

FACTORES MECANICOS EN LA AISLACION REPRODUCTIVA DE THYNNINAE (HYMENOPTERA — TIPHIIDAE)

H. TORO, J. C. MAGUNACELAYA, E. DE LA HOZ (*)

SUMMARY

The sequence of premating mechanisms in the reproductive isolation of four species of Thynninae (*Elaphroptera scoliaeformis*, *E. atra*, *Anodontura tricolor* and *Telephoromyia laeta*) is studied in this paper. The following barriers are considered for the species involved: habitat isolation, olfactory stimuli and mechanical factors. Olfactory stimuli apparently play a double role as a locating and as an isolating mechanism; visual stimuli are important only to determine the exact position of females at a close range. In both species of *Elaphroptera* the male performs a very brief antennal tactile exploration of the female body; it was not possible to ascertain the role of this activity either as olfactory or as a mechanical recognition of female posture. The mechanical isolation is accomplished by the mandibular-prosternum grasping mechanism and by some special modifications of male mesosternum in relation to the metasoma of females; these modifications are highly specific and represent one of the most significant barriers in the reproductive isolation of Thynninae.

INTRODUCCION

La importancia de las barreras mecánicas como mecanismo de aislación reproductiva precópula ha sido diversamente calificada por varios investigadores. Mayr (1968) y Dobzhansky (1970), refiriéndose en particular al papel de las estructuras genitales, asignan una importancia mínima a este tipo de factores. Paulson (1974) trabajando en Odonata y Toro - De la Hoz en Apoidea (1975), plantean un punto de vista opuesto aunque sin referirse directamente a los genitalia.

Toro y De la Hoz (1975), describen el mecanismo mandíbulo-peciolar de Apoidea como altamente significativo en la aislación reproductiva de *Leioproctus*. La existencia de un segundo punto de contacto durante la cópula parece ser bastante generalizada en Hymenoptera, pero el rol que desempeña no ha sido mayormente apreciado (Chabot et al. 1976; Janvier, 1933; Evans, 1966).

Numerosas observaciones preliminares llevadas a cabo por nosotros en la Universidad Católica de Valparaíso y las atractivas descripciones de Janvier

(*) Lab. Zoología, Univ. Católica de Valparaíso, Chile.

(1933), sobre biología y comportamiento de Thynninae nos alentaron a centrar nuestras observaciones en algunas especies de este grupo.

El presente trabajo está orientado a analizar y comprender el rol que juegan las distintas barreras precópula en el aislamiento reproductivo de Thynninae, en particular la importancia de los factores mecánicos, pretendiendo al mismo tiempo hacer una contribución a la etología y conocimiento de este interesante grupo de Hymenoptera.

Agradecemos al Sr. Manfredo Fritz, del Instituto Entomológico San Miguel (Buenos Aires) por la identificación del material estudiado y al Sr. Enrique Peralta por su valiosa ayuda en la confección de los esquemas que se presentan en el trabajo.

II. — MATERIALES Y METODOS

Cuatro especies de Thynninae fueron seleccionadas para este estudio: *Elaphroptera scoliaeformis* (Haliday), *Elaphroptera atra*, (Guerín) *Anodontura tricolor* (Westwood) y *Telephoromyia laeta laeta* (Klug).

El material seco para disecciones e identificaciones proviene de la colección de la Universidad Católica de Valparaíso.

Para las disecciones, los ejemplares se colocaron en cámara húmeda durante 48 hrs. usando como desinfectante fenol.

El estudio de las estructuras morfológicas se hizo con microscopio estereoscópico Wild M5; los esquemas que acompañan al texto, con el aparato de dibujo correspondiente.

Las observaciones de comportamiento fueron realizadas para las siguientes especies en los lugares y fechas que se indican:

Elaphroptera scoliaeformis: Linares (Parral) febrero de 1976 y febrero de 1977; Valparaíso (Laguna Sausalito, Quinta Vergara, etc.), desde septiembre de 1976 a enero de 1977.

Elaphroptera atra: Valparaíso (Laguna Sausalito, Quilpué, Viña del Mar, etc.), desde septiembre a diciembre de 1976.

Anodontura tricolor: Linares (Parral); febrero de 1977. No se hicieron observaciones de ejemplares vivos de *Telephoromyia laeta laeta*.

Por lo general se realizaban 2 a 3 salidas semanales, llegando a observaciones diarias durante la temporada en que la densidad de los ejemplares era máxima.

Los factores abióticos (temperatura, humedad, luminosidad, corrientes de aire, etc.), no fueron medidos con instrumentos y la información que se da en las descripciones solamente corresponden a apreciación del observador.

Las observaciones de funcionamiento de las estructuras en la precópula, fueron realizadas con microscopio estereoscópico en el terreno mismo, como una forma de minimizar posibles variables que pudieran afectar las experiencias; cuando fue posible se llevaron ejemplares vivos al laboratorio, con el fin de repetir observaciones y obtener información adicional.

Debido a que el tiempo de contacto precópula es del orden de los 2 segundos, fue necesario idear métodos que hicieran posible un mayor tiempo de observación de tal manera de comprobar las conclusiones que se obtienen durante el breve momento de actividad normal. Se recurrió a las siguientes alternativas:

1. — Poner la hembra dentro de un tubo de ensayo, que tuviera el diámetro adecuado para dificultar al macho sus movimientos, principalmente en lo que se refiere a curvatura de su cuerpo.

2. — Obstruir el acceso a los genitales de la hembra con cinta adhesiva transparente (scotch tape) cuidando de no impedir la salida de feromonas.

3. — Fijar la hembra sobre una superficie transparente, impidiendo la posibilidad de un contacto genital.

III. — ACERCAMIENTOS DE SEXOS

Las observaciones sobre comportamiento general de Thynninae han sido descritas por Janvier en su trabajo "Etude Biologique de quelques Hyménoptères du Chili" (1933).

Los machos fueron detectados a comienzos del mes de septiembre (*E. atra* y *E. scoliaeformis*), mientras que hembras en cópula sólo de mediados de mes en adelante.

Los machos, de hábitos diurnos, desarrollan actividad desde temprano en la mañana en procura de alimentos y exploran en busca de hembras; ellos efectúan vuelos rápidos a baja altura en línea más o menos recta. *E. scoliaeformis*, prefiere los terrenos boscosos y sus vuelos por lo general siguen rutas bien marcadas que aparentemente corresponden a senderos y claros entre la vegetación. En terreno accidentado o con acentuada inclinación, la altura de vuelo es más baja (40 cms. aprox.) que en terreno llano (1 m. aprox.). Es interesante hacer notar que en presencia de corrientes de aire, casi todos los ejemplares se ven volar en contra del viento. *E. atra* habita lugares de matorral, habiéndose advertido también la existencia de "rutas de vuelo" bien determinadas; el patrullaje lo realizan a muy baja altura (20 cms. aprox.) y no se observaron variaciones a causa del viento. *A. tricolor*, se encuentra en áreas de pastizales y su vuelo a diferencia de las especies anteriores, no sigue caminos definidos, ni guarda relación con la dirección del viento. Comparativamente a *E. atra* vuela a mayor altura, (60 cms. aprox.).

Las hembras permanecen escondidas bajo tierra (Janvier, 1933), emergen entre la hojarasca y toman una posición receptiva, caracterizada por un levantamiento de la parte anterior (cabeza y tórax) e inmovilidad total, excepto por una vibración rápida y de corta amplitud de las antenas, difícil de percibir sin aumento.

El rol que cumplen las antenas de las hembras en el acercamiento de sexos ha sido ampliamente discutido por Janvier (1933) quien le atribuye especial

importancia sin poder precisar su funcionamiento. En nuestras observaciones, cuando las antenas permanecen vibrando, siempre están rectas y tendiendo a juntarse en sus extremos; su ablación no altera las propiedades atractivas de las hembras. Se seccionaron ambas antenas a una hembra de *E. scoliaeformis* y a otro ejemplar sólo una de ellas, pero luego de un momento de inquietud, ambas hembras tomaron la posición receptiva descrita anteriormente, produciendo tanta atracción hacia los machos como una hembra normal. Una hembra colectada con una sola antena (presuntivamente la otra se habría perdido por lesión) no mostraba signo de inquietud y resultó altamente atractiva.

Las hembras de *A. tricolor* muestran tendencias a subir hasta el ápice de una hoja o tallo de gramínea adoptando posición receptiva, exponiéndose así a ser captada por los machos. A diferencia de lo descrito por Evans, 1966, las hembras de esta especie mantienen una posición vertical con cabeza hacia arriba.

Aparentemente el único índice que tienen los machos para encontrar a las hembras es el olfato; ellos son atraídos por hembras colocadas bajo hojarasca o una tela fina, caminando sobre el substrato o incluso en cópula; un fraseo que haya tenido hembras también resulta atractivo. El efecto atractivo de la feromona, es muy poco persistente; hembras recién muertas pierden su capacidad atractiva en muy corto tiempo (2 min. aprox.) y lo mismo sucede con frascos en que ellas habían estado encerradas.

