

**AJUSTE GENITAL EN LA COPULA DE THYNNINAE
(HYMENOPTERA, TIPHIIDAE)¹**

**GENITAL LOCKING IN THE COPULA OF THE THYNNINAE
(HYMENOPTERA, TIPHIIDAE)**

H. TORO² y C. CARVAJAL³

ABSTRACT

Aspects of the mechanics of phoretic copulation of *Elaphroptera scolaeformis* (Haliday) are described. Various parts of the complex aedeagus, the eight metasomal sternum of the male and the female copulatory pouch, make the locking mechanism possible. When protruding, the eighth sternum rotates and push the male genitalia into the female. The copulatory pouch is formed by protrusion of the last sternum of the female, it has a ventral space for the aedeagus, lateral pouches for the flap-like aedeagal structures and a dorsal sclerotized bar for the articulated penis valvae.

Key words: Morphology, Copula, Hymenoptera, Tiphidae.

La cópula forética realizada por los tñidos parece tener por lo menos tres funciones de mucha importancia para el grupo: proporcionar a las hembras un mecanismo de dispersión geográfica, facilitar su alimentación y, obviamente, asegurar su descendencia.

Las hembras, por su condición áptera, tienen pocas posibilidades de dispersarse geográficamente si ello dependiese de sus recursos propios; la utilización de presas fosoras (larvas de Scarabaeidae), donde ellas depositan sus huevos, produce modificaciones importantes, con una marcada adaptación a la vida subterránea: acortamiento de las patas, reducción de ojos, ausencia de ocelos (Given, 1953) y limitaciones para el desplazamiento epígeo, además de exponerse a depredadores o animales mayores que podrían dañarlas con sus pisadas. El transporte que hacen los machos durante la cópula las lleva, con una buena protección, a lugares distintos de su sitio de emergencia, donde ellas y sus descendientes encontrarán recursos no explotados previamente (Durán, 1941; Ridsdill Smith, 1970a).

La importancia del transporte en la alimentación de las hembras ha sido bien destacada por Given (1953) y Ridsdill Smith (1970b), quienes les reconocen limitaciones para procurarse sustancias dulces y analizan distintas posibilidades de intercambio alimenticio con el macho que las transporta. Janvier (1926) indica haber observado alimentación de las hembras en las secreciones dulces de algunos árboles o en las mielecillas dejadas por áfidos. Estos alimentos energéticos, que no están disponibles dentro de la vida subterránea, son imprescindibles para reanudar las actividades fosoras y alcanzar los huéspedes para la postura de huevos. En este aspecto las cópulas múltiples son altamente ventajosas para las hembras.

Desde otro punto de vista, la cópula larga o la mantención en posición por un tiempo largo, pueden constituir una estrategia reproductiva importante (Parker, 1979). Para los machos el apareamiento prolongado, por más de una hora en algunas ocasiones (Alcock, 1981), aumenta las posibilidades de que sus gametos fecunden algunos óvulos, ante un eventual segundo o múltiple apareamiento; mientras el macho está en posición, impide que otros puedan aparearse con la hembra, evitando la consiguiente pérdida de gametos y energía.

Según sus observaciones de Ridsdill Smith (1970b), la cópula es previa para la postura de las hembras. Aunque en muchos himenópteros se producen huevos no fecundados, este no es

¹Trabajo financiado por la Dirección General de Investigaciones de la Universidad Católica de Valparaíso.

²Laboratorio de Zoología, Universidad Católica de Valparaíso, Casilla 4059, Valparaíso, Chile y Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación.

