionalmente, y aparentemente dependía al menos en parte del ángulo entre el abdomen del macho y la hembra (si el cuerpo del macho estaba en un ángulo muy diferente de 180° con respecto al cuerpo de la hembra, el toqueteo tendía a "empujarlo"). Sin embargo, en una cópula de *O. baranowskii*, el cuerpo del macho estuvo por unos segundos a un ángulo de 90° con respecto al de la hembra mientras ella lo toqueteaba, pero no

lo empujó.

El patrón de ocurrencia del toqueteo de la hembra al macho con las patas posteriores aparece en los cuadros 3.1 y 3.2. La duración de los episodios de la hembra de toquetear al macho fue más del doble en Q. baranowskii que en Q. maculata (Cuadro 3.2). La incidencia del toqueteo de la hembra (cuantificada como los s/min de cópula en que la hembra toqueteaba, en cópulas en que lo hizo al menos una vez) fue aproximadamente cuatro veces mayor en Q. baranowskii que en Q. maculata (Cuadro 3.2).

El toqueteo de la hembra a veces ocurría desde el inicio de la cópula (el momento en que el macho desmontó a la hembra luego del acople genital y se colocó en dirección opuesta a ella). El número de cópulas en que la hembra empezó a toquetear al macho desde el inicio de la cópula fue significativamente mayor en Q. baranowskii (44 de 51 cópulas) que en Q. maculata (0 de 10 cópulas) ($G = 26.66$, calculado sumando 1 a las "casillas", $p \ll 0.005$). El número de cópulas que terminaron durante un período en el cual la hembra toqueteaba también fue mayor en Q. baranowskii (42 de 46) que en Q. maculata (6 de 11, $G = 7.37$, $p < 0.01$).

El patrón temporal de ocurrencia del toqueteo de la hembra al macho fue diferente en ambas especies (Fig. 3.3). La incidencia de la hembra de toquetear al macho fue comparada en períodos al principio, en la mitad y al final de la cópula (Cuadro 3.3). En Q. baranowskii, la incidencia de la hembra de toquetear al macho fue mayor al final de la cópula y menor en la mitad de la cópula (Cuadro 3.3) En Q. maculata, la incidencia de la hembra de empujar al macho fue 77 veces mayor al final de la cópula que al inicio, y 37 veces mayor que en la mitad (Cuadro 3.3), pero no fue

significativamente diferente entre la mitad y el inicio de la cópula (Cuadro 3.3).

La incidencia de la hembra de toquetear al macho fue 100 veces mayor en O. baranowskii que en O. maculata al inicio de la cópula (Cuadro 3.3, $p < 0.0001$), y casi tres veces mayor al final de la cópula (Cuadro 3.3, $p = 0.0018$). La incidencia en la mitad de la cópula no fue significativamente diferente entre ambas especies (Cuadro 3.3, $p = 0.57$).

En 3 de 46 cópulas de O. baranowskii, la hembra caminó y toqueteó al macho a la vez en al menos un episodio de toquetearlo. En O. maculata, la hembra nunca caminó mientras empujaba al macho.

En 23 de 45 cópulas de O. baranowskii, y en 4 de 10 cópulas de O. maculata ($G = 0.41$, $p > 0.10$), la hembra inclinó su cuerpo de modo que el ápice de su abdomen quedaba hacia arriba, al menos una vez mientras toqueteaba al macho. En ambas especies, la hembra a veces sacudía su cuerpo de lado a lado mientras toqueteaba al macho. El número de cópulas en que la hembra se sacudió al menos una vez fue significativamente mayor en O. baranowskii (43 de 48 cópulas) que en O. maculata (2 de 10) ($G = 19.65$, $p \ll 0.005$). La hembra casi nunca se sacudió durante episodios de toquetear al inicio de la cópula (1 de 47 cópulas en O. baranowskii y 0 de 10 en O. maculata, $G = 0.33$, $p > 0.1$).

En 5 de 46 cópulas de O. baranowskii, las patas posteriores de la hembra pasaron debajo del abdomen del macho y no lo tocaban por unos segundos, en al menos un episodio en que hubo toqueteadas. Eso nunca ocurrió en O. maculata.

En 22 de 46 cópulas de O. baranowskii, y en 4 de 10 cópulas de O. maculata ($G = 0.20$, $p > 0.10$), el macho interpuso sus patas posteriores

en el movimiento de la hembra de toquetearlo. Eso no impedía que la hembra lo siguiera toqueteando.

CORTEJO COPULATORIO DE LOS MACHOS

Durante la cópula en ambas especies, el macho ejecutaba hasta tres tipos de movimientos durante la cópula:

1) MONTAR A LA HEMBRA. El macho giraba 180°, se montaba sobre la hembra manteniendo el acople genital, y la toqueteaba en la cabeza, tórax, alas y abdomen con sus antenas y patas. Luego de unos segundos (abajo), desmontaba y volvía a ponerse en dirección opuesta a la hembra.

2) TOCAR LAS ALAS DE LA HEMBRA CON LAS PATAS POSTERIORES. El macho subía simultáneamente ambas patas posteriores hasta tenerlas perpendiculares al sustrato, las bajaba describiendo círculos descendientes en el aire, y tocaba las alas de la hembra una o dos veces. A veces, el macho subía las patas pero las volvía a poner en el piso sin haber tocado a la hembra (eso ocurrió en 20 de 92 subidas en *Q. baranowskii*, y en 11 de 18 subidas en *Q. maculata*, $\chi^2 = 11.54$, $p \ll 0.005$).

3) VIBRAR LAS PATAS POSTERIORES Y EL CUERPO. En *Q. baranowskii*, la vibración era suave, y no siempre era notable en el cuerpo del macho o en la hembra. En *Q. maculata*, la vibración era más fuerte y siempre hizo que el cuerpo del macho y de la hembra temblaran (en dos ocasiones, visible sin el estereoscopio). El número de cópulas en que la vibración del macho movió a la hembra fue significativamente mayor en *Q. maculata* (10 de 10 cópulas) que en *Q. baranowskii* (14 de 26 cópulas, $G = 6.24$, calculado sumando 1 a las "casillas", $p < 0.05$).

Los patrones de ocurrencia de esos movimientos aparecen en el cuadro 3.4. Los episodios del macho de tocar las alas de la hembra con

sus patas posteriores eran más largas pero menos frecuentes (en cuanto al número de episodios por cópula y por minuto de cópula) en O. maculata que en O. baranowskii (Cuadro 3.4). Los episodios del macho de vibrar sus patas posteriores y cuerpo eran más largos pero menos frecuentes (en cuanto al número de episodios por cópula y por minuto de cópula) en O. baranowskii que en O. maculata (Cuadro 3.4).

En O. baranowskii, tres machos y dos hembras trataron por varios minutos de clavar el rostro en el piso de la caja de Petri. Una cópula (Ozophora sp.) fue vista sobre un siconio de higuero, y el macho y la hembra tenían el rostro clavado en el fruto.

Al final de la cópula, el macho casi siempre era el que empezaba a caminar justo antes de separarse. Sólo en una cópula de O. maculata fue la hembra la que inició la separación.

ACONTECIMIENTOS GENITALES

MOVIMIENTOS DEL RESERVORIO DE ESPERMATOZOIDES

Al inicio de la cópula, inmediatamente después de que el macho había desmontado a la hembra y orientado su cuerpo en dirección opuesta al de ella, el reservorio de espermatozoides y el endofalo del macho eran visibles mientras pasaban entre las válvulas del ovipositor de la hembra. Luego entraban en el abdomen de la hembra y se perdían de vista. El momento exacto en que entraban en el abdomen de la hembra al principio de la cópula no fue determinado, pero en O. baranowskii ya habían entrado a los 53.2 ± 4.4 s del inicio de la cópula (mediana = 49.0, ámbito = 15-156, n = 45 cópulas). En O. maculata, ese plazo fue 28.1 ± 2.6 s (mediana = 26.5, ámbito = 11-40, n = 12).

En O. baranowskii, hubo cuatro "pseudo-cópulas" en que el macho

montó a la hembra, luego se volteó 180°, pero el reservorio no llegó a entrar en el abdomen de la hembra. Duraron 1.13, 1.6, 1.63 y 1.75 min (en la de 1.63 min, el reservorio sí entró en el abdomen de la hembra, pero sólo por 15 s). Esas pseudo-cópulas tuvieron una incidencia de la hembra de toquetear al macho muy alta (una de 47.43 y las otras tres de 60 s/min) (ver Fig. 3.6), y fueron excluidas de las comparaciones estadísticas.

El reservorio a veces salía del abdomen de la hembra durante la cópula, entraba y salía varias veces de la cápsula genital del macho, y luego entraba de nuevo en el abdomen de la hembra. El patrón de ocurrencia de las salidas del reservorio aparece en los cuadros 3.1 y 3.5. La duración de las salidas del reservorio fue más del doble, y hubo significativamente más salidas, en *O. maculata* que en *O. baranowskii* (Cuadro 3.5).

En una ocasión en *O. baranowskii*, fue posible ver el reservorio dentro del abdomen de la hembra por unos segundos. El reservorio vibraba dentro de la hembra y al mismo tiempo había un flujo de material que pasaba dentro del ovipositor hacia la hembra (abajo). Luego de unos segundos, el reservorio se perdió de vista dentro del abdomen de la hembra. Esto ocurrió en aproximadamente 62:18 h de una cópula que duró 117:50 h. El reservorio había salido 10 min antes, y volvió a salir 40 min después.

En siete cópulas de *O. baranowskii*, se logró ver el ovipositor en el momento en que la cópula terminó. En dos casos, el reservorio estuvo dentro del abdomen de la hembra hasta el último momento (un momento estaba adentro, y al siguiente los individuos ya se habían separado). En

cuatro casos, el reservorio salió 1, 3, 10 y 35 s antes del final de la cópula. En la única cópula de O. maculata en que se pudo determinar ésto, el reservorio salió 9 s antes del final.

MOVIMIENTOS DE LA CÁPSULA GENITAL Y EL OVIPOSITOR

El ovipositor de la hembra a veces entraba y salía leve y repetidamente de la cápsula genital del macho. Ese movimiento se confundía con otro en que algo dentro del abdomen de la hembra aparentemente bajaba y empujaba el extremo basal del ovipositor de la hembra hacia abajo. Esos movimientos ocurrían a veces cuando el reservorio de espermatozoides estaba en el abdomen de la hembra, y a veces cuando el reservorio estaba pasando por el ovipositor de la hembra hacia su abdomen. Fueron vistos en 19 cópulas de O. baranowskii y 10 de O. maculata (eso no refleja la frecuencia con que ocurrieron, sino las veces en que el ángulo de los chinchas y la luz permitió ver el movimiento). En dos cópulas de O. maculata, se logró ver que la cápsula genital frotó el ano de la hembra mientras ocurría este movimiento, al pasar el reservorio por el ovipositor hacia el abdomen de la hembra.

En 17 cópulas de O. baranowskii y 2 de O. maculata, se logró ver un tintineo o bombeo dentro de la cápsula genital del macho.

A veces en los períodos en que el reservorio estaba en el abdomen de la hembra, se veía un flujo de material que pasaba por el ovipositor (y presumiblemente el endofalo) hacia el abdomen de la hembra. Eso fue visto en ocho cópulas de O. baranowskii, pero no fue visto en O. maculata.

ACOPLE INTERNO DE LOS GENITALES

En las 15 parejas de O. baranowskii y la pareja de O. maculata que

fueron congeladas mientras copulaban, el endofalo estaba dentro del ducto de la espermateca (Fig. 3.1). En 10 de 11 disecciones de Q. baranowskii y en la disección de Q. maculata, el ápice del endofalo no había entrado en la porción de pared gruesa del ducto de la espermateca (Fig. 3.1). En una disección de Q. baranowskii, el ápice del endofalo había penetrado en la sección de pared gruesa del ducto de la espermateca (Fig. 3.1), pero no había alcanzado a la espermateca. En todos los casos, el reservorio estaba fuera del abdomen de la hembra (en el ovipositor), lo que sugiere que los machos habían tenido tiempo de empezar a retraer sus genitales antes de morir. Esto implica que el alcance del endofalo dentro del ducto de la espermateca fue sub-estimado. Por otro lado, el endofalo siempre pasaba enrollado (Fig. 3.1) por el ovipositor de la hembra al salir de su abdomen (arriba), lo que sugiere que las disecciones anteriores no muestran el acople "normal" de los genitales del macho y la hembra.

La longitud de un espermatozoide en un espermatóforo expulsado por una hembra de Q. maculata fue medida con una rejilla óptica, y fue de aproximadamente 0.88 mm.

EXPULSION DE ESPERMATOFOROS

En ambas especies, la hembra a veces expulsaba un espermatóforo (Fig. 3.4) luego de la cópula. El número de cópulas luego de las cuales la hembra expuso un espermatóforo fue significativamente mayor en Q. maculata que en Q. baranowskii (Cuadro 3.1).

Cuando una hembra expulsaba un espermatóforo, las válvulas de su ovipositor se frotaban una contra otra, y el espermatóforo quedaba en el ápice del ovipositor. Luego la hembra se frotaba el ovipositor con las patas posteriores, o frotaba el ovipositor contra el sustrato.

El plazo entre el final de la cópula y la expulsión del espermátforo fue de 3, 11 y 18 min en O. baranowskii (n = 3), y de 10.1 ± 1.5 min, mediana = 10.0, ámbito = 4-20, n = 10) en O. maculata .

Siete espermátforos de O. baranowskii fueron revisados al microscopio. Cinco estaban llenos de espermatozoides vivos y dos no contenían espermatozoides (uno de esos estaba lleno de lo que parecía ser glóbulos de aceite). El espermátforo que parecía tener aceite fue expulsado 11 min luego de la cópula. Los seis espermátforos expulsados por hembras de O. maculata estaban llenos de espermatozoides.

ASOCIACION ENTRE EL COMPORTAMIENTO DE MACHOS Y HEMBRAS Y ASPECTOS DE LA COPULA

En ambas especies, los movimientos del macho de montar a la hembra y de tocarle las alas con sus patas posteriores fueron clasificados según ocurrieron o no durante un episodio de la hembra de toquetear al macho. Se consideró que un movimiento del macho ocurría "durante" un episodio de la hembra de toquetearlo sólo si ocurría entre el inicio y el fin del episodio. Si el macho hacía el movimiento en el mismo segundo en que la hembra empezaba o terminaba de toquetearlo, el movimiento no era considerado como "durante".

En O. baranowskii, la montada del macho a la hembra estuvo asociada con episodios en que la hembra lo toqueteaba (Cuadro 3.6), y ocurrió con mayor frecuencia en la segunda mitad de los episodios de la hembra de toquetearlo: hubo 22 montadas en la primera mitad de los episodios, y 39 en la segunda mitad ($\chi^2 = 4.74$, $p < 0.05$) Cuatro montadas del macho que ocurrieron exactamente en la mitad de un episodio de la hembra de toquetearlo, y una montada que abarcó casi toda la duración del episodio, no fueron tomadas en cuenta. La duración de los episodios de la hembra de

toquetear al macho en que hubo montadas del macho (promedio = 196.7 ± 33 s, mediana = 118, ámbito = 15-982, n = 50 episodios) fue casi siete veces mayor que la duración de los episodios en que no hubo montadas del macho (promedio = 28.58 ± 1.95 s, mediana = 11, ámbito = 1-501, n = 813 episodios). En los episodios de la hembra de toquetear en que hubo al menos una montada del macho, la duración del episodio estuvo asociada significativamente con el número de montadas que hubo en el episodio (Fig. 3.5).

En *O. maculata*, todas las 50 montadas y las 5 tocadas a las alas de la hembra ocurrieron en períodos en que la hembra no empujaba al macho.

En *O. baranowskii*, el toqueteo de la hembra casi nunca ocurrió cuando el macho vibraba (aplicando el mismo criterio que arriba) (Cuadro 3.7). Eso puede deberse a que, durante episodios en que la hembra toquetea al macho, la vibración sería difícil de notar porque es relativamente suave. Por el contrario, en *O. maculata*, la empujada de la hembra estuvo asociada con períodos en que el macho temblaba (Cuadro 3.7). El temblor del macho en *O. maculata* es relativamente fuerte y más fácil de notar.

En *O. baranowskii*, el toqueteo de la hembra estuvo asociado con períodos en que el reservorio estaba dentro de ella, y lo contrario ocurrió en *O. maculata* (Cuadro 3.8). Una vez en *O. maculata*, la cópula terminó cuando la hembra empujaba relativamente duro y el reservorio estaba afuera.

En ambas especies, la hembra a veces toqueteaba al macho más duro de lo usual. Eso se veía como aparentes patadas en *O. baranowskii* y como empujones que estiraban mucho las membranas entre la cápsula genital y el

abdomen del macho en O. maculata. La incidencia (s/min) de la hembra de toquetear al macho no fue significativamente diferente entre cópulas en que la hembra toqueteó duro al menos una vez y cópulas en las que no toqueteó duro, en O. baranowskii y O. maculata (Cuadro 3.9). La incidencia con la cual la hembra toqueteaba al macho (s/min) tampoco fue significativamente diferente en cópulas en que la hembra se sacudió al menos una vez durante un período de toquetear, y en las cópulas en que no se sacudió, en O. baranowskii y O. maculata (Cuadro 3.10). En ambas especies, no hubo diferencia significativa entre la duración de cópulas en que la hembra toqueteó o empujó duro al macho, o se sacudió de lado a lado al menos una vez y de cópulas en que la hembra no toqueteó o empujó duro al macho, y no se sacudió de lado a lado (Cuadro 3.11).

En ambas especies, los machos a veces empezaban a hacer el movimiento de montar a la hembra y no llegaban por el toqueteo de la hembra. Eso ocurrió con mayor frecuencia en O. baranowskii (44 "fracasos" de 225 intentos) que en O. maculata (3 de 62 intentos, $\chi^2 = 7.68$, $p < 0.01$).

En O. baranowskii, la incidencia con la cual la hembra toqueteaba al macho estuvo asociada de forma negativa con la duración de la cópula (Fig. 3.6). No hubo asociaciones significativas entre la duración de la cópula o la incidencia de la hembra de toquetear al macho con la incidencia del macho de montar a la hembra, de tocarle las alas, o de vibrar, ni con la incidencia de las salidas del reservorio (Cuadro 3.12). La incidencia del macho de montar a la hembra estuvo asociada de forma positiva con la incidencia del macho de tocarle las alas (Fig. 3.7). No hubo asociación significativa entre los otros movimientos del macho

(Cuadro 3.12). No hubo ninguna asociación significativa en O. maculata (Cuadro 3.13).

En O. baranowskii, la duración de las cópulas luego de las cuales la hembra expulsó un espermatozoido fue significativamente mayor que la de las cópulas luego de las cuales la hembra no expulsó un espermatozoido (Fig. 3.6). Sin embargo, no hubo diferencias significativas entre cópulas luego de las cuales la hembra expulsó un espermatozoido o no en cuanto a los movimientos del macho y la salida del reservorio (Cuadro 3.14). En O. maculata, no hubo diferencias significativas en ninguno de los aspectos de la cópula analizados en relación con la expulsión de espermatozoidos (Cuadro 3.14).

COPULAS DE HEMBRAS VIRGENES Y NO-VIRGENES EN O. baranowskii

Veintisiete cópulas de hembras vírgenes criadas en el laboratorio fueron comparadas con trece cópulas de hembras que habían copulado al menos una vez antes (ocho segundas cópulas de hembras criadas en el laboratorio y cinco segundas cópulas de hembras silvestres). No hubo diferencias significativas en ninguno de los aspectos que fueron evaluados (Cuadros 3.15 y 3.16).

DISCUSION

Este trabajo documenta la divergencia en el comportamiento de cópula de los machos y hembras de O. baranowskii y O. maculata. La duración de la cópula es diferente entre ambas especies. El cortejo copulatorio de los machos de ambas especies difirió en que:

- 1) la vibración del macho en O. maculata fue mucho más fuerte;
- 2) la vibración del macho ocurrió más frecuentemente en O. maculata;
- 3) la duración de los episodios del macho de vibrar fue mucho mayor en O.

baranowskii;

4) la incidencia (episodios/min) del macho de vibrar fue mucho mayor en

Q. maculata;

5) la duración de los episodios del macho de tocar las alas de la hembra con sus patas posteriores fue mayor en Q. maculata;

6) la incidencia (episodios/min) del macho de tocar las alas de la hembra con las patas posteriores fue mucho mayor en Q. baranowskii.

Además, en Q. maculata, el reservorio de espermatozoides salía del abdomen de la hembra con mayor frecuencia, las salidas del reservorio duraban más del doble, y las hembras expulsaban espermátóforos más frecuentemente.

El movimiento de la hembra de toquetear al macho con sus patas posteriores también difirió entre ambas especies:

1) en Q. baranowskii era un toqueteo relativamente suave en que las patas de la hembra se movían de forma alterna; en Q. maculata era un empujón relativamente duro en que las patas se movían simultáneamente;

2) la duración de los episodios de la hembra de toquetear al macho fue más del doble en Q. baranowskii que Q. maculata;

3) la incidencia (s/min) de la hembra de toquetear al macho fue mucho mayor en Q. baranowskii;

4) el toqueteo ocurrió al principio de la cópula con mayor frecuencia en Q. baranowskii que en Q. maculata; y

4) en Q. baranowskii, la hembra tendió a toquetear al macho con más frecuencia en períodos en que el endofalo y el reservorio estaban dentro de ella, mientras que lo opuesto ocurrió en Q. maculata.

El comportamiento de cópula de los machos de ambas especies calza

con los criterios para ser considerado cortejo (Eberhard 1994). Este comportamiento era:

- 1) estereotipado y repetido en una misma cópula y entre cópulas.
- 2) apropiado para estimular a las hembras.
- 3) mecánicamente irrelevante en cuanto a los problemas de los machos de mantenerse agarrados a las hembras.

La función más probable del cortejo copulatorio de los machos es afectar la elección críptica de las hembras (Eberhard 1991, 1994, 1996). Eso implica que evoluciona bajo selección sexual y predice que debe diferir frecuentemente entre especies cercanamente relacionadas. El cortejo copulatorio difiere entre especies del mismo género en todos los 26 géneros para los que hay datos (Simpson 1975; Lachmann 1994; Rodríguez y Eberhard 1994; Eberhard 1996; Rodríguez 1996; Eberhard y Kariko en prep.). Hay datos de ocho especies que muestran diferencias intra-específicas (Cowan 1986; Wcislo *et al.* 1992; Huber 1993; Eberhard 1994; Wcislo y Buchmann 1995), y sólo un caso en que no hubo diferencias entre poblaciones de la misma especie (Hunter *et al.* 1996).

El comportamiento de la hembra de toquetear al macho también difiere entre *O. baranowskii* y *O. maculata*, y cumple con los requisitos para ser considerado "cortejo" en *O. baranowskii*. Esto sugiere que puede tener una función en el contexto de selección sexual. Los empujones de *O. maculata* tienden a concentrarse al final de la cópula, pero el toqueteo en *O. baranowskii* también ocurre con frecuencia al inicio de la cópula y es relativamente suave.