La aparición de las hembras hace que los machos se concentren, volando alborotadamente, en número variable que puede llegar a diez o más; de todos ellos, alguno baja y entra en contacto con la hembra.

En caso de existir viento, el macho llega volando en sentido contrario; a cierta distancia el vuelo se hace más lento y zigzagueante disminuyendo la amplitud del movimiento lateral en la medida en que se acerca a la hembra.

En *E. scoliaeformis*, la percepción de la hembra en presencia del viento ocurre desde unos dos metros de distancia aproximadamente, lo que puede advertirse por el vuelo zigzagueante y de menor velocidad descrito anteriormente. El macho toca tierra en un radio de unos 20 ± 5 cms. alrededor de la hembra. Una vez en el suelo, se acerca medio caminando medio volando, con un movimiento en zigzag que teóricamente se podría reducir a una sola dirección (fig. 36).

En caso de no existir viento, no es posible precisar a qué distancia el macho percibe la existencia de la hembra, el aterrizaje se efectúa aproximadamente dentro del mismo radio, al "andar revoloteado" tiene características semejantes al anterior pero sin una dirección definida (fig. 35); la falta de un exacto mecanismo de ubicación pareció evidente al constatar que uno de los machos observados fue incapaz de encontrar a la hembra en su revoloteo, terminando por alejarse.

Una vez que el macho está muy cerca de la hembra (2 a 3 cms.), actúa con una seguridad mucho mayor dirigiéndose rectamente hacia ella, lo que induce a pensar en la acción de estímulos ópticos.

En el muy breve reconocimiento táctil, el macho parece intentar descubrir con sus antenas la posición en que está la hembra, luego la toma con sus mandíbulas del tórax, permaneciendo agarrado por un tiempo de dos o tres segundos, hasta que ocurre la cópula. El mecanismo de unión será detallado más adelante.

En *E. atra*, la percepción en la hembra, ocurre a una distancia mucho menor que en la especie anterior (posiblemente no superior a treinta cms.). El vuelo en zigzag no fue observado, descendiendo los machos casi de manera vertical dentro de un área de unos 5 cms. alrededor de la hembra acercándose y contactando con ella de manera similar a lo que ocurre en *E. scoliaeformis*.

Para *A. tricolor*, las observaciones se realizaron siempre en presencia de viento; la presencia de hembras era detectada por los machos a 1,5 m. de distancia aproximadamente, comenzando entonces el vuelo zigzagueante con marcada disminución de velocidad. El aterrizaje se efectúa directamente sobre la hembra, ocurriendo sólo en caso de estar ella visible; ejemplares de hembras ocultos por hojas u otros sistemas, si bien produjeron revoloteo, no indujeron aterrizaje. El macho agarra a la hembra con sus mandíbulas sin exploración táctil.

Durante el contacto precópula, la relación entre las mandíbulas y otras estructuras de los machos con las correspondientes modificaciones en las hembras, si bien sigue un mismo patrón con las especies anteriores, presenta diferencias interesantes, como se verá más adelante.

IV. — ANALISIS DE LOS FACTORES MECANICOS EN LA PRECOPULA

A. — Aspectos Morfológicos:

La descripción morfológica que se hace a continuación será referida sólo a aquellas estructuras que participan en el mecanismo precópula que se describe más adelante.

Elaphroptera scoliaeformis:

MACHOS:

Mandíbulas con articulación basal en ángulo aproximado de 65° con relación al borde posterior del ojo en el plano sagital (fig. 3), en vista lateral aparecen dobladas abruptamente hacia atrás en la mitad distal (figuras 3 - 22). Borde interno con dos leves proyecciones en vista frontal, dejando entre ellas una línea casi recta (fig. 20), diente interno apreciablemente más corto que el externo (fig. 20) y cara interna fuertemente cóncava y casi lisa (fig. 22).

Clípeo convexo, con una fuerte protuberancia media y borde distal ampliamente cóncavo (fig. 3-4).

Coxas protorácicas con una muy leve depresión subapical ventral.

Área external por delante de las coxas medias deprimida y proyectada posteriormente en un par de grandes lóbulos mesosternales de forma triangular (fig. 19).

HEMBRAS:

Pronoto muy desarrollado, deprimido y angostado en la parte anterior en forma de silla de montar (figs. 21-24), reborde pronotal medio convexo (figs. 21-24); área deprimida anterior del pronoto con crestas transversales premarginales bien marcadas, y estrías gradualmente divergentes hacia adelante por detrás de las crestas.

En las cuatro especies estudiadas, el metanoto se encuentra aparentemente reducido dorsalmente y escondido por el mesonoto y propodeo (figs. 21-24).

Propodeo con parte horizontal reducida a un grueso cordón transversal, el resto declivo, levemente deprimido en su parte anterior (figs. 21-24).

Área prosternal con zona premarginal anterior elevada y limitada por un surco premarginal (fig. 2); prominencia prosternal apenas marcada (fig. 2).

Primer tergo metasómico con cara anterior fuertemente pilosa; región postgradular del segundo tergo rugosa, con abundantes órganos sensoriales en forma de pelos cortos y muy gruesos (cuando son vistos con 250 x).

Elaphroptera atra*:*MACHOS:**

Mandíbulas con doblez un poco más acentuado (figs. 8-16); borde interno con notoria concavidad entre las dos proyecciones (fig. 18); parte distal posterior del diente externo girada levemente hacia adentro.

Clípeo levemente cóncavo y liso inmediatamente por debajo de la protuberancia (figs. 8-10).

Cara ventral de las coxas con una conspicua espina recurvada en su tercio proximal hacia el borde interno (fig. 14) y una fuerte depresión por detrás de ésta.

HEMBRAS: (figs. 9-15-17)

Surco premarginal prosternal menos acentuado; prominencia prosternal más notoria; reborde pronotal medio cóncavo; área deprimida del pronoto sin estriaciones.

Anodontura tricolor*:*MACHOS:**

Mandíbula recta en vista lateral (fig. 5), con ángulo de articulación basal semejante a las especies anteriores (fig. 5); borde interno cóncavo y sin proyecciones (fig. 29); diente interno más corto que en las especies anteriores (figs. 28-29); cara interna fuertemente cóncava a semejanza de *E. scoliaeformis* y *E. atra* pero más lisa (fig. 28); diente externo sin modificaciones.

Clípeo con borde distal casi recto a diferencia de *E. scoliaeformis* y *E. atra* y uniformemente convexo (figs. 5-6).

Coxas protorácicas sin modificaciones. Área mesosternal suavemente deprimida por detrás de las coxas anteriores (fig. 30).

HEMBRAS:

Tórax dorsalmente como *E. scoliaeformis* y *E. atra* (figs. 26-27), excepto el propodeo, más corto y con parte horizontal aproximadamente la mitad de su largo, el resto abruptamente declivo (fig. 27) y reborde pronotal medio-recto (fig. 26).

Surco premarginal prosternal poco acentuado, como *E. atra* (fig. 7) y prominencia prosternal aún más notoria que en las especies anteriores (figuras 2-27).

A semejanza de *E. scoliaeformis* y *E. atra* el primer tergo es fuertemente piloso pero el segundo con rugosidad menos notoria.

Telephoromyia laeta laeta:**MACHOS:**

Mandíbula con igual ángulo de articulación que en las especies anteriores (fig. 11); borde interno casi liso (fig. 33); rectas en vista lateral; diente interno corto y en ángulo recto respecto al diente externo; cara interna curva y lisa (fig. 32).

Clípeo con protuberancia media anterior muy aguda de concavidad inferior (figs. 11-12); borde distal formando aguda proyección a cada lado de una profunda emarginación media (fig. 12).

Coxas protorácicas sin modificaciones. Area external por delante de las coxas medias con depresión muy reducida respecto a *E. scoliaeformis* y *E. atra* (fig. 25).

HEMBRAS:

Propodeo como *A. tricolor* aunque parte horizontal algo más reducida (figs. 31-34); reborde pronotal medio muy poco cóncavo (fig. 13).

Primer tergo metasómico piloso, borde posterior del segundo tergo elevado en dos crestas y tegumento postgradular micromamelonado.

B. — Aspectos funcionales

En *E. scoliaeformis*, la cabeza del macho penetra en la zona deprimida del pronoto; el ajuste de las mandíbulas se realiza por desplazamiento de la cabeza que resulta presionada por el reborde pronotal medio a medida que ellas se cierran; el tegumento estriado favorece el avance anterior de postgenas y piezas bucales (labro y gálea) del macho; las mandíbulas se deslizan sobre el prosterno gracias principalmente a su ángulo de articulación de 65° en relación al plano frontal y a la suave convexidad de las prominencias prosternales, en concordancia con el movimiento de la cabeza, hasta encajar por su borde interno en el surco premarginal prosternal. Su curvatura y especialmente la proyección distal del borde interno, concuerdan con la forma del surco premarginal.

La posición de anclaje estático (fig. 1) se realiza de tal manera que:

—el borde anterior del clípeo no toma contacto con el pronoto de la hembra, aparentemente la concavidad del borde distal del clípeo permitiría tal disposición.

