

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

HISTORIA NATURAL, SITIOS DE APAREAMIENTO, COMPORTAMIENTO  
SEXUAL Y POSIBLE FUNCIÓN DE LA ALIMENTACIÓN NUPCIAL EN  
*Ptilosphen viriolatus* (DIPTERA: MICROPEZIDAE)

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Estudios  
de Posgrado en Biología para optar por el grado de Magíster Scientiae

PATRICIA GABRIELA ORTIZ BARRIGA

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica 2002

## Dedicatoria

A mi gran amigo y maestro Frank Joyce, a mi tutor William Eberhard y a mis padres René y María Augusta.

## Agradecimientos

Mi mayor gratitud a los maestros de la Escuela de Biología: Paul Hanson, Daniel Briceño, Monika Springer y Jorge Lobo, quienes generosamente me brindaron muchos conocimientos acerca del maravilloso mundo de los insectos. A William Eberhard, brillante profesor y generoso hombre repleto de buenas ideas y constructivas críticas que moldearon mi formación científica.

A mis compañera(o)s del Laboratorio 170: Vivian Méndez por ese genial humor y chispa, Julin Weng, por su incondicional amistad y paciencia; a Onanchi Ureña por su tenacidad y astucia, a Natalia Ramirez por su generosidad y buena disposición; a Ximena Miranda por ser un ejemplo de estudiante y ayudarme en diversos asuntos; a Leonora Rodríguez por su carácter, por saber decir las cosas sin palabras y ayudarme en el laboratorio; a James Coronado por sus gentilezas y enseñarme detalles del dibujo científico; y a Kenji Nishida, maestro del montaje de microlepidoptera, trabajador terco y silencioso, y buen fotógrafo.

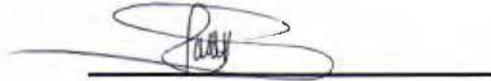
A mis padres, René Ortiz y María Augusta Barriga por apoyarme incondicionalmente en la búsqueda de la felicidad a través del estudio de las ciencias naturales y las diversas aventuras que he emprendido

A mi compañera Javiera Aravena por el buen humor, la fuerte crítica y su constante apoyo.

A esta vida por los tremendos retos emocionales e intelectuales, por la oportunidad de descubrir, aprender, amar y gozar de la naturaleza en todas sus manifestaciones y poder comunicar con entusiasmo a los amigos y colegas los pequeños encantos que tiene.

"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".

**M. Sc. Hernán Camacho**  
**REPRESENTANTE DEL DECANO**  
**SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO**



A handwritten signature in blue ink, appearing to be 'Hernán Camacho', written over a horizontal line.

**Dr. William G. Eberhard**  
**DIRECTOR DE TESIS**



A handwritten signature in blue ink, appearing to be 'William G. Eberhard', written over a horizontal line.

**M. Sc. Daniel Briceño**  
**ASESOR**



A handwritten signature in blue ink, appearing to be 'Daniel Briceño', written over a horizontal line.

**Dr. Paul Hanson**  
**ASESOR**



A handwritten signature in blue ink, appearing to be 'Paul Hanson', written over a horizontal line.

**Dra. Virginia Solís Alvarado**  
**DIRECTORA**  
**PROGRAMA DE ESTUDIOS**  
**POSGRADO EN BIOLOGÍA**



A handwritten signature in blue ink, appearing to be 'Virginia Solís Alvarado', written over a horizontal line.

**Patricia Gabriela Ortiz Barriga**  
**CANDIDATA**



A handwritten signature in blue ink, appearing to be 'Patricia Ortiz B.', written over a horizontal line.

INDICE	Página
Dedicatoria y agradecimientos	iii
Aprobación firmada	iv
Resumen general	v
Lista de figuras	vii
Lista de cuadros	x
<b>Capítulo 1.</b>	
<b>Historia Natural y sitios de apareamiento de una mosca Micropezidae (<i>Ptilosphen viriolatus</i>) en el Valle Central de Costa Rica.</b>	
Resumen	1
Introducción	1
Metodología	2
Resultados	3
Discusión	13
Bibliografía	16
<b>Capítulo 2. Comportamiento sexual de <i>Ptilosphen viriolatus</i> (Diptera: Micropezidae): diálogo entre el macho y la hembra, y la posible función de la alimentación nupcial.</b>	
Resumen	28
Introducción	28
Materiales y Métodos	29
Resultados	32
Discusión	38
Bibliografía	41
<b>Nota: Pseudoescorpiones foréticos en la mosca <i>Ptilosphen viriolatus</i> (Micropezidae).</b>	
Resultados y discusión	59
Bibliografía	60

## Resumen General

La mosca *Ptilosphen viriolatus* (Diptera: Micropezidae) tiene coloración llamativa y con movimientos de las patas delanteras aparentemente mimetiza a avispa ichneumónidas. En la noche se agruparon ambos sexos y el promedio de machos fue significativamente mayor que el de hembras. Durante toda la noche realizaron continuos movimientos circulares con las patas anteriores. Respuestas a estímulos experimentales indicaron que los movimientos sirven para detectar el acercamiento de depredadores. En estos sitios se realizó el apareamiento únicamente en la madrugada. El macho ejecutó poco cortejo antes de la cópula, y un elaborado despliegue de comportamientos durante la cópula. El número de moscas que se agruparon en la estación seca casi se duplicó comparado con la estación lluviosa, sin embargo la proporción sexual en las dos estaciones no varió y el número de cópulas fue menor en la estación seca. Una de las funciones de las agrupaciones nocturnas pudo ser el establecimiento de sitios de apareamiento, aunque no es la razón exclusiva para su formación. Se encontraron 20 moscas portando el pseudoscorpión *Parachernes nevermanni* (Chernetidae) colgado de la segunda o tercer pata. El 85% de las moscas portadoras fueron hembras. Se encontraron solamente tres machos con pseudoscorpión. La predominante presencia de pseudoscorpiones en hembras sugiere que estos arácnidos, posiblemente se montan mientras la hembra se encuentra ovipositando.

Se describe el comportamiento sexual de la mosca *P. viriolatus* y se evalúa la posible función del cortejo copulatorio y la alimentación nupcial. El cortejo pre-copulatorio es muy breve, el macho infló la parte ventral de su abdomen y por lo general la hembra se acerca al macho. El macho ejecuta un elaborado cortejo copulatorio compuesto de siete comportamientos que incluyen regalos nupciales. Algunos comportamientos de la hembra inducen al macho a entregar más regalos y pueden interpretarse como solicitudes. A veces la hembra descarta esperma después de la cópula y esto puede representar un mecanismo de elección críptica de la hembra, ya que a mayor cantidad de sustancia transferida, menos probable es la presencia de espermatozoides en la gota descartada. Una manipulación experimental de la calidad de la alimentación no produjo efecto en el cortejo del macho ni en la respuesta de la hembra. Tampoco se observaron diferencias en la disposición a copular de hembras y de machos bajo diferentes tratamientos de comida, como sería esperado, si es que la nutrición fuese importante. La alimentación nupcial funciona como un esfuerzo de apareamiento por parte del macho, y no como una inversión paternal.

## LISTA DE FIGURAS

## Página

**Capítulo 1. Historia Natural y sitios de apareamiento de una mosca Micropezidae (*Ptilosphen viriolatus*) en el Valle Central de Costa Rica.**

Figura 1. Mapa de la Reserva Leonel Oviedo, ubicación de los senderos y dormitorios ocupados por la mosca *Ptilosphen viriolatus*. 19

Figura 2a. Huevo de *Ptilosphen viriolatus*; b. Pupario de *Ptilosphen viriolatus*;  
c. Adulto recién emergido con alas y patas comprimidas y extendiendo el ptilinium;  
d. Adulto recién emergido en proceso de estiramiento de patas y alas. 20

Figura 3a. Movimiento circular de patas delanteras "brazadas" durante la noche;  
b. Macho inflando el abdomen antes de la cópula; c. Hembra acumulando gota post-copulatoria en la punta de su ovipositor. 21

Figura 4. Distancia entre individuos en dormitorios ( N = 74 agrupaciones ). 22

Figura 5. Diferencias en el número de hembras y machos en las estaciones lluviosa ( N = 406, # de noches = 67 ) y seca ( N = 420, # de noches = 42 ). 23

Figura 6. Distancias recorridas por hembras y machos que utilizaron 2 y 3 dormitorios (N = 70). 24

Figura 7. Número promedio de machos y hembras en agrupaciones nocturnas y promedio de cópulas durante la estación seca y lluviosa ( Prueba de U de Mann Whitney para número de cópulas: U = 97, p<0.0001 ). 25

Figura 8. a. Ovarios desarrollados con huevos visibles en hembras colectadas en la época lluviosa, b. ovarios sin desarrollo en hembras colectadas en la época seca. 26

**Capítulo 2. Comportamiento sexual de *Ptilosphen viriolatus* (Diptera: Micropezidae): diálogo entre el macho y la hembra, y la posible función de la alimentación nupcial.**

Figura 1. Hembra y macho de *Ptilosphen viriolatus*. a. Vista lateral de la hembra con un ovipositor doblado anteriormente y típica postura de patas anteriores. b. Vista lateral

- de un macho, se señala la genitalia dentro del epandrium lateral del quinto esternito modificado como horqueta. 44
- Figura 2a.** Vista ventral del quinto esternito modificado del macho de *Ptilosphen viriolatus*. b. Pliegues del abdomen del macho cuando esta relajado (vista ventral y anterior al esternito). 45
- Figura 3a.** Hinchamiento de los últimos segmentos del abdomen del macho antes y durante cada cópula; b. Movimiento del abdomen del macho que oscilaba de arriba a abajo al acercarse a hembra; c. Hembra se agacha y macho se acerca en dirección perpendicular al cuerpo de hembra; d. Macho frota en dirección anterior-posterior la parte ventral del abdomen de hembra con los tarsos de su tercer par de patas; e. Macho vibra las alas hacia adelante; f. Macho regurgita una gota, y la deposita sobre la cabeza u ojos de la hembra ("beso con gota"); g. Macho levanta con su genitalia el abdomen de la hembra, oscilando de arriba a abajo; h. Macho levanta el segundo par de patas hacia arriba, luego las baja y flexiona los tarsos, los gira en forma semicircular. 46
- Figura 4a.** Macho baja patas a la altura del cuerpo flexiona los tarsos, girándolos en forma semicircular; b. Macho desliza el segundo y tercer par de patas sobre la hoja y alterna el movimiento entre las patas medias y traseras de hembra; c. Sujeta las patas traseras o alas de la hembra; d. Hembra se sacude de lado a lado. Hembra alza las patas delanteras y toca cabeza del macho; f. Hembra vibra las alas, a veces las extiende hacia los lados; g. frota el lado ventral de su abdomen con sus patas delanteras; h. Hembra extiende ovipositor y acumula una gota, la cual depositada sobre la hoja. 47
- Figura 5.** Secuencia esquemática de algunos comportamientos de la hembra de cortejo del macho durante un minuto desde el inicio de una cópula real. 48
- Figura 6.** Comparación entre las frecuencias de sacudidas de la hembra seguidas por el beso del macho con las frecuencias esperadas si los dos comportamientos no tuviesen relación. 49
- Figura 7.** Relación entre el porcentaje de tiempo que la hembra dedica a toqueteos al macho y la frecuencia del total de besos por minuto ( N= 80 ) en cópulas en el campo y cautiverio. 50
- Figura 8.** Relación entre el porcentaje de tiempo que la hembra dedica a sacudidas y la frecuencia del total de besos por minuto ( N = 80 ) en cópulas en el campo y cautiverio. 50

Figura 9. Relación entre la frecuencia de besos secos por minuto y el porcentaje de tiempo dedicado sacudidas por la hembra y el porcentaje de tiempo toqueteos por la hembra.	51
Figura 10. Relación entre la frecuencia de vibraciones alares de la hembra y la frecuencia del total de besos por minuto del macho ( N = 80 ) en cópulas en el campo y cautiverio.	52
Figura 11. Relación entre la frecuencia de deslizamiento de patas del macho y la frecuencia de sacudidas de la hembra por minuto ( N = 80 ) en cópulas en el campo y cautiverio.	52
Figura 12. Contenido de gotas post-copulatorias de hembra <i>P. viriolatus</i> a. Pocos espermatozoides dispersos, b. Muchos espermatozoides en una maraña.	53
Figura 13. Porcentaje de espermatozoides en relación a la gota post copulatoria emitida por la hembra.	54
Figura 14a. Disposición de hembras a copular bajo dos tratamientos alimenticios. b. Disposición de machos a copular bajo dos tratamientos alimenticios.	55
Figura 15. Relación el entre porcentaje de tiempo dedicado por la hembra a sacudirse y el número total de besos por minuto del macho, en cópulas en cautiverio.	56
Figura 16. Relación entre el porcentaje de tiempo dedicado por la hembra a tocar al macho con sus patas delanteras y frecuencia del total de besos por minuto del macho, en cópulas en cautiverio.	56
<b>Nota.</b>	
Fig. 1. Pseudoescorpión <i>Parachernes nevermanni</i> colgado de fémur de mosca.	59

## LISTA DE CUADROS

## Página

**Capítulo 1. Historia Natural y áreas de apareamiento de una mosca Micropezidae (*Ptilosphen viriolatus*) en el Valle Central de Costa Rica.**

Cuadro 1. Número de <i>Ptilosphen viriolatus</i> bajo un pequeño árbol de <i>Cedrela odorata</i> (Meliaceae) infestada de Homopteros. Conteo de individuos por 2 horas.	27
Cuadro 2. Tamaño promedio del ovario izquierdo de <i>Ptilosphen viriolatus</i> en dos estaciones climáticas.	27
Cuadro 3. Patrones de conducta de machos y hembras en el campo ( N = 35 ) y el porcentaje de cópulas donde se observaron las conductas.	28

**Capítulo 2. Comportamiento sexual de *Ptilosphen viriolatus* (Diptera: Micropezidae): diálogo entre el macho y la hembra, y la posible función de la alimentación nupcial.**

Cuadro 1. Patrones de conducta sexual de machos y hembras en el campo ( N= 35 ), se expresa el porcentaje de cópulas donde se observó el comportamiento, comparando entre cópulas del campo y del cautiverio (Prueba de Mann Whitney). Los tamaños de muestra diferentes a los mencionados en esta leyenda, se encuentran entre paréntesis.	57
Cuadro 2. Medidas de patrones de comportamiento de machos y hembras en el campo, en el cautiverio y bajo dos tratamientos de comida en cautiverio. Los valores en el mismo renglón con la misma letra en negrilla, difieren entre sí con la Prueba de U de Mann Whitney (a = $p < 0.05$ ; b = $p < 0.01$ ; c = $p < 0.001$ ).	58

## Capítulo 1

### Historia natural y sitios de apareamiento de una mosca Micropezidae (*Ptilosphen viriolatus*) en el Valle Central de Costa Rica.

#### Resumen

La mosca *Ptilosphen viriolatus* (Diptera:Micropezidae) tiene una coloración llamativa y con movimientos de las patas delanteras, aparentemente mimetizan a las avispas ichneumónidas. En la noche se agruparon ambos sexos y el número promedio de los machos fue significativamente mayor que el de las hembras. Durante toda la noche realizaron continuos movimientos circulares con las patas anteriores. Las respuestas a los estímulos experimentales indicaron que los movimientos sirven para detectar el acercamiento de los depredadores. Los machos volvieron al mismo sitio para pernoctar con mayor frecuencia que las hembras. En estos sitios se realizó el apareamiento únicamente en la madrugada. El macho ejecutó poco cortejo antes de la cópula, pero un elaborado despliegue de conductas durante la cópula. A veces la hembra descartó el esperma del macho después de la cópula, lo cual indica la posible ocurrencia de elección críptica por la hembra. Algunos enfrentamientos agresivos entre machos, fueron seguidos por comportamientos sexuales que se observaron durante la cópula. Las interacciones homosexuales posiblemente ocurren por la excitación de los machos. El número de moscas que se agruparon en la estación seca casi se duplicó comparado con la estación lluviosa, sin embargo la proporción sexual en las dos estaciones no varió y el número de cópulas fue menor en la estación seca. Una de las funciones de las agrupaciones nocturnas podría ser el establecer sitios de apareamiento, aunque no es una razón exclusiva para su formación.

#### Introducción

La familia Micropezidae es una pequeña familia de moscas acalípteras conocidas como "moscas patas de zancos o pati largas". El 90% de las especies que se conocen, se encuentran en los trópicos y más de la mitad de ellas, en el Nuevo Mundo ( Merrit y Peterson 1976). Estas moscas son relativamente comunes, con un cuerpo alargado y delgado, y a menudo tienen coloraciones llamativas. Algunas especies en los trópicos parecen mimetizar a hormigas (Wheeler 1924; Eberhard 1999), mientras que otras especies se asemejan a avispas de la familia Ichneumonidae.

Las hembras se caracterizan por tener un largo ovipositor generalmente doblado ventralmente. Los machos presentan el quinto esternito bilobulado con forma de horqueta y el sexto esternito es muy modificado (McAlpine, J.F. en McAlpine y Wood, 1989).

Los adultos se alimentan de excremento de mamíferos, carroña y frutas en descomposición y heces dulces de otros insectos (Albuquerque 1980; Cole 1969). Las larvas son predominantemente saprófagas (Oldroyd 1964; Steyskal 1964) y en algunas especies son fitófagas (Steyskal 1963; Hoebeke y Wheeler Jr. 1994; Teskey 1972). En Australia *Badisis ambulans* se alimenta de las presas atrapadas en una planta carnívora (Yeates 1992).

Se han descrito superficialmente algunos aspectos de la biología de varias especies de *Compsobata*, *Micropeza* y *Rainieria* en Norteamérica (Merritt y Peterson 1976; Hoebeke y Wheeler 1994) y la larva y pupa de un micropezido áptero de Australia (Yeates 1992).

En el neotrópico se han descrito solo ciertos aspectos del comportamiento sexual: *Cardiocephala myrmex* y *Taeniaptera* sp. En ambas el macho alimenta a la hembra durante la cópula (Wheeler 1924, Eberhard 1994). En *C. myrmex*, los machos se reúnen sobre plantas con hojas grandes y pelean entre sí (Wheeler 1924). Sin embargo, no existe ningún estudio acerca de la historia natural ni el comportamiento sexual del género *Ptilosphen*. Esta especie es relativamente común en los bosques premontanos secundarios, en parques urbanos con abundante vegetación e incluso algunos jardines del Valle Central de Costa Rica.

El objetivo del presente estudio fue describir varios aspectos de la ecología y comportamiento sexual de esta especie.

## Metodología

El sitio de estudio fue la Reserva Biológica Leonel Oviedo ubicada en el Campus de la Universidad de Costa Rica en San Pedro, con una superficie de una hectárea (Fig. 1). Pertenece a la zona biogeográfica bosque premontano bajo, 1100 m.s.n.m (Stiles 1990). El estudio se realizó entre septiembre de 1999 hasta julio del 2000. Además se realizaron varias visitas a lo largo del año 2001, y de febrero a marzo del 2002.

### 1. Fidelidad del sitio de agrupación y movimientos de los individuos marcados en el bosque.

Los individuos encontrados en los dormideros se marcaron durante 47 noches entre agosto de 1999 a agosto 2000. Las moscas se sujetaron por el tórax entre los dedos y se midió el ancho de la cabeza con un vernier, para estimar el tamaño del cuerpo. Luego se les colocó una etiqueta de plástico numerada de aproximadamente 1 mm<sup>2</sup>, adherida al tórax con esmalte de uñas de diferentes colores. A algunos machos y a las hembras se les asignaron códigos de colores únicos con marcadores de pintura no tóxica en el tórax, borde de las alas y en el fémur y tibia del segundo y tercer par de patas. No se colocaron etiquetas plásticas en las hembras para evitar la posible influencia de esos objetos sobre la monta del macho.

## 2. Filmación de las cópulas

Las grabaciones de vídeo se realizaron con una cámara digital 8, SONY DCR-TR7000 NTSC, 360X zoom, con luz infraroja incorporada. Se colocó un lente macro de 2X más 3 lentillas de 1X de aumento cada una. Entre las 4:30 y 5:00 horas se visitaron los lugares donde en la noche anterior se encontraron los mayores números de individuos agrupados. La luz infraroja evitó espantar a las moscas, debido a que la actividad se inicia cuando todavía se encuentra oscuro el bosque. La cámara fue colocada sobre un trípode y estaba aproximadamente a 30 y 45 cm de distancia de la pareja.

También se mantuvo 18 moscas en cautiverio en dos terrarios de vidrio con una capa de 1.5 cm de hojarasca húmeda, dos troncos en descomposición y una planta artificial en el centro para ser usada como percha.

Todos los dibujos excepto los del huevo y la pupa, fueron trazados a partir de imágenes en vídeo.

## RESULTADOS

### *Huevos, Larvas y Pupas*

A las hembras mantenidas en cautiverio, se les observó ovipositar en ocho ocasiones, y por lo general ocurrió en la mañana. Con su ovipositor extendido tocaba repetidamente sustratos de una consistencia esponjosa y húmeda como hojas muertas y troncos en descomposición. Después de mantener seis hembras en dos terrarios por dos meses, se encontraron 46 conjuntos de huevos que contenían un promedio de  $26.74 \pm 15.24$  huevos (ámbito 8-64). Los huevos son de color blanco, de forma ovalada y alargada y tienen una superficie reticulada. El huevo eclosionado estaba rajado longitudinalmente en un extremo (Fig.2a).

Las larvas se encontraron dentro de los terrarios, en materia vegetal en descomposición como la hojarasca húmeda y troncos podridos. Probablemente se alimentan de algunos componentes de este sustrato, tales como hongos y desechos de la actividad bacteriana, ya que llegaron a formar pupas. Los puparios estaban entre las hojas. Su coloración fue café oscura con un largo de  $6.8 \pm 0.31$  mm y un ancho promedio de  $1.78 \pm 0.22$  mm (N=5) (Fig. 2b).

### *Emergencia del pupario*

Una observación en el campo y dos en cautiverio revelaron que el adulto emergió de la hojarasca temprano en la mañana. Su cuerpo entero estaba comprimido lateral y dorso-ventralmente. Las alas, de coloración oscura, estuvieron recogidas, sobrecruzadas en el dorso del tórax (Fig., 2c). Las patas delgadas y largas que caracterizan a ésta familia de moscas, se encontraron reducidas y retorcidas (Fig., 2c). Sin embargo, esto no les impidió moverse ágilmente y además realizaron el distintivo movimiento tembloroso de las patas delanteras extendidas hacia adelante. La hembra que fue encontrada en el campo subió a una planta hasta aproximadamente

un metro de altura. Durante éste período, tanto en el campo como en cautiverio, la mosca continuó inflando y desinflando el ptilinum (Fig. 2c), un saco en el frente de la cabeza entre las suturas frontales, que facilita su salida del pupario (Chapman 1998). También contrajo rítmicamente el abdomen.

Luego el joven adulto dejó de caminar, desdobló las alas y las patas hasta su completa extensión. En aproximadamente 15 minutos, las alas se convirtieron de una coloración lechosa a transparentes. Continuamente se acicalaron la cabeza, tórax, alas, abdomen y patas. El ovipositor adquirió también su total extensión durante esta etapa. Luego, se movieron poco y ocasionalmente se acicalaron con el tercer par de patas, manteniendo el primer par de patas extendido hacia adelante en una posición estirada (Fig. 2d). El proceso completo duró aproximadamente tres horas hasta que la mosca voló.

### **Características de los adultos**

La mosca *P. viriolatus* se asemeja a avispas Ichneumonidae del género *Polycyrtus* (subfamilia Cryptinae, tribu Mesostenini). Este grupo de ichneumónidos es uno de los más diversos en los trópicos. Por lo general son miméticos entre sí y aguijonean cuando son capturados (Townes 1969). Las avispas Cryptinae, de antenas negras con banda blanca, vibran sus antenas cada vez que aterrizan sobre una hoja. Las moscas se encuentran frecuentemente posadas sobre vegetación baja, extendiendo hacia adelante sus patas anteriores negras con tarsos blancos y moviéndolas temblorosamente. Esta conducta es similar al movimiento de las antenas de las avispas. Las moscas *P. viriolatus* y las avispas fueron vistas por lo menos 20 veces juntas en lugares de caída de excremento de homópteros y fueron fácilmente confundibles entre sí.

El ancho de la cabeza a la mitad de los ojos fue mayor en hembras ( $X = 2 \pm 0.22$  mm, ámbito = 1.5 a 2.5,  $N = 121$ ) que en los machos ( $X = 1.97 \pm 0.21$  mm, ámbito = 1.4 a 2.45 mm,  $N = 185$ ), pero estas diferencias no fueron significativas entre los sexos (Prueba de T = 1.23,  $N = 306$ ,  $p = 0.21$ ).

### **Dieta de los adultos**

En el campo, los adultos se observaron alimentándose de excremento de vertebrados como aves y mamíferos, y de insectos herbívoros (por ejemplo, las orugas de Lepidoptera), carroña de vertebrados e invertebrados, frutas en descomposición, y excremento dulce producido por las ninfas gregarias de Homópteros (Membracidae, Psyllidae y Coccidae) caído sobre el follaje.

Para determinar la relación entre las ninfas de Psyllidae y la presencia de moscas en un árbol pequeño de *Cedrela odorata* (Meliaceae), de 1.48 m de alto, se contó el número de ninfas presentes en el envés de cada hoja compuesta. Durante dos horas se cuantificó cada cinco minutos el número de moscas presentes en el envés de cada una de las hojas del pequeño árbol.

