

Universidad de Costa Rica

Sistema de Estudios de Posgrado

Comportamiento de Resistencia de la hembra y
efecto de la cópula y el tamaño del macho sobre
la oviposición en *Archiseptis diversiformis*
(Diptera: Sepsidae)

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

Martha Lucía Brena Buitrago

Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio" Costa Rica, 2002

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

COMPORTAMIENTO DE RESISTENCIA DE LA HEMBRA Y EFECTO DE LA
CÓPULA Y EL TAMAÑO DEL MACHO SOBRE LA OVIPOSICIÓN EN *ARCHISEPSIS*
DIVERSIFORMIS (DIPTERA: SEPSIDAE)

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

MARTHA LUCÍA BAENA HURTADO

Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio" Costa Rica, 2002

Dedicatoria

Todas mis alegrías por descubrir lo desconocido y lo intuido,
a mis dos amores:

Isabel y Federico

A ellos,

A su amorosa paciencia!!!

Agradecimientos

El desarrollo de esta tesis ha sido posible gracias a la colaboración de muchas personas, a quienes agradezco de todo corazón.

Al Dr. William G. Eberhard, agradezco enormemente por haber influido positivamente en mi formación académica, porque con su crítica y vivo interés ha sabido pacientemente transmitir sus conocimientos. Como persona y desde la distancia, supo brindarme apoyo moral cuando más derrotada y perdida me encontraba. Y finalmente, le agradezco por creer en mí.

Al Mc. Daniel Briceño, por su asesoría en el manejo de un programa útil para la realización de los dibujos obtenidos a partir de imágenes de video. Agradezco sus comentarios a los manuscritos de la tesis.

Al Dr. Paul Hanson, por sus consejos a los manuscritos de la tesis.

Al Dr. Rogelio (Instituto de Ecología, A. C. México). Por su asesoría estadística, por sus oportunos y valiosos comentarios al manuscrito.

Al Dr. Efrain De Luna (Instituto de Ecología, A. C. México). Por permitir usar el equipo y programa Image Proplus, para la medición de las moscas.

A Federico, mi compañero de vida. Quien hizo posible la culminación de mis estudios de maestría. Con paciencia recibí su apoyo incondicional en lo emocional, académico y económico. Su participación en la discusión de ideas y asesoría estadística, tuvo un aporte significativo en esta tesis.

A Fabiola, mi hermana. Gracias por su esmerada dedicación hacia nosotros, su compañía hizo menos difíciles las dificultades en Costa Rica.

A Isabel, mi hija, quien con su lenguaje traducido en inquietudes, berrinches y pataletas me ha enseñado mucho, pero mucho de la vida. Por ella aprendí a elogiar las dificultades.

A Vivian Méndez, quien con su agradable y picaresca compañía me enseñó que la vida es llevadera. Agradezco a mi amiga del alma el interés de compartir conmigo largos ratos de discusiones y de enseñarme sus ideas; reflejo de su pasión por la selección sexual. También agradezco su desinterés en ayudar en la distancia a tramitar mis documentos ante la Secretaría de Estudios de Posgrado (SEP) de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica.

A la Dra. Mary-Jane West Eberhard, por su preocupación en hacer acogedora nuestra estancia en Costa Rica. Por proporcionar sus recursos cuando nuestras circunstancias lo requerían.

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.

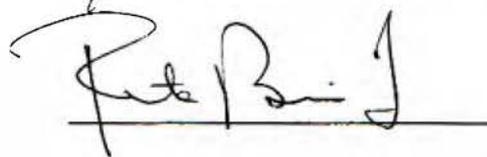
Dr. Hernán Camacho Vindas
Representante de la Decana
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO



Dr. William G. Eberhard Crabtree
DIRECTOR DE TESIS



M. Sc. R. Daniel Briceño Lobo
ASESOR



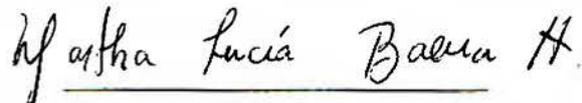
Dr. Paul Hanson Snortum
ASESOR



M. Sc. Federico Bolaños Vives
Representante de la Directora
PROGRAMA DE POSGRADO
EN BIOLOGIA



Martha Lucía Baena Hurtado
CANDIDATA



| Índice | Pág. |
|--------------------|------|
| Dedicatoria | ii |
| Agradecimientos | iii |
| Hoja de aprobación | iv |
| Resumen general | vii |
| Lista de figuras | ix |
| Lista de cuadros | xii |

Capítulo I:

Los comportamientos de resistencia en hembras de *Archiseopsis diversiformis* (Diptera: Sepsidae) no son estrategias para desmontar al macho.

| | |
|----------------------|----|
| Resumen | 1 |
| Introducción | 2 |
| Materiales y Métodos | 4 |
| Resultados | 6 |
| Discusión | 10 |
| Referencias | 14 |

Capítulo II.

La resistencia en hembras de *Archiseopsis diversiformis* (Diptera: Sepsidae) para comunicar su falta de receptividad a la cópula y discriminar entre machos.

| | |
|----------------------|----|
| Resumen | 24 |
| Introducción | 25 |
| Materiales y Métodos | 27 |
| Resultados | 28 |
| Discusión | 33 |
| Referencias | 38 |

Capítulo III.

Efecto de la cópula y tamaño del macho en las oviposiciones en hembras de
Archisepsis diversiformis (Diptera: Sepsidae)

| | |
|----------------------|----|
| Resumen | 47 |
| Introducción | 48 |
| Materiales y Métodos | 48 |
| Resultados | 50 |
| Discusión | 53 |
| Referencias | 55 |

Resumen General

Baena Hurtado, Martha Lucía

Comportamiento de Resistencia de la hembra y efecto de la cópula y el tamaño del macho sobre la oviposición en *Archiseptis diversiformis* (Diptera: Sepsidae).

Tesis de Biología. – San José, C.R.:

M. L. Baena H., 2002

63.:il. 29 - 92

Hembras vírgenes de *A. diversiformis* usualmente sacuden enérgicamente cuando eran montadas por machos y aunque la intromisión por la fuerza del macho no es físicamente posible, estos comportamientos no son necesariamente para prevenir la cópula. Las hembras fueron más probables a aceptar machos grandes que machos pequeños. Se consideraron las siguientes hipótesis respecto a la función de las sacudidas en la hembra: 1) La resistencia de la hembra para rechazar físicamente al macho arrojándolo lejos de ella. Varios patrones argumentan contra esta hipótesis: los machos fueron raramente desmontados a la fuerza; los machos desmontaron en períodos de menor, más que de mayor intensidad de sacudidas y el momento de la desmonta fue casi siempre cuando la hembra no estaba resistiendo. Las primeras montas no exitosas duraron mucho más tiempo que las subsecuentes montas no exitosas, aparentemente debido tanto a la memoria del macho de rechazos previos y quizá a una marca química?. 2) Resistencia para filtrar machos respecto a la habilidad de permanecer montados resistiendo las sacudidas de la hembra. Pero montas exitosas (que terminaron en cópula) fueron más cortas que montas no exitosas (que terminaron en desmonta, sin que ocurriera cópula). Otra predicción es la aceptación de la hembra debido al cansancio resultante de la habilidad de resistencia del macho. Aunque la intensidad de las sacudidas gradualmente disminuyó como se predijo, no hubo asociación entre tamaño de la hembra y sus sacudidas, ni las hembras que copularon fueron más grandes que las que no copularon. 3) Resistencia para filtrar machos por la habilidad de persistencia. El éxito del macho grande no dependió del mayor número de montas, ni de contactos genitálicos, ni del cortejo. 4) Resistencia para obtener estímulos asociados con el agarre de las patas anteriores del macho a las alas de la hembra. Sin embargo, hembras muy jóvenes (que nunca aceptaron cópula y entonces no discriminaron machos), caminaron y se tiraron de espalda (comportamientos de resistencia relativamente no comunes), más frecuentemente, pero no sacuden más que las hembras viejas que no aceptaron cópulas. Esto argumenta en contra de la hipótesis de la estimulación. 5) Resistencia para comunicar receptividad al macho e inducir su desmonta. La "resistencia" de la hembra (en casi todos los comportamientos) cuando no iba a copular fue mayor que cuando iba a copular y la duración de la primera monta del macho fue inversamente correlacionada con la intensidad de las sacudidas, como lo predice la hipótesis de la comunicación.

Además, justamente antes de copular, la hembra disminuyó sus sacudidas con macho grande y al contrario, hubo mayores sacudidas contra machos pequeños. Esto sugiere que la hipótesis de la comunicación para filtrar machos que inducen cooperación selectiva, parece funcionar en hembras de *A. diversiformis* (Capítulos I y II).

La cópula o algo que se transfiere durante ella, estimuló la maduración de los oocitos y la oviposición (Capítulo III). Una demora en copular indujo una demora en ovipositar. Las primeras oviposiciones de las hembras que copularon a los 2 y 6 días de edad, empezaron a edades de la hembra diferentes (a los 7 y 10 días respectivamente) pero en tiempos similares después de la cópula. Además, hubo similitud en el número de huevos puestos en los 10 primeros días después de la cópula, en el número promedio de posturas (grupo de huevos puestos por día) durante toda la vida de una hembra y en el tiempo promedio transcurrido entre posturas. Como en otros estudios, el tamaño de la hembra tuvo un efecto significativo sobre el número total de huevos puestos. Sin embargo, el tamaño del macho afectó significativamente la tasa (No. total de huevos/duración de la vida de la hembra) de oviposición. La tendencia de las hembras fue colocar la mayor tasa de huevos después de copular con machos grandes. Estos datos sugieren la posibilidad de que la selección sexual por elección críptica actúe en hembras de esta especie de mosca.

Palabras claves: Resistencia de la hembra, desmonta del macho, comunicación, efecto de la cópula en la oviposición, Sepsidae, *A. diversiformis*.

Director de tesis: Dr. William G. Eberhard
Unidad Académica: SEP/Posgrado Biología

CAPÍTULO I:

LOS COMPORTAMIENTOS DE RESISTENCIA EN HEMBRAS DE *ARCHISEPSIS DIVERSIFORMIS* (DIPTERA: SEPSIDAE) NO SON ESTRATEGIAS PARA DESMONTAR AL MACHO.

| | |
|--|----|
| Fig. 1. Descripción de los comportamientos de resistencia en hembras de <i>A. diversiformis</i> | 18 |
| Fig. 2. La duración de la primera monta era mayor que las duraciones de las subsecuentes montas del mismo macho | 19 |
| Fig. 3. Tasa de comportamientos en la 1ª monta de un macho en hembras sin cópula de diferentes edades | 19 |
| Fig. 4. Las hembras más jóvenes caminaron y se tiraron de espalda más intensamente que otros comportamientos | 20 |
| Fig. 5. La hembra no hizo la mayor tasa ni duración de sacudidas cuando era más joven | 20 |
| Fig. 6. A mayor duración de sacudidas de las hembras, menor era la duración de las primeras montas del macho | 21 |
| Fig. 7. Desmonta espontánea en machos <i>A. diversiformis</i> | 21 |
| Fig. 8. Comparación de la frecuencia de sacudidas en los 1 ^{eros} , 2 ^{dos} y 3 ^{eros} 30 seg. después de iniciar la monta y los 1 ^{eros} , 2 ^{dos} , 3 ^{eros} 30 seg. antes de la desmonta de un macho en hembras de todas las edades cuando la monta duró más de 90 seg. | 22 |
| Fig. 9. La duración de la primera monta del macho uno es mayor que la duración de la primera monta del macho dos. | 22 |

CAPÍTULO II.

LA RESISTENCIA EN HEMBRAS DE *ARCHISEPSIS DIVERSIFORMIS* (DIPTERA: SEPSIDAE) PARA COMUNICAR SU FALTA DE RECEPTIVIDAD A LA CÓPULA Y DISCRIMINAR ENTRE MACHOS.

| | |
|--|----|
| Fig.1. La duración de la primera monta era mayor que las duraciones de las subsecuentes montas del mismo macho | 42 |
| Fig. 2. Las montas que resultaron en cópula fueron más breves que las monta sin cópula | 42 |
| Fig. 3. Comparación de la frecuencia de sacudidas en los 1 ^{eros} , 2 ^{dos} y 3 ^{eros} 30 seg. después de iniciar la monta y los 1 ^{eros} , 2 ^{dos} , 3 ^{eros} 30 seg. antes de la desmonta de un macho en hembras de todas las edades | 43 |
| Fig. 4. El tamaño de la hembra no tuvo relación con la tasa y la duración de las sacudidas | 43 |
| Fig. 5. Tasa y duración de sacudidas (1 ^a monta) según tipo de monta y tamaño del macho | 44 |
| Fig. 6. Tasa y duración de sacudidas (20 seg.) según tipo de monta y tamaño del macho | 44 |
| Fig. 7. Tasa y duración de sacudidas (10 seg.) según tipo de monta y tamaño del macho | 45 |
| Fig. 8. Durante las montas que resultaron en una cópula, los machos grandes no hicieron las mayores tasas ni duraciones de contactos genitálicos | 45 |
| Fig. 9. No hubo efecto del éxito o fracaso de la monta en cuanto a la tasa y duración del cortejo de un macho | 46 |
| Fig. 10. A mayor edad de la hembra mayor tasa de cortejo de ambos machos (primera monta) | 46 |

CAPÍTULO III.

EFFECTO DE LA CÓPULA Y TAMAÑO DEL MACHO EN LAS OVIPOSICIONES EN HEMBRAS DE *ARCHISEPSIS DIVERSIFORMIS* (DIPTERA: SEPSIDAE)

| | |
|---|----|
| Fig.1. Tiempo promedio en empezar a ovipositar después de copular a los dos y a los seis días de edad | 59 |
| Fig. 2. Número de huevos puestos por hembras de dos y seis días de edad durante los 10 primeros días después de haber copulado | 59 |
| Fig. 3. Tamaño de las camadas de huevos puestos por hembras sin y con cópula en el día 13 de su vida adulta | 60 |
| Fig. 4. Grado de desarrollo de los huevos según la edad de las hembras vírgenes | 60 |
| Fig. 5. Relaciones entre el tamaño de la hembra y el número de huevos puestos por hembras que copularon a los dos y seis 6 días de edad | 61 |
| Fig. 6. Número de posturas en hembras que copularon a los dos y seis días de edad | 61 |
| Fig. 7. Días de maduración de los huevos en hembras que copularon a los dos y seis días de edad | 62 |
| Fig. 8. Relación entre tamaño del macho y número de huevos puestos por hembras que copularon a los dos y seis días de edad | 62 |
| Fig. 9. Relación entre tamaño y promedio de vida de las hembras que copularon a los dos y seis días de edad | 63 |
| Fig. 10. Número de huevos puestos por una hembra según su longevidad | 63 |

Lista de Cuadros

CAPÍTULO I:

LOS COMPORTAMIENTOS DE RESISTENCIA EN HEMBRAS DE *ARCHISEPSIS DIVERSIFORMIS* (DIPTERA: SEPSIDAE) NO SON ESTRATEGIAS PARA DESMONTAR AL MACHO.

Cuadro 1. Diferencias entre primeras montas fracaso y éxito según No. de comportamientos / seg 23

Cuadro 2. Diferencias entre primeras montas fracaso y éxito según la duración de los comportamientos / seg 23

CAPÍTULO I.

LOS COMPORTAMIENTOS DE RESISTENCIA EN HEMBRAS DE *Archisepsis diversiformis* (Diptera: Sepsidae) NO SON ESTRATEGIAS PARA DESMONTAR AL MACHO

Resumen

Las hembras de *Archisepsis diversiformis* a menudo sacuden energéticamente en aparentes intentos por desalojar al macho montado y éstos se agarran de las alas de la hembra para evitar ser desmontados, aparentemente esto sugiere la posibilidad de un conflicto de intereses macho – hembra. Hipótesis respecto a la resistencia de la hembra fueron probadas en este estudio. 1- la resistencia de la hembra es para rechazar físicamente al macho desmontándolo a la fuerza. Varias evidencias apoyan lo contrario: a- La variación de los comportamientos de la hembra según su edad, demostró que aunque caminar y tirarse de espalda parecen ser comportamientos de rechazo (fueron realizados con mayor intensidad por hembras más jóvenes), éstos no fueron para desmontar a la fuerza al macho. b- Sacudir, mecer y patear no se ajustaron a la hipótesis del rechazo por que la intensidad de estos comportamientos no varió con la edad de la hembra, ni los machos fueron desmontados a la fuerza por efecto de estos comportamientos. c- Los machos generalmente desmontaron espontáneamente en periodos de menor, más que de mayor, tasa de sacudidas. d- la desmonta ocurría cuando la hembra no estaba resistiendo. 2- La resistencia de la hembra para obtener estímulos del macho asociados con el agarre de sus patas anteriores a las alas de la hembra. El comportamiento de sacudidas de la hembra argumenta en contra de tal hipótesis: la intensidad de las sacudidas en hembras muy jóvenes (las cuales nunca aceptaron cópulas y entonces no discriminaron machos) no fue significativamente mayor que las sacudidas hechas por hembras más viejas. Estos resultados no apoyan la hipótesis de la estimulación mecánica del macho. 3- la resistencia de la hembra para comunicar su falta de receptividad al macho e inducirlo a que se baje. La "resistencia" de la hembra (en casi todos los comportamientos) cuando no iba a copular fue mayor que cuando iba a copular y la duración de la primera monta del macho fue inversamente correlacionada con la intensidad de las sacudidas, como lo predice la hipótesis de la comunicación. 4- los machos evitan ser desmontados por las violentas sacudidas de las hembras debido a la fuerza de agarre de sus patas a las alas de la hembra. Las diferencias en las duraciones de las montas, no apoyaron esta hipótesis.

La disminución en la duración de otras montas diferentes a la primera, parece ocurrir por efecto del aprendizaje y las huellas químicas dejadas por él mismo u otro macho en el proceso de montar repetidas veces una hembra.

Palabras claves: Desmonta del macho, estimulación, comunicación, *A. diversiformis*, Sepsidae.

Introducción

Como en otras especies de Sepsidae, los machos de *A. diversiformis* esperan a las hembras en los sitios de alimentación y oviposición generalmente estiércol y carroña (Pont 1979) y las montan antes y durante la oviposición. Las hembras se aparean allí con los machos solo después de haber finalizado la oviposición (Parker 1972, Ward 1983, Ward et al. 1992, Schulz 1999, Eberhard 2000, Blankenhorn et al 2000).

Las hembras antes de copular, generalmente sacuden violentamente de lado a lado, patean y empujan al macho montado con sus patas, caminan o vuelan y doblan el abdomen ventralmente para impedir los contactos genitálicos del macho. En varias especies de Diptera, estos comportamientos han sido interpretados como de rechazo o resistencia que funcionan como estrategias para desmontar físicamente y por la fuerza a un macho (Parker 1972, Ward 1983, Day et al. 1989, Day & Gilbum 1997, Otronen 1989, Ward et al. 1992, Allen & Simmons 1996, Crean & Gilbum 1998, Dunn et al. 1999, Crean et al. 2000, Weall & Gilbum, 2000, Blanckenhorn et al. 2000). Desmontas forzadas también han sido reportadas en varias especies de chinches acuáticos (Rowe et al. 1994, Amqvist 1997, Amqvist & Rowe en prensa).

En *Sepsis cynipsea*, Ward (1983) y Ward et al. (1992) documentan que las hembras desmontan a los machos a través de las sacudidas. En *A. diversiformis*, factores como la variación de los comportamientos según la edad de la hembra, argumentan en contra de tal hipótesis y en cambio apoyan la hipótesis de la comunicación. La mayor "resistencia" de la hembra (en casi

todos los comportamientos) cuando no iba a copular, en contraste a cuando copuló, parece funcionar para comunicar al macho su falta de receptividad a la cópula e inducirlo a que se baje. La comunicación, sin embargo, parece actuar de forma sutil. Momentos antes de la desmonta del macho, éstos bajan espontáneamente de la hembra, justamente cuando la tasa de sacudidas de la hembra fue menor.