—la cara anterior y protuberancia media del clípeo tocan la región occipital de la hembra.

—la superficie interna de la mandíbula queda en contacto estrecho con el externo, como en esquema 38-39.

—el ángulo de articulación de la mandíbula de aproximadamente 15° respecto del plano sagital (fig. 40) provoca un giro de ésta sobre sí misma y del borde anterior hacia adentro que favorece el contacto de superficie arriba mencionado y ayuda a su deslizamiento anterior sobre el externo, acomodándola al declive de él. El dobléz de la mandíbula y su movimiento de giro crea al mismo tiempo una ligera presión sobre el cuerpo de la hembra hacia arriba y atrás (fig. 38).

El cierre de las mandíbulas ejerce presión sobre el borde anterior del surco premarginal prosternal, pero la posición oblicua de ésta, al mismo tiempo que impide el avance de ellas, limita su movimiento de cierre como en esquemas 37, 38, 39 y 40.

Gran parte del diente interno y todo el externo de la mandíbula se entrecruzan, al parecer sin tener una participación activa en el anclaje (fig. 23).

El mecanismo descrito inmoviliza el área esternal de la hembra, permitiendo que funcione a pesar de las diferencias de tamaño, lo que no ocurriría de tratarse de un simple abrazo (fig. 23).

En la fijación de las mandíbulas del macho de *E. atra*, la cabeza no es desplazada anteriormente como ocurre en *E. scoliaeformis*, el reborde pronotal medio no convexo sino con marcada concavidad en vista dorsal (ver fig. 17), permite que ella permanezca en posición posterior, el tegumento del pronoto de la hembra sin estrías longitudinales tampoco favorece el deslizamiento.

Las mandíbulas del macho, a diferencia de la especie anterior no encajan en el surco premarginal prosternal sino que permanecen y se fijan en las prominencias prosternales de la hembra (figs. 41-42-43).

La fijación de las mandíbulas en la parte posterior se consigue por:

—La curvatura distal de la mandíbula que se corresponde con la prominencia prosternal.

—El diente interno y la proyección distal del borde de la mandíbula abrazan por delante a la prominencia prosternal.

—La dirección casi transversal de las fuerzas ejercidas por las mandíbulas, producto del reducido ángulo de articulación (5° aprox.) en relación al plano sagital y al dobléz posterior de ellas.

El dobléz posterior distal de la mandíbula del macho permite que su cabeza permanezca perpendicular al eje del cuerpo, la leve concavidad del clípeo

por debajo del tubérculo contacta con la parte occipital de la cabeza de la hembra y su borde distal cóncavo no presiona el pronoto a semejanza de lo que ocurre en *E. scoliaeformis*.

En *A. tricolor*, como en *E. atra*, la cabeza no es desplazada hacia adelante; el reborde pronotal medio aunque casi recto en vista dorsal (fig. 26), con declive perpendicular (fig. 27) y el tegumento del pronoto de la hembra sin estriaciones no favorecen el deslizamiento; las mandíbulas del macho, rectas como se había descrito anteriormente, presentan un mecanismo de agarre diferente de las especies anteriores aunque se fijan como en *E. atra*, en las prominencias prosternales de la hembra.

El anclaje se realiza con el siguiente mecanismo (figs. 44, 45, 46, 47 y 48):

—La curvatura distal de la cara interna de la mandíbula se corresponde con la curvatura látero-ventral de la prominencia prosternal.

—El diente externo de la mandíbula del macho queda en el surco que existe entre la prominencia prosternal y la coxa. El proceso articular del coxopleurito muy anterior, permite un ligero movimiento basculante del borde anterior de la coxa de tal manera que el ángulo externo se separa del prosterno cuando entra el diente, pero lo aprisiona una vez que el avance ha sobrepasado su eje de oscilación (fig. 48).

—El diente interno abraza la prominencia prosternal un poco por delante y lateralmente.

—El ángulo de articulación de la mandíbula respecto del plano frontal, subparalelo en relación al eje longitudinal, ubica el diente externo y ajusta el interno a la curvatura de la prominencia prosternal.

—Las mandíbulas rectas obligan a la cabeza a tomar una posición inclinada respecto de la hembra, lo que aparentemente está en concordancia con que los machos lleguen volando horizontalmente a tomarla cuando ella está en posición vertical sobre el extremo de una hoja o tallo de gramínea.

El mecanismo mandibular antes descrito, hace que el macho fije a la hembra con el extremo distal de sus mandíbulas, funcionando igualmente bien a pesar de las diferencias de tamaño y que el clipeo no presione sobre el pronoto de la hembra.

En *T. lacta lacta*, las mandíbulas fijan a la hembra por sus prominencias prosternales, a semejanza de *E. atra* y *A. tricolor*, aunque con un mecanismo diferente, que se caracteriza por (figs. 49, 50, 51, 52 y 53):

—Las prominencias prosternales de la hembra dilatadas hacia los lados, tendiendo a formar un ángulo externo posterior, quedando una superficie lateral que se ajusta a la cara interna del diente interno de la mandíbula del macho.

—El diente externo queda detrás de la prominencia prosternal, en un surco bien limitado posteriormente por una pequeña lámina, de tal manera que no alcanza a tocar las coxas a diferencia de *A. tricolor*.

—El ángulo que forma el diente interno calza con el ángulo formado por la cara externa y cara posterior de la prominencia prosternal.

—El ángulo de articulación mandibular (de 5° aproximadamente) (fig. 52) semejante a *E. atra*, favorece una mejor fijación del diente interno.

La longitud comparativamente más corta de las mandíbulas, su punto de fijación muy dorsal con respecto a la hembra y la posición del surco por detrás de las prominencias prosternales, permite que la cabeza del macho quede elevada sobre el pronoto y muy poco inclinada.

Una vez que la hembra está fijada por las mandíbulas del macho, éste curva su abdomen para obtener contacto genital.

Según nuestra apreciación, aparentemente las coxas anteriores del macho no toman contacto con el tórax de la hembra.

En *E. scoliaeformis* y *E. atra* las coxas posteriores y medias del macho contactan sobre el segundo tergo de la hembra, provocando la inclinación de su abdomen lo que posibilita la cópula; este contacto se hace posible por el nivel más elevado del segundo tergo con respecto al resto del cuerpo.

La inclinación del abdomen hace que el primer tergo se coloque en la depresión precoxal mesosternal del macho. Esta posición permite que el macho presione el abdomen de la hembra hacia arriba durante el contacto genital.

El más bajo nivel del tórax en relación al abdomen y la estructura del propodeo excavado en su mayor parte, permite la localización del primer par de coxas del macho en ese espacio.

Las fuertes espinas que presentan el primer par de coxas en *E. atra*, sugiere un posible punto de fijación sobre el reborde transversal del propodeo, que desgraciadamente no pudo ser constatado debido a dificultades en la observación, la zona permanece muy escondida por patas y la pilosidad ventral del macho.

El tamaño más reducido de las hembras en relación a los machos, obliga a un mecanismo ligeramente distinto en *A. tricolor*:

—Las coxas anteriores del macho se ubican por detrás del propodeo a pesar del mayor desarrollo de su parte horizontal.

—La inclinación del abdomen de la hembra ocurre por contacto no con las coxas posteriores y medias sino sólo con las coxas medias del macho, la zona postgradular del 2° tergo de la hembra no presenta órganos sensoriales especiales.

—La función que tenía la depresión precoxal mesosternal en las especies anteriores se logra ahora con la ubicación del primer tergo de la hembra detrás de las coxas anteriores del macho (fig. 55).

En *T. laeta*, la inclinación del abdomen se consigue por contacto del segundo tergo de la hembra sobre las coxas posteriores y medias del macho aunque de manera ligeramente diferente a *E. scoliaeformis* y *E. atra*.

La fijación del abdomen de la hembra frente a la presión ejercida hacia arriba por el contacto genital del macho, en esta especie está dada por las crestas del segundo tergo que topan en el borde interno del último par de coxas del macho y no por el encaje del primer tergo en la depresión precoxal

mesosternal (*E. scoliaeformis* y *E. atra*), ni en la depresión posterior al primer par de coxas (*A. tricolor*).

La leve depresión precoxal mesosternal de los machos sólo tendría por función el dejar espacio a la parte dorsal del primer tergo del abdomen de la hembra determinando así su posición y permitiendo el contacto de las crestas mencionadas.

Mientras en las especies de hembras comparativamente pequeñas (*A. tricolor*) la ubicación del primer par de coxas del macho no presenta problemas, en las especies de hembras más grandes aparecen diferentes mecanismos de ubicación, en *E. scoliaeformis* y *E. atra*, las coxas concuerdan con la excavación de la zona propodeal; en *T. laeta*, dado el punto de fijación de las mandíbulas muy dorsal y el anclaje del segundo tergo, las coxas protorácicas del macho quedan en posición muy dorsal, no siendo necesaria una excavación propodeal para su ubicación.