El número total de micropezidos encontrados sobre el haz de las hojas tuvo una relación positiva con el número de ninfas que se encontraban en hojas arriba de las hojas. ( $r = 0.93$ ,  $p < 0.01$ ) (Cuadro 1). También se contabilizó el número de eventos de pelea, es decir, acción de espantar de una mosca hacia otra elevando las patas delanteras y realizando una vibración de las alas hacia adelante. Estas acciones, contabilizadas en lapsos de cinco minutos, se observaron con más frecuencia bajo las hojas donde caían más gotas de excremento (Prueba de Rangos de Spearman  $R = 0,85$ ,  $p = 0.009$ ) (Cuadro 1). Se encontraron muchas pequeñas hormigas de la subfamilia Dolichoderinae, en las mismas hojas donde caía la lluvia de excremento dulce y en seis ocasiones se observó a una mosca removiendo a patadas a las hormigas agrupadas sobre una gota de excremento.

Es posible que los dormideros se localizaran cerca de la comida de los adultos. Por los menos en 14 casos, se encontraron plantas como *Cedrela odorata* a una distancia promedio de  $2.43 \pm 1.08$  (1 a 4.5 m) de los dormideros, con presencia de ninfas de Homoptera o larvas de Lepidoptera durante un período de varios días hasta dos semanas. Algunos dormideros se localizaron cerca de posibles fuentes de comida como carroña de vertebrados e invertebrados y estiércol, pero no se puso a prueba sistemática su posible efecto sobre la elección del sitio usado como dormidero.

De 31 hembras disectadas después de ser colectadas en la noche, el 64.5% tenían el buche lleno de líquido, el 9.6% tenían lleno solo un lóbulo y el restante 25.8 % lo tenían comprimido. El contenido del buche lleno consistió en el 32% de las hembras de un líquido transparente, en el 19.35% en una sustancia café, posiblemente excremento, y en el 12.9% en una sustancia amarillo cremosa.

### **Formación de agrupaciones**

Dos horas antes del atardecer, se registraron en cuatro dormideros y en 11 noches los siguientes datos: la hora de llegada, el sexo de cada individuo y las interacciones entre ellos. En cinco ocasiones se filmó con una cámara de vídeo el proceso de agrupación. La llegada de individuos a sitios que previamente habían sido usados como dormideros, fue entre las 16:00 y 17:00 horas. En esas once ocasiones, los machos llegaron primero. En todas las observaciones, las interacciones entre los individuos consistieron de varios vuelos cortos de una hoja a otra, con frecuencia se posaban momentáneamente en hojas donde otras moscas se encontraban paradas.

En los primeros 30 minutos desde la llegada de las primeras moscas se observó que algunos individuos aparentemente intentaron espantar a otras de ciertas hojas. En el 79.3% (N =29 observaciones) cuando un individuo aterrizó en una hoja ya ocupada por otro individuo, el residente lo espantó<sup>4</sup> con una vibración de alas o levantó las patas delanteras hacia el intruso en un aparente intento de alejarlo. Los enfrentamientos no involucraron ningún contacto físico. El 96.55 % fueron entre machos y en un caso fue una hembra a un macho.

Tanto hembras como machos realizaron estos vuelos y aparentes amenazas, sin que consistentemente hubieran individuos dominando ciertas regiones. En dos ocasiones, fue evidente que en esta etapa, eran muy sensibles a la presencia de cualquier otro insecto y de la investigadora; un ligero movimiento y se alejaban volando.

Durante las observaciones filmadas por cinco días seguidos en el mismo dormitorio (29 enero al 2 de febrero 2001) y donde se marcó con una cinta de "masking" las plantas usadas en la segunda noche, se observó que en las siguientes noches, cuatro individuos llegaron directamente a plantas marcadas con la cinta, y volaban y aterrizaban solo en otras plantas marcadas. Incluso, el 2 de febrero se observaron a un macho y a una hembra despegar de una planta y segundos después aterrizar en otra hoja de la misma planta tres veces.

A partir de las 17:30, los individuos gradualmente dejaron de volar sobre plantas cercanas entre sí y permanecieron quietos sobre las plantas marcadas, conformando así la agrupación. Cuando ya era oscuro, a partir de las 17:50 horas aproximadamente, los individuos comenzaron a mover las patas delanteras con un movimiento circular.

#### ***Comportamiento durante la noche***

Tanto los machos como las hembras realizaron un movimiento circular de las patas delanteras ("brazadas") durante toda la noche (Fig. 3a). Se realizó un experimento en el que se sometió a individuos solitarios y agrupados sobre hojas a un disturbio para determinar su efecto sobre las "brazadas" de los individuos. Se grabaron en vídeo 39 experimentos, en los cuales se registró el comportamiento antes y durante la presentación de un estímulo. Del análisis de vídeo se tomaron los siguientes datos: (1) número de individuos sobre la hoja, (2) número de brazadas por segundo en el período inicial (control) y durante la realización del disturbio, (3) demora en despegar desde el inicio del contacto de la rama, (4) distancia aproximada desde el pecíolo donde se inició el deslizamiento hasta la cabeza del individuo que estaba más próximo al pecíolo de la hoja, y (5) distancia a la que se encontraba la ramita del individuo un segundo antes de que la mosca despegara. Esta última medida se calculó desde la pantalla de televisión, expresada en largos de cuerpo. Todas las filmaciones fueron posteriormente analizadas cuadro por cuadro (30/seg.).

El control consistió en filmar la actividad de el o los individuos por un minuto y medio antes de ejecutar el experimento. Cada uno consistió en deslizar suavemente una ramita de 1.5 mm de diámetro y 12 cm de largo sobre la superficie de la hoja, desde el pecíolo hacia el individuo sobre la hoja o el individuo más próximo a él cuando fueron más de uno. La acción de deslizamiento causaba una vibración de desconocida intensidad sobre la hoja.

En 29 (74.3%) experimentos, se encontró un solo individuo sobre la hoja, en los restantes 10 ensayos hubo de dos a cuatro moscas agrupadas sobre una hoja. Se midieron las brazadas por segundo de una sola pata, en un total de 50 moscas antes y después del inicio del estímulo. El

número de brazadas/segundo subió de un promedio de  $0.48 \pm 0.2$  /segundo en el control a  $0.92 \pm 0.43$  brazadas/segundo durante la aproximación de la ramita (Wilcoxon  $Z=5.507$ ,  $p < 0.001$ ;  $N=53$ ).

El tiempo de despegue de las moscas después del inicio del estímulo fue muy variable, con un promedio de  $17.08 \pm 17.05$  segundos y una mediana de 12.17 segundos. De las 15 moscas que volaron, 13 despegaron después de tocar la ramita con una pata; tres moscas la tocaron con una pata delantera y no volaron; y dos moscas volaron inmediatamente al contactar la rama con la hoja. Los individuos solitarios despegaron más rápido que los agrupados sobre un hoja. Los primeros ( $N=28$ ) duraron un promedio de  $10.68 \pm 12.46$  segundos en volar y los agrupados ( $N=23$ ) tardaron  $23.88 \pm 18.75$  segundos (Prueba de U Mann-Whitney  $p=0.004$ ). No hubo una relación entre el tiempo de despegue y la distancia a la cual se encontraba la ramita al inicio del experimento ( $N=27$ ;  $r=0.34$ ).

El incremento en las brazadas/segundo no tuvo una relación con la distancia a la cual se inició el deslizamiento de la rama, ni en individuos solitarios ( $N=23$ ;  $r=0.038$ ) ni en agrupados ( $N=16$ ;  $r=0.04$ ); tampoco se relacionó con la distancia de despegue en individuos solitarios ( $n=23$ ;  $r=0.056$ ) ni agrupados ( $N=17$ ;  $r=0.04$ ). No hubo diferencias entre los promedios de brazadas por segundo al comparar individuos solitarios con agrupados (U de Mann-Whitney  $N=43$ ;  $p=0.97$ ).

En 13 de 30 ocasiones, los individuos que volaron, volvieron a posarse a menos de 1.5 metros de la planta donde se encontraron antes. Por lo tanto, disturbios de esta clase posiblemente no afecten los encuentros entre machos y hembras en la madrugada siguiente.

En tres ocasiones, se observaron hormigas grandes acercándose a las moscas y la frecuencia de brazadas de las moscas incrementó de  $0.55 \pm 0.24$  a  $0.88 \pm 0.52$  brazadas por segundo. Además se observó a cuatro arañas de la familia Clubionidae depredar a *P. viriolatus*. En una ocasión se encontró una mosca hembra atrapada en la tela orbicular de una araña *Eriophora* sp. en la noche.

### **Descripción de las agrupaciones nocturnas**

Se realizaron un total 164 visitas para localizar agrupaciones nocturnas, desde las 17:45 a 19:00 y hasta las 21:30. Se registraron para cada agregación: (1) el número y los sexos de los individuos presentes (2) la altura sobre el suelo, (3) la especie de planta sobre la cual estaban posados. Se marcaron las hojas y pequeñas plantas que fueron usadas como percha con cinta. Durante nueve días (4-X-99 al 18-X-99), se midió la distancia entre machos y hembras en una muestra de 20 dormideros.

Se encontró en total 106 sitios donde se agrupaban las moscas durante la noche, denominados aquí "dormideros". La definición y delimitación de un dormidero no fue sencilla, debido a que a veces las moscas ocupaban diferentes plantas cercanas en diferentes noches. Sin embargo, puesto que hubo una clara tendencia a volver a ciertos sitios, se decidió usar estos

como referencia del centro del área usada como dormitorio. Aquellas plantas encontrados a más de tres metros de distancia de la previamente utilizada, se consideraron como otro dormitorio. Este criterio fue utilizado debido a que el promedio de distancia entre individuos en una agrupación fue de  $35.79 \pm 37.95$  cm, y solo en una ocasión se encontró un individuo a 170 cm de una planta antes utilizada.

Las agrupaciones nocturnas de *P. violatus* comprendieron de dos hasta 34 individuos ( $X = 5,19 \pm 4,33$ ,  $N=106$  dormitorios) que pueden estar distribuidos sobre una o varias plantas. Aparentemente no hay una preferencia por una especie de planta en particular. Los individuos se encontraron posados sobre (1) herbáceas *Impatiens* sp., una especie de Acanthaceae y *Rivina humilis* (Combretaceae), (2) árboles pequeños, desde plántulas de 30 cm a pequeños árboles de un metro de altura *Winteringia* sp. (Solanaceae), *Malvaviscus* sp. (Malvaceae), *Coffea arabica* (Rubiaceae), *Terminalia* sp. (Combretaceae), (3) palmas pequeñas, *Chamaedorea* sp., (4) un helecho de 25 cm de alto, y (5) una liana *Ipomea* sp. (Convolvulaceae).

Un 95% de los 40 individuos, se posaron en la parte más distal de la hoja, cerca a la punta; la cabeza siempre dirigida hacia el pecíolo. Cuando más de una mosca se encontraba sobre una delgada pina de una fronda de palma, se colocaban igualmente en la punta, con un individuo detrás del otro. Las herbáceas son las plantas más abundantes en el sotobosque y donde se encuentran más frecuentemente moscas. El área de las hojas usadas tuvo un promedio de  $7.2 \pm 8.83$  cm<sup>2</sup> ( $N = 25$ ).

La altura promedio sobre el suelo a la cual se ubicaron las moscas fue  $63.60 \pm 30.40$  cm ( $N=40$ ), pero llegaron a encontrarse hasta 1.70 m ( $N=3$ ). Habían de uno hasta seis individuos sobre una hoja. El número promedio de machos en 106 dormitorios fue de  $2.44 \pm 2.62$  machos y de hembras fue de  $1.45 \pm 1.85$ . Cuando se encontraron individuos solos, el 62.9% eran machos y el 37.07 % fueron hembras ( $N=553$  eventos de observación).

Los siguientes análisis se basaron en 81 dormitorios, que corresponden a aquellos revisados de cuatro a 111 días. El número promedio de los machos en estos dormitorios fue significativamente mayor que el de las hembras (U de Mann Whitney:  $Z=2.41$ ,  $N=81$ ,  $p<0.015$ ).

La presencia de una hembra en los dormitorios posiblemente tenga relación con una mayor proximidad entre los machos. Durante nueve días se midieron las distancias entre 74 individuos distribuidos en 20 dormitorios y se agruparon en las siguientes categorías: (a) solamente machos ( $N = 16$ ) (b) una hembra y un macho ( $N = 21$ ) y (c) de dos a cuatro machos y una hembra ( $N = 37$ ). El promedio de distancia entre individuos fue mayor ( $91.43 \pm 36.51$  cm) cuando se encontraron solamente machos, comparado con una distancia promedio de  $25.66 \pm 24.78$  cm cuando hubo una hembra y un macho, y de 17.47 cm cuando hubo mas de dos machos agrupados con una hembra (Kruskal-Wallis:  $H = 32,91$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 4).

### **Uso y popularidad de los dormitorios**

De 81 dormitorios, el 76.55 % fueron ocupados entre 2 a 30 días, el 22.22 % entre 30 a 60 días, y uno por 88 días. El 39% (32 dormitorios) fueron utilizados desde el final de la época lluviosa hasta inicio de la siguiente época lluviosa en el año 2000. El 34.56 % de los dormitorios fueron usados solo desde la época lluviosa y durante la estación seca del 2000, pero fueron abandonados al comenzar las lluvias. El 18% de los dormitorios se utilizaron únicamente durante la estación lluviosa y apenas el 7.4 % se usaron solamente durante la época seca.

Se estimó la popularidad de un sitio de descanso de la siguiente manera: el número de días que los individuos usaron ese sitio/ el número de veces que fue revisado ese sitio, lo cual representa un índice de popularidad. Aunque el dormitorio que duró ocupado 88 días también tuvo un promedio alto de moscas por noche, no hubo una relación entre el número promedio de individuos que ocuparon cada dormitorio con su respectivo índice de popularidad (Correlación de rangos de Spearman,  $Z = 0.49$ ,  $p = 0.62$ ). Esto indica que no necesariamente los sitios ocupados con más frecuencia son donde se agrupa un mayor número de individuos.

Al promediar el número de individuos que ocuparon cada dormitorio, se encontró que la gran mayoría (86.34%) tenían entre uno y cuatro individuos. Los restantes once dormitorios tenían un promedio de individuos de  $4.95 \pm 3.29$  ( $N = 21$  noches) a  $9.82 \pm 6.37$  ( $N = 60$  noches). La gran variabilidad en el número de individuos en cada sitio probablemente se deba a picos de abundancia relativamente cortos intercalados por períodos con pocas o ninguna mosca ocupando el dormitorio. El segundo dormitorio más popular fue el "12a" con 485 individuos y un promedio de  $6.75 \pm 7.18$  registrados en 61 días no continuos. Este sitio se encontraba a solo 2.5 m de distancia de un árbol de *Cedrela odorata* infestado con ninfas de Psyllidae durante el período del 25 de septiembre al 3 de octubre de 1999 y nuevamente durante febrero del 2000. En estos dos períodos se registró un mayor avistamiento de moscas en el dormitorio. También se observó a moscas alimentándose bajo este árbol durante el día.

El número de moscas que se agruparon en la estación seca casi se duplicó comparado con la estación lluviosa (Prueba de U de Mann Whitney:  $U = 223.5$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 5). La proporción sexual en las dos estaciones no varió (U de Mann-Whitney:  $Z = 0.5$ ,  $p = 0.61$ ).

En 19 dormitorios se marcaron 80 plantas en total, las cuales incluyeron árboles, arbustos, palmas y herbáceas. El promedio de días en que las plantas fueron ocupadas fue  $9.92 \pm 7.8$  días (rango = 1 a 51 días, mediana = 8.5) y estas se revisaron intermitentemente desde 4 hasta 61 días. Los árboles fueron ocupadas por más noches ( $33.33 \pm 19.13$  noches) que las hierbas ( $9.35 \pm 7.20$ ) (Prueba de U de Mann Whitney:  $U = 5$ ,  $p = 0.03$ ). El 78% de plantas fueron hierbas, el 12.5% fueron arboles y arbustos pequeños, los restantes fueron palmas, una liana y un helecho.

### ***Revistamiento de individuos y movimientos entre los dormideros***

De 423 individuos que fueron marcados en los dormideros en la noche, desde el 9 de septiembre de 1999 al 7 de febrero del 2001, el 39.9% fueron hembras y el 60.1% fueron machos. De estos 209 individuos (48.9%) fueron observados otra vez. Los machos fueron revistos de una a 26 veces, con un promedio de  $3.35 \pm 3.73$  veces ( $N=144$  machos), mientras que las hembras fueron revistas de 1 a 14 veces ( $N = 65$  hembras) y el promedio de revistamientos fue de  $2.75 \pm 2.69$ . Los machos fueron el sexo con una mayor probabilidad de recaptura en los mismos dormideros donde se marcaron o cercanos a ellos ( $p = 0.0004$  ( $X^2 = 12.35$ ;  $n=423$ )).

El lapso entre la fecha de marcación y el último encuentro con la mosca fue de  $21.19 \pm 33$  días (rango 1-154) en los machos y  $19.29 \pm 25.30$  días (rango 1-128) en las hembras. Las diferencias no fueron significativas (U Mann-Whitney:  $Z = 5021.5$ ,  $P = 0.30$ ). La medida máxima entre revistamientos, puede ser útil para estimar la duración de vida de una mosca en el campo.

De los nueve individuos revistos después de cuatro meses de su marcación (dos hembras y siete machos todos excepto uno fueron marcadas durante la estación lluviosa y vivieron hasta finales de la estación seca.

No hubo diferencias en el ancho de la cabeza al agrupar a los individuos por el número de días que fueron observados nuevamente: de 1 a 4 días, 5 a 10 días y de 12 a 26 días. (Kruskal Wallis  $N = 306$ ,  $p = 0.46$ ). Tampoco difirieron significativamente los tamaños de individuos marcados en diferentes estaciones. (U Mann-Whitney =  $6217.5$ ,  $P = 0.68$ ,  $N = 306$  moscas: 182 de la época lluviosa y 121 de la época seca).

Se analizaron los movimientos entre dormideros, de 185 individuos observados desde agosto 1999 hasta abril del 2000, periodo durante el cual la frecuencia de visitas al bosque fue más frecuente. El número de dormideros utilizados por una mosca fue de uno a cinco y la distancia más lejana que se desplazó fue 90 metros. De estos individuos, 110 (59.4%) volvieron a verse en el mismo dormidero por dos hasta 26 días. La distancia promedio entre estos 2 dormideros fue  $16.47 \pm 18.42$  metros, media = 9.3m. El 61.53% de los individuos que usaron 2 dormideros se movieron hasta 10 metros del lugar de la captura inicial (Fig. 6).

En dos dormideros, se observó a individuos marcados visitando la misma planta marcada después de una larga ausencia. Por ejemplo, un macho se encontró posado las noches del 25 y 26 de octubre de 1999. Se ausentó durante las 12 revisiones subsecuentes y volvió el 2 de diciembre, después de 38 días y durmió en la misma planta por 6 días continuos, antes de desaparecer el 9 de diciembre. Otro macho ocupó un helecho por 10 días desde el 26 de marzo hasta el 18 de abril 2000.

La distribución espacial de todos los dormideros se ilustra en el mapa de la reserva (Fig. 1).

### ***Relación entre las agrupaciones nocturnas y el apareamiento.***

Se registraron en total de 82 cópulas distribuidas en 21 dormitorios en 53 revisiones. Hubo hasta seis cópulas en un dormitorio en una madrugada. El número máximo de cópulas registradas para un macho marcado fue tres, de las cuales dos ocurrieron en la misma madrugada con diferentes hembras. El número máximo de cópulas de una misma hembra fue cinco, en cuatro días diferentes y en otra mañana copuló con dos machos diferentes. Además en 15 casos las mismas parejas volvieron a acoplarse después de algunos segundos hasta un minuto después de la primera desmontada del macho.

No todos los apareamientos estuvieron asociados con un dormitorio. En 27 casos, una mosca copuló en un sitio sin haber pasado la noche allí. En dos casos se registraron cópulas en la madrugada en sitios donde la noche anterior no se habían registrado ni hembras ni machos; en 7 casos, se observaron cópulas donde solo habían machos en el dormitorio; en 18 casos se registraron hembras copulando que no estaban presentes la noche anterior. En nueve casos se encontraron hembras en un dormitorio aledaño al de la noche anterior.

No hubo una relación entre el número de cópulas con el número de hembras y machos presentes en el dormitorio la noche anterior tanto en la época seca (Correlación de rangos de Spearman  $r^2 = 0,005$ ,  $p = 0.72$ ), como en la época lluviosa (Correlación de rangos de Spearman  $r^2 = 0,009$ ,  $p = 0.13$ ).

En 74 casos (47 en la época lluviosa y 27 en la época seca) se revisó un dormitorio en la noche y se registró el número de cópulas en la madrugada siguiente. A pesar de que habían más machos y hembras en la época seca, el número de cópulas fue menor durante la estación seca (U de Mann-Whitney:  $U = 97$ ,  $p = <0.0001$ ) (Fig.). Las únicas cópulas durante la estación seca observadas en cuatro sitios diferentes, ocurrieron el 18 de abril, al final de la estación seca.

La ausencia de cópulas en la estación seca, se asoció con un cambio en el estado interno de la hembra. Disecciones en agua salina, de 42 hembras (21 en la estación seca, en abril y 21 de la estación lluviosa en Junio, Julio y Noviembre) mostraron que las diferentes medidas del tamaño de los ovarios (ancho, largo y grosor) fueron reducidas a casi la mitad en la época seca comparado con la época lluviosa (Fig. 8) (Cuadro 2). Las hembras de la época seca tenían ovarios de tamaño reducido, aplanados lateralmente. Era evidente en dos casos que apenas se iniciaba la formación de huevos y solo una de las 21 hembras tenía huevos desarrollados. En las hembras colectadas en la época lluviosa, el 57.14% tuvieron los ovarios grandes con muchos huevos completamente desarrollados, ocupando casi toda la cavidad abdominal; el 38% tuvieron ovarios con huevos a medio desarrollar (de forma ovalada) y solo una hembra presentó ovarios reducidos sin evidencia de formación de huevos.

El grosor de la capa de grasa que circunda la cavidad abdominal, al nivel del tercer tergito fue semejante en las dos épocas:  $0.10 \pm 0.04$  mm en la época seca y  $0.09 \pm 0.02$  mm en la época lluviosa (U Mann-Whitney:  $Z = 0.966$ ,  $N = 35$ ,  $p = 0.34$ ).

### ***Comportamiento sexual***

A partir de aproximadamente las 4:45 de la madrugada, unos 15 minutos antes de aparecer el sol y cuando todavía estaba muy oscuro en el bosque, los individuos en la agrupación se volvieron activos y empezaron a hacer cortos vuelos de hoja en hoja. Todos los machos inflaron la parte inferior de su abdomen (Fig.3b). También lo inflaron entre sucesivas cópulas, pero no mientras estaban copulando. Tanto hembras como machos hacen vuelos cortos entre hoja y hoja y por lo general fue la hembra quién se acercó al macho.

En cuanto el macho montó a la hembra, frotó con sus patas traseras la parte ventral del abdomen de ella y después ejecutó un elaborado cortejo durante la cópula con hasta siete componentes entre los cuales se destacó la donación de un líquido a la hembra (Capítulo 2). La hembra realizó cuatro comportamientos estereotipados, los cuales se alternaron con los del macho y algunos de los cuales posiblemente sean una forma de solicitud de besos (Cuadro 3). (Capítulo 2).

Las cópulas duraron un promedio de  $18.48 \pm 17.04$  minutos (N= 80), la más larga fue de 75.4 minutos y las más corta de menos de un minuto de duración.

Después de cada cópula se observó si la hembra depositaba una gota con el ovipositor (Fig. 3c). Se colectó aproximadamente el 90% del líquido en un portaobjetos. Posteriormente se revisaron las placas bajo el microscopio sin tinción. En el 67.3% (N = 52) de las cópulas, la hembra extendió su ovipositor y en la punta acumuló progresivamente una gota de líquido, durante un período de hasta cuatro minutos y después la depositó sobre la hoja. De las 35 gotas post-copulatorias colectadas, en el 65.7% se encontró cantidades variables de esperma.

Las cópulas ocurrieron únicamente en la madrugada hasta aproximadamente las 07:30 de la mañana. Después tanto hembras como machos se dispersaron de ese sitio. Durante el día no hubo individuos presentes en las área de descanso nocturno. Las moscas se agruparon a veces durante el día en sitios de caída de excremento de homópteros, pero no hubo interacciones sexuales, ni machos inflando su abdomen ni cópulas.

### ***Interacciones entre machos***

Se filmó el comportamiento agresivo de 27 parejas de machos en la madrugada en el período de apareamiento. En los despliegues leves, ambos machos levantaron el primer par de patas hacia el otro, aparentemente intentando espantar al otro individuo. Esta acción fue a veces acompañada por la vibración de las alas hacia adelante (44.4%), en forma semejante a la agresión observada cerca de fuentes de alimento. En las interacciones más agresivas (14.8% de las peleas), hubo contactos físicos, forcejeo con las patas delanteras, y se sujetaban las patas entre sí con una duración de dos hasta 46.6 segundos. También se observaron montas de un macho a

otro por 1.3 hasta 9.46 segundos y la resistencia del individuo de abajo, ya sea con brincos o sacudidas con ambos mirando en diferente dirección (7.4%).

En el 39.13% de los enfrentamientos, las conductas agresivas descritas, se intercalaron por comportamientos sexuales que también se observaron durante la cópula. A veces un macho se acercaba a otro de manera agachada y moviendo el abdomen de arriba a abajo, como lo hace el macho frente a una hembra. Mientras tanto, el otro macho toqueteaba con las patas delanteras la superficie de la hoja como el toqueteo que realizaba la hembra sobre la superficie de la hoja. Luego el primero montaba al otro y una vez montado, frotaba con las patas traseras, la parte ventral del abdomen del otro macho por dos hasta por 19.43 segundos; el macho de abajo tocaba con sus patas delanteras al macho montado. También el macho montado sobre el otro deslizaba el segundo y tercer par de patas. Solo en una ocasión se observó al macho montado realizar un contacto de boca al ojo del otro macho. Este tipo de interacciones homosexuales duraron desde 2.39 hasta 9.48 minutos. Ambos machos tenían el abdomen hinchado durante estos encuentros.

