



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

174

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO DEL COMPORTAMIENTO DE
APAREAMIENTO DE TRES ESPECIES DEL
GÉNERO *Arrenurus* Dugès, 1834 (ACARI:
HYDRACARINA: ARRENURIDAE)

TESIS

Que para obtener el título de Bióloga
PRESENTA:

MARCIA MARÍA RAMÍREZ SÁNCHEZ

Director de Tesis: M. en C. Gerardo Rivas L.



MÉXICO, D.F.,

JULIO DE 2002



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA

Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunico a usted que hemos revisado el trabajo escrito: "Estudio del comportamiento de apareamiento en tres especies de hidracáridos del género Arrenurus Duges, 1834 (Acari: Hydracarina: Arrenuridae)"

realizado por Ramírez Sánchez Marcia María

con número de cuenta 9424489-6 , quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis M. en C. Gerardo Rivas Lechuga
Propietario

Propietario Dra. Cristina Cramer Hemkes

Propietario Dra. Anita Hoffmann Mendizabal

Suplente M. en C. Enrique González Soriano

Suplente M. en C. Ignacio Mauro Vázquez Rojas

Elena de Oteyza de Oteyza
Cristina Cramer Hemkes
Anita Hoffmann Mendizabal
Enrique González Soriano
Ignacio Mauro Vázquez Rojas

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología

Eberto Novelo Maldonado

Dr. Eberto Novelo Maldonado



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

**“ESTUDIO DEL COMPORTAMIENTO DE APAREAMIENTO DE TRES
ESPECIES DEL GÉNERO *Arrenurus* Dugès, 1834 (ACARI:
HYDRACARINA: ARRENURIDAE)”**

A mi madre:
María del Socorro Sánchez Tirado,
Como una pequeña muestra de amor y agradecimiento

AGRADECIMIENTOS

A mi Director de Tesis, M. en C. Gerardo Rivas, por el invaluable apoyo que me ha brindado siempre, y por su amistad

A los miembros del Jurado,

Dra. Anita Hoffmann Mendizábal, por su legado

Dra. Cristina Cramer Hemkes, por su apoyo en la realización de las colectas y por su cariño

M. en C. Ignacio Vázquez Rojas, por su disponibilidad para la revisión de este trabajo y sus contribuciones

M. en C. Enrique González Soriano, por su disposición y sus valiosas contribuciones al presente trabajo

A la Dra. Nora Galindo Miranda, por haberme facilitado parte del equipo de filmación y por su enseñanza.

A la Dra. Ma. Ana Fernández Álamo, por su hospitalidad y cariño al brindarme el espacio y el equipo necesarios para el desarrollo del trabajo experimental, y para elaborar e imprimir el escrito

Al M. en C. Alejandro Martínez Mena por facilitarme parte del equipo de filmación

Al Dr. Alejandro Córdoba Aguilar, por su valiosa contribución en la revisión de este trabajo

Al Dr. Juan B. Morales-Malacara, por su confianza y amistad

A la Sociedad Latinoamericana de Acarología, A.C. por el apoyo otorgado

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico, por la beca otorgada para la realización de este trabajo a través del Proyecto PAPIIT No. IN214599

Al Dr. Jesús Manuel León Cázares, por enseñarnos a ser antes que científicos, personas

Al profesorado de la Facultad de Ciencias, por compartir con nosotros sus conocimientos y experiencia

A la U.N.A.M. porque a pesar de todo siempre será la máxima casa de estudios

A mis compañeros y amigos del Laboratorio de Acarología, Areli, Carmen, Eduardo, Francisco, Lauris, Lupy, Meli, Rafa, Tatiana

Al personal del Laboratorio de Invertebrados por su hospitalidad y amistad

A Luis, porque entre el tiempo, un ángel y un río de vidas, encontré el amor

A mis amigos (en orden alfabético)

Carlitos, por los regaños
Donají, por ese primer día
Ethel, por la sinceridad
Jorge, por el afecto
Karla, por la comprensión
Sara, por la ternura
Toño, por el aprendizaje
Yadira, por la sencillez

Y porque a pesar del tiempo y las diferencias de ideas, nuestra amistad ha ido creciendo con nosotros

A Leonardo y a Paco, porque algún día compartieron el mismo sueño

A mis amigos y compañeros de clase y fiesta, Alex, Alejandro, Anahí, Arturo, Carlos, Elisa, Emmanuel, Florencia, Iván, Israel, José Luis, Gaby, Paco, Ricardo, por la diversión y la convivencia

A mis amigas Alejandra, Esperanza y Norma, por estos diez años de compartir

Al Sr. Oscar Santiesteban y su esposa la Sra. Sara Sánchez por su apoyo y cariño

A la Sra. Celia Cramer por su hospitalidad y consentirnos tanto

A mis hermanos, porque sin saberlo me impulsaron para alcanzar esta meta

Y a todas las personas que por falta de espacio (y de memoria) no he podido mencionar, pero que han sido importantes en mi vida

CONTENIDO

DEDICATORIA	I
AGRADECIMIENTOS	III
CONTENIDO	V
I. RESUMEN	1
II. INTRODUCCIÓN	3
III. OBJETIVOS	5
IV. MARCO TEÓRICO	5
IV.1 GENERALIDADES DE ÁCAROS ACUÁTICOS	5
IV.1.1 GÉNERO <i>Arrenurus</i> Dugès, 1834	6
IV.1.2 ESPECIES ESTUDIADAS	10
IV.1.2.1 <i>Arrenurus (Arrenurus) xochimilcoensis</i> Cramer y Cook, 1992	10
IV.1.2.2 <i>Arrenurus (Megaluracarus) neoexpansus</i> Cook, 1980.	12
IV.1.2.3 <i>Arrenurus (Megaluracarus) zitavus</i> Cook, 1980.	14
IV.2 COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO	16
IV.2.1 SELECCIÓN SEXUAL	16
IV.2.2 MODOS DE TRANSFERENCIA DEL ESPERMA	18
IV.2.3 EVENTOS DEL COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO	19
IV.2.4 ESTUDIO DEL COMPORTAMIENTO	20
V. ANTECEDENTES	22
VI. METODOLOGÍA	28
VI.1 TRABAJO DE CAMPO	28
VI.2 TRABAJO DE LABORATORIO	30
VI.3 TRABAJO DE GABINETE	34
VII. RESULTADOS	36
VII.1 ETOGRAMA DE <i>Arrenurus (s.s.) xochimilcoensis</i>	38
VII.2 ETOGRAMA DE <i>Arrenurus (Megaluracarus) neoexpansus</i> .	40
VII.3 ETOGRAMA DE <i>Arrenurus (Megaluracarus) zitavus</i> .	43
VII.4 COMPARACIÓN DE LAS TRES ESPECIES	46
VIII. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	50
IX. LITERATURA CITADA	55
X. APÉNDICE	59
X.1 DESCRIPCIÓN DE LOS APAREAMIENTOS OBTENIDOS.	59
X.1.1 <i>Arrenurus (s.s.) xochimilcoensis</i>	59
X.1.2 <i>A. (Megaluracarus) neoexpansus</i>	63
X.1.3 <i>A. (Megaluracarus) zitavus</i>	67
X.2 MATERIAL	72
X.2.1 MATERIAL DE CAMPO	72
X.2.2 MATERIAL DE LABORATORIO	72

I. RESUMEN

La conducta reproductiva ha sido muy bien estudiada en algunos grupos de insectos y arácnidos, sin embargo, en el caso de los ácaros acuáticos, este tipo de trabajos han sido más escasos y no se habían realizado con especies mexicanas. En los ácaros acuáticos se pueden observar una gran variedad de formas de transferencia del esperma, siempre dando lugar a la fertilización interna de los huevos. Dichos procesos, van desde el depósito de espermátóforos sin el encuentro necesario de ambos sexos, hasta la transferencia directa del esperma por medio de órganos especializados. Los modos más complejos de transferencia por medio de espermátóforos, ocurren en la familia Arrenuridae, en la que los machos de varias especies presentan una modificación de la parte posterior del idiosoma, que en algunos casos da lugar a una cauda de desarrollo variable, y en otros al desarrollo de un pecíolo o de una estructura protrusible. Algunos autores señalan que estas modificaciones se relacionan directamente con conductas de apareamiento.

Se estudió el comportamiento de apareamiento en condiciones de laboratorio en las especies *Arrenurus* (*s.s.*) *xochimilcoensis*, *A. (Megaluracarus) neoexpansus* y *A. (Megaluracarus) zitavus*, para determinar si la morfología de los machos se relacionaba de alguna manera con la conducta presentada por estas especies durante el apareamiento. Los organismos fueron colectados en diferentes periodos en Cuernavaca y en Xochimilco en el D.F. y en El Negro, Villahermosa, Tab., transportados al laboratorio y mantenidos ahí para filmar los apareamientos. Se realizaron 60 intentos, lográndose filmar y observar un total de 16 apareamientos, 5 para las dos primeras especies, y 6 para la tercera. Se construyeron etogramas para cada especie, caracterizándose 8 pautas conductuales para *A. xochimilcoensis*, 13 pautas para *A. neoexpansus*, y 10 para *A. zitavus*. La secuencia en la que se presentan las diferentes pautas conductuales, en las especies del subgénero *Megaluracarus*, está bien definida y es relativamente compleja, también se observa una gran actividad a lo largo del apareamiento. Mientras que en *A. xochimilcoensis*, la secuencia de pautas conductuales es muy variable entre los diferentes apareamientos y es poco compleja, es decir, son pocas conductas, pueden ser repetitivas, y de duración prolongada; adicionalmente, se observan grandes periodos de inactividad a lo largo del apareamiento. Se comparó la duración total del apareamiento, así como de las diferentes fases que lo constituyen, las cuales se caracterizaron por conductas comunes a las tres especies, como son la elección del sustrato para depósito del espermátóforo, la transferencia del esperma, el periodo posterior a la transferencia del esperma y la separación de la pareja. Se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, encontrándose diferencias significativas entre las tres especies en cuanto a la duración total del apareamiento ($H = 10$, g. l. 2, $p = 0.00671$), así como para la fase posterior a la transferencia del

esperma y la de separación (con $H = 10.17857$, g. l. 2, $p = 0.0062$ y $H = 8.973214$, g. l. 2, $p = 0.0113$, respectivamente).

La diferencia concerniente con la duración del apareamiento en las dos especies de *A. (Megaluracarus)*, probablemente está relacionada con el número de espermátóforos depositados por cada especie. El número de pautas conductuales y su duración, podrían estar asociadas con las modificaciones del idiosoma: una cauda en *A. neoexpansus* y *A. zitavus*, y un pecíolo en *A. xochimilcoensis*. La duración del periodo posterior a la transferencia del esperma, puede depender de cómo ocurre el proceso de inseminación en la hembra.

II. INTRODUCCIÓN

El comportamiento reproductivo comprende todos los eventos que ocurren antes, durante y después de la transferencia de los gametos, y que dan lugar a la fertilización, en los organismos de fecundación externa, y a la inseminación en los de fecundación interna, como son la búsqueda de la pareja, la elección de la pareja, el cortejo, el modo de transferencia del esperma, la búsqueda del sitio de oviposición, la defensa del territorio por parte de los machos, entre muchos otros (Alexander, 1964; Bailey y Ridsdill-Smith, 1991; Córdoba- Aguilar, com. pers.).

En el Phylum Arthropoda podemos observar prácticamente todos los tipos existentes de transferencia del esperma; al igual que los Mandibulata, los Chelicerata presentan mecanismos de transferencia del esperma muy diversos. Por ejemplo Xiphosura y Pycnogonida presentan reunión de hembra y macho y la fertilización de los huevos es externa, Scorpionida presenta cortejo y también se reúnen los sexos, pero el esperma es transferido de manera indirecta a través de un espermatóforo que es depositado en el suelo y tomado por la hembra. En Solifugae el macho utiliza sus quelíceros para colocar el espermatóforo dentro de la abertura genital de la hembra; en Ricinulei el macho utiliza su tercer par de patas que está modificado morfológicamente, para introducir el espermatóforo en la abertura genital de la hembra; y en Araneae el esperma líquido es transferido hacia la abertura genital de la hembra por medio de los pedipalpos, que en el macho están modificados para ese fin. Opilionida son los únicos arácnidos que presentan cópula, los machos presentan un órgano copulatorio o pene que es introducido directamente en la abertura genital de la hembra durante la cópula (Alexander, 1964; Hoffmann, 1993; Proctor, 1998).

En el caso de los ácaros, todos los grupos presentan fertilización interna, y llevan a cabo la transferencia del esperma en una gran variedad de formas, pero en general, ésta se da de tres maneras: 1) el macho deposita uno o más espermatóforos en el suelo o en la vegetación, en ausencia o presencia de la hembra, los cuales son tomados después por la hembra; 2) el macho introduce el esperma, usualmente compactado en un espermatóforo, dentro del orificio genital de la hembra, por medio de sus quelíceros, sus pedipalpos o sus patas, que pueden presentar modificaciones para este fin; o 3) por el contacto directo entre las aberturas genitales de hembra y macho, éste último puede presentar estructuras especializadas en la región genital. La aparición de los espermatóforos permitió un método más directo y eficiente de inseminación que el hecho de liberar las células espermáticas en el agua (Evans, 1992).

La investigación sobre los sistemas de apareamiento de los ácaros ha probado ser una fuente particularmente rica de datos para examinar las hipótesis filogenéticas y ecológicas sobre el grupo

(Witte, 1991). El comportamiento reproductivo forma parte de los sistemas de apareamiento, puede ser analizado en cuanto a sus causas últimas y próximas, es decir, conjuntamente con los factores ambientales y con los estímulos de todo orden que pueden desencadenarlo, como aspectos internos del organismo, su morfología y fisiología, así como los procedentes de otros individuos de la misma especie y de otras especies; y también los factores que han influenciado la evolución de los patrones de comportamiento (Vaz-Ferreira, 1984; Drickamer *et al.*, 1996).

En algunas especies de insectos y arácnidos, la conducta reproductiva, así como la selección sexual, han sido muy bien estudiados, sin embargo en el caso particular de los ácaros acuáticos, este tipo de trabajos son más escasos, restringiéndose sólo a algunas especies, ninguna de las cuales se distribuye en México. No obstante que en los ácaros dulceacuícolas o hidracáridos también se pueden observar una gran variedad de procesos de transferencia del esperma, que van desde el depósito de espermátóforos sin el encuentro necesario o presencia de ambos sexos, hasta el contacto de las aberturas genitales de hembra y macho (Davids y Belier, 1979). Una de las formas más complejas de transferencia del esperma a través del depósito de espermátóforos que se conocen en este grupo, ocurren en la familia Arrenuridae, en la que los machos de varias especies presentan una modificación de la parte posterior del cuerpo, que en algunos casos da lugar a una cauda de desarrollo variable, y en otros al desarrollo de un pecíolo o de una estructura protrusible. (Smith y Cook, 1991; Smit, 1997). Algunos autores señalan que estas modificaciones están directamente relacionadas a conductas de apareamiento (Smit y Van Der Hammen, 1990).