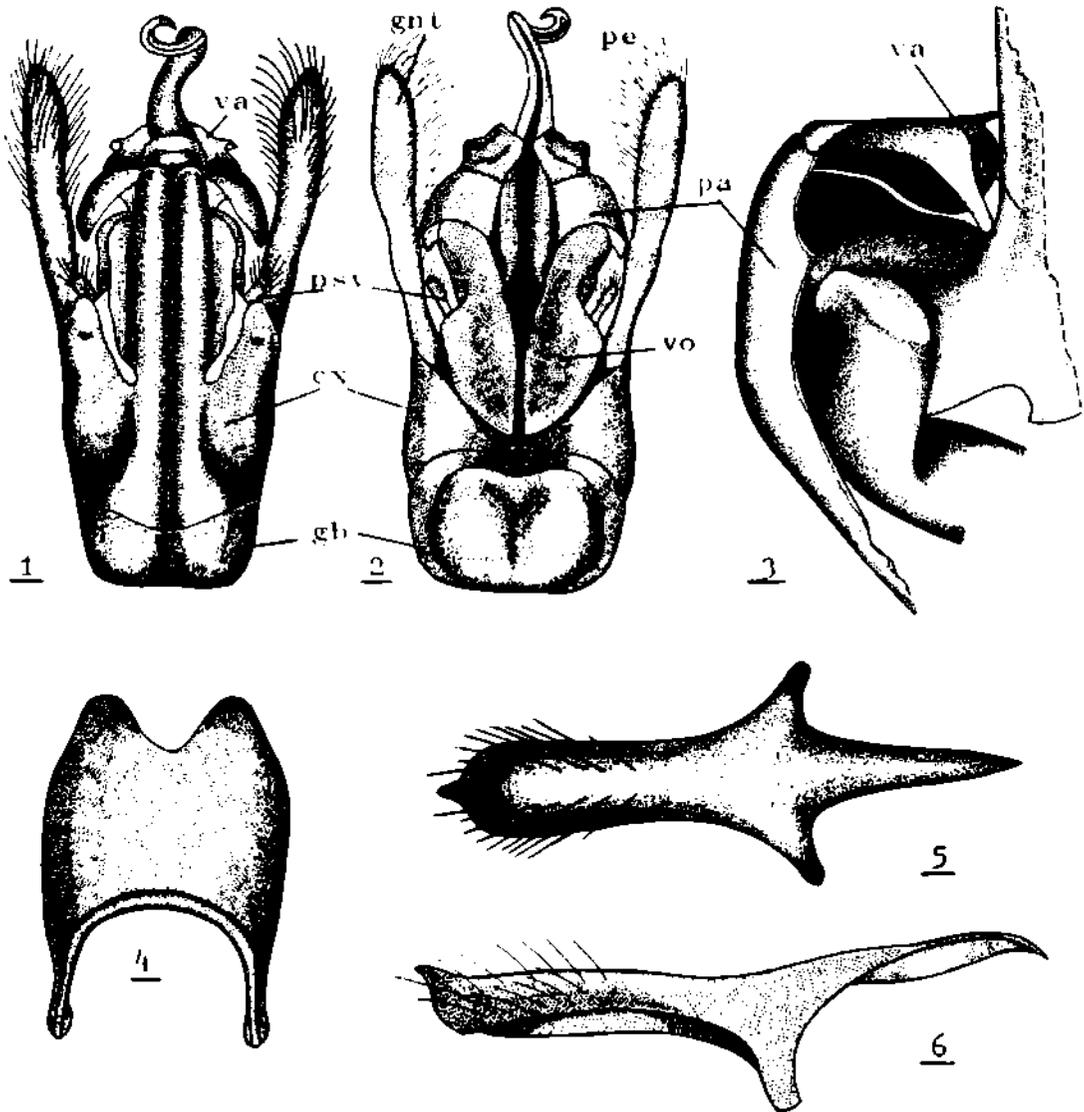
³Laboratorio de Zoología, Universidad Católica de Valparaíso, Casilla 4059, Valparaíso, Chile.

el caso de Thynninae, donde las hembras mantienen una posición de llamada por largo tiempo, hasta la muerte si no son fecundadas. La postura se inicia pocos días después del apareamiento y parecen necesarias varias cópulas para que todos los huevos disponibles sean depositados (Ridsdill Smith, 1970b).