Hay cuatro factores que sugieren que el toqueteo de la hembra podría tener el efecto de "cansar" al macho: 1) la asociación de la

montada del macho a la hembra con episodios en que la hembra lo toquetea; 2) la mayor frecuencia de montadas del macho que ocurren en la segunda mitad de los episodios de la hembra de toquetearlo; 3) la mayor duración de los episodios de la hembra de toquetear al macho en que hubo montadas del macho; y 4) la asociación entre la duración de los episodios de toqueteo y el número de montadas. La hembra no alcanzaba a toquetear al macho mientras el estaba montada sobre ella, y podría darle un "descanso" al macho. Rodríguez (1996) documenta la relación entre el toqueteo de la hembra y la transferencia de espermatozoides, en *O. baranowskii*. En algunas cópulas no hubo transferencia de espermatozoides, y esas cópulas fueron cópulas de una duración relativamente corta, y una alta incidencia del toqueteo de la hembra al macho.

En aproximadamente el 5% de los insectos y arañas de un estudio con observaciones detalladas ($n = 132$ especies, Eberhard 1994), la hembra hizo durante la cópula un comportamiento que parece ser cortejo. Esas especies no están cercanamente emparentadas entre sí (Cuadro 3.17), de modo que cada uno de esos casos probablemente tuvo un origen evolutivo separado. Hay casos adicionales en que la hembra parece cortejar al macho durante la cópula en moscas (Thomas 1950; Kotrba en prep.) y avispas (Ridsdill Smith 1970; Alcock 1981).

El comportamiento de la hembra durante la cópula en el chinche *Oncopeltus fasciatus* (Loher y Gordon 1968) parece ser un caso similar al de *O. maculata*. En *O. fasciatus*, la hembra mueve su abdomen de lado a lado en diferentes momentos: antes de la cópula parece ser un rechazo al macho que intenta acoplarse, al final de la cópula parece ser un intento de quitarse al macho, pero cuando ocurre temprano en la cópula, el

movimiento es suave y de corta duración (Loher y Gordon 1968). Al final de la cópula, la hembra también empuja al macho con sus patas posteriores (Loher y Gordon 1968). Las hembras muy jóvenes son poco receptivas a cópulas, y parecen ser capaces de rechazar a los machos (Loher y Gordon 1968).

Por otro lado, la purruja Culicoides melleus (Diptera: Ceratopogonidae) presenta el caso más similar a lo que aparentemente ocurre en O. baranowskii (Linley y Adams 1972; Linley 1975a, 1975b; Linley y Hinds 1975a, 1975b; Linley y Mook 1975; Rodríguez 1996). En C. melleus, la hembra patea al macho al inicio y durante la cópula, y las patadas de la hembra aparentemente inducen al macho a soltar el acople de sus genitales. La terminación temprana de la cópula impide que el macho transfiera una "carga completa" de espermatozoides al espermatóforo que coloca en la apertura genital de la hembra. Además, si la cópula termina temprano, aumenta la probabilidad de que el espermatóforo quede adherido a los genitales del macho y no a los de la hembra cuando la pareja se separa. El comportamiento de la hembra de patear al macho tiene un efecto sobre la paternidad del macho en la progenie de la hembra.

REFERENCIAS

- Alcock, J. 1981. Notes on the reproductive behaviour of some Australian thynnine wasps (Hymenoptera: Tiphiidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 54:681-693. Citado en: R. Preston-Mafham y K. Preston-Mafham. 1993. *The Encyclopedia of Land Invertebrate Behaviour*. MIT. p. 117-118.
- Coulianos, C.-C. & O. Kugelberg. 1973. A simple method for rearing terrestrial Heteroptera, with special reference to seed-bugs (Het. Lygaeidae). *Ent. Scand.* 4(2):105-110.
- Cowan, D. P. 1986. Sexual behavior of eumenid wasps (Hymenoptera: Eumenidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 88(3):531-541.

- Eberhard, W. G. 1991. Copulatory courtship and cryptic female choice. *Biological Reviews* 66:1-31.
- Eberhard, W. G.. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution* 48(3):711-733.
- Eberhard, W. G. 1996. Female control: Sexual selection and cryptic female choice. Princeton.
- Huber, B. A. 1993. Genital mechanics and sexual selection in the spider Nesticus cellulanus (Araneae: Nesticidae). *Canadian Journal of Zoology* 71:2437-2447.
- Hunter, M. S.; M. F. Antolin & M. Rose. 1996. Courtship behavior, reproductive relationships, and allozyme patterns of three North American populations of Eretmocerus nr. californicus (Hymenoptera: Aphelinidae) parasitizing the whitefly Bemisia sp., tabaci complex (Homoptera: Aleyrodidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 98(1):126-137.
- Kotrba, M. Sperm transfer by spermatophore in Diptera: New results from the Diopsidae. en prep.
- Lachmann, A. 1994. Struktur und Evolution der Fortpflanzungsorgane und Fortpflanzungssysteme von fünf Coproica - Arten (Diptera, Sphaeroceridae). Disertación doctoral, Universidad de Berlín.
- Linley, J. R. 1975a. Sperm supply and its utilization in doubly inseminated flies, Culicoides melleus. *Journal of Insect Physiology* 21:1785-1788.
- Linley, J. R. 1975b. Termination of copulation and associated behaviour in Culicoides melleus (Coq.) (Diptera: Ceratopogonidae). *Bulletin of Entomological Research* 65:143-156.
- Linley, J. R. & G. M. Adams. 1972. A study of the mating behaviour of Culicoides melleus (Coquillett) (Diptera: Ceratopogonidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 124(2):81-121.
- Linley, J. R. & M. J. Hinds. 1975a. Quantity of the male ejaculate influenced by female unreceptivity in the fly, Culicoides melleus. *Journal of Insect Physiology* 21:281-285.
- Linley, J. R. & M. J. Hinds. 1975b. Sperm loss at copulation in Culicoides melleus. *Journal of Entomology* (A)50(1):37-41.
- Linley, J. R. & M. S. Mook. 1975. Behavioural interaction between sexually experienced Culicoides melleus (Coquillett) (Diptera: Ceratopogonidae). *Behaviour* LIV(1-2):97-110.

- Loher, W. & H. T. Gordon. 1968. The maturation of sexual behavior in a new strain of the large milkweed bug, Oncopeltus fasciatus. *Annals of the Entomological Society of America* 61(6):1566-1572.
- Ridsdill Smith, T. J. 1970. The behaviour of Hemithynnus hyalinatus (Hymenoptera: Tiphidae) with some notes on other Thynnine. *Journal of the Australian Entomological Society* 9:196-208. Citado en: R. Preston-Mafham y K. Preston-Mafham. 1993. *The Encyclopedia of Land Invertebrate Behaviour*. MIT. p. 117-118.
- Rodríguez, R. L. 1996. *Biología sexual de dos abejones (Coleoptera: Cicindelidae) y tres chinches (Heteroptera: Lygaeidae)*. Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica.
- Rodríguez S., R. L. & W. G. Eberhard. 1994. Courtship before and during copulation in two species of Xyonysius bugs (Hemiptera, Lygaeidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 67(1):37-45.
- Simpson, K. W. 1975. Biology and immature stages of three species of nearctic Ochtera (Diptera: Ephydriidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 77:129-155.
- Slater, J. A. 1972. Lygaeid bugs (Hemiptera: Lygaeidae) as seed predators of figs. *Biotropica* 4:145-151.
- Slater, J. A. 1983. The Ozophora of Panama, with descriptions of thirteen new species (Hemiptera, Lygaeidae). *American Museum Novitates* 2765:1-29.
- Slater, J. A. 1987. A Revision of the Ozophora umbrosa complex in the West Indies (Hemiptera: Lygaeidae). *Journal of the New York Entomological Society* 95:414-427.
- Slater, J. A. & J. E. O'Donnell. 1979. An analysis of the Ozophora laticephala-complex with the description of eight new species (Hemiptera: Lygaeidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 52(1):154-179.
- Thomas, H. T. 1950. Field notes on the mating habits of Sarcophaga Meigen (Diptera). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)* 25:93-98.
- Thornhill, R. 1983. Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly Harpobittacus nigriceps. *The American Naturalist* 122:765-788.
- Wcislo, W. T. 1990. Parasitic and courtship behavior of Phalacrotophora halictorum (Diptera: Phoridae) at a nesting site of Lasioglossum figueresi (Hymenoptera: Halictidae). *Revista de Biología Tropical* 38(2A):205-209.

- Wcislo, W. T. & S. L. Buchmann. 1995. Mating behaviour in the bees, Dieunomia heteropoda and Nomia tetrazonata, with a review of courtship in Nomiinae (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of Natural History* 29:1015-1027.
- Wcislo, W. T.; R. L. Minkley & H. S. Spangler. 1992. Precopulatory courtship behavior in a solitary sweat bee Nomia triangulifera (Hymenoptera: Halictidae). *Apidologie* 23:431-442.

Cuadro 3.1. Número de cópulas en que los movimientos del macho y la hembra, y reservorio del espermatozooides, y la expulsión de espermatozoides ocurrieron al menos una vez, en *Q. baranowskii* y *Q. maculata*.

	toqueteo de la hembra	montada del macho a la hembra	tocada del macho a las alas de la hembra	vibración del macho	salida del reservorio	expulsión de espermatozoides
<i>baranowskii</i>	50 de 50	40 de 51	25 de 51	31 de 49	13 de 49	14 de 51
<i>maculata</i>	10 de 11	10 de 10	4 de 11	10 de 10	10 de 11	10 de 13
	G = 3.27*, p > 0.05	G = 1.74*, p > 0.10	$\chi^2 = 0.11$ p > 0.1	G = 4.51 p < 0.05	$\chi^2 = 14.01$ p << 0.005	G = 10.69 p < 0.05

* valor calculado sumando 1 a las casillas

Cuadro 3.2. Patrones de ocurrencia del movimiento de la hembra de toquetear al macho, en *Q. baranowskii* y *Q. maculata*. El promedio por cópula de la duración de los episodios fue calculado para comparar la duración entre ambas especies. La incidencia del movimiento es los segundos por minuto de cópula en que la hembra tocó al macho.

	episodios por cópula		duración (min) de los episodios		promedio por cópula de la duración (min) de los episodios		incidencia (s/min)	
	<i>baranowskii</i>	<i>maculata</i>	<i>baranowskii</i>	<i>maculata</i>	<i>baranowskii</i>	<i>maculata</i>	<i>baranowskii</i>	<i>maculata</i>
promedio	18.4	16.8	39	27	45.9	20.0	16.2	3.7
ES	1.9	4.8	3	8	5.2	5.9	2.1	1.6
mediana	15.0	14.5	12	7	35.6	11.8	12.7	2.1
ámbito	4-69	1-48	1-982	1-980	4.6-202.8	4.8-59.6	0.7-60.0	0.03-14.53
n	48	10	877	168	47	10	50	10
	cópulas	cópulas	episodios	episodios	cópulas	cópulas	cópulas	cópulas
	p = 0.43		p = 0.0051				p = 0.004	

Cuadro 3.3. Incidencia de la hembra de toquetear al macho al inicio, en la mitad y al final de la cópula. La incidencia fue calculada en períodos de 1/10 de la duración promedio de la cópula. En *Q. baranowskii*, la duración promedio de la cópula fue 64.8 min, y la incidencia de la hembra de toquetear al macho fue calculada para los primeros y últimos 6.5 min de cada cópula, y para 3.25 min antes y después de la mitad de la cópula. Hubo seis cópulas que no pudieron ser divididas en períodos de 6.5 min (duraron menos de 23 min) y no fueron tomadas en cuenta para este análisis. En *Q. maculata*, la duración promedio de la cópula fue de 118.3 min, y la incidencia de la hembra de empujar al macho fue calculada en períodos de 11.8 min. En *Q. baranowskii*, la incidencia de la hembra de toquetear al macho fue mayor al final de la cópula y menor en la mitad de la cópula (Kruskal-Wallis, $p < 0.00001$, y los tres períodos difirieron entre sí según la prueba a posteriori de Tukey). En *Q. maculata*, la incidencia de la hembra de empujar al macho fue 77 veces mayor al final de la cópula que al inicio, y 37 veces mayor que en la mitad (Kruskal-Wallis, $p = 0.0013$), pero no fue significativamente diferente entre la mitad y el inicio de la cópula (la prueba a posteriori de Tukey no separó a esos períodos, χ^2 de Mann-Whitney = 0.79).

	Inicio de la cópula		Mitad de la cópula		Final de la cópula	
	<i>baranowskii</i>	<i>maculata</i>	<i>baranowskii</i>	<i>maculata</i>	<i>baranowskii</i>	<i>maculata</i>
promedio	17.68	0.17	3.02	0.35	36.05	13.04
ES	2.01	0.10	1.22	0.23	3.00	6.46
mediana	12.46	0	0	0	40.77	3.31
ámbito	1.85-58.92	0-1.02	0-35.08	0-2.46	0-60	0-60
n (cópulas)	46	11	44	11	42	11

Cuadro 3.4. Patrones de ocurrencia de los movimientos de cortejo del macho, en *O. baranowskii* y *O. maculata*. El promedio por cópula de la duración de los episodios fue calculado para comparar la duración entre ambas especies. Las incidencias de los movimientos fueron calculadas como: montadas/min de cópula, episodios de tocar las alas de la hembra con las patas posteriores/min de cópula, y episodios de vibrar las patas posteriores y el cuerpo/min de cópula.

MONTAR A LA HEMBRA

	montadas/cópula		duración (min) de las montadas		promedio por cópula de la duración de las montadas		incidencia (montadas/min)	
	<i>baranowskii maculata</i>		<i>baranowskii maculata</i>		<i>baranowskii maculata</i>		<i>baranowskii maculata</i>	
promedio	4.7	5.3	6.2	10.2	6.2	10.3	0.080	0.042
ES	0.6	1.3	0.4	1.7	0.6	2.2	0.011	0.011
mediana	3.5	4.5	5.0	7.0	6.0	8.0	0.060	0.035
ámbito	1-17	1-13	1-45	2-88	2-23	4-26.5	0.050-0.324	0.070-
0.116								
n	40	10	188	53	40	10	40	10
	cópulas	cópulas	montadas	montadas	cópulas	cópulas	cópulas	cópulas
	p = 0.68				p = 0.08		p = 0.06	

TOCAR LAS ALAS DE LA HEMBRA CON LAS PATAS POSTERIORES

	episodios/cópula		duración (min) de los episodios		promedio por cópula de la duración de los episodios		incidencia (episodios/min)	
	<i>baranowskii maculata</i>		<i>baranowskii maculata</i>		<i>baranowskii maculata</i>		<i>baranowskii maculata</i>	
promedio	2.9	1,1,1,2	2.4	2,3,5,5,7	2.3	4.5	0.048	0.009
ES	0.4		0.1		1.8	1.0	0.008	0.001
mediana	3		2.0		2.0	4.5	0.032	0.010
ámbito	1-6		1-7		1-5	2-7	0.004-0.146	0.006-0.010
n	25	4	74	5	25	4	25	4
	cópulas	cópulas	episodios	episodios	cópulas	cópulas	cópulas	cópulas
	p = 0.08				p = 0.04		p = 0.0065	

VIBRAR LAS PATAS POSTERIORES Y EL CUERPO

	episodios/cópula		duración (min) de los episodios		promedio por cópula de la duración de los episodios		incidencia (episodios/min)		incidencia (s/min)	
	<i>baranowskii maculata</i>		<i>baranowskii maculata</i>		<i>baranowskii maculata</i>		<i>baranowskii maculata</i>		<i>baranowskii maculata</i>	
promedio	1.4	29.4	1688	71.2	1639	59.9	0.022	0.219	23.8	13.3
ES	0.1	4.5	311	7.9	353.4	13.9	0.003	0.028	3.8	4.3
mediana	1.0	30.5	767.5	28.5	838	41.8	0.020	0.231	22.1	9.4
ámbito	1-4	7-51	20-6706	1-1302	20-6284	8.1-135.8	0.003-0.086	0.058-0.318	0.2-55.6	1.7-38.1
n	31	10	40	288	29	10	30	10	29	10
	cópulas	cópulas	episodios	episodios	cópulas	cópulas	cópulas	cópulas	cópulas	cópulas
	p < 0.0001				p = 0.0009		p < 0.0001		p = 0.10	

Cuadro 3.5. Patrón de ocurrencia de las salidas del endofalo y reservorio, en *Q. baranowskii* y *Q. maculata*. El promedio por cópula del tiempo que el endofalo y el reservorio estuvieron fuera del abdomen de la hembra (duración de las salidas) fue calculado para comparar entre ambas especies. La incidencia de las salidas fue calculada como el número de salidas/min de cópulas y como los s/min de cópula que el reservorio estuvo afuera del abdomen de la hembra.

	salidas/cópula		duración (min) de las salidas		promedio/cópula de la duración de salidas		incidencia (salidas/min)		incidencia (s/min)	
	<i>baranowskii maculata</i>		<i>baranowskii maculata</i>		<i>baranowskii maculata</i>		<i>baranowskii maculata</i>		<i>baranowskii maculata</i>	
promedio	3.0	10.2	33.7	55.4	30.2	67.9	0.128	0.083	3.2	3.8
ES	0.6	1.3	2.0	5.2	3.1	11.8	0.051	0.015	1.2	0.4
mediana	2.0	9.0	33.5	31.0	32.9	61.0	0.058	0.076	0.9	3.7
ámbito	1-7	5-17	10-57	3-203	10-44	22.8-137.6	0.1-0.614	0.028-0.204	0.4-9.8	1.4-6.2
n	13	10	34	88	12	10	12	10	9	10
	cópulas	cópulas	salidas	salidas	cópulas	cópulas	cópulas	cópulas	cópulas	cópulas
	p = 0.0004				p = 0.015		p = 0.62		p = 0.27	

Cuadro 3.6. En *Q. baranowskii*, el cortejo copulatorio del macho estuvo asociado con el toqueteo de la hembra. Las montadas del macho estuvieron significativamente asociadas con episodios en que la hembra lo toqueteaba. La distribución nula fue calculada según el promedio de la incidencia de la hembra de toquetear al macho: promedio = 16.2 s/min, 16.2/60 = 0.27. La distribución nula fue de 0.27 (proporción de movimientos que deberían ocurrir durante episodios de la hembra de toquetear al macho) a 0.73.

	número de montadas		número de tocasas a las alas de la hembra	
		esperado		esperado
durante episodios de la hembra de toquetear al macho	66	50.49	33	20.52
durante periodos en que la hembra no toqueteaba al macho	121	136.51	53	55.48
	$\chi^2 = 6.53, p < 0.01$		$\chi^2 = 0.41, p > 0.10$	

Cuadro 3.7. Toqueteo de la hembra al macho y episodios del macho de vibrar sus patas y cuerpo. En *Q. baranowskii*, los episodios de la hembra de toquetear al macho estuvieron significativamente asociados con períodos en que el macho no vibraba. La distribución nula fue calculada según el promedio de la tasa vibrar del macho: promedio = 23.8 s/min, 23.8/60 = 0.40. La distribución nula fue de 0.40 (proporción de episodios de la hembra de tocar que deberían ocurrir durante episodios de vibrar del macho) a 0.60. Lo opuesto ocurrió en *Q. maculata*: los episodios de la hembra de empujar al macho estuvieron significativamente asociados con períodos en que el macho temblaba. La distribución nula fue calculada según el promedio de la tasa de temblar del macho: promedio = 13.3 s/min, 13.3/60 = 0.22. La distribución nula fue de 0.22 (proporción de episodios de la hembra de empujar que deberían ocurrir durante episodios de temblar del macho) a 0.78.

<i>Q. baranowskii</i>			<i>Q. maculata</i>		
episodios de toquetear de la hembra que ocurren durante un período:			episodios de empujar de la hembra que ocurren durante un período:		
		esperado			esperado
de vibrar del macho:	250	333.6	de temblar del macho:	82	67.2
en que el macho no vibra:	584	500.4	en que el macho no tiembla:	86	100.8
		$\chi^2 = 32.89, p \ll 0.005$			$\chi^2 = 70.37, p \ll 0.005$

Cuadro 3.8. Toqueteo de la hembra al macho y períodos en que el endofalo y el reservorio permanecen fuera del abdomen de la hembra. En *Q. baranowskii*, el toqueteo de la hembra estuvo significativamente asociado con períodos en que el reservorio estaba adentro de su abdomen. La distribución nula fue calculada según la incidencia promedio (s/min) de las salidas del reservorio. El promedio fue de 3.2 s/min, 3.2/60 = 0.053. La distribución nula fue de 0.053 (proporción de los episodios de la hembra de toquetear que deberían ocurrir cuando el reservorio está afuera) a 0.947. Lo opuesto ocurrió en *Q. maculata*: la empujada de la hembra estuvo significativamente asociada con períodos en que el reservorio estaba afuera de su abdomen. La incidencia promedio (s/min) de las salidas del reservorio fue de 3.8 s/min, 3.8/60 = 0.063. La distribución nula fue de 0.063 (proporción de los episodios de la hembra de empujar que deberían ocurrir cuando el reservorio está afuera) a 0.937.

<i>Q. baranowskii</i>			<i>Q. maculata</i>		
episodios de toquetear de la hembra que ocurren durante un período en que el reservorio está:			episodios de empujar de la hembra que ocurren durante un período en que el reservorio está:		
		esperado			esperado
afuera:	33	45.95	afuera:	36	11.21
adentro:	834	821.05	adentro:	142	166.79
		$\chi^2 = 3.85, p < 0.005$			$\chi^2 = 58.51, p \ll 0.005$

Cuadro 3.9. Incidencia (s/min) de toquetos de la hembra en cópulas en que la hembra toquetó duro al macho en al menos un episodio, y en cópulas en que la hembra no toquetó duro, en *Q. baranowskii* y *Q. maculata*.

	<i>Q. baranowskii</i>		<i>Q. maculata</i>	
	incidencia de la hembra de toquetear al macho en cópulas en que la hembra:		incidencia de la hembra de empujar al macho en cópulas en que la hembra:	
	toquetó duro al menos una vez	no	empujó duro al menos una vez	no
promedio	14.17 ± 1.88	11.63 ± 1.55	5.14 ± 2.44	1.42 ± 0.85
mediana	13.0	11.91	2.45	1.02
ámbito	1.64-31.57	0.68-29.39	0.28-14.53	0.034-3.59
n (cópulas)	21	23	6	4
	p = 0.41		p = 0.24	

Cuadro 3.10. Incidencia (s/min) de toquetos de la hembra en cópulas en que la hembra se sacudió de lado a lado al menos una vez durante un episodio de toquetear, y en cópulas en que la hembra no se sacudió, en *Q. baranowskii* y *Q. maculata*.

	<i>Q. baranowskii</i>		<i>Q. maculata</i>	
	incidencia de la hembra de toquetear al macho en cópulas en que la hembra:		incidencia de la hembra de empujar al macho en cópulas en que la hembra:	
	se sacudió al menos una vez	no se sacudió	se sacudió al menos una vez	no se sacudió
promedio	12.84 ± 1.27	12.15 ± 4.14	3.59, 10.65	3.78 ± 1.72
mediana	12.41	9.20		1.22
ámbito	0.68-31.57	1.64-29.39		0.034-14.53
n (cópulas)	38	6	2	8
	p = 0.64		p = 0.15	

Cuadro 3.11. Duración de cópulas en que la hembra toqueteó duro al macho, o se sacudió de lado a lado, al menos una vez, y de cópulas en que la hembra no toqueteó duro ni se sacudió de lado a lado, en *O. baranowskii* y *O. maculata*.