Dentro del proyecto general "Taxonomía, Distribución y Ecología de los Ácaros Acuáticos de México", el cual se desarrolla en el Laboratorio de Acarología "Anita Hoffmann" de la Facultad de Ciencias de la UNAM, se han llevado a cabo una serie de proyectos particulares cuya finalidad es conocer diversos aspectos de la biología, de algunas especies que forman parte de la fauna acarológica mexicana. Incluyendo algunos aspectos sobre la taxonomía y distribución del género *Arrenurus* (Arrenuridae: Hydracarina), que particularmente en México, está bien representado por una gran riqueza de especies, lo que aunado a su peculiar grado de dimorfismo sexual ha servido como motivación para el desarrollo del presente trabajo, además tal como lo mencionan Cook *et al.* (1989), la diversidad y la presencia de varias especies de *Arrenurus* en un área geográfica limitada, provee de una oportunidad única para el estudio de patrones intra e inter-específicos en la historia de vida de los organismos.

III. OBJETIVOS

- Caracterizar las pautas conductuales mostradas durante el apareamiento en los ácaros acuáticos de las especies *Arrenurus (s.s.) xochimilcoensis*, *A. (Megaluracarus) zitavus* y *A. (Megaluracarus) neoexpansus*
- Analizar y comparar dichas pautas conductuales en busca de aquellas que posiblemente conforman un patrón para cada una de las especies estudiadas
- Determinar si existe alguna relación entre el comportamiento y las modificaciones morfológicas presentadas por estas especies

IV. MARCO TEÓRICO

IV.1 GENERALIDADES DE ÁCAROS ACUÁTICOS

En los diferentes tipos de hábitats acuáticos como lagos, lagunas, ríos, arroyos, lagunas costeras, pantanos, charcas temporales y en el mar a más de 6000 metros de profundidad, se pueden encontrar ácaros pertenecientes a los órdenes: Astigmata, Mesostigmata, Oribatida y Prostigmata; incluyendo aproximadamente unas 6000 especies descritas, pertenecientes a más de 100 familias y subfamilias (Smith y Cook, 1991; Rivas y Hoffmann, 2000).

En los ambientes dulceacuícolas los ácaros más abundantes, diversos e importantes desde el punto de vista ecológico, son los Hydrachnida, pertenecientes al orden Prostigmata, también denominados Hydracarina (denominación adoptada para este trabajo), Hydrachnellae o Hydrachnidia; éstos, junto otros ácaros prostigmados terrestres de las superfamilias Calyptostomatoidea, Trombidiodea y Erythraeodea, constituyen el suborden Parasitengona, que se caracteriza porque los organismos presentan desarrollo holometábolo, es decir, poseen una larva que es ectoparásita de ciertos órdenes de insectos, y a la vez que se alimenta es transportada y dispersada por éstos (Smith y Cook, 1991).

Los Hydracarina o ácaros dulceacuícolas, están agrupados en 8 superfamilias: Stygothrombidiodea, Hydrovolzioidea, Hydrachnoidea, Eylaiodea, Hydriphantoidea, Lebertioidea,

Hygrobatoidea y Arrenuroidea (Smith y Cook, 1991). De las que para México se han registrado un total de 317 especies incluidas en 73 géneros y 27 familias, de 92 localidades en 21 estados (Rivas y Hoffmann, 2000).

Debido al tamaño tan pequeño de estos organismos, y a la naturaleza de las estructuras que los conforman, el proceso de fosilización de los mismos ha sido muy escaso y los primeros fósiles provienen del Devónico, hace 320 millones de años, sin embargo, la distribución de los grupos actuales y las asociaciones ecológicas presentadas por estos, indican que el grupo se originó probablemente durante el periodo Triásico o Jurásico (Cramer, 1988; Smith y Cook, 1991).

Los datos morfológicos, entre los que se encuentra la presencia de la estructura denominada complejo eyaculador en los machos, y los datos conductuales disponibles, sugieren que, con excepción de las superfamilias Stygothrombidioidea e Hydrovolzoidea, los ácaros dulceacuícolas constituyen un grupo monofilético, y que sus linajes mayores, y posiblemente todos los Parasitengona, fueron derivados a partir de ancestros semejantes a Hydriphantoidea (Cramer, 1988; Smith y Cook, 1991).

IV.1.1 GÉNERO *Arrenurus* Dugès, 1834

La familia Arrenuridae es una de las más estudiadas entre los hidracáridos, principalmente porque son visibles a simple vista, muy llamativos, y pueden llegar a ser muy numerosos y diversos dentro de un mismo cuerpo de agua, por lo común se les encuentra en ambientes lénticos, sin embargo, algunas especies también se pueden encontrar en arroyos y sus larvas están asociadas a odonatos y dípteros culícidos. En la actualidad se consideran a siete géneros dentro de Arrenuridae: *Africasia*, *Arrenurus*, *Thoracophoracarus*, *Hamappendix*, *Allarrenurus*, *Wuria* y *Micruracaropsis* (Rivas y Cramer, 1998). En México, se han registrado un total de 36 especies de la familia Arrenuridae, pertenecientes a 2 géneros, y distribuidas en 26 localidades. Los estados que presentan mayor riqueza de especies son Estado de México (75 especies), Veracruz (56 especies), Chiapas (62 especies) y Tabasco (55 especies) (Rivas y Hoffmann, 2000).

El género *Arrenurus* incluye nueve subgéneros: *Arrenurus*, *Truncaturus*, *Megaluracarus*, *Micruracarus*, *Rhinophoracarus*, *Arrhenuropsides*, *Dadayella*, *Brevicaudaturus* y *Dividuracarus*, formados con base en las características morfológicas de los machos, principalmente (Cramer y Cook, 1996; Smit, 1997; Rivas y Cramer, 1998).

El género *Arrenurus*, tiene una distribución cosmopolita, con alrededor de mil especies descritas; es frecuente encontrar varias especies viviendo en el mismo cuerpo de agua, al parecer sin que ocurra competencia interespecífica (Cook, *et al.* 1989). Sin embargo, la distribución de los diferentes

subgéneros de *Arrenurus* a través de los continentes es bastante irregular, la mayoría de las especies del subgénero *Truncaturus* se distribuyen en Europa, el subgénero *Arrenurus* se encuentra mayor representado en el viejo continente y en Australia, aunque ambos subgéneros están representados en América. Por otra parte, el subgénero *Megaluracarus*, presenta una distribución amplia en los cinco continentes y está muy bien representado en América del Sur, el subgénero *Micruracarus* tiene una distribución semejante a la del subgénero *Megaluracarus*, pero no está bien representado en América del Sur (Wilson, 1961).

Hasta la fecha, en México han sido citadas 36 especies que corresponden a 5 subgéneros de *Arrenurus*: 6 a *Arrenurus*, 21 a *Megaluracarus*, 6 a *Dadayella*, 1 a *Arrhenuroopsis* y 1 a *Truncaturus* (Rivas y Cramer, 1998).

El género *Arrenurus* Dugès, 1834, constituye el grupo más grande de Hydracarina y es uno de los más especializados, la evolución dentro del género ha dado como resultado varios grados de dimorfismo sexual en los machos, particularmente modificaciones en la parte posterior del cuerpo. En los subgéneros derivados de manera más temprana, como es el caso de *Truncaturus* y *Dadayella*, la parte posterior del cuerpo del macho no muestra más modificación que ser un poco alargada con respecto a la forma de la hembra. Una modificación más extrema se observa en el subgénero *Megaluracarus*, en cuyos machos se presenta una cauda bien diferenciada de mayor o menor longitud. En los subgéneros más derivados como *Arrenurus*, los machos presentan una protuberancia media denominada pecíolo, que al parecer es empleada como un órgano intromitente durante la transferencia del esperma (Fig. 1) (Proctor y Wilkinson, 2001).

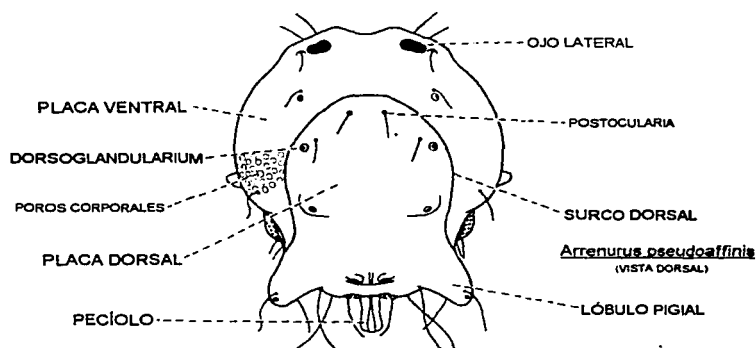


Figura 1. Macho del subgénero *Arrenurus* (*s.s.*). Tomado de Cook, 1974.

Otra modificación que presentan los machos del género, como parte del dimorfismo sexual, es que la genua de la pata IV posee un proceso distal con gran número de sedas (Fig. 2).

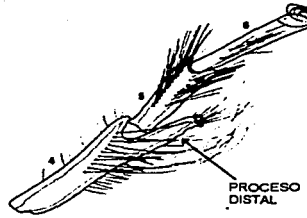


Figura 2. Artejos distales de la pata IV del macho de *Arrenurus (s.s.) xochimilcoensis*. Tomado de Cramer y Cook, 1992.

Las hembras presentan características particulares a nivel de especie, aunque en ocasiones es muy difícil distinguir entre las de especies muy relacionadas, rara vez se observan diferencias a nivel subgenérico entre ellas (Cook, 1974). La pared del cuerpo de estos ácaros está sumamente esclerosada por lo que son resistentes a la sequía; presentan una coloración que varían entre tonos verde azulados a veces muy oscuros, algunas especies son de color rojizo (Wilson, 1961).

El ciclo de vida de las especies de *Arrenurus*, consiste de los siguientes estados: huevo, larva (parásita), ninfa, con tres estadios: ninfocrisálida (quiescente), deutoninfa (vida libre), teliocrisálida (quiescente), y el adulto. Dependiendo de la especie, los huevos pueden ser depositados por separado o en masas de 10 a más de 50 y cubiertos por una masa gelatinosa, común o individual de color blanquecino o amarillento; las larvas hexápodas emergen en una semana o diez días, e inmediatamente comienzan a buscar a su huésped, el cual tiende a ser un insecto con estadios inmaduros acuáticos, tales como los pertenecientes a los órdenes Odonata y Diptera. La larva se fija a las pupas o náyades, pero en general no se alimenta sino hasta que el insecto se convierte en adulto; al parecer el tipo de huésped y el sitio de fijación elegidos, pueden explicarse en términos de los factores que favorecen la supervivencia de la larva y su regreso al agua (Wilson, 1961). Generalmente, las larvas de las especies del subgénero *Arrenurus*, parasitan a varias especies de odonatos, mientras que las especies pertenecientes a los subgéneros *Megaluracarus*, *Micruracarus* y *Truncaturus* parasitan dípteros (Chironomidae y Culicidae), por lo que se piensa que la asociación con odonatos es derivativa; al parecer la competencia entre los adultos es mínima debido al poco éxito que pueden tener las larvas al buscar y encontrar a sus huéspedes (Wilson, 1961; Cook, *et al.* 1989). Las larvas crecen rápido y abandonan al huésped en un tiempo relativamente corto, entre una y seis semanas (Wilson, 1961). La larva desprendida y bien alimentada entra al primer estadio ninfal quiescente denominado ninfocrisálida, durante el cual ocurre una reorganización morfológica y fisiológica del organismo; dando lugar a una deutoninfa activa (Wilson, 1961, Smith y Cook, 1991), que es depredadora y se

caracteriza por presentar partes bucales bien desarrolladas, cuatro pares de patas, esclerosamiento y quetotaxia incompletas, placas epimerales y el área genital parcialmente desarrollada, aunque también presentan pequeñas placas acetabulares en forma de ala, poseen menos acetábulos que las de los adultos, carecen de abertura genital y labios genitales (Lavers, 1945; Smith y Cook, 1991). La deutoninfa pasa a teliocrisálida y sufre metamorfosis para dar lugar al adulto (Smith y Cook, 1991).

El aparato reproductor de los machos consta de testículos fusionados formando una sola estructura, con epitelio de tipo secretor, presentan conductos deferentes que se conectan con el complejo eyaculador, que consiste en una serie de cámaras membranosas sujetas a una red esclerosada y que desemboca en la abertura genital, su función es compactar los espermatozoides ensamblar los espermatóforos y expulsarlos. El término espermatóforo, se refiere a cualquier tipo de bolsa o saco contenedor del esperma, formado por los órganos internos del macho y cuya función es, además de contener el esperma, protegerlo de factores ambientales (Alexander, 1964; Smith y Cook, 1991; Evans, 1992; Proctor, 1998). Las hembras poseen un par de ovarios que pueden estar fusionados en mayor o menor grado, y un par de oviductos que también pueden fusionarse para formar un solo conducto que desemboca en la cámara genital; también poseen una espermateca cuya función es almacenar el esperma tomado de los espermatóforos, está también desemboca hacia la cámara genital a través de unos conductos pequeños (Smith y Cook, 1991).

La mayoría de los arrenúridos se encuentra en cuerpos de agua lénticos de profundidad fluctuante, donde abundan las plantas acuáticas y los crustáceos, al parecer prefieren la superficie al fondo, y utilizan las plantas y sus raíces como sitio de refugio, donde buscan a sus presas, se reproducen, y las hembras ovipositan; sin embargo algunas especies también se pueden encontrar en arroyos (Rivas y Cramer, 1998); la abundancia de los individuos, varía estacionalmente, así como la proporción de hembras y machos, y de juveniles y adultos (Wilson, 1961). Por ejemplo, Wilson (1961) menciona que Marshall, al coleccionar en cuerpos de agua de Wisconsin y Massachussets, hizo la observación de que las hembras son más abundantes al inicio de la primavera, y que los machos no aparecen sino hasta el final de la misma o hasta el verano y son más abundantes que las hembras en el invierno.