## Discusión

### ***Comportamiento nocturno de P. viriolatus***

Algunos insectos una vez establecidos en sus sustratos de descanso nocturno permanecen sin movimiento durante el resto de la noche (Rau y Rau 1916). En himenopteros aculeatos, Linsley (1962), tampoco menciona movimientos como los descritos para *P. viriolatus*. Observaciones personales indican que la polilla *Filinota brunnie* (Oecophoridae) y las mariposas *Heliconius erato* e *Ithomia* sp. mueven las antenas de una manera semejante a las brazadas de *P. viriolatus* cuando son molestadas en la noche. El movimiento circular de patas como un mecanismo defensivo ha sido reportado en un áfido *Pseudoregma* sp. (Hormaphididae) (Stern et al., 1997). Este insecto mueve sus patas traseras en un aparente intento de espantar parasitoides y predadores. La estimulación física del contacto con otros áfidos o de los brotes de bambú donde están posados, también provocan esta conducta (Stern et al., 1997). En *P. viriolatus*, el incremento en la frecuencia de brazadas al estimular los individuos apoya la idea de que el movimiento funciona para detectar el acercamiento de algún posible depredador.

Una función propuesta para las agrupaciones nocturnas en insectos y en vertebrados, es que sirven como un mecanismo de defensa anti-depredatorio. Entre más individuos se encuentren agrupados, decrece el riesgo de que un individuo dado sea cazado, el grupo funciona como una "manada egoísta" (Bertram 1978 en Krebs y Daves 1978; Alcock 1998a). Los resultados del experimento, simulando el acercamiento de un objeto al individuo en descanso apoyan esta idea. Los individuos solitarios tuvieron un tiempo de despegue significativamente menor que los individuos agrupados.

### **Características y mecanismos de las agrupaciones nocturnas.**

En insectos se han descrito casos de muchas especies diurnas que se agrupan en la noche tales como, libélulas, escarabajos, mariposas, polillas, y más de 30 especies de avispas y abejas solitarias (Rau y Rau 1916; Linsley 1962; Linsley E. G. 1962; y Yackel 2000). En miembros del orden Diptera, han sido documentadas en dos especies de Diopsidae: *Cyrtodiopsis whitei* de Malasia, las cuales utilizan como sustrato raicillas colgantes, y en *Diasemopsis fasciata*, de Kenya, donde los individuos se colocan sobre hojas (Wilkinson y Dodson 1996), de una manera similar a *P. viriolatus*. Agrupaciones nocturnas también se han documentado en Cecidomyiidae (Eberhard 1980) y en la avispa Ichneumonidae *Eiphosoma macrum* (P. Ortiz, no publ.) que cuelgan de telarañas. También se han encontrado agrupaciones de algunas especies no determinadas de moscas como *Richardia* sp., dos especies de Drosophilidae y una especie de Chloropidae, las cuales se posan debajo de hojas o en las puntas de frondas de palma y lianas secas durante la estación seca (P. Ortiz, no publ.).

En las dos especies de moscas Diopsidae, los agrupamientos están compuestos principalmente por hembras, mientras que los machos se encuentran descansando de manera dispersa en el bosque (Wilkinson y Dodson, 1996). En algunas abejas Anthophorini, las agrupaciones están compuestas exclusivamente por machos (Alcock 1998b; Linsley 1962; Frankie et al. 1980). En *P. viriolatus* las agrupaciones tienen un sesgo en la proporción sexual hacia machos. En ninguna otra especie se ha observado que la cópula esté asociada con el dormitorio al amanecer siguiente.

En la mayoría de especies que realizan agrupamientos nocturnos existe una fidelidad al sitio en el cual los mismos y diferentes individuos regresan noche tras noche (Rau y Rau 1916; Mallet 1986; Vinson y Frankie; Linsley, E. G. 1962; Ortiz 1998 no pub.). Los individuos pueden beneficiarse de una fidelidad al sitio, si la experiencia pasada en un lugar está correlacionada con eventos futuros (Switzer 1993). En el caso de *P. viriolatus*, la presencia de hembras en la agrupación podría ser un estímulo para que machos retornen noches sucesivas al mismo lugar. La posible importancia de las hembras fue sugerida por el hecho de que las agrupaciones más compactas fueron aquellas en las cuales se encontraba una hembra presente (Fig. 6).

Otra posible relación con la fidelidad temporal a un sitio podrían ser la ubicación de fuentes de alimento. Aunque apenas el 13.2% (N=106) de los dormitorios estaba cerca de plantas (< 4m) con homópteros o en proceso de defoliación por orugas, los ciclos biológicos de estos herbívoros podrían tener un efecto en la permanencia en un lugar. En algunas especies de membrácidos, las ninfas pueden permanecer desde 32 días en una misma planta (Miranda, com. Pers. 2000) hasta 90 días (Chaverri, 1954). Esto constituye una fuente de alimento relativamente constante durante el cual moscas, hormigas y avispas visitan continuamente estos sitios.

Otros mecanismos para la formación y mantenimiento de las agrupaciones nocturnas podrían ser la atracción conspecífica y la memoria espacial (Grether y Switzer 2000). No se ha investigado experimentalmente ninguno de estos mecanismos en *P. violatus*, sin embargo, el seguimiento de moscas marcadas indican que individuos particulares retornan varias noches a los mismos sitios y hasta a ciertas plantas dentro de un dormidero, lo que sugiere que existe un papel de la memoria en estos insectos.

### **¿ Son las agrupaciones nocturnas un tipo de "lek" en *P. violatus* ?**

Una de las características de un sistema de apareamiento de lek es que el sitio donde se agrupan los machos es visitado por las hembras, es donde ocurre el apareamiento y no se encuentra en el hábitat que se usa normalmente para otras actividades como alimentación o sitios de descanso (Bradbury en 1985, en Hoglund y Alatalo 1995). El comportamiento de *P. violatus* concuerda con el primer aspecto de un "lek clásico". En los dormideros hay más machos que hembras, éstas últimas se dispersan mucho más que los machos y visitan varios dormideros a lo largo de su vida. En la formación de las agrupaciones también son los machos quienes por lo general llegan primero al sitio. Una diferencia con muchos leks es que los machos casi no pelearon, y no tuvieron territorios claros dentro de la agrupación. Algunas hembras copularon en dormideros donde ellas no estaban presentes la noche anterior. Podría argumentarse que el grupo de machos es un lek, con la modificación de que los individuos de ambos sexos se agrupan 12 horas antes de iniciar el apareamiento.

Otra característica de un lek, es que el lugar de despliegue de los machos no contiene recursos significativos requeridos por las hembras (alimento y sitios de oviposición) (Bradbury en 1985, en Hoglund y Alatalo 1995). En *P. violatus* los dormideros no se encuentran fuertemente asociados a un recurso alimenticio. Otros recursos alimenticios de *P. violatus*, como el excremento de aves y la carroña de vertebrados e invertebrados son abundantes, ampliamente distribuidos pero efímeros e impredecibles, por lo que su monopolización por los machos sería difícil. El sustrato adecuado para la oviposición también está ampliamente distribuido y aparentemente no es posible para los machos monopolizarlo. En otras especies relacionadas de la familia Neriidae, los machos si pelean por hembras en los troncos donde estas ovipositan (Eberhard 1999). La oportunidad de selección de pareja por la hembra también es evidente, frecuentemente fue ella quien se acercó al macho y son ellas quienes solicitan cópulas adicionales.

Sin embargo, la conducta de *P. violatus* difiere de un lek, por el hecho de que el mismo sitio es utilizado como un lugar de descanso y no cumple con el criterio de la utilización del sitio para otros fines. Además, los cambios estacionales en la demografía de los dormideros, contradicen la idea de que la principal función de las agrupaciones nocturnas es la de reunir a los individuos para el apareamiento. Durante la época seca, se encuentran muchos más individuos agrupados en los

mismos sitios utilizados durante la época lluviosa; sin embargo ocurren mucho menos cópulas durante esta época. Posiblemente ocurra una diapausa reproductiva. Durante esta época, la hojarasca y los troncos se encuentran deshidratados y tal vez no constituyen un adecuado sustrato para ovipositar o para la cría de las larvas.

Las únicas peleas de machos se observaron en fuentes de alimento y en la madrugada. En el primer sitio se observaron enfrentamientos leves como el levantamiento de las patas delanteras y vibraciones de alas, en un aparente intento de espantar al otro individuo. En la madrugada, la mayoría de enfrentamientos también eran leves, seguidos por encuentros cuyo desenlace se asemejó a conductas homosexuales. Debido a que la proporción sexual en los dormideros está sesgada hacia machos, el comportamiento agresivo y sus modificaciones de tipo sexual parecían no tener como fin el acceso a las hembras. Aparentemente se trata de confusiones; el hinchamiento del abdomen de estos machos podría reflejar una intensa excitación sexual y no agresiva.

Posiblemente una de las principales funciones de las agrupaciones nocturnas en *P. viriolatus* es el de establecer áreas de apareamiento y facilitar el encuentro de machos y hembras. Sin embargo, no es la razón exclusiva para la formación de estos agrupamientos, las posibles ventajas anti-depredatorias que brinda el agrupamiento de individuos pudo haber influido en este comportamiento.

## BIBLIOGRAFIA

- Albuquerque, 1980. Estudos do micropezideos da Bacia Amazonica: 1. Contribucao à sistemática de Micropezidae e estudo do género *Taeniaptera* (Macquart, 1835 (Diptera – Acalyprtratae). *Acta Amazonica*:10(3): 659-670.
- Alcock, J. 1998a. *Animal Behavior. An Evolutionary Approach*. Sinauer Associates, New York.
- Alcock, J. 1998b. Sleeping aggregations of the bee *Idiomelissodes duplocincta* (Cockerell) (Hymenoptera: Anthophorini) and their possible function. *Journal of the Kansas Entomological Society*. 7(1): 74-84.
- Bertram, B.C.R. 1978. Living in groups: predators and prey. In: *Behavioral Ecology: an evolutionary approach*. J.R. Krebs and N.B. Davies (eds.), Blackwell Scientific, Oxford, pp. 64-96.
- Chapman, R. F. 1998. *The Insects: Structure and function*. 4th edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chaverri, E. 1954. Anotaciones sobre la biología del *Antianthe expansa* Germar, plaga del pimiento en Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 2(2): 269-282.
- Cole, F. R. 1969. *The flies of Western North America*. University of California Press, Berkeley.
- Eberhard, W. G. 1980. Spider and fly play cat and mouse. *Natural History*. 89(1):56-61.
- Eberhard, W. G. 1994a. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of

- insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution* 48: 711-733.
- Eberhard, W. G. 1996. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press, Princeton.
- Eberhard, W. G. 1999. Mortal mimicry in the fly, *Plocoscelus* sp. (Diptera, Micropezidae). *Biotropica* 31(3): 535.
- Eberhard, W. G. 1999. Reproductive behavior of *Glyphidops flavifrons* and *Nerius plurivittatus* (Diptera, Micropezidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 71(2):89-107.
- Evans, H. E. 1984. *Insect Biology. A textbook of entomology*. Addison-Wesley Publishing Company, Massachusetts.
- Frankie, G. W. ; Vinson, S.B. y Coville, R.E. 1980. Territorial Behavior of *Centris adani* and it's reproductive function in the Costa Rican Dry Forest (Hymenoptera: Anthophorinae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 53(4):837-857.
- Grether, F. y Switzer, P. 2000. Mechanisms for the formation and maintenance of traditional night roost aggregations in a territorial damselfly. *Animal Behavior*, 60:569-579.
- Gullan, P.J. y Cranston, P.S. 2000. *The insects. An outline of entomology*. Second edition. Blackwell Science, London.
- Hoebeke, E. R. y Wheeler Jr., A. G. 1994. *Micropeza corrigiolata* (L.), a Eurasian stilt- legged fly (Diptera: Micropezidae) new to North America: Redescription, geographic distribution, and bionomics. *Proceedures of the Entomological Society of Washington* 96(3): 466-470.
- Hoglund, J. y Alatalo, R.V. 1995. *Leks*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Linsley, E. G. 1962. Sleeping aggregations of aculeate Hymenoptera-II. *Annals of the Entomological Society of America*. 55:148-164.
- Mallet, J. 1986. Gregarious roosting and home range in *Heliconius* butterflies. *National Geographic. Res.* 2:198-215.
- McAlpine, D. K. 1972. Observations on sexual behavior in some Australian Platystomatidae (Diptera, Schizophora). *Rec. Aust. Mus.* 29:1-10.
- McAlpine, J.F. y Wood, D. M. (eds.). 1989. *Manual of Nearctic Diptera*. Monograph No. 32. Research Branch Agriculture Canada. Vol. 3. p.1432.
- Merrit , R. W. y Peterson, B. V. 1976. A synopsis of the Micropezidae (Diptera) of Canada and Alsaka, with descriptions of four new species. *Canadian Journal of Zoology*. 54:1488-1506.
- Michener, C.D. 1974. *The Social Behavior of the Bees. A Comparative Study*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Oldroyd, H. 1964. *The natural history of flies*. W. W. Norton and Company, Inc., New York.

- Rau, P. y Rau, N. 1916. The sleep of insects: an ecological study. *Annals of the Entomological Society of America*. 9 (3): 227-274.
- Rodriguez, R. L. 1998. Possible female choice during copulation in *Ozophora baranowskii* (Heteroptera: Lygaeidae): Female behavior, multiple copulations, and sperm transfer. *Journal of Insect Behavior*. 11(5): 725-741.
- Stern, D.L., Whitfield, J.A., Foster, W.A. 1997. Behavior and morphology of monomorphic soldiers from the aphid genus *Pseudoregma* (Cerataphidini, Hormaphididae): Implications for the evolution of morphological castes in social aphids. *Insectes Soc.* 44:379-392.
- Steyskal, G. C. 1964. Larvae of Micropezidae (Diptera), including two species that bore in ginger roots. *Annals of the Entomological Society of America* 57:292-296.
- Stiles, G. 1990. La avifauna de la Universidad de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 38:361-381.
- Switzer, P.V. 1993. Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology*, 7:533-555.
- Teskey, H. J. 1972. The mature larva and pupa of *Compsobata univitta* (Diptera: Micropezidae). *The Canadian Entomologist* 104:295-298.
- Thornhill, R. y Alcock, J. 1983. The evolution of insect mating systems. Harvard University Press, Cambridge.
- Townes, H. 1969. The genera of Ichneumonidae, Part. 2. *The American Entomological Institute*, No. 12.
- Tuskes, P. M., and L. P. Brower. 1978. Overwintering ecology of the monarch butterfly, *Danaus plexippus* L., in California. *Ecol. Entomol.* 3: 141-153.
- Wheeler, W. M. 1924. Courtship of the *Calobatas*. *J. Heredity* 15:485-495.
- Wilkinson, G. S. y Dodson, G. N. 1996. Function and evolution of antlers and eye stalks in flies. In: H. Choe y B. Crespi (eds.), *Mating Systems in Insects and Arachnids*. Harvard University Press, Massachusetts, pp. 310-328.
- Yackel, A. 2000. Communal roosting in insects. En el internet.
- Yeates, D. 1992. Immature stages of the apterous fly *Badisis ambulans* McAlpine (Diptera: Micropezidae). *Journal of Natural History*, 26: 417-424.
- Young, A. M., and J. H. Thomason. 1975. Notes on communal roosting of *Heliconius charitonius* (Nymphalidae) in Costa Rica. *Jour. Lepid. Soc.* 29: 243-255.

# RESERVA LEONEL OVIEDO UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

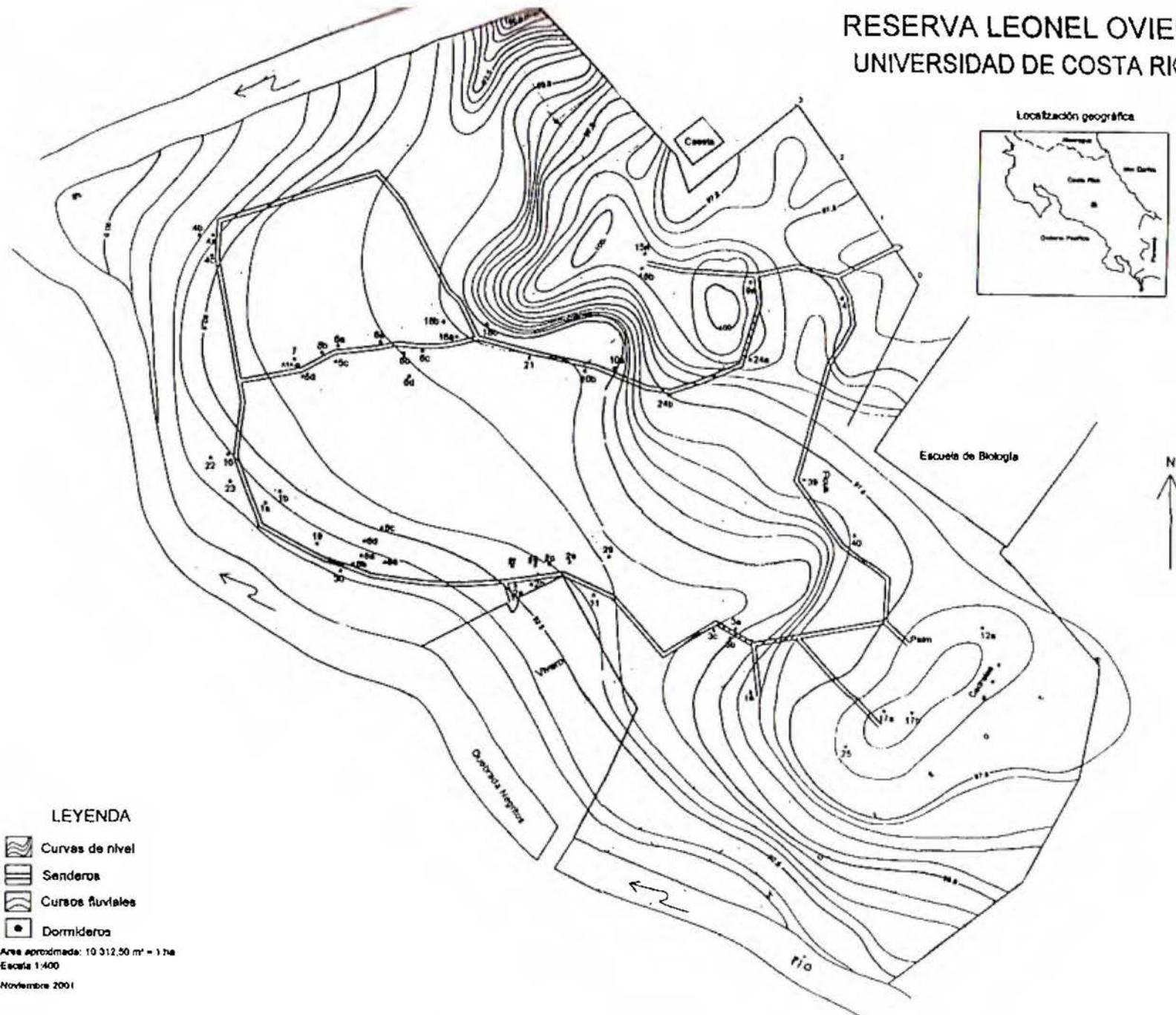
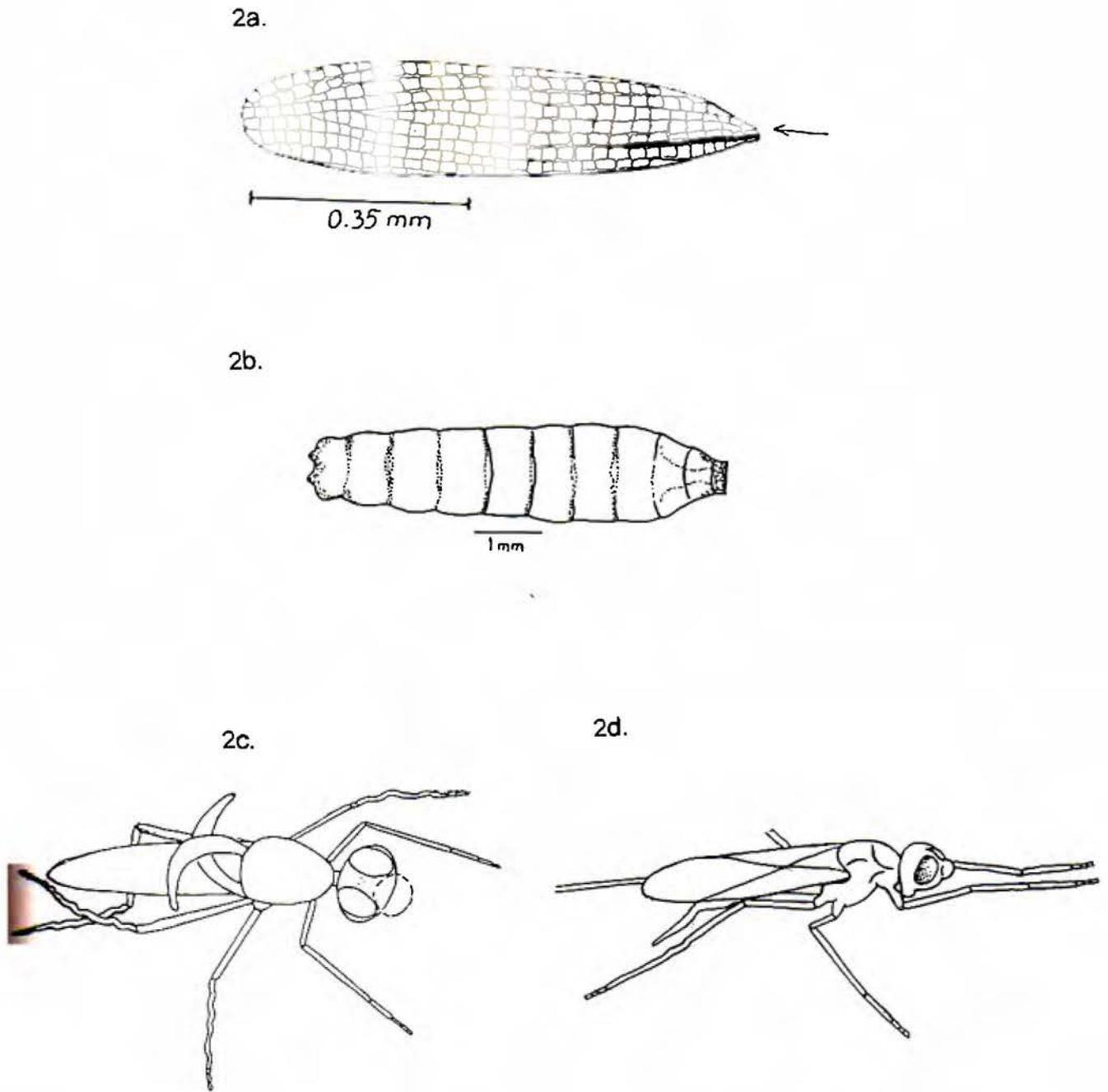


Fig. 1. Mapa de la reserva Leonel Oviedo, ubicación de los senderos, y dormideros ocupados por la mosca *P. viriolatus*.



**Fig. 2a.** Huevo de *P. viriolatus*; **2b.** Pupario de *P. viriolatus*; **2c.** Adulto recién emergido con alas y patas comprimidas y extendiendo el ptilinum; **2d.** Adulto recién emergido en proceso de estiramiento de patas y alas.

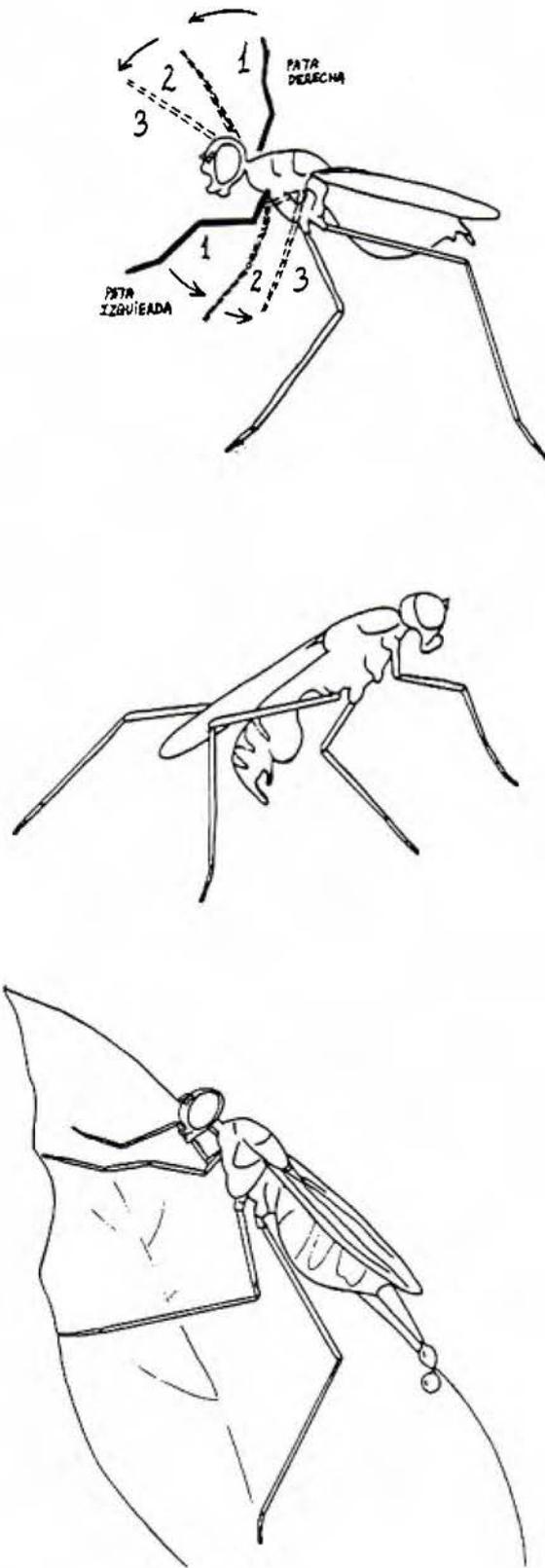


Fig. 3a. Movimiento circular de patas delanteras ("brazadas") durante la noche; 3b. Macho inflando el abdomen antes de la cópula; 3c. Hembra acumulando gota post-copulatoria en la punta de su ovipositor.