Los factores mecánicos de la precópula de

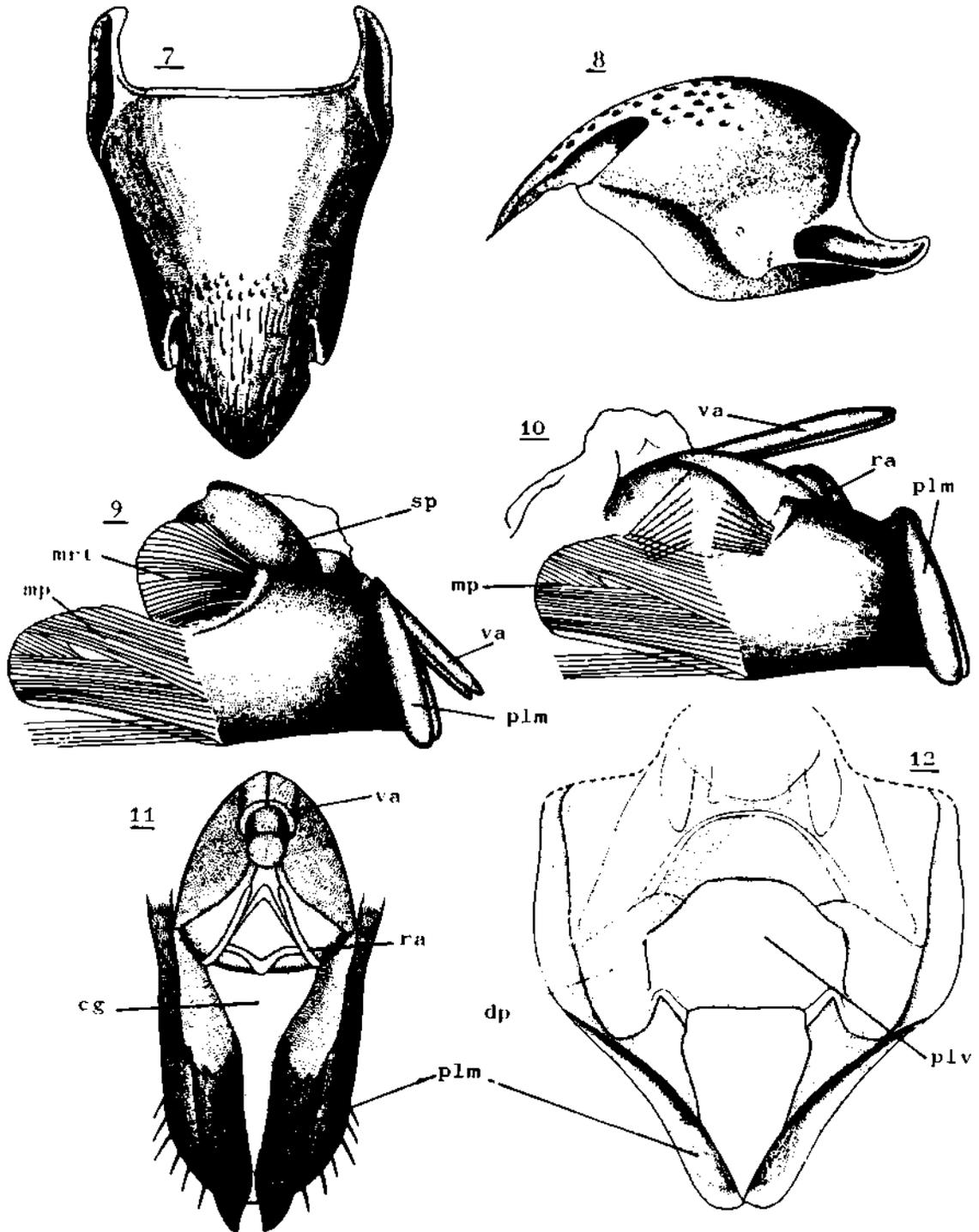
Thynninae han sido estudiados por Toro *et al.* (1979), quienes reconocen estructuras especializadas, en ambos sexos, que hacen posible el contacto genital.

La base de la cópula forética reside en la organización de la genitalia y en los especiales mecanismos de ajuste que son posibles entre las estructuras masculinas y femeninas. De acuer-



Elaphroptera scolaeformis (Haliday), macho. 1 y 2 vista dorsal y ventral de la cápsula genital. 3, base del proceso auricular mostrando la zona de articulación y sus relaciones con las valvas del pene. 4, vista ventral del esterno VII, mostrando en su borde distal una escotadura para rotación del esterno VIII; 5 y 6 vista ventral y lateral del esterno VIII.

cx = gonocoxitos; gb = gonobase; gnt = gonostilo; pa = procesos auriculares de las valvas; pe = pene; psv = proceso sensorial volselar; va = valvas del pene; vo = volsela.



Elaphroptera scoliaeformis (Hal.), hembra. 7 y 8 vista dorsal y lateral del VI tergo. 9, VI esterno y aguijón en posición de reposo. 10, los músculos protractores del esterno VI han provocado su desplazamiento y rotación de las estructuras relacionadas con el aguijón permitiendo la formación de la cámara genital. 11, vista posterior de la cámara genital. 12, piso y paredes laterales de la cámara genital.

cg = cámara genital; dp = depresiones para procesos auriculares; mp = músculos protractores; mrt = músculos retractores; plm = procesos laminares; plv = placa ventral; ra = rami; sp = espiráculo; va = valvas del aguijón.