En cuanto a la conducta de los arrenúridos, se observa que el cuarto par de patas, que se observa parcialmente flexionado y descansando muy cerca del cuerpo, es utilizado para remover partículas de desecho que se encuentran sobre el cuerpo, o bien puede estar extendido hacia arriba y ser sacudido hacia atrás mientras que los tres pares anteriores son utilizados como patas caminadoras o como remos (Wilson, 1961). Durante el apareamiento, el macho utiliza las patas IV para tocar constantemente a la hembra y para separarse de ella (Obs. Pers.).

IV.1.2 ESPECIES ESTUDIADAS

IV.1.2.1 *Arrenurus (Arrenurus) xochimilcoensis* Cramer y Cook, 1992

Esta especie pertenece al subgénero *Arrenurus* Dugès, 1834, el cual se caracteriza porque los machos presentan un pecíolo bien desarrollado y lóbulos pigidiales (Figs. 3 y 4), como modificaciones de la parte posterior del idiosoma (Cook, 1974). El macho de esta especie, presenta los lóbulos pigidiales bien desarrollados, dirigidos posterolateralmente y truncados en vista lateral (Fig. 3); el pecíolo está formado por dos piezas, una basal y una central, mide aproximadamente 170 micrones de largo, al parecer es más simple que en cualquier otra especie del género (Fig. 3); como ya se mencionó en párrafos anteriores, la genua de las patas IV presenta un proceso distal, algunos artejos de las patas I y II poseen numerosas sedas natatorias. La longitud del cuerpo es de aproximadamente 1200 micrones (1.2 mm) (Cramer y Cook, 1992a).

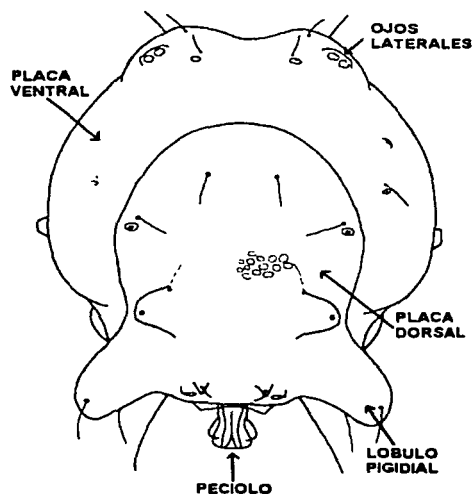


Figura 3. Vista dorsal del macho de *Arrenurus (Arrenurus) xochimilcoensis*. Tomado de Cramer y Cook, 1992a.

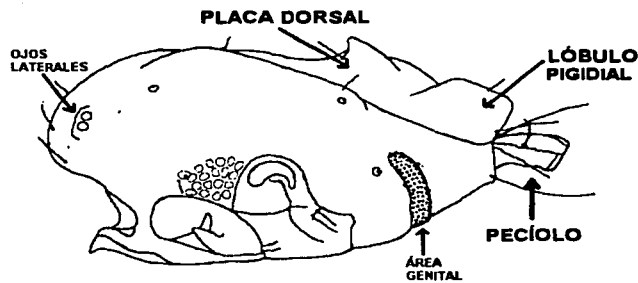


Figura 4. Vista lateral del macho de *A. (s.s.) xochimilcoensis*. Tomado de Cramer y Cook, 1992a.

Por su parte, la hembra posee un cuerpo globoso, algo ovalado y sin proyecciones (Fig. 5); como en todas las hembras del género, el área genital se encuentra posterior a las coxas IV, y consiste de una abertura delimitada por un par de placas, a cada lado de los cuales se encuentran las placas acetabulares (Lavers, 1945), aunque en ésta especie el área genital es pequeña y las placas acetabulares se extienden posterolateralmente (Fig. 6); presenta numerosas sedas natatorias en los artejos distales de las patas II, III y IV. La longitud de su cuerpo es de aproximadamente 1476 micrones (1.4 mm.) (Cramer y Cook, 1992a).

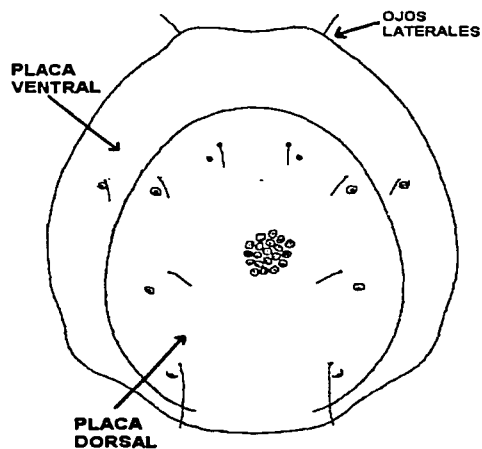


Figura 5. Vista dorsal de la hembra de *A. (s.s.) Xochimilcoensis*. Tomado de Cramer y Cook, 1992a.

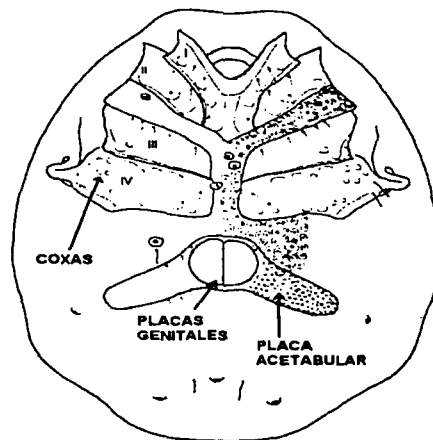


Figura 6. Vista ventral de la hembra de *A. (s.s.)*. Tomado de Cramer y Cook, 1992a.

VI.1.2.2 *Arrenurus (Megaluracarus) neoexpansus* Cook, 1980

Esta especie pertenece al subgénero *Megaluracarus* Viets, 1911, el cual se caracteriza porque el macho presenta una cauda bien desarrollada como modificación de la parte posterior del idiosoma, carecen de lóbulos pigdiales y de peciolo (aunque si está presente se encuentra reducido o difícilmente visible) (Fig. 7); la cauda es de prolongación variable (puede llegar a ser tan larga como la parte anterior del cuerpo), en general es cilíndrica y mucho más delgada que el cuerpo (Fig. 8).

En los machos de esta especie, la cauda se alarga posteriormente en vista dorsal, y su extremo posterior es algo redondeado, con lóbulos posterolaterales, mide aproximadamente 441 micrones de ancho (Fig. 8); el cuerpo se proyecta hacia la parte anterior de cada ojo (Fig. 8) y hacia los lados en las partes posteriores a la inserción de las patas IV (Fig. 7), tienen protuberancias en la parte dorsal del cuerpo (Fig. 7); la genua de la pata IV de los machos de esta especie también presenta un proceso distal, se presentan sedas natatorias en las patas II, III y IV pero son más numerosas y largas en la pata IV. Miden aproximadamente 1216 micrones (1.2 mm) de largo (Cook, 1980).

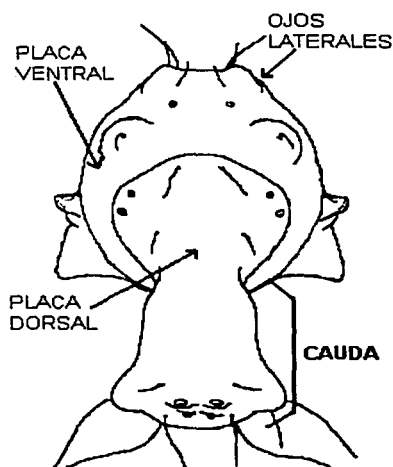


Figura 7. Vista dorsal del macho de *A. (Megaluracarus) neoexpansus*. Tomado de Cook, 1980.

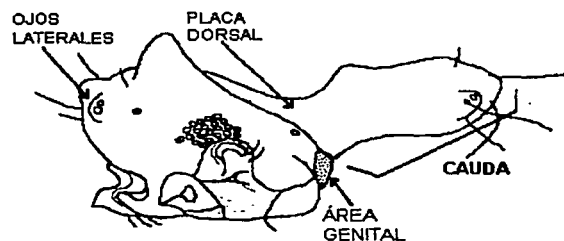


Figura 8. Vista lateral del macho de *A. (Megaluracarus) neoexpansus*. Tomado de Cook, 1980.

El cuerpo de las hembras de esta especie es de bordes un poco angulosos (con protuberancias posterolaterales) se observa algo comprimido dorso-ventralmente, y se proyecta un poco hacia la parte anterior (Fig. 9 b); poseen sedas natatorias en las patas II, III y IV. Miden aproximadamente 1170 micrones de largo (1.1 mm.) (Cook, 1980).

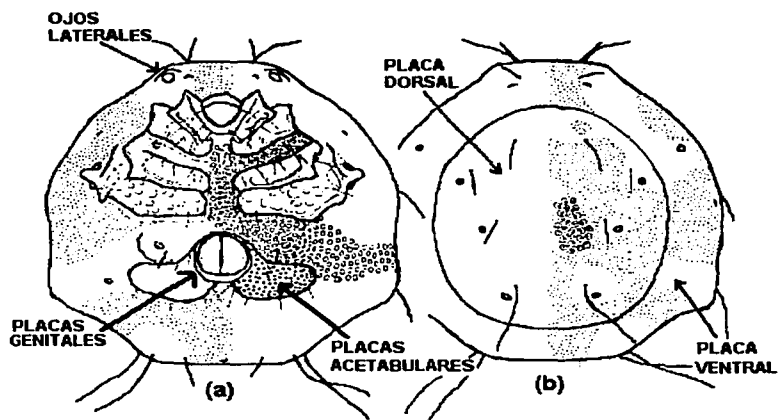


Figura 9. Vista ventral (a), vista lateral (b) de la hembra de *A. (Megaluracarus) neoexpansus*. Tomado de Cook, 1980.

IV.1.2.3 *Arrenurus (Megaluracarus) zitavus* Cook, 1980

Esta especie también pertenece al subgénero *Megaluracarus*, por lo que morfológicamente es algo similar a la especie anterior, sólo que de menor tamaño. Los machos de esta especie también poseen una cauda alargada que se ensancha de manera gradual hacia su extremo posterior (en vista dorsal), midiendo aproximadamente 288 micrones de ancho, este borde de la cauda es irregular (Fig. 10); en la parte anterior del cuerpo poseen proyecciones bien desarrolladas que asemejan cuernos (Fig. 11); el cuerpo presenta protuberancias laterales (Fig. 1); al igual que en las otras dos especies, la genua de la pata IV presenta procesos distales; tienen sedas natatorias en las patas II, III y IV, pero son más numerosas en las patas IV. Miden aproximadamente 958 micrones de longitud (0.9 mm.) (Cook, 1980).

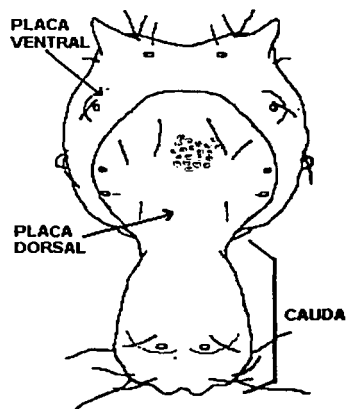


Figura 10. Vista dorsal del macho de *A. (Megaluracarus) zitavus*. Tomado de Cook, 1980.

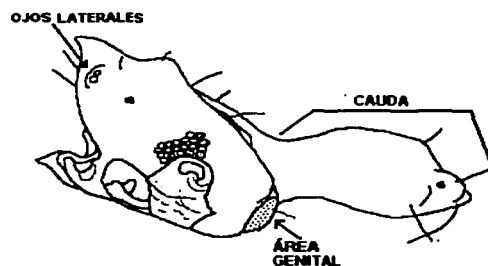


Figura 11. Vista lateral del macho de *A. (Megaluracarus) zitavus*. Tomado de Cook, 1980.

El cuerpo de la hembra de esta especie, tiene bordes angulosos, y también se observa algo comprimido dorso-ventralmente con proyecciones posterolaterales (Fig. 12); presentan protuberancias anteriores a los ojos y en la parte dorsal (Fig. 12); poseen sedas natatorias en las patas II, III y IV. Miden aproximadamente 958 micrones de largo (0.9 mm.) (Cook, 1980).

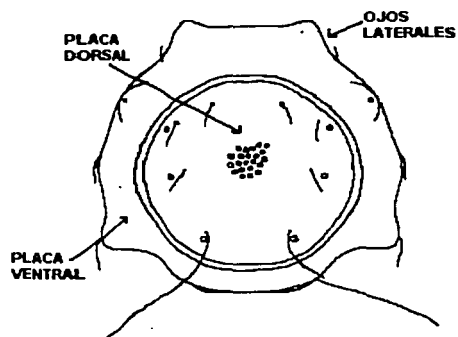


Figura 12. Vista dorsal de la hembra de *A. (Megaluracarus) zitavus*. Tomado de Cook, 1980.

IV.2 COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO

IV.2.1 SELECCIÓN SEXUAL

El cambio evolutivo debido a la selección sexual o a otros tipos de selección tiene como base la existencia de variación entre los individuos. Durante la meiosis, las células germinales diploides, dan lugar a gametos haploides, Durante el proceso de división, los cromosomas homólogos se ponen en contacto y ocurre la recombinación, esto puede cambiar las combinaciones de los alelos en los diferentes loci de los dos nuevos homólogos. Cada generación se introduce variabilidad adicional, cuando ocurre nuevamente la meiosis para formar los gametos (Drickamer *et al.*, 1996). Al alterarse el arreglo físico de los genes en los cromosomas, se puede alterar el fenotipo que resulta de la interacción genes – factores ambientales (Thornhill y Alcock, 1983). Los alelos del mismo locus y de diferentes loci interactúan de diferentes maneras lo cual resulta en diferentes fenotipos. Durante la fertilización, los cromosomas paternos del espermatozoides se unen con los cromosomas maternos del óvulo, y se reestablece el conjunto diploide de cromosomas (Drickamer *et al.*, 1996).

La reproducción sexual, como otros fenómenos, tiene costos. El costo de la meiosis es que la transmisión de los genes a la siguiente generación se reduce en un 50%, y la combinación de rasgos de los padres se pierde. Un segundo costo, es que los machos producen grandes cantidades de espermatozoides, mucho del cual se desperdicia, y estos recursos podrían ser utilizados en la reproducción asexual. Un tercer costo, es que tanto el cortejo como el apareamiento implican un gasto energético y pueden poner a los individuos al alcance de depredadores y competidores (Drickamer *et al.*, 1996).