	<i>O. baranowskii</i>		<i>O. maculata</i>	
	cópulas en que la hembra toqueteó duro o se sacudió de lado a lado al menos una vez	no	cópulas en que la hembra empujó duro o se sacudió de lado a lado al menos una vez	no
promedio	71.83 ± 9.47	85.34 ± 56.51	129.0 ± 11.30	19.17, 177.42
mediana	50	41.34	120.7	
ámbito	11.58-333.0	5.75-352.9	43.19-195.0	
n (cópulas)	50	4	9	2

p = 0.52

p = 0.91

Cuadro 3.12. Incidencia de los movimientos del macho durante la cópula, duración de la cópula, e incidencia de la hembra de toquetear al macho. en *Q. baranowkii*.

DURACION DE LA COPULA VS.:

	incidencia del macho de montar a la hembra (montadas/min)	incidencia del macho de tocar las alas de la hembra (episodios/min)	incidencia del macho de vibrar (s/min)	incidencia de las salidas del reservorio (s/min)
r_s	0.12	0.11	0.26	-0.03
n	49	50	31	44
p	> 0.20	> 0.20	> 0.10	> 0.50

INCIDENCIA DE LA HEMBRA DE TOQUETEAR AL MACHO (S/MIN) VS.:

	incidencia del macho de montar a la hembra (montadas/min)	incidencia del macho de tocar las alas de la hembra (episodios/min)	incidencia del macho de vibrar (s/min)	incidencia de las salidas del reservorio (s/min)
r_s	-0.12	-0.004	-0.10	0.23
n	50	51	47	43
p	> 0.20	>> 0.50	> 0.50	> 0.10

INCIDENCIA DEL MACHO DE MONTAR A LA HEMBRA (MONTADAS/MIN) VS.:

	incidencia del macho de tocar las alas de la hembra (episodios/min)	incidencia del macho de vibrar (s/min)	incidencia de las salidas del reservorio (s/min)
r_s	0.56	0.14	0.30
n	50	46	42
p	< 0.001 (Fig. 3.7)	> 0.20	> 0.05

INCIDENCIA DEL MACHO DE TOCAR LAS ALAS DE LA HEMBRA CON SUS PATAS POSTERIORES (EPISODIOS/MIN) VS.:

	incidencia del macho de vibrar (episodios/min)	incidencia de las salidas del reservorio (s/min)	incidencia de las salidas del reservorio (s/min)
r_s	0.25	0.26	0.11
n	46	42	40
p	> 0.05	> 0.05	> 0.50

INCIDENCIA DEL MACHO DE VIBRAR (S/MIN) VS.:

Cuadro 3.13. Incidencia de los movimientos del macho durante la cópula, duración de la cópula, e incidencia de la hembra de empujar al macho, en *Q. maculata*. No hubo ninguna asociación significativa (en todos los casos, $n = 11$ cópulas).

DURACIÓN DE LA COPULA VS.

	incidencia de la hembra de empujar al macho (s/min)	incidencia del macho de montar a la hembra (montadas/min)	incidencia del macho de tocar las alas de la hembra (episodios/min)	incidencia del macho de temblar (s/min)	incidencia de salida del reservorio
r_s	-0.07	0.12	0.10	0.38	0.22
p	>> 0.50	>> 0.50	>> 0.50	> 0.20	> 0.50

INCIDENCIA DE LA HEMBRA DE EMPUJAR AL MACHO (S/MIN) VS.:

	incidencia del macho de montar a la hembra (montadas/min)	incidencia del macho de tocar las alas de la hembra (episodios/min)	incidencia del macho de temblar (s/min)	incidencia de las salidas del reservorio (s/min)
r_s	0.36	0.47	0.50	0.04
p	> 0.20	> 0.10	> 0.10	>> 0.50

INCIDENCIA DEL MACHO DE MONTAR A LA HEMBRA (MONTADAS/MIN) VS.:

	incidencia del macho de tocar las alas de la hembra (episodios/min)	incidencia del macho de temblar (s/min)	incidencia de las salidas del reservorio (s/min)
r_s	0.55	0.27	0.50
p	> 0.05	> 0.20	> 0.05

INCIDENCIA DEL MACHO DE TOCAR LAS ALAS DE LA HEMBRA CON SUS PATAS POSTERIORES (EPISODIOS/MIN) VS.:

	incidencia del macho de temblar (episodios/min)	incidencia de las salidas del reservorio (s/min)
r_s	0.27	0.23
p	> 0.20	> 0.50

INCIDENCIA DEL MACHO DE TEMBLAR (S/MIN) VS.:

	incidencia de las salidas del reservorio (s/min)
r_s	0.09
p	>> 0.50

Cuadro 3.14. Incidencia de los movimientos de la hembra, del macho, y del reservorio de espermatozoides en cópulas luego de las cuales la hembra expulsó o no un espermatozoides, en *Q. baranowskii* y *Q. maculata*.

INCIDENCIA (S/MIN) DE LA HEMBRA DE TOQUETEAR AL MACHO:				
	<i>Q. baranowskii</i>		<i>Q. maculata</i>	
	cópulas en que la hembra: expulsó un espermatozoides no expulsó		cópulas en que la hembra: expulsó un espermatozoides no expulsó	
promedio	11.58 ± 2.56	14.23 ± 1.52	4.28 ± 1.91	0.034, 0.28, 1.95
mediana	10.59	13.37	2.45	
ámbito	3.57-31.57	1.74-29.39	0-14.53	
n (cópulas)	10	10	8	3
	p = 0.33		p = 0.26	

INCIDENCIA (MONTADAS/MIN) DEL MACHO DE MONTAR A LA HEMBRA:				
	<i>Q. baranowskii</i>		<i>Q. maculata</i>	
	cópulas en que la hembra: expulsó un espermatozoides no expulsó		cópulas en que la hembra: expulsó un espermatozoides no expulsó	
promedio	0.085 ± 0.020	0.065 ± 0.014	0.039 ± 0.014	0.017, 0.04, 0.05
mediana	0.061	0.034	0.026	
ámbito	0-0.10	0-0.32	0-0.12	
n (cópulas)	11	10	8	3
	p = 0.23		p = 0.76	

INCIDENCIA (EPISODIOS/MIN) DEL MACHO DE TOCAR LAS ALAS DE LA HEMBRA CON SUS PATAS POSTERIORES:				
	<i>Q. baranowskii</i>		<i>Q. maculata</i>	
	cópulas en que la hembra: expulsó un espermatozoides no expulsó		cópulas en que la hembra: expulsó un espermatozoides no expulsó	
promedio	0.036 ± 0.011	0.024 ± 0.008	0.0036 ± 0.0018	0.006, 0.008, 0.0083
mediana	0.031	0	0	
ámbito	0-0.10	0-0.146	0-0.01	
n (cópulas)	10	29	8	3
	p = 0.20		p = 0.61	

Cuadro 3.14. Continuación.

INCIDENCIA (S/MIN) DE VIBRAR DEL MACRO:

	<u>Q. baranowskii</u>		<u>Q. maculata</u>	
	cópulas en que la hembra: expulsó un espermatozoo no expulsó		cópulas en que la hembra: expulsó un espermatozoo no expulsó	
promedio	23.51 ± 7.40	15.98 ± 3.54	11.73 ± 4.29	1.77, 12.74, 37.41
mediana	21.75	4.62	9.42	
ámbito	0-50.32	0-54.44	0-38.13	
n (cópulas)	10	30	8	3
	p = 0.45		p = 0.76	

INCIDENCIA (S/MIN) DE SALIDA DEL RESERVORIO:

	<u>Q. baranowskii</u>		<u>Q. maculata</u>	
	cópulas en que la hembra: expulsó un espermatozoo no expulsó		cópulas en que la hembra: expulsó un espermatozoo no expulsó	
promedio	0.23 ± 0.12	0.72 ± 0.42	3.04 ± 0.59	3.67, 3.87, 6.10
mediana	0	0	3.58	
ámbito	0-0.90	0-9.85	0-5.38	
n (cópulas)	10	29	8	3
	p = 0.60		p = 0.18	

DURACION (MIN) DE LA COPULA:

	<u>Q. maculata</u>	
	cópulas en que la hembra: expulsó un espermatozoo no expulsó	
promedio	111.5 ± 15.69	120.72, 124.2, 177.92
mediana	112.2	
ámbito	19.17-195.0	
n (cópulas)	10	3
	p = 0.21	

Cuadro 3.15. Cópulas de hembras vírgenes (n = 27) y no-vírgenes (n = 13) de *Q. baranowskii*

	Duración (min) de la cópula		incidencia de la hembra de toquetear al macho (s/min)		incidencia del macho de montar a la hembra (montadas/min)		incidencia del macho de tocar las alas de la hembra (episodios/min)	
	vírgenes	no-vírgenes	vírgenes	no-vírgenes	vírgenes	no-vírgenes	vírgenes	no-vírgenes
promedio	56.66	83.65	18.03	19.50	0.060	0.062	0.031	0.022
ES	31.92	21.22	2.77	4.94	0.013	0.022	0.007	0.012
mediana	46.92	52.67	14.19	15.66	0.053	0.030	0.020	0
ámbito	1.13-333	1.5-252.9	1.87-60	0.68-60	0-0.32	0-0.292	0-0.139	0-0.146
p	0.31		1.0		0.82		0.26	

Cuadro 3.16. Cópulas en que el reservorio de espermatozoides salió del abdomen de la hembra al menos una vez, y cópulas luego de las cuales la hembra expulsó un espermátforo, en hembras vírgenes y no-vírgenes, en *Q. baranowskii*.

	cópulas en que el reservorio salió al menos una vez	cópulas luego de las cuales la hembra expulsó un espermátforo
cópulas de hembras vírgenes	8 de 25:	8 de 15
cópulas de hembras no-vírgenes	4 de 13	3 de 13
	$\chi^2 = 0.066, p > 0.10$	$G = 0.34, p > 0.10$

Cuadro 3.17. Algunos insectos en que la hembra toca o estimula al macho durante la cópula.

Familia	Especie	Movimiento de la hembra	Referencia
Heteroptera:			
Pentatomidae	<u>Wormidea</u> sp.	- mover el cuerpo de lado a lado	1
Largidae	<u>Largus</u> sp.	- sacudir el cuerpo	1
Pyrrhocoridae	<u>Dysdercus</u> <u>simulus</u>	- vibrar el cuerpo de lado a lado - frotar los genitales del macho con una pata posterior	1
Lygaeidae	<u>Ozophora</u> <u>palllescens</u>	- frotar o tocar el abdomen del macho con las patas posteriores	1
	<u>O.</u> <u>baranowskii</u>	- tocar el abdomen y cápsula genital del macho con las patas posteriores	2
	<u>O.</u> <u>maculata</u>	- empujar el abdomen y cápsula genital del macho con las patas posteriores	2
	<u>Neopamera</u> <u>bilobata</u>	- empujar el abdomen y cápsula genital del macho con las patas posteriores	3
	<u>Oncomeltus</u> <u>fasciatus</u>	- empujar el abdomen y cápsula genital del macho con las patas posteriores - mover el abdomen de lado a lado	4
Hymenoptera:			
Tiphiidae	<u>Hemithynnus</u> <u>hyalinatus</u>	- frotar el abdomen del macho con las patas posteriores	5
Eumenidae	<u>Ancistrocerus</u> <u>antilope</u>	- mover y rotar el abdomen	8
Diptera:			
Phoridae	<u>Phalacrotophora</u> <u>halictorum</u>	- vibrar el abdomen de arriba a abajo	6
Ceratopogonidae	<u>Culicoides</u> <u>melles</u>	- patear el abdomen del macho	7
Orthoptera:			
Rhipipyterygidae	<u>Rhipipyterix</u> <u>biolleyi</u>	- mover el cuerpo hacia adelante y atrás	1
Trichoptera:			
Philopotamidae	<u>Chimarra</u> sp.	- tocar el abdomen del macho con las patas posteriores	1
Referencias:	1) Eberhard 1994; 2) este capítulo; 3) capítulo 6; 4) Loher & Gordon 1968; 5) Alcock 1981, Riddill Smith 1970; 6) Weislo 1990; 7) Linley 1975a,b; Linley & Adams 1972; Linley & Hinds 1975a,b; Linley & Mook 1975; 8) Cowan 1986		

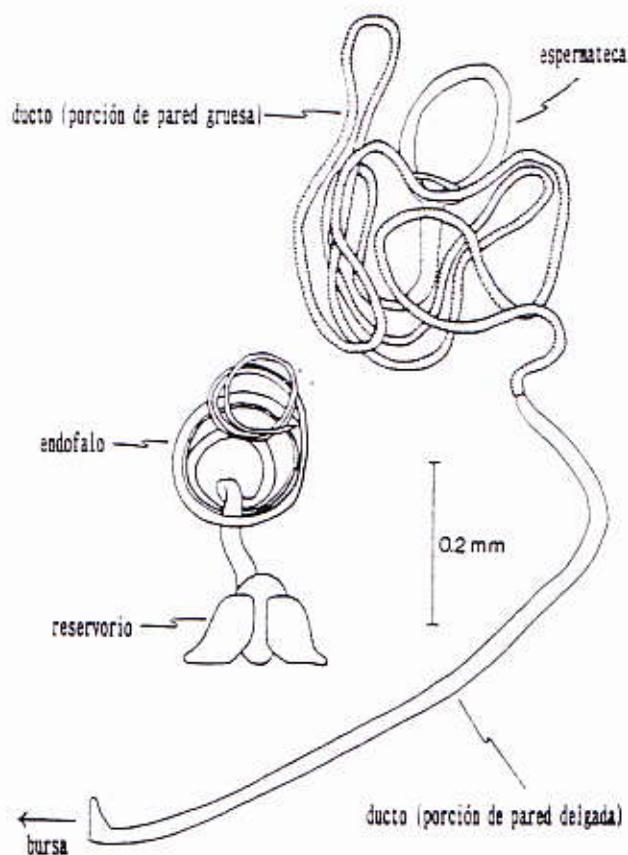


Fig. 3.1. Reservorio de espermatozoides y endofalo del macho, y espermateca y ducto de la espermateca de la hembra, en *Q. baranowskii*. La línea punteada en el ducto de la espermateca marca la porción de pared gruesa, que tiene una disposición "enrollada" dentro de la hembra.

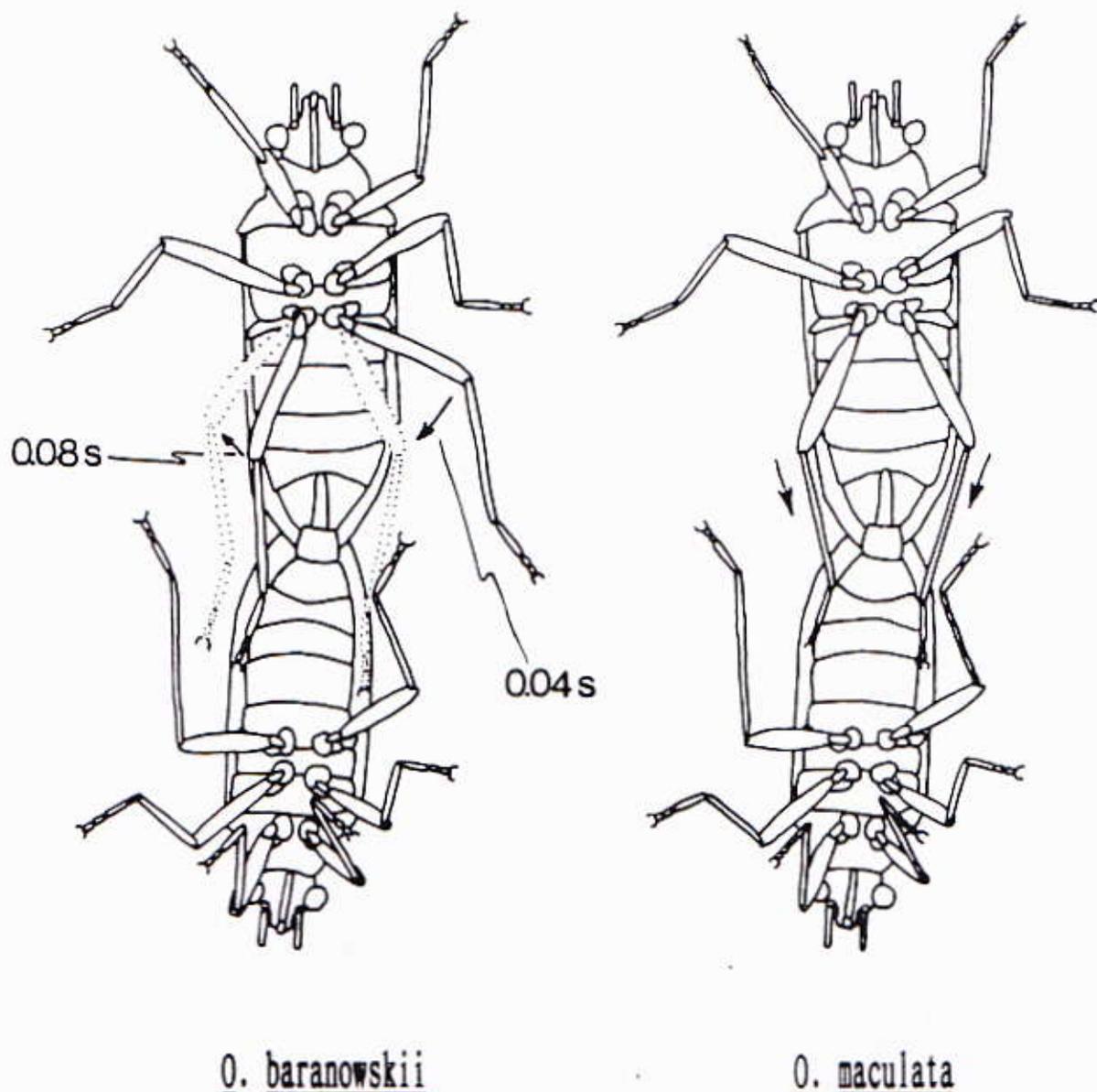


Fig. 3.2. El movimiento de la hembra (arriba en ambos dibujos) de toquetear al macho con las patas posteriores es diferente en *O. baranowskii* y en *O. maculata*. En *O. baranowskii*, las patas de la hembra se mueven de forma alterna y toquetean al macho. En todas las cinco cópulas en que se pudo revisar, una pata se movía más rápido que la otra. En cuatro cópulas la pata más rápida fue la izquierda, y en la pareja que fue dibujada, por cada tocada de la pata derecha de la hembra, hubo 2-3 de la izquierda. Los tiempos anotados marcan el plazo entre las posiciones de las patas. Las posiciones de las patas posteriores de la hembra fueron copiadas de una imagen de video. En *O. maculata*, las patas se mueven de forma simultánea, y empujan al macho hacia atrás.

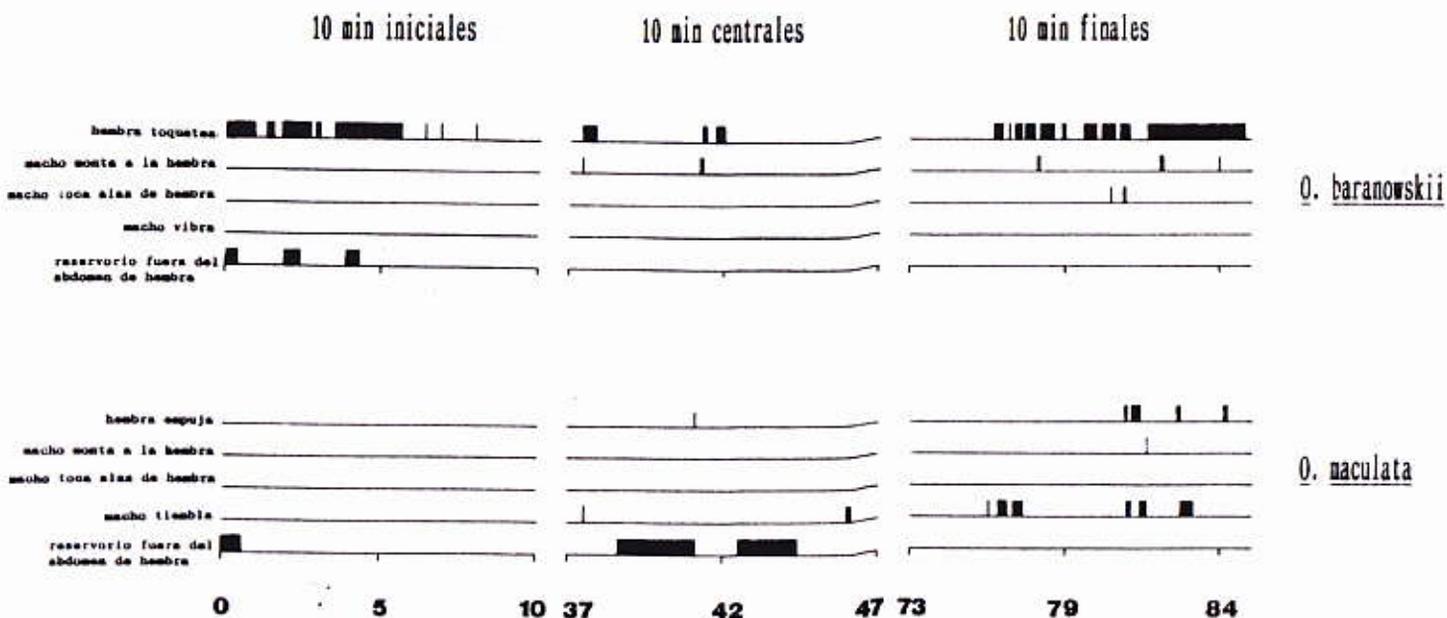


Fig. 3.3. Ejemplo del patrón temporal de ocurrencia de los movimientos del macho, la hembra, y del reservorio de espermatozoides, en una cópula de *O. baranowskii* y una cópula de *O. maculata*. Las barras oscuras muestran la el tiempo en que ocurrieron los movimientos, en los 10 minutos iniciales, centrales, y finales de cada cópula.



Fig. 3.4. Un espermatóforo que fue expulsado por una hembra de *O. maculata*. La porción central es una masa de tejido libre de espermatozoides.