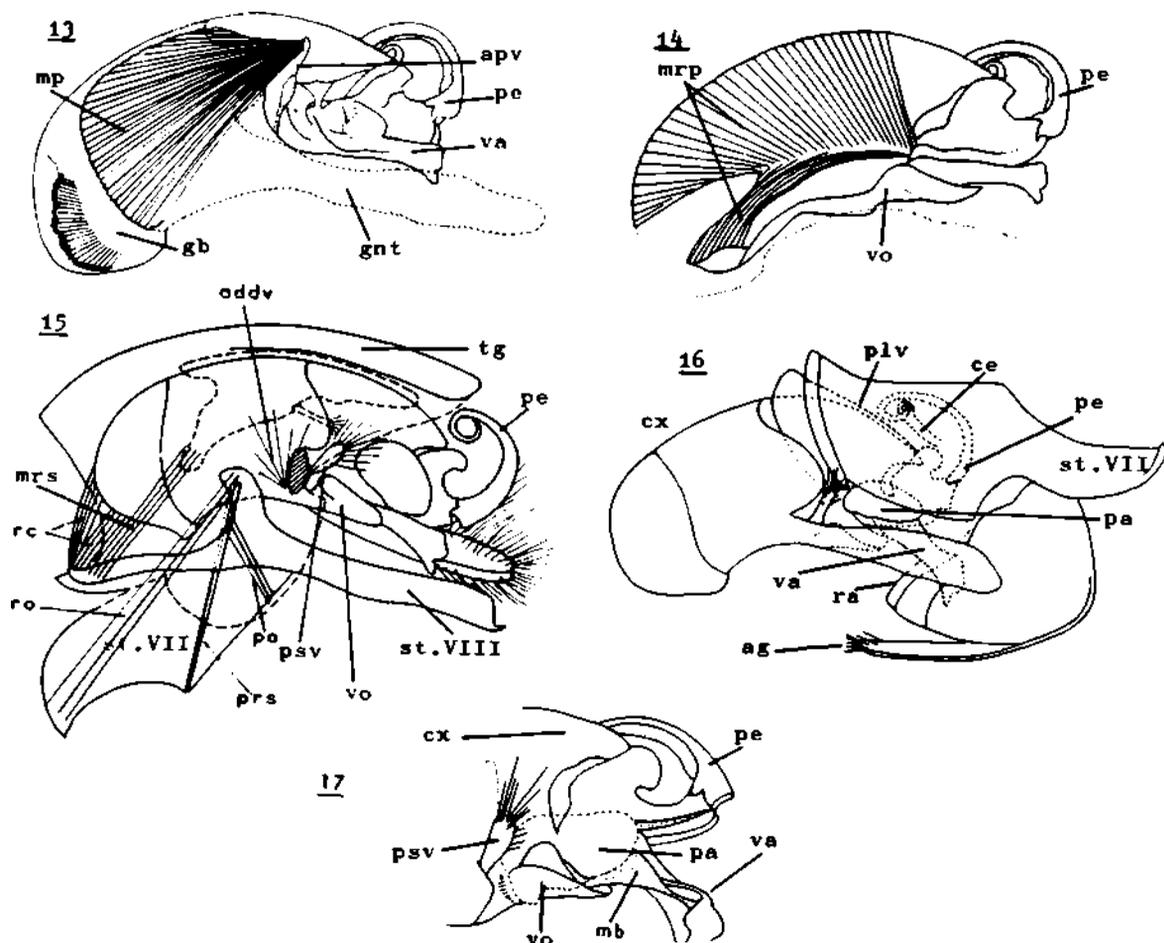
do a Evans (1969), estos ajustes parecen haber nacido independientemente, cumpliendo funciones semejantes en grupos no estrechamente relacionados; el mismo autor hace un análisis somero del ajuste genital de *Elaphroptera*, sin precisar con exactitud el mecanismo de fijación ni las relaciones más finas entre la genitalia masculina y femenina.

El objeto del presente trabajo es realizar un análisis detallado de la estructura genital de *Elaphroptera scoliaeformis* (Haliday), en ambos

sexos tratando de comprender los distintos mecanismos que intervienen en la cópula.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se dispuso de 20 ejemplares vivos, 10 conservados en alcohol y abundantes individuos secos, conservados en sobres o clavados en alfileres. Los primeros se utilizaron preferentemente para el estudio de la movilidad de las piezas y en el análisis del inicio del ajuste genital; para este



Elaphroptera scoliaeformis. 13, la contracción del músculo protractor, inserto en el extremo del apodema, hace que éste rote sobre las volselas, empujando al pene en dirección postero-superior y a las valvas postero-inferiormente. 14, relaciones de los fascículos del músculo retractor de las valvas. 15, esquema de relaciones de la cápsula genital in situ. 16, relaciones de la cápsula genital en la cámara de la hembra. 17, estructuras relacionadas con el pene.

addv = adductor de las volselas; ag = aguijón; apv = apodema de las valvas; cx = gonocoxitos; ce = conducto de la espermoteca; gb = gonobase; gnt = gonostilo; mp = músculo protractor; mrp = músculo retractor; mrs = músculo rotador del esterno VIII; pa = procesos auriculares; pe = pene; plv = placa ventral; po = protractor del octavo esterno; prs = protractor del séptimo esterno; psv = proceso sensorial volselar; ra = rami; rc = retractor de la cápsula; ro = retractor del octavo esterno; st = esterno; tg = tergo; va = valvas; vo = volsela.