Entre los beneficios de la reproducción sexual, se encuentra el hecho de que el proceso de la recombinación produce variabilidad genética, recuérdese que la tasa de cambio evolutivo en una población está en función del grado de variación genética disponible. Otra ventaja de la recombinación, es que se pueden perder las mutaciones deletéreas (Drickamer *et al.*, 1996).

Se puede decir que el ingrediente esencial de la reproducción sexual es la creación de descendencia que difiera genéticamente de los padres (pero por un proceso distinto a la mutación) (Thornhill y Alcock, 1983).

La existencia de la reproducción sexual puede ser favorecida en los ambientes en los que ocurren fluctuaciones grandes e impredecibles, donde al menos una parte de la descendencia variable genéticamente podrá adaptarse al cambio; del mismo modo, dicha variabilidad también puede ser útil para defenderse de los depredadores y al interactuar con los competidores (Drickamer *et al.*, 1996).

Darwin propone la Teoría de la Selección Sexual para explicar las diferencias en los caracteres sexuales de los machos, ya que ésta puede favorecer la evolución de caracteres útiles en el combate entre los miembros del mismo sexo, o de caracteres que incrementen la atracción de los individuos hacia los miembros del sexo opuesto (Ryan, 1997).

La selección sexual se define como la selección que surge de las diferencias en éxito reproductivo (el número de individuos del sexo opuesto con los que se ha apareado un organismo y que han producido descendencia en un intervalo de tiempo) de hembras y machos (Futuyma, 1998). La selección sexual es un proceso que produce rasgos anatómicos y conductuales que afectan la habilidad de los individuos para obtener pareja (Drickamer *et al.*, 1996).

Dado que la proporción de sexos usualmente es 1:1, factores como la desviación en esta proporción, el que los óvulos siempre sean más grandes que los espermatozoides, y el hecho de que la inversión parental promedio en la progenie (cualquier inversión por parte de los padres que incremente la oportunidad de sobrevivir de su descendencia) casi nunca es igual en hembras y machos, causan que los miembros de uno de los sexos, usualmente los machos, estén bajo selección para competir por los miembros del otro sexo (generalmente las hembras), que invierte más en la progenie (u ofrece más de un recurso crítico a cambio del apareamiento). Esta forma de competencia sexual genera selección intrasexual (Thornhill y Alcock, 1983). En los casos donde la inversión de los machos en el espermatóforo o en cuidado parental, excede la de la hembra, los machos se convertirán en el sexo que elige y las hembras deberán competir por tener acceso a ellos (Drickamer *et al.*, 1996).

El sexo limitante, típicamente las hembras, puede elegir entre parejas potenciales, ejerciendo presión de selección intersexual o epigámica para las características que les sean atractivas (Thornhill y Alcock, 1983). Uno de los resultados de cualquiera de estos dos tipos de selección es la evolución de diferencias sexuales, es decir, dimorfismo sexual (Drickamer *et al.*, 1996).

En el caso de la selección intersexual o epigámica, la evolución de caracteres sexuales secundarios complejos, se atribuye a dos causas: 1) elección directa por parte de la hembra, en la que se espera que la preferencia femenina evolucione hacia un óptimo que maximice su fecundidad; y 2) elección indirecta, que puede ocurrir por dos tipos de procesos a) selección "de escape" o "desbocada", en la que el rasgo o rasgos masculinos continúan evolucionando hasta que el proceso es contrarrestado por selección natural, o b) existe un vínculo del rasgo que presentan los machos con genes "superiores", de modo que las hembras que elijan a estos machos tendrán un éxito reproductivo alto (Drickamer *et al.*, 1996; Ryan, 1997). Los enfoques históricos sugieren que en algunos casos, las preferencias femeninas son más extensas que los fenotipos exhibidos por los machos, esto representa una fuerza de selección que actuará sobre los nuevos caracteres positiva o negativamente (Ryan, 1997)

Es importante notar que los caracteres sexuales dimórficos, incluyendo aquellos asociados con la reproducción, pueden evolucionar también por selección ecológica, pero son modificados por la selección sexual (Futuyma, 1998).

La rivalidad entre los machos y la operación de la selección femenina se combinan para determinar la naturaleza de la asociación sexual entre los machos y las hembras de una especie, dichas asociaciones varían considerablemente, creando diversidad en los sistemas de apareamiento, los más comunes se explican a continuación (Thornhill y Alcock, 1983):

Poliginia: algunos machos se aparean con más de una hembra durante la época reproductiva.

Monogamia: un macho y una hembra tienen una sola pareja por época reproductiva.

Poliandria: una hembra tiene más de un macho como pareja durante la época reproductiva.

La frecuencia relativa de los tres sistemas de apareamiento básicos, refleja la acción de la selección sexual; usualmente es posible para algunos machos monopolizar varias hembras, o para las hembras ganar de la elección de aquellos pocos machos que tendrán mayor efecto positivo en su adecuación. Por esto la poliginia es el resultado más común (Thornhill y Alcock, 1983).

IV.2.2 MODOS DE TRANSFERENCIA DEL ESPERMA

Todas las especies de artrópodos terrestres y secundariamente acuáticos, tienen fertilización interna, y por lo tanto existen medios especializados de inseminación de las hembras. La mayoría tienen alguna especie de espermátforo, o trazas del mismo, o bien algunas glándulas del macho parecen ser modificaciones de glándulas productoras de espermátforos. La presencia de espermátforos muy elaborados frecuentemente implica la disociación casi completa entre hembras y machos, en donde cada sexo reacciona más al espermátforo que a sí mismo (Alexander, 1969).

Los artrópodos presentan una gran variedad de métodos de transferencia del esperma, como son (Alexander, 1969; Proctor, 1998):

- a) **Cópula.** 1) Directa, ocurre cuando se alinean y acoplan los genitales de ambos sexos, como ocurre en las chinches. 2) Indirecta, cuando el macho utiliza estructuras modificadas de su cuerpo (patas, pedipalpos, quelíceros) para transferir el esperma a la hembra, como ocurre en las arañas
- b) **Transferencia indirecta por medio de espermátforos,** 1) implicando la asociación estrecha entre ambos sexos, el macho inserta el espermátforo en la abertura genital de la hembra por medio de sus patas, pedipalpos, quelíceros, o mandíbulas, 2) implica que la hembra esté presente para que el macho deposite los espermátforos, pero no tienen que entrar en

contacto, 3) el macho puede depositar los espermatozoides en ausencia de la hembra

IV.2.3 EVENTOS DEL COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO

Según Alexander (1997), los conflictos intersexuales, las estrategias que han adoptado cada sexo y la competencia intrasexual, han sido factores importantes en la integración de la secuencia reproductiva. Para los animales con reproducción sexual y fertilización interna, la secuencia reproductiva puede ser dividida en ocho componentes, es importante considerar que dichos eventos son el producto de la evolución que han sufrido en el pasado y de la evolución que está ocurriendo en el presente (Alexander *et. al.*, 1997):

- 1) Encuentro de los sexos. Durante esta fase a) los miembros de uno o ambos sexos buscan activamente al otro, b) los sexos se reúnen debido a estímulos extrínsecos como olores o patrones visuales existentes en el ambiente, o c) uno de los sexos hace señales (visuales, auditivas, olfativas) para atraer al sexo opuesto
- 2) Cortejo. Frecuentemente, esta fase es previa a la cópula, consiste en que uno de los sexos realiza esfuerzos para disminuir la resistencia que puede oponer el otro para aparearse, reducir la distancia que los separa, o persuadir a la hembra para ser elegido. En general, tiene dos funciones, advertir al otro sexo que se está receptivo, o mostrar cualidades que lo hacen buen candidato para el apareamiento. El cortejo también puede incluir conductas, especialmente realizadas por el macho, que facilitan la inseminación y en ocasiones la fertilización, al alterar el comportamiento femenino. Dado que, el hecho de que ocurra la cópula no asegura que la inseminación y la fertilización se lleven a cabo, puede existir cortejo durante la cópula o después de ésta
- 3) Cópula. En esta fase los genitales de ambos sexos se acoplan. En muchos invertebrados y vertebrados la unión no ocurre porque la transferencia del espermatozoide ocurre de manera indirecta a través de espermatozoides, por lo que no se trata de una cópula en el sentido estricto
- 4) Inseminación. Durante esta fase, el espermatozoide entra al cuerpo (usualmente la espermateca) de la hembra, ya sea durante o inmediatamente después de la cópula. En los artrópodos que no copulan de manera directa, la inseminación puede estar bajo el control de las hembras y ocurrir aún en ausencia del macho
- 5) Eventos post-cópula e inter-cópula. Incluyen conductas como la retención y la custodia de la hembra por parte del macho, la formación de tapones sexuales, la cópula prolongada, entre otras. Estas conductas pueden ocurrir después de la inseminación o mientras ésta sucede, o incluso continuar hasta que ocurre la fertilización

- 6) Fertilización. El espermatozoide entra en contacto con los óvulos y se forman los cigotos, en algunos animales esto ocurre al momento de la oviposición
- 7) Cuidado parental cooperativo. Ambos padres invierten en la crianza de la progenie producida.
- 8) Enlace. Son las uniones a largo plazo de los miembros de la pareja

La Selección Sexual, puede actuar sobre la secuencia desde el Encuentro de los Sexos, dependiendo de cómo son utilizados los caracteres sexuales durante esta fase (Alexander *et. al.*, 1997). La evolución de los genitales, tiende hacia la diversidad y complejidad, cuando: 1) las hembras tienen apareamientos múltiples, 2) la precedencia espermática es incompleta (la precedencia espermática se refiere a que el último macho que se aparee con una hembra capaz de almacenar espermatozoides, puede desplazar o suplantar el espermatozoides donado por los machos anteriores (Thornhill y Alcock, 1983)), 3) la fertilización está separada temporalmente de la inseminación, 4) los machos no pueden secuestrar a las hembras después de la inseminación, y 5) los machos no participan en el cuidado parental. Algunas veces, las variaciones relevantes no se encuentran en los genitales, sino en algunas otras estructuras o actividades asociadas con el apareamiento, como el espermatozoides (Alexander *et. al.*, 1997).

La existencia de la espermateca permite a la hembra, al menos de manera potencial, elegir entre los machos, aún después de apareamientos múltiples; el macho sólo puede evitar que la hembra elija de esta forma, cuidando que no se aparee de nuevo, o provocando que oviposite inmediatamente después de copular con ella (Alexander *et. al.*, 1997).

Otros factores que influyen en los organismos para que presenten Comportamiento Reproductivo, son las interacciones climático – hormonales, las principales variables ambientales que afectan el comportamiento, son la temperatura y la precipitación; en general, el alimento disponible está ligado a estas variables, y en algunos casos puede ser el factor que desencadena la reproducción. Las condiciones ambientales también determinan las condiciones que serán óptimas para el nacimiento de la progenie (Drickamer *et al.*, 1996).

IV.2.4 ESTUDIO DEL COMPORTAMIENTO

Entre los años de 1930 y 1950, se inicia el estudio moderno del comportamiento, que hasta entonces había sido abordado desde el punto de vista comparativo, a esta nueva disciplina se le da el nombre de Etología, estudiándose sus mecanismos, su función adaptativa y su desarrollo filogenético. A partir de la década de los 70's, los biólogos del comportamiento, empiezan a utilizar modelos evolutivos para comprender cómo actúa la Selección Natural en los rasgos conductuales, y el valor adaptativo de éstos, también abordan interacción de los organismos con su ambiente biótico y abiótico,

a este nuevo enfoque se le denomina Ecología del Comportamiento (Futuyma, 1998).

Los rasgos conductuales son caracteres: presentan variación de origen genético y no genético, difieren entre poblaciones y entre especies y están sujetos a evolución por selección natural y por otros tipos de selección. El comportamiento de un individuo es afectado por factores (además de los genéticos) como la edad, la condición fisiológica, las condiciones ambientales y la experiencia (Futuyma, 1998). La selección natural actúa al nivel de los mecanismos que controlan e integran el comportamiento, para lograr entender los fenómenos conductuales se debe tener conocimiento del modo en el que éstos son directamente producidos y regulados (estructuras y mecanismos), es decir, los factores próximos, y los factores que han determinado que dichos mecanismos pasaran de una generación a otra, es decir, los factores últimos, los cuáles establecen los límites, y los factores próximos afectan el comportamiento de los organismos dentro de esos límites (Drickamer *et al.*, 1996).

El comportamiento puede ser dividido en amplias categorías descriptivas (cortejo, anidamiento, alimentación, etc.) o en unidades restringidas (por ejemplo, patrones específicos mostrados durante varias fases del cortejo). El etograma (inventario del comportamiento presentado por los animales de la especie bajo investigación (Drickamer *et al.*, 1996)) sirve como base para formular preguntas acerca del valor adaptativo, la importancia ecológica y la regulación de varios patrones de comportamiento (Drickamer *et al.*, 1996).

Para realizar un estudio del comportamiento, se deben seguir algunos pasos básicos, las observaciones realizadas y la toma de datos deben ser consistentes, para lo cual se necesita un registro permanente del comportamiento, por escrito, con dibujos, con fotografías o con videos, y luego definir por escrito todas las pautas conductuales observadas (Drickamer *et al.*, 1996).

Para el diseño experimental se deben formular hipótesis específicas, o preguntas a analizar. El estudio de la conducta implica dos tipos de hipótesis: la hipótesis experimental o alterna, y la hipótesis nula o estadística. La primera se refiere a las ideas que se han desarrollado al combinar las investigaciones realizadas por otros científicos con ideas propias, y la segunda propone que las frecuencias de los patrones conductuales presentados no diferirán entre sí como resultado de los experimentos realizados. Las medidas de los patrones de comportamiento que son observadas y registradas son las variables dependientes del estudio (Drickamer *et al.*, 1996). Es necesario elegir la prueba estadística que mejor se adapte al tipo de datos que arroje el estudio, también es importante cuidar el número de individuos implicados en el estudio, para lograr una completa evaluación del comportamiento, y porque algunas pruebas estadísticas requieren cierto número de datos para un análisis adecuado (Drickamer *et al.*, 1996).

Existen varios métodos para realizar la toma de datos, que pueden ser aplicados tanto en el laboratorio

como en el campo, los más comunes se explican a continuación: a) Muestreo focal. Implica el registro de todas las acciones e interacciones de un animal en particular durante un periodo de tiempo definido. b) Muestreo por paneo o muestreo instantáneo. Se observa cada animal del grupo por pocos segundos en intervalos periódicos, y se registran la actividad o actividades que está realizando en ese momento. c) Muestreo 1 – 0. Se registra si ocurre o no un patrón conductual en un periodo de tiempo (Drickamer *et al.*, 1996).