En este estudio, la desmonta espontánea del macho también fue el resultado de las diferencias en las duraciones de montar repetidamente una hembra. La desmonta del macho parece estar influenciada por la combinación de factores como la memoria y la habilidad de captar señales químicas (dejadas por él mismo u otro macho en montas anteriores), que le permite regular la duración de las otras montas. Es posible que en *A. diversiformis*, ocurra aprendizaje asociativo como encontró Ryker (1994) en *Tropisternus ellipticus* (Coleoptera: Hydrophilidae), donde hubo disminución de los cortejos de los machos hacia el quinto intento de apareamiento comparado con el encuentro inicial. En cada intento no exitoso en cortejar y montar una hembra que sacudía agresivamente, los machos disminuían sus cortejos y desmontaban más rápidamente, hasta que el macho no montaba una hembra que rechazaba sino que se acercaba e inmediatamente nadaba lejos.

La resistencia de la hembra también ha sugerido la obtención de estímulos del macho asociados con el agarre de sus patas frontales sobre la base de las alas de la hembra (Eberhard, Sometido) ya que el fémur y la tibia frontal a menudo son provistos de espinas y setas sobre su superficie ventral (Henning 1949, Pont 1979) (Eberhard, 1985, Sometido). Las evidencias del comportamiento de sacudidas de *A. diversiformis* no favorecieron la hipótesis de la resistencia de la hembra como pruebas de estimulación del macho.

Las evidencias de los comportamientos presentadas aquí para ambos sexos, no se ajustan a la hipótesis de la carrera de armas por el conflicto de intereses. Estos no parecen haber evolucionado para que cada sexo supere al otro por la fuerza en un conflicto de intereses (resistencia de la hembra para desmontar al macho y éstos evitando ser desmontados por la hembra, debido a las

estructuras de agarre que ellos tienen). Al contrario, la comunicación por parte de la hembra y la capacidad de aprendizaje y de captar huellas químicas por el macho, parecen ser reglas de común acuerdo que evolucionarían bajo selección sexual.

Materiales y métodos

Obtención de adultos en el laboratorio

Moscas adultas y estiércol de vaca fueron colectadas, en potreros ubicados en las afueras de la ciudad de San José, Costa Rica. El estiércol se colectaba fresco y se sometía a congelación con el fin de matar otros insectos y ácaros.

En el laboratorio se estableció un cultivo en una jaula de cedazo (43 cm de largo, 43 cm de ancho, 43 cm de alto). Dentro de la jaula se colocaban 4 cajas petri (5 cm de diámetro) en dos condiciones diferentes: húmedo (con estiércol amontonado, aproximadamente 62 gramos de estiércol) y seco (con estiércol a ras del petri, aprox. 30 gramos) para obtener machos grandes y pequeños. Cada 3 días se cambiaban estas cajas por otras con estiércol nuevamente fresco, con el fin que las hembras ovipositaran. Se colocaron 3 pedazos de icopor sobre la cual se agregaba miel, éstas se cambiaba cada 2 días. El agua se colocaba en tubos de ensayo con una tapa de algodón.

Las cajas con estiércol que se retiraban se colocaban por separado dentro de cajas de plástico (25 cm de largo, 12 cm de ancho, 14 cm de alto) para criar las moscas. Al cabo de 10 días y dentro de las primeras 10 horas de la mañana, nacían las moscas adultas. Se retiraban de la caja de plástico a través de un aspirador bucal y se procedía de inmediato a separar machos de hembras vírgenes en recipientes independientes que contenían miel, agua y estiércol fresco como alimento. De esta forma, se tuvieron cajas que contenían hembras recién nacidas, de 1, y de 2 días de edad.

En una caja petri, se colocaron una hembra, un macho grande y un pequeño (ambos de 2 días de edad). Debajo de la caja petri se colocó papel milimetrado.

Los comportamientos de las moscas fueron grabados durante 1 hora en una cámara de video montado sobre un trípode. Se cuantificó la variación de los comportamientos de la hembra según su edad. Las hembras recién nacidas fueron utilizadas como tratamientos "control" porque nunca aceptaron copular. Así, sus comportamientos eran interpretados como de rechazo. Estos se compararon con los comportamientos de las hembras receptoras de edades más avanzadas, las cuales algunas pero no todas, copularon.

Los sexos eran reconocidos fácilmente. El fémur y la tibia de las patas anteriores de los machos están provistos de espinas y setas sobre su superficie ventral (Duda 1925, 1926; Henning 1949, Pont 1979).

Para estimar el tamaño de los individuos se midió la longitud de la tibia III como en otros trabajos (Ward 1983). La medición se realizó en un estereoscopio con la ayuda del programa Image Proplus.

Una desmonta se consideraba forzada, si el macho era tirado a la fuerza por la hembra mientras realizaba algún comportamiento de resistencia. Una monta fue juzgada exitosa si la hembra aceptaba copular y no exitosa, si el macho desmontaba sin copular. La duración de montas exitosas se refiere al tiempo transcurrido entre el inicio de una monta y el inicio de la cópula.

Obtención de algunos datos

La rapidez del comportamiento de sacudidas en las primeras montas de un macho se obtuvo así: Duración de cada evento de sacudida/No. de eventos de sacudidas en los primeros 30 segundos).

Pruebas estadísticas

Los datos de las frecuencias de los comportamientos de hembras y machos no fueron paramétricos. Para tratarlos como paramétricos fueron transformados a rangos (Conover & Iman 1981). Estos fueron utilizados para pruebas de

ANOVA de una y dos vías, ANOVA para un diseño de medidas repetidas, prueba de t no pareada.

Los comportamientos de un total de 90 hembras y 128 machos fueron grabados en video. Se observaron 28 hembras recién nacidas, este mismo número de 1 día de edad y 34 hembras de 2 días. Del total de hembras, 65 nunca copularon (28 de 0 días, 24 y 13 de 1 y 2 días respectivamente) y 25 si copularon (4 de 1 día y 21 de 2 días).

Resultados

Descripción de los comportamientos de la hembra

El macho generalmente montó a la hembra saltando desde atrás para acomodarse sobre su dorso. Una vez montada, ella realizó varios comportamientos de resistencia. Los más frecuentes fueron:

Sacudir y mecer: La hembra sacudió cuando balanceó su cuerpo de lado a lado. Partiendo de una posición central, inclinó su cuerpo hacia un lado hasta un máximo de unos 80° . Podía llevarlo nuevamente hacia la posición original o, hacia el lado opuesto hasta aproximadamente 45° (Figuras 1 a b).

A veces mientras una hembra sacudía, también llevaba su cuerpo hacia adelante y atrás, realizando las mecidas. La hembra impulsaba su cuerpo hacia atrás (en esta posición el abdomen casi tocaba el suelo donde estaba parada), luego lo llevaba totalmente hacia adelante con la cabeza a poca distancia del suelo (Figura 1c).

Patadas: La hembra pateaba y frotaba sus patas posteriores hacia el abdomen o las patas posteriores del macho (1 d).

Tiradas de espalda: La hembra se dejaba caer hacia atrás o a un lado.

En el 92% de 286 montas de todas las edades, la hembra hizo algún comportamiento de resistencia. La variación de éstos se analizó en las primeras montas por ser las de mayor duración. La duración de la segunda monta fue marginalmente mayor que la tercera (Figura 2).

Se encontró que las sacudidas fue el comportamiento de resistencia realizado con mayor frecuencia en cada edad de la hembra sin cópula (Figura 3).

Se evaluó si los comportamientos de la hembra fueron de rechazo. Si es así, la hembra debería hacerlos más frecuentemente cuando es más joven por ser menos receptiva a la cópula. Caminar y tirarse de espalda fueron los que mejor se ajustaron a esta predicción, pues las mayores frecuencias las hicieron las hembras de 0 y 1 día de edad (Figura 4 a – d). El comportamiento de sacudir no mostró un patrón consistente con la predicción del rechazo. Se analizaron las sacudidas de varias maneras: 1- Las 3 medidas de frecuencia de sacudidas en las primeras montas del macho, no variaron significativamente respecto a la edad de la hembra. Las figuras 5 a y b describen la tasa y duración de sacudidas. Con la duración sacudidas/duración todos los comportamientos, tampoco hubo diferencias significativas en cuanto la edad de la hembra ($F_{2, 64} = 2.74$; $P = 0.072$. ANOVA 1 vía). 2- La rapidez de este comportamiento (ver métodos) en las primeras montas, no varió de una manera significativa con la edad de la hembra ($F_{2, 137} = 0.47$; $P = 0.623$. ANOVA 1 vía). 3- La frecuencia de sacudidas (en todas las montas de un macho), tampoco mostró diferencias significativas con la edad de la hembra. a- # sacudidas/seg ($F_{2, 207} = 1.25$; $P = 0.29$. ANOVA 1 vía), b- duración sacudidas/seg ($F_{2, 207} = 1.01$; $P = 0.36$. ANOVA 1 vía).

Desmontas

Se encontró una correlación negativa entre la tasa de sacudidas de la hembra y la duración de la primera monta del macho (Figura 6). Esta figura sugiere: 1- que los machos pueden ser desmontados por las mayores sacudidas de la hembra o 2- que la hembra podría utilizar las sacudidas para comunicar al macho que se baje. Las evidencias para el primer punto son:

Las grabaciones de video demostraron que el 92% (de 224) de las desmontas de los machos, ocurrió cuando la hembra disminuyó sus sacudidas hasta quedarse quieta (no sacudía, no mecía, Figura 7). 3 (1.3%) de las desmontas de los machos ocurrieron porque la hembra los tiró con sus sacudías y 15 desmontaron sin ser tirados por la hembra mientras realizaba algún comportamiento de resistencia (11 cuando sacudía, 2 cuando mecía y 2 cuando se tiraba de espalda). El 83.3% de las 18 desmontas (mientras la hembra resistía) ocurrieron en hembras de 1 día, el 16.6% en hembras de 2 días y ninguna en las recién nacidas ($\chi^2 = 11.16$; g. l = 2; $0.001 < P < 0.005$). De estos casos, 11 (61.1%) desmontas fueron de machos pequeños y 7 (38.9%) de grandes.

Lo no forzoso de la desmonta del macho también se demostró a través de un diseño de ANOVA de medidas repetidas con múltiples variables dependientes: se analizó la tasa de sacudidas (# sacudidas/30 seg) en 6 lapsos de tiempo (1º, 2º, 3º 30 seg después de iniciada la monta y, los 1º, 2º, 3º 30 seg antes de la desmonta del macho) en cada edad de la hembra. No hubo un efecto significativo entre hembras de diferentes edades sobre las tasas de sacudidas en los 6 lapsos de tiempo ($F_{2, 12} = 0.18$; $P = 0.83$). La tasa de sacudidas bajó de forma similar en todas las edades de la hembra en los primeros 90 segundos después de iniciada la monta y, no subió en el lapso antes de la desmonta (Figura 8). Así no hubo indicios de que el macho bajara a la fuerza.

Por otro lado, se encontró que en 23 (de 224) montas, el macho desmontó (después de 1 hora) de hembras que permanecieron totalmente quietas durante este tiempo. Es otra evidencia de la desmonta sin acción de la fuerza física de la hembra.

La desmonta no forzada del macho parece tener varias explicaciones.

I. Perspectiva de la hembra

La mayor tasa de resistencia (en casi todos los comportamientos de la hembra) en las primeras montas fracaso de un macho, pareciera indicar que hubo más resistencia de la hembra cuando no iba a aceptar al macho, sugiriendo una posible comunicación por parte de la hembra en la desmonta del macho (Cuadros 1 y 2).

II. Perspectiva del macho (Montas después de la primera)

La figura 2 mostró que hubo reducción en la duración de las montas posteriores a la primera.

Se intentó averiguar si las desmontas no forzadas en las montas posteriores a la primera, sucedía por un aprendizaje logrado en otras montas o, por una huella química dejada por otro macho en montas anteriores. Si se desmonta por aprendizaje, se espera que la duración de la primera monta del primer macho que montó a una hembra dada, sea igual a la duración de la primera monta que hizo el segundo macho que montó la misma hembra. Si se desmonta por una marca química en la hembra, se espera que la duración de la primera monta del primer macho que montó, sea mayor a la duración de la primera monta del segundo macho. Los resultados se ajustaron a la predicción de la marca química (Figura 9).

Para saber si el efecto de la marca a una hembra se combina con el aprendizaje en producir la reducción de la 2ª monta del mismo macho, se utilizaron dos juegos de datos. En el primero (A), se analizó la duración de la primera monta del segundo macho cuando el primero ya había montado (efecto de la marca únicamente). En el segundo (B), se analizó la duración de la segunda monta del primer macho cuando el otro macho había montado en el lapso entre la primera y segunda monta del primer macho (efecto de memoria + marca ajena y propia). Se encontró que A era mayor que B (mediana A = 135.53 segundos. Mín. = 1. Máx. = 2803.81, n = 46. Mediana B = 34.73 segundos. Mín. = 0.43. Máx. = 2011, n = 55. P = 0.0026. Mann-Whitney).

Esto sugiere que la reducción de la duración de la segunda monta tiene efectos tanto de la marca química como de la memoria de experiencias propias

Por otro lado, a mayor número de montas del primer macho, no hubo una mayor reducción en la duración de la primera monta del segundo macho ($r_s = -0.086$, $n = 46$, $P = 0.56$, Correlación de Spearman). Por lo tanto, no hubo evidencia que la marca química de los machos se acumulara con el número de montas de los mismos.

Discusión

Las predicciones sobre los comportamientos de resistencia de la hembra para desmontar a la fuerza al macho y para obtener estímulos mecánicos asociados con el agarre de las patas anteriores del macho sobre las alas de la hembra, no fueron confirmadas. La comunicación a través de las sacudidas de la hembra así como la capacidad del macho para el aprendizaje y captar señales químicas cuando montaban repetidas veces una hembra, parecen ser las hipótesis que mejor explican la desmonta espontánea en los machos de *A. diversiformis*.

Un comportamiento podría ser de rechazo si las hembras más jóvenes (las que nunca aceptaron cópulas y por lo tanto no discriminan machos) lo realizan con mayor intensidad. Caminar y tirarse de espalda parecen ajustarse a esta predicción, pues fueron efectuados con mayor frecuencia en hembras de 0 y 1 día de edad, las cuales son menos receptivas a la cópula (Figuras 4 a – d). A pesar que estos comportamientos parecen de rechazo, estos no resultaron en desmontar a la fuerza al macho. Además, ni el comportamiento más común; el de sacudir (Figuras 3 y 5 a, b), ni los de mecer y patear variaron con la edad de la hembra, lo cual indica que estos comportamientos tampoco parecen ser de rechazo.

Por otro lado, el mismo resultado de que las sacudidas en hembras más jóvenes no difirieron de aquellas hembras más viejas que no terminaron en cópula, permitió demostrar que la resistencia de la hembra no parece funcionar

para obtener estímulos mecánicos del macho por el ajuste de sus patas anteriores sobre las alas de la hembra. Si éste fuera el caso, las hembras más receptivas a la cópula sacudirían más intensamente para discriminar entre machos. Estos resultados apoyan la evidencia morfológica en contra de la estimulación mecánica encontrada por Eberhard (en prensa). La modificación de las patas anteriores de *A. diversiformis* demostró que la elección de la hembra sobre la base del estímulo mecánico producido por las patas del macho parece improbable, debido a la larga duración de las montas de los machos cuando las alas de las hembras fueron modificadas (Eberhard, en prensa) y por el alto grado de similitud entre las alas de las hembras de diferentes especies en este género (Eberhard 2001).

La asociación negativa que hubo entre la tasa de sacudidas de la hembra y la duración de las primeras montas del macho: A mayor tasa de sacudidas, menor la duración de las primeras montas del macho (Figura 6), pareciera confirmar la hipótesis de las sacudidas para desmontar al macho. Sin embargo, esta misma evidencia también sugiere la posibilidad que la hembra utilice las sacudidas para comunicar al macho que se baje.

Varias evidencias indican que las sacudidas y otros comportamientos de la hembra no son para desmontar a la fuerza al macho. La hembra raramente (1.3%) desmontó a la fuerza física al macho a través de las sacudidas. Este resultado contrasta con lo reportado por Ward (1983) en *S. cynipsea*. El autor documentó que de 40 parejas observadas, 36 machos fueron desmontados a la fuerza mientras la hembra sacudía y solo 4 parejas copularon. Por otro lado, en *A. diversiformis* se demostró que los machos generalmente desmontaron espontáneamente justamente cuando la tasa de sacudidas de la hembra fue menor (Figura 8). Incluso hubo casos de montas de hasta 1 hora, donde la hembra nunca sacudió y al cabo de este tiempo el macho se desmontó. Estas evidencias no coinciden con las de otras especies de Coelopidae (Day et al. 1989, Crean & Gilburn 1998, Dunn et al. 1999, Crean et al. 2000, Weall & Gilburn, 2000) y de *S. cynipsea* (Ward 1983, Ward et al. 1992, Allen & Simmons 1996, Blanckenhorn et al. 2000).

La mayor resistencia de la hembra (en casi todos los comportamientos) cuando no iba a aceptar al macho, sugiere una posible comunicación por parte de la hembra para inducir la desmonta del macho (Cuadros 1 y 2). Por otro lado, un análisis más detallado de la intensidad de las sacudidas momentos antes de la desmonta del macho, parece indicar que la comunicación podría ser más sutil, pues los machos desmontaron por si mismos cuando la resistencia de la hembra era menor (figura 8).

Desde la perspectiva del macho, Parker (1972), Pont (1979), Ward et. al (1992), Allen & Simmons (1996) afirman que los machos de *S. cynipsea* evitan ser desmontados por los comportamientos de resistencia de la hembra, debido a las estructuras de agarre que ellos tienen. Sobre esta misma idea, Allen & Simmons (1996) mostraron que los machos en cópula tenían tibia anterior más simétrica que los encontrados montados sobre la hembra sin copular, debido a la fuerza generada de sus estructuras de agarre en contraste con la menor habilidad de agarre de las patas frontales menos simétricas.

Evidencias sobre el comportamiento de montas del macho de *A. diversiformis* no parecen ajustarse a tal hipótesis. Un patrón común al macho en las diferentes edades de la hembra, fue la reducción en la duración de las otras montas después de la primera (Figura 2). En el proceso de montar repetidas veces una hembra, parece que la hipótesis de captar señales químicas (dejadas por él mismo u otro macho) además del aprendizaje, les induce desmontar, pues la duración de la primera monta del segundo macho cuando el primero ya había montado (efecto únicamente de la marca química) fue mucho mayor que la duración de la segunda monta del primer macho cuando el primero ya había montado (efecto de memoria + marca propia). Por otro lado, parece que la marca química de los machos no se acumuló con el número de montas de los mismos, porque a mayor número de montas del primer macho, no hubo una mayor reducción en la duración de la primera monta del segundo macho. En *A. diversiformis*, es posible el aprendizaje asociativo del macho a los comportamientos de la hembra como encontró Ryker (1994) en *Tropisternus ellipticus* (Coleoptera: Hydrophilidae). Quizás el macho de esta especie de mosca estercolera, esté asociando la disminución de las sacudidas de la hembra (Figura 8) como momento oportuno para desmontar. La

comunicación por parte de la hembra y/o la sumatoria en la cabeza del macho de lo que resistió la hembra (Eberhard com.personal), más el efecto de la marca química, podrían entrar en el juego de decisiones del macho para desmontar de la hembra.