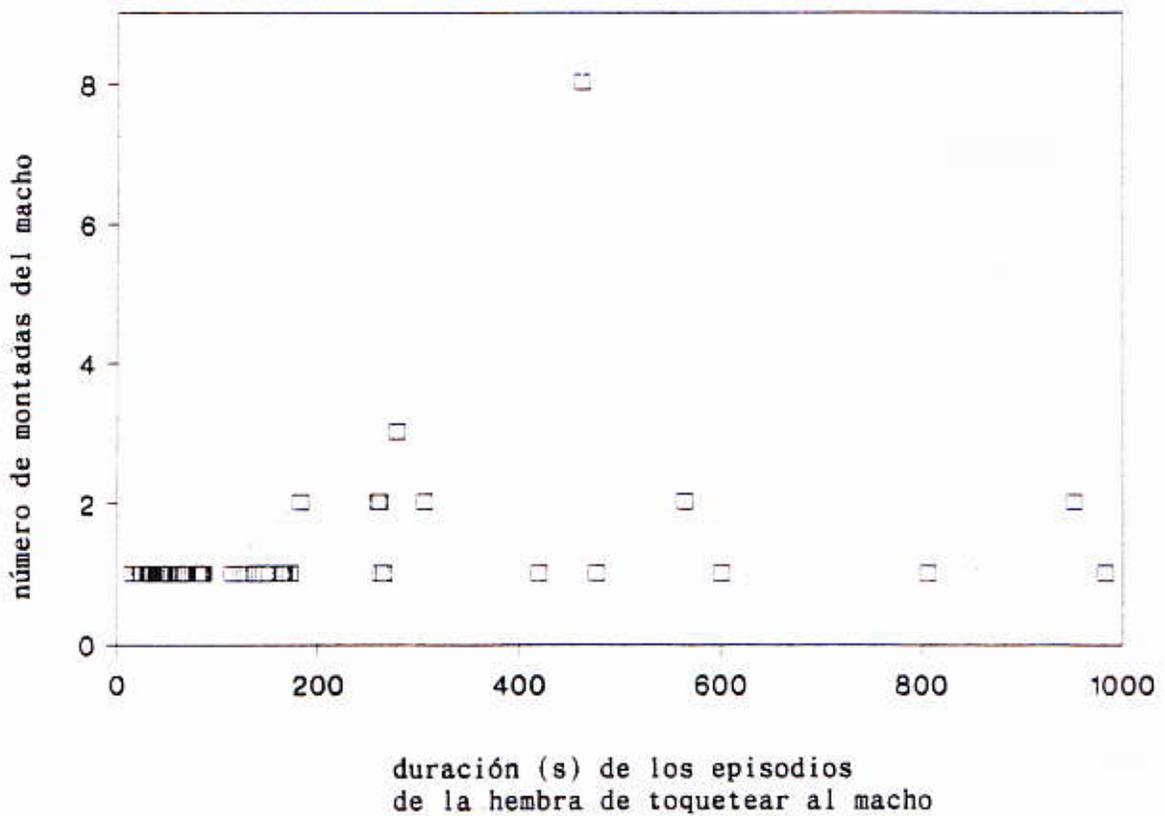


Fig. 3.5. En *Q. baranowskii*, en los episodios de la hembra de toquetear al macho durante los cuales el macho montó a la hembra al menos una vez, la duración de los episodios estuvo asociada significativamente con el número de montadas del macho que ocurrieron durante los episodios ($r_s = 0.49$, $n = 51$, $p < 0.001$). La asociación es no-lineal; una transformación a logaritmo aumentó el coeficiente de regresión (r) de 0.28 a 0.43, y disminuyó el error estándar de la estimación de 1.01 a 0.15.

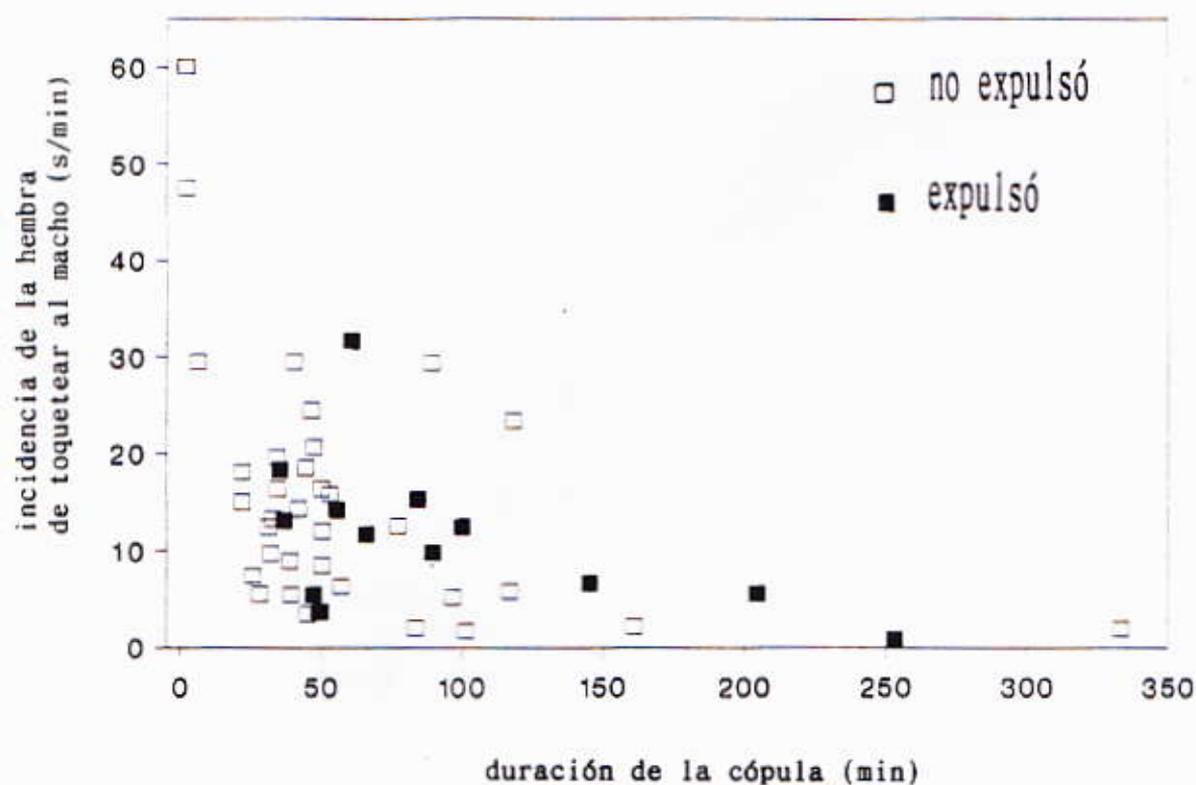


Fig. 3.6. En *O. baranowskii*, la duración de la cópula estuvo asociada de forma negativa con la incidencia de la hembra de toquetear al macho ($r_s = -0.52$, $n = 50$, $p < 0.001$). La asociación es no lineal: una transformación a logaritmo aumentó el coeficiente de regresión (r) (de 0.47 a 0.69) y disminuyó el error estándar de la estimación de 13.07 a 0.31. La duración de las cópulas luego de las cuales la hembra expulsó un espermatozoido fue significativamente mayor (77.71 ± 13.61 min, mediana = 60.43, ámbito = 35.03-204.3, $n = 13$) que la duración de las cópulas luego de las cuales la hembra no expulsó un espermatozoido (53.13 ± 6.22 min, mediana = 45.17, ámbito = 5.75-160.7, $n = 31$, $p = 0.045$).

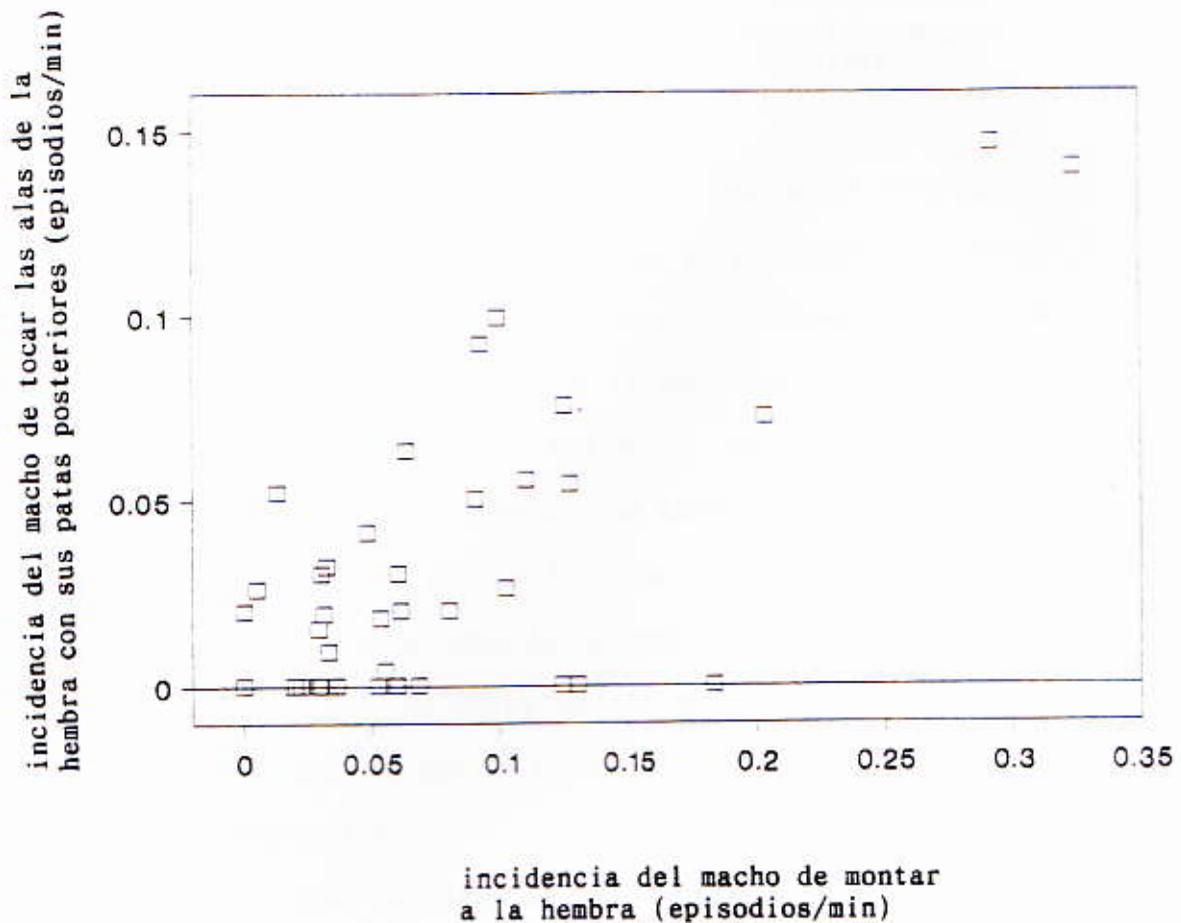


Fig. 3.7. La incidencia del macho de montar a la hembra y de tocarle las alas con sus patas posteriores estuvieron asociadas significativamente ($r_s = 0.56$, $n = 50$, $p < 0.001$). La asociación aparentemente es lineal; una transformación a logaritmo disminuyó el coeficiente de regresión (r) de 0.74 a 0.53, y aumentó el error estándar de la estimación de 0.025 a 0.32.

CAPITULO 4

RELACION ENTRE EL COMPORTAMIENTO DE LA HEMBRA DE TOQUETEAR AL MACHO DURANTE LA COPULA Y LA TRANSFERENCIA DE ESPERMATOZOIDES, Y COPULAS MULTIPLES, EN EL CHINCHE Ozophora baranowskii Slater & O'Donnell (HETEROPTERA: LYGAEIDAE).

RESUMEN.

En el chinche Ozophora baranowskii, la hembra es notable por toquetear al macho durante la cópula, en particular al inicio y al final. Las cópulas de menos de aproximadamente 34 min no transfirieron espermatozoides, y la incidencia con la cual la hembra toqueteaba al macho fue mayor en esas cópulas. Un aumento en el número de cópulas fue acompañado por un aumento en el porcentaje de huevos fértiles, pero no afectó ni la fecundidad ni la longevidad de la hembra. El comportamiento de la hembra de tocar al macho podría ser una forma de elegir entre machos una vez que la cópula ha comenzado.

INTRODUCCION

Rodríguez (1996) describe el comportamiento de cópula del chinche Ozophora baranowskii Slater & O'Donnell (Heteroptera: Lygaeidae). La hembra es notable en que toquetea rítmicamente el abdomen y la cápsula genital del macho con sus patas posteriores. El toqueteo es estereotipado y relativamente suave, y ocurre principalmente al principio y al final de la cópula. La incidencia del toqueteo de la hembra está asociada de forma negativa con la duración de la cópula. Además, la hembra puede rechazar al macho evitando el acople de sus genitales al inicio de la cópula, lo cual es logrado sin tocarlo con sus patas posteriores. El macho hace tres tipos de movimientos de cortejo copulatorio: montar a la hembra y toquetearla con sus patas y antenas, tocarla con las patas posteriores,

y vibrar sus patas posteriores. La montada del macho a la hembra tiende a ocurrir cuando la hembra está tocando al macho. Durante la cópula, el endofalo y el reservorio de espermatozoides del macho pasan por el ovipositor de la hembra, y el endofalo entra en el ducto de la espermoteca de la hembra. La hembra a veces expulsa un espermátforo con espermatozoides vivos luego de la cópula.

Una posible interpretación del toqueteo de la hembra es que es una forma de "cortejo" para inducir al macho a darle nutrientes o sustancias necesarias para la oviposición. Por ejemplo, en la avispa Hemithynnus hyalinatus (Hymenoptera: Tiphidae), la hembra frota el abdomen del macho con sus patas posteriores durante la cópula, y luego el macho regurgita una gota de néctar que ha recolectado con anterioridad (Ridsdill Smith 1970; Alcock 1981). En chinches, hay varios casos de aparentes donaciones nutritivas. Durante el cortejo precopulatorio en Stilbocoris natalensis (Lygaeidae), y posiblemente en otras especies del género, el macho le da a la hembra una semilla de Ficus a la que ha inyectado con su saliva, y que ella consume durante la cópula (Carayon 1964). En Nezara viridula (Pentatomidae), la frecuencia de cópulas aumenta la fecundidad de la hembra, y el tamaño del macho con que la hembra copuló aumenta su longevidad y fecundidad (McLain et al. 1990), y también el tamaño de los huevos que produce (McLain y Mallard 1991). En N. viridula y N. antennata, el macho aparentemente transfiere durante la cópula una sustancia proteica que la hembra absorbe durante los días siguientes a la cópula (Kon et al. 1993). En varios saltamontes hay casos de aparentes donaciones nutritivas que el macho transfiere a la hembra durante la cópula, y a veces la hembra solicita cópulas del macho, y el macho

discrimina entre hembras (Gwynne 1981, 1984a, 1984b, 1985, 1988a,b, 1990; 1993; Thornhill y Gwynne 1986; Gwynne y Simmons 1990; Simmons 1990, 1994; Simmons y Bailey 1990).

Es posible que antes y durante la cópula haya un conflicto de intereses entre el macho y la hembra (Alexander et al. en prep.), que podría resultar del papel de las sustancias que el macho transfiere con los espermatozoides a la hembra durante la cópula. Por ejemplo, en Drosophila melanogaster, las sustancias seminales reducen la receptividad de la hembra a nuevas cópulas, y aumentan su tasa de oviposición y de mortalidad (Chapman et al. 1995). Es posible que el efecto de las sustancias seminales del macho frecuentemente sea el de tratar de manipular las respuestas fisiológicas de la hembra en favor del macho (Eberhard y Cordero 1995; Eberhard 1996). En chinches, hay varios casos en que las sustancias seminales aparentemente inducen en la hembra respuestas fisiológicas que favorecen los intereses del macho. En el chinche Dysdercus cardinalis (Pyrrhocoridae), un aumento en el número de cópulas aumentó la tasa de oviposición y la longevidad de la hembra, pero no afectó el total de huevos puestos, y acortó el período de oviposición (Kasule 1986). En el chinche Oncopeltus fasciatus (Lygaeidae), un aumento en el número de cópulas elevó la tasa de oviposición de la hembra, pero las hembras que copulan en los primeros dos días de vida adulta tuvieron una alta mortalidad (Gordon y Loher 1968; Loher y Gordon 1968). En el chinche Rhodnius prolixus (Reduviidae), la cópula aumentó la tasa de oviposición de la hembra con respecto a hembras vírgenes, pero también aumentó la mortalidad (Davey 1965).

Este trabajo analiza el efecto de cópulas repetidas sobre la

fecundidad, fertilidad y longevidad de la hembra en Q. baranowskii. Además, analiza la transferencia de espermatozoides en relación con el comportamiento de la hembra de toquetear al macho durante la cópula.

MATERIAL Y METODOS

Las ninfas de Q. baranowskii fueron recolectadas con un aspirador entomológico en el suelo bajo árboles del higuero Ficus padifolia (Moraceae) con frutos maduros, alrededor de San Antonio de Escazú (aprox. 1300-1400 m.s.n.m.), Provincia de San José, Costa Rica. Las ninfas fueron mantenidas en cajas Petri y alimentadas con siconios (infrutescencias del higuero) con semillas, y con semillas de girasol. Cada caja de Petri tenía un vial con agua tapado con algodón y sujeto al piso de la caja Petri con plasticina y un trozo de corcho impregnado de fungicida (Nipagin) diluído en agua. El corcho proveía un ambiente tridimensional complejo a las ninfas (Coulianos y Kugelberg 1973). Al llegar al último instar las ninfas eran puestas en cajas de Petri individuales.

Los adultos fueron capturados en las ramas (sacudiendo con una red entomológica de golpe), y en el suelo bajo árboles de higuero con frutos maduros mediante un aspirador entomológico.

Las hembras vírgenes fueron puestas a copular al menos ocho días después de haber mudado, para evitar la mortalidad temprana que puede resultar si las hembras copulan antes de la madurez sexual (Loher & Gordon 1968). Si existe una donación benéfica para la hembra, debería ser más notable en condiciones de mala alimentación. Luego de su primera cópula, las hembras fueron mantenidas bajo un régimen de alimentación restringida (comida ad libitum disponible de día de por medio).

Los huevos fértiles puestos por las hembras cambiaban de color

blancuzco a rojo en 6.9 ± 0.1 días (mediana = 7, ámbito = 3-10, n = 335 períodos de maduración de los huevos de 26 hembras). Después de dos semanas sin cambiar de color, los huevos fueron considerados infértiles.

COPULAS REPETIDAS

Diez hembras permanecieron en una caja de Petri con dos machos, a partir de su primera cópula y hasta que murieron. Dieciseis hembras copularon una vez y fueron aisladas en cajas de Petri. Si una hembra del tratamiento de una sola cópula inicial pasaba dos semanas poniendo sólo huevos infértiles (abajo), se le permitió copular de nuevo una vez. Este proceso era repetido hasta que la hembra moría. Los machos utilizados para ambos tratamientos eran vírgenes con al menos ocho días de haber mudado, o machos capturados en el campo y aislados por al menos dos días antes de la cópula.

La longevidad, el número, longitud (medida con una rejilla óptica en un estereoscopio), fertilidad y eclosión de los huevos y la tasa de oviposición de cada hembra fueron anotados. Los huevos eran recogidos y medidos diariamente.

La tasa de oviposición y el promedio por hembra de la longitud de los huevos fueron comparados entre las hembras experimentales y hembras recolectadas en el campo y mantenidas por una semana en el laboratorio con un macho y comida disponible todos los días en una caja de Petri.

Al morir, las hembras fueron disectadas para revisar el contenido de espermatozoides de su espermateca y los huevos maduros que tenían dentro.

TRANSFERENCIA DE ESPERMATOZOIDEOS

El comportamiento del macho y la hembra y la duración de la cópula

de parejas en cajas de Petri plásticas fueron registrados con descripciones verbales grabadas. Debajo de la caja de Petri se tenía un espejo, y como el ovipositor de las hembras es parcialmente transparente, fue posible ver algunos acontecimientos genitales. La incidencia de la hembra de tocar al macho fue cuantificada como los s/min de cópula en que lo tocó. La incidencia del macho de montar a la hembra, de tocarle las alas con sus patas posteriores, y de vibrar sus patas y cuerpo fue cuantificada en montadas/min, episodios de tocar a la hembra/min, y s/min de vibrar. Después de cada cópula, la hembra era observada por media hora para ver si expulsaba un espermátforo. El número de huevos fértiles puestos por la hembra luego de una cópula fue usado como una estimación del número de espermatozoides transferidos en esa cópula. Esa técnica ha sido usada en el chinche *Lygaeus equestris* (Sillén-Tullberg 1981), y una técnica similar (usar el número de larvas emergidas de los huevos), ha sido usada en otros insectos, como por ejemplo en *Drosophila* (Gromko et al. 1984; Gromko y Markow 1993). Esta técnica supone tasas similares de uso de espermatozoides y de oviposición entre hembras y entre cópulas. Las hembras de este experimento tuvieron tasas similares de oviposición (abajo). Al morir cada hembra, era disectada para determinar el contenido de espermatozoides de su espermateca.

El ancho de ojo a ojo y del pronoto de las hembras y los machos de las cópulas, y el ancho del reservorio de espermatozoides de los machos (Fig. 4.1) fueron medidos con una rejilla óptica en un estereoscopio o un microscopio (para el reservorio de espermatozoides).

Los promedios aparecen con el error estándar (ES). Todas las pruebas estadísticas fueron de U de Mann-Whitney, excepto donde se indica

otra cosa.

RESULTADOS

COPULAS REPETIDAS

De las 16 hembras del tratamiento de una sola cópula inicial, ocho tuvieron una cópula que resultó en huevos fértiles, luego empezaron a poner huevos infértiles, y murieron antes de llegar a pasar dos semanas poniendo huevos infértiles, de modo que no tuvieron oportunidad de una segunda cópula. Dos hembras tuvieron una cópula fértil, después de unas semanas empezaron a poner huevos infértiles, y a las dos semanas de poner huevos infértiles se les permitió una segunda cópula que también fue fértil. Otras dos hembras no pusieron huevos fértiles luego de su primera cópula, y luego tuvieron una cópula fértil. Una hembra no puso huevos fértiles luego de dos cópulas, y luego tuvo una cópula fértil. Otra hembra tuvo sólo dos cópulas luego de las cuales no puso huevos fértiles. Finalmente, una hembra tuvo una cópula fértil, después de unas semanas empezó a poner huevos infértiles, y su segunda cópula fue infértil.

El número de huevos puestos, la tasa de oviposición, el promedio por hembra de la longitud de los huevos y la longevidad desde la primera cópula no fueron significativamente diferentes entre las hembras del tratamiento de una cópula inicial que tuvieron pseudocópulas ($n = 5$) y las que tuvieron cópulas completas ($n = 11$, cuadro 4.1). Los datos de esas hembras fueron combinados para compararlos con las hembras del tratamiento de dos machos disponibles. El porcentaje de huevos fértiles de esas hembras fue calculado a partir de la primera cópula fértil, para comparar con las hembras del tratamiento de dos machos.

De las 10 hembras que tuvieron dos machos disponibles, seis fueron

vistas copular de tres a 15 veces (promedio = 9 ± 1.84 , mediana = 8.5) durante su vida. Esto es una subestimación, pues solamente fueron revisadas aproximadamente una hora cada día, mientras sus huevos eran recogidos y medidos. Las otras cuatro hembras no fueron vistas copular.

No hubo diferencia entre los tratamientos de una cópula inicial y de dos machos disponibles permanentemente en cuanto al número de huevos puestos, la tasa de oviposición, el promedio por hembra de la longitud de los huevos, la longevidad desde la primera cópula o el porcentaje de eclosión de los huevos fértiles (Cuadro 4.2). Sin embargo, las hembras que tuvieron dos machos disponibles tuvieron un mayor porcentaje de huevos fértiles que las del tratamiento de una cópula inicial (Fig. 4.2).

Una hembra virgen que nunca copuló puso 130 huevos que midieron en promedio 0.82 mm, durante los 66 días que vivió (1.97 huevos/días). Esto implica que la cópula no es necesaria para desencadenar la oviposición. Una hembra virgen copuló con un macho de otra especie, *O. maculata*. La cópula duró 12.87 min en los que la hembra tocó al macho en promedio 13.52 s/min, y el reservorio de espermatozoides del macho estuvo dentro del abdomen de la hembra toda la cópula. Esa hembra vivió de 14-16 días en los que puso 25 huevos infértiles (1.56-1.79 huevos/día). Al morir, su espermateca no contenía espermatozoides.