V. ANTECEDENTES

Proctor (1998), menciona que en las especies terrestres, *Allothrombium fulginosum* (Trombidiidae) y *Charletonia cardinalis* (Erythraeidae) se presentan interacciones hembra-macho antes del depósito de cada espermátforo. En la primera, el macho camina en círculos y la hembra camina alrededor de él, poniendo sus patas en contacto; en la segunda se tocan mutuamente con sus patas. En otros Parasitengona terrestres y en algunas especies de Anystidae, los machos requieren tener contacto con la hembra para iniciar el depósito, pero si la hembra se ausenta pueden continuar con el depósito. |

En los ácaros dulceacuícolas, como en otros grupos de animales, el adulto es un estado del ciclo de vida, con una función reproductiva altamente especializada, ya que en varios grupos se presentan modificaciones conductuales y adaptaciones morfológicas asociadas con los diversos modos de transferencia del espermátforo (Smith y Cook, 1991). En estos ácaros se ha observado el patrón de comportamiento plesiotípico, es decir, la transferencia indirecta sin que ocurra contacto entre los sexos, en grupos de vida libre como Hydrachnidae, Eylaidae, Hydriphantinae, Hydrodromidae y Unionicolinae; dicha estrategia consiste en que el macho deposita espermátforos pedunculados sobre el sustrato, para que sean luego encontrados (gracias a las feromonas que despiden los mismos espermátforos o que fueron dejadas por los machos en el ambiente) y tomados por las hembras de su especie; el depósito de los espermátforos puede ocurrir en ausencia de las hembras o bien ser desencadenado por la presencia de las mismas, como ocurre en especies de *Limnesia* e *Hydrachna*, en las cuales el macho deposita varios cientos de espermátforos (Evans, 1992). Este proceso de transferencia ocurre en la mayoría de los grupos de ácaros dulceacuícolas en los que los machos no presentan ninguna modificación morfológica (Smith y Cook, 1991). En los ácaros que practican la transferencia indirecta del esperma, existe una tendencia hacia la elaboración de la estructura del espermátforo en las especies que muestran disociación de los sexos y de los eventos conductuales asociados con la transferencia del espermátforo en las que ocurre la reunión de los sexos. (Evans,

1992).

En los ácaros acuáticos que son nadadores activos, han evolucionado nuevas estrategias para asegurar la inseminación. En muchos grupos de Hygrobratoidea, el macho produce espermátóforos sin pedicelo, los cuales son transferidos hacia la abertura genital de la hembra por medio de unas modificaciones de los tarsos del tercer par de patas, usualmente el cuarto par de patas también se encuentra modificado para permitir que el macho sujete a la hembra en la posición adecuada para que ocurra la transferencia. Este tipo de comportamiento reproductivo, al parecer ocurre en todos aquellos ácaros acuáticos que poseen modificaciones considerables en algunos artejos de las patas pero carecen de un desarrollo muy elaborado de la parte posterior del idiosoma. La transferencia directa de los espermátóforos por el contacto de las aberturas genitales (cópula), se presenta en ciertas especies de Eylaidae y Mideidae, en los machos del primer grupo el gonoporo se proyecta ventralmente formando una estructura cónica; los machos del segundo grupo presentan unos apéndices en forma de ala que flanquean el gonoporo (Smith y Cook, 1991).

Davids y Belier (1979) describen, en su trabajo realizado con *Hydrachna conjecta*, que los machos depositan el espermátóforo sobre la materia vegetal sin la necesidad de que la hembra esté presente, las hembras caminan sobre el sustrato en búsqueda de los espermátóforos con el ovipositor evaginado, los espermátóforos son oprimidos por el ovipositor y su contenido es absorbido; el comportamiento reproductivo de esta especie puede considerarse como un remanente del que presentan las formas terrestres ancestrales. En especies como *Hydryphantes ruber*, *Lebertia glabra*, *Limnochaeres aquatica*, *Atractides nodipalpes*, *Hygrobrates calliger*, *Sperchon granulatus* y *Thyas barbiger*, los machos depositan el espermátóforo sin la presencia de la hembra; en el género *Unionicola* los machos depositan los espermátóforos sin tener contacto con las hembras, pero estas deben estar presentes; en algunas especies de este género, los machos exhiben cierta actividad transfiriendo los espermátóforos a la hembra; sin embargo, en otras especies las hembras pueden encontrar el espermátóforo mientras recorren el sustrato en busca de alimento y tomarlo (Davids y Belier, 1979). En los géneros *Piona* y *Tiphys* se presenta una transferencia indirecta del espermátóforo por medio de partes modificadas de las patas (gonópodos) (Davids y Belier, 1979). El depósito de los espermátóforos por los machos, y la toma de éstos por las hembras, sin el encuentro necesario de ambos, se observa en especies de ácaros terrestres como los oribátidos, lo cual puede tratarse de una adaptación de los artrópodos más antiguos a la vida terrestre, y dado que en el ambiente acuático no es necesaria esta estrategia, se considera que es un remanente de sus ancestros terrestres. Dicha estrategia puede ser mantenida por aquellos animales que se mueven en contacto con el sustrato donde ellos buscan alimento (Davids y Belier, 1979).

Lanciani (1974), explica que las especies del género *Eylais*, muestran varios tipos de

apareamiento, desde el depósito de espermátóforos en el sustrato hasta la cópula directa; aparentemente, la selección natural favorecerá los rasgos conductuales que maximicen la proporción de apareamientos exitosos y minimicen las posibilidades de apareamientos interespecíficos. En su trabajo, Lanciani (1974) describe los elementos conductuales del apareamiento en 18 especies de *Eylais* y sugiere una posible secuencia de eventos en la evolución de la cópula en los miembros del género. Antes del apareamiento los miembros de ambos sexos muestran un contacto entre sus patas o entre sus patas y el cuerpo del otro, interviniendo estructuras como: 1) las sedas largas de las patas que pueden tener función táctil además de la natatoria, 2) las glándulas integumentarias que pueden producir sustancias que sean importantes en el reconocimiento intraespecífico durante el apareamiento. Al aumentar el grado de contacto entre los dos miembros de la pareja se reduce la probabilidad de apareamientos interespecíficos (Lanciani, 1974). La cópula en las especies de *Eylais* parece ser un sistema de inseminación más eficiente que el depósito externo de espermátóforos, y por lo tanto es lógico asumir que ésta ha evolucionado a partir de la condición del depósito de los espermátóforos sobre el sustrato. No obstante, esto último también puede ser un medio exitoso de inseminación como resultado de las modificaciones adaptativas en el comportamiento que sirven para mantener el contacto entre los sexos durante el periodo de depósito y toma de los espermátóforos; dichas modificaciones morfológicas y conductuales presentadas por los miembros del género, sugieren una solución al problema del reconocimiento intraespecífico, que se da por la existencia de varias especies en el mismo sitio (Lanciani, 1974).

En su trabajo sobre comportamiento reproductivo con *Neumania papillator*, Proctor (1991) describe que en esta especie el macho deposita los espermátóforos en presencia de la hembra; estos organismos permanecen en la vegetación con el par de patas I y II levantado, asechando a los copépodos de los cuales se alimentan, al parecer detectan la frecuencia de vibración emitida por éstos al nadar. Antes de depositar el espermátóforo, el macho nada suavemente alrededor de la hembra que se encuentra en la posición descrita con anterioridad, haciendo vibrar sus patas. Proctor (1991), encontró que la frecuencia a la que los machos vibran sus patas, cae dentro de los intervalos de frecuencia producida por los copépodos al nadar, por lo que de esta manera los machos llaman la atención de las hembras, ya que estas se orientan hacia donde se produce la vibración y a veces atrapan al macho que la produce; el macho se puede beneficiar despertando estas respuestas de depredación en las hembras, de dos maneras: le permite reconocer o alterar la dirección de la hembra de su interés, ya que al depositar los espermátóforos, el macho mueve sus patas IV abanicándolos, al parecer con la finalidad de dirigir las feromonas expelidas por los espermátóforos hacia donde esta la hembra, si no se orienta hacia ella, esta puede perder la pista de los espermátóforos y no tomarlos, por lo que es más

ventajoso depositarlos justo frente a ella. El segundo beneficio es que el macho se asegura de no depositar los espermatozoides sin que la hembra esté presente realmente, como respuesta a las huellas químicas que pueda dejar. Al hecho de que los machos imiten las vibraciones producidas por los copépodos para atraer a las hembras, se le denomina "trampa sensorial" Proctor (1991).

En *Unionicola tricuspis* se puede presentar una trampa sensorial similar a la descrita en párrafos anteriores, después de que el macho ha encontrado una hembra, deposita un grupo de espermatozoides sobre el sustrato y entonces se agacha frente a ella y vibra sus patas traseras hasta que la atrae, y ella se monta sobre él y así encuentra los espermatozoides (Proctor, 1998). Aunque algunos autores consideran que la competencia espermática (la competencia entre los eyaculados de diferentes machos, por fertilizar un conjunto dado de óvulos (Birkhead y Parker, 1997)) sólo ocurre en las especies que copulan, es claro que también ocurre en los fertilizadores externos. Los machos compiten por producir eyaculados muy grandes o por liberar el esperma lo más cerca posible de la hembra (Proctor, 1998).

En las especies de *Arrenurus*, ocurre un comportamiento que involucra una asociación muy estrecha entre la pareja; en *Arrenurus (Megaluracarus) globator*, el macho usa sus patas IV para posicionar a la hembra, de modo que la región posterior-dorsal del idiosoma de él entra en contacto con el área adyacente a la región genital de ella (Fig. 13a); el macho secreta una sustancia adhesiva que los mantiene en esa posición, en la cual permanecen durante todo el apareamiento, así se desplazan hasta encontrar el sitio adecuado para depositar el o los espermatozoides pedunculados (Fig. 13c), y la hembra es manipulada por el macho para que se ubique sobre éstos y los tome (Fig. 13d) (Uchida, 1932; Evans, 1992).

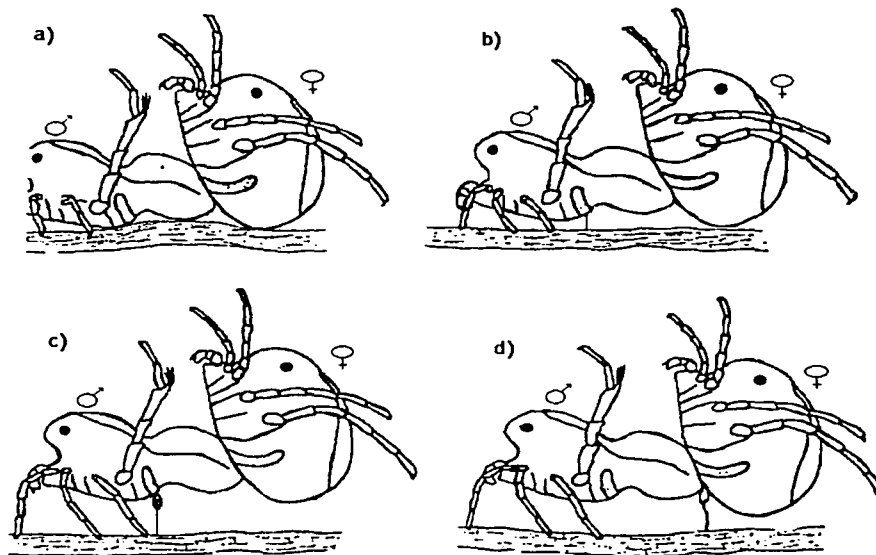


Figura 13. Depósito del espermátforo en *Arrenurus (Megaluracarus) globator*. Tomado de Lundblad, 1929.

En las especies del subgénero *Arrenurus*, el macho utiliza su peciolo (una modificación en forma de copa que se encuentra en la parte posterior del idiosoma) concentrando los espermátforos en su ápice de modo que así puede insertarlos en la abertura genital de la hembra. Probablemente este tipo de apareamiento puede ser inferido en todos los grupos de ácaros acuáticos con modificaciones de la parte posterior del idiosoma en los machos (Smith y Cook, 1991).

Proctor y Wilkinson (2001) analizaron el conflicto intersexual, es decir, la batalla que existe entre los sexos por tener el control de la fertilización, las hembras por elegir el “mejor macho”, y éstos por conseguir que sea su espermato el elegido, ya sea por medio del engaño o la coerción; para éste análisis discuten la biología reproductiva de dos clados de ácaros acuáticos: uno en el que se presenta engaño (Unionicolidae) y otro en el que, sugieren ocurre coerción (Arrenuridae). Para examinar la hipótesis de la explotación sensorial, Proctor y Wilkinson (2001) realizaron un análisis cladístico-conductual, cuyo resultado ni soporta ni rechaza dicha hipótesis sino que mantiene su ambigüedad. Por otra parte, en algunas especies de *Arrenurus*, la posesión de un aparato intromitente (el peciolo) parece diseñada para alterar el control de la hembra sobre la elección de su pareja. Proctor y Wilkinson (2001) analizaron si a) los machos de las especies con peciolo pasan menos tiempo cortejando, b) tienen

repertorios de cortejo más simples que los machos sin pecíolo y c) si sus hembras se muestran menos dispuestas a aparearse. Lo primero no se pudo comprobar; sin embargo el cortejo más simple ocurrió en una especie con pecíolo *Arrenurus (Arrenurus) planus*, y el más complejo en una careciente de pecíolo, *A. (Truncaturus) rufopyriformis*. La secuencia conductual más compleja, fue mostrada por una de las especies con machos sin pecíolo, *Arrenurus (Truncaturus) rufopyriformis*, y la menos compleja por la especie de macho con pecíolo que presenta la forma de transferencia del esperma más directa *A. (s.s.) planus*.

Proctor y Wilkinson (2001) observaron que, aparentemente, las hembras se muestran poco cooperativas a aparearse sin importar la especie a la pertenezcan, y que las de los subgéneros *Megaluracarus* y *Truncaturus*, tienen la opción de abrir o no sus placas genitales, lo cuál no ocurre en las del subgénero *Arrenurus*. Las hembras luchan después de ser capturadas, y los machos tienen que superar esta resistencia maniobrando a sus parejas. Se había esperado que las especies de machos con pecíolo (*A. reflexus* y *A. planus*) habrían de encontrar mayor resistencia al apareamiento por parte de la hembras, debido a la habilidad potencial de los machos para sesgar la elección femenina, y habrían de tener por lo tanto, periodos de tiempo mucho más prolongados entre el encuentro de los sexos y de la transferencia del esperma.