Según las anteriores evidencias, los comportamientos sexuales que presentan las hembras y los machos de *A. diversiformis*, no parecen haber evolucionado para que cada individuo supere al otro por la fuerza, según lo sustenta la hipótesis de la carrera de armas por el conflicto de intereses (Alexander et al. 1997), en donde la resistencia de la hembra sea para desmontar al macho y éste a la vez evite las desmontas forzosas por agarrarse fuertemente a las alas de la hembra. Al contrario, tal vez lo que puede haber son reglas de acuerdo, a través de la comunicación. Si una hembra comunica al macho su falta de receptividad a la cópula (Figuras 4 a – d), el macho podría captar el mensaje y de esa forma podría reducir la duración de las siguientes montas para buscar hembras más receptivas. Los datos de laboratorio en esta especie de mosca (en preparación) y de campo (Eberhard, 2000) en *Microsepsis eberhardi* parecen confirmarlo, pues la mayoría de las duraciones de las montas de un macho generalmente duran períodos muy breves (menos de 5 seg).

Es difícil comparar los datos de este estudio con las observaciones en el campo, pues las hembras que visitan las plastas de un potrero generalmente han copulado alguna vez en su vida (Parker 1972, Ward 1983, Ward et al. 1992, Eberhard en prensa). Cuando una hembra de *A. diversiformis* no acepta a un macho como compañero (porque esté ovipositando), ella camina hacia el borde de la boñiga y se baja al pasto y a la hojarasca efectuando breves movimientos del cuerpo y después el macho se desmonta. Este comportamiento de la hembra de inducir la desmonta del macho no pareciera tener sentido, en la medida que la hembra tiene que interrumpir la oviposición para disuadirlo, mientras pudo haber seguido con él en la espalda, ovipositando tranquilamente. Sin embargo, una probable ventaja de la hembra a inducir desmontas de los machos, es la oportunidad de tener después a otro macho diferente (quizás mejor) montado sobre ella.

Referencias

- Allen, G. R and L. W. Simmons, 1996. Coercive mating, fluctuating asymmetry and male mating success in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Animal Behaviour* 52: 737 – 741.
- Amqvist, G. 1997. The evolution of water strider mating system: causes and consequences of sexual conflict. In: Choe, J. And Crespi, B. (eds.) The evolution of mating systems in insects and arachnids. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 146 – 163.
- Amqvist, G & L. Rowe (en prensa). Correlated evolution of male and female morphologies in water striders. *Evolution*
- Battin, T. J. 1993 a. The odonate mating system, communication and sexual selection. *Boll. Zool.* 60: 353 – 360.
- Battin, T. J. 1993 b. Revision of the puella group of the genus Coenagrion Kirby, 1890 (Odonata, Zygoptera), with emphasis on morphologies contributing to reproductive isolation. *Hydrobiologia* 262: 13 – 29.
- Blanckenhorn, W., Mühlhäuser, C., Morrf, C., Reusch, T., and Reuter, M. 2000. Female choice, female reluctance to mate and sexual selection on body size in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Ethology* 106: 577 - 593.
- Conover, W. J. and Iman, R. L. 1981. Rank transformations as a bridge between parametric and nonparametric statistics. *The Amer. Statist.* 35(3): 124 – 132.
- Crean, C. S. and Gilburn, A. S. 1998. Sexual selection as a side-effect of sexual conflict in the seaweed fly, *Coelopa ursina* (Diptera: Coelopidae). *Animal Behaviour* 56: 1405 – 1410.

- Crean, C. S., D. W. Dunn., T. H. Day and Gilburn, A. S. 2000. Female mate choice for large males in several species of seaweed fly (Diptera: Coelopidae). *Animal Behaviour* 59: 121 - 126.
- Day, T. H., Foster, S. P and Engelhard, G. 1989. Mating behaviour in seaweed flies (*Coelopa frigida*). *J. Insect Behav.* 3: 105 – 120.
- Day, T. H. and Gilburn, A. S. 1997. Sexual selection in seaweed flies. *Adv. Study Beh.* 26: 1 – 57.
- Duda, O. 1925. Monographie der Sepsiden (Dipt.) I. *Ann. Naturhist. Mus. Wien.* 39: 1 – 153.
- Duda, O. 1926. Monographie der Sepsiden (Dipt.) II. *Ann. Naturhist. Mus. Wien.* 40: 1 – 110.
- Dunn, D. W., Crean, C. S., Wilson, C. L and Gilburn. A. S. 1999. Male choice, willingness to mate and body size in seaweed flies (Diptera: Coelopidae). *Animal Behaviour* 57: 847 - 853.
- Eberhard, W. G. 1985. *Sexual selection and animal genitalia*. Harvard University Press, Cambridge.
- Eberhard, W. G. 2000. Behavior and reproductive status of *Microsepsis eberhardi* flies away from oviposition site(Diptera:Sepsidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.* 93: 966 – 971.
- Eberhard, W. G. 2001. The functional morphology of species-specific clasping structures on the front legs of male *Archisepsis* and *Palaeosepsis* flies. (Diptera: Sepsidae). *Zool. Journ. Linn. Soc.* 133: 335 - 368.
- Eberhard, W. G. 2002. The function of female resistance behavior: intromission by male coercion Vs. female cooperation in *Sepsis* flies (Diptera: Sepsidae). *Rev. Biol. Trop.* 50(2): 485 - 505

- Eberhard, W. G. (En prensa). Physical restraint or stimulation? The function (s) of the modified front legs of male *Archiseptis diversiformis* (Diptera: Sepsidae).
- Henning, W. 1949. Sepsidae. In E. Linder (ed.) Die Fliegen der Palaearktischen Region. D. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Erwin Nagele), Stuttgart.
- Parker, G. 1972. Reproductive behaviour of *Sepsis cynipsea* (L.) (Diptera: Sepsidae). I. Preliminary analysis of the reproductive strategy and its associated behaviour patterns. *Behaviour* 41: 172 – 206.
- Pont, A. 1979. Sepsidae. Diptera Cyclorrhapha Acalyptrata. Handbook for the identification of British Insects. 10, 5(c): 1 – 35.
- Robertson, G. G, & H. E. H, Paterson. 1982. Mate recognition and mechanical isolation in Enallagma damselflies (Odonata: Coenagrionidae). *Evolution* 36: 243 – 250.
- Rowe, L., G. Arnqvist., A, Sih., & J. J. Krupa. 1994. Sexual conflict and the evolutionary ecology of mating patterns: water striders as a model system. *Trends Ecol. Evol.* 9: 289 – 293.
- Ryker, L. C. 1994. Male avoidance of female rejection: learning in *Tropisternus solier* water beetles (Coleoptera: Hydrophilidae). *The Coleopteris Bulletin* 48(3): 207 – 212.
- Schulz, K. 1999. The evolution of mating systems in black scavenger flies (Diptera: Sepsidae). PhD thesis, Univ. Of Arizona.
- Otronen. M. 1989. Female mating behaviour and multiple mating in the fly, *Dryomyza anilis*. *Behaviour* 111: 77 – 97.

- Ward, P. I. 1983. The effects of size on the mating behaviour of the dung fly Sepsis cynipsea. Behav. Ecol. Sociobiol. 13: 75 – 80.
- Ward, P. I., Hemmi, H., and Roösli, T. 1992. Sexual conflict in the dung fly Sepsis cynipsea. Funct. Ecol. 6: 649 – 653.
- Well, C. V. and Gilburn. A. S. 2000. Factors influencing the choice of female mate rejection strategies in the seaweed fly *Coelopa nebulorum* (Diptera: Coelopidae). J. Insect Behav. 13(4): 539 – 551.

Figuras

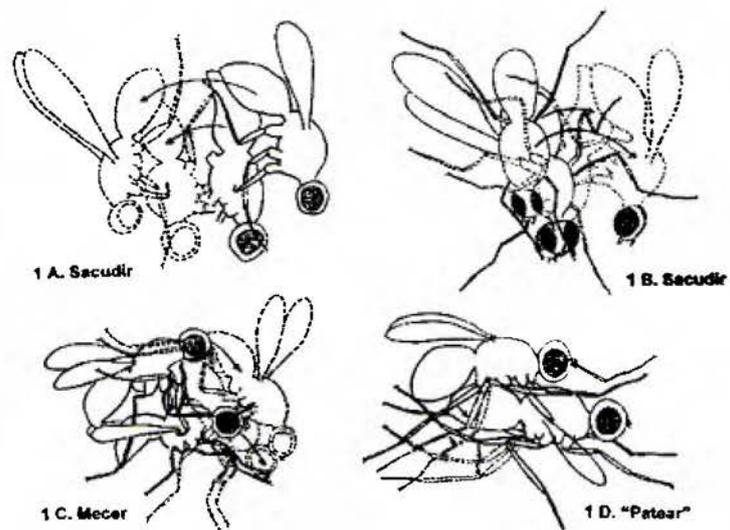


Figura. 1. Descripción de los comportamientos de resistencia en hembras de *A. diversiformis*

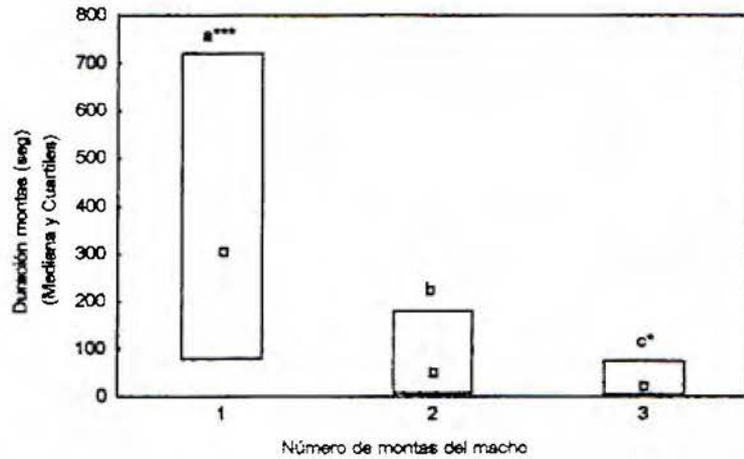


Figura 2. La duración de la primera monta era mayor que las duraciones de las subsecuentes montas del mismo macho ($F_{2, 156} = 27.13$; $P = 0.000001$. ANOVA 1 vía). N en cada monta = 53. Medianas con letras iguales no difieren estadísticamente (* = $P < 0.05$, *** = $P < 0.001$. Prueba de Tukey)

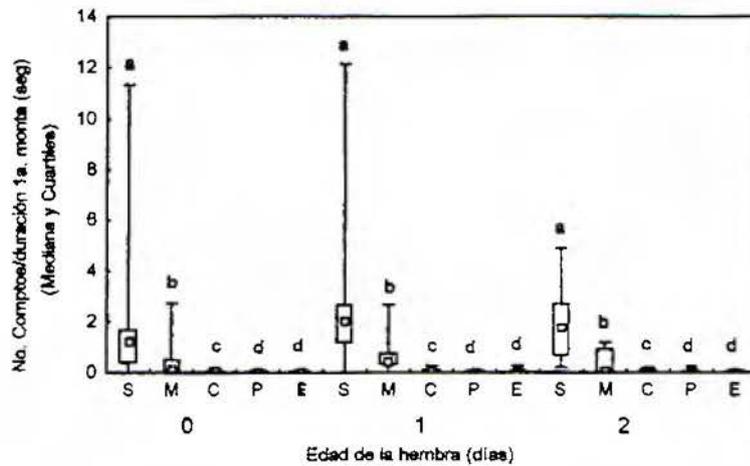
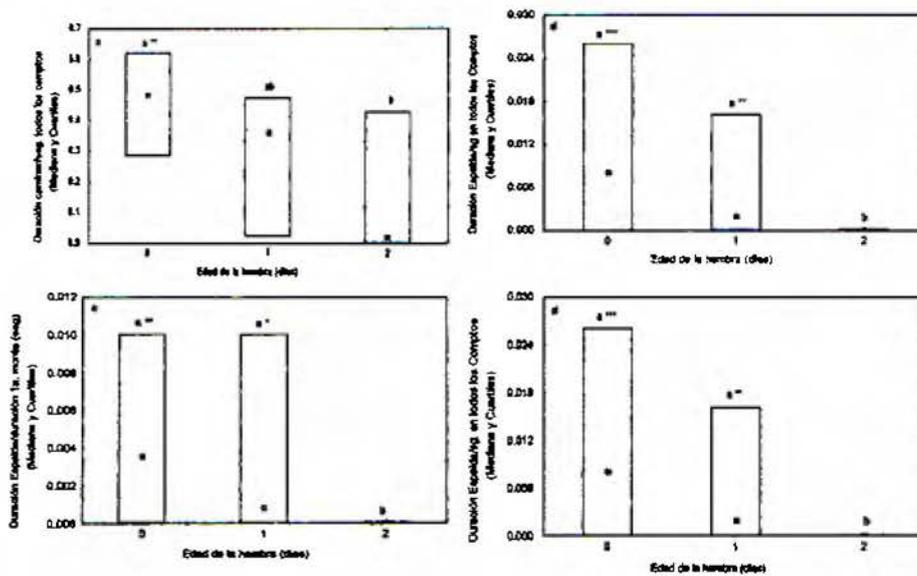


Figura 3. Tasa de comportamientos en la 1ª monta de un macho en hembras sin cópula de diferentes edades. Para 0 días: $n = 28$; $F_{4, 135} = 42.54$; $P = 0.000001$. Para 1 día: $n = 24$; $F_{4, 116} = 60.87$; $P = 0.000001$. Para 2 días: $n = 14$; $F_{4, 81} = 22.21$; $P = 0.000001$. **a** = $P < 0.001$. **b** = $P < 0.01$. **c** = $P < 0.05$ (Tukey). S = Sacudir. M = Mecer. C = Caminar. P = Patear. E = Tirarse de Espalda. Los bigotes = Valores extremos



Figuras 4. Las hembras más jóvenes caminaron y se tiraron de espalda más intensamente que otros comportamientos. a- Duración Caminar/seg(todos los comportamientos) ($F_{2, 61} = 5.27$; $P = 0.0077$). b- No. Espalda/seg ($F_{2, 61} = 5.53$; $P = 0.0062$). c- Duración Espalda/seg ($F_{2, 61} = 6.17$; $P = 0.0036$). d- Duración Espalda/seg(todos los comptos) ($F_{2, 61} = 7.83$; $P = 0.00093$). ANOVA de 1 vía. $N(0)=28$. $N(1)=24$. $N(2)=14$. Mediana con letras iguales no difieren estadísticamente ($a^{***} = P < 0.001$, $a^{**} = P < 0.01$, $a^* = P < 0.05$. Prueba de Tukey).

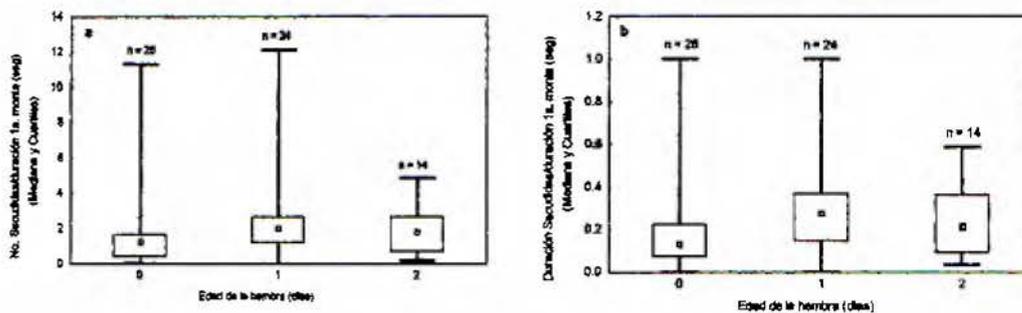


Figura 5. La hembra no hizo la mayor tasa (izq.) ni duración (der.) de sacudidas cuando era más joven $F_{2, 64} = 2.70$; $P = 0.075$ y $F_{2, 64} = 2.82$; $P = 0.067$. ANOVA de 1 Vía. Bigotes = Valores extremos

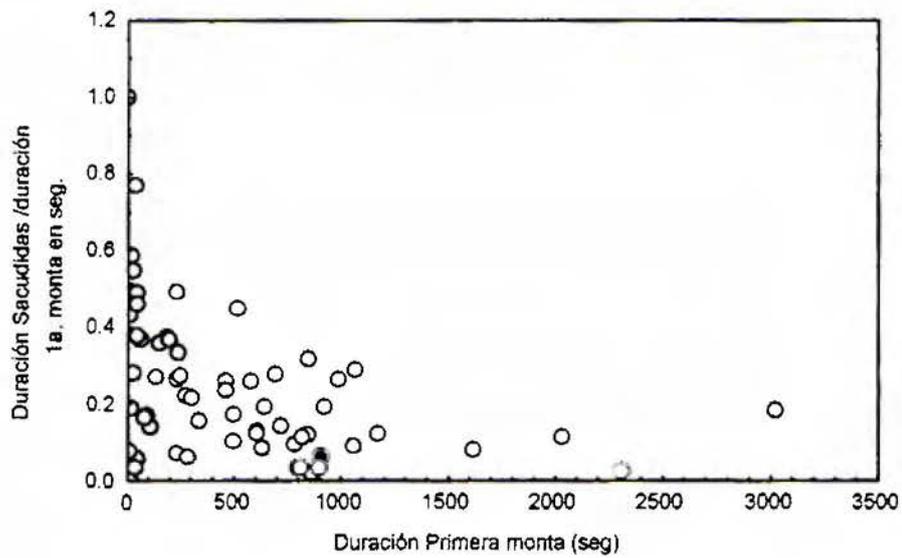


Figura 6. A mayor duración de sacudidas de las hembras, menor era la duración de las primeras montas del macho $r_s = -0.39$, $n = 67$; $P = 0.0010$. **Nota:** $r_s = -0.38$, $n = 67$; $P = 0.0014$ para la tasa de sacudidas Vs duración 1ª monta del macho (sin figura).