V. — DISCUSION Y CONCLUSIONES

El análisis de las observaciones realizadas en *E. scoliaeformis*, *E. atra* y *A. tricolor*, sugiere la existencia de un patrón común de comportamiento en relación a acercamiento de sexos: 1. — Localización a distancia por olfato. 2. — Localización próxima visual. — 3. Reconocimiento táctil. 4. — Ajuste mecánico, y 5. — Cópula (esta última etapa no es objeto de estudio del presente trabajo).

Casi todas estas etapas son fácilmente reconocibles para cada especie y aparentemente dos de ellas, la olfativa y la mecánica son mecanismos claros de aislación reproductiva precópula.

La importancia de la etapa olfativa ha sido bien reconocida para la clase insecta, e himenópteros en particular (Kullemberg, 1956 y Jacobson, 1966); ella significa economía de energía y un excelente mecanismo de captación de la presencia de hembras en un área determinada, más aún si se considera el tamaño reducido de ellas, su color críptico y la calidad del substrato donde habitan, además de su inmovilidad en la posición receptiva.

El problema de la poca precisión en la ubicación mediante olfato, se resuelve aparentemente por la alta volatilidad de la feromona (pág. 478), aunque esto significa una reducción de su acción.

En este mismo contexto se puede entender el comportamiento de los macho de volar contra el viento y el muy especial vuelo zigzagueante (pág. 478). Este vuelo zigzagueante común en otras especies de himenópteros, hipotéticamente, para Thynninae no significa pérdida de energía ya que permite localizar con cierta precisión el punto en que se encuentra la hembra. El distinto comportamiento de *E. atra* (p. 479) podría explicarse por una extrema volatilidad de la feromona.

Un sistema de localización olfativo, sólo representa un buen mecanismo de aislación cuando existe cierta especificidad en la función atractiva de las

feromonas; las experiencias de Janvier (1933) y nuestras propias observaciones, estarían demostrando una marcada especificidad.

El posible rol de las antenas de las hembras planteado por Janvier (1933) como mecanismo de atracción de sexos a distancia nos parece poco probable de acuerdo a las experiencias planteadas en el capítulo de "acercamiento de sexos" (pág. 477), en todo caso será necesario un mayor estudio para poder determinar su función y si es que ella está relacionada con el apareamiento. La capacidad de orientación hacia las hembras de machos privados de sus antenas, no pudo ser comprobada; la ablación de apéndices los altera de tal forma que sólo tratan de huir, mostrando un comportamiento claramente anormal.

La etapa visual complementa la olfativa en la ubicación de la hembra; de acuerdo a nuestras observaciones (pág. 478), la visión funcionaría sólo a distancia corta, más o menos constante para cada especie y dependiente del grado de importancia que ella tenga en el comportamiento reproductivo. La existencia de un área de aterrizaje y de un revoloteo, observados en *E. scoliaeformis* y *E. atra*, se relacionan con la menor importancia de la visión, los machos sólo se acercan a la hembra en línea recta cuando se encuentran a unos dos o tres centímetros de ella (pág. 478), por el contrario el macho de *A. tricolor* se mantiene en vuelo a unos 7 centímetros de distancia, descendiendo sólo cuando la hembra está visible, directamente sobre ella, mostrando así visión a mayor distancia y mejor apreciación de formas.

La posición receptiva de las hembras se relaciona bien con la mayor o menor importancia del rol de esta etapa. Si bien es cierto que las hembras de *E. scoliaeformis* y *E. atra*, levantan ligeramente el tórax (pág. 477), la posición general del cuerpo con respecto al substrato es variable; en cambio la posición receptiva de *A. tricolor* sobre el pasto y en posición vertical (cabeza arriba), implica una visión más desarrollada.

La información dada por Evans (1966) que supone a las hembras adquirir una posición receptiva inmóvil "invertida" como el único modo de ser atractivas a los machos se contradice con nuestras observaciones (pág. 477) si bien las hembras adoptan una posición receptiva característica, ésta no es indispensable como mecanismo atractivo sino que probablemente está más en relación con facilitar tanto la localización olfativa como el enganche mandibular del macho. Por otra parte, la posición "invertida" para *A. tricolor*, hasta muy difícil para el macho agarrar a la hembra cuando llega en vuelo horizontal y casi imposible un aterrizaje cuando ella está en el extremo de una hoja o tallo de graminéa.

La tercera etapa de "reconocimiento táctil" se referirá solamente al rol exploratorio que cumplen las antenas de los machos una vez logrado el contacto con la hembra. Es indudable que el contacto mandibular y todo otro contacto corporal significan estímulos táctiles, que nos parecen de gran importancia, pero ellos serán considerados más adelante dentro de la etapa de "ajuste mecánico".

La existencia de una exploración táctil en *E. scoliaeformis* y *E. atra* (pág. 449) y la ausencia de ella en *A. tricolor* (pág. 479), podría sugerir que aparentemente ella juega un rol de complemento a la pobre visión de las primeras; sin embargo, la información que hemos podido obtener no permite formarse una idea clara al respecto, ni siquiera ha sido posible determinar por su brevísima duración, si cumple un papel olfativo, táctil o mixto.

El acoplamiento genital requiere que el metasoma de la hembra esté fijo en una posición bien determinada, que posibilite al macho alcanzar el extremo de la hembra (curvando su abdomen) y al mismo tiempo ejercer la presión necesaria para la introducción de su armadura genital.

Como respuesta a estos requerimientos existirían en Thynninae dos puntos de contacto entre macho y hembra (figs. 1, 54 y 55).

La mantención de una posición determinada del abdomen de la hembra y la posibilidad de mantener dicha posición a pesar de la presión ejercida por el abdomen del macho, está dada primariamente por el contacto metasómico-esternal y secundariamente por la fijación mandíbulo-prosternal.

El contacto metasómico-esternal aparece determinado por la relación entre la concavidad esternal de los machos, la curvatura del primer tergo y el punto de articulación del abdomen de la hembra.

La variación en tamaño de las hembras, puede provocar las siguientes situaciones (fig. 54):

- a) En una hembra pequeña, el punto de articulación abdominal está desplazado anteriormente por lo que se debe producir una mayor inclinación de su abdomen, para que la curvatura del primer tergo encaje con la concavidad esternal del macho;
- b) Inversamente, en una hembra grande, el abdomen queda menos inclinado.

En ambos casos el diferente grado de inclinación está en relación con el mayor o menor movimiento de curvatura del abdomen del macho que se necesita para el contacto genital.

Las modificaciones esternales del macho por sí solas no son suficientes para asegurar la fijación del abdomen de la hembra en una posición determinada; ésta exige un segundo punto de anclaje que está dado por la unión mandíbulo-prosternal, lo que impedirá su dislocación.

Aparte de lo mencionado más arriba, la función primaria de la unión mandíbulo-prosternal, sería dar una posición relativa que permita que las coxas medias y posteriores actúen sobre el abdomen de la hembra para llevarlo a la inclinación adecuada que ajusta con la depresión esternal del macho; la naturaleza de la acción coxal podría ser mecánica, táctil o servir simplemente de guía de posición.

Las modificaciones propodeales (pág. 480) y de algún modo las reducciones del metanoto, estarían encaminadas en este mismo sentido.

Todas las modificaciones morfológicas de los machos y sus correspondientes adaptaciones en las hembras, hacen absolutamente imposible un ajuste in-

terespecífico en las especies estudiadas. Estas modificaciones están claramente expuestas a la acción del medio y se constituyen en un factor importante en la historia evolutiva del grupo.

La secuencia de barreras de aislación reproductiva que se puede reconocer en Thynninae son:

1. — Aislamiento de habitat. 2. — Barrera etológica por estímulo olfativo, y 3. — Factores aislados mecánicos.

La eficiencia del "Aislamiento de habitat" ha sido bien discutida por Mayr (1963). Las deficiencias de esta barrera se aprecian en Thynninae al observarse la superposición de alguna de sus especies (pág. 477), matorral-bosque y pastizal-bosque.