Al morir, 2 de las 10 hembras del tratamiento de dos machos disponibles tuvieron la espermateca de medio llena a llena de espermatozoides (Fig. 4.3), lo que sólo ocurrió en 1 de las 14 hembras del tratamiento de una cópula inicial ($G = 14.54$, $p \ll 0.005$). El número y el promedio por hembra de la longitud de los huevos maduros encontrados dentro de las hembras al morir no fue significativamente diferente entre

las hembras del tratamiento de una cópula inicial y las que tuvieron dos machos disponibles (Cuadro 4.3). Los huevos inmaduros eran difíciles de contar y medir por su tamaño pequeño y su forma irregular, y las hembras tuvieron de 0 a 9.

Las mediciones del ancho de ojo a ojo y del ancho del pronoto de las hembras no estuvieron significativamente asociadas con el número de huevos puestos, la tasa de oviposición, la longitud de los huevos, o la longevidad total o desde la primera cópula (Cuadro 4.4).

La tasa de oviposición de las hembras experimentales fue significativamente menor que la de las hembras del campo (Fig. 4.4), lo que sugiere que la dieta de las hembras experimentales era deficiente. Sin embargo, el promedio por hembra de la longitud de los huevos puestos por las hembras experimentales fue significativamente mayor (promedio = 0.82 ± 0.0004 mm, mediana = 0.82, n = 26 promedios de 26 hembras) que el de las hembras del campo (promedio = 0.79 ± 0.001 mm, mediana = 0.80, n = 4 promedios de 4 hembras) ($p = 0.0055$).

Las hembras ovipositaron preferencialmente en el algodón del vial con agua (Cuadro 4.5). La tasa de oviposición no fue diferente entre días en que las hembras estuvieron sin comida (promedio = 3.91 ± 0.27 huevos/día, mediana = 4.02, n = 26 hembras) y con comida (promedio = 3.89 ± 0.34 huevos/día, mediana = 3.28, n = 26 hembras) ($p = 0.61$).

TRANSFERENCIA DE ESPERMATOZOIDES

En total, 24 cópulas de 16 hembras fueron observadas. Nueve hembras copularon una vez, cinco copularon dos veces y una copuló tres veces. La espermoteca de 14 de las 16 hembras fue revisada, y 13 de las 14 hembras tenían de cero a pocos hilos de espermatozoides al morir. Sólo una

hembra, que tuvo una pseudocópula y luego una cópula fértil, tuvo la espermateca medio llena de espermatozoides al morir.

La duración de la cópula estuvo asociada de forma no-lineal con el número de huevos fértiles puestos por las hembras luego de las cópulas (Fig. 4.5). Ocho (33%) de las 24 cópulas fueron pseudocópulas, pues las hembras no pusieron huevos fértiles después. Cuatro de esas pseudocópulas duraron muy poco: 1.13, 1.6, 1.63 y 1.75 min; en tres de esas el reservorio de espermatozoides y el endofalo del macho no entraron en el abdomen de la hembra (en la de 1.63 min, entraron en el abdomen de la hembra a los 1.22 min de la cópula, y se mantuvieron adentro por 15 s, hasta los 1.47 min). Las otras cuatro pseudocópulas duraron 5.75, 21.58, 31.7, y 44 min (la cópula de 31.7 sólo produjo un huevo fértil), y el reservorio y el endofalo del macho entraron en el abdomen de la hembra (en dos de esas pseudocópulas, salieron y volvieron a entrar 4 y 5 veces durante la cópula). Ninguna cópula menor a los 34 min fue fértil. Entre 34 y 46 min, algunas cópulas fueron fértiles y otras no. Luego de 44 a 46 min, todas las cópulas fueron fértiles, y la duración de la cópula no estuvo asociada significativamente ni con el número (Fig. 4.5) ni con el porcentaje de huevos fértiles puestos por la hembra luego de la cópula ($r_s = 0.38$, $n = 17$, $p > 0.10$). El número de salidas del endofalo y el reservorio de espermatozoides durante las cópulas fértiles y pseudocópulas largas no estuvo asociado significativamente con el número de huevos fértiles puestos por la hembra luego de la cópula ($r_s = -0.10$, $n = 20$, $p > 0.50$). La hembra puso huevos fértiles luego de 9 de 11 cópulas en que el endofalo y el reservorio no salieron, lo que ocurrió en 7 de 9 cópulas en que el endofalo y el reservorio salieron de 1 a 8

veces. Tampoco hubo asociación significativa entre el número de salidas del endofalo y el reservorio y el porcentaje de huevos fértiles puesto por la hembra luego de la cópula ($r_s = -0.04$, $n = 20$, $p \gg 0.50$).

Algunas hembras expulsaron un espermatóforo con espermatozoides luego de la cópula. El número de huevos fértiles producidos por cópulas en que la hembra expulsó un espermatóforo (promedio = 67 ± 8.5 huevos, mediana = 67, $n = 6$ hembras) no fue significativamente diferente que el número de huevos producidos por las cópulas en que la hembra no expulsó un espermatóforo y que produjeron huevos fértiles (promedio = 45.6 ± 10.3 huevos, mediana = 39, $n = 9$ hembras, $p = 0.075$). Cuatro de las hembras que no expulsaron un espermatóforo tampoco pusieron huevos fértiles.

La incidencia (s/min) con la cual la hembra tocaba al macho fue significativamente mayor en las pseudocópulas cortas que las pseudocópulas largas, y fue significativamente mayor en las pseudocópulas largas que en los primeros 26 min (promedio de la duración de esas pseudocópulas) de las cópulas fértiles (Fig. 4.6).

Ni la incidencia de la hembra de tocar al macho, ni el cortejo copulatorio del macho, estuvieron asociados de forma significativa con el número o el porcentaje de huevos fértiles puestos por la hembras luego de cópulas fértiles y de pseudocópulas largas (Cuadro 4.6). Tampoco hubo asociaciones significativas entre el número de huevos fértiles puestos por la hembra con las medidas del macho (ancho de ojo a ojo, ancho del pronoto y ancho del reservorio de espermatozoides), o con la diferencia entre las medidas del macho y la hembra (ancho de ojo a ojo y ancho del pronoto) (Cuadro 4.7).

DISCUSION

El comportamiento de cortejo copulatorio del macho aparentemente es muy común en insectos y arañas (Eberhard 1991, 1994). En contraste, el comportamiento que la hembra realiza durante la cópula que podría "estimular" al macho es relativamente escaso (5% de 132 especies, en Eberhard 1994). La existencia de ese tipo de comportamiento es aparentemente paradójica, porque normalmente se supone que es el macho quien debe intentar inducir en la hembra respuestas favorables a él, que ella no necesariamente va a mostrar. Una posibilidad es que ese comportamiento de la hembra estuviera relacionado con alguna donación benéfica que el macho transfiere a la hembra durante la cópula.

COPULAS REPETIDAS

El mayor porcentaje de huevos fértiles de las hembras del tratamiento de dos machos disponibles implica que esas hembras recibieron un mayor número de espermatozoides que las hembras del tratamiento de una cópula inicial. No hubo diferencias significativas entre los tratamientos en el número de huevos puestos, la tasa de oviposición, la longevidad desde la primera cópula, el promedio por hembra de la longitud de los huevos, y el porcentaje de eclosión de los huevos entre los tratamientos. Aparentemente, las cópulas repetidas no perjudican ni benefician a la hembra, aparte del mayor número de espermatozoides que reciben. Esto argumenta en contra de la existencia de una donación de nutrientes o una sustancia hormonal que la hembra podría solicitar del macho al tocarlo durante la cópula.

Otro factor que podría afectar la posibilidad de que la hembra "solicite" algo del macho es la abundancia relativa de machos y hembras.

Aún si hubiera una donación nutritiva del macho a la hembra, los papeles sexuales no cambiarían si la proporción operacional de sexos no fuera sesgada hacia las hembras (Clutton-Brock y Vincent 1991; Clutton-Brock y Parker 1992). *O. baranowskii* es abundante local y temporalmente. Frecuentemente hay muchos individuos en una rama o en pocos metros cuadrados en el suelo, y la proporción de sexos es de 1:1, o sesgada a los machos (Rodríguez 1996). Además, muchas hembras probablemente no están en estado reproductivo en un momento dado (Rodríguez 1996), de modo que en el campo probablemente no faltan machos para las hembras. La expulsión ocasional de espermátóforos recién transferidos es otro argumento en contra de una donación nutritiva del macho.

TRANSFERENCIA DE ESPERMATOZOIDES

En chinches, hay otros casos de falta de correlación entre la duración de las cópulas y los espermatozoides transferidos. En *Lygaeus equestris* (Lygaeidae), las cópulas duran de 0.5 a más de 15 horas, y no hubo correlación con el número de huevos fértiles producidos (Sillén-Tullberg 1981). En el chinche *Aquarius remigis* (Gerridae), las cópulas de menos de 15 min no transfirieron espermatozoides, la fertilidad máxima ocurrió luego de 30 min, pero no aumentó en cópulas más largas (hasta 60 min) (Rubenstein 1989). Sin embargo, en *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae), sí hubo una correlación entre la duración de la cópula (de 15 min a más de 5 h) y la transferencia de espermatozoides (Gordon y Loher 1968; Loher y Gordon 1968).

Las cópulas que se prolongan por varios días pueden ser una asociación posterior a la inseminación para evitar que la hembra copule con otros machos antes de ovipositar (Alcock 1994). En *O. baranowskii*,

las cópulas duraron hasta 333 min, a pesar de que ni el número ni el porcentaje de huevos fértiles puestos por la hembra luego de la cópula aumentaron más allá de los 44 a 46 min de cópula, de modo que las cópulas prolongadas probablemente fueron una asociación entre el macho y la hembra posterior a la inseminación. No hay suficientes datos para distinguir entre todas las hipótesis (Alcock 1994) que pueden explicar la posible asociación posterior a la inseminación en *O. baranowskii*. Sin embargo, no hubo un efecto del "componente no-gamético del eyaculado" (Alcock 1994) del macho sobre la fecundidad o longevidad de la hembra. La hipótesis del cuidado de pareja (Alcock 1994) tampoco parece ser aplicable a *O. baranowskii*, porque la duración máxima de una cópula fue de 333 min, y las hembras ovipositaron casi continuamente durante su vida, que fue de hasta aproximadamente seis semanas en el laboratorio. Sin embargo, en el chinche *Neacoryphus bicrucis* (Lygaeidae), hay precedencia de espermatozoides del último macho en copular, y los machos prolongan la cópula desde una hasta 24 horas si la proporción operacional de sexos es sesgada hacia los machos, a pesar de que las hembras ovipositan diariamente (McLain 1989). Otras hipótesis que probablemente no son aplicables al caso de *O. baranowskii* son la de "carga de espermatozoides", y la de "protección de espermátóforos" (Alcock 1994).

Las hembras de *O. baranowskii* del tratamiento de una cópula inicial vivieron de 10 a 65 días y en ese plazo agotaban su reserva de espermatozoides. Esto es poco en comparación con otras especies de chinches en que hubo espermatozoides vivos en la espermateca de hembras que habían copulado hasta cinco meses antes (Smith 1979). Una estimación mínima del plazo máximo de vida de hembras de *O. baranowskii* capturadas

en el campo y mantenidas en el laboratorio con comida todos los días fue de 72 días (Rodríguez 1996). La tasa de oviposición de hembras silvestres mantenidas con un macho, y en buenas condiciones de alimentación en el laboratorio, fue mayor que la de las hembras experimentales. Esto sugiere que las hembras en el campo probablemente agotarían las reservas de espermatozoides de una cópula antes de morir, y que es de suponer que copulan más de una vez en el campo.

En *O. baranowskii*, la hembra puede rechazar al macho antes de copular, sacudiendo su abdomen de lado a lado mientras el macho trata de acoplar sus genitales, sin toquetearlo con sus patas posteriores (Rodríguez 1996). El comportamiento de la hembra de tocar al macho es estereotipado, repetitivo e independiente de los problemas mecánicos del acople de la cópula (o, desde el punto de vista de la hembra, aparentemente independiente de los problemas mecánicos de quitarse al macho por la fuerza). Esto cumple con los requisitos para considerar a un movimiento como cortejo copulatorio. Además, ocurre en otra especie del género y es divergente, en concordancia con la hipótesis de que evoluciona bajo selección sexual (Rodríguez 1996).

El toqueteo de la hembra al macho podría ser una "prueba" que el macho debe superar para lograr a transferir espermatozoides. Sin embargo, no es constante para todos los machos. La incidencia con la cual la hembra tocaba al macho varió mucho entre cópulas de una hembra, y entre hembras. Por ejemplo, una hembra que tuvo dos pseudocópulas antes de una cópula fértil tocó con incidencias de 60, 60 y 29.25 s/min, respectivamente. En total, la incidencia con la cual la hembra tocaba al macho varió entre 0.68 y 60 s/min en *O. baranowskii* (Rodríguez 1996).

Otra posibilidad es que la tocada de la hembra al macho sea un mecanismo de elección de la hembra, con el que puede rechazar selectivamente a diferentes machos. Sin embargo, no hubo ninguna asociación significativa entre el número de huevos fértiles y los aspectos del macho que fueron evaluados (mediciones del cuerpo y genitales y del cortejo copulatorio). También podría ser que la hembra discrimine entre machos solamente sobre la base de su capacidad para "resistir" la tocada.

En *O. baranowskii*, el comportamiento de la hembra aparentemente afecta la duración de la cópula y la transferencia de espermatozoides. Un caso similar ocurre en la purruja *Culicoides melleus* (Diptera: Ceratopogonidae). La hembra patear al macho al principio y durante la cópula, lo que a veces hace que el macho se separe de la hembra antes de transferir todos los espermatozoides que irían en el espermatóforo, y antes de tener tiempo de que el espermatóforo quede adherido a los genitales de la hembra y no a los suyos (Linley y Adams 1972; Linley 1975b; Linley y Hinds 1975a; Linley y Mook 1975). Esto afecta la paternidad del macho en la progenie de la hembra (Linley 1975a; Linley y Hinds 1975b). El comportamiento de la hembra de *C. melleus* de patear al macho ha sido interpretado como una forma de "comunicación" en que la hembra informa al macho de su receptividad (Linley y Hinds 1975a; Linley y Mook 1975). Esto sería benéfico para el macho pues evitaría transferir espermatozoides que van a ser expulsados de todos modos por la hembra, y sería benéfico para la hembra pues se evitaría hacer cópulas de las cuales no va a aceptar espermatozoides (Eberhard 1996; Rodríguez 1996).

No fue posible explicar la relación entre la expulsión de espermatóforos por la hembra y los espermatozoides que le quedan adentro,

y la razón de prolongar la cópula más allá de aproximadamente 44 a 46 min.

REFERENCIAS

- Alcock, J. 1981. Notes on the reproductive behaviour of some Australian thynnine wasps (Hymenoptera: Tiphidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 54:681-693. Citado en: R. Preston-Mafham y K. Preston-Mafham. 1993. *The Encyclopedia of Land Invertebrate Behaviour*. MIT. p. 117-118.
- Alcock, J. 1994. Postinsemination associations between males and females in insects: the mate-guarding hypothesis. *Annual Review of Entomology* 39:1-21.
- Butlin, R. K.; C. W. Woodhatch y G. M. Hewitt. 1987. Spermatophore investment increases female fecundity in a grasshopper. *Evolution* 41:221-225.
- Carayon, J. 1964. Un cas d'offrande nuptiale chez les Hétéroptères. *Comptes Rendues a l'Academie des Sciences de Paris t. 259 (groupe 12):4815-4818.*
- Chapman, T.; L. F. Liddle; J. M. Kalb; M. F. Wolfner & L. Partridge. 1995. Cost of mating in *Drosophila melanogaster* females is mediated by male accessory gland products. *Nature* 373:2-5.
- Clutton-Brock, T. H. & G. A. Parker. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *The Quarterly Review of Biology* 67(4):437-456.
- Clutton-Brock, T. H. & A. C. J. Vincent. 1991. Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature* 351:58-60.
- Coulianos, C.-C. & O. Kugelberg. 1973. A simple method for rearing terrestrial Heteroptera, with special reference to seed-bugs (Het. Lygaeidae). *Ent. Scand.* 4(2):105-110.
- Davey, K. G. 1965. Copulation and egg production in *Rhodnius prolixus*: the role of the spermathecae. *Journal of Experimental Biology* 42:373-378.
- Eberhard, W. G. 1991. Copulatory courtship and cryptic female choice. *Biological Reviews* 66:1-31.
- Eberhard, W. G.. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution* 48(3):711-733.

- Eberhard, W. G. 1996. Female control: sexual selection and cryptic female choice. Princeton.
- Eberhard, W. G. & C. Cordero. 1995. Sexual selection by cryptic female choice on male seminal products - a new bridge between sexual selection and reproductive physiology. *Trends in Ecology and Evolution* 10(12):493-496.
- Gordon, H. T. & W. Loher. 1968. Egg production and male activation in new laboratory strains of the large milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus*. *Annals of the Entomological Society of America* 61(6):1573-1578.
- Gromko, M. H.; M. E. A. Newport & M. G. Kortier. 1984. Sperm dependence of female receptivity to remating in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 38(6):1273-1282.
- Gromko, M. H. & T. A. Markow. 1993. Courtship and remating in field populations of *Drosophila*. *Animal Behaviour* 45:253-262.
- Gwynne, D. T. 1981. Sexual difference theory: mormon crickets show role reversal in mate choice. *Science* 213:779-780.
- Gwynne, D. T. 1984a. Courtship feeding increases female reproductive success in bushcrickets. *Nature* 307:361-363.
- Gwynne, D. T. 1984b. Sexual selection and sexual differences in mormon crickets (Orthoptera: Tettigoniidae, *Anabrus simplex*). *Evolution* 38(5):1011-1022.
- Gwynne, D. T. 1985. Role-reversal in katydids: habitat influences reproductive behaviour (Orthoptera: Tettigoniidae, *Metaballus* sp.). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16:355-361.
- Gwynne, D. T. 1988a. Courtship feeding and the fitness of female katydids (Orthoptera: Tettigoniidae). *Evolution* 42(3):545-555.
- Gwynne, D. T. 1988b. Courtship feeding in katydids benefits the mating male's offspring. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 23:373-377.
- Gwynne, D. T. 1990. Testing parental investment and the control of sexual selection in katydids: the operational sex ratio. *The American Naturalist* 136(4):474-484.
- Gwynne, D. T. 1993. Food quality controls sexual selection in mormon crickets by altering male mating investment. *Ecology* 74(5):1406-1413.
- Gwynne, D. T. & L. W. Simmons. 1990. Experimental reversal of courtship roles in an insect. *Nature* 346:172-174.

- Kasule, F. K. 1986. Repetitive mating and female fitness in Dysdercus cardinalis (Hemiptera: Pyrrhocoridae). Zoological Journal of the Linnean Society 88:191-199.
- Kon, M.; A. Oe & H. Numata. 1993. Intra- and interspecific copulations in the two congeneric green stink bugs, Nezara antennata and N. viridula (Heteroptera, Pentatomidae), with references to postcopulatory changes in the spermatheca. Journal of Ethology 11:83-89.
- Linley, J. R. 1975a. Sperm supply and its utilization in doubly inseminated flies, Culicoides melleus. Journal of Insect Physiology 21:1785-1788.
- Linley, J. R. 1975b. Termination of copulation and associated behaviour in Culicoides melleus (Coq.) (Diptera: Ceratopogonidae). Bulletin of Entomological Research 65:143-156.
- Linley, J. R. & G. M. Adams. 1972. A study of the mating behaviour of Culicoides melleus (Coquillett) (Diptera: Ceratopogonidae). Transactions of the Royal Entomological Society of London 124(2):81-121.
- Linley, J. R. & M. J. Hinds. 1975a. Quantity of the male ejaculate influenced by female unreceptivity in the fly, Culicoides melleus. Journal of Insect Physiology 21:281-285.
- Linley, J. R. & M. J. Hinds. 1975b. Sperm loss at copulation in Culicoides melleus. Journal of Entomology (A)50(1):37-41.
- Linley, J. R. & M. S. Mook. 1975. Behavioural interaction between sexually experienced Culicoides melleus (Coquillett) (Diptera: Ceratopogonidae). Behaviour LIV(1-2):97-110.
- Loher, W. & H. T. Gordon. 1968. The maturation of sexual behavior in a new strain of the large milkweed bug, Oncopeltus fasciatus. Annals of the Entomological Society of America 61(6):1566-1572.
- McLain, D. K. 1989. Prolonged copulation as a post-insemination guarding tactic in a natural population of the ragwort seed bug. Animal Behaviour 38:659-664.
- McLain, D. K. & S. D. Mallard. 1991. Sources and adaptive consequences of egg size variation in Nezara viridula (Hemiptera: Pentatomidae). Psyche 98(2-3):135-164.
- McLain, D. K.; D. L. Lanier & N. B. Marsh. 1990. Effects of female size, mate size, and number of copulations on fecundity, fertility, and longevity of Nezara viridula (Hemiptera: Pentatomidae). Annals of the Entomological Society of America 83:1130-1136.

- Ridsdill Smith, T. J. 1970. The behaviour of Hemithynnus hyalinatus (Hymenoptera: Tiphidae) with some notes on other Thynnine. Journal of the Australian Entomological Society 9:196-208. Citado en: R. Preston-Mafham y K. Preston-Mafham. 1993. The Encyclopedia of Land Invertebrate Behaviour. MIT. p. 117-118.
- Rodríguez, R. L. 1996. Biología sexual de dos abejones (Coleoptera: Cicindelidae) y tres chinches (Heteroptera: Lygaeidae). Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica.
- Rubenstein, D. I. 1989. Sperm competition in the water strider, Gerris remigis. Animal Behaviour 38:631-636.
- Sillén-Tulberg, B. 1981. Prolonged copulation: a male "postcopulatory" strategy in a promiscuous species, Lygaeus equestris (Heteroptera: Lygaeidae). Behavioral Ecology and Sociobiology 9:283-289.
- Simmons, L. W. 1990. Nuptial feeding in tettigoniids: male costs and the rates of fecundity increase. Behavioral Ecology and Sociobiology 27:43-47.
- Simmons, L. W. 1994. Courtship role reversal in bush crickets: another role for parasites? Behavioral Ecology 5(3):259-266.
- Simmons, L. W. & W. J. Bailey. 1990. Resource influenced sex roles of zaprochiline tettigoniids (Orthoptera: Tettigoniidae). Evolution 44(7):1853-1868.
- Smith, R. L. 1979. Repeated copulation and sperm precedence: paternity assurance for a male brooding water bug. Science 205:1029-1031.
- Thornhill, R. & D. T. Gwynne. 1986. The evolution of sexual differences in insects. American Scientist 74:382-389.