último objetivo se colocaron las hembras bajo lupa, en tubos de vidrio de 2 cm de diámetro y se permitió la entrada de machos para su apareamiento.

La estructura de la cápsula genital de los machos se estudió mediante disecciones de ejemplares conservados secos previamente tratados con una solución de KOH al 10%, hirviendo por 6 a 15 minutos; del mismo modo se trataron seis parejas conservadas en cópula.

Disecciones de ejemplares secos, fijados a un portaobjetos mediante un pegamento instantáneo, se utilizaron en el estudio de la musculatura y en la mejor comprensión del ajuste genital. Los ejemplares conservados en líquido ayudaron en este mismo sentido.

En las descripciones de estructuras se consideran exclusivamente aquellas relacionadas con el mecanismo de ajuste, no serán analizadas las otras modificaciones presentes que no tienen participación directa en el problema.

RESULTADOS Y DISCUSION

Tanto el tergo metasómico VII, como el esterno metasómico VII y VIII de los machos, participan en cierto grado en el ajuste genital.

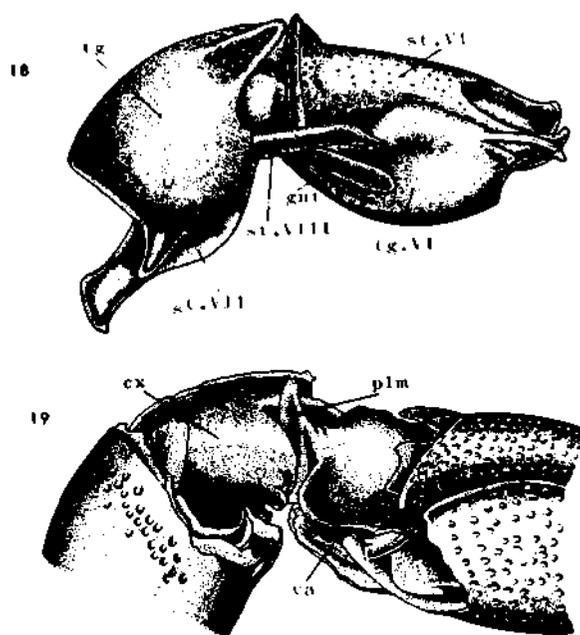
El tergo VII (Fig. 19), diferencia una placa dorsal, limitada lateralmente por una cresta bien marcada (que aumenta su resistencia mecánica) y termina distalmente en un margen levemente cóncavo. El esterno VII (Fig. 4), de aspecto general cuadrangular, presenta el borde distal fuertemente emarginado y un gran apodema proximal a cada lado, donde se insertan los músculos protractores originados en el esterno anterior. El último esterno (Figs. 5 y 6), tiene el aspecto general de una cruz, con superficie dorsal convexa, excepto en el extremo distal donde se forma una ligera concavidad; ápice proyectado al centro en un proceso agudo. La barra transversal de la cruz corresponde a los apodemas, fijos al tergo membranoso ubicado por dentro del tergo VII (Fig. 15) y relacionado con músculos protractores y retractores del esterno anterior; el extremo proximal termina en punta aguda, presenta superficie dorsal cóncava y en él se insertan músculos fuertes que se originan en la cápsula genital y un músculo rotador que llega al tergo membranoso (= tergo VIII metasómico).

Nuestras observaciones del último esterno

concuerdan con lo descrito por Evans (1969), aunque nuestros ejemplares no presentan la superficie dorsal cóncava. Durante la cópula el esterno VIII se relaciona con el último tergo de la hembra, tal como Evans lo indica en una figura.

La genitalia de los machos es altamente complicada, principalmente a nivel del pene y de las valvas. La gonobase (Figs. 1 y 2) es más bien corta en vista ventral, rodeando posteriormente al foramen genital que se abre hacia la región ventral. Los gonocoxitos (gnt), se alargan mesalmente en vista dorsal; hacia su parte media se ubican lateromesalmente los gonostilos, largos y pilosos.

Las prolongaciones mediodorsales de los gonocoxitos se proyectan hasta la base del pene, ellas se diferencian como un par de cordones limitados posterolateralmente por un fuerte surco.