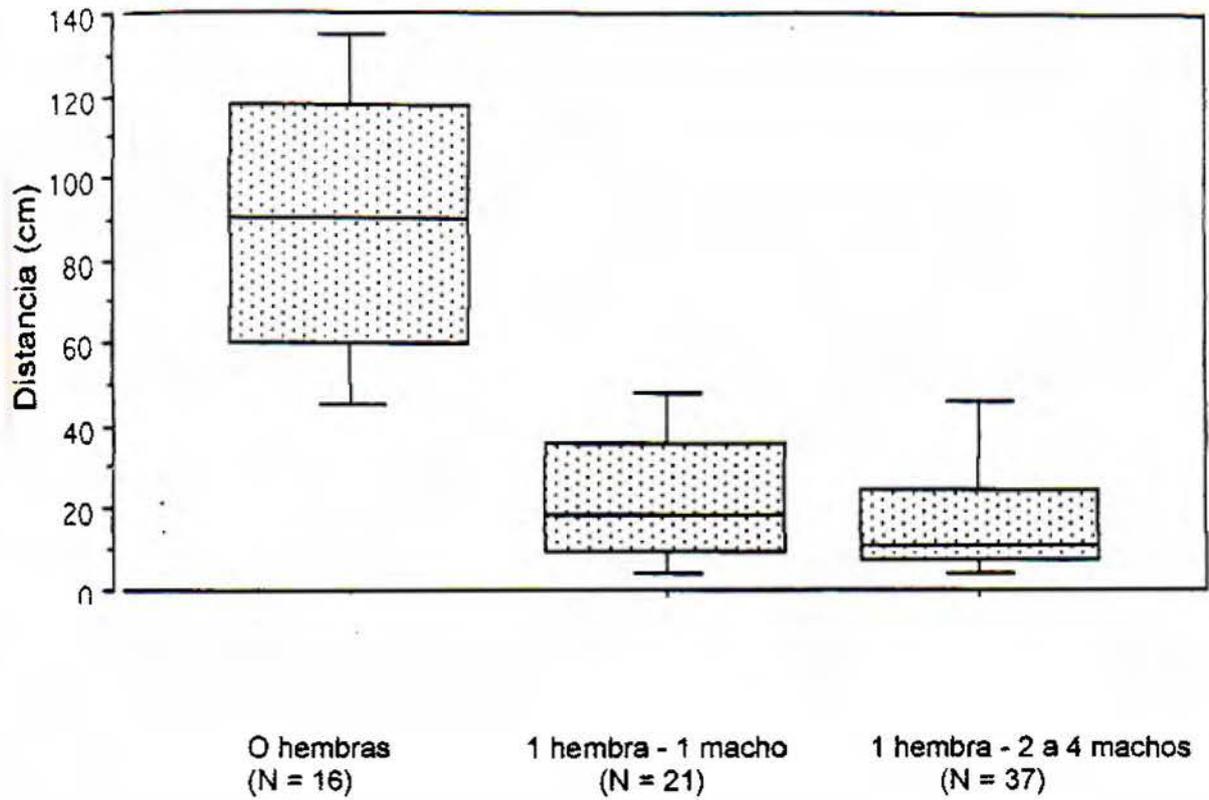


Fig. 4. Distancia entre individuos en dormitorios (N = 74 agrupaciones).

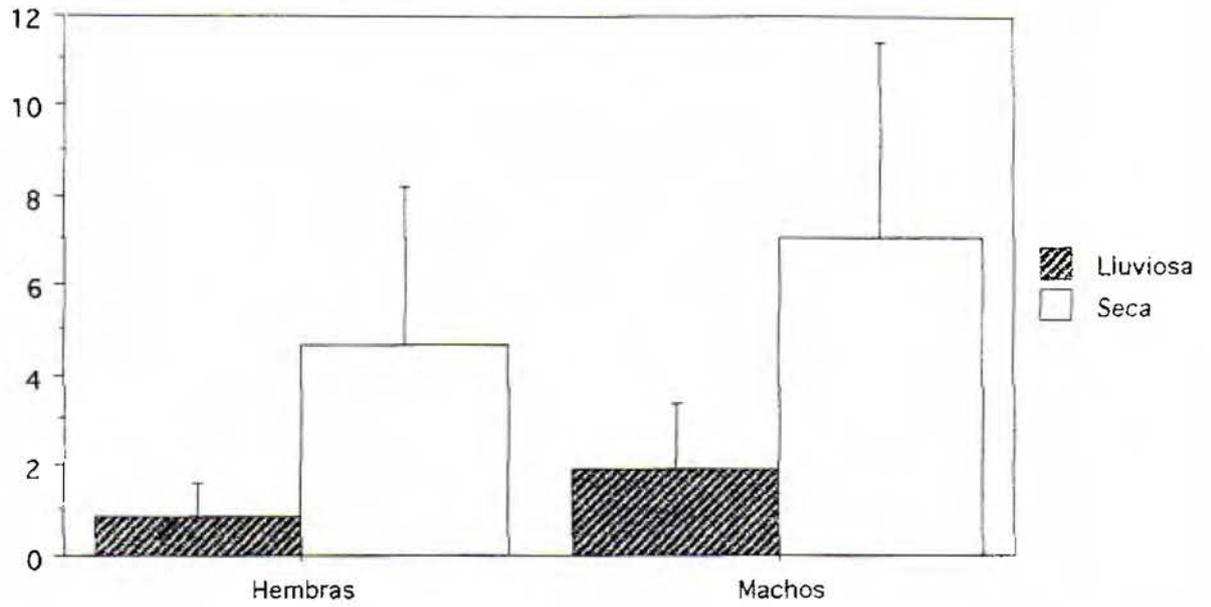


Fig. 5. Diferencias en el número de hembras y machos en las estaciones lluviosa (N = 406, # de noches = 67) y seca (N = 420, # de noches = 42). Se agruparon los resultados de 21 dormiderosrevisados en ambas épocas. (Para machos: Prueba de Mann-Whitney U = 222,  $p < 0.0001$ . Para hembras: Prueba de Mann-Whitney U = 223.5,  $p < 0.0001$ ).

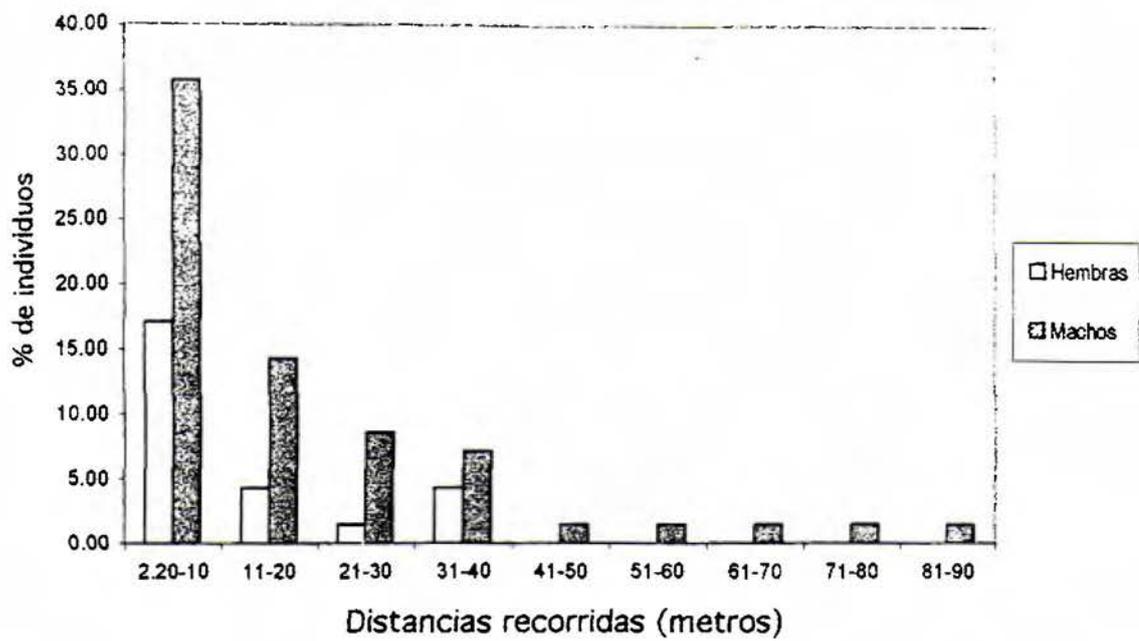


Fig. 6. Distancias recorridas por hembras y machos que utilizaron 2 y 3 dormitorios (N=70).

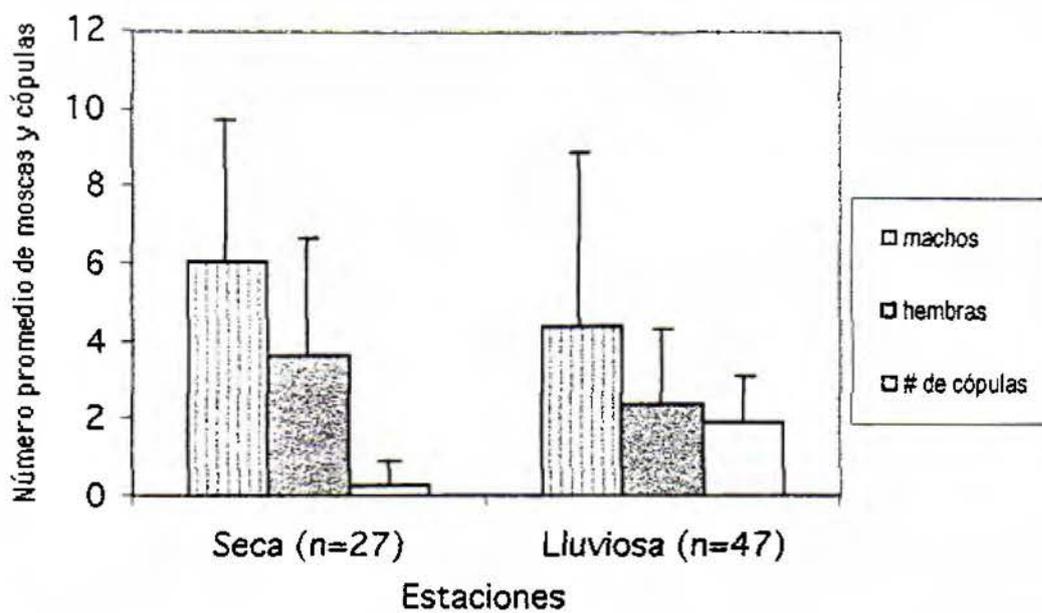


Fig.7. Número promedio de machos y hembras en agrupaciones nocturnas y promedio de cópulas durante la estación: Seca y Lluviosa (Prueba de U de Mann Whitney para número de cópulas:  $U = 97$ ,  $p < 0.0001$ ).

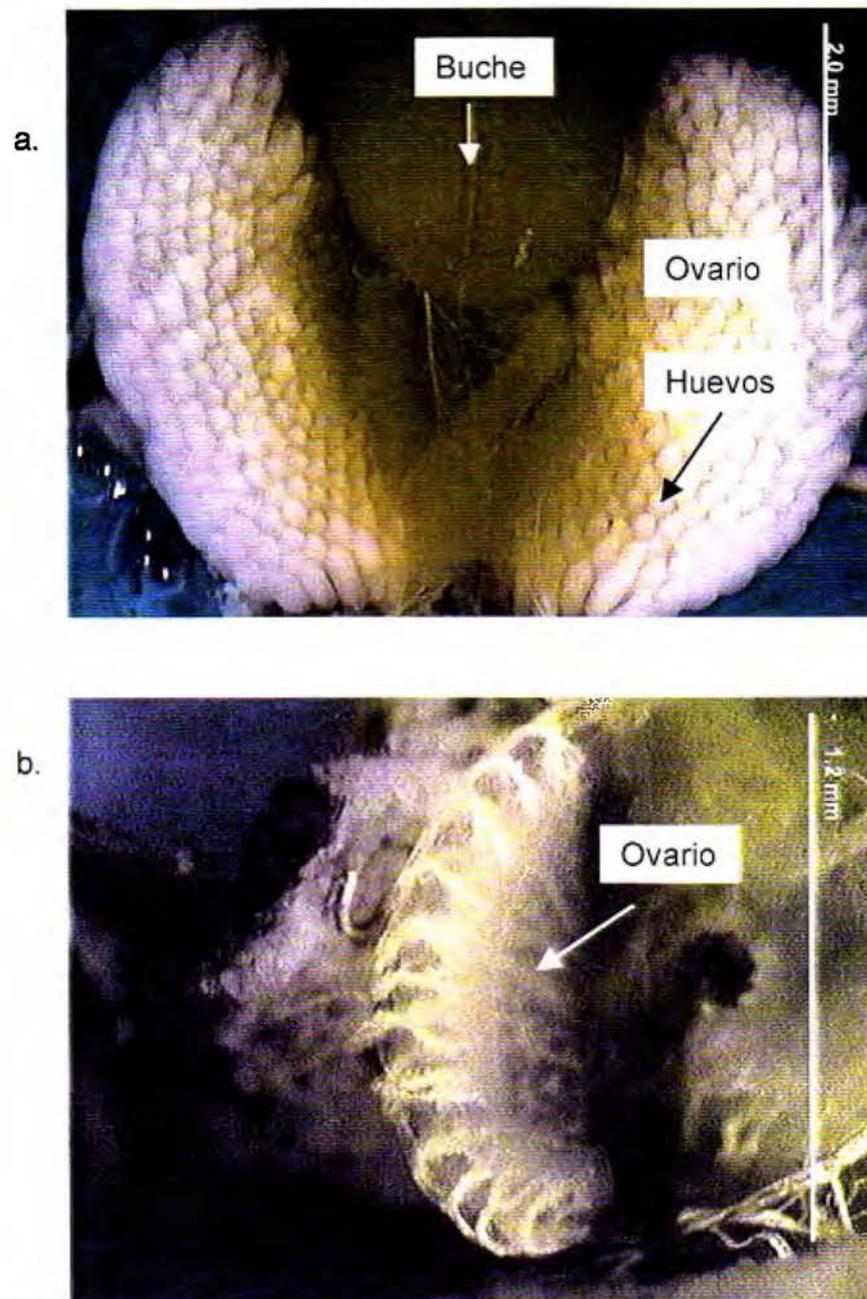


Figura 8. a) Ovarios desarrollados con huevos visibles en hembras colectadas en la época lluviosa y b) ovarios sin desarrollo en hembras colectadas en la época seca.

Cuadro 1. Número de *P. violatus* bajo un pequeño árbol de *Cedrela odorata* (Meliaceae) infestada de Homopteros. Conteo de individuos por 2 horas. Cada región es el área directamente debajo de hojas infestadas donde cae el excremento dulce.

Regiones	# total moscas	Machos	Hembras	# peleas	Comiendo	# Homopteros
A	11	10	1	0	no	0
B	0	0	0	0	no	0
C	78	78	0	3	si	73
D	59	57	2	5	no	40
E	7	7	0	0	si	12
F	25	25	0	1	si	22
G	0	0	0	0	no	0
H	75	75	0	6	no	70
I	7	7	0	1	no	19

Cuadro 2. Tamaño promedio del ovario izquierdo de *P. violatus* en dos estaciones climáticas.

Medida de ovario (mm)	SECA N = 21	LLUVIOSA N = 21	valor U	Probabilidad Prueba de U de Mann-Whitney
grosor	0.24±0.17	0.53±0.21	3.89	p < 0.001
ancho	0.68±0.35	1.97±0.69	4.49	p < 0.001
largo	1.23±0.50	2.80±0.70	5.06	p < 0.001

Cuadro 3. Patrones de la conducta sexual de machos y hembras en el campo (N = 35) y el porcentaje de cópulas donde se observaron las conductas. Los tamaños de muestra diferentes están en paréntesis.

ANTES DE LA COPULA					
MACHO					
	# Cópulas	%		# Cópulas	%
• Infla 4to y 5to segmento del abdomen	45	100			
• Eleva abdomen de arriba a abajo enfrente de la hembra	23 (N=21)	100			

DURANTE LA COPULA					
MACHO			HEMBRA		
	# Cópulas	%		# Cópulas	%
• Frota abdomen de hembra con patas traseras.	15	71.4 (N=21)	• Se sacude de lado y un poco hacia adelante	32	91.4
• Vibra alas hacia adelante	29	82.9	• Toca al macho en la cabeza con patas delanteras estradas hacia atrás	34	97.1
• Beso con gota	18	51.4	• Se limpia cabeza con patas delanteras y luego las pasa por su proboscis.	28	80
• (Beso seco)	33	94.3	• Eleva las alas y las abre lateralmente	30	85.7
• Levanta hacia arriba con su genitalia el abdomen de la hembra.	35	100%	• Frota el lado ventral de su propio abdomen con sus patas delanteras.	9	25.7
• Levanta el segundo par de patas y flexiona tarsos.	22	62.9	• Camina con el macho acoplado	14	40
• Desliza 2ndo y 3er par de patas sobre la superficie de la hoja.	29	82.9			
• Sujeta patas traseras y/o alas de hembra con su 2ndo o 3er par de patas.	24	68.6			

DESPUES DE LA COPULA		
	# Cópulas	%
• Después de la cópula, extendiendo ovipositor y deposita una gota que puede contener esperma	23 (N=)	65.7

## Capítulo 2

### Comportamiento sexual de *Ptilosphen viriolatus* (Diptera: Micropezidae): diálogo entre macho y hembra, y la posible función de la alimentación nupcial.

#### Resumen

Se describe el comportamiento sexual de la mosca *Ptilosphen viriolatus* y se evalúa la posible función del cortejo copulatorio y la alimentación nupcial. Estas moscas se aparean únicamente en la madrugada en los mismos sitios donde pasan la noche en grupos. El cortejo pre-copulatorio es muy breve, el macho infla la parte ventral de su abdomen y por lo general la hembra se acerca al macho. El macho ejecuta un elaborado cortejo copulatorio compuesto de siete comportamientos que incluyen regalos nupciales. Algunos comportamientos de la hembra inducen al macho a entregar más regalos y pueden interpretarse como solicitudes. A veces la hembra descarta esperma después de la cópula y esto puede representar un mecanismo de elección críptica de la hembra, ya que a mayor cantidad de sustancia transferida, menos probable es la presencia de espermatozoides en la gota descartada. Una manipulación experimental de la calidad de la alimentación no produjo efecto en el cortejo del macho ni en la respuesta de la hembra. Tampoco se observaron diferencias en la disposición a copular de hembras y de machos bajo diferentes tratamientos de comida, como sería esperado, si es que la nutrición fuese importante. Así se indica que la alimentación nupcial funciona como un esfuerzo de apareamiento por parte del macho, y no como una inversión paternal.

#### Introducción

El cortejo durante la cópula podría tener la función de inducir a la hembra a responder de una manera que favorezca a la reproducción del macho (Andersson 1994). Para poder ejercer una elección, la hembra requiere información acerca del valor de su pareja, en cuanto a recursos materiales o beneficios de tipo genético (Thornhill y Alcock 1983). Una forma de cortejo es la alimentación nupcial (Thornhill y Alcock 1983). Esta conducta es también llamada trofalaxis en el apareamiento (Freidberg 1981). Consiste de la transferencia nutricional del macho a la hembra durante y/o después de la cópula (Vahed 1998). Hay un debate acerca de las presiones selectivas responsables en la evolución y mantenimiento de esta conducta en cuanto a que si la alimentación nupcial en insectos constituye una forma de *inversión paternal* o de *esfuerzo de apareamiento*. En el primero, la conducta funciona para incrementar el éxito reproductivo y/o número de hijos del macho donante de regalos, debido a que los recursos que el transfiere son utilizados por la hembra para producir más o mejores crías (Thornhill 1976). Si la conducta es un *esfuerzo de apareamiento*, funciona como una forma de atraer hembras, facilitar el acoplamiento y maximizar la transferencia

del eyaculado, y/o aumentar el porcentaje de los huevos fertilizados por sus espermatozoides (Simmons y Parker 1989). Estas dos hipótesis no son mutuamente excluyentes (Vahed 1998).

El cortejo copulatorio también puede servir para influenciar la elección críptica de la hembra. Un mecanismo de elección críptica es el descarte de esperma del macho con quien copuló. Esto se ha observado en mamíferos, desde humanos (Baker y Bells 1993 en Eberhard 1996), cebras (Ginsberk y Huck 1989 en Eberhard 1996), en aves (Birkhead and Moller 1992), reptiles y más de cien especies de invertebrados (Eberhard 1996). En la mosca *Ptilosphen violatus* (Micropezidae), el cortejo copulatorio es muy elaborado e incluye la alimentación nupcial del macho a la hembra. A veces la hembra descarta espermatozoides después de la cópula (Capítulo 1). El apareamiento se lleva a cabo únicamente en la madrugada en los sitios de descanso nocturno donde se reúnen machos y hembras. Se distingue a la hembra por presentar un largo aparato ovipositor que por lo general lo lleva flexionado anteriormente (Fig. 1a) y los machos tienen el aedeagus dentro del epandrium, que está formado por los últimos tergitos del abdomen (Fig.1b). En todos los Micropezidae, los machos tienen en el quinto esternito una modificación esclerotizada en forma de horqueta (Fig. 2a) que es única en cada especie.

En este estudio se describe el comportamiento sexual de *P. violatus* y se evalúa la posible función del cortejo copulatorio y la alimentación nupcial. Se conoce muy poco acerca del comportamiento sexual en esta familia. En el reporte más antiguo (Wheeler 1924) se describe como al inicio de la cópula el macho de las moscas *Cardiophala myrmex* contacta su boca con la boca de la hembra y coloca un gota en ésta. Durante la cópula continua realizando contactos de boca con los ojos de la hembra. Otras dos especies de *Taeniaptera*, y en *Grallipeza sp.* (Eberhard 1994, Eberhard no publ. y Chavez, no publ.) también realizan esta conducta durante la cópula. En otros dípteros, como Tephritidae, se ha observado la transferencia de una sustancia antes (Sivinsky et al. 2000) y después de la cópula (Freidberg 1982). La transferencia de sustancias en el apareamiento también se ha reportado en Asteiidae, Drosophilidae, Ephyndidae, Sciomyzidae (Sivinsky et al. 2000).

## **Materiales y Métodos**

### Estudio de campo

Las moscas fueron estudiadas en la Reserva Ecológica Leonel Oviedo, ubicada en el campus de la Universidad de Costa Rica, San Pedro, a 1100 m.s.n.m., desde agosto de 1999 hasta agosto del 2000. También se realizaron visitas esporádicas de septiembre a noviembre del 2001. Tanto hembras como machos se localizaron en agrupaciones nocturnas durante 163 visitas nocturnas. Durante 47 noches, se marcaron los individuos con etiquetas de plástico y códigos de colores (Capítulo 1). En 63 madrugadas se visitaron los mismos lugares de la noche anterior y se buscaron moscas cortejando y copulando.

Se grabaron aproximadamente 80 horas de interacciones y cópulas en el campo con una cámara de vídeo digital Hi8, SONY DCR-TR7000 NTSC, 360X zoom, 30 marcos/segundo, con un lente macro de 2X más 3 lentillas de 1X de aumento cada una. La cámara tenía incorporada una luz infraroja que fue usada para las filmaciones en la madrugada cuando todavía se encontraba oscuro en el bosque para no espantar a las moscas. La cámara fue colocada sobre un trípode, aproximadamente de 30 a 45 cm de la pareja. Las filmaciones de cassettes de 8 mm fueron copiadas a cintas de VHS para su análisis detallado.

Después de cada cópula se observó a la hembra mientras permaneció en el área del dormidero para ver si depositó una gota con el ovipositor. Se aplicó una placa de microscopía a cada gota depositada, y así se colectó una fracción del líquido, la cual se cubrió con un cubreobjetos. Posteriormente se revisaron las placas sin tinción bajo el microscopio para determinar si la gota contenía espermatozoides.

#### Estudio en cautiverio.

Desde octubre hasta diciembre del 2000 se realizó en estudio en cautiverio para determinar el posible efecto de la dieta en el comportamiento sexual de ambos sexos. Se colectaron 25 individuos (13 machos, 12 hembras) en los dormideros de la reserva Ecológica Leonel Oviedo. Se colocaron los individuos en tres terrarios de 61 x 31 x 30 cm. Se usaron dos terrarios para realizar el experimento y uno para mantener individuos adicionales en proceso de habituación. La habituación previa al cautiverio duró dos semanas. Cada terrario tuvo una capa de 1.5 cm de hojarasca húmeda dispuesta en el piso del terrario como una alfombra y dos troncos en descomposición de aproximadamente 20 cm de largo y 5 cm de diámetro. La consistencia de los troncos fue suave y esponjosa. También se incluyeron dos arreglos de hojas plásticas sujetos en una esponja sintética para ser usada como percha por las moscas.