Cuadro 4.1. Número de huevos puestos, tasa de oviposición, promedio por hembra de la longitud de los huevos puestos y longevidad desde la primera cópula en hembras del tratamiento de una cópula inicial que tuvieron pseudocóputas (n = 5) y las que tuvieron cópulas "completas" (n = 11).

	número de huevos		tasa de oviposición (huevos/día)		longitud de huevos (mm)		longevidad	
	cópulas completas	pseudocópulas	cópulas completas	pseudocópulas	cópulas completas	pseudocópulas	cópulas completas	pseudocópulas
promedio	112.8	104.8	3.61	2.96	0.81	0.83	31.3	35.6
ES	15.2	17.1	0.43	0.31	0.004	0.011	4.7	5.46
mediana	110	123	3.22	2.82	0.82	0.82	30.5	28
mínimo	32	47	1.60	2.26	0.79	0.82	10	18
máximo	218	141	5.95	4.1	0.83	0.88	65	50
n (hembras)	11	5	11	5	11	5	10	5
	p = 0.34		p = 0.21		p = 0.07		p = 0.4250	

Cuadro 4.2. Número de huevos puestos, tasa de oviposición, promedio por hembra de la longitud de los huevos puestos, longevidad desde la primera cópula y porcentaje de eclosión de los huevos fértiles en hembras del tratamiento de una cópula inicial y del tratamiento de dos machos disponibles.

	número de huevos		tasa de oviposición (huevos/día)		longitud de huevos (mm)		longevidad		% de eclosión de huevos fértiles	
	una cópula	dos machos	una cópula	dos machos	una cópula	dos machos	una cópula	dos machos	una cópula	dos machos
promedio	110.3	106.4	3.41	4.10	0.82	0.82	32.7	23.9	91.5	91.3
ES	11.5	28.6	0.32	0.44	0.004	0.006	3.6	5.1	2.1	1.8
mediana	113	87.5	3.18	4.32	0.82	0.82	35	18.5	91.6	92.0
mínimo	32	15	1.60	1.59	0.79	0.79	10	4	69.0	64.3
máximo	218	293	5.95	6.06	0.88	0.86	65	59	100	100
n (hembras)	16	10	16	10	16	10	15	10	16	10
	p = 0.38		p = 0.26		p = 0.83		p = 0.06		p = 0.68	

Cuadro 4.3. Número y promedio por hembra de la longitud (mm) de los huevos maduros encontrados dentro de las hembras del tratamiento de una cópula inicial y de dos machos disponibles al morir.

	Número de huevos maduros		Promedio por hembra de la longitud (mm) de los huevos maduros	
	una cópula inicial - dos machos disponibles		una cópula inicial - dos machos disponibles	
promedio	9.1 ± 1.0	12.6 ± 1.6	0.79 ± 0.001	0.80 ± 0.01
mediana	9.5	8.5	0.81	0.80
ambito	2-17	4-30	0.67-0.83	0.76-0.82
n (hembras)	16	10	14	8
	p = 0.25		p = 0.73	

Cuadro 4.4. El ancho de ojo a ojo y del pronoto de la hembra no estuvieron asociados significativamente con el número de huevos puestos, la tasa de oviposición, el promedio por hembra de la longitud de los huevos, la longevidad total o la longevidad desde la primera cópula.

	ancho de ojo a ojo			ancho del pronoto		
	rs	n	p	rs	n	p
huevos puestos	0.30	25	> 0.1	0.12	25	> 0.5
tasa de oviposición (huevos/día)	0.15	25	> 0.1	-0.03	25	>> 0.5
longitud de los huevos (mm)	0.16	25	> 0.1	0.2	25	> 0.2
longevidad total	0.20	24	> 0.1	0.22	24	> 0.1
longevidad desde la primera cópula	0.24	24	> 0.1	0.22	24	> 0.2

Cuadro 4.5. Las hembras ovipositaron preferencialmente en el algodón del vial con agua. El número de huevos puestos sobre el siconio, las semillas de girasol, el algodón y el piso del petri fue significativamente diferente de lo esperado según una distribución uniforme o una distribución 2:1:1:1 (según el área aproximada que cada sustrato ofrecía, y asignando un valor de 1 al piso del petri).

	huevos puestos	distribución uniforme	distribución 2:1:1:1
siconio	398	316.75	506.8
girasol	217	316.75	253.4
algodón	550	316.75	253.4
petri	102	316.75	253.4
		$\chi^2 = 359.61,$ $p \ll 0.005$	$\chi^2 = 466.21,$ $p \ll 0.005$

Cuadro 4.6. No hubo asociación significativa entre el número o el porcentaje de huevos fértiles de las cópulas "completas" y las pseudocópulas (largas, con la incidencia (s/min) de la hembra de tocar al macho, o la incidencia del macho de montar a la hembra (montadas/min), de tocarle las alas con sus patas posteriores (episodios/min), o de vibrar sus patas posteriores y cuerpo (s/min)).

NUMERO DE HUEVOS FERTILES

	incidencia de la hembra de toquetear al macho (s/min)	incidencia del macho de: montar a la hembra (montadas/min)	tocar las alas de la hembra (episodios/min)	vibrar sus patas y cuerpo (s/min)
r_s	-0.17	0.28	0.21	0.28
n	20	24	24	23
p	> 0.20	> 0.10	> 0.10	> 0.10

PORCENTAJE DE HUEVOS FERTILES

	incidencia de la hembra de toquetear al macho (s/min)	incidencia del macho de: montar a la hembra (montadas/min)	tocar las alas de la hembra (episodios/min)	vibrar sus patas y cuerpo (s/min)
r_s	-0.25	-0.19	-0.22	0.18
n	20	20	20	19
p	> 0.20	> 0.20	> 0.20	> 0.20

Cuadro 4.7. El ancho de ojo a ojo, del pronoto y del reservorio de espermatozoides del macho, y la diferencia entre el ancho de ojo a ojo y del pronoto de la hembra y del macho no estuvieron asociados significativamente con el número de huevos fértiles puestos luego de la copula.

	Medidas del macho			Relación entre las medidas del macho y la hembra	
	Ancho de: ojo-ojo	pronoto	reservorio	Diferencia entre ancho de: ojo-ojo	pronoto
rs	0.25	0.47	-0.16	0.06	0.17
n	17	17	11	17	17
p	> 0.2	> 0.05	> 0.5	> 0.5	> 0.5

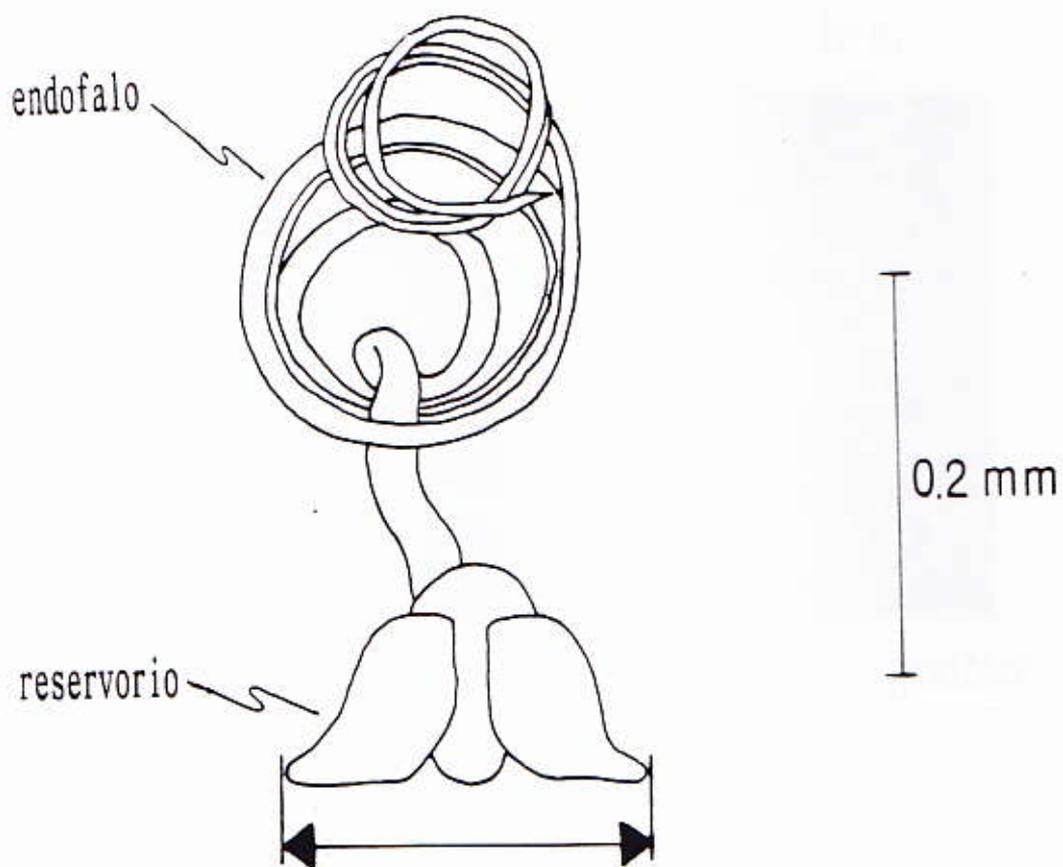


Fig. 4.1. Reservorio de espermatozoides y endofalo de un macho de *O. baranowskii*. La flecha marca el ancho que fue medido.

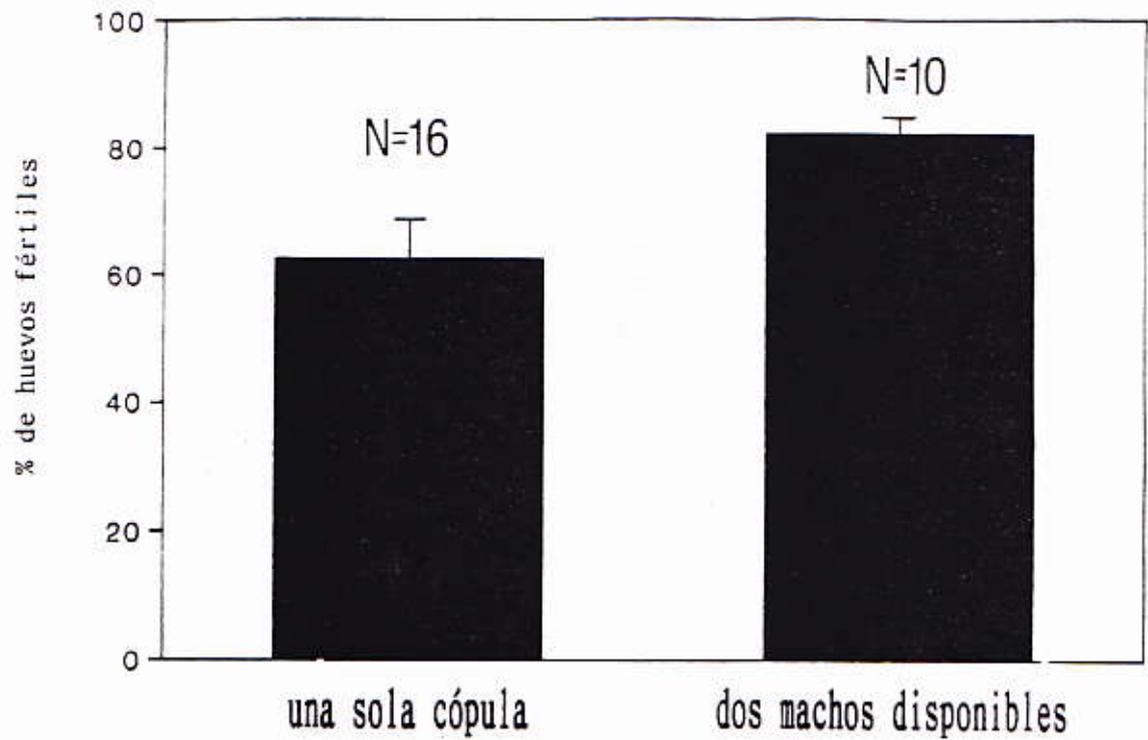


Fig. 4.2. El porcentaje de huevos fértiles puestos por las hembras fue significativamente mayor en el tratamiento de dos machos disponibles que en el de una cópula ($p = 0.038$).

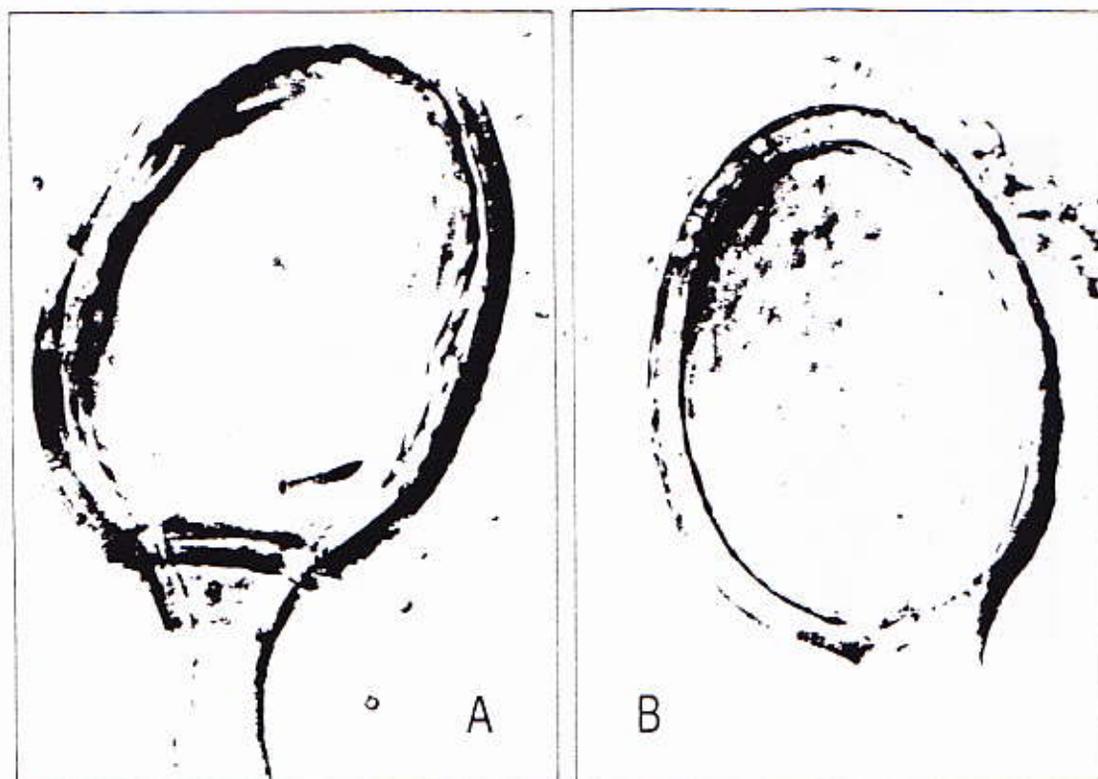


Fig. 4.3. Contenido de espermatozoides de la espermateca en *Q. baranowskii*.
A) Espermateca sin espermatozoides. B) Espermateca llena de espermatozoides.

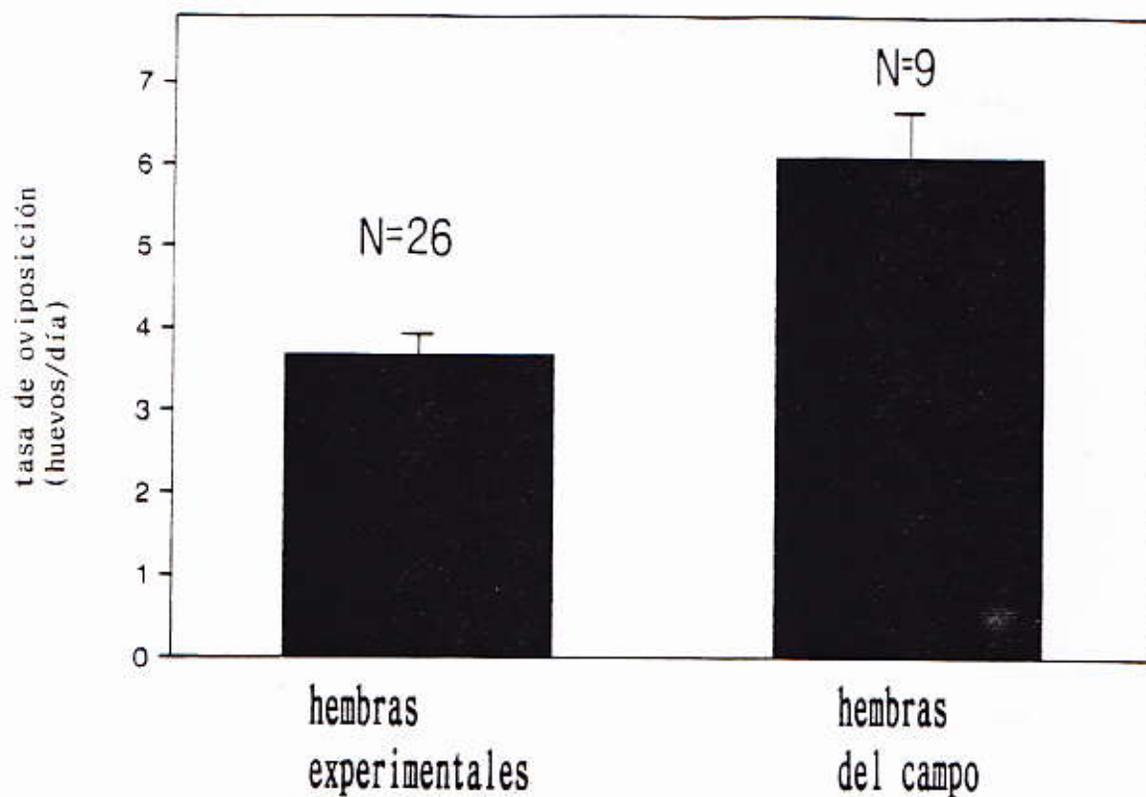


Fig. 4.4. La tasa de oviposición durante toda la vida de las hembras experimentales fue significativamente menor que la de hembras capturadas en el campo y mantenidas por una semana con un macho y comida disponible todos los días ($p = 0.0013$).

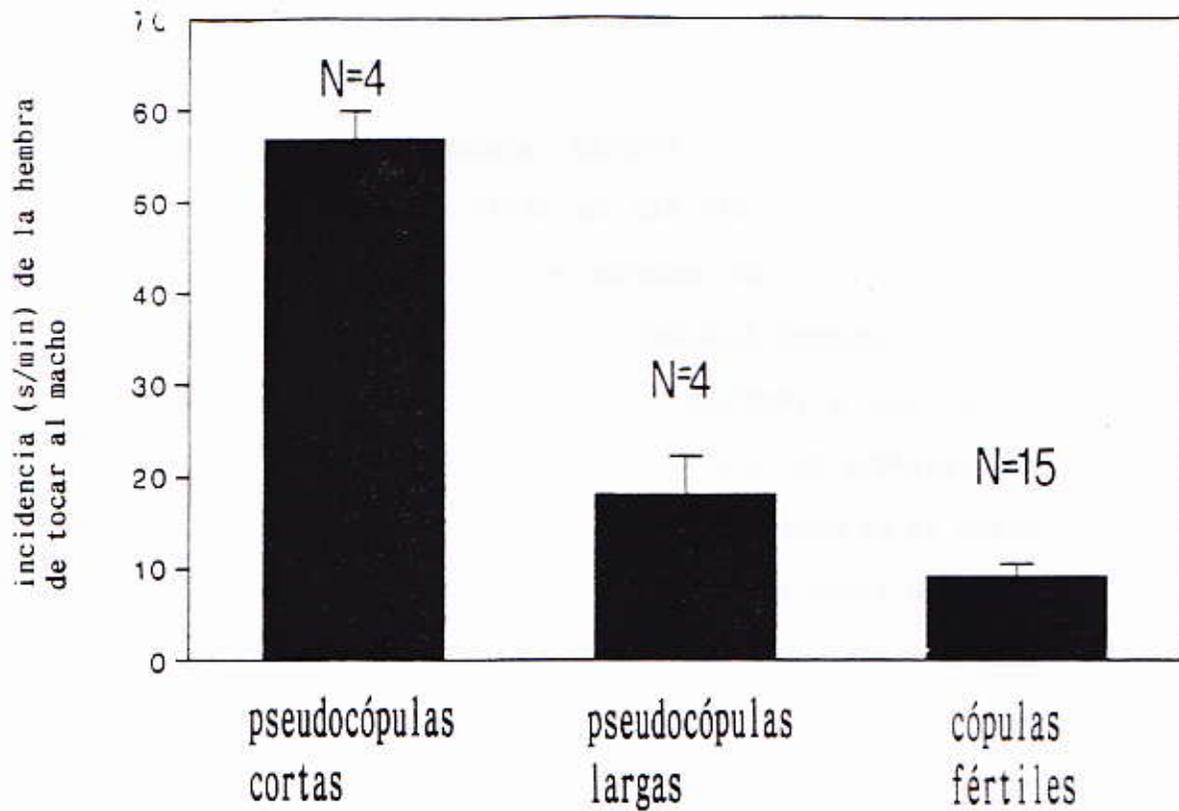


Fig. 4.6. La incidencia (s/min) con la cual la hembra toqueteaba al macho fue mayor en pseudocópulas largas que en cópulas fértiles y fue mucho mayor en las pseudocópulas cortas (Kruskal-Wallis, $p = 0.0025$, y la prueba a posteriori de Tukey identificó tres grupos distintos).

CAPITULO 5

ANOTACIONES SOBRE LA HISTORIA NATURAL DE DOS CHINCHES Ozophora
(HETEROPTERA: LYGAEIDAE) EN COSTA RICA.

RESUMEN

Los chinches Ozophora baranowskii y O. maculata (Heteroptera: Lygaeidae) viven en las ramas y en el suelo debajo de árboles con frutos maduros del higuero Ficus padifolia H.B.K. (Moraceae). Los adultos de O. baranowskii casi siempre están en las ramas de los higueros, y los de O. maculata casi siempre están en el suelo bajo los árboles. Las ninfas de ambas especies sólo han sido encontradas en el suelo bajo los árboles. Los adultos y las ninfas de ambas especies comen las semillas del higuero. Este trabajo describe la tasa de oviposición de las hembras, la longitud de los huevos, una estimación mínima del plazo máximo de vida, y la infección por algunos parasitoides.

INTRODUCCION

Una fauna diversa de chinches de la familia Lygaeidae son depredadores de semillas de higuerones (Moraceae: Ficus) (Slater 1972). La mayoría pertenecen a la subfamilia Rhyparochrominae, y muchos de esos son del género Ozophora (Slater 1972, 1983, 1987). Este trabajo presenta algunas observaciones sobre la historia natural de Ozophora baranowskii Slater & O'Donnell y Ozophora maculata Slater & O'Donnell en Costa Rica. Ambas especies pertenecen al complejo de Ozophora laticephala (Slater y O'Donnell 1979) y viven en o debajo del higuero Ficus padifolia H.B.K. (= F. pertussa sensu Burger). El higuero es nativo del Valle Central de Costa Rica (W. Ramírez, com. pers.) y es sembrado como árbol de cerca.

MATERIAL Y METODOS

Los chinches fueron capturados alrededor de San Antonio de Escazú (1300-1400 m.s.n.m.), provincia de San José, Costa Rica en una zona de cafetales y bosque secundario. Para capturar a los chinches que estaban en los árboles, las ramas de los higueros eran sacudidas 20 veces con una red entomológica de golpe. Los chinches que estaban en el suelo debajo de los árboles eran capturados con un aspirador entomológico, buscando entre la hojarasca y la tierra en áreas relativamente despejadas de plantas pequeñas, de 4 a 6 m² bajo cada árbol.