Elaphroptera scoliaeformis: ajuste genital. El último tergo del macho hace contacto con el esterno correspondiente de la hembra (a la derecha). 18, se observa en posición el gonostilo y la parte distal del octavo esterno del macho. 19, posición de la cápsula del macho en relación a la cámara de la hembra, se han eliminado algunas estructuras externas para hacer visible el ajuste.

cx = gonocoxito; gnt = gonostilo; plm = proceso laminar; st = esterno; tg = tergo; va = valvas del agujón.

Ventralmente las volselas ocupan el espacio dejado por los gonocoxitos (Fig. 2); en todos los ejemplares examinados la parte media era notoriamente deprimida, de manera que ambas volselas forman una superficie marcadamente cóncava por su cara ventral. Cerca de la base de los gonostilos existe un corto proceso sensorial volselar (psv), cuya función específica no fue determinada. La parte distal de las volselas es fuertemente esclerosada, aplanada externamente, mientras que por la cara interna presenta un surco bien definido.

Las valvas (Fig. 17), se prolongan distalmente en una lámina hasta articular con la parte distal (flagelar) del pene, proyectando a nivel de su parte media un proceso articulado en la base (va); este último presenta el ápice ligeramente agudo, dirigido ventralmente y está fijado por medio de pleuras a una proyección proveniente de los gonocoxitos. Las valvas también se encuentran relacionadas con dos procesos auriculares (Fig. 3), que en reposo recubren una proyección interna de los gonocoxitos.

Internamente las valvas se continúan en un apodema a cada lado, fuertemente curvado hacia arriba en forma de semicírculo (Fig. 13, apv); en su extremo cada apodema lleva inserto un poderoso músculo protractor del pene (mp), que se origina dorsal y proximalmente en el gonocoxito.

El músculo retractor de las valvas es comparativamente débil, con fibras que se originan en la línea media de los gonocoxitos y otras que nacen en la faz postero-superior de las volselas, todas se insertan en un apodema membranoso que continúa proximalmente a las valvas.

En la hembra el último tergo es fuertemente esclerosado, convexo, con estrías longitudinales marcadas en la mitad distal; lleva distalmente, a cada lado, un fuerte surco para los procesos laminares del último esterno (Figs. 7 y 8).

El esterno VI es alargado (Figs. 9 y 10); proximalmente presenta grandes apodemas para inserción de los músculos protractores (mp), que se originan en el esterno anterior. Los músculos retractores se insertan en la escotadura posterior del margen lateral (mrt) y un débil fascículo en el borde medio posterior. El mismo margen lateral está unido por membranas al ángulo postero-inferior del tergo VII. Distalmente el margen esterno presenta dos procesos

laminares que se ajustan a los surcos del último tergo (Figs. 11 y 12, plm).

La cámara genital se hace evidente cuando el último esterno está protruido. El margen posterior medio del esterno se refleja hacia adentro en una placa ventral (Figs. 12 y 16, plv) (llamada fragma por Evans, 1969), que deja entre ella y la pared interna del esterno un espacio donde se ubica la abertura del conducto de la espermateca (ce). Las paredes laterales de la cámara forman, a cada lado, una suave depresión (Fig. 12, dp) limitada posteriormente por una membrana, de manera de formar un bolsillo abierto proximalmente. La pared dorsal de la cámara está constituida por una membrana dorsal y los rami del aparato picador; éstos se encuentran unidos por un puente esclerosado (Fig. 11).

Cuando el último esterno no está protruido, la pared dorsal de la cámara no aparece bien conformada y corresponde sólo a un espacio abierto, posterior a las valvas del agujón; estas últimas estructuras están orientadas ventralmente entre los procesos laminares (Fig. 9).

Aspectos funcionales

Aparte del rol que puedan desempeñar las presiones de líquidos internos, que no han sido estudiadas en el presente trabajo, el inicio del ajuste genital parece depender fundamentalmente de la protrusión del último esterno de la hembra y de la rotación del esterno VIII del macho.

El desplazamiento del esterno VI de la hembra se produce por contracción de los músculos protractores insertos en sus anchos apodemas; una unión membranosa con el tergo VII, hace que los hemitergitos asociados y el agujón roten sobre sí mismos, de manera que las valvas, de dirección ventral en estado de reposo, pasen a posición longitudinal, dirigidas hacia atrás (Figs. 9 y 10) y que los rami, de posición vertical posterior, pasen también a ser longitudinales, constituyendo la pared dorsal de la cámara genital. El reborde ventral del esterno se ajusta a la placa pigidial del macho (Fig. 18).