Proctor y Wilkinson (2001) encontraron que las especies *A. (Megaluracarus) manubriator* y *A. (Truncaturus) rufopyriformis* mostraron similitudes en el modo de atrapar a las hembras, al depositar los espermatozoides y en la separación; sin embargo *A. manubriator* invirtió más tiempo en el periodo entre el encuentro de la pareja y la transferencia del esperma, mientras que *A. rufopyriformis*, invirtió más tiempo en el periodo comprendido después del depósito de los espermatozoides y hasta la separación de la pareja. Estas diferencias, pueden indicar que la hembras de *A. manubriator* necesitan mayor persuasión para aceptar al macho, mientras que las hembras de otras especies necesitan mayor cortejo después del depósito del espermatozoides, para asegurar que ellas utilicen el esperma de su pareja. A pesar de pertenecer al mismo subgénero *A. (s.s.) reflexus* y *A. (s.s.) planus*, no presentaron comportamientos similares ni en duración ni en conductas. En *A. reflexus* el macho primero deposita los espermatozoides en el sustrato, luego los colecta en el ápice de su pecíolo, y entonces empuja a la hembra hacia atrás para insertarle el pecíolo, y por lo tanto los espermatozoides en su abertura genital. Por otra parte, el macho de *A. planus* no deposita espermatozoides, sino que el esperma (no especifican si este se encuentra en estado líquido o semilíquido, o si está encapsulado) es translocado hacia la abertura genital de la hembra, por el movimiento de las patas de ambos. El pecíolo se observa insertado en la abertura genital de la hembra desde el principio de la unión. Probablemente el pecíolo es utilizado como una rampa para guiar la colocación del esperma, o sólo para mantener abiertos los labios

genitales de la hembra. En la especie *A. reflexus* el apareamiento dura aproximadamente 5.4 hrs., mientras que en *A. planus* dura 1.4 hrs. En todos los apareamientos de todas las especies se presentaron varios periodos de inmovilidad, pero los más frecuentes y duraderos se presentaron en *A. reflexus*, y particularmente se observaron después de que ocurriera la transferencia del esperma. Las asociaciones postcopulatorias prolongadas, con frecuencia se asumen como resguardo de pareja por parte de los machos, para prevenir que la hembra se aparee con otros machos; sin embargo, debido a que los patrones de precedencia del esperma no han sido determinados para ninguna especie de ácaro acuático, los periodos de inmovilidad mostrados por el macho de *A. reflexus*, pueden ser una forma de cortejo más que resguardo de la pareja (Proctor y Wilkinson, 2001).

Finalmente Proctor y Wilkinson (2001), concluyen que, debido se presentó mucha variación dentro y entre las especies, en lo que respecta a las pautas conductuales presentadas y el tiempo invertido en realizarlas, es necesario observar muchas más especies para analizar la idea de que, la complejidad en el comportamiento durante la transferencia del esperma, se relaciona negativamente con el grado de coerción morfológica masculina.

VI. METODOLOGÍA

VI.1 TRABAJO DE CAMPO

Los individuos adultos pertenecientes a la especie *Arrenurus (s.s.) xochimilcoensis*, fueron colectados en el embarcadero de Cuemanco, y en una zona de canales cercana al barrio de la Asunción, Xochimilco en México, D.F., en diferentes fechas, como se indica en el Cuadro 1. En esta localidad la vegetación predominante es el lirio acuático perteneciente al género *Eichornia*, y también se pueden encontrar plantas de *Elodea* spp.; en general los organismos se encontraron posados entre las raíces del lirio y sobre las hojas de *Elodea* spp., o nadando cerca de la superficie, por lo que la recolección se llevó a cabo por medio de la extracción de dicha vegetación manualmente o con la ayuda de una red entomológica. Una vez que se extrajo la vegetación, se lavó varias veces en una cubeta que contenía agua del lugar, el material así obtenido, se pasó entre dos tamices, el primero con una abertura de la malla de 1.4 mm. y el segundo con una abertura de 0.29 mm. La muestra que quedó entre ambos tamices, se colocó en una charola blanca de disección sin cera, con un poco de agua. Con la ayuda de un gotero y, cuando la cantidad de luz natural no fue suficiente, una lámpara de mano, se separaron los

ácaros según su sexo, y se colocaron en frascos de plástico con diferentes capacidades debidamente etiquetados, para luego transportarlos al laboratorio. En ocasiones, la muestra podía guardarse en una bolsa de plástico con un poco de agua y aire, para transportarla al laboratorio y ahí separar los ácaros, en el Cuadro 1 también se indica el número de hembras y machos colectados.

Los individuos adultos pertenecientes a las especies *Arrenurus (Megaluracarus) zitavus* y *A. (Megaluracarus) neoexpansus*, fueron colectados en la laguna El Negro, Villahermosa, Tabasco, y en la localidad denominada el Faisán, en los Pantanos de Centla, Tabasco. Las fechas y localidades de colecta de cada especie, así como el número de machos y hembras encontrados, se indica también en el Cuadro 1. En estas localidades predominaron los lirios del género *Eichornia*, pero no se encontró *Elodea* spp. como en las localidades del D.F., por lo que la colecta se realizó del mismo modo que con la especie *A. xochimilcoensis*. Los individuos fueron separados por sexo y colocados en diferentes frascos de plástico con agua potable, según la localidad y la fecha de colecta, se les trató de mantener en sitios frescos y sombreados con la finalidad de evitar o reducir la fermentación mientras esperaban para ser transportados a la Ciudad de México; durante el viaje los frascos con todo el material vivo fueron colocados dentro de una hielera sin hielo, con la finalidad de mantenerlos frescos.

Cuadro 1. Colectas realizadas de las especies *Arrenurus (s.s.) xochimilcoensis*, *A. (Megaluracarus) neoexpansus* y *A. (Megaluracarus) zitavus*.

No. Colecta	Especie	Localidad	Fecha	No. de ♂	No. de ♀
1	<i>A. xochimilcoensis</i>	Cuemanco, DF	08/09/00	5	9
2	<i>A. neoexpansus</i>	El Negro, Tab.	20-24/09/00	15	20
2	<i>A. zitavus</i>	El Negro, Tab.	20-24/09/00	25	35
3	<i>A. xochimilcoensis</i>	Cuemanco, DF	27/10/00	4	7
4	<i>A. xochimilcoensis</i>	Cuemanco, DF	16/12/00	45	50
5	<i>A. xochimilcoensis</i>	Cuemanco, DF	28/03/01	5	5
6	<i>A. neoexpansus</i>	El Negro, Tab.	19-22/04/01	8	15
6	<i>A. zitavus</i>	El Negro, Tab.	19-22/04/01	9	14
7	<i>A. xochimilcoensis</i>	Cuemanco, DF	29/05/01	1	5
8	<i>A. xochimilcoensis</i>	Cuemanco, DF	29/08/01	4	3
9	<i>A. xochimilcoensis</i>	Cuemanco, DF	19/09/01	7	7
10	<i>A. neoexpansus</i>	El Negro, Tab.	23-25/09/01	1	5
10	<i>A. zitavus</i>	El Negro, Tab.	23-25/09/01	5	7
11	<i>A. neoexpansus</i>	Faisán, Centla, Tab.	23/09/01	0	1
11	<i>A. zitavus</i>	Faisán, Centla, Tab.	23/09/01	1	1
12	<i>A. xochimilcoensis</i>	Cuemanco, DF	24/10/01	0	4
13	<i>A. xochimilcoensis</i>	Cuemanco, DF	15/11/01	2	0
14	<i>A. xochimilcoensis</i>	Cuemanco, DF	20/12/01	3	2
15	<i>A. xochimilcoensis</i>	Cuemanco, DF	27/12/01	2	0

VI.2 TRABAJO DE LABORATORIO

Una vez transportados al laboratorio, los adultos de *Arrenurus xochimilcoensis* se mantuvieron en frascos de vidrio de 150 ml. con agua dechlorada por evaporación, con oxigenación permanente, y con fragmentos de vegetación acuática del medio. Fueron mantenidos a temperatura ambiente y alimentados *ad libitum* una vez cada dos semanas con *Daphnia* spp., realizándose el recambio del agua cada vez que aparecía turbia o cada vez que se observaba una capa de bacterias y hongos en la superficie.

Los adultos de las especies *A. (Megaluracarus) zitavus* y *A. (Megaluracarus) neoexpansus* fueron transportados al laboratorio, separados por especie y por sexo, y colocados en frascos de 150 ml. con las mismas características descritas anteriormente, a excepción de que los frascos fueron colocados dentro de un acuario de 10 litros de capacidad conteniendo 3 litros de agua aproximadamente y con un calentador para acuario de 25 litros, con la finalidad de elevar la temperatura y la humedad, y que el acuario actuara como una cámara de condiciones constantes, se obtuvo una temperatura de entre 30-32° C, por lo que el calentador se mantenía prendido sólo unas cinco horas al día. Fueron alimentados de la misma manera que *A. xochimilcoensis*. Para ninguna de las tres especies se controló el fotoperiodo.

Pasado un periodo de entre 15 y 30 días, las hembras y los machos fueron reunidos según la localidad y la fecha de colecta, en una caja de Petri de 4 cm. de diámetro por 1 cm. de profundidad, llenada previamente con agua de los mismos frascos en los que habían sido mantenidos los ácaros, también se colocaron fragmentos de *Elodea* spp. como sitio de descanso y posible depósito del espermatóforo. La caja de Petri de las dimensiones mencionadas, se eligió con la finalidad de facilitar la filmación, además de propiciar un encuentro más rápido de las parejas. Cuando el número total de hembras y machos, por fecha y localidad era menor a 6, se colocaban todos al mismo tiempo en la caja de Petri; cuando eran más de 6, se colocaban por grupos de 4 u 8 máximo, la mayoría de las veces el número de hembras superó al de machos. También podían combinarse individuos de la misma especie pero de diferentes fechas y localidades de colecta. Se mantenían reunidos hasta que se lograba obtener algún apareamiento, o bien durante 15 minutos como mínimo y 40 minutos como máximo, esto dependiendo del número de organismos disponibles. Se comenzaba a filmar vez que ocurría el encuentro entre una pareja, y la filmación se detenía inmediatamente después de su separación. En el Cuadro 2, se describe el número de intentos realizados para la especie *A. (s.s.) xochimilcoensis*, la fecha

en que se realizaron, el número de hembras y machos incluidos, el tiempo que duró cada intento, y los casos en los que se obtuvieron apareamientos, cual fue su duración, y el tipo de registro realizado.

Cuadro 2. Observaciones realizadas para la especie *A. xochimilcoensis*. La columna Tipo de registro, indica si los apareamientos obtenidos fueron observados o filmados.

No. de Observación	Fecha	No. de ♀	No. de ♂	t reunión (min.)	Apareamiento	Duración (seg.)	Tipo de registro
1	29/01/01	50	45	30	No		
2	30/01/01	50	45	6	Sí	6045	Film.
3	17/02/01	10	8	12	Sí	10500	Obs.
4	26/03/01	1	1	20	No		
5	26/03/01	1	1	20	No		
6	28/03/01	5	5	20	No		
7	12/05/01	10	8	15	Sí	11821	Film.
8	29/05/01	5	1	20	No		
9	13/06/01	2	1	30	No		
10	13/06/01	2	5	20	No		
11	13/06/01	5	1	20	No		
12	20/10/01	4	2	30	No		
13	21/11/01	3	2	40	No		
14	21/11/01	3	2	40	No		
15	21/11/01	1	2	30	No		
16	21/11/01	4	1	30	No		
17	21/11/01	2	1	30	No		
18	26/11/01	3	3	35	No		
19	26/11/01	4	3	25	No		
20	28/11/01	4	3	3	Sí	13851	Film.
21	05/12/01	4	2	20	No		
22	05/12/01	2	2	20	No		
23	05/12/01	3	2	20	No		
24	12/12/01	3	2	20	No		
25	12/12/01	2	2	20	No		
26	12/12/01	2	2	20	No		
27	13/12/01	2	2	10	Sí	15531	Film.
28	14/12/01	3	2	30	No		
29	14/12/01	3	2	20	No		
30	14/12/01	5	2	20	No		
31	21/01/02	3	2	30	No		
32	21/01/02	3	2	30	No		

En los Cuadros 3 y 4, se describe el número de intentos realizados para las especies *A. (Megaluracarus) neoexpansus* y *A. (Megaluracarus) zitavus*, respectivamente, la fecha en la que fueron realizados, el número de hembras y machos incluidos, el tiempo de reunión, y en los casos en los que se obtuvieron apareamientos, su duración, y si fueron observados o filmados.

Cuadro 3. Observaciones realizadas para la especie *A. (Megaluracarus) neoexpansus*. La columna Tipo de registro, indica si los apareamientos obtenidos fueron observados o filmados. Para las observaciones 6, 7 y 8 se incluyó al macho apareado en el intento 5.

No. de Observación	Fecha	No. de ♀	No. de ♂	t reunión (min.)	Apareamiento	Duración (seg.)	Tipo de Registro
1	30/11/00	25	13	12	Sí	2400	Obs.
2	08/05/01	15	8	15	Sí	1662	Film.
3	09/05/01	14	7	5	Sí	1887	Fim.
4	09/05/01	13	6	10	No		
5	09/05/01	12	5	10	No		
6	04/10/01	6	1	10	Sí	3867	Film.
7	06/10/01	5	1	7	Sí	2089	Film.
8	10/10/01	5	1	30	No		
9	20/10/01	5	1	30	No		

Cuadro 4. Observaciones realizadas para la especie *A. (Megaluracarus) zitavus*. La columna Tipo de registro, indica si los apareamientos fueron observados o filmados. Para las observaciones 17, 19 y 20 se incluyeron machos apareados en intentos anteriores.

Observación No.	Fecha	No. de ♀	No. de ♂	t reunión (min.)	Apareamiento	Duración (seg.)	Tipo de Registro
1	25/04/01	14	8	8	Sí	3646	Film.
2	04/05/01	13	7	15	Sí	4802	Film.
3	09/05/01	12	6	30	No		
4	09/05/01	5	6	30	No		
5	09/07/01	10	3	20	No		
6	08/10/01	8	5	16	Sí	4667	Film.
7	11/10/01	7	5	30	No		
8	15/10/01	1	5	20	No		
9	15/10/01	7	5	40	No		
10	17/10/01	7	5	30	No		
11	17/10/01	1	5	20	No		
12	18/10/01	5	5	12	Sí	7576	Film.
13	20/10/01	4	3	30	No		
14	25/10/01	6	2	30	No		
15	31/10/01	6	2	30	No		
16	01/11/01	5	2	30	No		
17	01/11/01	5	1	30	No		
18	01/11/01	1	2	30	No		
19	25/11/01	5	1	40	No		
20	29/11/01	5	1	14	Sí	3962	Film.