Durante dos años y medio (de julio de 1993 hasta diciembre de 1995), 14 árboles de higuero fueron revisados cada dos (durante la estación lluviosa: de mayo a diciembre) o tres semanas (durante la estación seca: de enero a abril) para ver si producían frutos y si tenían chinches. Otros 10 árboles fueron revisados esporádicamente. Durante las primeras estaciones lluviosa y seca, los árboles que no tenían frutos fueron revisados para ver si había chinches (aproximadamente 18 visitas en total a 10 árboles). Luego, los árboles sólo eran revisados si tenían frutos para ver si había chinches. Cuando un árbol con frutos tenía chinches, era revisado hasta tres veces en una semana. Hubo aproximadamente 64 visitas a árboles durante los dos años y medio (48 durante la época lluviosa y 16 durante la época seca), y en 32 de esas visitas hubo más de 10 chinches en un árbol determinado. Sólo los datos de esas visitas fueron usados para comparar las proporción de sexos entre árboles, entre fechas de recolecta, y entre las ramas y el suelo bajo los árboles. En total, más de 300 adultos de *O. baranowskii* y 70 de *O. maculata*, y más de 120 ninfas de ambas especies fueron recolectadas.

Las ninfas fueron mantenidas en cajas de Petri y alimentadas con siconios (infrutescencias del higuito) con semillas, y con semillas de girasol. Los siconios eran mantenidos en un congelador, y eran descongelados sobre papel absorbente antes de ponerlos en la caja de Petri. Para evitar el crecimiento de hongos sobre los siconios, la comida de los chinches era cambiada cada dos o cuatro días. Cada caja de Petri tenía un vial con agua tapado con algodón y sujeto al piso con plasticina, y un trozo de corcho impregnado de fungicida (Nipagin) diluído. El corcho proveía un ambiente tridimensional complejo que favorece el desarrollo de las ninfas (Coulianos y Kugelberg 1973).

Diez hembras recién capturadas de *O. baranowskii*, y cinco hembras de *O. maculata* fueron puestas cada una en una caja de Petri, con el mismo alimento que las ninfas, y con un macho. Se les permitió ovipositar por una semana luego de la captura, y el número y la longitud de los huevos que pusieron fueron anotados.

Algunas hembras fueron disectadas para examinar su estado reproductivo (contenido de espermatozoides de la espermateca, y presencia de huevos maduros).

Los promedios aparecen con el error estándar (ES).

RESULTADOS

No se observó adultos en las ramas de árboles sin frutos maduros en las aproximadamente 18 visitas en total, a 10 árboles. Sólo en 2 de 16 ocasiones en la estación seca hubo chinches en el suelo bajo árboles que habían botado frutos en las semanas anteriores. En cada ocasión, hubo menos de 10 individuos.

Durante la época lluviosa, los chinches aparecían en abundancia

local y temporal en las ramas o en el suelo bajo árboles con frutos maduros. Once árboles produjeron frutos una o dos veces, pero no llegaron chinches. Hubo seis árboles que produjeron frutos más de una vez. De esos, tres árboles produjeron dos veces, pero sólo hubo más de 10 chinches una vez; dos árboles produjeron dos veces y en ambas ocasiones llegaron chinches; y un árbol produjo cuatro veces y llegaron chinches sólo dos veces. Otros seis árboles produjeron frutos una vez y llegaron chinches.

A veces había adultos de ambas especies en las ramas y en el suelo bajo árboles con frutos maduros. Sin embargo, fue más frecuente encontrar adultos de Q. baranowskii en las ramas (287 de 296), y adultos Q. maculata en el suelo (13 de 22, $G = 60.2$, $p \ll 0.005$). Todas las 120 ninfas que fueron capturadas estaban en el suelo.

Los frutos de un higuero que estaba en una zona de bosque secundario habían caído sobre las hojas de las plantas del sotobosque. El área en que los frutos habían caído sobre las plantas era igual al área en que había frutos en el suelo (aproximadamente 9 m^2), pero había más frutos en el suelo que en las plantas. No hubo chinches (ni ninfas ni adultos) sobre las plantas del sotobosque, pero 6 machos y 4 hembras de Q. maculata fueron capturados en el suelo.

PROPORCION DE SEXOS

La proporción de sexos de adultos Q. baranowskii fue sesgada hacia los machos. En todas las recolectas de 1995, fueron capturados 232 machos y 70 hembras ($\chi^2 = 86.90$, $p \ll 0.005$). La proporción de sexos, en recolectas de al menos 10 individuos, no varió entre fechas en dos árboles diferentes ($\chi^2 = 0.76$ y 0.99 , $p > 0.1$ en ambos casos) ni entre árboles ($\chi^2 = 4.00$, $p > 0.1$, sumando las diferentes fechas). La proporción

de sexos en el suelo fue el contrario de la proporción total. En el suelo en total, 5 machos y 10 hembras fueron capturados ($\chi^2 = 16.76$, $p < 0.005$).

La proporción de sexos de *O. maculata* fue menos sesgada hacia los machos. En todas las recolectas de 1995, fueron capturados 37 machos y 33 hembras ($\chi^2 = 0.23$, $p > 0.1$). La proporción de sexos no varió entre árboles, para las recolectas de al menos 10 individuos ($\chi^2 = 0.005$, $gl = 1$, $p > 0.1$).

ESTADO REPRODUCTIVO DE HEMBRAS SILVESTRES

Cincuenta y seis hembras de *O. baranowskii* fueron disectadas. El 41% ($n = 23$) no tenían espermatozoides en la espermateca. Casi todas esas hembras tampoco tenían huevos (5.1), y su abdomen contenía glóbulos de aceite. El número de hembras sin espermatozoides en la espermateca no difirió significativamente entre las recolectas en ramas (27 hembras con y 16 sin espermatozoides) y el suelo (17 hembras con y 6 sin espermatozoides) ($\chi^2 = 0.33$, $p > 0.1$). Tampoco difirió según la época del año: de mayo a julio hubo 28 hembras con y 21 sin espermatozoides, y de setiembre a noviembre hubo seis hembras con y una sin espermatozoides ($G = 2.37$, $p > 0.1$).

Las hembras sin espermatozoides en la espermateca y con el abdomen lleno de glóbulos de aceite probablemente eran vírgenes. Sin embargo, las hembras en cautiverio a veces agotan su reserva de espermatozoides (Rodríguez 1996), de modo que algunas de las hembras sin espermatozoides (por ejemplo, las tres que tenían huevos) posiblemente no eran vírgenes. Una hembra que tenía espermatozoides y huevos tenía además glóbulos de aceite en el abdomen.

Seis hembras de O. maculata fueron disectadas (cinco del suelo y una de las ramas, todas capturadas en junio). Cuatro hembras tenían huevos y espermatozoides en la espermoteca, y las otras dos no tenían ni espermatozoides ni huevos. El número de hembras con espermatozoides no difirió significativamente entre las capturadas en ramas (una hembra sin espermatozoides) y el suelo (cuatro hembras con y una sin espermatozoides) ($G = 1.61$, calculado sumando 1 a las "casillas", $p > 0.1$).

OVIPOSICION DE HEMBRAS DE O. baranowskii EN EL LABORATORIO

De las 10 hembras que fueron puestas con comida y un macho en una caja de Petri a ovipositar durante la semana posterior a su captura, todas fueron capturadas en las ramas (cinco en mayo y cinco en setiembre y octubre). Una hembra no puso ningún huevo. Las otras nueve hembras pusieron 6.1 ± 0.6 huevos/día (mediana = 5.9, ámbito = 3.6-8.4 huevos/día). La tasa de oviposición no difirió entre las hembras capturadas en mayo ($n = 4$) y en setiembre y octubre ($n = 5$) (U de Mann-Whitney, $p = 0.18$). La longitud de los huevos fue de 0.79 ± 0.005 mm (mediana = 0.80 mm, ámbito = 0.72 a 0.91 mm, $n = 45$). Al final de la semana en que las hembras ovipositaron, algunos huevos habían cambiado de color de blancuzco a rojo, y otros no habían cambiado de color (huevos infértiles o fértiles recién puestos). La longitud de esos dos "tipos" de huevos ($n = 25$ rojos y 20 blancos) no fue significativamente diferente (U de Mann-Whitney, $p = 0.14$).

La superficie disponible para la oviposición era aproximadamente el doble en el siconio que en el girasol y el algodón, y aproximadamente igual entre el girasol y el algodón. Las hembras prefirieron ovipositar

sobre el algodón: pusieron 70 huevos en el siconio, 41 en el girasol y 132 en el algodón, lo que difiere significativamente de la distribución de 2:1:1 esperada según las superficies disponibles ($\chi^2 = 111.85$, $p < 0.005$).

OVIPOSICION DE HEMBRAS DE *O. maculata* EN EL LABORATORIO

Cinco hembras capturadas en el suelo en diciembre fueron puestas a ovipositar con un macho durante una semana y pusieron 7.2 ± 0.9 huevos/día, (mediana = 7, ámbito = 5.4-9.8 huevos/día). La longitud de los huevos fue de 0.75 ± 0.0037 mm, mediana = 0.75 mm, ámbito = 0.67-0.81 mm, $n = 61$). La longitud de los huevos que ya se habían puesto rojos ($n = 39$) no fue significativamente diferente de la longitud de los huevos que no habían cambiado de color al final de la semana ($n = 28$) (U de Mann-Whitney, $p = 0.33$).

Sin tomar en cuenta 13 huevos puestos sobre la caja de Petri, las hembras preferían el girasol y el algodón para ovipositar: pusieron 77 huevos en el siconio, 97 en el girasol y 103 en el algodón, lo que difiere significativamente de la distribución 2:1:1 esperada según las superficies disponibles ($\chi^2 = 54.88$, $p < 0.005$).

LONGEVIDAD

Algunos de los adultos capturados en el campo morían luego de uno o dos días en el laboratorio, pero muchos vivían de dos a tres semanas. La mayor duración de vida en *O. baranowskii* la mostraron un macho y una hembra criados en el laboratorio, que vivieron 187 y 72 días, respectivamente. Un macho de *O. baranowskii* capturado en el campo vivió 117 días.

En *O. maculata*, la mayor duración de vida la mostraron 2 adultos

capturados en el campo: 119 y 74 días, para un macho y una hembra, respectivamente.

CRIA DE NINFAS RECOLECTADAS EN EL CAMPO

En 72 ninfas de segundo a quinto instar que fueron capturadas en el campo, hubo un 21% de mortalidad "inexplicada" y un 12% de mortalidad por parasitoides (abajo). De las 48 ninfas (67%) que mudaron a adultos, el 79% fueron de O. baranowskii (19 machos y 19 hembras) y el 22% fueron de O. maculata (1 macho y 9 hembras, $G = 7.36$, $p < 0.01$). Una de esas hembras de O. maculata llegó a adulto a pesar de tener un parasitoide (abajo).

Los intentos de establecer un cultivo de chinches en el laboratorio fallaron. Las hembras ponían muchos huevos fértiles, pero la mortalidad de las ninfas era de casi el 100%. Sólo tres adultos de O. baranowskii fueron criados de esa manera, y todos fueron anormales en que se quedaron del color rojo pálido de los adultos recién mudados. Eso sólo ocurrió una vez con una hembra de O. baranowskii, de los 48 adultos criados de ninfas recolectadas en el campo.

PARASITOIDES

En tres casos (dos hembras de O. maculata y una de O. baranowskii) se logró criar una mosca del género Catharosia (Diptera: Tachinidae: Phasiinae). En los tres casos, la larva salió del abdomen del chinche y pupó en la caja de Petri. En los tres casos, la etapa de pupa duró de 12 a 14 días.

Una hembra de O. baranowskii tenía un nemátodo de aproximadamente 1 cm de longitud (sin identificar). Una hembra de O. baranowskii, una de O. maculata, y nueve ninfas tenían cada una una larva de insecto (sin

identificar). Por la forma de la pupa, al menos uno de esos casos posiblemente era una avispa (Hymenoptera: Braconidae: Euphorinae) (P. Hanson, com. pers.).

Varios días antes de la emergencia de un parasitoide (las tres moscas, el nemátodo y los once parasitoides sin identificar), el abdomen del chinche hospedero se hinchaba y las membranas entre segmentos en el abdomen y entre el protórax y la cabeza se distendían. Los parasitoides rompían el abdomen de los chinches. Cuando el hospedero era una hembra, desgarraba el ovipositor, y si era una ninfa, una de las membranas entre los segmentos posteriores del abdomen era desgarrada. Después de que el parasitoide emergía, el abdomen del chinche quedaba completamente vacío. Sin embargo, los chinches no morían inmediatamente después de que el parasitoide había salido, sino que se mantenían vivos por aproximadamente un día.

Los 15 chinches que tuvieron parasitoides fueron recolectados en el suelo (15 casos de 96 ninfas y hembras, y 23 machos de ambas especies recolectados en el suelo en 1995). Ninguno de 66 hembras y 235 machos de ambas especies recolectados en las ramas en 1995 tuvo parasitoides. Ninguno de los 258 machos de ambas especies recolectados en el suelo y las ramas en 1995 tuvo parasitoides.

DISCUSION

Los adultos de *Q. baranowskii* están principalmente en las ramas de los higueros, lo que sugiere que probablemente comen semillas que han quedado expuestas sobre las ramas de los árboles o que todavía están dentro del siconio. Una pareja de *Q. baranowskii* fue vista copulando sobre un fruto y ambos individuos tenían el rostro insertado en el

siconio (Rodríguez 1996).

En O. baranowskii, la proporción de sexos fue sesgada hacia los machos. Tomando en cuenta que el 39-41% de las hembras capturadas en el campo no están en estado reproductivo, la proporción efectiva de sexos es aún más sesgada hacia los machos. La proporción de sexos de los adultos criados de ninfas del campo fue de 1:1. La diferencia con la proporción observada en el campo podría deberse a una mayor longevidad de los machos. Otra posibilidad aparentemente menos probable es que los machos sean más capturados con mayor facilidad que las hembras al sacudir las ramas de los árboles (donde la mayoría de los adultos de O. baranowskii fueron capturados).

En O. maculata, la proporción de sexos fue de 1:1. Sin embargo, podría haber un sesgo hacia los machos en la proporción efectiva de machos hembras, pues algunas de las hembras capturadas no estaban en estado reproductivo. La proporción de sexos de los adultos criados de ninfas del campo fue sesgada hacia las hembras, pero la muestra fue muy pequeña (n = 10).

La cría de la mosca Catharosia es el primer registro de un parasitoide en el género Ozophora, y el primer registro de un hospedero del género Catharosia en Costa Rica. En la subfamilia Phasiinae, las hembras buscan al hospedero (Hemiptera sensu lato) y le depositan o inyectan huevos (Wood 1987). El que sólo haya habido parasitoides en chinches capturados en el suelo sugiere que las hembras de la mosca buscan a los chinches en el suelo, y no entre las ramas de los árboles. Esto podría explicar por qué los adultos de O. baranowskii tienden a estar en las ramas.

REFERENCIAS

- Coulianos, C.-C. & O. Kugelberg. 1973. A simple method for rearing terrestrial Heteroptera, with special reference to seed-bugs (Het. Lygaeidae). Ent. Scand. 4(2):105-110.
- Rodríguez, R. L. 1996. Biología sexual de dos abejones (Coleoptera: Cicindelidae) y tres chinches (Heteroptera: Lygaeidae). Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica.
- Slater, J. A. 1972. Lygaeid bugs (Hemiptera: Lygaeidae) as seed predators of figs. Biotropica 4:145-151.
- Slater, J. A. 1983. The Ozophora of Panama, with descriptions of thirteen new species (Hemiptera, Lygaeidae). American Museum Novitates 2765:1-29.
- Slater, J. A. 1987. A revision of the Ozophora umbrosa complex in the West Indies (Hemiptera: Lygaeidae). Journal of the New York Entomological Society 95:414-427.
- Slater, J. A. & J. E. O'Donnell. 1979. An analysis of the Ozophora laticephala-complex with the description of eight new species (Hemiptera: Lygaeidae). Journal of the Kansas Entomological Society 52(1):154-179.
- Wood, D. M. 1987. Tachinidae. p. 1193-1269. En J. F. McAlpine (ed.); B. V. Peterson; G. E. Shewell; H. J. Teskey; J. R. Vockeroth y D. M. Wood (coordinadores). Manual of Nearctic Diptera. Research Branch, Agriculture Canada, Monograph No. 28.

Cuadro 5.1. Estado reproductivo de 56 hembras de *O. baranowskii* capturadas en 1995.

	Hembras con espermatozoides en la espermateca	Hembras sin espermatozoides en la espermateca
Hembras con huevos	31	3
Hembras sin huevos	2	20

$\chi^2 = 37.16, p \ll 0.005$

CAPITULO 6

ANOTACIONES SOBRE LA HISTORIA NATURAL DE Neopamera bilobata Say
(Heteroptera: Lygaeidae) EN COSTA RICA.

RESUMEN.

El chinche Neopamera bilobata (Heteroptera: Lygaeidae) vive en el suelo bajo árboles con frutos maduros del higuero Ficus padifolia (Moraceae). El macho corteja a la hembra durante la cópula mientras ella lo empuja con sus patas posteriores. Los machos combaten entre sí con las patas anteriores, que tienen el femur engrosado. Se presenta datos de la oviposición de una hembra y una estimación del plazo máximo de vida.

INTRODUCCION.

Una fauna diversa de chinches de la familia Lygaeidae son "depredadores de semillas" de higuerones (Moraceae: Ficus spp.) y muchos son de la subfamilia Rhyparochrominae (Slater 1972). Este trabajo presenta algunas observaciones sobre la historia natural y el comportamiento de Neopamera bilobata Say (Heteroptera: Lygaeidae) en Costa Rica.

MATERIAL Y METODOS

Seis ninfas de N. bilobata fueron recolectadas con un aspirador entomológico en San Antonio de Escazú (1300-1400 m.s.n.m., Provincia de San José, Costa Rica) bajo dos árboles del higuero Ficus padifolia H.B.K. (= F. pertussa sensu Burger). El higuero es nativo en el Valle Central de Costa Rica (William Ramírez, com pers.) y es sembrado como árbol de cerca.

Las ninfas fueron mantenidas en cajas de Petri con un vial con agua tapado con algodón sujeto al piso con plasticina y con un pedazo de

corcho impregnado de fungicida (Nipagin) diluído. El corcho proveía un ambiente complejo, como recomiendan Coulianos y Kugelberg (1973). Las ninfas y los adultos fueron alimentados con siconios (infrutescencias del higuito) con semillas maduras, y con semillas de girasol.

Tres hembras y dos machos vírgenes fueron puestos en una caja de Petri bajo un estereoscopio. El comportamiento de los chinches fue registrado con descripciones verbales dictadas a una grabadora. La caja de Petri estaba sobre un espejo, y como el ovipositor de la hembra es parcialmente transparente, fue posible observar algunos acontecimientos genitálicos durante la cópula.

El número, longitud, fertilidad (cambio de color de blanco-amarillo a rojo) y eclosión de los huevos puestos por la hembra que copuló fueron revisados diariamente hasta su muerte.

Los promedios aparecen con el error estándar (ES).

RESULTADOS

COMBATE ENTRE MACHOS

Una confrontación fue observada entre dos machos. Cuando se encontraron empezaron a vibrar sus antenas hacia arriba y abajo. Ese movimiento siguió durante toda la interacción, y también ocurrió en encuentros entre machos y hembras, y durante la cópula (abajo).

Los machos se colocaron uno frente al otro, se irguieron sobre sus patas posteriores, y cada uno golpeó al otro repetidas veces con las patas anteriores. El movimiento de las patas anteriores era paralelo al sustrato, empezaba con las patas abiertas en aproximadamente 180° , y terminaba cuando las patas tocaban al contrincante. La posición de las patas medias no pudo ser revisada. El encuentro duró aproximadamente 20

s y terminó cuando un macho se alejó. En encuentros posteriores siempre un macho se alejaba cuando el otro se acercaba. No se observó ninguna otra confrontación de los machos y ninguna entre las hembras, a pesar de que los individuos fueron puestos en la caja de Petri varias veces en días posteriores. El femur anterior de esta especie tiene espinas ventrales y es engrosado, particularmente en el macho (Fig. 6.1).

COMPORTAMIENTO DE COPULA

Una cópula de individuos vírgenes fue observada. Duró 45.43 min. Cuando el macho y la hembra pasaron cerca (menos de 1 cm de distancia) uno de otro, empezaron a vibrar sus antenas hacia arriba y abajo, y continuaron haciéndolo durante la cópula. La hembra dejó de vibrar sus antenas desde el inicio de la cópula hasta aproximadamente tres minutos después del inicio de la cópula. El macho vibró sus antenas durante toda la cópula. Las antenas del macho a veces vibraban juntas y a veces en movimientos alternos.

Antes de la cópula, el macho montó a la hembra varias veces. En cada montada, vibraba sus antenas y tocaba el ovipositor de la hembra con su cápsula genital, aparentemente tratando de acoplar sus genitales. Luego de aproximadamente tres minutos y varias montadas, logró acoplar sus genitales (abajo). Luego, se bajó de la hembra y giró hasta quedar en dirección opuesta a la de la hembra. En esa posición, la cápsula genital del macho mostraba una torsión de 180° .

Mientras el macho montaba a la hembra y trataba de acoplar sus genitales, ella movía sus patas posteriores en un movimiento que frotaba sus élitros y abdomen, se extendía hacia atrás y empujaba el abdomen y la cápsula genital del macho. Durante la cópula, la hembra empujó al macho

en 12 episodios, que duraron en promedio 21.83 ± 6.57 s (mediana = 13.00, ámbito = 1-69). En total, la hembra empujó al macho por 262 s, lo que representa una incidencia promedio de 5.77 s/min.

Durante toda la cópula, el macho hizo sacudidas fuertes verticales de su cuerpo que movían a la hembra, y que ocurrían con una frecuencia de 1-2/s. Las patas del macho entraron en contacto con la hembra sólo en las veces en que la montó para intentar acoplar sus genitales, y en esos casos sólo los tarsos del macho tocaron a la hembra. Los femora anteriores nunca tocaron a la hembra.

El reservorio de espermatozoides y el endofalo del macho salieron y entraron dos veces del abdomen de la hembra durante la cópula (antes de cuatro min del inicio de la cópula, no fue posible observarlos). Estuvieron afuera de 4.28-4.42 min de la cópula, y de 4.57-4.62 min de la cópula. Cuando el reservorio y el endofalo estaban fuera del abdomen de la hembra, estaban visibles entre su cápsula genital y el ápice del ovipositor de la hembra. En dos ocasiones, hubo un movimiento en que el ovipositor entraba y salía levemente de la cápsula genital del macho: desde aproximadamente 4.12-4.28 min de la cópula, y de 30.88-33.67 min de la cópula. Desde los 43.55 min de la cópula y hasta el final, hubo un flujo de material que pasaba por el ovipositor de la hembra hacia su abdomen. El movimiento de los parameros del macho no fue determinado.

El macho soltó a la hembra en un momento en que ella lo estaba empujando, y 10 min después del final de la cópula, la hembra botó un espermátforo lleno de espermatozoides.