En el macho el músculo intersternal VI-VII, puede protruir al séptimo o llevarlo a una posición oblicua, tomando como punto fijo el esterno VI. Esta protracción puede también tener alguna importancia en la salida de la cápsula genital, pero parece que el mayor rol en este

sentido lo juega el músculo tergoesternal originado en el tergo metasómico VIII, que actúa como rotador del esterno correspondiente, dada su inserción en la proyección media del esterno.

La protracción del octavo esterno hace que su proceso distal se deslice sobre el último tergo de la hembra; la posición inclinada del tergo favorece también la rotación del octavo esterno del macho, tomando como eje la fijación a nivel de los apodemas y teniendo como apoyo ventral la escotadura del esterno VII.

La rotación del esterno VIII es un factor de primera importancia en la cópula, ya que al girar, su proyección media posterior se ajusta al surco ventral de la gonobase y empuja a la cápsula genital haciéndola protruir. Mientras el esterno VIII permanezca rotado, durante la cópula, la cápsula genital no puede ser retraída, correspondiendo entonces a un primer factor de mantención de ajuste.

Los gonostilos (parámetros de Evans, 1969) y los procesos sensoriales volselares no parecen jugar sino un rol sensorial; aunque los gonostilos, como dice Evans (1969), abrazan el último tergo de la hembra y poseen pilosidad rígida, los fascículos musculares que los mueven son muy débiles, de manera que no hay posibilidades estructurales que ellos puedan ejercer alguna presión ayudando al ajuste.

La intromisión de la cápsula en la cámara genital de la hembra continúa hasta que los procesos laminares (del esterno VI), calzan con el surco lateral de los gonocoxitos (Figs. 16 y 19); este sistema sirve de tope, evitando un avance posterior que impediría encontrar el orificio de entrada al conducto de la espermoteca.

La forma particular de los apodemas de las valvas determina que la contracción del músculo inserto en su ápice (Fig. 13), produzca una semirrotación del apodema, tomando como superficie fija de sustentación y deslizamiento la faz dorsal de las volselas; estas últimas, con su cara interna fuertemente convexa, impiden que el apodema se desplace posteriormente; el movimiento es favorecido por el surco distal que sirve de guía.

Las relaciones de este músculo parecen hacerlo homólogo a un retractor de los apodemas (Luga, 1973), que ha perdido su función típica por la fuerte curvatura de los apodemas. La

función de retracción, necesaria en el término de la cópula, es realizada por dos fascículos musculares relativamente débiles; uno con fibras de posición vertical adosado al tabique, entre los gonocoxitos y el otro con fibras largas originadas cerca de la gonobase o en las volselas, ambos unidos a una membrana que se desliza sobre la volsela y se une a la lámina basal de la valva (Fig. 14).

La semirrotación del apodema produce una pequeña protracción de la lámina basal de la valva, que tiene tres consecuencias importantes:

- a) Empuja la parte ventral del pene flagelar, el que gracias a su articulación más dorsal es llevado hacia arriba y atrás (Fig. 15, pe).
- b) Presiona la base del proceso articulado (Fig. 16, va), cuyo ápice baja debido a que su desplazamiento está limitado por sus uniones membranosas (Fig. 17, mb).
- c) Provoca la abducción de los procesos auriculares.

El flagelo del pene ha sido comparado con una espiritrompa por Janvier (1933), por su forma algo enrollada; la fuerte rigidez que presenta permite que, al ser movido en su línea auricular proximal, penetre de delante hacia atrás en un espacio dejado por la placa ventral del último esterno de la hembra (Fig. 16, plv), introduciendo su extremo en el orificio del conducto de la espermoteca (Fig. 16, ce). La misma rigidez permite que funcione al mismo tiempo como estructura de fijación, ya que su curvatura se ajusta al borde de la placa ventral, permaneciendo en esa posición mientras sea presionado desde la base. El proceso articulado de la valva constituye otro mecanismo de fijación, su extremo agudo baja y se ajusta por atrás de la barra esclerosada dispuesta entre los rami de las válvulas del aguijón (Fig. 11, ra); se evita así cualquier dislocación del aedeagus por desplazamiento ventral.

El tercer mecanismo de fijación relacionado con las valvas está constituido por la ubicación de los procesos auriculares en las depresiones de las paredes laterales de la cámara genital de la hembra. La abducción de estos procesos se produce mediante tracción por membranas fijas a los procesos articulados de las valvas; ésta es una pequeña separación, pero suficiente para introducir los procesos auriculares en los

bolsillos laterales de la hembra e impedir la salida de la cápsula genital.