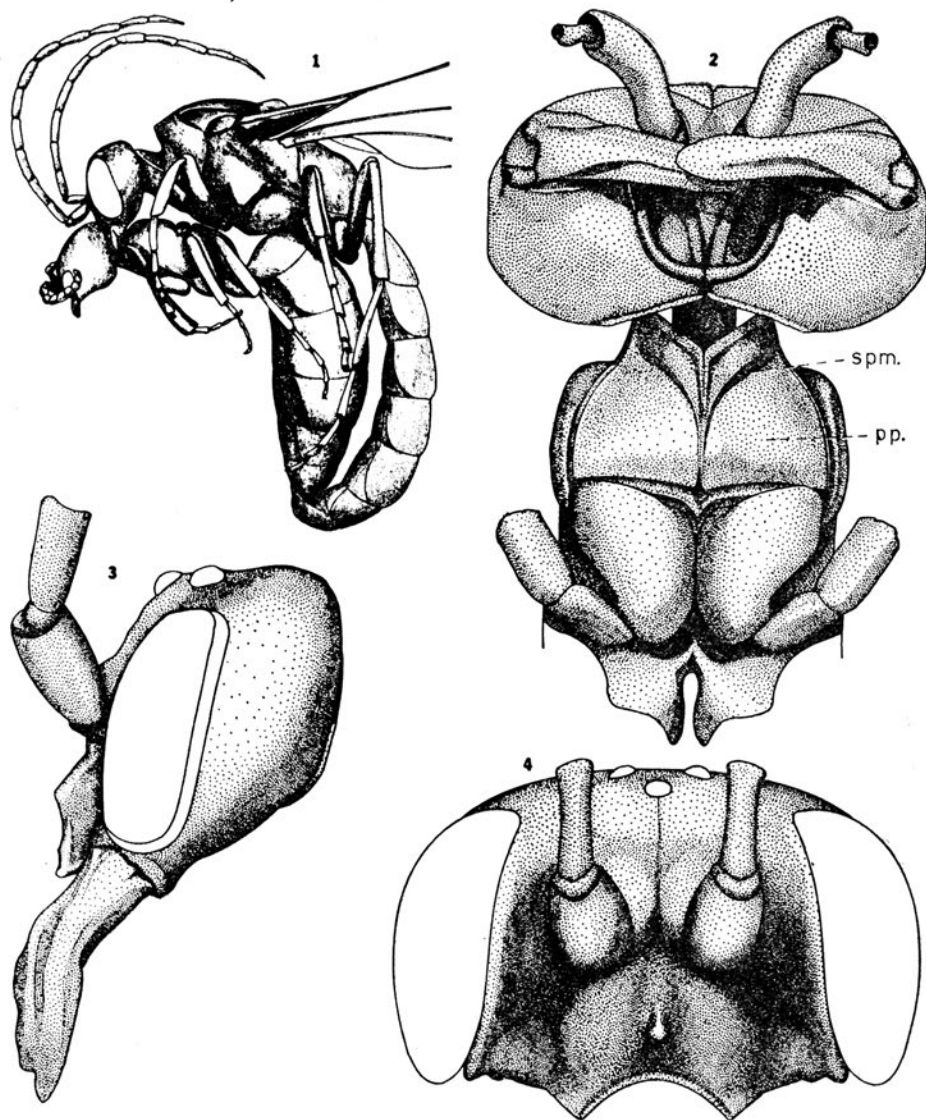
La "barrera olfativa" parece ser altamente eficiente, teniendo la gran ventaja de funcionar como excelente mecanismo de ubicación; sin embargo, consideramos que esta barrera podría ser sobrepasada en el caso de encontrarse dos hembras de distinta especie muy cercanas, situación que podría ser frecuente en zonas de superposición de habitat.

La "barrera mecánica" parece ser altamente eficiente como mecanismo aislador y el último eslabón de la secuencia precópula. Sin embargo, ésta por sí sola es de alto costo energético ya que requiere contacto de la pareja potencial.

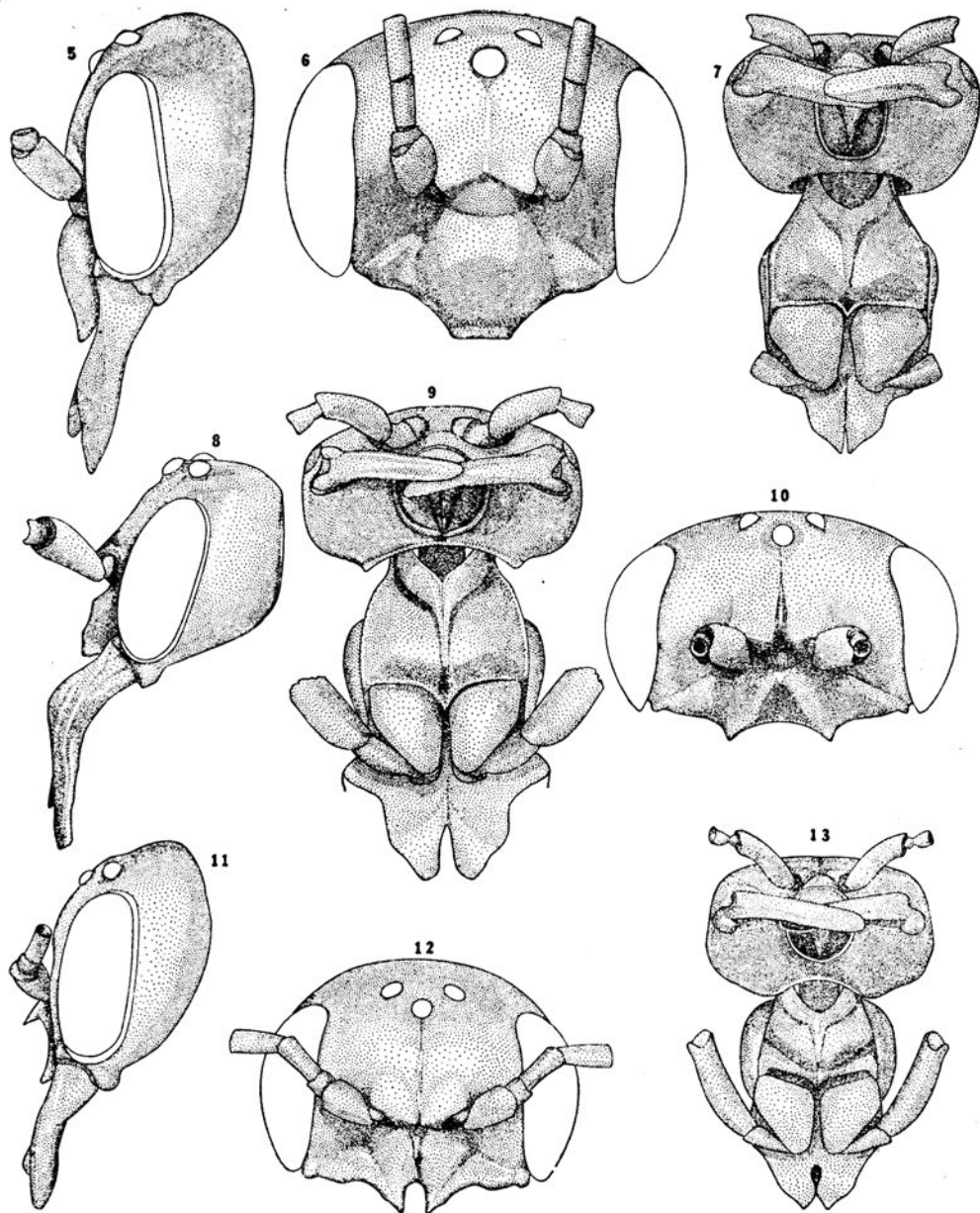
Los problemas planteados muestran la necesidad de hacer un estudio más extenso incluyendo también a las especies australianas, que permita establecer la universalidad de las conclusiones sugeridas, formarse una idea de la importancia de los diferentes factores que aparecen en el apareamiento y los posibles caminos evolutivos que haya seguido el mecanismo de "Ajuste Mecánico".

BIBLIOGRAFIA

- BARROWS, E., M. CHABOT, C. D. MICHENER and T. SNYDER, 1976. Foraging and Mating Behavior in *Perdita texana* Hymenoptera, Andrenidae). Jour. Kansas ent. Soc., 49 (2): 275-279.
- DOBZHANSKY, T., 1970. Genetics of the Evolutionary Process. Columbia Univ. Press., New York., 505 pp.
- DURÁN, L., 1941. Die Thynnides Chiles. Arch. Naturgesch., 10: 171-176.
- EVANS, H. E., 1966 a. The Behavior Patterns of solitary Wasps. Ann. Rev. Ent., 11: 123-154.
- EVANS, H. E., 1966 b. Phoretic Copulation in Hymenoptera. Ent. News, 80 (5): 113-124.
- JACOBSON, M., 1966. Chemical Insect Attractants and Repellents. Ann. Rev. Ent., 11: 403-422.
- JANVIER, H., 1933. Etude Biologique de quelques Hyménoptères du Chili. Ann. Sci. Nat., Zool., 16 (10): 209-355.
- KULLENBERG, B., 1956. Field Experiments with Chemical Sexual Attractants. on Aculeate Hymenoptera Males. Zool. Bidrag Uppsala, 31: 253-354.
- MAYR, E., 1963. Animal Species and Evolution. Harvard University Press, Cambridge, XIV + 797 pp.
- PAULSON, D. R., 1974. Reproductive Isolation in Damselflies. Syst. Zool., 23: 40-49.
- TOKO, H. y E. DE LA HOZ, 1975. Factores Mecánicos en la Aislación Reproductiva de Apoidea. Segundo Congreso Latinoamericano de Entomología, Buenos Aires.