OVIPOSICION Y LONGEVIDAD

La hembra que copuló vivió como adulta 76-79 días, y 69 días

después de la cópula. Puso un total de 155 huevos, con un promedio de 2.23 huevos/día. El 64.5% de los huevos fueron fértiles, y de esos eclosionó el 63%. La hembra puso huevos hasta el día en que murió, pero sólo puso huevos fértiles durante los primeros 40 días. La longitud de los huevos fue en promedio 0.98 ± 0.002 mm, mediana = 0.97 mm, ámbito = 0.91-1.03, n = 128 huevos). La longitud de los huevos fértiles e infértiles no difirió significativamente (U de Mann-Whitney, p = 0.07).

Los huevos fértiles empezaban a cambiar de color de blancuzco a rojo en promedio 4.4 ± 0.12 días después de la oviposición (mediana = 4.0, ámbito = 4-5, n = 17 períodos). Ya estaban rojos después de un promedio de 6.4 ± 0.3 días, mediana = 6.0, ámbito = 5-9, n = 15 períodos), y eclosionaban luego de un promedio de 11 días (ámbito = 10-12).

La hembra estuvo en un régimen de comida disponible de día de por medio. El 95% de los huevos fueron puestos sobre el siconio, y el 97% fueron puestos durante los días en que la hembra tuvo comida, de modo que su capacidad de oviposición probablemente ha sido subestimada.

Al morir, la hembra tenía adentro 15 huevos de tamaño "maduro" y ninguno inmaduro.

Un macho y una hembra llegaron a vivir en el laboratorio por espacio de 52 y 45 días respectivamente. Esta es una estimación mínima del plazo máximo de vida.

DISCUSION

El comportamiento de cópula del macho de sacudir el cuerpo cumple con los criterios para ser considerado cortejo (Eberhard 1994). El movimiento era:

1) estereotipado y repetido en una misma cópula (no se vio si se repite entre cópulas).

2) apropiado para estimular a las hembras.

3) mecánicamente irrelevante en cuanto a los problemas de los machos de mantenerse agarrados a las hembras. Por ejemplo, la vibración de las antenas del macho podría ser cortejo copulatorio, pues podría ser percibido por las hembras durante la cópula. Sin embargo, el movimiento también ocurre en otros contextos y las hembras también lo hacen, de modo que es más conservador no considerarlo cortejo.

La función más probable del cortejo copulatorio de los machos es afectar la elección críptica de las hembras (Eberhard 1991, 1994, 1996). La expulsión del espermatóforo luego de la cópula sugiere que las hembras de *N. bilobata* podrían ser capaces de hacer tal elección críptica por medio de la aceptación selectiva de espermatozoides.

En chinches, hay varios casos en que la hembra toquetea o empuja al macho durante la cópula (Cuadro 6.1). En *Ozophora baranowskii* (Lygaeidae), el toqueteo de la hembra al macho podría ser un mecanismo de la hembra para escoger entre machos una vez que la cópula ha comenzado (Rodríguez 1996). En *Oncopeltus fasciatus* (Lygaeidae), parece ser una forma forzosa de quitarse al macho (Loher y Gordon 1968). Ambas funciones podrían calzar con el comportamiento de las hembras de *N. bilobata*. El hecho de que la hembra haya empujado desde que el macho trataba de acoplar sus genitales sugiere que podría ser un rechazo más "directo".

El combate entre machos y el dimorfismo sexual en el femur anterior de *N. bilobata* sugieren que el femur anterior está bajo selección sexual. Esa seguramente no es una explicación general para el femur anterior

engrosado y con espinas que ocurre en varios casos en chinches, y especialmente en la subfamilia Rhyparochrominae (Schuh y Slater 1995). En muchas otras especies con esas características no se ha observado combates entre machos y no hay dimorfismo sexual. Por ejemplo, en más de 120 interacciones entre machos y hembras en dos especies de *Ozophora* (Lygaeidae: Rhyparochrominae) (Rodríguez 1996), nunca hubo combates entre los machos, aunque varias veces un macho montó a otro y trató por algunos segundos de acoplar sus genitales con los de otro. En contraste, la primera observación de interacciones en *N. bilobata* resultó en un combate entre dos machos, y una cópula. Además, la hembra de *N. bilobata* también tiene el femur anterior engrosado y con espinas, aunque en menor grado que el macho.

REFERENCIAS

- Coulianos, C.-C. & O. Kugelberg. 1973. A simple method for rearing terrestrial Heteroptera, with special reference to seed-bugs (Het. Lygaeidae). ENT. SCAND. 4(2):105-110.
- Eberhard, W. G. 1991. Copulatory courtship and cryptic female choice. Biological Reviews 66:1-31.
- Eberhard, W. G. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. Evolution 48(3):711-733.
- Eberhard, W. G. 1996. Female control: Sexual Selection and Cryptic Female Choice. Princeton.
- Loher, W. & T. H. Gordon. 1968. The maturation of sexual behavior in a new strain of the large milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus*. Annals of the Entomological Society of America 61(6):1566-1572.
- Rodríguez, R. L. 1996. Biología sexual de dos abejones (Coleoptera: Cicindelidae) y tres chinches (Heteroptera: Lygaeidae). Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica.
- Schuh, R. T. & J. A. Slater. 1995. True bugs of the World. Cornell.
- Slater, J. A. 1972. Lygaeid bugs (Hemiptera: Lygaeidae) as seed predators of figs. Biotropica 4(3):145-151.

Cuadro 6.1. Algunos chinches (Heteroptera) en que las hembras toquetean o empujan al macho durante la cópula.

Familia	Especie y movimiento de las hembras	Referencia
Pyrrhocoridae	<u>Dysdercus</u> <u>mimulus</u> - vibrar el cuerpo de lado a lado - frotar los genitales del macho con una pata posterior	Eberhard 1994
Lygaeidae	<u>O. baranowskii</u> - tocar el abdomen y cápsula genital del macho con las patas posteriores	Rodríguez 1996
	<u>O. maculata</u> - empujar el abdomen y cápsula genital del macho con las patas posteriores	Rodríguez 1996
	<u>Neopamera bilobata</u> - empujar el abdomen y cápsula genital del macho con las patas posteriores	Este capítulo
	<u>Oncopeltus fasciatus</u> - empujar el abdomen y cápsula genital del macho con las patas posteriores - mover el abdomen de lado a lado	Loher & Gordon 1968

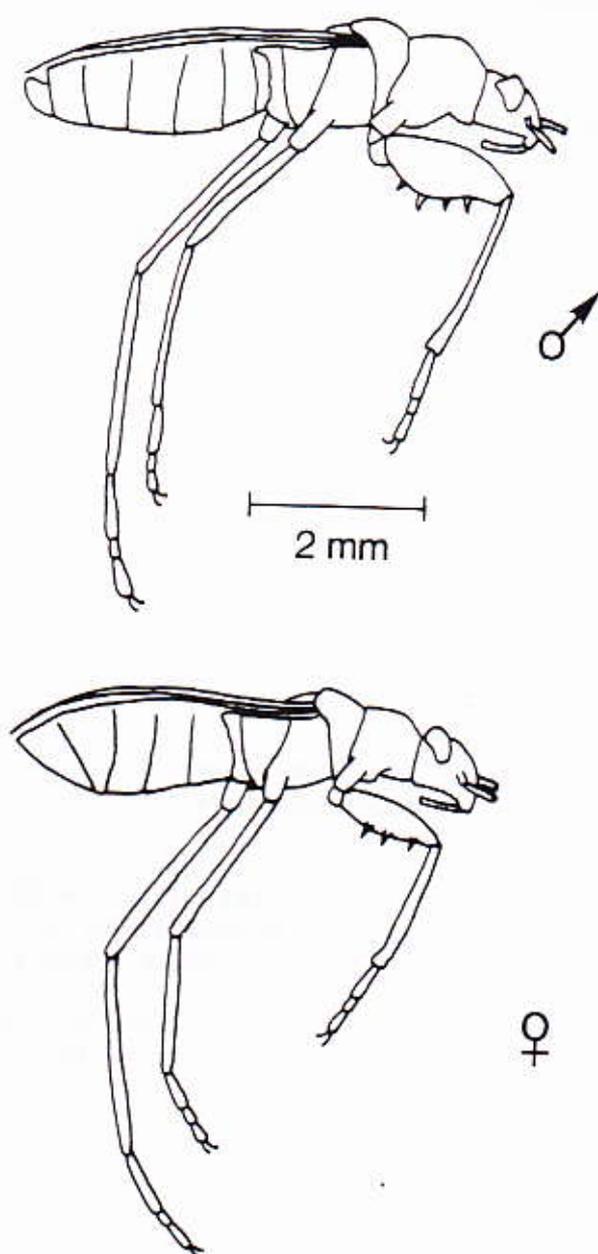


Fig. 6.1. El femur anterior de *N. bilobata* tiene espinas ventrales y es engrosado, particularmente en el macho. Para el dibujo, un macho y una hembra grandes fueron escogidos.

APENDICE I.

LITERATURA CITADA

- Alcock, J. 1981. Notes on the reproductive behaviour of some Australian thynnine wasps (Hymenoptera: Tiphiidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 54:681-693. Citado en: R. Preston-Mafham y K. Preston-Mafham. 1993. *The Encyclopedia of Land Invertebrate Behaviour*. MIT. p. 117-118.
- Alcock, J. 1994. Postinsemination associations between males and females in insects: the mate-guarding hypothesis. *Annual Review of Entomology* 39:1-21.
- Alexander, R. D. 1959. The courtship and copulation of Pasimachus punctulatus Haldemann (Coleoptera: Carabidae). *Annals of the Entomological Society of America* 52(4):485.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton.
- Butlin, R. K.; C. W. Woodhatch & G. M. Hewitt. 1987. Spermatophore investment increases female fecundity in a grasshopper. *Evolution* 41:221-225.
- Carayon, J. 1964. Un cas d'offrande nuptiale chez les Hétéroptères. *Comptes Rendues a l'Academie des Sciences de Paris t. 259 (groupe 12):4815-4818*.
- Chapman, T.; L. F. Liddle; J. M. Kalb; M. F. Wolfner & L. Partridge. 1995. Cost of mating in Drosophila melanogaster females is mediated by males accessory gland products. *Nature* 373:2-5.
- Clutton-Brock, T. H. & G. A. Parker. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *The Quarterly Review of Biology* 67(4):437-456.
- Clutton-Brock, T. H. & A. C. J. Vincent. 1991. Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature* 351:58-60.
- Coulianos, C.-C. & O. Kugelberg. 1973. A simple method for rearing terrestrial Heteroptera, with special reference to seed-bugs (Het. Lygaeidae). *Ent. Scand.* 4(2):105-110.
- Cowan, D. P. 1986. Sexual behavior of eumenid wasps (Hymenoptera: Eumenidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 88(3):531-541.
- Davey, K. G. 1965. Copulation and egg production in Rhodnius prolixus: the role of the spermathecae. *Journal of Experimental Biology* 42:373-378.

- Dewsbury, D. A. 1988. Copulatory behavior as courtship communication. *Ethology* 79:218-234.
- Eberhard, W. G. 1985. Sexual selection and animal genitalia. Harvard.
- Eberhard, W. G. 1991. Copulatory courtship and cryptic female choice. *Biological Reviews* 66:1-31.
- Eberhard, W. G. 1992. Copulatory courtship and notes on the natural history of Ochtera occidentalis Clausen (Diptera: Ephydriidae). *Pan-Pacific Entomologist* 68:261-267.
- Eberhard, W. G. 1993a. Copulatory courtship and genital mechanics of three species of Macroductylus (Coleoptera Scarabaeidae Melolonthinae). *Ethology, Ecology and Evolution* 5:19-63.
- Eberhard, W. G. 1993b. Copulatory courtship and morphology of genitalic coupling in seven Phyllophaga species (Coleoptera: Melolonthinae). *Journal of Natural History* 27:683-717.
- Eberhard, W. G. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution* 48(3):711-733.
- Eberhard, W. G. 1996. Female control: Sexual selection and cryptic female choice. Princeton.
- Eberhard, W. G. & C. Cordero. 1995. Sexual selection by cryptic female choice on male seminal products - a new bridge between sexual selection and reproductive physiology. *Trends in Ecology and Evolution* 10(12):493-496.
- Fernández, F.; G. Amat & D. L. Pearson. 1993. Los escarabajos-tigre (Coleoptera: Cicindelidae) de Colombia I. Introducción y clave para géneros. *Boletín del Museo Entomológico de la Universidad del Valle* 1:29-40.
- Freitag, R; J. E. Olynyk & B. Barnes. 1980. Mating behavior and genitalic counterparts in tiger beetles (Carabidae: Cicindelinae). *International Journal of Invertebrate Reproduction* 2:131-135.
- Gordon, H. T. & W. Loher. 1968. Egg production and male activation in new laboratory strains of the large milkweed bug, Oncopeltus fasciatus. *Annals of the Entomological Society of America* 61(6):1573-1578.
- Gromko, M. H. & T. A. Markow. 1993. Courtship and remating in field populations of Drosophila. *Animal Behaviour* 45:253-262.
- Gromko, M. H.; M. E. A. Newport & M. G. Kortier. 1984. Sperm dependence of female receptivity to remating in Drosophila melanogaster. *Evolution* 38(6):1273-1282.

- Gwynne, D. T. 1981. Sexual difference theory: mormon crickets show role reversal in mate choice. *Science* 213:779-780.
- Gwynne, D. T. 1984a. Courtship feeding increases female reproductive success in bushcrickets. *Nature* 307:361-363.
- Gwynne, D. T. 1984b. Sexual selection and sexual differences in mormon crickets (Orthoptera: Tettigoniidae, Anabrus simplex). *Evolution* 38(5):1011-1022.
- Gwynne, D. T. 1985. Role-reversal in katydids: habitat influences reproductive behaviour (Orthoptera: Tettigoniidae, Metaballus sp.). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 16:355-361.
- Gwynne, D. T. 1988a. Courtship feeding and the fitness of female katydids (Orthoptera: Tettigoniidae). *Evolution* 42(3):545-555.
- Gwynne, D. T. 1988b. Courtship feeding in katydids benefits the mating male's offspring. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 23:373-377.
- Gwynne, D. T. 1990. Testing parental investment and the control of sexual selection in katydids: the operational sex ratio. *The American Naturalist* 136(4):474-484.
- Gwynne, D. T. 1993. Food quality controls sexual selection in mormon crickets by altering male mating investment. *Ecology* 74(5):1406-1413.
- Gwynne, D. T. & L. W. Simmons. 1990. Experimental reversal of courtship roles in an insect. *Nature* 346:172-174.
- Huber, B. A. 1993. Genital mechanics and sexual selection in the spider Nesticus cellulanus (Araneae: Nesticidae). *Canadian Journal of Zoology* 71:2437-2447.
- Hunter, M. S.; M. F. Antolin & M. Rose. 1996. Courtship behavior, reproductive relationships, and allozyme patterns of three North American populations of Eretmocerus nr. californicus (Hymenoptera: Aphelinidae) parasitizing the whitefly Bemisia sp., tabaci complex (Homoptera: Aleyrodidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 98(1):126-137.
- Kasule, F. K. 1986. Repetitive mating and female fitness in Dysdercus cardinalis (Hemiptera: Pyrrhocoridae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 88:191-199.
- Kawata, M. 1995. Effective population size in a continuously distributed population. *Evolution* 49(6):1046-1054.

- Kon, M.; A. Oe & H. Numata. 1993. Intra- and interspecific copulations in the two congeneric green stink bugs, Nezara antennata and N. viridula (Heteroptera, Pentatomidae), with references to postcopulatory changes in the spermatheca. *Journal of Ethology* 11:83-89.
- Kraus, B. & R. C. Lederhouse. 1983. Contact guarding during courtship in the tiger beetle Cicindela marutha Dow (Coleoptera: Cicindelidae). *The American Midland Naturalist* 110(1):208-211.
- Lachmann, A. 1994. Struktur und Evolution der Fortpflanzungsorgane und Fortpflanzungssysteme von fünf Coproica - Arten (Diptera, Sphaeroceridae). Disertación doctoral, Universidad de Berlín.
- Linley, J. R. 1975a. Sperm supply and its utilization in doubly inseminated flies, Culicoides melleus. *Journal of Insect Physiology* 21:1785-1788.
- Linley, J. R. 1975b. Termination of copulation and associated behaviour in Culicoides melleus (Coq.) (Diptera: Ceratopogonidae). *Bulletin of Entomological Research* 65:143-156.
- Linley, J. R. & G. M. Adams. 1972. A study of the mating behaviour of Culicoides melleus (Coquillett) (Diptera: Ceratopogonidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 124(2):81-121.
- Linley, J. R. & M. J. Hinds. 1975a. Quantity of the male ejaculate influenced by female unreceptivity in the fly, Culicoides melleus. *Journal of Insect Physiology* 21:281-285.
- Linley, J. R. & M. J. Hinds. 1975b. Sperm loss at copulation in Culicoides melleus. *Journal of Entomology (A)* 50(1):37-41.
- Linley, J. R. & M. S. Mook. 1975. Behavioural interaction between sexually experienced Culicoides melleus (Coquillett) (Diptera: Ceratopogonidae). *Behaviour* LIV(1-2):97-110.
- Loher, W. & H. T. Gordon. 1968. The maturation of sexual behavior in a new strain of the large milkweed bug, Oncopeltus fasciatus. *Annals of the Entomological Society of America* 61(6):1566-1572.
- McClintock, M. K. 1984. Group mating in the domestic rat as a context for sexual selection: consequences for the analysis of sexual behavior and neuroendocrine responses. *Advances in the study of behavior* 14:1-50
- McLain, D. K. 1989. Prolonged copulation as a post-insemination guarding tactic in a natural population of the ragwort seed bug. *Animal Behaviour* 38:659-664.

- McLain, D. K. & S. D. Mallard. 1991. Sources and adaptive consequences of egg size variation in Nezara viridula (Hemiptera: Pentatomidae). *Psyche* 98(2-3):135-164.
- McLain, D. K.; D. L. Lanier & N. B. Marsh. 1990. Effects of female size, mate size, and number of copulations on fecundity, fertility, and longevity of Nezara viridula (Hemiptera: Pentatomidae). *Annals of the Entomological Society of America* 83:1130-1136.
- Palmer, M. K. 1976. Natural history and behavior of Pseudoxychila tarsalis Bates. *Cicindela* 8:61-92.
- Palmer, M. K. 1982. Biology and behavior of two species of Anthrax (Diptera: Bombyliidae), parasitoids of the larvae of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). *Annals of the Entomological Society of America* 75(1):61-70.
- Palmer, M. K. 1991. Pseudoxychila tarsalis (Abejón tigre, Tiger Beetle). p. 779-780. *En* D. H. Janzen (ed.). *Historia natural de Costa Rica*. Universidad de Costa Rica.
- Pearson, D. L. 1988. Biology of tiger beetles. *Annual Review of Entomology* 33:123-147.
- Ridsdill Smith, T. J. 1970. The behaviour of Hemithynnus hyalinatus (Hymenoptera: Tiphidae) with some notes on other Thynnine. *Journal of the Australian Entomological Society* 9:196-208. Citado en: R. Preston-Mafham y K. Preston-Mafham. 1993. *The Encyclopedia of Land Invertebrate Behaviour*. MIT. p. 117-118.
- Rodríguez, R. L. 1996. Biología sexual de dos abejones (Coleoptera: Cicindelidae) y tres chinches (Heteroptera: Lygaeidae). Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica.
- Rodríguez S., R. L. & W. G. Eberhard. 1994. Courtship before and during copulation in two species of Xyonysius bugs (Hemiptera, Lygaeidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 67(1):37-45.
- Rubenstein, D. I. 1989. Sperm competition in the water strider, Gerris remigis. *Animal Behaviour* 38:631-636.
- Schincariol, L. A. & R. Freitag. 1986. Copulatory locus, structure and function of the flagellum of Cicindela tranquebarica Herbst (Coleoptera: Cicindelidae). *International Journal of Invertebrate Reproduction and Development* 9:333-338.
- Schuh, R. T. & J. A. Slater. 1995. *True bugs of the World*. Cornell.
- Sillén-Tulberg, B. 1981. Prolonged copulation: a male "postcopulatory" strategy in a promiscuous species, Lygaeus equestris (Heteroptera: Lygaeidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 9:283-289.

- Simmons, L. W. 1990. Nuptial feeding in tettigoniids: male costs and the rates of fecundity increase. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27:43-47.
- Simmons, L. W. 1994. Courtship role reversal in bush crickets: another role for parasites? *Behavioral Ecology* 5(3):259-266.
- Simmons, L. W. & W. J. Bailey. 1990. Resource influenced sex roles of zaprochiline tettigoniids (Orthoptera: Tettigoniidae). *Evolution* 44(7):1853-1868.
- Simpson, K. W. 1975. Biology and immature stages of three species of nearctic Ochtera (Diptera: Ephydriidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 77:129-155.
- Slater, J. A. 1972. Lygaeid bugs (Hemiptera: Lygaeidae) as seed predators of figs. *Biotropica* 4:145-151.
- Slater, J. A. 1983. The Ozophora of Panama, with descriptions of thirteen new species (Hemiptera, Lygaeidae). *American Museum Novitates* 2765:1-29.
- Slater, J. A. 1987. A Revision of the Ozophora umbrosa complex in the West Indies (Hemiptera: Lygaeidae). *Journal of the New York Entomological Society* 95:414-427.
- Slater, J. A. & J. E. O'Donnell. 1979. An analysis of the Ozophora laticephala-complex with the description of eight new species (Hemiptera: Lygaeidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 52(1):154-179.
- Smith, R. L. 1979. Repeated copulation and sperm precedence: paternity assurance for a male brooding water bug. *Science* 205:1029-1031.
- Thomas, H. T. 1950. Field notes on the mating habits of Sarcophaga Meigen (Diptera). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)* 25:93-98.
- Thornhill, R. 1983. Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly Harpobittacus nigriceps. *The American Naturalist* 122:765-788.
- Thornhill, R. & D. T. Gwynne. 1986. The evolution of sexual differences in insects. *American Scientist* 74:382-389.
- von Helversen, D. & O. von Helversen. 1991. Pre-mating sperm removal in the bushcricket Metaplastes ornatus Ramme 1931 (Orthoptera, Tettigonoidea, Phaneropteridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28:391-396.

- Wcislo, W. T. 1990. Parasitic and courtship behavior of Phalacrotophora halictorum (Diptera: Phoridae) at a nesting site of Lasioglossum figueresi (Hymenoptera: Halictidae). *Revista de Biología Tropical* 38(2A):205-209.
- Wcislo, W. T. & S. L. Buchmann. 1995. Mating behaviour in the bees, Dieunomia heteropoda and Nomia tetrazonata, with a review of courtship in Nomiinae (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of Natural History* 29:1015-1027.
- Wcislo, W. T.; R. L. Minkley & H. S. Spangler. 1992. Precopulatory courtship behavior in a solitary sweat bee Nomia triangulifera (Hymenoptera: Halictidae). *Apidologie* 23:431-442.
- Wood, D. M. 1987. Tachinidae. p. 1193-1269. *En*: J. F. McAlpine (ed.); B. V. Peterson; G. E. Shewell; H. J. Teskey; J. R. Vockeroth & D. M. Wood (coordinadores). *Manual of Nearctic Diptera*. Research Branch, Agriculture Canada, Monograph No. 28.