A diferencia de Evans (1969), nuestras observaciones indican escasa participación directa de las volselas en el ajuste genital; el análisis de estructuras sugiere que el músculo abductor de las volselas (Fig. 15), se contrae para dar una sustentación sólida a los apodemas de las valvas, sin apretar ningún reborde membranoso de la cámara genital. El reborde, a este nivel, tiene posición parasagital, ya que la pared dorsal de la cámara genital está formada por los rami del aparato picador; parte de las volselas se ubican por dentro del reborde, mientras toda la porción distal ventral queda libre, por dentro de los rami. El proceso sensorial de la volsela, por su parte, toma contacto con los procesos laminares del esterno de la hembra.

Las posibilidades estructurales de rotación que da el ajuste, no son tan extensas como en otras especies estudiadas (Evans, 1969; Given, 1954); la unión del octavo esterno a la gonobase, mediante gruesos músculos, hace que éste sea arrastrado durante la rotación, produciendo una clara limitante al movimiento. Los apodemas del esterno VIII, de posición fija, permiten sólo un corto giro a la cápsula, lo que externamente se traduce en una desviación de la proyección distal mesal del esterno, desde una posición central hacia uno de los lados sobre el último tergo de la hembra. La mayor rotación que se puede observar en algunos ejemplares vivos o conservados se produce aparentemente por la suma de las acciones de giro de un mayor número de segmentos.

La liberación del ajuste genital al término de la cópula, es difícil de explicar por la profundidad con que se introducen los procesos auriculares en las paredes laterales de la cámara genital y por el escaso grado de abducción que ellos presentan. Parecen existir dos posibilidades de desajuste, ambas de difícil comprobación: a) por una nueva penetración con adducción de los procesos auriculares o b) por desajuste debido a giros de la hembra con respecto al macho. Esta segunda posibilidad nos parece más probable, porque disloca al mismo tiempo el esterno VIII, que no sigue ejerciendo presión protractora sobre la cápsula y, porque en algunas disecciones realizadas se han encontrado ejemplares ocasionales con un proceso auricular liberado.

toro sobre la cápsula y, porque en algunas disecciones realizadas se han encontrado ejemplares ocasionales con un proceso auricular liberado.

Ambas alternativas explican también, que la tracción realizada por los ejemplares al morir, en un frasco con KCN, no determine liberación o que, para producir experimentalmente separación por tracción manual sea necesaria una fuerza varias veces mayor a la que pudieran generar los individuos.

La liberación del enganche producido por la porción distal del aedeagus y las valvas, se realiza por contracción del músculo retractor, inserto proximalmente en la lámina basal, éste tiene una acción antagónica al músculo inserto apicalmente en los apodemas.

Posiblemente el estudio de otras especies permita una mejor comprensión del mecanismo o entender aspectos que por ahora no son lo suficientemente claros.

LITERATURA CITADA

- ALCOCK, J. 1981. Notes on the reproductive behavior of some Australian Thynninae Wasps. *Jour. Kansas Ent. Soc.*, 54(4): 681-693.
- DURÁN, L. 1941. Die Thynniden Chiles. *Arch. Naturgesch.*, 10: 71-176.
- EVANS, H.E. 1969. Phoretic copulation in Hymenoptera. *Ent. News*, 80(5): 113-124.
- GIVEN, B.B. 1954. Evolutionary trends in the Thynninae (Hymenoptera Tiphidae), with special reference to the feeding habits of Australian species. *Trans. R. Ent. Soc. London*, 105: 1-10 + VII pl.
- IUGA, V. 1973. Morphologie comparée de l'apex abdominal des Apoides (Hym.). *Tr. Mus. Hist. Nat. "G. Antipa"*, 13: 203-226.
- JANVIER, H. 1933. Etude biologique de quelques Hyménoptères du Chili. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 16(10): 209-355.
- PARKER, G. 1979. Sex around the cow-pats. *New Scientist* 82(1150): 125-127.
- RIDSDILL SMITH, T.J. 1970a. The behaviour of *Hemithynnus hyalinatus* (Hymenoptera: Tiphidae), with notes on some other Thynninae. *Jour. Australian Ent. Soc.*, 9: 196-208.
- 1970 b. The biology of *Hemithynnus hyalinatus* (Hymenoptera: Tiphidae), a parasite on scarabeid larvae. *Jour. Australian Ent. Soc.*, 9: 183-195.
- TORO, H., MAGUNACELAYA, J.C. y DE LA HOZ, E. 1979. Factores mecánicos en la Aislación reproductiva de Thynninae (Hymenoptera, Tiphidae). *Acta Zoológica Lilloana*, 35: 475-498.