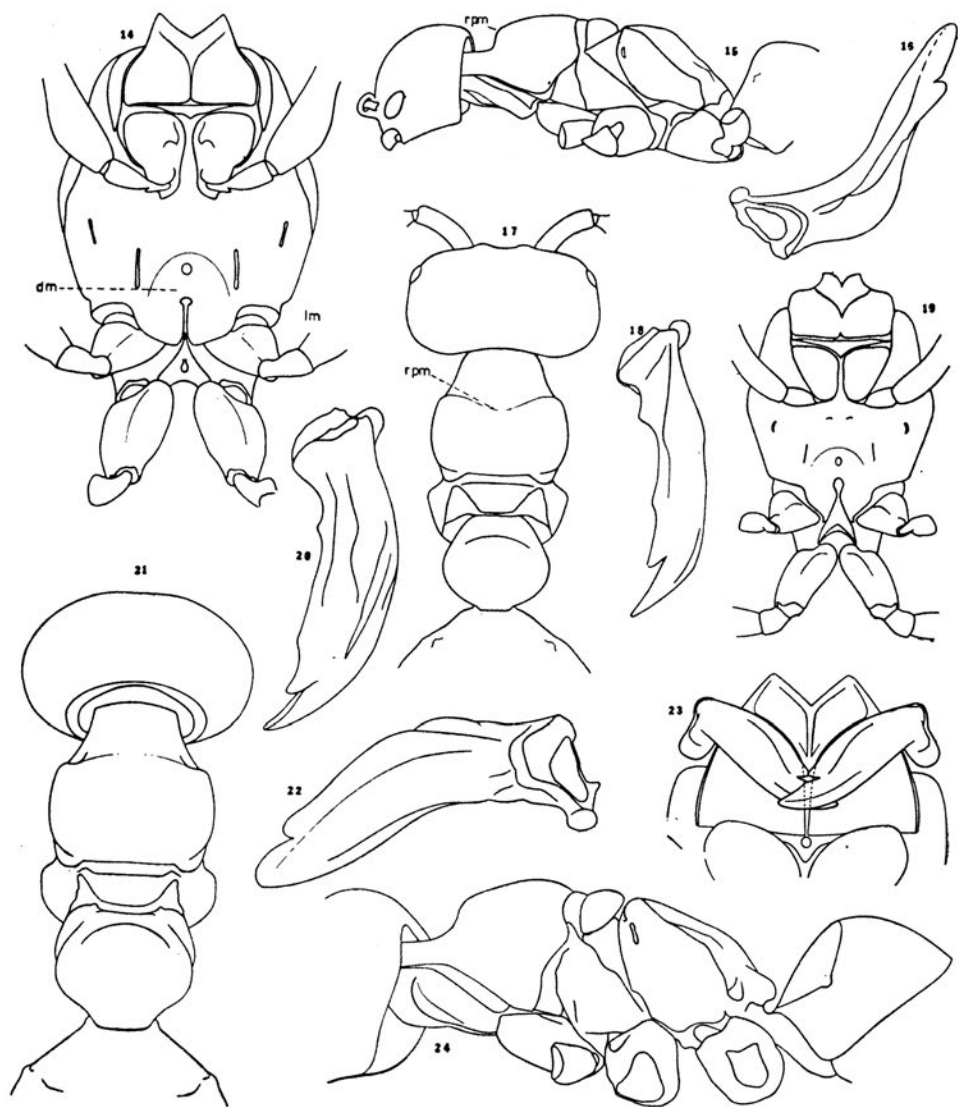
Figuras 1-4. — *Elaphroptera scoliaeformis*: 1. Posición de apareamiento, nótese el ajuste mandibular, la ubicación de las coxas del macho en relación a la hembra y la ubicación del primero y segundo tergo de esta última (ver texto). 2. Hembra, vista ventral; spm. surco premarginal; pp. prominencias prosternales. 3. Macho, cabeza vista lateral. 4. Macho, cabeza vista frontal.



Figuras 5-7. — *Anodontura tricolor*: 5-6. Macho, cabeza, vista lateral y frontal. 7. Hembra, vista ventral.

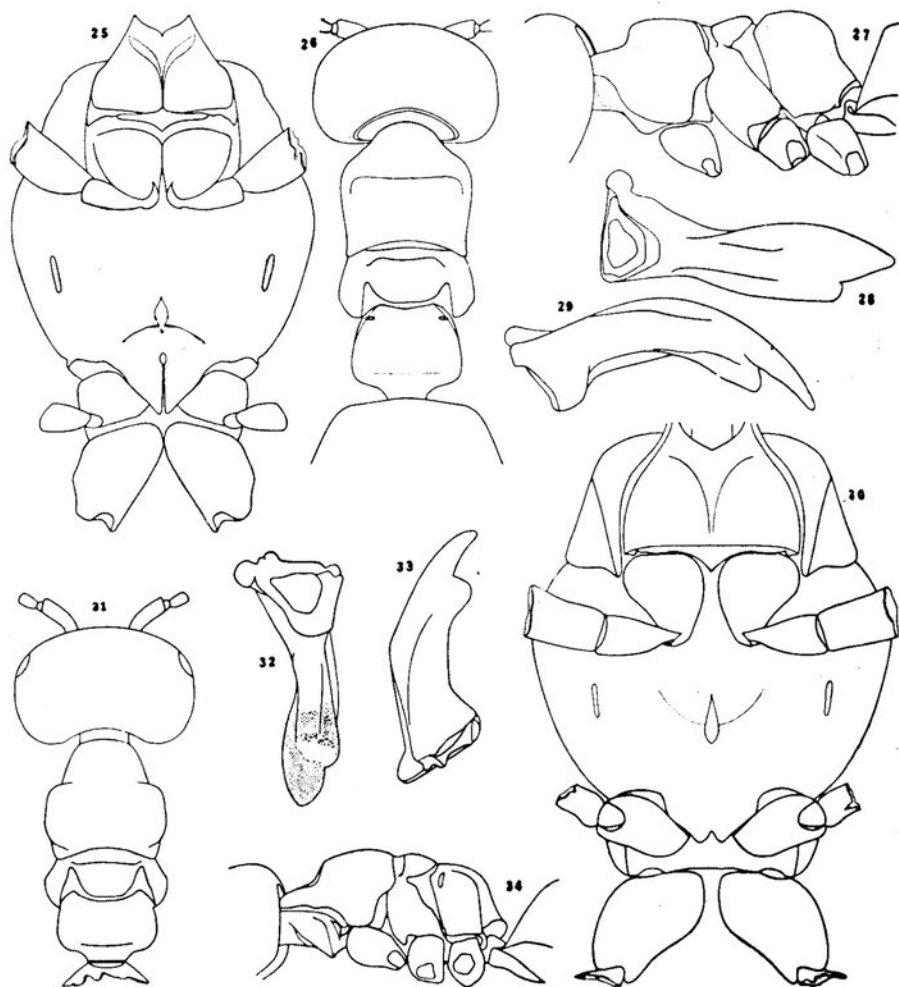
Figuras 8-10. — *Elaphroptera atra*: 8. Macho, cabeza vista lateral. 9. Hembra, vista ventral. 10. Macho, cabeza vista frontal.

Figuras 11-13. — *Telephoromyia laeta*: 11-12. Macho, cabeza vista lateral y frontal. 13. Hembra, vista ventral.

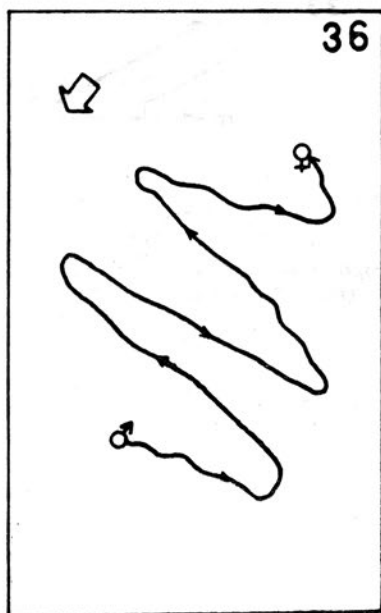
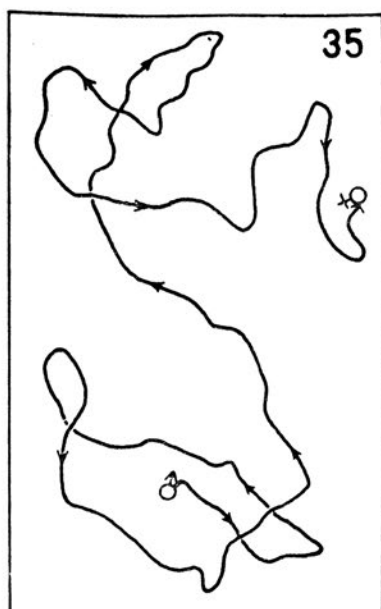


Figuras 14-18. — *Elaphroptera atra*: 14. Macho, vista ventral; dm. depresión mesosternal; lm. lóbulos mesoternales. 15. Hembra, vista lateral; rpm. reborde pronotal medio. 16. Macho, mandíbula cara interna. 17. Hembra, vista dorsal; rpm. reborde pronotal medio. 18. Macho, mandíbula vista frontal.