Se sometió a los individuos de diferentes terrarios a un régimen alimenticio cuantitativamente rico o pobre. La alimentación en cautiverio consistió de una ración diaria de: excremento de vaca húmedo, 1.5 cm<sup>3</sup> de atún con una semana de descomposición, 5 ml de miel de abejas diluida al 75% y colocada con un gotero sobre la vegetación artificial dos veces al día. Los terrarios también fueron rociados al medio día con 250 ml de agua, para mantener una humedad relativa alta y un activo proceso de descomposición de la hojarasca y troncos. El experimento duró 38 días.

Durante la habituación, se colocaron diariamente los discos petri con atún, excremento, y se goteó la miel de abejas. A partir del 14 de noviembre, cuando el experimento empezó, el Terrario 1 permaneció por dos días con alimento y el Terrario 2 sin alimento. El tercer día se retiró el alimento del Terrario 1 y se colocó alimento fresco en el Terrario 2. Se repitió este cambio cada tercer día. De esta manera, cada Terrario constituyó su propio control.

Cada día a las 5:00 de la mañana se revisaron los terrarios y se filmaron las interacciones entre los machos y las hembras. Se grabaron aproximadamente 36 horas de comportamiento sexual y otras

interacciones. Las cópulas fueron filmadas al azar, dependiendo en cuál terrario había mas actividad, pero se registró en forma escrita la mayoría de interacciones en ambos terrarios. Cuando ocurrieron cópulas al mismo tiempo se escujo aquella que empezó primero. Se observó a los individuos hasta una hora después de terminada la cópula para poder recojer en placas microscópicas las gotas post-copulatorias, que fueron depositadas.

Todas las ilustraciones, excepto 1a y 1b (las cuales fueron dibujadas de especímenes bajo el estereoscopio), fueron trazadas de imágenes de vídeo. Las porciones de los individuos que estaban fuera de foco en el vídeo son omitidas de los dibujos al igual que algunas patas.

La terminología de algunos comportamientos fue adoptada de Freidberg 1982. La conducta denominada "beso", se refiere a la acción del macho de estirar su proboscis y tocar los ojos, cabeza o proboscis de la hembra.

Especímenes testigos fueron depositados en el Museo de Entomología de la Universidad de Costa Rica.

#### Análisis de vídeo

La mayoría de las secuencias de comportamientos sexuales se analizaron en marcos por segundo. Para aquellas conductas que ocurrieron casi continuamente a lo largo de la cópula, como los toqueteos de la hembra hacia el macho y las sacudidas de la hembra, se cuantificó la duración de cada sesión de toqueteos o sacudidas y no la acción de tocar de cada pata o la acción de moverse de lado a lado. Se agruparon como la misma sesión a aquellas secuencias con interrupciones de menos de cinco segundos.

El número total de "besos" comprendió la suma de los besos con gota de líquido visible y los besos sin gota visible. Los besos "secos" podrían tener volúmenes pequeños de líquido que no fueron detectables. Por lo tanto dentro de esta categoría en realidad se agrupan la posible ausencia total de líquido y las pequeñas cantidades de sustancia.

#### Análisis de laboratorio

El contenido de las gotas emitidas por las hembras después de la cópula se cuantificaron bajo los siguientes criterios: (1) "Poco": no excedían a diez espermatozoides; (2) "Medio": si se podían contar más de 10 espermatozoides y se encontraban dispersos; (3) "Muchos": si había de una a tres masas de espermatozoides enmarañados y era difícil distinguir unidades, también habían espermatozoides dispersos entre las marañas; y (4) "Muchisimos": cuando habían cinco o mas marañas de espermatozoides. Las diferencias podrían estar influenciadas por el método de colección de la fracción de la gota.

### Análisis estadístico

Para determinar las diferencias en las distribuciones de los comportamientos en cada cópula, se calcularon los valores esperados de la siguiente manera:

$Y =$  lapsos de duración de  $X$  segundos durante una cópula (duración de la cópula (seg)/  $X$  segundos).

$Z =$  número de lapsos de  $X$  segundos donde que ocurre el comportamiento para  $X$  segundos.

El promedio de  $Z$  es la probabilidad de que un comportamiento ocurra en un lapso. El valor esperado (VE) si es que ocurrió el comportamiento es  $Y/$  el promedio de  $Z$  y si no ocurrió el comportamiento es  $Y-VE$ .

Todos los promedios van seguidos por  $\pm 1$  desviación estándar.

## **Resultados**

### ***Cortejo Pre-copulatorio***

Durante los minutos antes de los encuentros sexuales, tanto en el campo como en el cautiverio, las membranas pleurales de los últimos segmentos del abdomen del macho se hincharon en una zona en donde hay muchos pliegues (Fig. 3a). Cuando no está hinchado se distinguen los pliegues abdominales (Fig. 2b). el macho también oscilaba el abdomen de abajo a arriba, cuando la hembra estuvo posada en la misma hoja (Fig. 3b). La hembra se acercaba toqueteando repetidamente con sus patas delanteras la superficie de la hoja (Fig. 3b). Cuando un macho y una hembra se encontraban a menos de aproximadamente cinco cm de distancia, la hembra se agachaba (Fig. 3c) y realizaba más toqueteos sobre la hoja con sus patas delanteras. El macho se acercaba lentamente, también agachándose se colocó por delante y en posición perpendicular a la hembra (Fig. 3c). Luego se acercó más y se subió a la hembra.

### ***Cortejo Copulatorio***

Se analizaron filmaciones de 80 cópulas, 35 del campo y 45 del cautiverio. Los machos realizaron ocho comportamientos de aparente cortejo, y las hembras seis conductas durante la cópula y una luego de su finalización. Los comportamientos en el macho fueron: (1) frotó en dirección anterior-posterior la parte ventral del abdomen de hembra con los tarsos de su tercer par de patas (Fig. 3d); (2) vibró las alas hacia adelante, mientras se impulsaba anteriormente (Fig. 3e); (3) regurgitó de la boca, una gota, la cual depositó sobre la cabeza u ojos de la hembra (esto se denominó "beso con gota"). Cuando un macho iba a ofrecer una gota, el tiempo que tardó desde que empezó a acumularla hasta depositarla en los ojos de la hembra fue  $1.17 \pm 0.70$  segundos ( $N = 21$ ), (Fig. 3f); (4) extendió su proboscis y contactó la cabeza u ojos de la hembra pero no se observó una gota (se denominó "beso seco"); (5) levantó con su genitalia el abdomen de la hembra, oscilando de arriba a abajo (Fig. 3g); (6) levantó el segundo par de patas hacia arriba (Fig. 3h) para luego bajarlas a la altura del cuerpo, y sin tocar la superficie de la hoja flexionó los tarsos, girándolos

en forma semi circular (Fig. 4a); (7) deslizó el segundo y tercer par de patas sobre la superficie de la hoja y alternó el movimiento entre las patas medias y traseras de la hembra (Fig. 4b); (8) con el segundo o tercer par de patas, sujetó las patas traseras o alas de la hembra (Fig. 4c). Las frecuencias con las cuales estas conductas fueron incluidas en las cópulas se presentan en el Cuadro 1 y sus frecuencias durante la cópula en el Cuadro 2.

Una vez iniciada la cópula, la hembra realizó los siguientes comportamientos: (1) se sacudió de lado a lado y a veces de adelante hacia atrás intermitentemente (Fig. 4d); (2) alzó las patas delanteras y tocó los lados de la cabeza del macho (Fig. 3g); (3) se limpió los ojos y cabeza con los tarsos de las patas delanteras, y luego frotó los tarsos entre sí y se los pasó por la boca (Fig. 4e); (4) vibró las alas ligeramente y a veces las extendió totalmente hacia los lados (Fig. 4e); (5) frotaba el lado ventral de su abdomen con sus patas delanteras (Fig. 4f); (6) caminaba y a veces hacía brinco. Después de terminada la cópula la hembra extendió su ovipositor hacia atrás, evertió rítmicamente el epitelio interno, y poco a poco acumuló una gota, la cual fue depositada sobre la hoja (Fig. 4g). La frecuencia de estas conductas/cópula se presentan en el Cuadro 1, y las frecuencias de algunas durante la cópula en el Cuadro 2.

El promedio de duración de las cópulas fue de  $21.93 \pm 21.19$  minutos (de 7.8 segundos hasta 1 hora 25 minutos); el 73% de las cópulas duraron más de 30 minutos. Muchos de los comportamientos de ambos sexos ocurrieron simultáneamente en pocos segundos, como explosiones de actividad que reflejan una asociación, intercalados por episodios de menor acción. En la figura 5 se ilustra la secuencia esquemática de comportamientos en un minuto de una cópula real. El patrón general fue que al inicio de la cópula el macho frotó el abdomen de la hembra con las patas traseras. En el 95.2% (N = 20) de las cópulas, la hembra se agachó y su cuerpo tenía una inclinación de aproximadamente 30° grados con el sustrato, con el abdomen apuntando hacia arriba. Igualmente, en el 95.2% de las cópulas, el macho empezó a frotar el abdomen y desistió una vez que lo levantó  $0.78 \pm 0.55$  segundos antes de que la hembra levante el ovipositor. Los frotos se iniciaron en menos de un segundo después del inicio de la monta ( $X = 0.46 \pm 0.88$ ) y duraron un promedio de  $3.28 \pm 2.59$  segundos. Este comportamiento no ocurrió durante el resto de la cópula (Fig. 5). Esta coordinación sugiere que los frotos tienen el fin de estimularla para que levante su ovipositor y facilite el acoplamiento. En una ocasión cuando la posición de la cámara y la iluminación fueron favorables, se observó que el frote más largo (ocho segundos) y ocurrió mientras la hembra fallaba en insertar la punta del ovipositor en la horqueta del esternito del macho.

Las vibraciones alares del macho ocurrieron en los primeros cinco segundos desde el inicio de la monta en el 64.8% de 37 cópulas, aunque ocurrieron ocasionalmente a lo largo de la cópula. Cada vibración alar duró un promedio de  $0.71 \pm 0.59$  segundos. En el 51.4% (n = 37) de las cópulas donde la vibración de alas ocurrió al inicio, el macho vibró las alas durante o hasta 0.33 segundos después de que el macho terminó los frotos al abdomen de la hembra y mientras se impulsaba hacia adelante. En los restantes 29.7% de cópulas, vibró las alas durante o después de la primera

sacudida de la hembra; y en el otro 21.7% de los casos no realizó vibraciones alares al principio de la cópula. Las posteriores vibraciones de alas tuvieron una asociación con la sacudida de la hembra. En un 72% de las observaciones ocurrieron durante o inmediatamente después (0 a 3.8 segundos) de una sacudida ( $\chi^2 = 249.5$ ,  $p = 0.008$ ). (Fig. 5). La frecuencia de vibraciones alares del macho por minuto y la frecuencia de sacudidas por minuto de la hembra tuvieron una relación positiva con ( $R = 0.75$ ,  $p = 0.019$ ).

Los besos del macho ocurrieron desde el inicio de la monta y durante la cópula en todas las parejas excepto en tres cópulas. El tipo de "beso" más común fue el de tipo seco, apenas el 8% de los besos en 80 cópulas fueron "besos" con una gota visible.

Los tres comportamientos más frecuentemente realizados por la hembra fueron los toqueteos al macho con las patas delanteras, las sacudidas, y la vibración lateral de las alas. El porcentaje de tiempo dedicado a toqueteos tienen una relación positiva con el porcentaje de tiempo dedicado a sacudidas durante la cópula ( $R = 0.35$ ,  $p < 0.0001$ ) y con la frecuencia de vibraciones alares de la hembra ( $R = 0.42$ ,  $p < 0.0001$ ). Estas conductas se describen a continuación y se analiza su asociación entre sí y con los besos del macho.

El toqueteo de la hembra al macho con sus patas delanteras es casi continuo durante la cópula. En el 87.5% de las parejas la hembra toca al macho por primera vez al iniciarse la cópula, de 0.1 a 0.8 segundos antes de que el macho le de el primer beso. En el 68.5% ( $n=80$ ) de las cópulas, el toqueteo abarcó más del 50% de la duración de la cópula. Solamente en las cópulas cortas de uno y 4 minutos de duración, las hembras no tocaron al macho. La frecuencia total de besos por minuto del macho tuvo una fuerte relación con el porcentaje de tiempo que la hembra invirtió tocando al macho con sus patas delanteras (Prueba Rangos de Spearman  $R = 0.48$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig.7).

Las sacudidas de la hembra ocurrieron intermitentemente a lo largo de la cópula y duraron desde menos de un segundo hasta cinco minutos. Se pudo observar que las sacudidas por lo general preceden a los besos del macho (Fig. 5). Los besos del macho con gota o secos ocurren con mayor frecuencia (75.6%) durante los tres segundos después del inicio de las sacudidas de la hembra comparado con la frecuencia esperada al azar (el cálculo de este valor se explica en la metodología), es decir, parecen estimular al macho a dar besos ( $\chi^2 = 201.75$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 6). Además existe una relación positiva entre la frecuencia total de besos por minuto del macho y el porcentaje de tiempo que la hembra se sacudió durante la cópula (Prueba Rangos de Spearman  $R = 0.27$ ,  $p = 0.01$ ) (Fig.8).

Hubo una fuerte relación entre el porcentaje de tiempo que la hembra dedicó a sacudirse con la tasa de besos secos ( $R=0.84$ ,  $p=0<0.0001$ ) y entre el porcentaje de tiempo que la hembra dedicó toques al machos con la tasa de besos secos ( $R=0.58$ ,  $p=0.01$ ) (Fig. 9). Esta asociación no se observó al comparar estos comportamientos de la hembra con la tasa de besos con gota ( $R = 0.35$ ,

$p= 0.91$ ) con el porcentaje de tiempo dedicado a sacudirse ( $R =0.35$ ,  $p= 0.91$ ) y con el porcentaje de tiempo dedicado a toques al macho ( $R =0.24$ ,  $p= 0.93$ ).

Las vibraciones de alas de la hembra variaron en intensidad desde un ligero y continuo movimiento de arriba a abajo mientras descansaban sobre el dorso de la hembra, hasta una conspicua vibración en la que se extendieron hacia los lados del cuerpo. La frecuencia de vibraciones de alas por minuto y la frecuencia de sacudidas por minuto se encuentran relacionadas entre sí ( $R = 0.67$ ,  $p< 0.0001$ ). La frecuencia en que ambas ocurrieran asociadas fue mayor que comparada con un valor esperado si la vibración de alas ocurriera al azar a lo largo de la cópula ( $X^2 = 268.571$ ,  $p< 0.0001$ ). El frecuencia total de besos por minuto del macho también tuvo una relación positiva con la frecuencia de vibraciones alares por minuto de la hembra ( $R = 0.54$ ,  $p< 0.0001$ )(Fig. 10).

La frecuencia de deslizamiento del segundo y tercer par de patas del macho se observó en el 78.37% de las cópulas. Esta conducta también estuvo relacionada con la frecuencia de sacudidas de la hembra ( $R = 0.67$ ,  $p= 0.0001$ ) (Fig.11). La frecuencia de este comportamiento asociado a las sacudidas fue mayor al compararlo con un valor esperado ( $X^2 = 55.75$ ,  $p<0.0001$ ).

En el 97% de las cópulas el macho elevó las patas cuando terminó de sacudirse la hembra o dos segundos antes de que terminó de sacudirse. La frecuencia de deslizamiento de patas por minuto también tuvo relación con el número de veces que el macho sujetó las patas traseras de la hembra o el borde anterior de las alas ( $R =0.59$ ,  $p=0.0005$ ). La frecuencia con la que el macho deslizó sus patas por minuto y exitosamente agarró las patas y alas de la hembra fue significativamente mayor que el valor esperado si estas dos conductas hubiesen tenido una distribución al azar entre sí a lo largo de la cópula ( $X^2 = 197.472$ ,  $p<0.0001$ ).

La terminación de la cópula en general pareció estar determinada por el macho. En el 70.1% de las 77 cópulas donde hubo sacudidas de la hembra, el macho se desmontó de la hembra sin que hubiese una conducta particular, como la sacudida. En solo 23 casos la hembra se sacudió al final de la cópula, en 5 casos siguió haciéndolo de uno a cuatro segundos después de que el macho se desmontó.

### ***Gotas post copulatorias***

Después de desacoplarse 52 (65%) hembras de 80 cópulas, evertieron su ovipositor y emitieron una gota de líquido. La formación de la gota duró un promedio de  $131.29 \pm 88.24$  segundos. En el otro 35% de las hembras no se vio este comportamiento, ya que salieron volando y se las perdió de vista. La deposición de la gota sobre el sustrato ocurrió desde 23.2 segundos a 6.6 minutos después de separarse. Se filmó la cópula y se colectaron gotas de 34 hembras. Estas emitieron o una gota (62.4%), dos gotas (30%), o tres gotas (7.6%). El tamaño de las gotas varió desde un poco más grande que el orificio del ovipositor hasta aproximadamente  $1\text{mm}^3$  (Fig. 4g). La coloración de las gotas también varió desde transparentes blanquecinas (32.35%), amarillentas

(29.41%), café claras (17.6%), y café oscuras a negras (20.5%). El 65.7% contenían espermatozoides (Fig. 12a, b).

En todos los colores de gotas se encontraron espermatozoides excepto en las cafés y negras. No se encontró una asociación entre el color de la gota y la estimación de la cantidad de esperma. Sin embargo las gotas blancas y amarillentas, contenían más espermatozoides; y en las gotas café oscuras y negras no se detectaron espermatozoides (Fig. 13).

Las cópulas que terminaron con una gota sin espermatozoides tuvieron un mayor promedio de besos con gota visible (Prueba de U de Mann Whitney  $U = 22$ ,  $p = 0,032$ ); también tuvieron una mayor proporción de besos con gota (número de besos con gota/ número total de besos) (Prueba de U de Mann Whitney  $U=21$ ,  $p=0.02$ ). No se encontró una relación entre presencia o ausencia de esperma con las siguientes variables: el número total de besos por minuto (Prueba de U de Mann Whitney  $U = 48$ ,  $p = 0.68$ ); la duración de la cópula (Prueba de U de Mann Whitney  $U = 31$ ,  $p = 0,12$ ); el porcentaje de tiempo dedicado a sacudidas (Prueba de U de Mann Whitney  $U = 43$ ,  $p = 0.46$ ); el porcentaje de tiempo dedicado a toqueteos de la hembra al macho (Prueba de U de Mann Whitney  $U = 43$ ,  $p = 0.46$ ); o la tasa de vibraciones alares del macho (Prueba de U de Mann Whitney  $U = 48$ ,  $p = 0.68$ ).

En cautiverio se observaron hembras que durante el resto del día depositaron una o dos gotas, de las cuales se colectaron tres; ninguna contenía esperma; probablemente se trataba de materia fecal.

Inmediatamente después del desacoplamiento, algunas parejas volvieron a acoplarse hasta por cuatro veces. Estos acoplamientos duraron desde nueve segundos hasta 30 minutos ( $N=9$ ). En seis cópulas la segunda tuvo una menor duración que la primera; en los otros tres casos, donde los individuos se acoplaron tres veces, la duración de la cópula fue incrementando. El único patrón de comportamiento que en todas las recópulas incrementó fue el toqueteo de la hembra al macho.

En una ocasión se observó una rara interacción en el campo, en la cual se demostró que el líquido regurgitado por el macho fue atractivo para las hembras. Dos hembras se acercaron a una pareja y tomaron la sustancia que el macho estaba depositando sobre los ojos de su pareja. Una hembra ladrona extendió sus partes bucales y tocó 45 veces la cabeza, tórax y directamente la boca del macho, y tocó a la hembra en cópula 32 veces, en los ojos y en la boca. La segunda hembra tocó 36 veces al macho principalmente el tórax y la boca y 48 veces la cabeza de la hembra en cópula. El macho continuaba dando besos secos a su pareja y luego de hacerlo las otras hembras recogían la sustancia. Este evento duró siete minutos.

6

#### ***Efectos de la dieta en el comportamiento sexual en cautiverio***

En total ocurrieron 55 cópulas involucrando 13 machos y 7 hembras en los terrarios. Se analizaron las filmaciones en detalle de 41 cópulas. Estas fueron escogidas procurando que estuvieran filmadas desde el principio. En los análisis se compararon tanto los dos días de cada

tratamiento juntos como también solo el segundo día de los tratamientos por separado, debido a que en estos días se suponía que se intensificaba el efecto del tratamiento. La hipótesis fue que si el líquido transferido por el macho era nutritivamente rico, una dieta pobre debería reducir la frecuencia de los comportamientos de regurgitación del macho y aumentar la frecuencia de los comportamientos de solicitud de la hembra y la frecuencia de cópulas. El 69 % de las peleas entre machos (Ver Cap. 1) ocurrieron cerca de la comida en el primer día con comida. Las hembras también se peleaban cerca de la comida cuando se ponía comida luego de dos días sin alimento, pero no en otros días. Estas peleas señalan que la modificación experimental de comida tuvo un efecto importante sobre el comportamiento de las moscas, y justifican las predicciones.

Al comparar todos los comportamientos de los machos entre el campo y el cautiverio (Cuadro 2), se encontró que cuatro comportamientos ocurrieron con mayor frecuencia en el campo que en el cautiverio: el número total de besos, el número de besos secos, el deslizamiento de patas y el levantamiento de patas. En la hembra, el porcentaje de toqueteos con las patas delanteras y la frecuencia de vibraciones de las alas por minuto fueron significativamente mayores en el campo. El porcentaje de tiempo que la hembra se limpió la cabeza fue menor en el campo que en cautiverio (Cuadro 2).

La duración de las cópulas fue muy variable, con un promedio de  $14.6 \pm 12$  minutos ( $N=45$ ). La dieta no tuvo efecto en la duración de la cópula (Prueba de U de Mann Whitney,  $U = 182$ ,  $p = 0.56$ ). Varios patrones en los datos no concuerdan con las predicciones de la hipótesis de que el material regurgitado era nutritivamente rico. No hubo un efecto de la dieta en la disposición de las moscas a copular. No hubo diferencias al comparar la proporción de machos que cortejaban (inflando el abdomen) en días con comida y días sin comida (Prueba de U de Mann Whitney,  $U = 387$ ,  $p = 0.65$ ). De las 55 cópulas registradas en las hembras, 29 ocurrieron cuando los individuos estaban bajo el tratamiento de comida y 26 bajo el tratamiento sin comida ( $X^2 = 0.068$ ,  $gl = 1$ ,  $p = 0.79$ ) (Fig. 14a). Igualmente al analizar el número de cópulas de los machos, este no difirió significativamente bajo los dos tratamientos ( $X^2 = 3.21$ ,  $gl = 1$ ,  $p = 0.07$ ) (Fig. 14b). En resumen, los machos parecían estar dispuestos con o sin comida. Las hembras también estaban igualmente dispuestas.

La manipulación de la dieta no afectó el número total de besos por cópula del macho (Prueba de U Mann-Whitney,  $U = 228.7$ ,  $p = 0.85$ ). El promedio de besos por cópula del macho fue  $30.88 \pm 38.23$  ( $N=41$ ), en tres cópulas el macho no dio ningún beso. La proporción de besos que tenían gota (# de besos con gota dividido para el número total de besos) fue ligeramente menor en los días sin comida ( $0.18 \pm 0.22$ ) comparado con los días con comida ( $0.27 \pm 0.21$ ) (Prueba de U Mann-Whitney,  $U = 237.5$ ,  $p = 0.052$ ). Sin embargo, la frecuencia de besos por minuto por cópula en el primer, segundo y tercer día del tratamiento no fueron significativamente diferentes (Prueba de Kruskal Wallis,  $p=0.81$ ). No hubo diferencias en la frecuencia de besos por minuto en los individuos bajo un régimen Sin Comida día 1 (promedio de puesto= 9.71) versus Sin comida día 2 (promedio

de puesto =8.5) (Prueba de U Mann-Whitney,  $U=0$ ,  $p=0.62$ ); ni Comida día 1 (promedio de puesto= 7.6) versus Sin Comida día 1 (promedio de puesto= 9.7) (Prueba de U Mann-Whitney,  $U =23$ ,  $p=0.36$ ). Sin embargo, en el segundo día sin comida la frecuencia de besos con gota por minuto fue un poco menor (promedio de puesto=14.9) que en el segundo día con comida (promedio de puesto=19.4) (Prueba de Kruskal Wallis  $p = 0.048$ ) al igual que la proporción de besos con gota (Prueba de U de Mann Whitney,  $U= 8$ ,  $p=0.01$ ). Sin embargo la prueba post hoc de Bonferroni no confirmó una significancia estadística de esta relación ( $p=0.055$ ) (Cuadro 2).

El tratamiento no tuvo un efecto en la frecuencia de vibraciones alares por minuto del macho (Prueba de U de Mann Whitney,  $U=183$ ,  $p =0.57$ ), ni en la frecuencia de deslizamiento de patas por minuto (Prueba de U de Mann Whitney,  $U=251$ ,  $p=0.84$ ), ni en la frecuencia de levantamiento de patas por minuto (Prueba de U de Mann Whitney,  $U=252.5$ ,  $p=0.86$ ), ni en la frecuencia de sacudidas por minuto de la hembra (Prueba de U de Mann Whitney,  $U=178$ ,  $p=0.49$ ), ni en el porcentaje de tiempo que la hembra dedicó a toques (Prueba de U de Mann Whitney,  $U = 141.5$ ,  $p = 0.098$ ) (Cuadro 2).