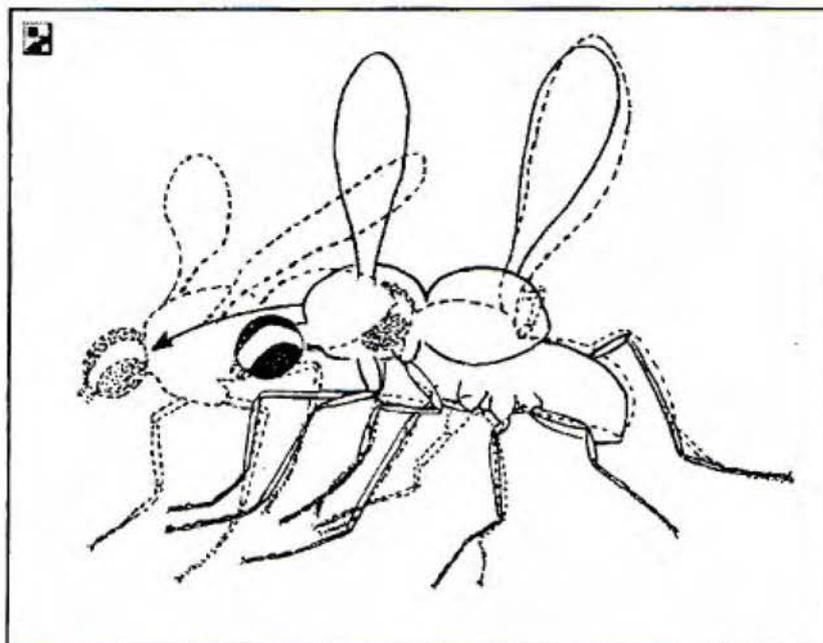


Fig. 7. Desmonta espontánea en machos *A. diversiformis*

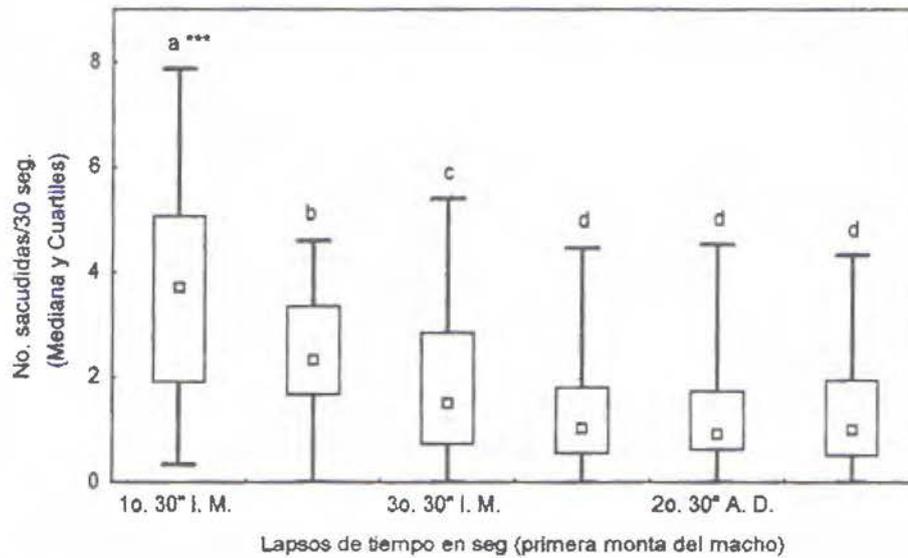


Figura 8. Comparación de la frecuencia de sacudidas en los 1^{eros}, 2^{dos} y 3^{eros} 30 segundos después de iniciar la monta y los 1^{eros}, 2^{dos}, 3^{eros} 30 segundos antes de la desmonta de un macho en hembras de todas las edades cuando la monta duró más de 90 seg (F5, 185 = 27.95. $P = 0.000001$. Medianas con letras iguales no difieren estadísticamente (Prueba de Tukey, $P < 0.05$. n en todos = 38). Los bigotes =_Valores extremos

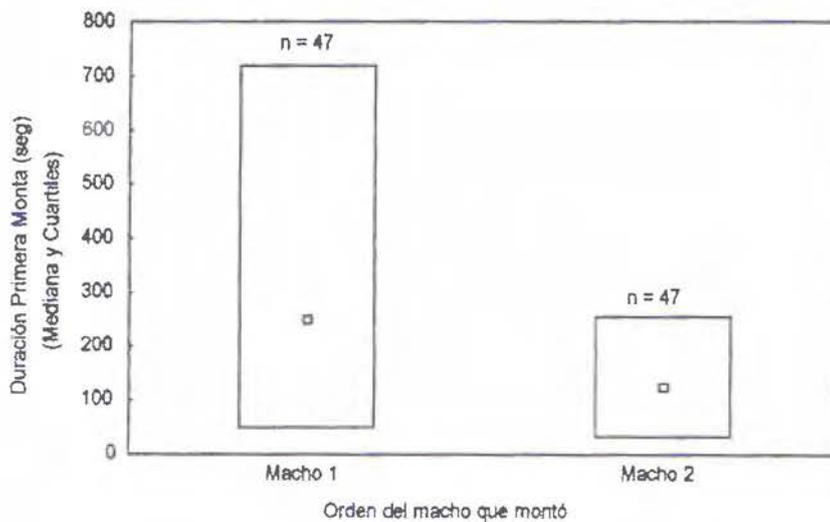


Figura 9. La duración de la primera monta del macho 1 es mayor que la duración de la primera monta del macho 2 ($P = 0.022$. Wilcoxon).

Cuadros

Cuadro 1. Diferencias entre primeras montas fracaso y éxito según # comportamientos /seg. Mann-Whitney.

| Comportamientos | Montas Fracaso (n= 65) | | | Montas Exitosas (n= 25) | | | P |
|-----------------|------------------------|--------|--------|-------------------------|--------|--------|---------|
| | Mediana | Mínimo | Máximo | Mediana | Mínimo | Máximo | |
| Sacudir | 1.43 | 0 | 12.12 | 0.53 | 0 | 4.75 | 0.060 |
| Mecer | 0.30 | 0 | 2.73 | 0.12 | 0 | 1.12 | 0.20 |
| Caminar | 0.039 | 0 | 0.26 | 0 | 0 | 0.067 | 0.00031 |
| Patear | 0 | 0 | 0.23 | 0 | 0 | 0.036 | 0.013 |
| Espalda | 0.0014 | 0 | 0.24 | 0 | 0 | 0 | 0.00007 |

Cuadro 2. Diferencias entre primeras montas fracaso y éxito según la duración de los comportamientos/seg. Mann-Whitney.

| Comportamientos | Montas Fracaso (n= 65) | | | Montas Exitosas (n= 25) | | | P |
|-----------------|------------------------|--------|--------|-------------------------|--------|--------|---------|
| | Mediana | Mínimo | Máximo | Mediana | Mínimo | Máximo | |
| Sacudir | 0.193 | 0 | 1.0 | 0.073 | 0 | 0.46 | 0.024 |
| Mecer | 0.046 | 0 | 0.47 | 0.019 | 0 | 0.18 | 0.15 |
| Caminar | 0.13 | 0 | 0.62 | 0 | 0 | 0.21 | 0.00009 |
| Patear | 0 | 0 | 0.46 | 0 | 0 | 0.022 | 0.0020 |
| Espalda | 0.0007 | 0 | 0.33 | 0 | 0 | 0 | 0.00003 |

CAPITULO II

RESISTENCIA EN HEMBRAS DE *Archiseopsis diversiformis* (Diptera: Sepsidae) PARA COMUNICAR SU RECEPTIVIDAD A LA CÓPULA Y DISCRIMINAR ENTRE MACHOS.

Resumen

Momentos antes de copular, la hembra de varias especies de Diptera, generalmente sacude energéticamente, aparentemente en respuesta a los intentos de apareamientos del macho. Esto sugiere la posibilidad de un conflicto de intereses macho – hembra, en donde el macho grande obtiene ventajas en las cópulas por la más alta "habilidad" de resistencia. Sin embargo, en *A. diversiformis* el éxito del macho grande en la cópula ocurre como resultado de la elección de la hembra y no por el conflicto de intereses. La hembra no parece aceptar machos grandes por efecto de la mayor "habilidad" de permanecer más tiempo montado sobre ella resistiendo sus sacudidas. Las menores sacudidas en montas exitosas y al contrario, las mayores sacudidas en montas fracaso, parecen funcionar para comunicar al macho su falta de receptividad a la cópula y no para evaluar la calidad del macho a través de la resistencia del macho. Además, las montas que resultaron en cópula eran más breves que las montas fracaso; el 92% de las cópulas ocurrieron en los primeros 60 seg. y casi todas, antes de los 300 seg. después de iniciada la monta exitosa. La resistencia del macho tampoco impone cansancio en la hembra para que finalmente lo acepte pasivamente: Las hembras que aceptaron cópulas fueron más grandes. No hubo evidencia del cansancio diferencial en hembras más pequeñas porque no se encontró una asociación entre tamaño de la misma y la tasa y duración de las sacudidas. Hubo evidencias de la comunicación de la hembra para discriminar entre machos cuando varió la intensidad de sus sacudidas antes de copular. Ella disminuyó sus sacudidas con macho grande y al contrario, las mayores sacudidas las hizo contra machos pequeños. Estos datos sugieren que la resistencia de la hembra posiblemente es para comunicar su receptividad filtrando aquellos machos que induzcan la cooperación selectiva de la misma. Por otro lado, el éxito del macho grande tampoco obedeció a una mayor coerción ejercida a través de las montas, contactos genitálicos y el cortejo. El macho ajustó el cortejo a

diferentes circunstancias. Así, las hembras menos receptivas a la cópula eran cortejadas con menor intensidad.

Palabras claves: "Habilidad" de resistencia del macho grande, persistencia, comunicación, selección sexual, *A. diversiformis*, Sepsidae.

Introducción

La notoria resistencia que realizan las hembras antes de aceptar en cópula a un macho, ha sido interpretada como "luchas entre los sexos" en varias especies de Sepsidae y otros grupos de insectos. Esta hipótesis sugiere que el éxito del apareamiento de los machos grandes ocurre como resultado de su mayor habilidad para resistir la respuesta de rechazo de la hembra, hasta que la hembra pasivamente permite que la cópula suceda (En Gerridae: Fairbairn 1988, 1990; Sih & Krupa 1992; Fairbairn & Preziosi 1994. En Coelopidae: Crean & Gilburn 1998; Crean et al. 2000; Weall & Gilburn 2000. En Sepsidae: Ward 1983; Ward et al 1992; Allen & Simmons 1996, Blanckenhorn 2000).

Si las interacciones con machos reducen en la hembra la producción de descendencia (por ejemplo interfiriendo en la oviposición), la selección natural podría favorecer las habilidades de las hembras para facultativamente resistir machos indiscriminadamente (sin tener en cuenta las características particulares del macho dado). Esto podría resultar en conflictos macho – hembra en el contexto de selección natural (Alexander et al. 1997, Holland & Rice 1998, Partridge & Hurst 1999). Por ejemplo, si la hembra es capaz de evitar ser obligada a copular, ella podría ganar por tener más oportunidades de forrajear u ovipositar o podría evitar un incremento en el riesgo de depredación. Las ideas del conflicto asumen que las ventajas seleccionadas naturalmente superarían cualquier beneficio indirecto que ella podría derivar de un tipo de descendencia superior asumida bajo el modelo de selección sexual (Alexander et al. 1997).

Un segundo tipo de posible beneficio para una hembra que resiste los intentos de por lo menos algunos machos a copular, puede resultar de la selección

sexual. Por sesgar la paternidad a favor de ciertos machos, la hembra podría producir descendencia genéticamente superior, es decir, podría tener hijos superiores que puedan cortejar más efectivamente a las hembras en las próximas generaciones, o podría tener hijos e hijas que sobrevivan mejor (Eberhard 1997).

Las moscas de la familia Sepsidae ofrecen la oportunidad de probar las hipótesis sobre las decisiones de la hembra para aceptar cópulas con machos grandes. Los machos de *A. diversiformis*, como muchas otras especies de esta familia, se congregan cerca de los sitios de alimentación y oviposición tales como estiércol y carroña (Pont 1979). El macho monta a la hembra antes que ella coloque sus huevos, pero la cópula únicamente tiene lugar después que la hembra ha depositado sus huevos, los cuales son fertilizados por el espermatozoos almacenado de apareamientos previos (Parker 1972, Ward 1983, Ward et al. 1992, Schulz 1999). Las hembras de algunas especies también se aparean en otros sitios y estados de su ciclo reproductivo (Schulz 1999, Eberhard 2000).

En este estudio se probó que el éxito del macho grande en la cópula ocurre como resultado de la elección de la hembra y no por el conflicto de intereses. En las interacciones sexuales de *A. diversiformis* parece ocurrir cooperación selectiva de la hembra, la cual sugiere que la resistencia física de la hembra, funciona bajo selección sexual como un mecanismo para comunicar el estado de su receptividad. De ser receptiva a la cópula, la hembra podría variar la intensidad de sus sacudidas, en señal de una comunicación que discrimine o filtre la paternidad a favor de aquellos machos con características particulares que la induzcan a cooperar. Probablemente los machos responden a tal cooperación porque no están forzando con su comportamiento y/o morfología las cópulas con hembras. Las evidencias de la resistencia en hembras de *A. diversiformis* no favorecen la hipótesis del conflicto de intereses porque las sacudidas no parecen haber evolucionado como pruebas a la resistencia del macho, ni esta resistencia, parecen imponer pruebas de cansancio en la hembra para que ella finalmente lo acepte pasivamente.

Materiales y métodos

Obtención de adultos en el laboratorio

Moscas adultas y estiércol de vaca fueron coleccionadas, en potreros ubicados en las afueras de la ciudad de San José, Costa Rica. El estiércol se coleccionaba fresco y se sometía a congelación con el fin de matar otros insectos y ácaros.

En el laboratorio se estableció un cultivo en una jaula de cedazo (43 x 43 x 43 cm). Dentro de la jaula se colocaban 4 cajas petri en dos condiciones diferentes: húmedo (con estiércol amontonado, aproximadamente 62 gramos de estiércol) y seco (con estiércol a ras del petri, aprox. 30 gramos). El objetivo de las diferencias en la cantidad de estiércol fue obtener machos de dos tamaños; grandes y pequeños. Cada 3 días se cambiaban estas cajas por otras con estiércol nuevamente fresco, con el fin que las hembras ovipositaran. Se colocaron unos 3 pedazos de icopor sobre la cual se agregaba miel, éstas se cambiaba cada 2 días. El agua se colocaba en tubos de ensayo con una tapa de algodón.

Las cajas con estiércol que se retiraban se colocaban por separado dentro de cajas de plástico (25 cm de largo, 12 cm de ancho, 14 cm de alto) para criar las moscas. Al cabo de unos 10 días y dentro de las 10 primeras horas de la mañana, nacían las primeras moscas adultas. Se retiraban de la caja de plástico a través de un aspirador bucal y se procedía de inmediato a separarlas según el sexo para obtener individuos vírgenes en recipientes que contenían miel, agua y estiércol fresco como alimento. De esta forma, se tuvieron cajas que contenían hembras recién nacidas, de 1, y de 2 días de edad.

En una caja petri, se colocaron una hembra, un macho grande y un pequeño (ambos de 2 días de edad). Debajo de la caja petri se colocó papel milimetrado. Los comportamientos de hembras y machos fueron grabados durante 1 hora en una cámara de video montado sobre un trípode. Se cuantificó la variación de los comportamientos de sacudidas de la hembra según su edad. Las hembras

recién nacidas fueron utilizadas como tratamientos “control” porque nunca aceptaron copular. Así, sus comportamientos eran interpretados como de rechazo. Estos se compararon con los comportamientos de las hembras receptivas de edades más avanzadas, las cuales algunas pero no todas, copularon.

Los machos a menudo montan a la hembra más de una vez. Una monta fue juzgada exitosa si el macho copuló y no exitosa si desmontó sin copular. La duración de las montas exitosas se refiere al tiempo transcurrido entre la iniciación de la monta y la iniciación de la cópula.

Para estimar el tamaño del macho se midió la longitud de la tibia III como en otros trabajos (Ward 1983). La medición se realizó en un estereoscopio con la ayuda del programa ImageProplus.

Pruebas estadísticas

Los datos de las frecuencias de los comportamientos de hembras y machos no fueron paramétricos. Para tratarlos como paramétricos fueron transformados a rangos (Conover & Iman 1981). Estos fueron utilizados para las pruebas paramétricas: ANOVA de una y dos vías, ANOVA para un diseño de medidas repetidas, prueba de t no pareada.

Resultados

El macho de *A. diversiformis* monta a la hembra con un salto desde atrás para acomodarse sobre su dorso. Una vez montada, la hembra efectuó los comportamientos de sacudir, mecer, caminar, patear (descritos en el capítulo 1).

Comportamientos del macho

Cortejo

El cortejo en los machos se observó a partir del momento que montan una hembra, antes de eso, ningún macho cortejó. Algunos patrones de comportamiento del macho ocurridos durante las montas parecen constituir el cortejo. Los movimientos fueron relativamente estereotipados y repetidos en una misma monta y entre montas; fueron mecánicamente irrelevantes en cuanto a los problemas de los machos de mantenerse agarrados a las hembras y fueron apropiados para estimular a las hembras. Así, cuando un macho monta una hembra, usualmente mantiene sus patas medias extendidas anteriormente a los lados de la cabeza de ella y, con sus patas anteriores se sujeta con el fémur y la tibia a la base de las alas de la hembra. El cortejo consistió de movimientos agitados de sus patas medias y posteriores. El macho frotó brevemente la tibia y el segmento basal del tarso de sus patas medias hacia atrás y distalmente a lo largo de las márgenes frontales de las alas de la hembra, como en *Microsepsis armillata* (Eberhard, 2001). Las antenas de la hembra eran frotadas por los tarsos de las patas anteriores del macho. También fue común el contacto del segmento distal de los tarsos medios del macho contra la parte dorsal de la tibia frontal de la hembra, pero como esto ocurrió de forma variada, aparentemente depende de la posición de las patas frontales de la hembra. Algunas veces, el macho intercaló movimientos de sus tarsos medios y posteriores contra el fémur y la tibia de las patas posteriores de la hembra como también, sobre la porción basal de los tarsos y la superficie lateral de la tibia de las patas medias de la hembra.

Contactos genitálicos.

El macho dobló su abdomen ventralmente y presionó su genitalia contra la de la hembra en aparentes intentos de cópula.

Una hembra (de todas las edades) fue montada por un macho en promedio **5.8** \pm 6.6 veces (Mín = 1. Máx. = 34, n = 90). Sin embargo, la primera monta fue la

que se utilizó para analizar los comportamientos de ambos sexos, por ser la de mayor duración (Figura 1).

La receptividad de la hembra varió según su edad. Se encontró que a mayor edad de las hembras (2 días), mayor tendencia a aceptar cópulas de un macho ($\chi^2 = 29.10$; g. l = 1; $P < 0.001$). El 100% de las hembras recién nacidas, no copularon. En tanto que, 4 (14.2%) y 21 (61.76%) de las hembras de 1 y 2 días respectivamente, aceptaron copular con algún tamaño de macho.

De los machos aceptados en cópula, 19 eran de tamaño más grande (Promedio 1.29 ± 0.119 mm) y 6 más pequeño (Promedio 1.10 ± 0.098 mm). Los machos grandes tuvieron mayor probabilidad de copular una hembra que los machos pequeños ($\chi^2 = 7.84$; g. l = 1; $0.005 < P < 0.01$).

Si los machos tienen una mayor "habilidad" de resistencia, permanecerían más tiempo montados en montas exitosas que en montas fracaso. Sin embargo, se encontró que las montas que resultaron en cópula fueron más breves que las primeras montas fracaso (Figura 2). Además, el 92% de las cópulas ocurrieron en los primeros 60 seg. y casi todas, antes de los 300 seg después de iniciada la monta exitosa. La hembra tardó en promedio 34.12 ± 28.71 seg en aceptar al macho grande y 301.47 ± 460.87 seg. al macho pequeño (Mediana para Macho Grande = 29.4 seg. Mín. = 5.59. Máx. = 119.9, n = 19. Para Pequeño = 108.22 seg. Mín. = 27.089. Máx. = 1219.19, n = 6; $P = 0.013$. Mann-Whitney). No hubo evidencia de que el éxito en la cópula del macho grande dependiera de su mayor "habilidad" a la resistencia.

Otra predicción de la hipótesis de una prueba de resistencia, es que si las cópulas con macho grande son producto del cansancio de la hembra por la mayor resistencia del macho, las hembras que aceptaran cópulas deberían ser más pequeñas que las que no copularon. Los resultados fueron contrarios a esta predicción. Las hembras que aceptaron cópulas fueron más grandes (Mediana = 1.32. Promedio = 1.30 ± 0.15 mm, n = 25) que las que no copularon (Mediana = 1.20. Promedio = 1.23 ± 0.12 mm, n = 67; $P = 0.014$. Mann – Whitney). Aún cuando la tasa y duración de sacudidas bajó abruptamente

después de los primeros 30 seg de iniciada la monta fracaso de un macho (Figura 3), no se encontró una asociación entre tamaño de la hembra y la tasa y duración de las sacudidas (Figuras 4 a, b). No hubo evidencia del cansancio diferencial de las hembras más pequeñas.

Si las sacudidas de la hembra son pruebas a la resistencia del macho, éstas podrían ser más intensas en montas que resultaron en cópula que en montas sin cópula. Si a cambio son para comunicar su falta de receptividad a la cópula, se predice lo contrario. Los resultados se ajustaron a la última predicción: En montas fracaso la hembra sacudió más y cuando aceptó copular con un macho, la hembra sacudió menos (Figura 5). Este mismo patrón se encontró aún cuando la hembra sacudió más (en los primeros 20 seg. Figuras 6 A, 6 B).