La filmación se realizó bajo un microscopio estereoscópico marca Nikon modelo SMZ-2T con interfase para videocámara, se utilizó una cámara de video a color marca HITACHI modelo KP-D51, una videgrabadora marca SONY modelo SLV-LX50 VHS, y un monitor a color marca MITSUI. Para algunos apareamientos no se obtuvieron registros filmados, debido a que aún no se disponía de la cámara de video adaptada al microscopio estereoscópico, en estos casos la toma de datos se realizó durante la observación directa de los apareamientos bajo el microscopio estereoscópico, esto se indica en los cuadros respectivos.

Una vez filmados u observados los miembros de cada pareja fueron colocados por separado en frascos de vidrio de 150 ml. con agua declorada, con aireación constante y fragmentos de vegetación del medio, y mantenidos así hasta su muerte natural, con la finalidad de evitar que volvieran a aparearse entre sí, y de ser necesario utilizarlos en observaciones posteriores. Una vez muertos, los individuos fueron colocados en frascos viales con líquido de Koenike, fijador que permite conservar los ejemplares con su coloración original y le da mayor flexibilidad a la cutícula, lo cual facilita su disección (Rivas y Hoffmann, 2000); dentro de los frascos viales se colocó una etiqueta de papel albanene escrita a lápiz en la que se indicaron los datos de colecta así como la fecha del apareamiento y una clave de control.

Para la identificación de las especies, fue necesario limpiar, disecar y montar en laminillas a los ejemplares, a manera de preparaciones permanentes; la disección se realizó con la finalidad de que fueran accesibles a la vista estructuras de valor taxonómico, como los pedipalpos, los artejos de las patas, algunas glándulas de la placa dorsal, y sedas. Se realizaron dibujos y se tomaron medidas del idiosoma y de las otras estructuras mencionadas anteriormente, con el microscopio óptico con cámara clara. En el caso de los machos, es importante observarlos de perfil y en vista dorsal, ya que son importantes las características como el tamaño y forma de la cauda, las protuberancias y proyecciones de ésta, la forma del pecíolo, y la proyección anterior de las coxas con respecto al margen del cuerpo.

La limpieza de los ejemplares se realizó con potasa al 10%, se les separaron parcialmente la placa dorsal y/o una de las patas, para que la potasa penetrara en el cuerpo y degradara los tejidos internos. Después de limpiarlos, se procedió a montar los ejemplares, en una gota de gelatina glicerinada colocada sobre un portaobjetos; en el caso de los machos, una vez colocados en la gelatina, se les separaron totalmente las patas de un costado, pero se les dejó intacta la placa dorsal, y se les colocó de perfil. A las hembras, se les separó por completo la placa dorsal y se colocó del lado que se dejaron intactas las patas, el cuerpo se colocó con la parte ventral hacia arriba, se les separaron todas las patas de un mismo lado, se arreglaron en el orden en el que se encontraban al estar unidas al cuerpo, y se orientaron con su parte dorsal hacia arriba. Por último, a hembras y machos se les separó el

gnatosoma y luego ambos pedipalpos de la base del gnatosoma, estos fueron colocados y orientados de manera que en uno se pudiera observar la parte lateral izquierda y la derecha en el otro. Las preparaciones se refrigeraron para solidificar la gelatina. La identificación de los organismos se realizó con base en las publicaciones de Cook (1980) y de Cramer y Cook (1992).

VI.3 TRABAJO DE GABINETE

Debido a que al realizar las observaciones, sólo se observaba una pareja de individuos, y a que era el macho quien presentaba más variedad de movimientos, es él quien dirige el desplazamiento de la pareja y realiza las acciones necesarias para la transferencia del esperma y la posterior separación de la hembra, puede decirse que para la toma de datos se empleó el método denominado muestreo focal, con ligeras variaciones. Este método consiste en observar un solo individuo, durante un determinado periodo de tiempo y se registran todas las ocasiones en que se muestre una conducta (por lo regular se registran varias categorías diferentes de conducta a la vez). En caso de que el individuo de interés se encuentre fuera de vista, el registro debe detenerse hasta que el individuo se encuentre visible de nuevo, esto se registra como "tiempo fuera", y la medida final debe calcularse de acuerdo con el tiempo que el individuo focal estuvo visible; en este caso esto no se respetó, siempre se trató de mantener a los individuos dentro del campo visual, aunque muchas veces, esto no se logró (Martin y Bateson, 1991). No se debe confundir el muestreo focal (regla de muestreo: a quién se registra) con el registro continuo (regla de registro: cómo se registra su conducta) (Martin y Bateson, 1991).

La regla de registro utilizada es la de registro continuo, es decir se registraron todos los casos en que se dio una categoría, se midieron las duraciones reales y el momento en que iniciaron y terminaron las pautas conductuales; tanto en el caso de los sucesos como de los estados, este tipo de registro proporciona frecuencias reales, y latencias y duraciones reales si se utiliza una medida de tiempo exacta (Martin y Bateson, 1991). Se pueden producir sesgos si la medición de la duración o de la latencia se termina antes de que el episodio de la conducta termine realmente, bien sea porque la sesión de registro finalice o porque el sujeto desaparezca de la vista; esto es debido a que cuanto más dure un episodio de conducta, más probable será que su duración sea subestimada por la terminación del periodo de registro. Este tipo de registro conserva más información sobre una categoría de conducta determinada, y se debe utilizar siempre que sea necesario medir de manera precisa frecuencias o duraciones reales. Este registro también es necesario cuando el objetivo es analizar secuencias de conducta. Las limitaciones de este tipo de registro son que requiere un mayor esfuerzo mayor por parte del observador

y que se pueden recoger menos categorías de forma simultánea (Martin y Bateson, 1991).

Se revisó cada apareamiento filmado, y se anotó cada evento conductual realizado por la pareja, se describió cada evento conductual y se registró su secuencia y duración de acuerdo con el contador de la videograbadora, la frecuencia se registró sólo para ciertas pautas, como las que ocurrían durante la transferencia del esperma, la fase posterior a este evento y en la separación. En el caso de los apareamientos que fueron observados directamente, se anotó cada evento conductual general y su secuencia, y en algunos casos su duración aproximada, con ayuda de un reloj de pulso digital. Lo anterior se realizó con la finalidad de identificar y caracterizar pautas conductuales específicas para cada apareamiento especie. La descripción y la secuencia de las pautas conductuales caracterizadas para cada apareamiento observado o filmado, se incluyen como listados en el APÉNDICE 1.

A partir de la comparación de estas descripciones, se obtuvieron etogramas específicos y a partir de la revisión de estos etogramas se definieron 6 fases diferentes que constituyen el comportamiento de apareamiento de las tres especies, dichas fases se explican detalladamente en el siguiente capítulo. Se cuantificó la duración total (en segundos) de todos los apareamientos y de cada una de las fases que lo constituyen.

Para el análisis estadístico, la duración de las Fases 1 y 2 se tomó en cuenta de manera conjunta debido a que en la mayoría de los apareamientos, como se explicará posteriormente, no se pudo filmar el encuentro de la pareja, por lo que la duración de ambas fases se cuantifica desde el inicio de la filmación o de la observación y hasta que la pareja comienza a desplazarse activamente, se designa como Fase 1-2. Cabe mencionar, que en varias ocasiones ocurrió el encuentro de los sexos y se mantuvieron acoplados por unos minutos, pero luego se separaron, estos apareamientos "interrumpidos", no fueron tomados en cuenta. Con la finalidad de encontrar diferencias significativas entre las tres especies de *Arrenurus* respecto a la duración total del apareamiento y a la duración de cada Fase general, se realizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

VII. RESULTADOS

Se definieron 6 Fases o conjuntos bien diferenciados de pautas conductuales, que constituyen el comportamiento de apareamiento de las tres especies estudiadas, dichas fases se explican a continuación:

1. Encuentro de los sexos. En la mayoría de los casos la hembra toma la iniciativa, sujetando con las patas la parte posterior del cuerpo del macho. Aunque esto se observó en varias ocasiones, sólo fue posible filmarlo para dos apareamientos de *Arrenurus (Megaluracarus) zitavus*. Se observó que en la especie *A. (Arrenurus) xochimilcoensis*, ambos sexos pueden iniciar el encuentro.

2. Acoplamiento, y cementación. Una vez llevado a cabo el encuentro, la hembra, tiene que "maniobrar" para acomodarse sobre la parte posterior del idiosoma del macho, quedando ambos orientados hacia la misma dirección. Una vez acoplados el macho secreta una sustancia cementante que lo une a la hembra en esa posición; en el caso de la especie *A. xochimilcoensis* el macho puede introducir su pecíolo en la abertura genital de la hembra desde este momento, introducirlo paulatinamente a lo largo del apareamiento, o bien dejarlo fuera del cuerpo de la hembra durante todo el apareamiento.

3. Elección del sustrato para depósito del espermátforo. Una vez cementados hembra y macho, el macho nada o camina sobre el sustrato durante un periodo de entre 5 y 20 minutos (dependiendo de la especie), mientras que la hembra permanece inmóvil o mueve una o todas las patas en desorden o se acicala (esto se define como la limpieza del idiosoma) pasando sus patas IV de adelante hacia atrás sobre su parte dorsal, lo realizan tanto las hembras como los machos de las tres especies. Al parecer, el movimiento de las patas IV del macho, juega un papel importante en la estimulación de la hembra. Finalmente, el macho se detiene y permanece sobre un área pequeña de la vegetación o de las paredes y piso de la caja de Petri, y comienza a realizar las pautas conductuales correspondientes a la siguiente fase.

4. Transferencia del esperma. El macho permanece en el área elegida durante un periodo de entre 4 y 10 minutos, realizando pautas conductuales específicas y puntuales, como acercar la parte ventral de su cuerpo a sustrato, y mover las patas (especialmente el cuarto par) de manera particular. En la especie *A. xochimilcoensis*, no fue posible determinar la forma en que ocurre la transferencia del

esperma, debido a que se observaron muchas diferencias entre los apareamientos obtenidos en cuanto a las pautas asociadas con esta fase, ya que éstas podían ocurrir en diferentes momentos a lo largo del apareamiento; sin embargo, al comparar el etograma obtenido para esta especie con el publicado por Proctor y Wilkinson (2001) para la especie *Arrenurus (s.s.) reflexus*, se encontraron ciertas similitudes que nos permiten suponer que la transferencia del esperma en *A. xochimilcoensis* también ocurre a través del depósito de espermátóforos en el sustrato, esto se explica con mayor detalle en párrafos posteriores. En *A. zitavus*, la transferencia del esperma ocurre a través del depósito de espermátóforos en el sustrato, esto se observó claramente en uno de los apareamientos. A pesar de que para la especie *A. (Megaluracarus) neoexpansus*, no fue posible observar los espermátóforos en ningún caso, se deduce que la transferencia del esperma ocurre de la misma forma que en la especie anterior, esto se infiere por las pautas conductuales presentadas por los machos, las cuáles son muy similares a las mostradas por los machos de la especie *A. zitavus*.

5. Periodo posterior a la transferencia del esperma. En todas las especies se observó que después de la transferencia del esperma, ocurren una serie de conductas bien definidas. En *A. xochimilcoensis* puede ocurrir un periodo de inmovilidad de ambos miembros de la pareja que es muy prolongado, y que posiblemente también esté relacionado con la transferencia del esperma. En ambas especies del subgénero *Megaluracarus*, los machos realizan movimientos corporales muy bruscos y repetitivos, cuyas posibles funciones son, que los espermátóforos tomados por las hembras entren bien en sus aberturas genitales, o acelerar la separación entre hembras y machos.

6. Separación. La pareja se separa por el simple movimiento de sus cuerpos en direcciones contrarias, o bien el macho utiliza sus patas IV para empujar a la hembra hacia atrás y separarse de ella.

VII.1 ETOGRAMA DE *Arrenurus (s.s.) xochimilcoensis*

1. Posición general adoptada durante el apareamiento. Parte ventral (región adyacente al área genital) de la hembra apoyada sobre la parte dorsal y los lóbulos pigidiales del macho, orientados hacia la misma dirección; en general, el pecíolo del macho se encuentra por fuera del cuerpo de la hembra al principio del apareamiento, y se va introduciendo paulatinamente en la abertura genital de la hembra por el movimiento de las patas IV del macho, como se explica en la pauta 7, o puede observarse siempre por fuera del cuerpo de la hembra; ocurre la cementación pero se observa cierto grado de movimiento en la unión, a lo largo de todo el apareamiento. Las patas IV del macho se observan extendidas hacia atrás y/o hacia arriba, tocando la parte anterior del idiosoma de la hembra (el gnatosoma o sus patas I). La hembra puede dejar sus patas extendidas, moverlas todas en desorden o puede acicalarse (Fig. 14a). En un único caso, el pecíolo del macho se observó colocado entre las coxas I y II izquierdas de la hembra, y ésta tenía las patas II, III y IV izquierdas abrazando la cauda del macho, cementadas en esa posición.

2. Desplazamiento (Fig. 14b). El macho puede desplazarse caminando o nadando, pero también puede ocurrir que mientras el macho se encuentra inmóvil, se desplazan de manera azarosa por acción de la hembra, que puede, en ambos casos, mover todas sus patas en desorden. El macho puede tocar la parte anterior del idiosoma de la hembra o sus patas I con las patas IV moviéndolas alternadamente.

3. Detenidos sobre la vegetación o en las paredes de la caja. a) El macho toca a la hembra con sus patas IV de la manera como se describe en 2. b) Ambos se quedan inmóviles.

4. Posible transferencia del esperma. a) Posado el macho, toca a la hembra con sus patas IV y flexionando el resto de las patas acerca su parte ventral al sustrato, probablemente al realizar esta pauta, deposita el o los espermátóforos en el sustrato. b) El macho balancea el cuerpo hacia los lados, este movimiento puede ser suave o brusco pero firme, es posible que en este momento tome los espermátóforos depositados su pecíolo (Fig. 14c).

5. Movimiento de patas III (Fig. 14d). Posado, el macho mueve una o ambas patas III de manera circular hacia adelante como si fueran remos, al mismo tiempo puede mover las patas IV y una de las patas I de arriba hacia abajo; la hembra se acicala, se queda quieta o mueve sus patas en desorden.