Como en las cópulas en el campo, hubo una relación entre la frecuencia total de besos del macho por minuto con el porcentaje de tiempo que la hembra se sacudió ( $r = 0.72$ ,  $p < 0.0001$ ) (Fig. 15), además, la frecuencia de besos por minuto se correlacionó con el porcentaje de tiempo que la hembra toqueteó al macho ( $R = 0.61$ ,  $p < 0.001$ ) (Fig.16).

El máximo número de cópulas de una hembra en una mañana, fue cuatro, las cuales ocurrieron en un lapso de 74 minutos. Durante el experimento las siete hembras generalmente se aparearon solo una vez cada mañana. El número de cópulas durante 38 días varió entre 3 y 12 ( $X =6.42 \pm 3.45$ ). La poliandria también se observó nueve veces en el campo.

La hembra emitió una gota post copulatoria en el 24% de las 45 cópulas; en las demás no produjo un gota durante la hora después del apareamiento. De las 11 gotas, cinco contenían espermatozoides (tres con muchos, una con medio y una con pocos). La dieta no tuvo efecto en la probabilidad de emitir una gota post-copulatoria ( $X^2 =3.52$ ,  $p = 0.98$ ).

No hubo diferencias significativas en el promedio de la duración de cópulas cuando botaron gota sin esperma ( $15.17 \pm 17.86$  minutos) versus gotas con esperma ( $6.47 \pm 12.6$  minutos) (Prueba de U Mann Whitney:  $U= 3.49$ ,  $p = 0.95$ ); tampoco hubo una diferencia en el promedio del número total de besos cuando la gota emitida no contenía esperma ( $32.5 \pm 32.26$ ) versus cuando la gota emitida contenía esperma ( $21.3 \pm 18.23$ ) (Prueba de U de Mann Whitney,  $U = 4.25$ ,  $p =0.11$ ). Tampoco hubo diferencias significativas entre las proporciones de besos con gotas cuando la gota post copulatoria si contenía esperma ( $0.16 \pm 0.15$ ) versus cuando gota post copulatoria no contenía esperma ( $0.19 \pm 0.35$ ) (Prueba de U de Mann Whitney,  $U=9$ ,  $p=0.27$ ).

En ocho cópulas en cautiverio (17%), la hembra regurgitó un líquido después de que el macho la besó y lo depositó sobre la hoja. Esto no fue observado en el campo. De estas, siete ocurrieron cuando las hembras estaban bajo tratamiento de primer, segundo o tercer día con comida y una en

el segundo día sin comida ( $p = 0.03$ ,  $X^2 = 4.56$ ,  $gl = 1$ ). Esta última volvió a tomar la gota de la hoja y aparentemente la ingirió.

## Discusión

El elaborado cortejo copulatorio del macho, las múltiples cópulas de las hembras y el descarte aparentemente sesgado del eyaculado por la hembra son una posible evidencia de la ocurrencia de elección críptica de la hembra. Se supone que la función del cortejo es de inducir respuestas en las hembras que puedan incrementar las probabilidades del macho de fertilizar los huevos de esta (Eberhard 1994), y en *P. viriolatus* hay algunas indicaciones de que esto ocurre. Al inicio de la cópula, los frotos que realizó el macho al abdomen de la hembra posiblemente tengan la función de estimularla para que levante el ovipositor y se deslice por la horqueta del quinto esternito del macho. De esta manera facilitaría el acoplamiento. Esta hipótesis se apoya en que este comportamiento del macho siempre ocurrió antes (promedio de 0.78 segundos) de que la hembra levante el ovipositor. Además la conducta ocurrió únicamente al inicio de la cópula, en menos de un segundo después del inicio de la monta ( $0.46 \pm 0.88$  segundos), duró un promedio de  $5.19 \pm 6.60$  segundos, y terminó cuando el acople se produjo. La posición agachada de la hembra al iniciarse la monta podría reflejar una evidente cooperación por parte de ella.

La vibración de las alas del macho podría tener la función de apaciguar a la hembra o inhibirla a resistirse, ya que estuvo relacionada con las sacudidas de ésta y la misma conducta se expresó en contextos de agresión intra e interespecífica. El 72% de los eventos donde realizaba este comportamiento eran durante o inmediatamente después (0 a 3.8 segundos) de una sacudida de la hembra ( $X^2 = 249.5$ ,  $p = 0.008$ ). El deslizamiento del segundo y tercer par de patas sobre la superficie de la hoja también estuvo relacionado con la intención del macho de tomar las patas y alas de la hembra. El macho realizó este intento continuamente. Con frecuencia logró sujetar las extremidades de la hembra. Este comportamiento parece ocurrir en respuesta a las sacudidas de la hembra y puede considerarse como otra forma de apaciguamiento de la hembra. La frecuencia con la que el macho deslizó sus patas y agarró las patas y alas de la hembra fue significativamente mayor comparada con un valor esperado si es que las conductas hubiesen tenido una distribución al azar a lo largo de la cópula ( $X^2 = 197.472$ ,  $p < 0.0001$ ).

Aunque el levantamiento del segundo par de patas y luego la flexión de tarsos también se asoció con la sacudida de la hembra, se desconoce la función de esta conducta. Posiblemente es un despliegue visual ya que se conoce que en general en insectos con ojos compuestos bien desarrollados pueden tener un campo visual extensivo. Por ejemplo, en un plano horizontal, la cucaracha *Periplaneta* tiene una visión de  $360^\circ$  (Chapman 1998).

El cortejo copulatorio del macho es común en insectos y arañas pero la documentación de comportamientos de la hembra que aparentemente estimulan al macho durante la cópula son raros. Incluso, este tipo de comportamientos se han considerado paradójicos, puesto que es generalmente

el macho quien intenta inducir respuestas favorables en la hembra (Rodríguez 1998), pero en el caso de *P. viriolatus* a la hembra le interesa recibir la sustancia del macho. En un estudio del cortejo durante la cópula en 132 especies, se encontró que solo en el 5% la hembra realizaba comportamientos que calzaban con los criterios usados para considerar un movimiento como cortejo (Eberhard 1994). Los toqueteos con patas delanteras que realiza la hembra de *P. viriolatus* se asocian con la frecuencia de besos del macho y por lo tanto se pueden interpretar como una solicitud de más contactos.

Las sacudidas que realiza la hembra también inducen al macho a realizar contactos de boca, pues los besos ocurren con mayor probabilidad durante los tres primeros segundos desde la iniciación de las sacudidas, comparado con un número esperado ( $\chi^2 = 201.75$ ,  $p = 0 < 0.0001$ ). Se podrían también interpretar como una forma de evaluar la resistencia del macho, pero esta conducta probablemente no tiene la función de desmontar al macho, puesto que el 70% de los desacoples de parejas no estaban precedidos por sacudidas de la hembra.

En una revisión de la conducta de 53 especies (Eberhard 1994), el descarte de esperma o espermátóforos ocurrió poco después de la cópula en un 25% de las especies. En *P. viriolatus*, la frecuencia de emisión de gotas post-copulatorias (65% de las cópulas) puede ser un subestimado, debido a que no se pudo seguir a las hembras durante más tiempo para coleccionar posteriores gotas. Se desconoce si el esperma descartado por la hembra pertenece al último macho, a un macho anterior al último o a varios. La ausencia de esperma en las gotas post copulatorias donde hubo más besos con gota sugieren que la transferencia de un mayor volumen de sustancia líquida en los besos, podría estimular el no descarte de esperma por la hembra y ser un posible mecanismo de elección críptica si los espermatozoides son del macho actual.

Hay algunos comportamientos de *P. viriolatus* compartidos con otras especies de Micropezidos: el macho frota el abdomen de la hembra al inicio de la cópula en *Taeniptera spp.* (Eberhard 1994 no publ.); el macho regurgita líquido y lo traspasa a la hembra, la hembra en recoge la sustancia depositada por el macho en su cabeza y ojos con sus tarsos anteriores en *Cardiacea myrmex* (Wheeler 1924), *Taeniptera spp.* (Eberhard no publ.) y *Grallipeza sp.* (R. Chavez, no publ.); la hembra frota al macho con las patas delanteras o patas traseras en *Grallipeza sp.* (R. Chavez, no publ.); El cortejo del macho de *P. viriolatus* cuenta con más elementos (N=7) que ningún otro cortejo descrito en insectos hasta la fecha. El sitio donde se realiza el apareamiento es también único, debido a que los individuos se reúnen 12 horas antes del encuentro sexual en sitios tradicionales donde pernoctan.

En *Panorpa cognata* (Mecoptera), el macho también transfiere sustancias a la hembra. En esta especie, el mayor tamaño del regalo nupcial resulta en una mayor duración de la cópula, y consecuentemente en un mayor número de espermatozoides transferidos (Engqvist y Sauer 2000). En *Panorpa vulgaris* (Thornhill y Sauer 1991) también el largo de la cópula esta positivamente relacionado con el número de masas salivares transferidas a la hembra. En *P. viriolatus* no hubo

una relación entre la duración de la cópula y el número de besos con gota visible, pero sí con la ausencia de esperma descartado después de la cópula.

Con respecto a la función de la alimentación nupcial, en insectos hay más evidencia empírica en favor de la hipótesis del esfuerzo de apareamiento que de la inversión paternal (Vaheed, 1998). Las evidencias de *P. violatus* siguen este patrón. Por un lado, la correlación inversa entre besos y esperma desechado concuerda con la posibilidad de que la donación de esta sustancia es un esfuerzo de apareamiento, para evitar el desecho de espermatozoides y lograr una mayor transferencia. Además la manipulación de la dieta en cautiverio en *P. violatus* dio evidencia de que la sustancia regurgitada por el macho probablemente no es nutritivamente rica. No hubo una disminución significativa en la proporción de besos con gota en el segundo día sin alimento comparado con machos bien alimentados. Tampoco se observaron diferencias en la disposición a copular tanto de hembras como de machos bajo diferentes tratamientos de comida, como sería esperado, si es que la nutrición fuese importante. Tampoco hubo cambios en ninguno de los otros comportamientos de cortejo del macho y de probable solicitud de la hembra asociados con cambio en la alimentación.

Por otro lado, hay una evidencia en contra de este argumento. Al comparar los comportamientos observados en el campo y en el cautiverio, se observó que el promedio de besos con gota y la proporción de besos con gota fue ligeramente menor en el campo que en el cautiverio. El porcentaje de toqueteos de la hembra en cambio fue casi el doble en el campo. Si se considera que los toqueteos de la hembra representan solicitudes de besos, estas tendencias podrían significar que si bien, el tratamiento en cautiverio se acercó a los límites de tolerancia a la falta de alimento de los individuos, seguía siendo un ambiente con más alimento nutritivamente rico, que lo que podrían estar viviendo las moscas en la naturaleza.

La ausencia de efecto de la dieta en la disposición a copular de las hembras y los machos, de los comportamientos de solicitud de la hembra y en la frecuencia de besos del macho, entre otros, apoya la hipótesis de que la donación del macho es un esfuerzo de apareamiento, aunque no se puede descartar del todo la posibilidad de cierta inversión paternal. El estudio estuvo limitado a comparar las conductas de ambos sexos bajo el mismo tratamiento y futuros acercamientos al tema deberían procurar combinar parejas donde el macho hambriento se coloca con una hembra bien alimentada y *vice versa*. También sería conveniente desarrollar el ciclo completo de los individuos para poder medir el efecto del cortejo y los regalos nupciales en la fecundidad de la hembra, y con la ayuda de marcadores genéticos en los machos determinar el éxito reproductivo de ambos sexos.

## Bibliografía

- Andersson, M. 1994. Sexual Selection. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.  
 Chapman, R. F. 1998. The insects: Structure and function. Cambridge University Press, 4th edition, Cambridge.

- Eberhard, W. G. 1994a. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution* 48: 711-733.
- Eberhard, W. G. Sexual behavior of the stilt-legged fly *Taeniaptera* sp. (Diptera: Micropezidae). no publicado.
- Eberhard, W.G. 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton University Press. New Jersey.
- Eberhard, W.G. 1999. Reproductive behavior of *Glyphidops flavifrons* and *Nerius plurivittatus* (Diptera, Neridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 71(2):89-107.
- Engqvist, L. y Sauer, K.P. 2000. Strategic male mating effort and cryptic male choice in a scorpionfly. *Proceedings of the Royal society of London*. 268:729-735.
- Freidberg, A. 1982. Courtship and post-mating behavior of the flebane Gall fly, *Spathulina tristis* (Diptera: Tephritidae). *Entomologia Generalis* 7(4):273-285.
- Rodríguez, R. L. 1998. Possible female choice during copulation in *Ozophora baranowskii* (Heteroptera: Lygaeidae): female behavior, multiple copulations, and sperm transfer. *Journal of Insect Behavior*. 11(5):725-739.
- Sivinsky, J., Aluja, M., Dodson, G., Freidberg, A., Headrick, D., Kaneshiro, K., Landolt, P. 2000. Topics in the Evolution of sexual Behavior in the Tephritidae. In: *Fruit Flies: Phylogeny and Evolution of Behavior*. Eds. Martín Aluja y Allen, L. Norrbom. CRC Press.
- Thornhill, R. and Alcock J. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Thornhill, R. y Sauer, K.P. 1991. The notal organ of the scorpionfly (*Panorpa vulgaris*): an adaptation to coerce mating duration. *Behavioral Ecology*. 2(2):156-164.
- Vahed, K. 1998. The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies.
- Wheeler, W. M. 1924. Courtship of the *Calobatas*. *Journal of Heredity* 15:485-495.

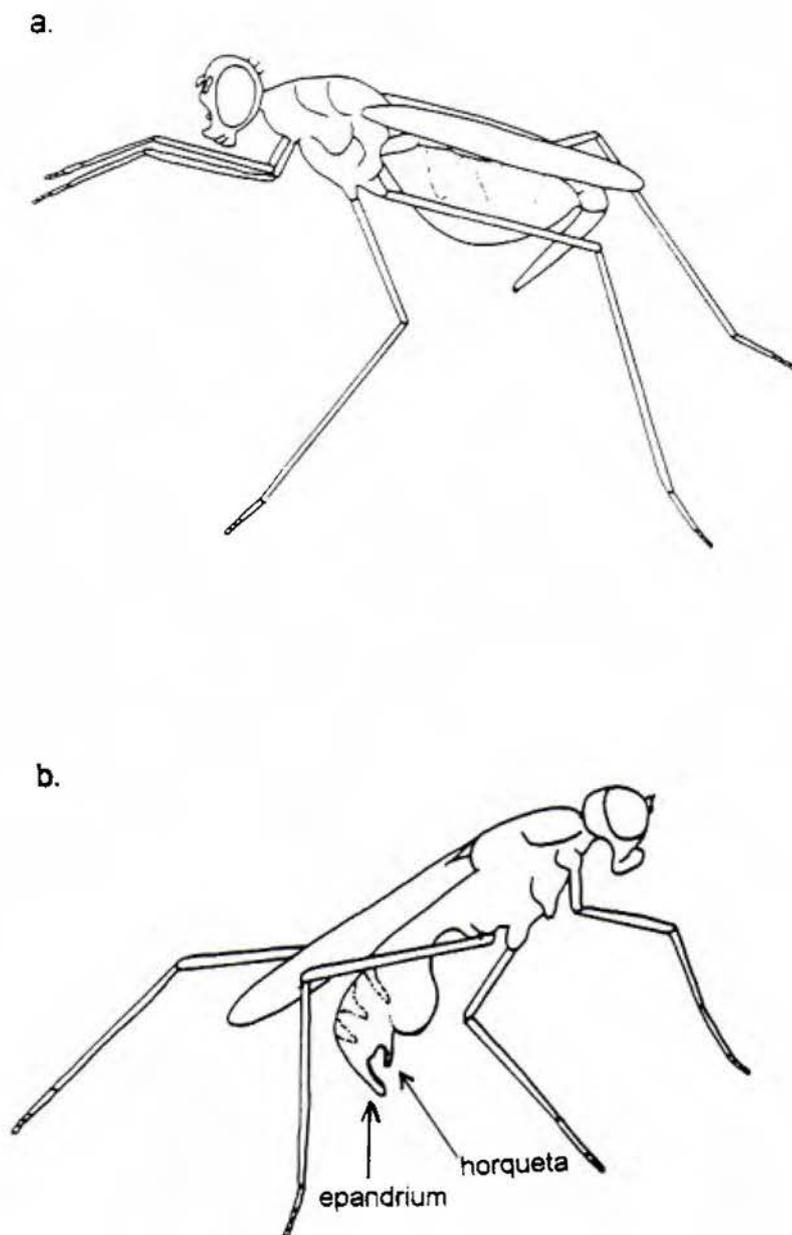


Fig. 1. Hembra y macho de *P. violatus*. a. Vista lateral de la hembra con su ovipositor doblado anteriormente y típica postura de patas anteriores. 1b. Vista lateral de un macho, se señala la genitalia dentro del epandrium y vista lateral del quinto esternito modificado como horqueta.

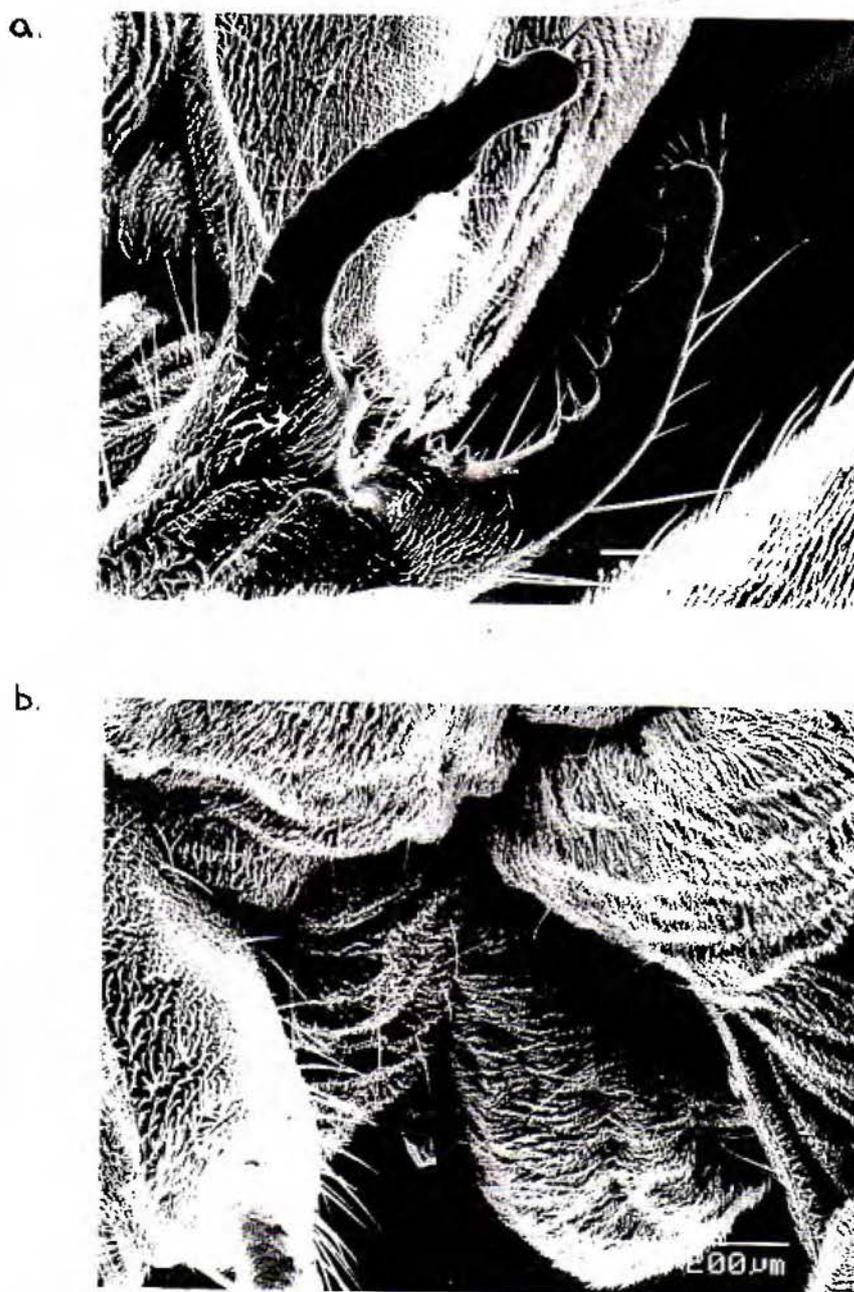


Fig. 2.a. Vista ventral del quinto esternito modificado del macho de *P. viriolatus*. b. Pliegues del abdomen del macho cuando esta relajado (vista ventral y anterior al esternito).

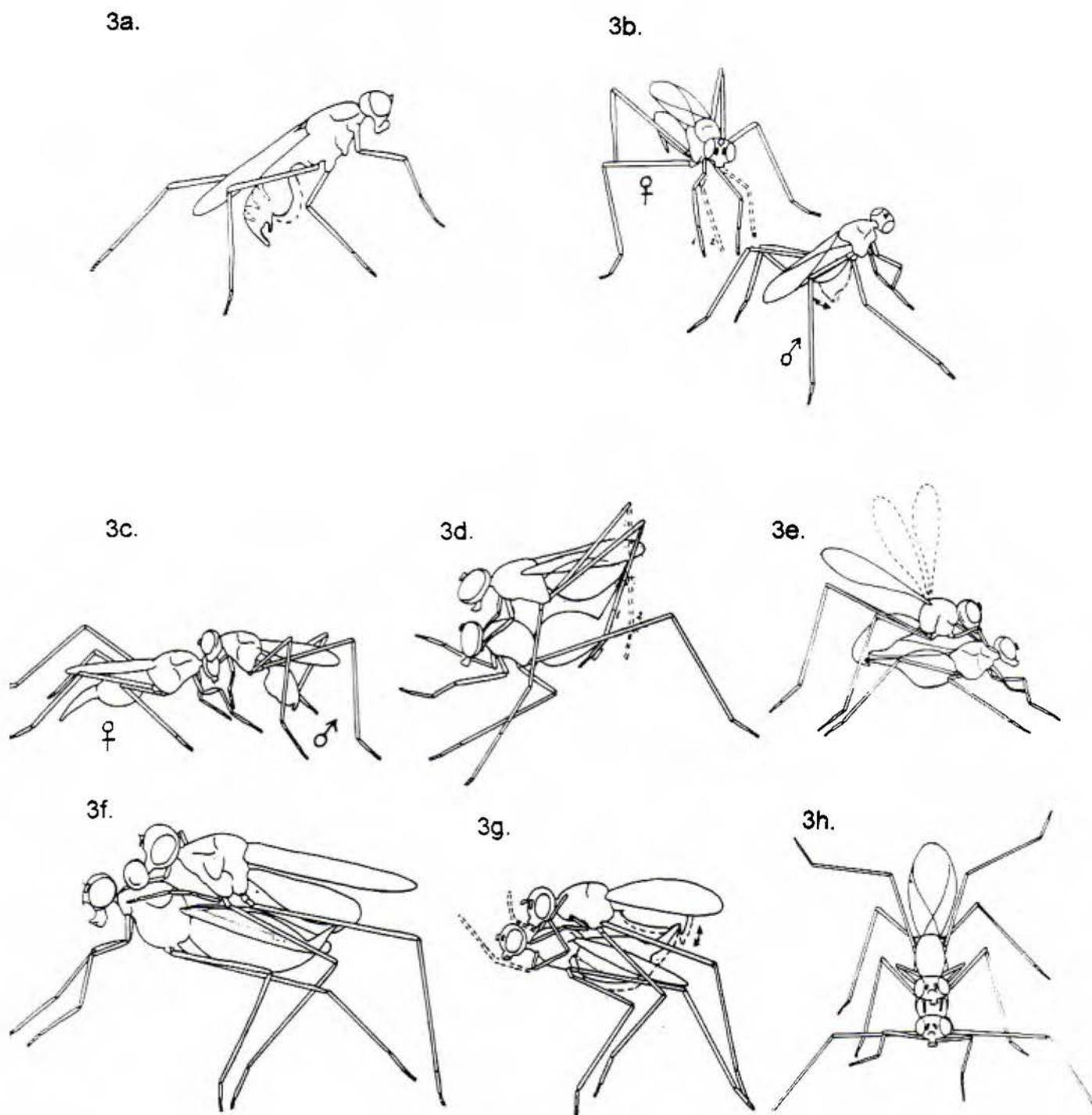
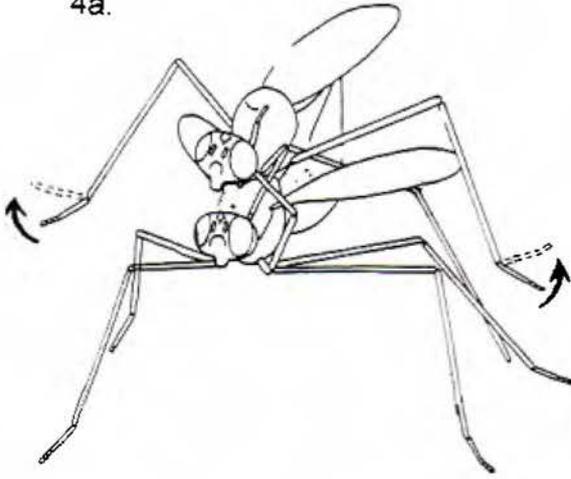
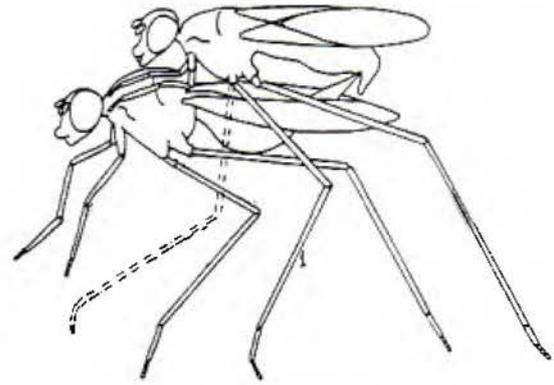


Fig. 3. a. Hinchamiento de los últimos segmentos del abdómen del macho antes y durante cada cópula; b. Movimiento del abdomen del macho que oscilaba de arriba a abajo al acercarse a hembra. Hembra se acercaba toqueteando con patas anteriores la superficie de la hoja; 3c. Hembra se agacha y macho se acerca en dirección perpendicular al cuerpo de hembra. 3d. Macho frota en dirección anterior-posterior la parte ventral del abdomen de hembra con los tarsos de su tercer par de patas; 3e. Macho vibra las alas hacia adelante; 3f. Macho regurgita una gota, y la deposita sobre la cabeza u ojos de la hembra ("beso con gota"); 3g. Macho levanta con su genitalia el abdomen de la hembra, oscilando de arriba a abajo; 3h. Macho levanta el segundo par de patas hacia arriba, luego las baja y flexiona los tarsos, los gira en forma semicircular.