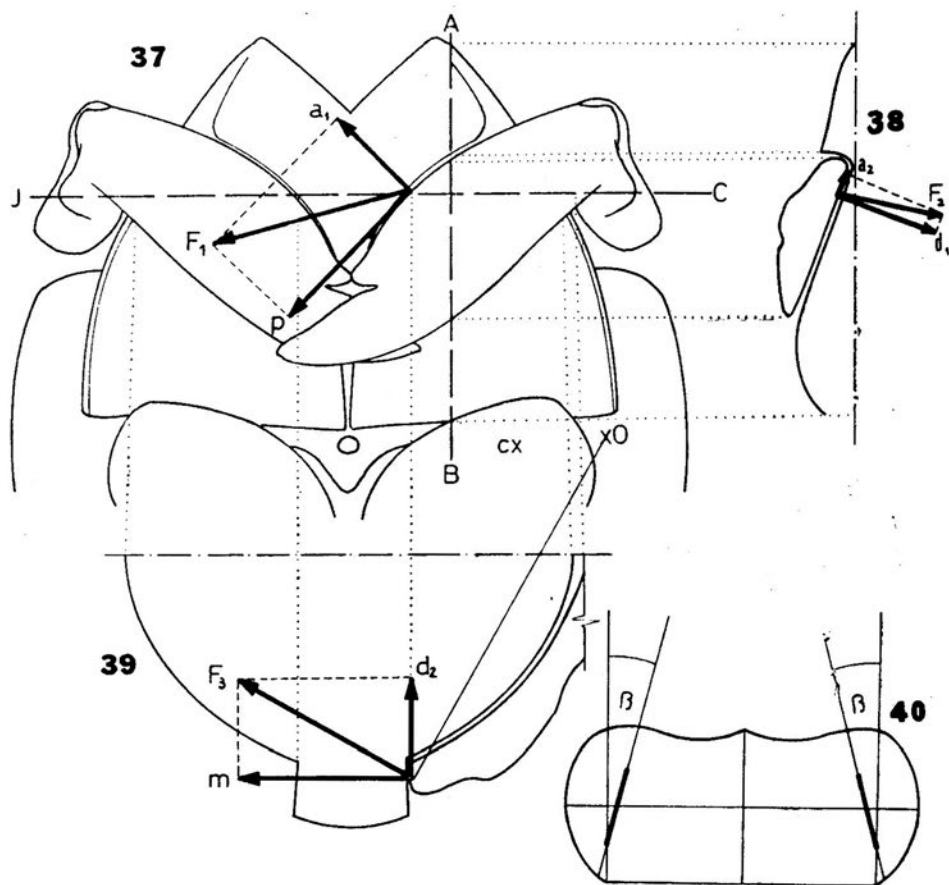
Figuras 19-24. — *Elaphroptera scollaeformis*: 19. Macho, vista ventral. 20. Macho, mandíbula vista frontal. 21. Hembra, vista dorsal. 22. Macho, mandíbula cara interna. 23. Vista ventral de mecanismo de ajuste mandibular (ver texto). 24. Hembra, vista lateral.



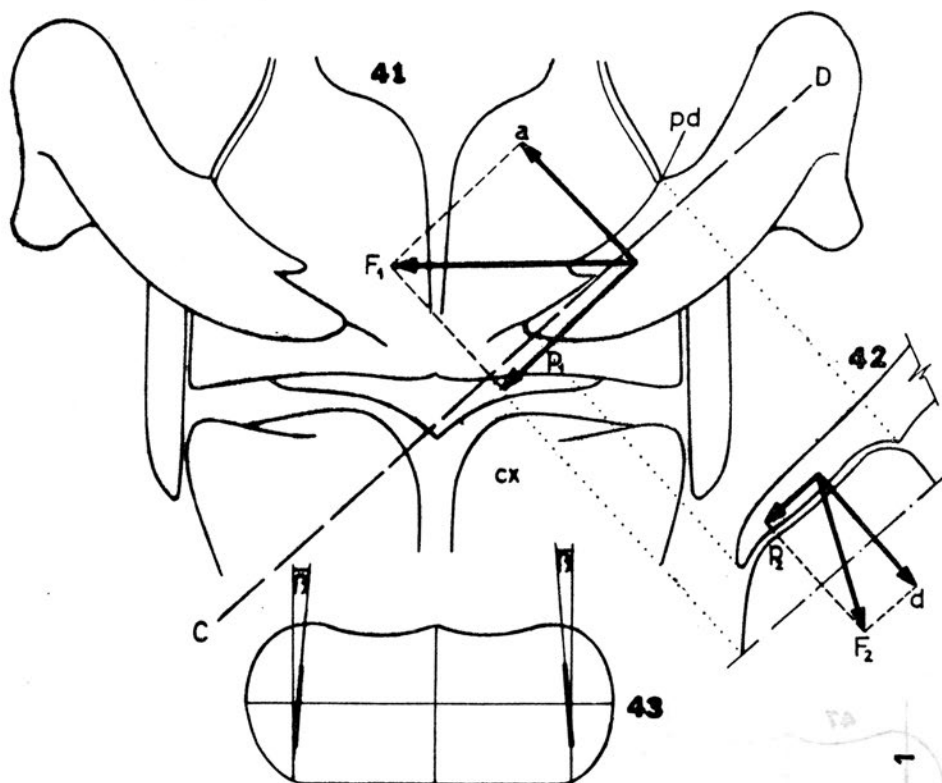
Figuras 25, 31-34. — *Telephoromyia laeta*: 25. Macho, vista ventral. 31. Hembra, vista dorsal. 32-33. Macho, mandíbula cara interna y vista frontal. 34. Hembra, vista lateral. Figuras 26-30. — *Anodontura tricolor*: 26-27. Hembra, vista dorsal y lateral. 28-29. Macho, mandíbula cara interna y vista frontal. 30. Macho, vista ventral.



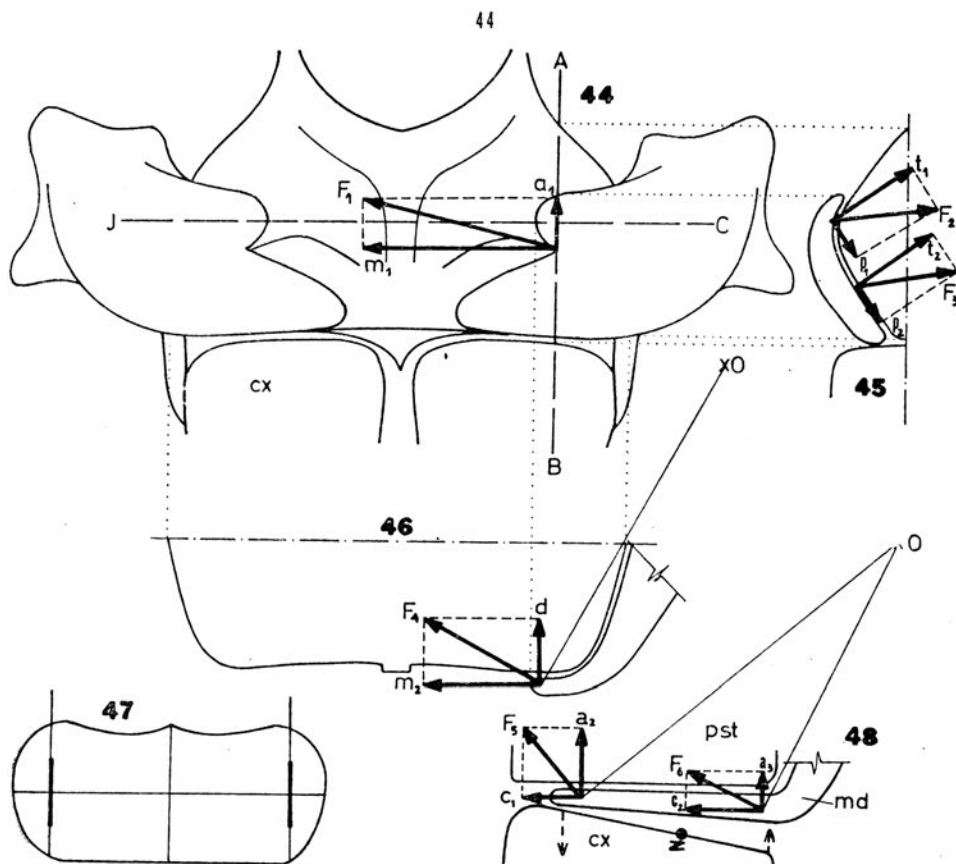
Elaphroptera scoliaeformis: 35. Trayecto de acercamiento del macho hacia la hembra en ausencia de viento (ver texto). 36. Trayecto de acercamiento del macho hacia la hembra en presencia de viento, la flecha indica el sentido del viento (ver texto).