El análisis de las montas exitosas mostró que la hembra hizo la mayor tasa de sacudidas con macho pequeño en los primeros 10 seg. de iniciada la monta exitosa (Figura 7 A) y, que la hembra hizo la menor duración de sus sacudidas 10 seg. antes de copular con macho grande (Figura 7 B). Estas evidencias apoyan la hipótesis de la resistencia de la hembra para comunicar su estado de receptividad, discriminando entre machos.

Se evaluó si la mayor aceptación de la hembra hacia los machos grandes dependía de una mayor persistencia de éstos. La persistencia del macho se cuantificó de 3 maneras.

1- La persistencia en montar repetidas veces una hembra no afectó el éxito del macho en copular. De 25 machos aceptados en cópula, 18 machos grandes (94.7%) fueron aceptados por las hembras en su primera monta y 1 (4%) en su tercera monta (también la tercera monta de la hembra). De 6 machos pequeños, el 100% fueron aceptados en su primera monta ($P > 0.05$. Prueba exacta de Fischer). El mayor éxito de los machos grandes no se debió a que montaran muchas veces.

2- Contactos genitálicos (C.G). No hubo un efecto significativo en el No. C.G/seg en cuanto al éxito o fracaso de la monta ($F_{1, 125} = 0.075$. $P = 0.78$), ni

del tamaño del macho ($F_{1, 125} = 0.075$; $P = 0.78$; ANOVA 2 vías). Esto sugiere que la tasa de C.G no afectó la probabilidad de éxito de la monta.

En montas que terminaron en cópula, los machos grandes no hicieron un mayor # de C.G/seg, ni dedicaron más tiempo a los mismos que los pequeños (Figuras 8 a -b). Esta es una evidencia de que la hembra no aceptó un macho por insistir con los contactos genitales

3- Cortejo. No hubo un efecto significativo en el No. Cortejos/seg en cuanto al éxito o fracaso de la monta ($F_{2, 125} = 1.026$; $P = 0.31$), ni del tamaño del macho ($F_{2, 125} = 1.14$; $P = 0.28$ ANOVA 2 vías). Con la duración cortejos/seg tampoco hubo efecto de la monta ($F_{2, 125} = 1.098$; $P = 0.29$), ni del tamaño del macho ($F_{2, 125} = 0.000003$; $P = 0.99$; ANOVA 2 vías). Además, el análisis del cortejo cuando la hembra se sacude más (en los primeros 20 seg.), no encontró un efecto significativo del éxito o fracaso de la monta en cuanto a la tasa y duración de los cortejos para ambos tamaños de machos (Figura 9 A y B). Esto sugiere que los machos no lograron cópulas por cortejar más a una hembra en montas exitosas.

Una predicción del cortejo como comportamiento de coerción es que éste ocurra por la mayor resistencia de la hembra antes de copular. Sin embargo, la hembra hizo la menor tasa y duración de sacudidas durante los primeros 20 seg. de iniciada la monta exitosa que en los 20 seg. de iniciada la monta fracaso (Figuras 6 A, B). Este resultado no apoya la hipótesis de la coerción del macho por la mayor resistencia de la hembra.

Se encontró que el cortejo del macho varió según la edad de la hembra. La mayor tasa de cortejos de ambos machos fue en hembras más receptivas a la cópula (Figura 10).

Discusión

La edad en hembras de *A. diversiformis* (bajo las condiciones artificiales de estos experimentos) influyó en la receptividad de las mismas a aceptar cópulas con algún macho. Este hallazgo concuerda con los de Manning (1967), en su estudio de receptividad en hembras de *Drosophila sp.* Las causas de la receptividad en *A. diversiformis* no fueron contempladas en este estudio.

Los machos grandes de *A. diversiformis* tuvieron las mayores ventajas en el apareamiento por elección de la hembra. Este hallazgo concuerda con los encontrados en *Sepsis cynipsea* (Blanchenhorn et al. 2000) y en otras especies de Diptera: *Drosophila subobscura* (Steele 1986, Steele & Partridge 1988); *Coelopa frigida*, *C. pilipes*, *C. ursina*, *C. nebularon*, *C. vanduzeei* (Day & Gilbum 1997, Dunn et al. 1999, Crean et al. 2000, Weall & Gilbum 2000); *Gluma musgravei*, *G. nitida* (Crean et al. 2000).

Una posible explicación de porque el macho grande gana en ser aceptado por la hembra, es que tienen mayor "habilidad" en resistir las respuestas de rechazo de la hembra. Este patrón de apareamiento basado en las "luchas" intersexuales forma parte de la hipótesis del conflicto sexual (Ward 1983, 1992; Crean & Gilbum 1998; Blanckenhorn et al. 2000). Sin embargo en *A. diversiformis* esta hipótesis no fue confirmada. Por un lado, la duración de las montas que resultaron en cópula fue más breve que la duración de las montas sin cópula. Además, las sacudidas de la hembra fueron más intensas cuando no iba a copular. Parece que la función más probable de las sacudidas es comunicar su intención de rechazo, por su falta de receptividad al macho, en lugar de ser pruebas a la resistencia del macho. La hipótesis de que las hembras aceptan cópulas por cansancio producto de la mayor resistencia del macho, tampoco se confirmó porque no se encontró una asociación inversa entre tamaño de la hembra y sus sacudidas. La mayor persistencia en cuanto a número de montas y contactos genitálicos no parece afectar el éxito en la cópula del macho grande en *A. diversiformis*. En esta especie, hay evidencias de las pruebas de resistencia de la hembra para tamizar entre machos: La hembra disminuye sus sacudidas con macho grande justo antes de copular.

Varias evidencias son contrarias a la idea que la hembra evalúa con sus sacudidas al macho a través de pruebas de resistencia. Por un lado, la brevedad de las montas que resultaron en cópula comparadas con las primeras montas fracaso no apoya la hipótesis de la resistencia del macho (Figura 2). Además, las diferencias en la aceptación de las cópulas por la hembra, favoreciendo a los machos grandes (34.12 seg. contra 301.47 seg. en aceptar a los pequeños), sugiere que los machos grandes no tuvieron “mayores habilidades” de permanecer más tiempo montados resistiendo las sacudidas de la hembra. Así las sacudidas, no parecen ser el mecanismo por el cual la hembra evalúa la calidad del macho a través de la resistencia. Estos hallazgos no concuerdan con lo reportado en *S. cynipsea* por varios autores. Ward et al. (1992) afirman que el 40% de los machos exitosos de esta especie, se aparean después de un promedio de 19 min. de sacudidas de la hembra, mientras que el 60% de los machos no exitosos fueron sacudidos por aprox. 7 min. Por otro lado, Allen & Simmons (1996) concluyen que los machos aceptados en cópula tuvieron las tibias anteriores más simétricas y fueron seleccionados por las hembras como compañeros por tener mejor habilidad de agarre a la base de las alas de la hembra para resistir sus sacudidas. Otros autores en varias especies de Coelopidae (*Coelopa ursina*: Crean & Gilburn 1998; *C. nebularum*: well & Gilburn 2000; *C. vanduzeei*, *C. pilipes*, *C. nebularum*, *Gluma musgravei*, *G. nitida*: Crean et al. 2000), suponen que los machos grandes ganan ventajas en el apareamiento como resultado de su mayor habilidad de resistencia.

En *Coelopa ursina* y *C. frigida* (Crean & Gilburn 1998) y en *S. cynipsea* (Blanckenhorn et al. 2000) proponen que las hembras de estas especies disminuyen sus sacudidas momentos antes de aceptar cópulas, debido a la habilidad resistente de los machos grandes y que de esta forma las hembras aceptaron copular con machos de forma pasiva. En *A. diversiformis*, la hembra no parece aceptar cópulas por efecto del cansancio frente a la resistencia del macho. Varias evidencias están en contra de esta hipótesis. Por un lado, la hipótesis sugiere que las hembras que aceptan cópulas por cansancio son de tamaño pequeño. Sin embargo, las hembras que copularon fueron de mayor tamaño que las que no copularon. Otra evidencia, fue la falta de una asociación

inversa entre tamaño de la hembra y la frecuencia y duración de sus sacudidas (Figuras 4). Así mismo, la brevedad del tiempo de aceptación de la hembra de esta especie de mosca por macho grande, tampoco parece ser prueba suficiente para demostrar que el macho ejerció la mayor resistencia para cansar a la hembra y que ella se viera obligada a aceptarlo. Estas evidencias no concuerdan con lo encontrado en otras especies de insectos (Thomhill & Alcock 1983, Rowe et al. 1994, Arnqvist 1997). La decisión de aceptar más rápido al macho grande que al pequeño, se ajusta más al clásico mecanismo de selección sexual (Darwin 1871), el cual es retomado por Blanckenhorn et al. (2000) como "elección activa", haciendo referencia a que las hembras muy rápidamente aceptan los machos más deseados.

Si la hembra pusiera pruebas al macho de su habilidad para resistir, ella sacudiría más al macho en montas que terminaron en cópula. Sin embargo, cuando se comparó la resistencia de la hembra entre montas exitosas (terminaron en cópula) y fracaso (no hubo cópula), sus sacudidas fueron menos intensas en montas exitosas (Figuras 5, 6). Esta diferencia en la tasa y duración de sacudidas, se ajusta más a la hipótesis de la comunicación que a la prueba de resistencia del macho. Si una hembra comunica al macho su falta de receptividad a la cópula (sacudiendo más en montas fracaso), ella puede inducirlo a que se desmonte, así podría encontrar otros machos quizá mejores que el anterior. A la vez, el macho podría desmontarse para buscar hembras más receptivas a la cópula (Baena, capítulo I).

La resistencia de la hembra para comunicar su estado de receptividad también parece confirmarse con las menores tasas y duraciones de sacudidas antes de aceptar al macho grande en cópula. Las diferencias de sus sacudidas antes de copular, sugieren que la hembra a través de la comunicación puede discriminar entre machos. Esto no concuerda con la idea de que la disminución de las sacudidas de la hembra momentos antes de copular, se deba a la mayor resistencia y persistencia del macho, como lo explican Arnqvist (1992) y Blanckenhorn et al. (2000) con su hipótesis de la renuencia. Varias evidencias rechazan la hipótesis de que el principal mecanismo de elección en *A. diversiformis* sea la renuencia. En primer lugar, la mayor duración de sacudidas

la hizo la hembra contra machos pequeños y no contra grandes (en montas que terminaron en cópula, Figura 7). El cambio en las sacudidas de la hembra según el macho que vaya a aceptar, parece confirmar la hipótesis de la comunicación de la hembra, como mecanismo para discriminar entre machos capaces de inducir cooperación en ella, en el sentido que disminuir sus sacudidas con macho grande signifique ponerle menos trabas para aceptarlo más rápidamente que al macho pequeño.

La persistencia o hostigamiento se ha explicado como una de las estrategias de coerción (más que de estimulación) del macho, donde los repetidos intentos por copular implica costos para la hembra, lo cual las induce a copular inmediatamente (Rowe et al. 1994, Clutton-Brock & Parker 1995, Arnqvist 1997, Watson et al. 1998, Gavrilets et al. 2001). Varias evidencias en *A. diversiformis* indican que las hembras no son inducidas a copular por la mayor coerción del macho. Por un lado, el éxito del macho grande no aumentó con el número de montas que éstos realizaran. El 96% de las hembras que copularon, aceptaron al macho en la primera monta. Además, la persistencia en términos de los C.G en los machos parece no afectar la probabilidad de copular. La tasa y duración de los C.G no difirieron entre montas exitosas y montas fracaso. Además, el éxito en la cópula del macho grande no se debió a la mayor tasa de contactos genitálicos momentos antes de copular (Figura 8 a, b). El cortejo como comportamiento de coerción para obtener cópulas, podría implicar un aumento en la resistencia de la hembra antes de copular. Sin embargo, en *A. diversiformis* este patrón no es consistente porque la hembra disminuyó sus sacudidas antes de copular (Figuras 5 y 6). Además, los machos no parecen obtener cópulas por la mayor tasa y duración de sus cortejos. Por otro lado, el cortejo por si mismo no parece ser un comportamiento coercitivo. Los machos cortejan frotando los tarsos de sus patas anteriores, medias y posteriores sobre alas, tórax, patas posteriores y antenas de la hembra. Eberhard (2001) en varias especies de Sepsidae (*A. diversiformis*, *A. pusio*, *A. discolor*, *A. pleuralis*, *Microsepsis eberhardi*, *M. mitis*), también demostró la falta de coerción del macho basado en los comportamientos de la genitalia del mismo y de la hembra momentos antes de la intromisión. Las hembras de estas especies deciden en que momento aceptan cópulas, por que la entrada externa de la

cámara genital de la hembra fue abierta por ella, sin coerción física del macho antes que éste introdujera su genitalia.

Una probable explicación de porqué el macho grande no obtuvo éxito en la cópula por la mayor intensidad y duración de sus cortejos, quizá está más relacionado con su capacidad para variar la calidad del mismo. Tal vez los machos grandes pueden tocar con sus patas, partes del cuerpo de la hembra que los pequeños no logran tocar, como el caso de las antenas (observaciones en este estudio). Probablemente, la hembra al recibir una mejor calidad del cortejo de los machos grandes, responde comunicando su aceptación, disminuyendo sus sacudidas. Así, una mayor calidad del cortejo del macho grande podría inducir a la hembra a que coopere con él y de esa forma, tal vez la alta calidad del cortejo podría compensar la menor intensidad de los mismos. Por otro lado, la cooperación selectiva de la hembra, disminuyendo la menor intensidad de sus sacudidas con machos grandes, tal vez responda a un conjunto de factores como efecto del tamaño del macho Vs. calidad del cortejo del mismo o, segregación de sustancias. Aunque estas explicaciones pueden ser factibles, no indican que sean correctas. Más datos son necesarios para probar estas propuestas.

Es posible que el macho ajusta la intensidad de sus cortejos a diferentes circunstancias (probablemente debido a la capacidad de captar señales de comunicación de la hembra relacionadas con el estado de su receptividad a la cópula). El cortejo del macho varió con la edad de la hembra. Las menores tasas de cortejo de los machos en las menores edades de la hembra, cuando no eran receptivas a la cópula (Figura 10), tal vez indica que los machos no están invirtiendo tiempo en cortejar hembras no dispuestas a cooperar con él.

Referencias

- Alexander, R. D., D. C. Marshall and J. R. Cooley. 1997. Evolutionary perspectives on insect mating. Pp. 4 – 31. In: Choe J. C. & B. J. Crespi, eds. *The evolution of mating systems in insects and arachnids*. Cambridge University Press.
- Allen, G. R and L. W. Simmons, 1996. Coercive mating, fluctuating asymmetry and male mating success in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Animal Behaviour* 52: 737 – 741.
- Amqvist, G. 1992. Spatial variation in selective regimes: sexual selection in the water strider, *Gerris odontogaster*. *Evolution*, 46: 914 – 929.
- Amqvist, G. 1997. The evolution of water strider mating system: causes and consequences of sexual conflict. In: Choe, J. And Crespi, B. (eds.) The evolution of mating systems in insects and arachnids. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 146 – 163.
- Blanckenhorn, W., Mühlhäuser, C., Morf, C., Reusch, T., and Reuter, M. 2000. Female choice, female reluctance to mate and sexual selection on body size in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Ethology* 106: 577 - 593.
- Burk, T., and J. C. Webb. 1983. Effect of male size on calling propensity, song parameters, and mating success in Caribbean fruit flies (*Anastrepha suspensa* (Loew)). *Annals of Entom. Soc. Amer.* 76: 678 – 682.
- Clutton – Brock, T. H. and G. A. Parker. 1995. Sexual coercion in animal societies. *Anim. Behav* 49: 1345 –1365.
- Conover, W. J. and Iman, R. L. 1981. Rank transformations as a bridge between parametric and nonparametric statistics. *The Amer. Statist.* 35(3): 124 – 132.

- Crean, C. S. and Gilburn, A. S. 1998. Sexual selection as a side-effect of sexual conflict in the seaweed fly, *Coelopa ursina* (Diptera: Coelopidae). *Animal Behaviour* 56: 1405 – 1410.
- Crean, C. S., D. W. Dunn., T. H. Day and Gilburn, A. S. 2000. Female mate choice for large males in several species of seaweed fly (Diptera: Coelopidae). *Animal Behaviour* 59: 121 - 126.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, London.
- Day, T. H. and Gilburn, A. S. 1997. Sexual selection in seaweed flies. *Adv. Study Beh.* 26: 1 – 57.
- Dunn, D. W., Crean, C. S., Wilson, C. L and Gilburn, A. S. 1999. Male choice, willingness to mate and body size in seaweed flies (Diptera: Coelopidae). *Animal Behaviour* 57: 847 - 853.
- Eberhard, W. G. 1997. Sexual selection by cryptic female choice in insects and arachnids. Pp. 32 – 57. *In*. Choe Jae C. & B. J. Crespi, eds. *The evolution of mating systems in insects and arachnids*. Cambridge University Press.
- Eberhard, W. G. 2000. Behavior and reproductive status of *Microsepsis eberhardi* flies away from oviposition site(Diptera:Sepsidae). *Ann. Ent. Soc. Amer.* 93: 966 – 971.
- Eberhard, W. G. 2001. The functional morphology of species-specific clasping structures on the front legs of male *Archisepsis* and *Palaeosepsis* flies (Diptera: Sepsidae). *Zool. Jour. Linn. Soc.* 133: 335 - 368.
- Eberhard, W. G. 2002. The function of female resistance behavior:

- intromission by male coercion Vs. female cooperation in *Sepsis* flies (Diptera: Sepsidae). *Rev. Biol. Trop.* 50(2): 485 - 505.
- Eberhard, W. G. (En prensa). Physical restraint or stimulation? The function (s) of the modified front legs of male *Archiseptis diversiformis* (Diptera: Sepsidae).
- Fairbairn, D. J. 1998. Sexual selection for homogamy in the Gerridae: and extension of Ridley's comparative approach. *Evolution* 42: 1212 - 1222.
- Fairbairn, D. J. and R. F. Preziosi. 1994. Sexual selection and the evolution of allometry for sexual size dimorphism in the water strider *Aquarius remigis*. *Am. Nat.* 144: 101 - 118.
- Gavrillets, S., G. Arnqvist and U. Friberg. 2001. The evolution of female choice by sexual conflict. *Proc. R. Soc. London B* 268: 531 - 539.
- Holland, B and W. R. Rice. 1998. Chase - away sexual selection antagonist seduction versus resistance. *Evolution* 52: 1 - 7.
- Manning, A. 1967. The control of sexual receptivity in female *Drosophila*. *Anim. Behav* 15: 239 - 250.
- Parker, G. 1972. Reproductive behaviour of *Sepsis cynipsea* (L.) (Diptera: Sepsidae). I. Preliminary analysis of the reproductive strategy and its associated behaviour patterns. *Behaviour* 41: 172 - 206.
- Patridge, L. and L. D. Hurst. 1998. Sex and conflict. *Science* 281: 2003 - 2008.
- Pont, A. 1979. Sepsidae. Diptera Cyclorrhapha Acalyptrata. Handbook for the identification of British Insects. 10, 5(c): 1 - 35.
- Rowe, L., G. Arnqvist., A. Sih., & J. J. Krupa. 1994. Sexual conflict and the evolutionary ecology of mating patterns: water striders as a model

- system. *Trends Ecol. Evol.* 9: 289 – 293.
- Schulz, K. 1999. The evolution of mating systems in black scavenger flies (Diptera: Sepsidae). PhD thesis, Univ. Of Arizona.
- Sih, A. and J. J. Krupa. 1992. Predation risk. Food deprivation and non – random mating by size in the stream – water strider, *Aquarius remigis*. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 31: 51 – 56.
- Steele, R. H. 1986. Courtship feeding in *Drosophila subobscura*. II. Courtship feeding by males influences female mate choice. *Anim. Behav.* 34: 1099 – 1108.
- Steele, R. H. and L. Patridge. 1988. A courtship advantage for small males in *Drosophila subobscura*. *Anim. Behav.* 36: 1190 – 1197.
- Thornhill, R. And J. Alcock. 1983. The evolution of insect mating systems. Cambridge, Mass: Harvard University Press.
- Ward, P. I. 1983. The effects of size on the mating behaviour of the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13: 75 – 80.
- Ward, P. I., Hemmi, H., and Roösli, T. 1992. Sexual conflict in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Funct. Ecol.* 6: 649 – 653.
- Watson, P. J., G. Arnqvist and R. R. Stallmann. 1998. Sexual conflict and the energetic cost of mating and mate choice in water striders. *Amer. Nat.* 151: 46 – 58.
- Well, C. V. and Gilburn. A. S. 2000. Factors influencing the choice of female mate rejection strategies in the seaweed fly *Coelopa nebulorum* (Diptera: Coelopidae). *J. Insect. Behav.* 13(4): 539 – 551.