4a.

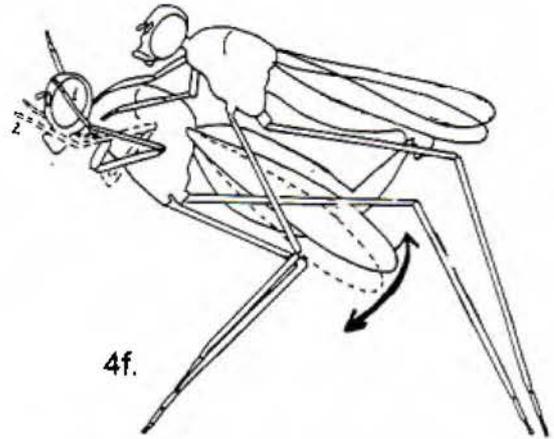
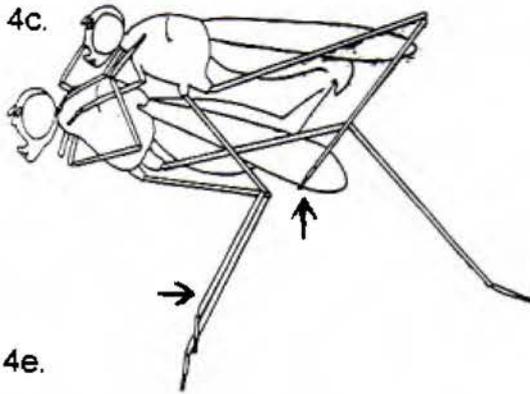


4b.



47

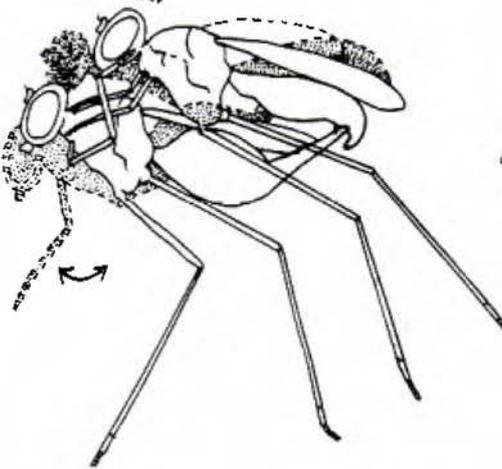
4c.



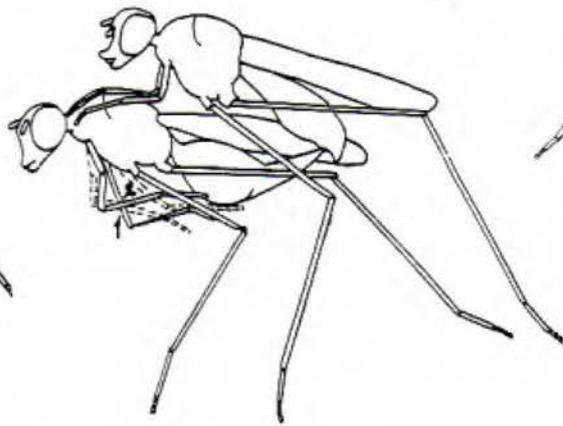
4e.

4f.

4d.



4g.



4h.

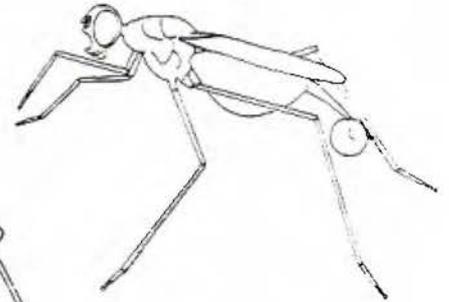


Fig. 4a. Macho baja patas a la altura del cuerpo flexiona los tarsos, girándolos en forma semicircular; 4b. Macho desliza el segundo y tercer par de patas sobre la la hoja y alterna el movimiento entre las patas medias y traseras de hembra; 4c. Sujeta las patas traseras o alas de la hembra. Hembra se limpia cabeza y ojos con patas delanteras; 4d. Hembra se sacude de lado a lado; 4e. Hembra alza patas delanteras y toca cabeza del macho; 4f. Hembra vibra las alas, a veces las extiende hacia los lados; 4g. frota el lado ventral de su abdomen con sus patas delanteras; 4h. Hembra extiende ovipositor y acumula una gota, la cual depositada sobre la hoja.

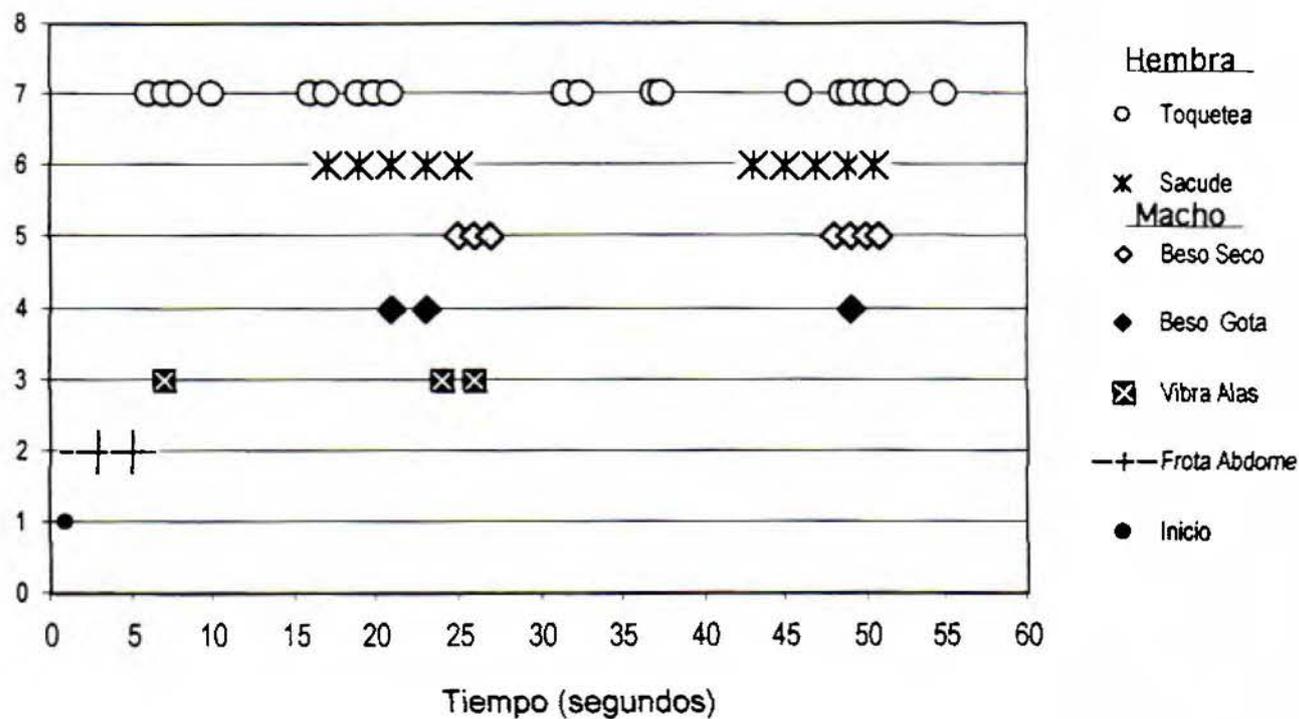


Fig. 5. Sequencia esquemática de algunos comportamientos de la hembra y de cortejo del macho durante un minuto desde el inicio de una cópula real.

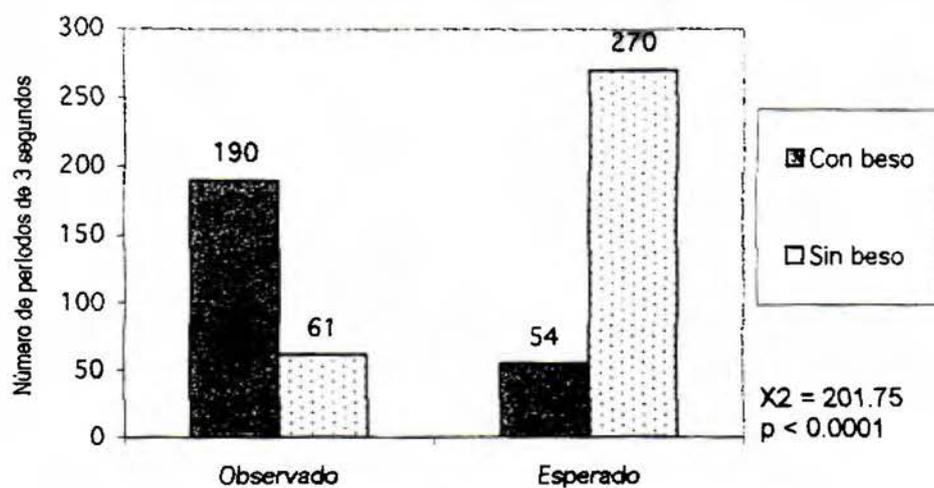


Fig. 6. Comparación entre las frecuencias de sacúidas de la hembra seguidas por el beso del macho con las frecuencias esperadas si los dos comportamientos no tuviesen relación.

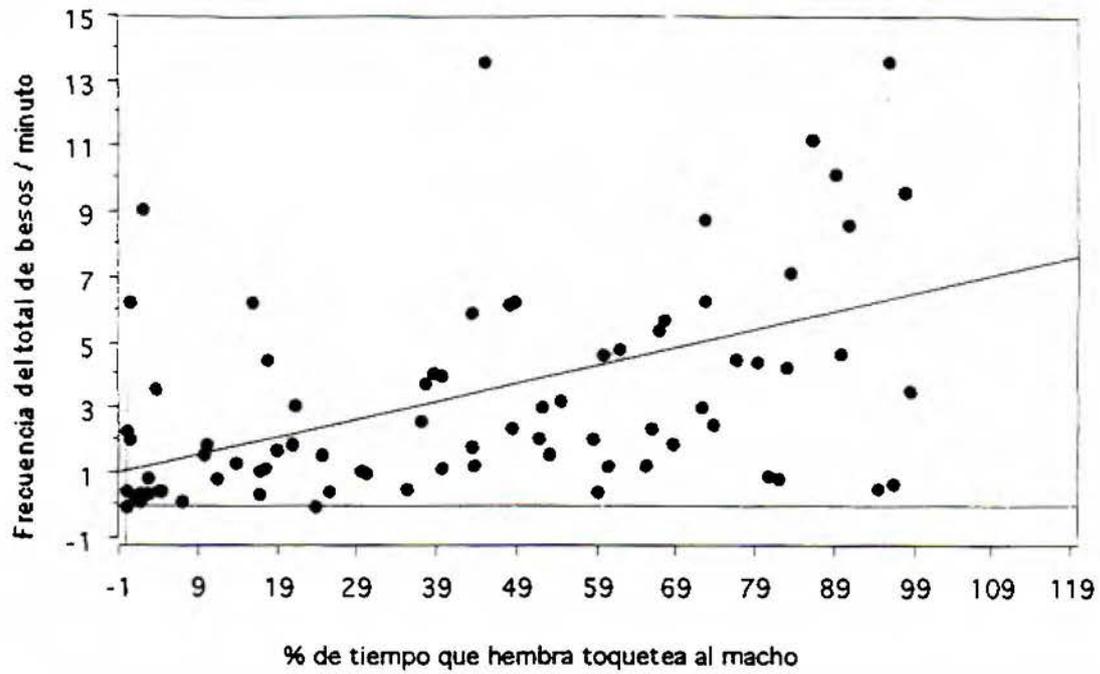


Fig. 7. Relación entre el porcentaje de tiempo que la hembra dedica a toqueteos al macho y la frecuencia del total besos por minuto (N =80) en cópulas en el campo y cautiverio. ( $R = 0.48$ ,  $p < 0.0001$ ).

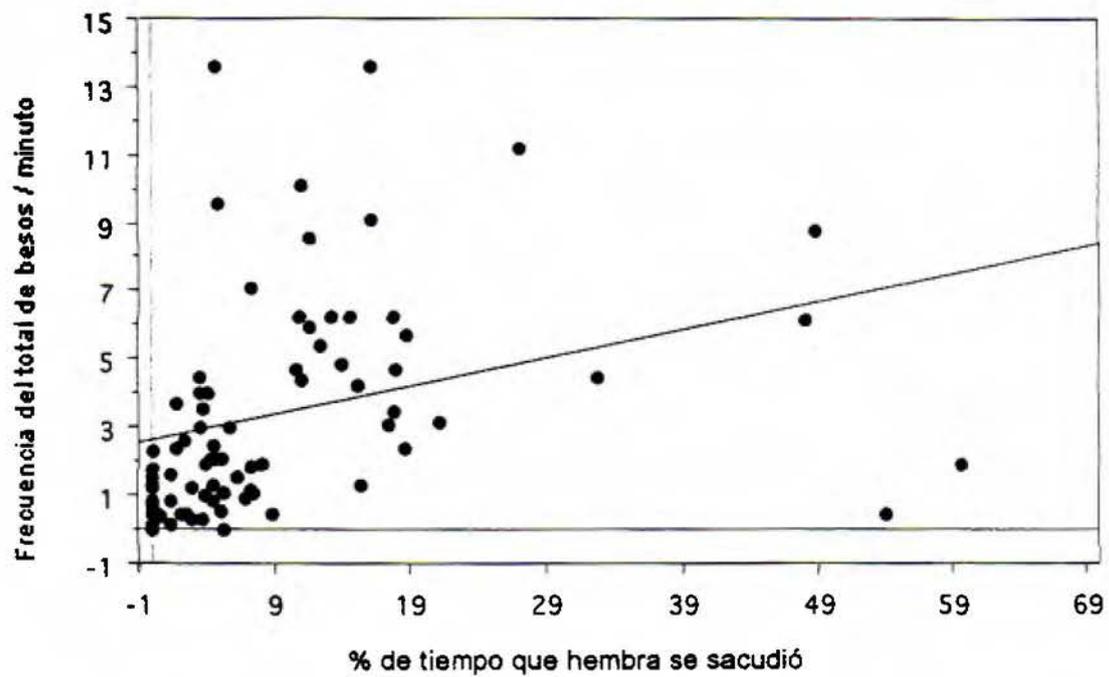


Fig. 8. Relación entre el porcentaje de tiempo que la hembra dedica a sacudidas y la frecuencia del total besos por minuto (N =80) en cópulas en el campo y cautiverio ( $R = 0.27$ ,  $p = 0.01$ ).

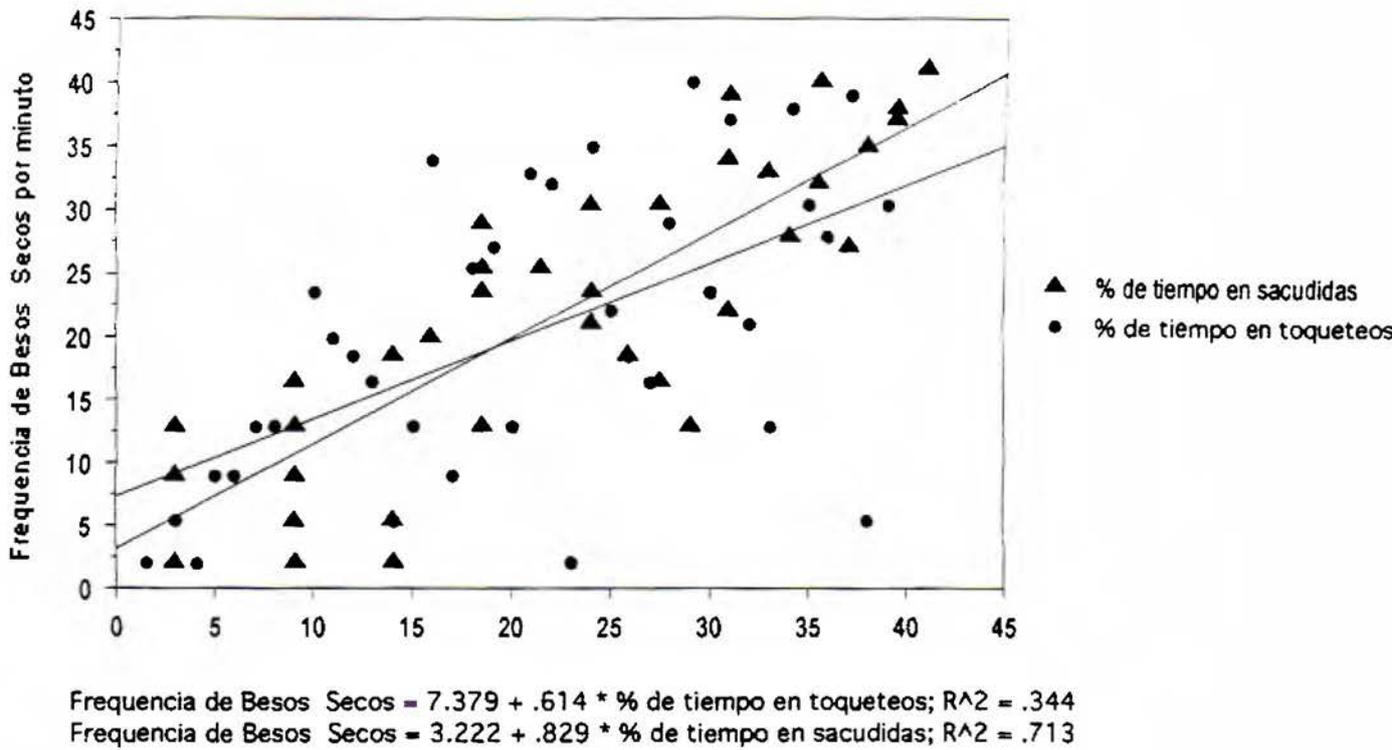


Fig. 9. Relación entre la frecuencia de besos secos por minuto y el porcentaje de tiempo dedicado a las sacudidas por la hembra y el porcentaje de tiempo dedicado a los toqueteos por la hembra.

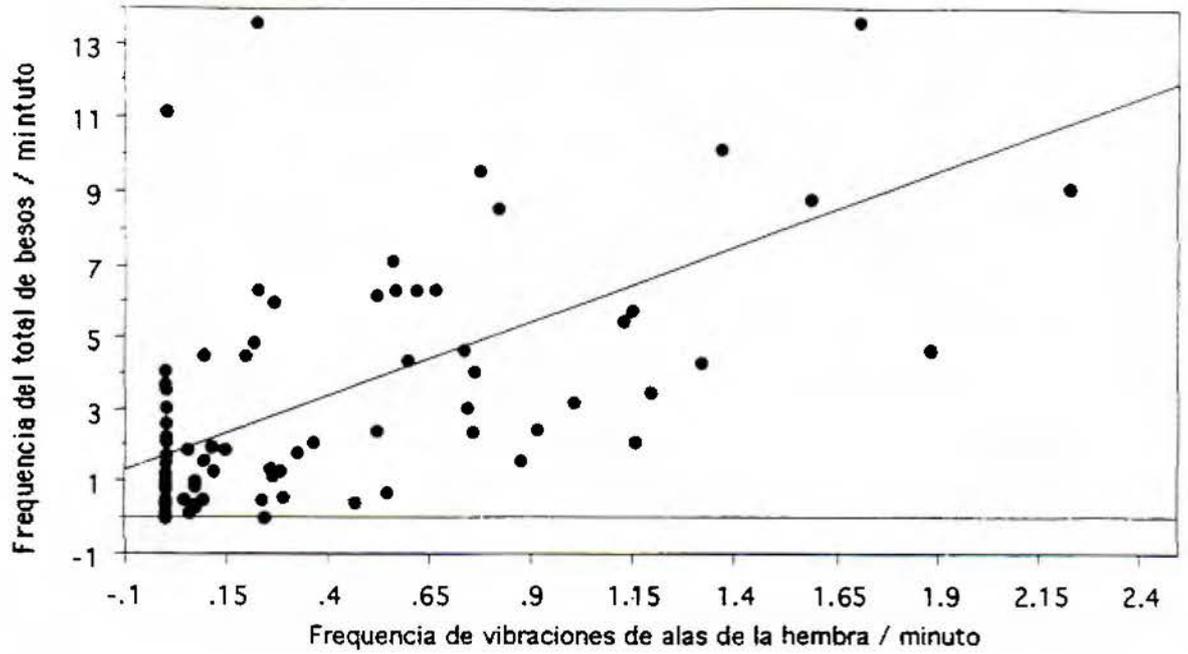


Fig. 10. Relación entre la frecuencia de vibraciones alares de la hembra y la frecuencia del total de besos por minuto del macho (N=80) en cópulas en el campo y cautiverio ( $R = 0.54$ ,  $p < 0.0001$ ).

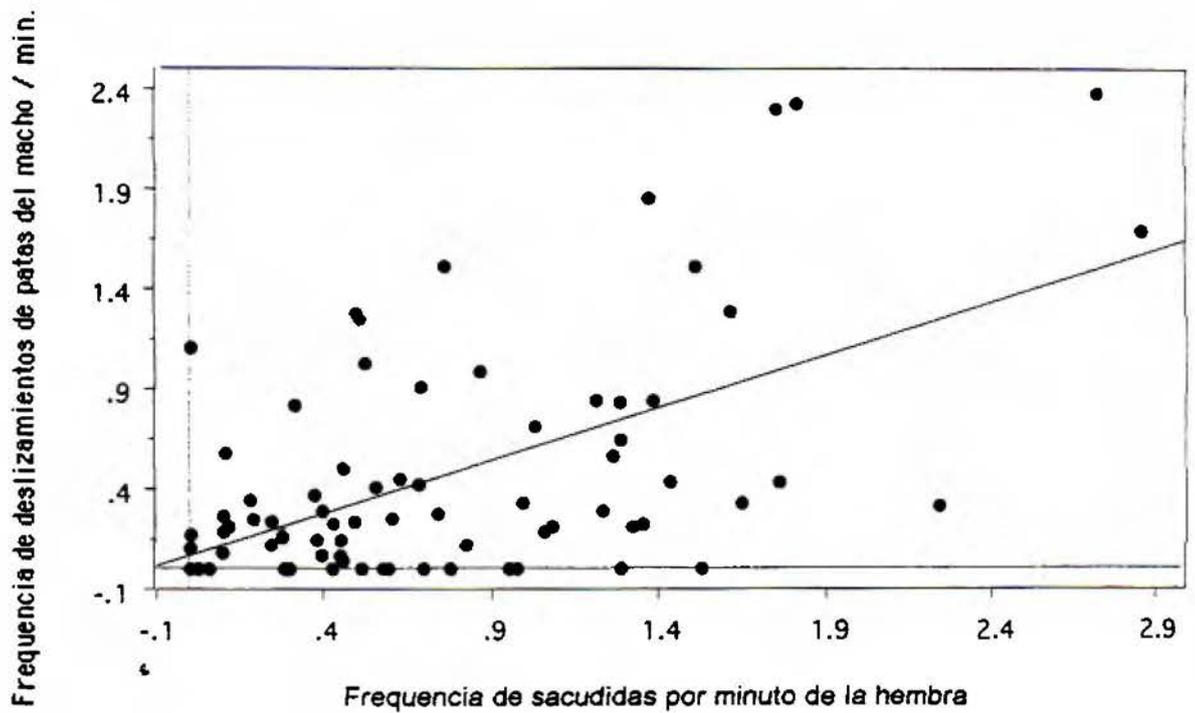


Fig. 11. Relación entre la frecuencia de deslizamientos de patas del macho y la frecuencia de sacudidas de la hembra por minuto (N=80) en cópulas en el campo y cautiverio ( $R = 0.67$ ,  $p < 0.0001$ ).