Elaphroptera scoliaeformis: Esquemas de la acción mandibular sobre el prosterno de la hembra (figs. 37-38-39-40). 37. Vista ventral de una hembra con las mandíbulas del macho ancladas por su borde interno en el surco premarginal prosternal; cx. coxa. 38. Corte sagital por A.B. 39. Corte transversal por J-C; O. articulación de la mandíbula. 40. Vista ventral de la cabeza de macho mostrando el ángulo del eje de articulación de las mandíbulas en relación al plano sagital (ver texto). El ángulo de articulación β de 15° y el doblez posterior de las mandíbulas hacen que estas actúen sobre el esterno de acuerdo F_1 , F_2 y F_3 . Los componentes p , d_1 y d_2 , ajustan la cara interna de la mandíbula a la superficie del esterno. Las componentes a_1 , a_2 y m , fijan el borde anterior de las mandíbulas al surco premarginal prosternal. El deslizamiento en el sentido de la componente p es frenado por la forma del surco premarginal y por la inclinación anterior de la superficie del esterno

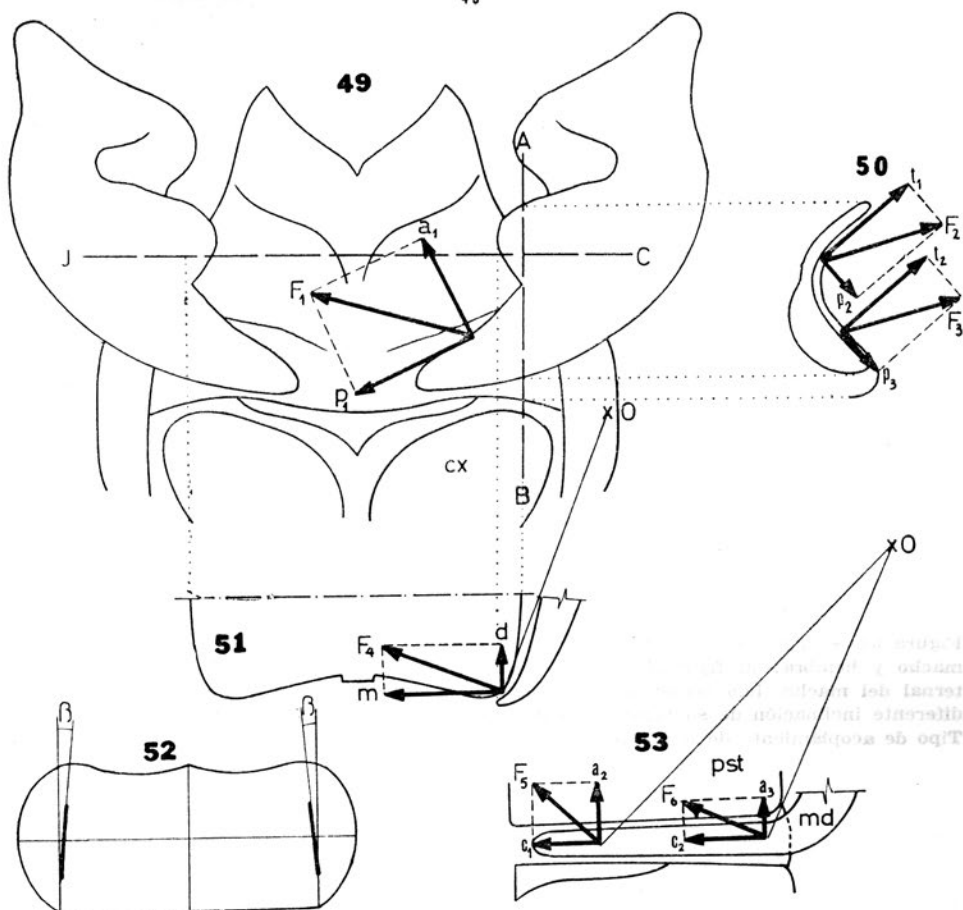


Elaphroptera atra: Esquemas de la acción mandibular sobre el proterno (figs. 41-42-43). 41. Vista ventral de una hembra con las mandíbulas del macho fijando la región prosternal; pd. proyección distal, cx. coxa. 42. Corte por C-D. 43. Vista ventral de la cabeza de macho mostrando el ángulo del eje de articulación en las mandíbulas en relación al plano sagital (ver texto). El ángulo de articulación β de 5° y el doblez posterior de las mandíbulas hacen que éstas actúen sobre el esterno de acuerdo a F_1 y F_2 (figs. 41-42). Las fuerzas transversal (F_1) y componente dorsal de F_2 (d) ajustan la superficie de la cara interna de la mandíbula a la prominencia prosternal. La acción de la componente a se ve frenada por el doblez posterior del diente externo, mientras que la proyección distal del borde interno de la mandíbula impide deslizamiento de éstas en dirección de las componentes p_1 y p_2 .



Anodontura tricolor: Esquemas de la acción mandibular sobre prosterno de la hembra (figs. 44-45 46-47-48). 44. Vista ventral de hembra con mandíbulas del macho fijando la región prosternal; ex. coxa. 45. Corte sagital por A-B. Corte transversal por J-C; O. articulación de la mandíbula. 47. Vista ventral de cabeza de macho mostrando ángulo del eje de articulación de mandíbulas en relación al plano sagital (ver texto). 48. Vista ventral de acción de fuerzas del borde posterior de la mandíbula sobre el esterno y coxa; O. articulación de la mandíbula, cx. coxa. pst. prosterno, md. mandíbula; Z. articulación de la coxa. El ángulo de la articulación β de 0° y la forma de las mandíbulas hacen que estas actúen sobre el esterno de acuerdo a F_1, F_2, F_3, F_4, F_5 y F_6 . Las fuerzas m_1, t_2, d_1 y m_2 , ajustan la superficie de la cara interna de la mandíbula a la prominencia prosternal. El desplazamiento anterior de las mandíbulas provocado por a_1, t_1 y t_2 , es frenado por la pared posterior de la prominencia prosternal. Las componentes p_1 y p_2 ayudan a ajustar el borde posterior del diente externo a la coxa. El avance en el sentido de m_1 (fig. 44), permite que el dispositivo coxal fije el diente externo. Las componentes a_2 y a_4 , ajustan la superficie interna del diente a la prominencia prosternal. El avance del diente en el sentido de c_1 y c_2 , presiona el vértice interno de la coxa de tal manera que ella gira sobre su articulación z , aprisionándolo con su vértice externo.

45



Telephoromyia lacta: Esquemas de la acción mandibular sobre proterno de hembra (figs. 49-50 51-52-53). 49. Vista ventral de hembra con las mandíbulas del macho fijando la región prosternal; cx. coxa. 50. Corte sagital por A-B. 51. Corte transversal por J-C; O. articulación de la mandíbula. 52. Vista ventral de cabeza de macho mostrando el ángulo del eje de articulación de mandíbulas en relación al plano sagital (ver texto). 53. Vista ventral de acción de fuerzas del borde posterior de las mandíbulas sobre el surco por detrás de prominencias prosternales; O. articulación de mandíbula, pst. proterno, md. mandíbula. El ángulo de articulación β de 1° y la forma de las mandíbulas hacen que éstas actúen sobre el esterno de acuerdo a F_1 , F_2 , F_3 , F_4 , F_5 y F_6 . Las fuerzas p_1 , t_2 , d_1 y m , ajustan la superficie de la cara interna de las mandíbulas a la prominencia prosternal. El desplazamiento anterior de mandíbulas provocado por a_1 , t_1 y t_2 , es frenado por la pared posterior de la prominencia prosternal. Las componentes p_2 y p_3 , ayudan a ajustar el borde posterior del diente externo a la coxa. El avance en el sentido p_1 (fig. 49) permite que el diente externo se fije en el surco por detrás de las prominencias prosternales. El avance del diente en el sentido de c_1 y c_2 , y la diferencia entre las componentes anteriores a_2 y a_3 , lo fijan en el surco impidiendo desplazamiento ulterior.

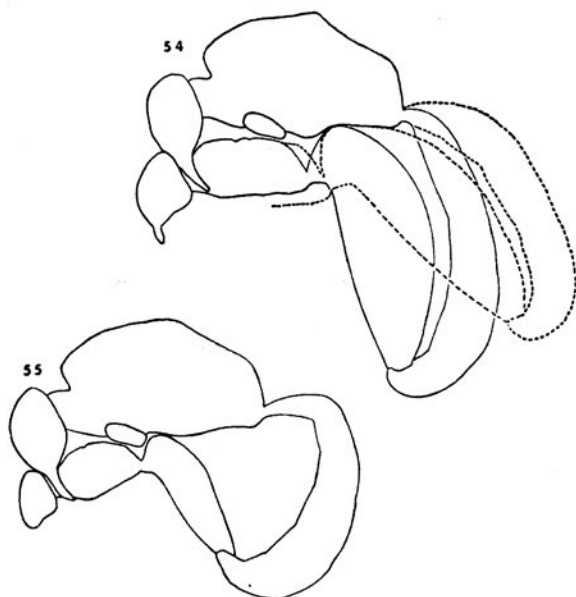


Figura 54. — Tipo de acoplamiento de una especie con poca diferencia de tamaño entre macho y hembra; la fijación del metasoma se realiza en la depresión precoxal mesosternal del macho. Las pequeñas variaciones de tamaño de las hembras determinan una diferente inclinación de su metasoma (línea continua y punteada) (ver texto). Fig. 55. — Tipo de acoplamiento de una especie con gran diferencia de tamaño entre macho y hembra (*A. tricolor*).