Figuras

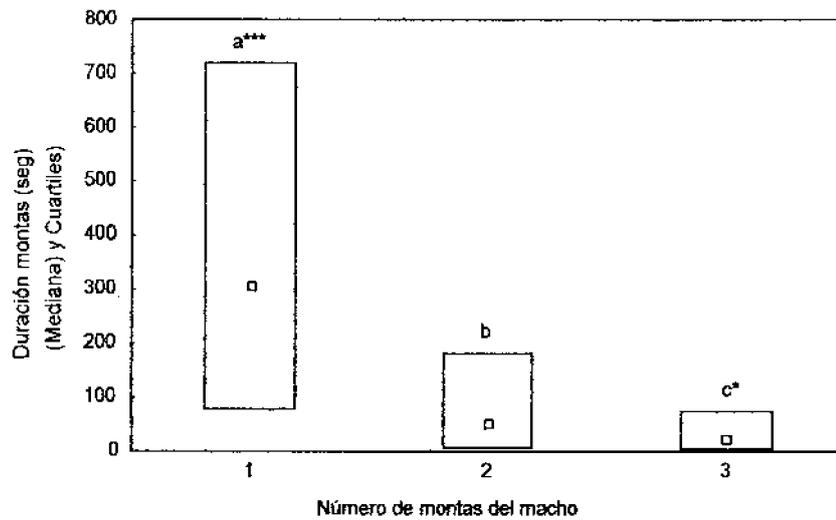


Figura 1. La duración de la primera monta era mayor que las duraciones de las subsiguientes montas del mismo macho ($F_{2, 158} = 27.13$; $P = 0.000001$. ANOVA 1 vía). N en cada monta = 53. Medianas con letras iguales no difieren estadísticamente (* = $P < 0.05$, *** = $P < 0.001$. Prueba de Tukey)

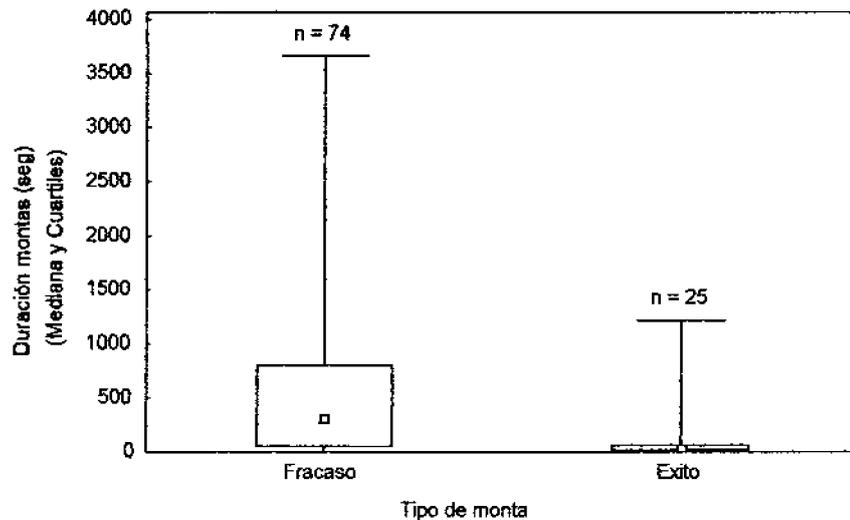


Figura 2. Las montas que resultaron en cópula fueron más breves que las montas sin cópula (Promedio Fracaso = 689.23 ± 931.77 seg. Mediana = 305.52 seg. Mín. = 0.33. Máx. = 3669.48. Promedio Éxito = 98.29 ± 241.76 seg. Mediana = 34.62 seg. Mín. = 5.59. Máx. = 1219.19. $P = 0.00015$. Mann-Whitney). Los bigotes = Valores extremos.

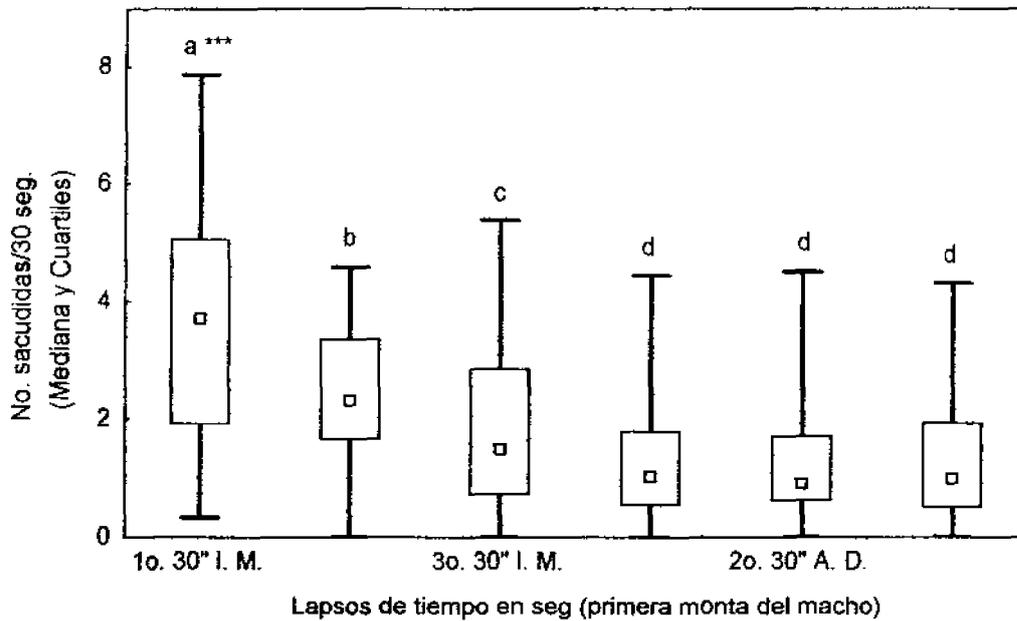


Figura 3. Comparación de la frecuencia de sacudidas en los 1eros, 2dos y 3eros 30 segundos después de iniciar la monta y los 1eros, 2dos, 3eros 30 segundos antes de la desmonta de un macho en hembras de todas las edades ($F_{5, 185} = 27.95$. $P = 0.000001$. Medianas con letras iguales no difieren estadísticamente ($*** = P < 0.001$. Prueba de Tukey. N en todos = 38). Los bigotes = Valores extremos.

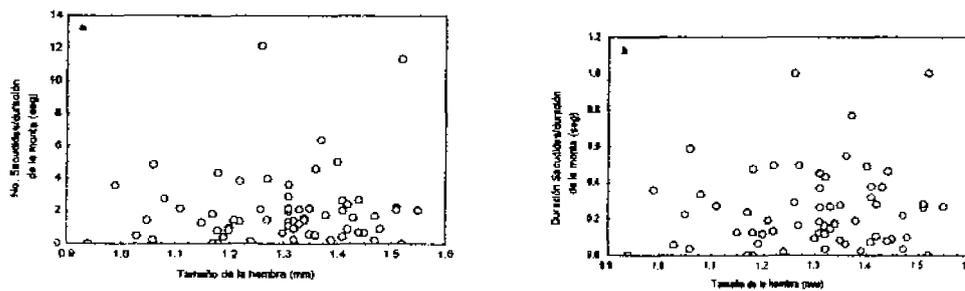


Figura 4. El tamaño de la hembra no tuvo relación con la tasa (izq.) y la duración (der.) de las sacudidas. $r = 0.11$, $n = 67$; $P = 0.37$, y $r = 0.13$, $n = 67$; $P = 0.28$ respectivamente.

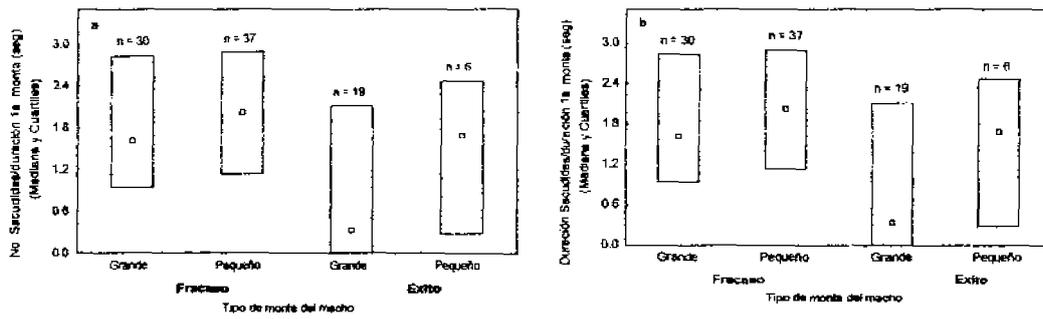


Figura 5. La hembra hizo las mayores tasas de sacudidas en montas fracaso, en a: (F1, 88 = 5.23; P = 0.023); Tukey < 0.05, pero no sacude entre mayor es el tamaño del macho (F1, 88 = 1.15; P = 0.28. Anova de 2 vías). Resultado similar en b:(F1, 88 = 31.23; P = 0.000001); Tukey < 0.05, y sin efecto del tamaño del macho (F1, 88 = 0.096; P = 0.75. Anova de 2 vías).

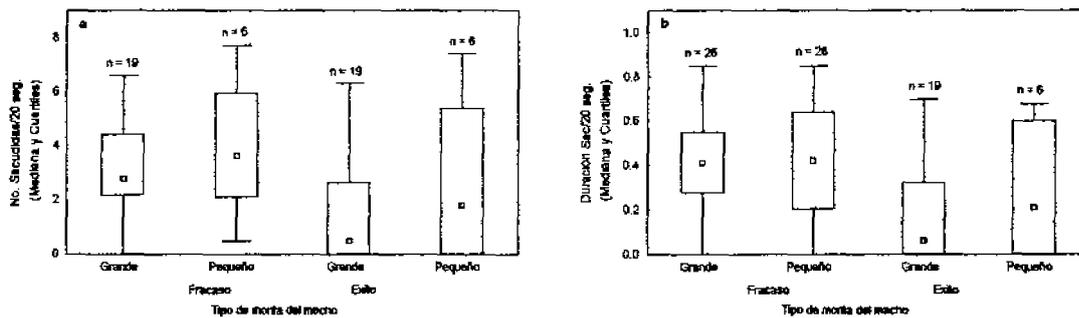


Figura 6. La hembra hizo la menor tasa (A) y duración (B) de sacudidas en los primeros 20 seg. después de iniciar una monta exitosa F1, 75 = 8.56; P = 0.0046 y F1, 75 = 10.48; P = 0.0017 respectivamente, pero no sacude más entre mayor es el tamaño del macho en cuanto al éxito o fracaso de la monta (A): F1, 75 = 2.23; P = 0.14 y (B): F1, 75 = 0.92; P = 0.34. ANOVA de 2 Vías. Los bigotes = Valores extremos.

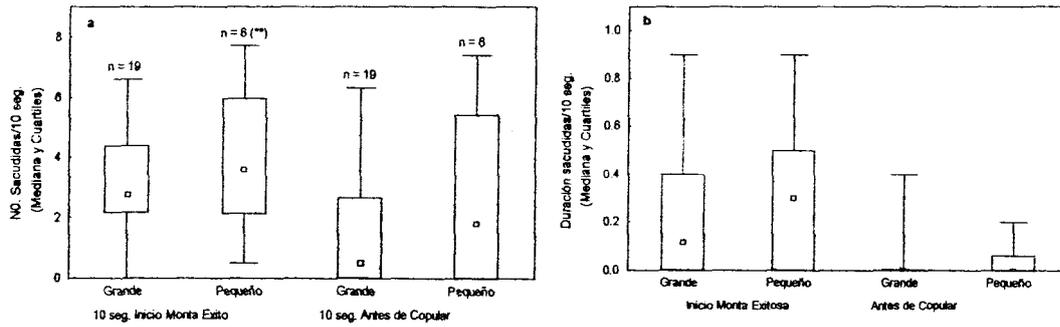


Figura 7. La hembra hizo la mayor (A) tasa de sacudidas en los primeros 10 seg. de iniciada la monta exitosa con macho pequeño $F_{3,15} = 3.94$; $P = 0.029$, Anova 1 Vía, de medidas repetidas (** = $P < 0.001$. Prueba de Tukey). (B): La hembra disminuyó sus sacudidas 10 seg. antes de copular con macho grande $F_{3,15} = 9.73$; $P = 0.0031$, Anova 1 Vía, de medidas repetidas (***) = $P < 0.001$. Prueba de Tukey). Los bigotes = Valores extremos.

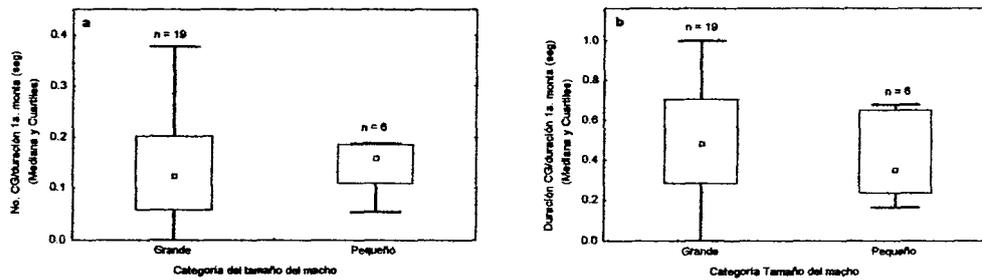


Figura 8. Durante las montas que resultaron en una cópula, los machos grandes no hicieron las mayores tasas (izq.) ni duraciones (der.) de contactos genitálicos. $P = 0.79$ y $P = 0.44$ respectivamente con prueba de Mann-Whitman. Los bigotes = Valores extremos.

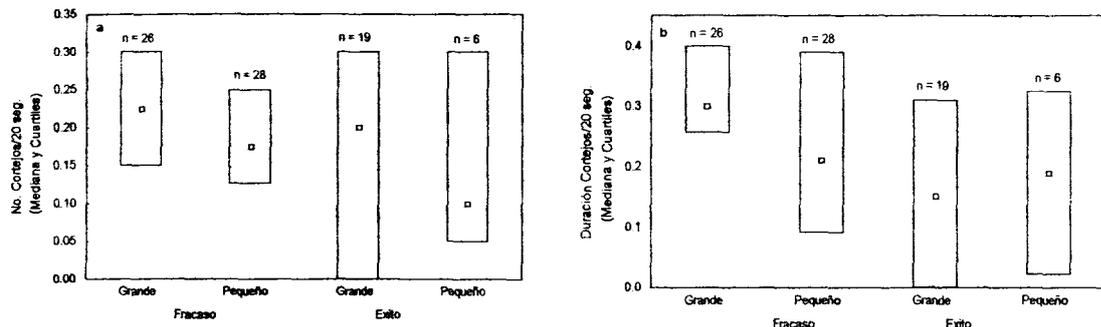


Figura 9. No hubo efecto del éxito o fracaso de la monta en cuanto a la tasa (izq) y duración (der.) del cortejo $F_{1, 75} = 1.23$; $P = 0.26$ y $F_{1, 75} = 3.29$; $P = 0.074$ respectivamente. No hubo efecto del tamaño del macho en la tasa de cortejos en el éxito y fracaso de la monta $F_{1, 75} = 2.06$; $P = 0.16$ y $F_{1, 75} = 0.74$; $P = 0.40$ respectivamente. ANOVA de 2 Vías.

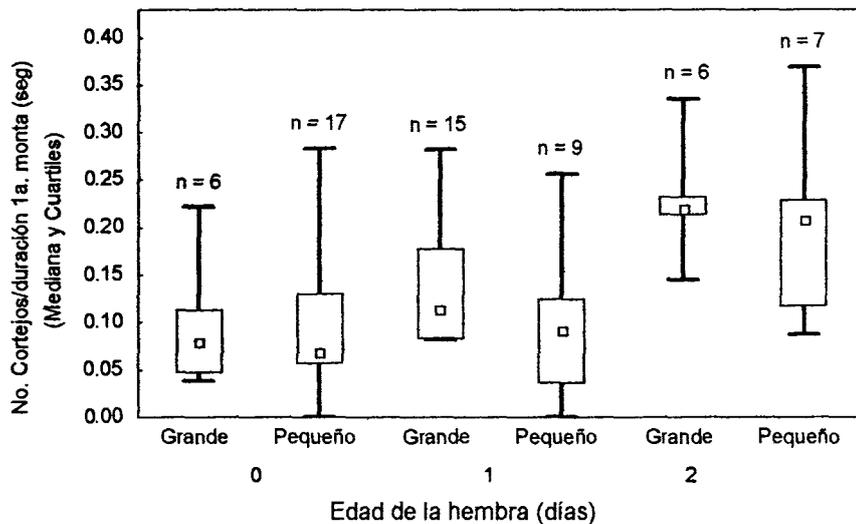


Figura 10. A mayor edad de la hembra, mayor tasa de cortejo de ambos machos (primera monta) $F_{2, 54} = 9.71$; $P = 0.00025$. No hubo efecto significativo del tamaño del macho en cuanto a la tasa de cortejos $F_{2, 54} = 1.48$; $P = 0.23$. No hubo interacción significativa entre edad de la hembra y tamaño del macho $F_{2, 54} = 1.48$; $P = 0.23$. ANOVA de 2 Vías. Los bigotes = Valores extremos.

CAPÍTULO III

EFFECTOS DE LA CÓPULA Y EL TAMAÑO DEL MACHO SOBRE EL COMPORTAMIENTO DE OVIPOSICIÓN EN *Archisepsis diversiformis* (Diptera: Sepsidae)

Resumen

En *A. diversiformis* la cópula o algo que se transfiera durante ella, estimuló la maduración de los oocitos y la oviposición. Hembras de 2 y 6 días de edad, se usaron como evidencia del efecto de la cópula como factor estimulante de la oviposición. Los datos demostraron que una demora en copular indujo una demora en ovipositar. Las primeras oviposiciones de las hembras que copularon a los 2 y 6 días de edad, empezaron a edades de la hembra diferentes (a los 7 y 10 días respectivamente) pero en tiempos similares después de la cópula. Además, hubo similitud en el número de huevos puestos en los 10 primeros días después de la cópula, en el número promedio de posturas (grupo de huevos puestos por día) durante toda la vida de una hembra y en el tiempo promedio transcurrido entre posturas. Otra evidencia del efecto de la cópula en la oviposición, fue que las hembras vírgenes colocaron un número muy bajo (en promedio 14) de huevos no fértiles a partir de los 13 días de edad, mientras que hembras de esta misma edad (que previamente habían copulado a los dos y seis días de edad) colocaron un mayor número (en promedio 75) de huevos fértiles. Como en otros estudios, el tamaño de la hembra tuvo un efecto significativo sobre el número total de huevos puestos. Sin embargo, el tamaño del macho afectó significativamente la tasa (No. total de huevos/duración de la vida de la hembra) de oviposición. La tendencia de las hembras fue colocar la mayor tasa de huevos después de copular con machos grandes. Estos datos sugieren la posibilidad de que la selección sexual por elección críptica actúe en hembras de esta especie de mosca.