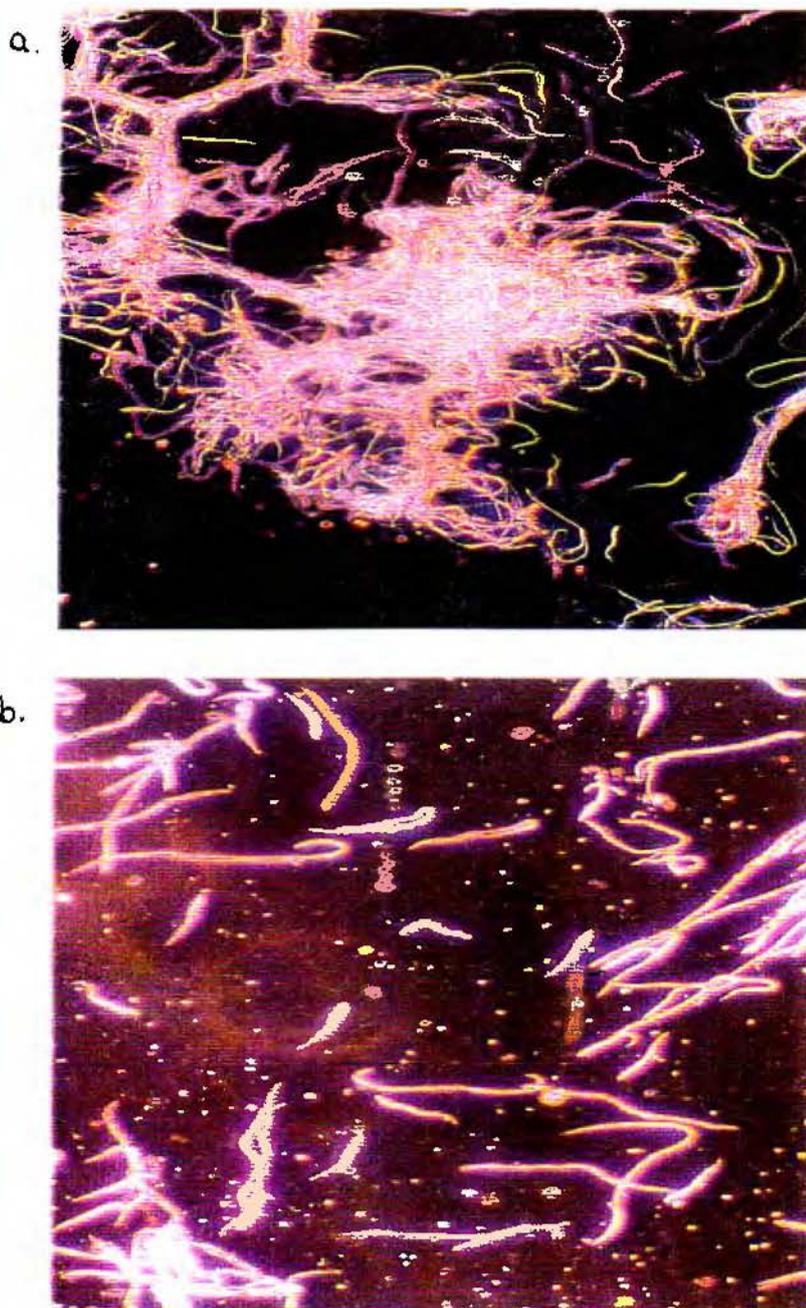


Fig:12. Eyaculado del macho depositado por la hembra después de una cópula a) masas con abundante esperma, b) pocos espermatozoides.

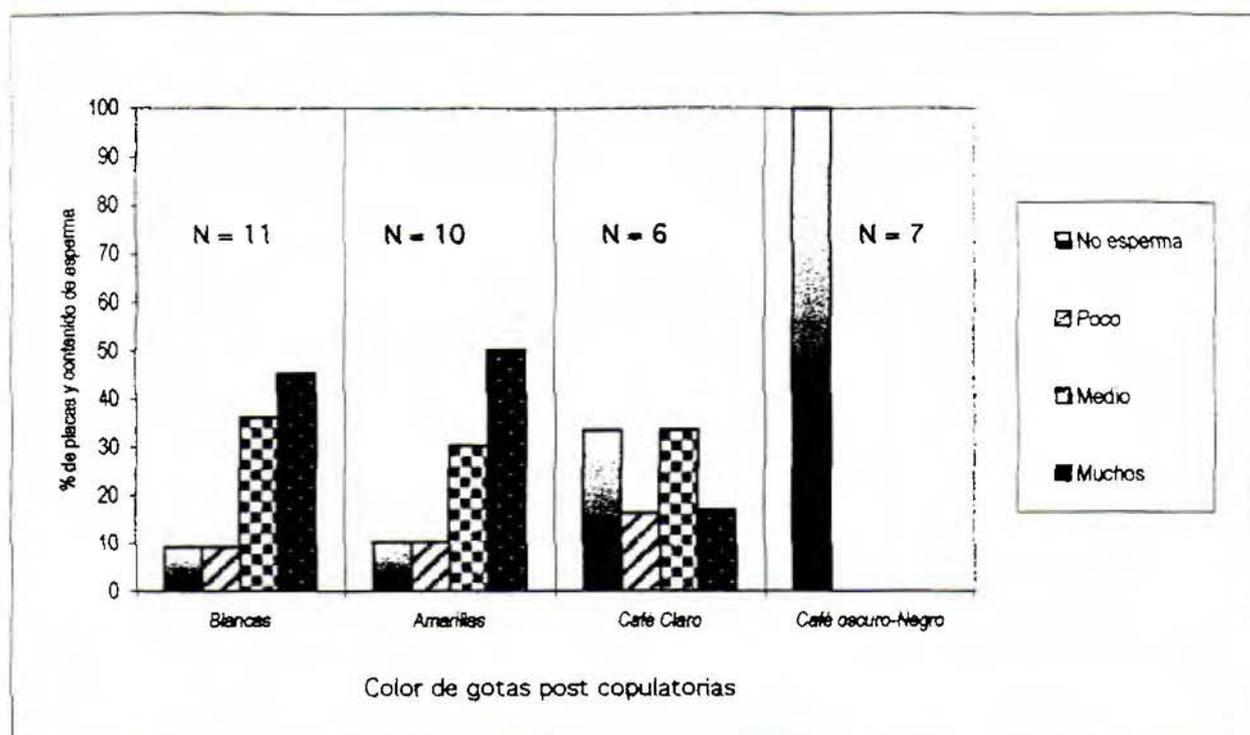


Fig. 13. Porcentaje de espermatozoides en relación a la gota post copulatoria emitida por la hembra

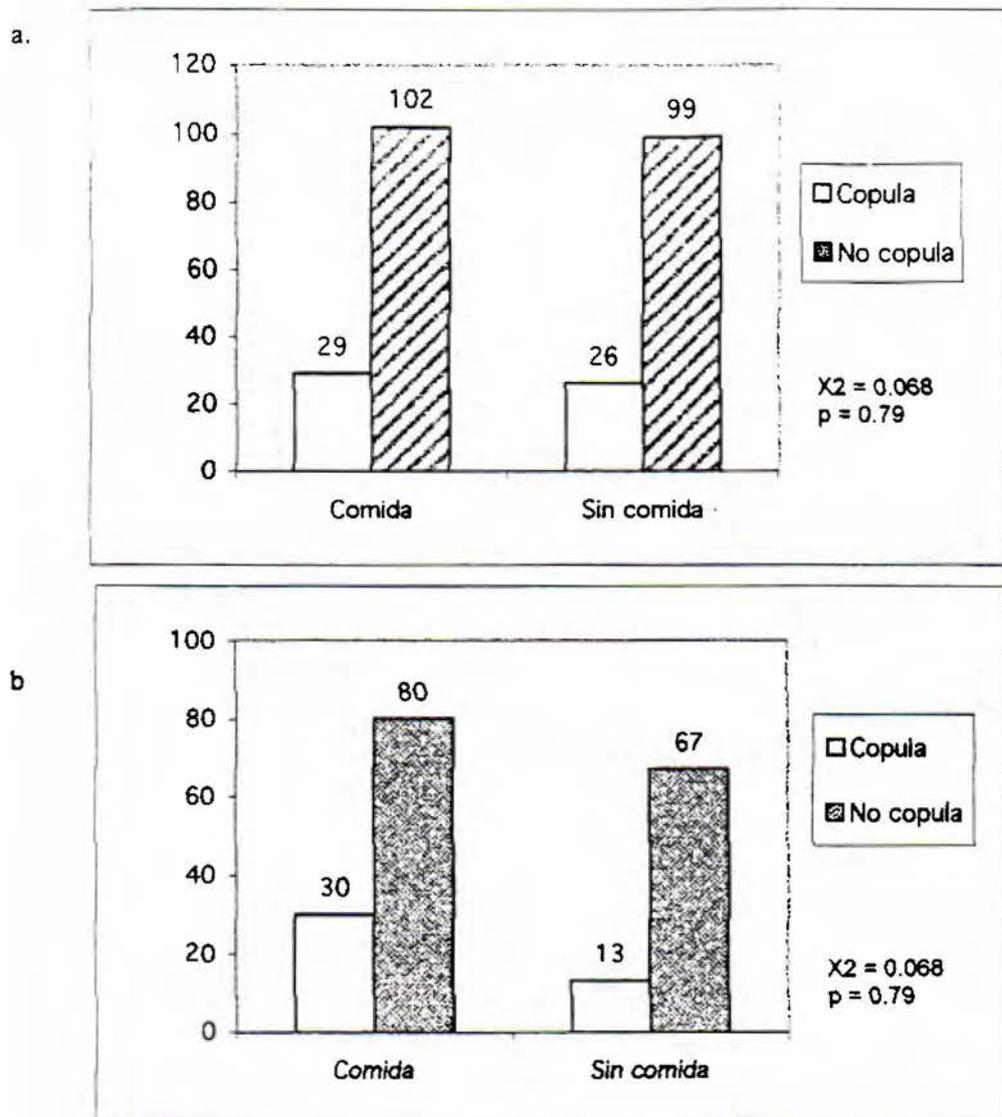


Fig. 14. a. Disposición de Hembras a copular bajo dos tratamientos alimenticios  
b. Disposición de machos a copular bajo dos tratamientos alimenticios

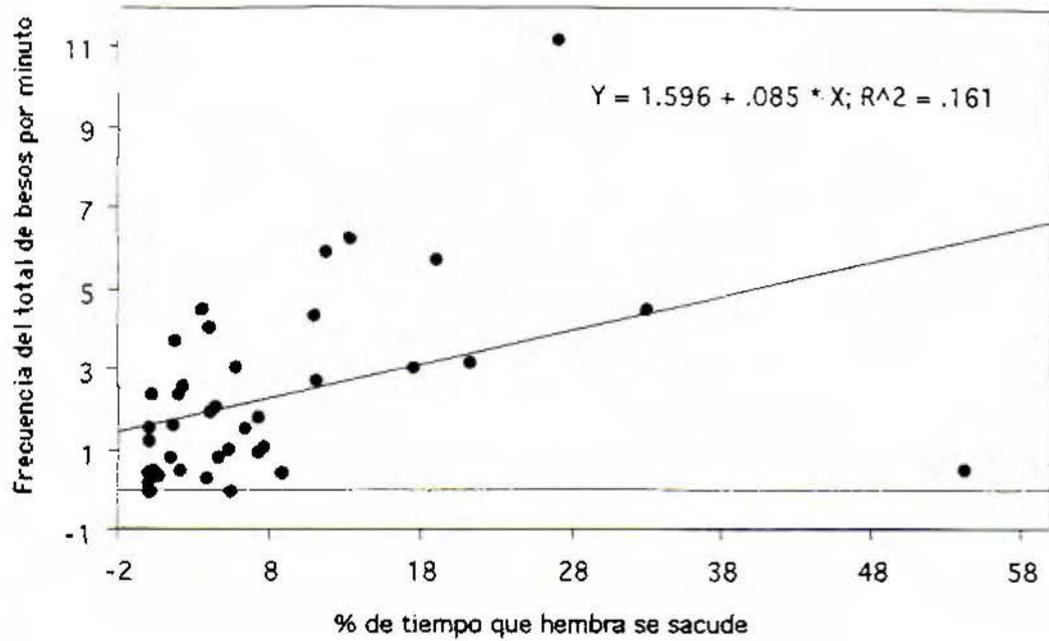


Fig. 15. Relación entre el porcentaje de tiempo dedicado por la hembra a sacudirse y el número total de besos por minuto del macho, en cópulas en cautiverio (N=41) (R = 0.40, p = 0.01).

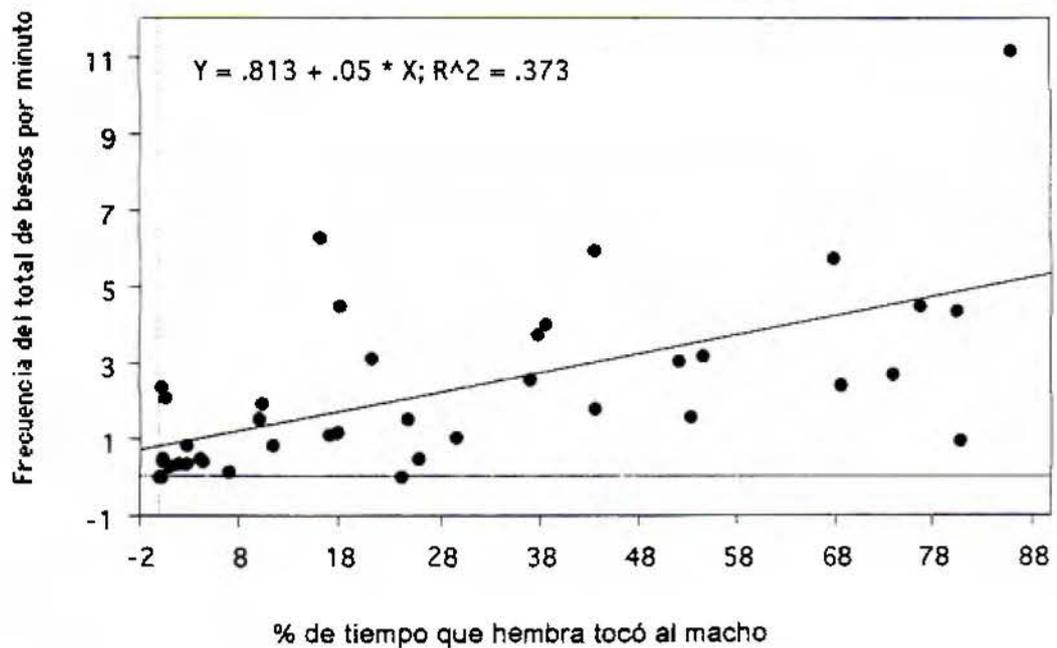


Fig. 16. Relación entre el porcentaje de tiempo dedicado por la hembra a tocar al macho con sus patas delanteras y frecuencia del total de besos por minuto del macho, en cópulas en cautiverio (N=41) (R = 0.61, p < 0.0001).

CUADRO 1. Patrones de la conducta sexual de machos y hembras en el campo (n = 35), se expresa el porcentaje de cópulas donde se observó el comportamiento, comparando entre cópulas del campo y del cautiverio (Prueba de U de Mann Whitney). Los tamaños de muestra diferentes a los mencionado en esta leyenda, se encuentra entre paréntesis.

ANTES DE LA COPULA						
MACHO			% CAMPO	% CAUTIVARIO		
Irta 4to y 5to segmento del abdomen			100%	100%		
Eleva abdomen de arriba a abajo enfrente de la hembra			100%	100%		

DURANTE LA COPULA							
MACHO				HEMBRA			
	% CAMPO	% CAUTIVO	Prueba		% CAMPO	% CAUTIVO	
Frota abdomen de hembra con patas traseras	100 (N=15)	95.4 (N=22)		Se sacude de lado y hacia adelante (Porcentaje de tiempo en sacudidas)	85.7 11.47±14.0	84.31 7.39±10.2	U = 864.5 P = 0.18
Vibra alas hacia adelante (Tasa de vibraciones / minuto)	78.3 1.04±2.42	84.7 0.51±0.81	U = 879 P= 0.22	Toca con patas delanteras la cabeza del macho (Porcentaje de tiempo en toques)	91.42 59±30.43	82.2 31 ±27.44	U = 394.5 P < 0.0001
Beso con gota (Tasa de besos / minuto)	48.6 0.22±0.39	70.6 0.46±0.6	U = 879 P= 0.22	Se limpia cabeza con patas delanteras, luego las pasa por su proboscis. (% de tiempo limpiándose).	75.7 3.82±6.1	72.5 6.28±11.08	U = 763.5 P = 0.69
Beso seco (Tasa de besos / minuto)	89.2 4.32±4.2	84.3 2.12±2.7	U = 495 P = 0.003	Eleva las alas y las abre lateralmente (Tasa que eleva alas / minuto)	81 0.89±0.6	56.9 0.19±0.29	U = 314 P < 0.0001
Levanta el segundo par de patas y flexiona tarsos (Tasa de levantamiento de patas / min.)	59.4 0.24±0.33	5.9 0.03±0.13	U = 362 P< 0.0001	Frota el lado ventral de su abdomen con sus patas delanteras (Tasa de frotes / min)	24.3 0.02±0.05	43.1 0.07±0.12	U = 590 P = 0.055
Desliza 2do y 3er par de patas sobre la superficie de hoja (Tasa de deslizamientos / minuto)	78.37 0.81±0.82	64.7 0.33±0.52	U = 533 P= 0.0095	Regurgita líquido que probablemente macho le transfirió (# de regurgitados)	0	15.55 4.4±1.7	
Sujeta patas traseras de hembra con su 2do o 3er par de patas. (Tasa de sujetadas/ minuto)	64.66 00.15±0.2	21.8 0.04±0.10	U = 477 P= 0.0018	Camina con el macho acoplado (# veces que camina)	37.83 2.2±3.5	35.3 1.11±2.5	U = 590 P = 0.055
Levanta hacia arriba con su genitalia el abdomen de la hembra.	100	100					

DESPUES DE LA COPULA		
HEMBRA	% CAMPO	% CAUTIVARIO
Después de la cópula, entendiéndose ovipositor y descarta gota.	67.6 (N = 34)	26.6 (N = 45)

Cuadro 2. Medidas de patrones de comportamiento de machos y hembras en el campo, en el cautiverio, y bajo dos tratamientos de comida en cautiverio. Los valores en el mismo renglón con la misma letra difieren significativamente entre sí con la prueba de U de Mann Whitney: (a=  $p \leq 0.05$ , b=  $p \leq 0.01$ , c=  $p \leq 0.001$ ).

Comportamientos	Total Campo (N = 35)	Total Cautiverio (N = 45)	Cautiverio Comida (2 días juntos) (N = 25)	Cautiverio Sin Comida (2 días juntos) (N = 20)
1. Duración de cópula (min)	23.1 ± 21.1	14.6 ± 12	14.37 ± 11.63	15.39 ± 12.84
2. Número total de besos/ cópula	80 ± 85.8 <b>c</b>	31.31 ± 38.3 <b>c</b>	27.92 ± 27.7	35.9 ± 48.02
3. Tasa total de besos / min.	4.5 ± 4.25 <b>b</b>	2.5 ± 2.8b <b>b</b>	3 ± 3.4	2.06 ± 1.71
4. Número de besos con gota/ cópula	3.25 ± 5.52 <b>b</b>	4.31 ± 4.86 <b>b</b>	5.16 ± 6.03	4.65 ± 4.48
5. Tasa de besos con gota / min.	0.2 ± 0.39 <b>b</b>	0.46 ± 0.6 <b>b</b>	0.55 ± 0.73	0.35 ± 0.37
6. Número de besos secos/ cópula	73.3 ± 82.6 <b>c</b>	27 ± 36.46 <b>c</b>	22.76 ± 25.55	1.71 ± 1.6
7. Tasa de besos secos/ min.	4.32 ± 4.27 <b>b</b>	2.08 ± 2.68 <b>b</b>	2.44 ± 3.33	1.71 ± 1.6
8. Proporción de besos con gota (# besos gota / # total de besos)	0.10 ± 0.24 <b>c</b>	0.23 ± 0.22 <b>c</b>	0.27 ± 0.21 <b>a</b>	0.18 ± 0.22 <b>a</b>
9. Número de vibraciones de alas del macho/ cópula	9.34 ± 10.41	6 ± 7.36	6 ± 7.25	6.15 ± 7.68
10. Tasa de vibraciones de alas del macho/ min.	1.04 ± 2.42	0.51 ± 0.80	0.61 ± 0.98	0.38 ± 0.52
11. Número de deslizamientos de patas del macho/ cópula	11.14 ± 12.4 <b>b</b>	4.54 ± 7.16 <b>b</b>	3.96 ± 5.87	5.45 ± 8.71
12. Tasa de deslizamiento de patas del macho / min.	0.61 ± 0.62 <b>b</b>	0.33 ± 0.51 <b>b</b>	0.24 ± 0.37	0.44 ± 0.65
13. Número de levantamientos de patas de macho/ cópula	4.11 ± 6.82 <b>c</b>	0.5 ± 1.48 <b>c</b>	0.56 ± 1.68	0.45 ± 1.27
14. Tasa de levantamiento de patas del macho / min.	0.24 ± 0.33 <b>c</b>	0.03 ± 0.13 <b>c</b>	0.04 ± 0.17	0.02 ± 0.05
15. % de tiempo de sacudidas de hembra	11.47 ± 14	7.76 ± 10.2	7.78 ± 9.12	8.11 ± 11.75
16. Tasa de sacudidas de hembra/ min.	0.82 ± 0.74	0.64 ± 0.54	0.65 ± 0.58	0.65 ± 0.51
17. % de tiempo de toques de hembra a macho	59 ± 30.43 <b>c</b>	30.4 ± 27.44 <b>c</b>	22.9 ± 25.85	41.15 ± 26.55
18. % de tiempo que hembra limpia cabeza	3.82 ± 6.12	6.15 ± 11	6.13 ± 13.43	6.47 ± 7.51
19. Número de vibraciones de alas de hembra.	13.31 ± 16.14 <b>c</b>	3.55 ± 7.39 <b>c</b>	3.08 ± 5.63	4.15 ± 9.27
20. Tasa de sesiones de vibraciones de alas de hembra / min.	0.69 ± 0.60 <b>c</b>	0.19 ± 0.29 <b>c</b>	0.20 ± 0.32	0.17 ± 0.25

## Nota

### **Pseudoescorpiones foréticos en la mosca *Ptilosphen viriolatus* (Micropezidae).**

Palabras clave: Diptera, Micropezidae, *Ptilosphen*, pseudoescorpión, forésis, .

La mosca *Ptilosphen viriolatus* es común en los bosques premontanos del valle central de Costa Rica. Los adultos se agrupan durante el día en lugares de caída de excremento de Homopteros y en la noche pernoctan hembras y machos en sitios tradicionales (Ortiz, no publ. Cap.1 y Cap. 2). En estos sitios se encontraron 20 moscas portando el pseudoescorpión *Parachernes* cf. *nevermanni* (Chernetidae) colgado del fémur de la segunda o tercer pata (Fig. 1). En una sola ocasión colgada de la tibia de la pata delantera. Los tres pseudoescorpiones identificados fueron machos (M. Judson com. pers.). El 85% de las moscas portadoras fueron hembras. Se encontraron solamente tres machos con pseudoscorpión, dos en el campo y además uno adquirió un pseudoscorpión en cautiverio que permaneció colgado por 15 días. Una hembra colectada en el campo el 24 de octubre de 1999 con un pseudoscorpión fue mantenida en cautiverio por un mes; el pseudoscorpión se mantuvo colgado por 15 días hasta cuando desapareció. El 80 % de las moscas portando un pseudoscorpión fueron encontradas durante la época lluviosa.

La predominante presencia de pseudoscorpiones en hembras sugiere que estos arácnidos, posiblemente se montan mientras la hembra se encuentra ovipositando. En el proceso de búsqueda de un sustrato adecuado durante la oviposición una hembra permanece quieta hasta por cuatro minutos con el ovipositor insertado en el sustrato. También podrían montarse en el momento de la eclosión del pupario de la mosca. Estos arácnidos habitan en troncos podridos, un hábitat de baja productividad, efímero y de distribución en parches en el ambiente. Los individuos de la mayoría de especies de pseudoscorpiones se encuentran en bajas densidades, lo cuál hace que posiblemente el transporte por un insecto alado sea beneficioso (Hoff, 1959 in Zeh y Zeh 1997). Se han encontrado pseudoescorpiones foréticos en escarabajos Cerambycidae (Zeh y Zeh 1997), avispas, abejas y en moscas (Zeh y Zeh 1992). El comportamiento forésia parece iniciarse con la eclosión del pupario en las moscas *Odontoloxus longicornis* (Neridae) y en *Pantophthalmus tabaninus* (Pantophthalmidae). En esta última especie, se encontraron pseudoescorpiones solo en hembras y se observó en una ocasión a los pseudoescorpiones bajarse de un macho, lo cual sugiere una posible discriminación del sexo del huésped. El apareamiento no se lleva a cabo en los troncos de oviposición, por tanto el transporte por machos no los llevaría a nuevos y apropiados hábitats (Zeh y Zeh 1992). Este mismo raciocinio se puede utilizar para explicar porque más hembras que machos transportan pseudoescorpiones en *P. viriolatus*. La presencia del pseudoescorpión aparentemente no es perjudicial en la mosca, ya que se observó que llevan a cabo sin aparente problema, actividades como volar, buscar alimento y copular.

## Bibliografía

- Zeh, D.W. y Zeh, J.A. 1992. Emergence of giant fly triggers pseudoscorpion dispersal. *Bull. Br. Arachnology. Soc* 9(2):43-46.
- Zeh, D.W. y Zeh, J.A. 1997. Sex via the substrate: mating systems and sexual selection in pseudoscorpions. In: Choe, Crespi: *The evolution of mating systems in Insects and arachnids*, Cambridge University Press, Cambridge.

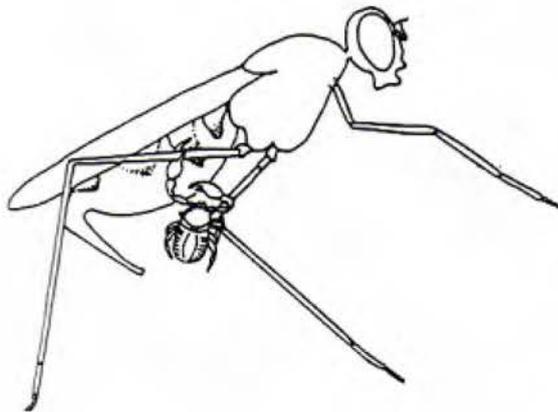


Fig. 1. Pseudoscorpión *Parachernes nevermanni* colgado del fémur de la mosca *Ptilosphen violatus*.