Palabras claves: Copula, oviposición, *A. diversiformis*, Sepsidae

Introducción

Durante la cópula, los machos de muchas especies transfieren con el eyaculado sustancias secretadas por partes glandulares del tracto reproductivo del macho que promueven la maduración de oocitos y postura de huevos (Leopold 1976, Park et al. 1998). Algunas de estas sustancias son liberadas dentro de la hemolinfa de la hembra y pueden estimular la oviposición y producción de huevos en algunas especies de familias como *Drosophila* (Monsma et al. 1990, Xue & Noll 2000) y *Culicidae* (Gwadz 1972).

Ningún estudio ha investigado la influencia de la cópula en la estimulación de la oviposición en hembras de la familia *Sepsidae*. Por otro lado, la estrategia de apareamiento que presentan varias especies de esta familia es poco usual. Las hembras ovipositan sobre el estiércol o carroña (Pont 1979) con un macho montado sobre su espalda. El apareamiento con ese macho solamente ocurre después que la oviposición ha finalizado (Parker 1972 a, b, Ward 1983, Zerbe 1993, Shulz 1999).

Este estudio usa dos diferentes edades de hembras de *A. diversiformis*, para determinar que la cópula o algo que se transfiere durante ella estimula la oviposición. Además, se analizó la respuesta de la producción de huevos de la hembra según el tamaño del macho con el cual copuló. Los hallazgos sugieren la posibilidad que la relación tasa de oviposición y tamaño del macho aceptado, se explique bajo selección sexual por elección críptica. Las hembras tuvieron una mayor tasa de oviposición con machos más grandes.

Materiales y métodos

Moscas adultas y estiércol de vaca fueron coleccionadas, en potreros ubicados en las afueras de la ciudad de San José, Costa Rica. El estiércol se coleccionaba fresco y se sometía a congelación con el fin de matar otros insectos y ácaros.

En el laboratorio se estableció un cultivo en una jaula de cedazo (43 x 43 x 43 cm). Dentro de la jaula se colocaban 4 cajas petri en dos condiciones diferentes: húmedo (con estiércol amontonado en el petri; aprox. 62 gramos de estiércol) y seco (con estiércol a ras del petri, aprox. 30 gramos). El objetivo de las diferencias en la cantidad de estiércol fue obtener machos de dos tamaños; grandes y pequeños. Cada 3 días se cambiaban estas cajas por otras con estiércol nuevamente fresco, con el fin que las hembras ovipositaran. Se colocaron unos 3 pedazos de icopor sobre la cual se agregaba miel y se cambiaban cada 2 días. El agua se colocaba en tubos de ensayo con una tapa de algodón.

Las cajas con estiércol que se retiraban, se colocaban por separado dentro de cajas de plástico para criar las moscas. A los 10 días aproximadamente, las moscas adultas emergían (entre 7 y 10 de la mañana). Dos horas después de nacer las primeras moscas adultas, se retiraban de la caja de plástico a través de un aspirador bucal y se procedía de inmediato a separarlas según el sexo para obtener individuos vírgenes en recipientes que contenían miel, agua y estiércol fresco como alimento. En estas cajas se mantuvieron las hembras hasta los 2 y 6 días de edad.

En una caja petri vacía se colocó una hembra virgen o de 2 (n = 18) o de 6 (n = 15) días de nacida con 2 tamaños diferentes de macho. Con un cronómetro se registró la duración de la cópula. Una vez ésta finalizó, se trasladó la hembra a una "caja de oviposición" plástica (25 cm de largo x 12 cm de ancho x 14 cm de alto) con unos 50 gramos de estiércol relativamente fresco (había sido previamente descongelado), agua en tubos de ensayo con una tapa de algodón y miel. Cada macho se colocó separadamente en un frasco con alcohol al 70%. Después se midió en un estereoscopio Wild, el largo de la tibia posterior para estimar el tamaño de los individuos como en otros trabajos (Ward 1983).

El estiércol de cada "caja de oviposición" se retiraba diariamente y se reponía por uno fresco, miel y agua. El estiércol de las "cajas de oviposición" se revisó bajo un estereoscopio para contar el número de huevos, los cuales

contrastaban con la superficie del estiércol por su color blanco y el largo filamento, el cual es dos a tres veces el tamaño del huevo (Meier 1995).

Las larvas en el estiércol se reconocieron por la presencia de pequeños "cráteres", al parecer formados cuando colocaban la punta del abdomen hacia arriba.

Desarrollo de los oocitos según la edad de hembras vírgenes

De las jaulas de cría se sacaban 2 cajas petri con estiércol que contenían huevos. Cada uno se colocaba en una caja plástica por separado (25 cm de largo x 12 cm de ancho x 14 cm de alto) sin alimento para esperar la emergencia de moscas adultas (unos 8 días). Las hembras recién nacidas se separaban de los machos y se colocaban en nuevas cajas de plástico de estas mismas dimensiones con estiércol, agua y miel como alimento. Cada 2 días se retiraban con un aspirador bucal 12 hembras. A cada una se le extrajo los 2 ovarios y de cada uno, se midieron 5 oocitos basales en un microscopio, teniendo un total de 10 oocitos medidos por hembra. El desarrollo de los oocitos se obtuvo de 108 hembras de 2, 4, 6, 8, 9, 10, 12, 14 y 20 días de nacidas.

Resultados

El número de oviposiciones diarias y la duración de vida de *A. diversiformis*, se observó en 18 hembras que copularon 1 sola vez a los 2 días de nacidas y 15 a los 6 días de nacidas.

No hubo diferencias significativas entre hembras que copularon a los 2 y 6 días de nacidas en cuanto al número de días que vivieron después de la cópula (Hembras de 2 días = 36.64 ± 11.18 días. Mín. = 22. Máx. = 54 días, n = 18. Hembras de 6 días = 28.28 ± 11.86 días. Mín. = 13. Máx. = 51 días, n = 15; P = 0.080 Mann-Whitney). Entre estas hembras tampoco hubo diferencias significativas en el tiempo empleado en las oviposiciones (Las hembras de 2 días colocaron huevos en promedio hasta los 32.89 ± 11.52 días de edad (Mín.

= 14. Máx. = 51 días, n = 18 y las de 6 hasta los 24.73 ± 11.76 días. Mín. = 7. Máx. = 49 días, n = 15; P = 0.062. Mann-Whitney)

Las primeras oviposiciones de hembras que copularon a los 2 y 6 días de edad empezaron a edades de la hembra diferentes, pero en tiempos similares después de la cópula; las de 2 días en promedio a los 7.1 días de edad y las de seis a los 10.5 días de edad. Figura 1). Ninguna hembra ovipositó en los 2 primeros días después de haber copulado con un macho. Solamente 3 (16.6%) hembras de 2 días y 2 (13.3%) de 6 días empezaron a ovipositar a partir del tercer día de haber copulado con un macho. Estos datos sugieren que la cópula del macho estimula la maduración de los huevos y la oviposición en la hembra.

El número de huevos puestos durante los 10 primeros días después de la cópula, no difirió significativamente entre los dos grupos de hembras (figura 2).

Las hembras vírgenes ovipositaron huevos no fértiles solamente a partir de los 13 días de edad. A esta misma edad, las 12 de las 33 hembras con cópula que pusieron huevos colocaron camadas mucho más grandes (Figura 3). Esto también sugiere que además de la oviposición, la maduración de los huevos también es estimulada por la cópula.

También se encontró que los oocitos en las hembras vírgenes crecieron con la edad. El 45% de la variación de los tamaños de los oocitos depende de la edad de la misma (Figura 4). No se encontró que el grado de desarrollo de los oocitos dependiera del tamaño de la hembra ($r^2 = 0.00034$. $F_{1, 95} = 0.032$; P = 0.85. Regresión Lineal Simple).

Hubo 4 hembras que en lugar de huevos colocaron 1 larva directamente en el estiércol. Estas fueron puestas en promedio a los 15.5 ± 3.7 días (Min. = 13. Máx. = 21, n = 4) después de haber copulado con un macho. En los 4 casos, la hembra había copulado con un macho grande.

El 23% de la variación en el número de huevos de las hembras de 2 días fue explicado por su tamaño corporal ($F_{1, 16} = 6.24$; $P = 0.023$. Regresión lineal simple) y en hembras de 6 días, fue del 60% ($F_{1, 13} = 21.95$; $P = 0.0004$. Regresión lineal simple). Las pendientes de las dos edades no difirieron estadísticamente (Figura 5). Por otro lado, el número promedio de posturas (grupo de huevos puestos por día) en toda la vida de una hembra que copuló a los 2 días, era un poco más alto pero no difirió estadísticamente al de hembras que copularon a los 6 días (Figura 6). El tiempo promedio entre posturas fue de 2.5 y 2.36 días en las dos edades respectivamente (Figura 7).

No hubo diferencias significativas entre hembras que copularon a los 2 y 6 días en cuanto al número total de huevos puestos durante toda su vida (Promedio hembra 2 días = 737 huevos. Mediana = 623. Mín. = 87, Máx. = 1772, $n = 18$. Promedio (6 día) = 587.5 huevos. Mediana = 642. Mín. = 104. Máx. = 1349, $n = 15$; $P = 0.38$. Mann - Whitney). Tampoco hubo diferencias significativas entre hembras que copularon a estas 2 edades, en cuanto al número de moscas adultas emergidas (Mediana hembra 2 días = 238 adultos. Mín. = 39, Máx. = 507, $n = 18$. Para 6 días = 173 adultos. Mín. = 4. Máx. = 503, $n = 15$; $P = 0.25$. Mann - Whitney). El 32.5% adultos emergieron de 13237 huevos puestos por hembras que copularon a los 2 días y el 35% de 8812 huevos de hembras que copularon a los 6 días.

En un análisis de regresión múltiple paso a paso hacia delante del número total de huevos puestos por la hembra sobre la duración de la cópula y tamaño del cuerpo de ambos sexos, se encontró que el tamaño de la hembra fue significativo con el modelo ($F_{2, 30} = 13.873$; $P = 0.00010$) y explica el 44% de la variación en el número de huevos. Con la tasa de oviposición (No. total de huevos/duración de la vida de la hembra) además de un efecto significativo del tamaño de la hembra ($F_{2, 30} = 9.76$; $P = 0.00019$), también hubo un significativo el tamaño del macho ($F_{2, 30} = 9.76$; $P = 0.011$. Figura 8). Estos dos factores explicaron el 35% de la variación en el número de huevos puestos durante toda la vida de la hembra. La duración de la cópula no tuvo efecto sobre la tasa de oviposición ($F_{2, 30} = 9.76$; $P = 0.53$).

Las hembras con un tamaño corporal mayor al promedio vivieron más tiempo (Figura 9). El 57% de la variación en el número de huevos de la hembra depende de su longevidad (Figura 10). El 34% de la variación en la duración de la vida de la hembra fue explicado únicamente por el tamaño de la misma ($F_{1,31} = 19.6$; $P < 0.00011$). Ni el tamaño del macho ($F_{1,31} = 19.6$; $P < 0.60$), ni la duración de la cópula ($F_{1,31} = 19.6$; $P < 0.60$. Regresión Múltiple paso a paso hacia adelante) tuvieron un efecto significativo sobre la longevidad de la hembra.

No hubo diferencias significativas entre hembras que copularon a los 2 y 6 días de edad en cuanto a la relación macho/hembra en hijos (Mediana Hembra de 2 días = 0.98. Mín. = 0.6, Máx. = 1.25, $n = 18$. De 6 días = 0.92. Mín. = 0.50. Máx. = 1.37, $n = 16$; $P = 0.33$. Mann - Whitney).

Discusión

Varias evidencias encontradas en este estudio indican que la cópula en moscas de *A. diversiformis* estimuló la oviposición en las hembras. Las hembras que copularon a los 2 y 6 días de edad, empezaron a ovipositar después de la cópula en tiempos similares (Figura 1). A una edad más joven, fue similar el número de huevos y el número de posturas que hembras de ambas edades colocaron en los primeros 10 días después de la cópula (Figura 2). Esta sincronización en los patrones de oviposición en hembras que copularon a diferentes edades demuestra que en esta especie, la cópula o algo que se transfiere durante ella, puede ser un factor importante en la estimulación de las oviposiciones. Este patrón también se ha encontrado en otros grupos de insectos (Guillot 1988).

Otra evidencia de la estimulación de la cópula en la oviposición de la hembra de *A. diversiformis* fue que las hembras vírgenes pusieron huevos en número muy reducido y solo a partir de los 13 días de nacidas, mientras que hembras con cópula y de la misma edad de las vírgenes colocaron mucho más huevos (Figura 3). Este resultado concuerda con los de las moscas *Coelopa frigida* (Pitafi 1990). En varias especies de *Drosophila*, Xue y Noll (2000), encontraron

que las hembras vírgenes colocaron en promedio 4 huevos por día comparado con 43 huevos colocados por hembras con cópula y, concluyen que el esperma y los productos de la glándula seminal son factores que estimulan la oviposición en estas especies de mosca.

En *Danaus plexippus* y otras especies de Lepidoptera, Oberhauser (1997) encontró que los nutrientes derivados del macho pueden contribuir a la producción de huevos, particularmente en aquellas hembras que han eclosionado como adultas sin huevos maduros. Quizá esto mismo suceda en *A. diversiformis*, pues el tamaño promedio de los oocitos era de 0.056 ± 0.015 mm y 0.12 ± 0.029 mm cuando las hembras copularon a los 2 y 6 días de edad respectivamente (Figura 4). Por otro lado, la estimulación por parte del macho sobre la oviposición y maduración de los huevos en las hembras no parece absoluta, porque los huevos en las hembras vírgenes crecieron con la edad (Figura 4). Además, estas hembras presentaron cierta flexibilidad en cuanto al grado de desarrollo de sus huevos, pues dentro de cada edad, algunas no dieron ningún desarrollo mientras otras sí (Figura 4). El tamaño de la hembra no explicó el desarrollo de los huevos en hembras vírgenes. El significado de esta flexibilidad no es claro.

El número promedio de posturas (Figura 6) que las hembras de 2 y 6 días hacen durante toda su vida y el tiempo promedio entre éstas (Figura 7), fue similar para las hembras de ambas edades después de haber copulado. Este último patrón concuerda con el de otras especies de moscas. Las hembras de *Coelopa frigida* (Butlin & Day 1985) colocan una camada de huevos cada dos o tres días y en *Sepsis cynipsea*, Shulzt (1999) encontró que las hembras necesitan aproximadamente dos días para colocar una nueva camada de huevos, mientras que en *A. diversiformis* la demora media entre posturas era de 2.5 ± 1.63 días.

En *A. diversiformis* el número de huevos puestos por la hembra incrementó según su propio tamaño. Esto mismo ha sido demostrado en Scatophagidae (Parker 1970, Borgia 1981, Parker et al. 1999), en Coelopidae (Butlin & Day 1985) y en muchos otros grupos de insectos (Thornhill & Alcock 1983, Honêk

1993). Sin embargo, el incremento de la fecundidad de la hembra de *A. diversiformis* por efecto del tamaño del macho con el cual copuló, no ha sido investigado experimentalmente en ninguna otra especie de Sepsidae. Este incremento probablemente ha evolucionado bajo selección sexual por elección críptica de la hembra (Thornhill 1983, Eberhard 1996). La tendencia de la hembra de *A. diversiformis* fue colocar la mayor tasa de huevos (No. de huevos/duración de vida de la hembra) después de copular con un macho grande (Figura 8). Quizá la hembra obtiene otros beneficios directos al aparearse con este tamaño de macho. Por un lado, este pudo proporcionar más alimento ya que los machos de mayor tamaño transfieren espermatozoides más grandes y ellas pueden degradarlo hasta desaparecer completamente en un lapso máximo de 25 horas (Rodríguez en preparación). Los mejores intereses del macho grande pueden ser servidos al inducir a la hembra a colocar el mayor número de huevos, de esta forma sus probabilidades de una mayor paternidad aumentarían con la descendencia de esa hembra. Por otro lado, las hembras que favorecen a machos grandes, además de poner más huevos, podrían tener ventajas en producir hijos que provean los mayores espermatozoides a sus compañeras.

La longevidad de una hembra de esta especie de mosca parece estar influenciada más por su propio tamaño (Figura 9) que por el tamaño del macho y la duración de la cópula. La longevidad parece conferir ventajas a la hembra en cuanto a mayores oportunidades de tener mayor número de huevos. Hembras más longevas colocaron en promedio 931 huevos durante toda su vida, mientras que las que vivieron menos tiempo colocaron 327 huevos en promedio (Figura 10). El incremento en longevidad y fecundidad con el tamaño de las hembras también ha sido reportado en *Scatophaga stercolaria* (Parker 1972, Borgia 1981, Otronen et al. 1997) y en *C. frigida* (Butlin & Day 1985).

Referencias

Borgia, G. 1981. Mate selection in the fly *Scatophaga stercolaria*: female choice in a male – controlled system. *Animal Behavioural* 29: 71 – 80.

- Butlin R. K. & T. H. Day. 1985. Adult size, longevity and fecundity in the seaweed fly, *Coelopa frigida*. *Heredity* 54: 107 – 110.
- Eberhard, W. G. 1996. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*: Princeton university Press.
- Eberhard, W. G. 2000. Behavior and reproductive status of *Microsepsis eberhardi* flies away from oviposition sites (Diptera, Sepsidae). *Ann. Entom. Soc. Amer.* 93(4): 966 – 971.
- Guillot, C. 1988. Reproductive biology of invertebrates. In: Adiyodi, K. G., Adiyodi, R. G. (eds.). *Accessory sex glands in Arthropoda – Insecta*. Vol 3. John Wiley and sons, Chichester, 319 – 472 pp.
- Gwadz, R. W. 1972. Neuro-hormonal regulation of sexual receptivity in female *Aedes aegypti*. *J. Insec. Physiol.* 18: 259 – 266.
- Honêk, A. 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: A general relationship. *Oikos* 66: 483 – 492.
- Leopold, R. A. 1976. The role of male accessory glands in insect reproduction. *Ann. Rev. Entom.* 21: 199 – 221.
- Meier R. 1995. A comparative SEM study of the eggs of the Sepsidae (Diptera) with a cladistic analysis based on egg, larval and adult characters. *Ent. Scand.* 26 (4): 425 – 438.
- Monsma, S. C., H. A. Harada & M. F. Wolfner. 1990. Synthesis of two *Drosophila* male accessory gland proteins and their fate after transfer to the female during mating. *Devel. Biol.* 142: 465 – 475.
- Oberhauser, K. S. 1997. Fecundity, lifespan and egg mass in butterflies: effects of male-derived nutrients and female size. *Funct. Ecol.* 11: 166 – 175.

- Otronen, M., P. Reguera. & P. I. Ward. 1997. Sperm storage in the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria*: identifying the sperm of competing males in separate female spermathecae. *Ethology*. 103: 844 – 854.
- Park, Y. I., S. B. Ramaswamy & A. Srinivasan. 1998. Spermatophore formation and regulation of egg maturation and oviposition in female *Heliophilus* by the male. *Jour. Insect. Phys.* 44: 903 – 908.
- Parker, G. A. 1970. The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in *Scatophaga stercoraria* L. (Diptera: Scatophagidae) II. The fertilization rate and the spatial and temporal relationships of each sex around the site of mating and oviposition. *Jour. Anim. Ecol.* 39: 205 – 228.
- Parker, G. A. 1972 a. Reproductive behaviour of *Sepsis cynipsea* (L.) (Diptera: Sepsidae). I. A preliminary analysis of the reproductive strategy and its associated behaviour patterns. *Behaviour* 41: 172 – 206.
- Parker, G. A. 1972 b. Reproductive behaviour of of *Sepsis cynipsea* (L.) (Diptera: Sepsidae). II. The significance of the precopulatory passive phase and migration. *Behaviour* 41: 242 – 250.
- Parker, G. A., L. W. Simmons., P. Stockley., D. M. McChristie & E. L. Charnov. 1999. Optimal copula duration in yellow dung flies: effects of female size and egg content. *Anim. Behav.* 57: 795 – 805.
- Pitafi, K. D., R. Simpson., J. J. Stephen & T. H. Day. 1990. Adult size and mate choice in seaweed flies. *Heredity* 65: 191 – 197.
- Pont, A. C. 1979. Sepsidae. Diptera Cyclorrhapha, Acalyptrata. Handbooks for the Identification of British Insects. 10, 5(c): 35 pp.
- Schulz, K. S. in prep. Geographic variation in male behaviour, patterns of sexual size dimorphism, and sex ratios at oviposition sites in Sepsid

dung flies (Diptera: Sepsidae)

Thornhill, R. & J. Alcock. 1983. The evolution of insect mating systems.
Cambridge, MA: Harvard University Press, 547 pp.

Thornhill, R. 1983. Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly
Harpobittacus nigriceps. Am. Nat. 122: 765 – 788.

Ward, P. I. 1983. The effects of size on the mating behaviour of the dung fly
Sepsis cynipsea. Behav. Ecol. Sociobiol. 13: 75 – 80.

Ward, P., H. Hemmi, & T. Rösli. 1992. Sexual conflict in the dung fly *Sepsis*
cynipsea. Func. Ecol. 6: 649 – 653.

Xue, L. & M. Noll. 2000. *Drosophila* female sexual behavior induced by sterile
males showing copulation complementation. Proc. Nat. Acad. Science.
97 (7): 3272 - 3275

Zerbe, F. 1993. Innerartliche Grössenvariabilität und Paarungsverhalten bei
Sepsis punctum (Fabricius, 1794) [Diptera, Sepsidae]. Diplomarbeit,
Universität Würzburg.

Figuras

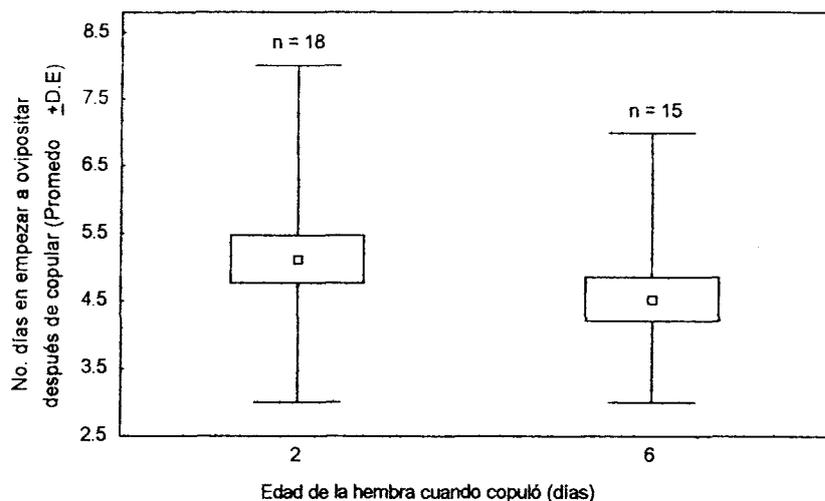


Figura 1. Tiempo promedio en empezar a ovipositar después de copular a los 2 y a los 6 días de edad. ($t = 1.15$, g. l = 31; $P = 0.26$ Prueba de t para muestras independientes).

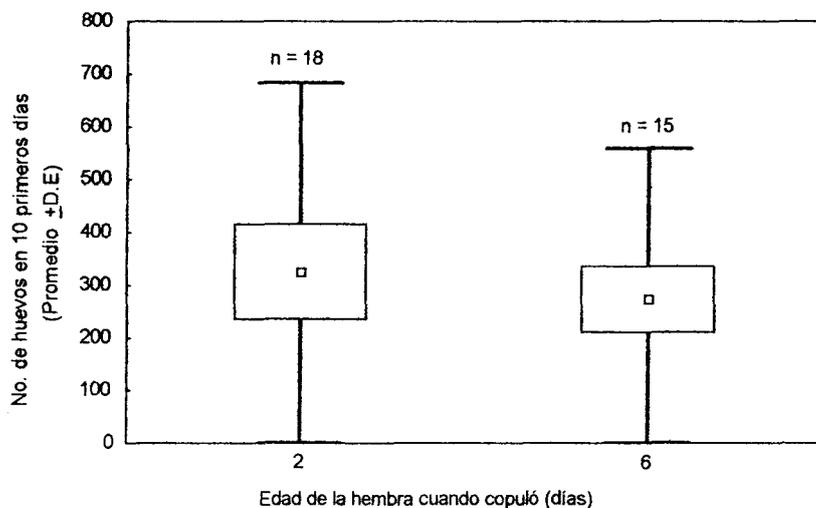


Figura 2. Número de huevos puestos por hembras de 2 y 6 días de edad durante los 10 primeros días después de haber copulado. ($t = 0.47$, g. l = 18; $P = 0.63$ prueba de t para muestras independientes).

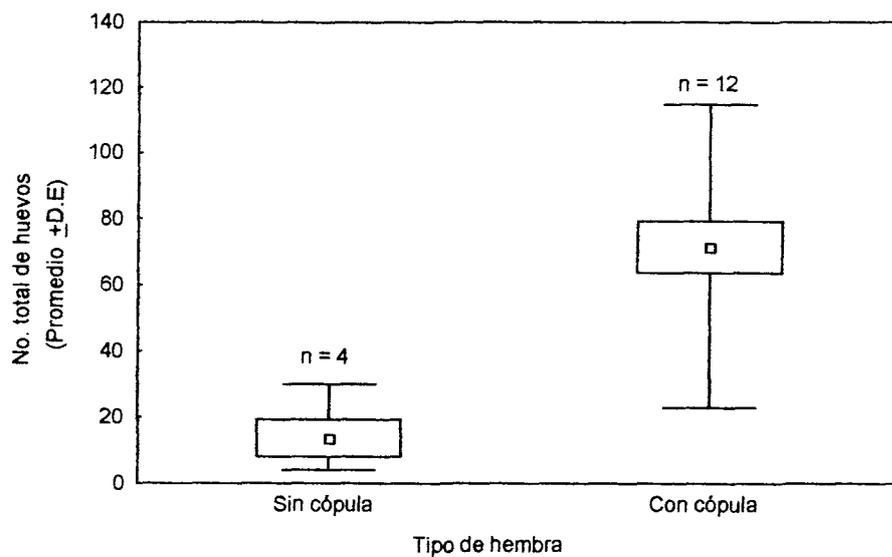


Figura 3. Tamaño de las camadas de huevos puestos por hembras sin y con cópula en el día 13 de su vida adulta ($P = 0.0053$ Mann-Whitney).

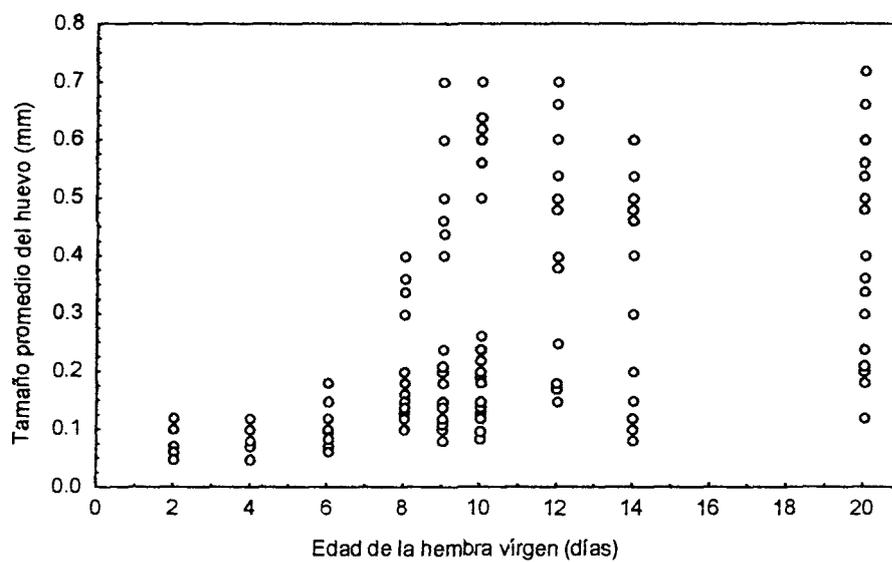


Figura 4. Grado de desarrollo de los huevos según la edad de las hembras vírgenes ($r^2 = 0.45$, $F_{1, 851} = 699.7$; $P < 0.000001$. Regresión Lineal Simple).

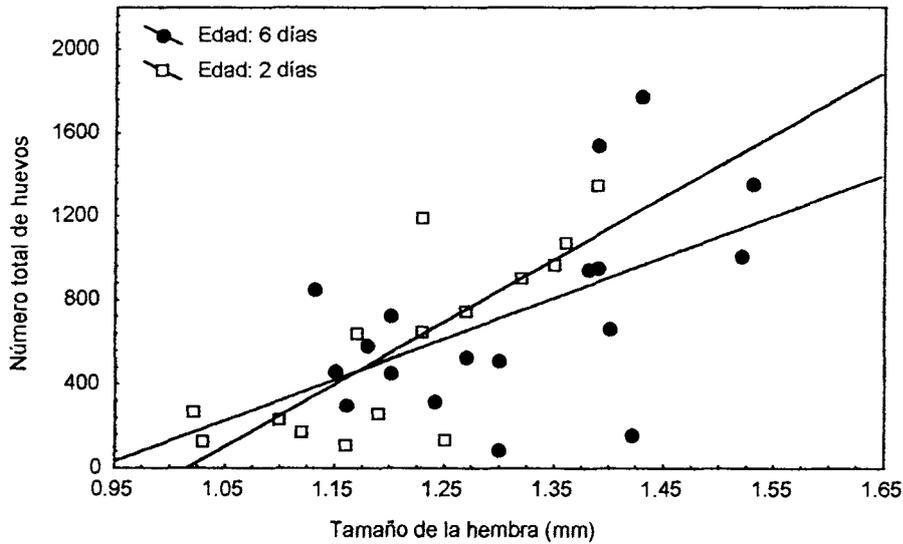


Figura 5. Relaciones entre el tamaño de la hembra y el número de huevos puestos por hembras que copularon a los 2 y los 6 días de edad. Las dos pendientes no son significativamente diferentes ($t_0 = 0.96$; $0.20 < P < 0.50$ Prueba de t para comparar pendientes).

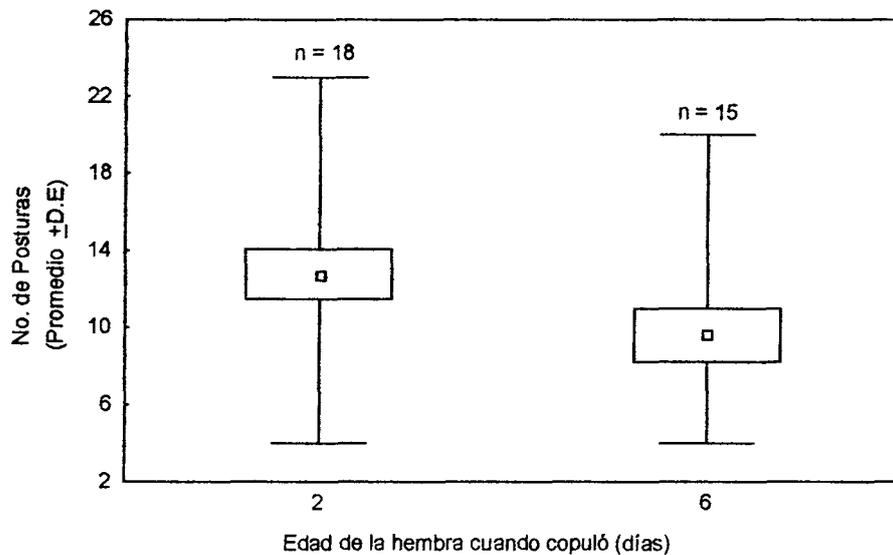


Figura 6. Número de posturas en hembras que copularon a los 2 y 6 días de edad. ($t = 1.65$, g. I = 31; $P = 0.11$ prueba de t para muestras independientes).

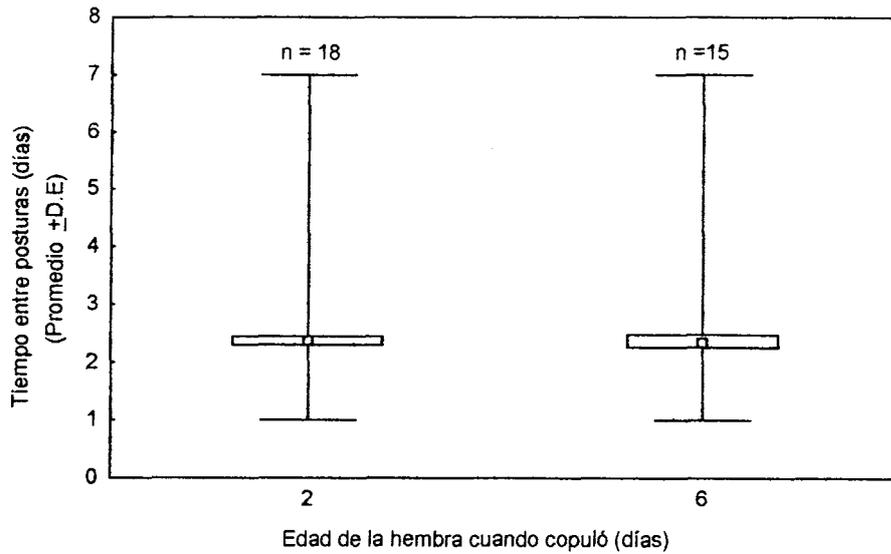


Figura 7. Días de maduración de los huevos en hembras que copularon a los 2 y 6 días de edad. ($t = 0.76$, g. l = 335; $P = 0.45$ prueba de t para muestras independientes).

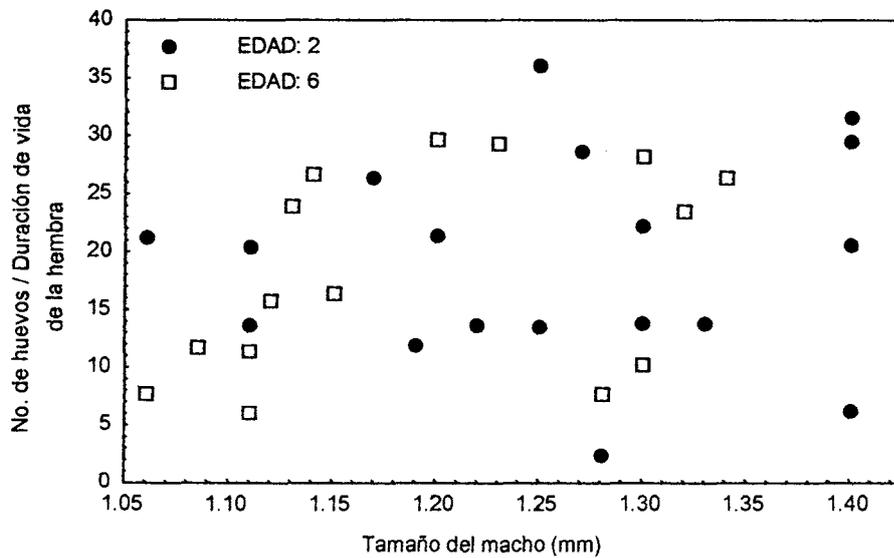


Figura 8. Relación entre tamaño del macho y número de huevos puestos por hembras que copularon a los 2 y 6 días de edad (Para las dos edades combinadas, $r^2 = 0.35$; $F_{2, 30} = 9.76$; $P = 0.011$; $n = 33$. Regresión Múltiple Paso a paso hacia adelante).

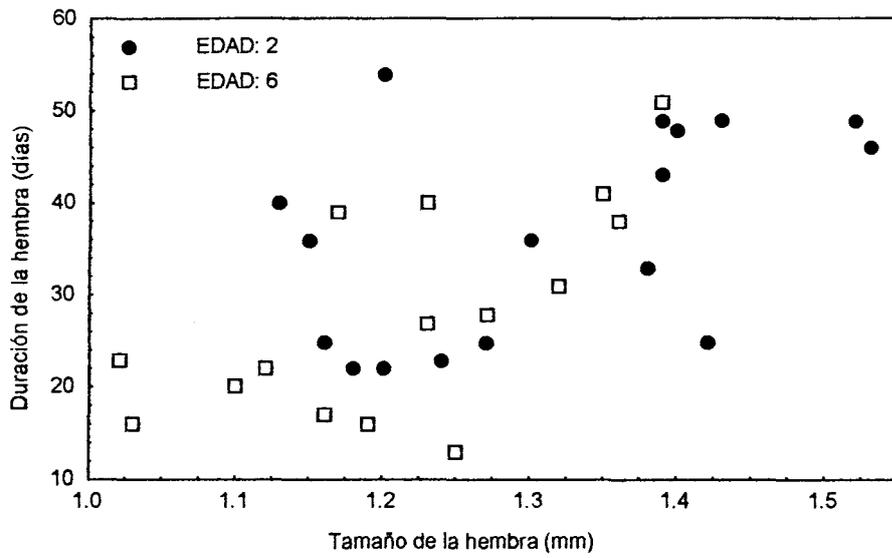


Figura 9. Relación entre tamaño y promedio de vida de las hembras que copularon a los 2 y 6 días de edad ($r^2 = 0.57$; $F_{1, 31} = 43.95$; $n = 33$; $P = 0.000001$. Regresión lineal simple)

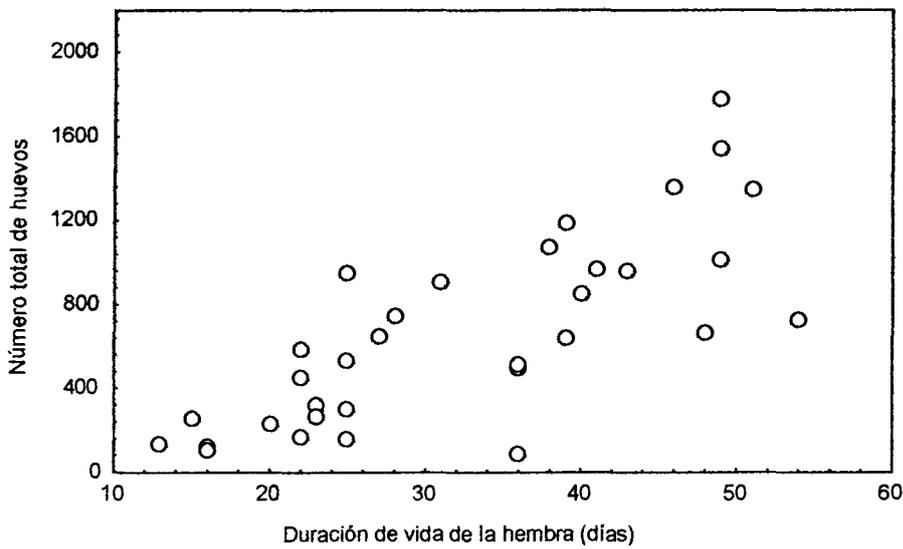


Figura 10. Número de huevos puestos por una hembra según su longevidad ($r^2 = 0.57$; $F_{1, 31} = 43.95$; $n = 33$; $P = 0.000001$. Regresión Lineal Simple)