6. Periodo de inmovilidad. La pareja se queda quieta y cada 15 a 30 segundos sufren una especie de estremecimiento del cuerpo que es perceptible porque el macho empuja un poco el cuerpo hacia atrás y la hembra extiende poco a poco todas sus patas y luego las relaja lentamente. Esta pauta, también podría relacionarse con la transferencia del esperma.

7. **Movimiento de patas IV.** El macho empuja constantemente a la hembra hacia atrás con sus patas IV, esto puede tener tres funciones: estimular a la hembra, que el peciolo del macho penetre en la abertura genital de la hembra paulatinamente a lo largo del apareamiento, o ayudar a la separación de ambos hacia el final del apareamiento (Fig. 14e).

8. **Separación.** a) Realizando el movimiento descrito en 7, el macho logra separarse de la hembra. b) El macho sólo mueve su cuerpo para desprenderse de la hembra.

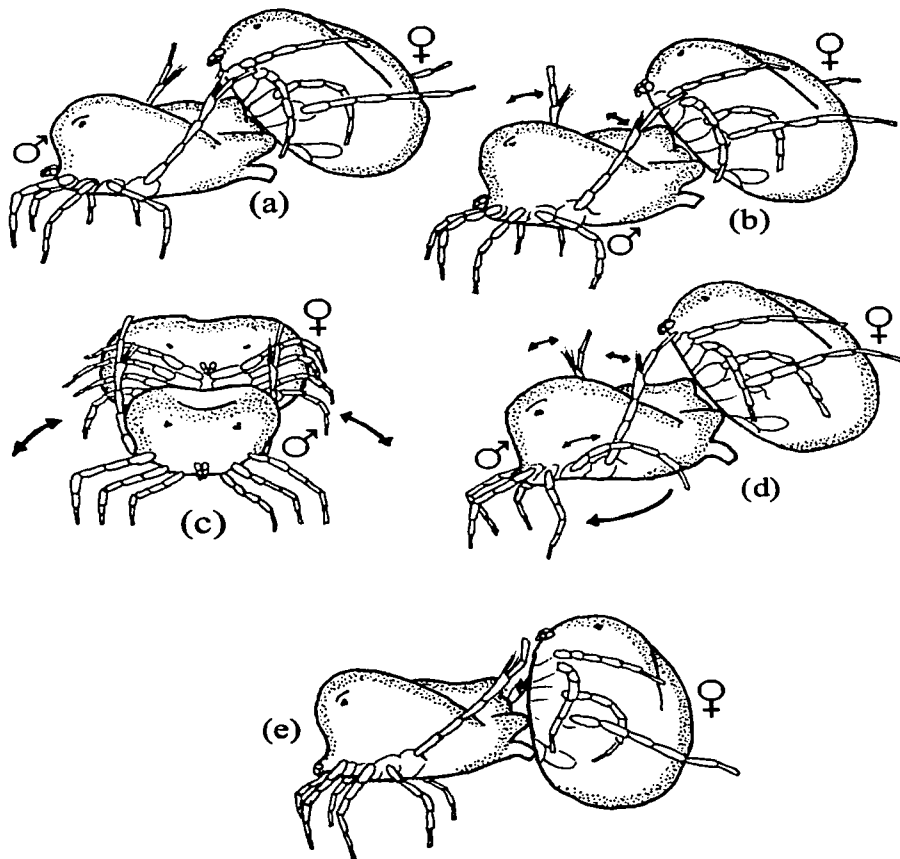


Figura 14. a – e. Pautas conductuales presentadas durante el apareamiento de *A. (s.s.) xochimilcoensis* (ver el texto para explicación).

VII. 2 ETOGRAMA DE *Arrenurus (Megaluracarus) neoexpansus*

1. Posición general adoptada durante el apareamiento. La parte ventral (región adyacente al área genital) de la hembra se encuentra cementada a la parte dorsal posterior de la cauda del macho (Fig. 15a). Las patas IV del macho se dirigen hacia atrás descansado sobre la parte anterior del idiosoma de la hembra o sobre los costados de ésta.

2. Detenidos sobre la vegetación o en las paredes de la caja. El macho puede mover las patas IV hacia delante y atrás por arriba de su cuerpo manteniéndolas extendidas, o también puede moverlas de manera circular como si fueran remos, y tocar así las patas I y II de la hembra, mientras que ésta mueve todas sus patas en desorden o se queda quieta (Fig. 15b). O bien ambos se acicalan con patas IV o permanecen estáticos.

3. Desplazamiento. Pueden hacerlo caminando o nadando generalmente por acción del macho, éste puede mover las patas IV como se describe en 2 (Fig. 15b) o bien dejarlas quietas; la hembra puede quedarse quieta, acicalarse o mover todas las patas en desorden.

4. Preparación para depositar el espermátóforo. El macho se sujeta del sustrato con las patas I, II, y una de las patas III dejando la otra flexionada por debajo de su cuerpo, o bien puede dar pasos breves hacia atrás y hacia delante y hacia los lados, mueve las patas IV como se describe en 2.

5. Posible depósito del espermátóforo. En la posición descrita en 4. El macho tensa las patas con que está sujeto y las mantiene extendidas de modo que pega completamente su parte ventral al sustrato (Fig. 15c). En esta posición realiza un movimiento vibratorio de arriba a abajo de todo el cuerpo y un poco hacia los lados, sigue moviendo las patas IV como se describe en 2. La hembra mueve todas las patas en desorden o se golpetea los costados con sus patas IV.

6. Ofrecimiento del espermátóforo a la hembra. Encontrándose en la posición descrita en 5, el macho repentinamente deja de mover las patas IV, eleva el cuerpo por la extensión de las patas con que se sujeta y vuelve a flexionarlas pero ahora adelantando el cuerpo, posiblemente hasta poner en contacto el gonoporo de la hembra con el espermátóforo para que ésta lo tome. (Fig. 15d).

7. Balanceo lateral del cuerpo. Iniciando con la elevación del cuerpo gracias a la extensión de las patas con que se sujeta (primer, segundo y tercer pares), y teniendo las patas IV extendidas hacia arriba, el macho comienza a balancear el cuerpo hacia los lados por la flexión de las patas del lado correspondiente (Fig. 15e), mientras que mueve las patas IV alternadamente acicalándose, sincroniza este movimiento con el balanceo de su cuerpo; también puede mover una de las patas I de arriba abajo.

8. Movimiento de la cauda hacia atrás. a) Partiendo del movimiento descrito en 7, el macho se detiene bruscamente extendiendo las patas y elevando el cuerpo, y mueve la cauda hacia atrás de forma violenta. b) Después de realizar el movimiento descrito, el macho deja la cauda elevada y vibrando ligeramente, a la vez que con las patas IV le da golpecitos a la hembra (como redobles de tambor) y luego las deja extendidas hacia arriba (Fig. 15f).

9. Vibrando el cuerpo. El macho mantiene el cuerpo elevado, y las patas IV extendidas hacia arriba y vibrando ligeramente, al igual que todo su cuerpo. La hembra se mantiene inmóvil o mueve todas las patas en desorden.

10. Movimiento circular de las patas IV. El macho teniendo las patas IV extendidas hacia arriba, comienza a moverlas como si las frotara entre sí, continuando con un movimiento circular de las mismas (pero manteniéndolas dirigidas hacia arriba), con este movimiento roza las patas delanteras de la hembra, lo hace paulatinamente más rápido

11. Movimiento lateral de la cauda. El macho comienza a mover la cauda hacia los lados rápidamente describiendo un ángulo de más de 100° ; el ángulo se reduce paulatinamente pero no la velocidad hasta que se detiene de manera brusca (Fig. 15g).

12. Empujando con patas IV. El macho empuja a la hembra hacia atrás con sus patas IV.

13. Separación. Pueden hacerlo utilizando una hoja de *Elodea* spp. como palanca, el macho se coloca por debajo de la hoja, queda la hembra por encima y así se separan; o bien por el simple giro de la hembra hacia alguno de los lados, quedando primero en posición encontrada y luego separándose sin dificultad aparente.

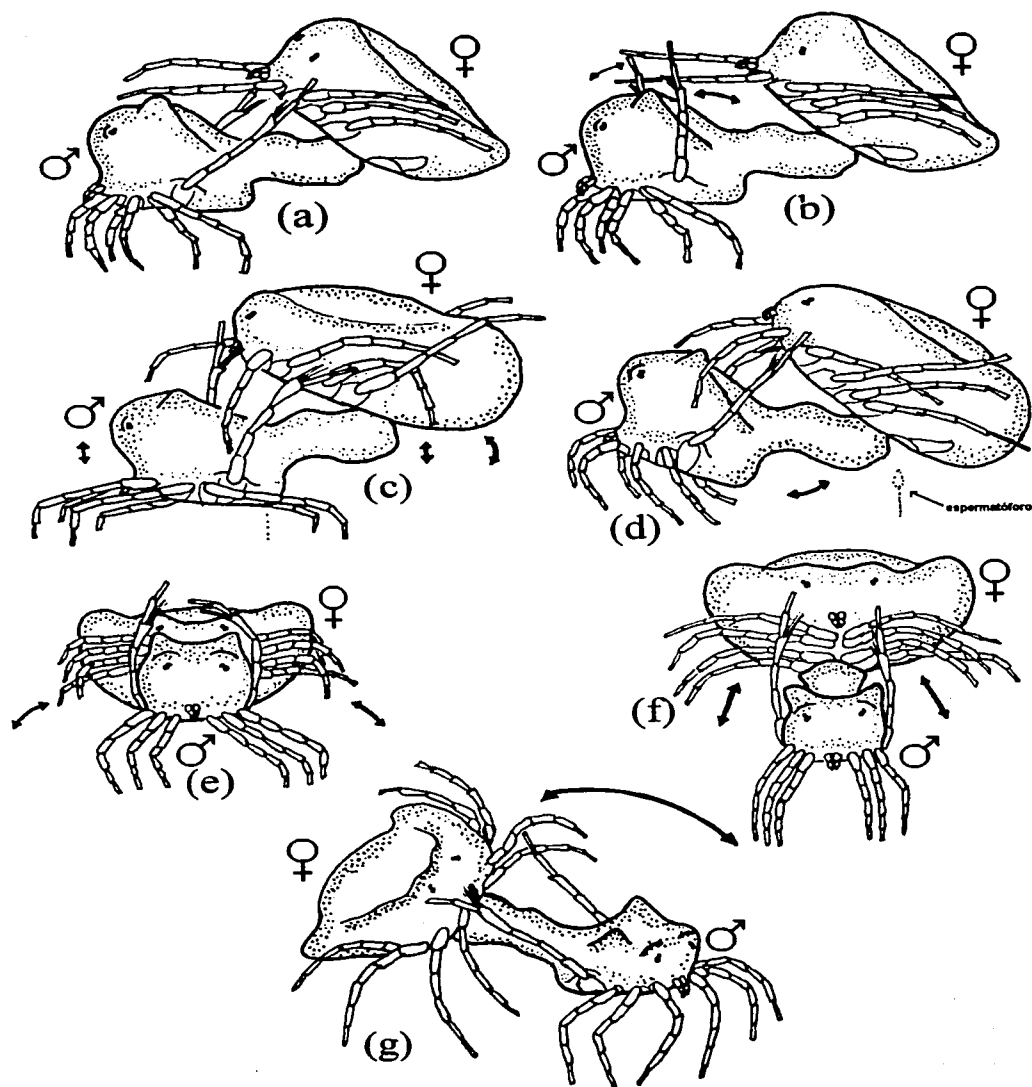


Figura 15 a - g. Pautas conductuales presentadas durante el apareamiento de *A. (Megaluracarus) neoexpansus* (ver texto para explicación).

VII.3 ETOGRAMA DE *A. (Megaluracarus) zitavus*.

1. Posición general adoptada durante el apareamiento. Parte ventral (región adyacente al área genital) de la hembra sobre la parte final dorsal de la cauda del macho, cementados; las patas IV del macho presentan movimiento libre, éste puede tocarse su propio dorso, tocar a la hembra en su parte ventral o en los costados; la hembra se acicala o mueve todas sus patas en desorden (Fig. 16a).

2. Detenidos sobre la vegetación o en las paredes de la caja. El macho se acicala la parte dorsal del cuerpo con las patas IV, y prolonga el movimiento hasta tocar a la parte ventral de la hembra, justo por arriba del sitio de unión, o bien en los costados. Las patas IV del macho también se pueden encontrar dirigidas hacia atrás descansando sobre la hembra (Fig. 16a).

3. Desplazamiento. Puede ser caminando o nadando, en general es dirigido por el macho, mientras se desplazan, el macho se golpetea ligeramente el dorso con las patas IV, o toca las patas I y II de la hembra, o deja quietas todas las patas (Fig. 16b). La hembra se acicala, mueve todas sus patas en desorden, o se queda quieta.

4. Preparándose para depositar el espermátóforo. Posado sobre una hoja de *Elodea* spp. o en las paredes de la caja de Petri, toca repetidamente el sustrato con las patas II y III, y camina en círculos sin desplazarse mucho.

5. Depósito del espermátóforo. Flexiona sus patas acercando la parte ventral al sustrato, mueve la cauda y todo el cuerpo de arriba hacia abajo ligeramente y un poco hacia los lados (da la impresión de estar temblando), al mismo tiempo puede acicalarse con las patas IV prolongando el movimiento hasta llegar a tocar a la hembra, o sólo tocarse la parte dorsal de su cuerpo (Fig. 16c).

6. Ofreciendo el espermátóforo a la hembra. Partiendo de la posición descrita en 5, el macho adelanta el cuerpo por la flexión de las patas, al elevar su cuerpo el espermátóforo sale de su abertura genital pero se queda unido al sustrato por medio de un pedicelo; flexionando de nuevo las patas, el macho adelanta el cuerpo acercándose nuevamente al sustrato de modo que el espermátóforo queda en contacto con la abertura genital de la hembra, al mismo tiempo el macho golpetea a la hembra con las patas IV en la parte anterior del idiosoma y las patas (Fig. 16d).

7. Movimiento rotatorio de la cauda. Posado, el macho rota su cauda rápidamente, en un ángulo aproximado de 45° con respecto al plano horizontal, al mismo tiempo puede realizar un movimiento lateral de la cauda en un ángulo de 40° con respecto al plano vertical (Fig. 16e); con las patas IV puede golpetear a la hembra, o moverlas de atrás hacia delante de manera alternada.

8. Movimiento de la cauda hacia atrás. a) El macho eleva el cuerpo por la extensión brusca de las patas con que se sujeta (las flexiona antes para tomar impulso) y mueve violentamente la cauda hacia atrás y un poco hacia los lados, la rapidez con que hace este movimiento puede aumentar paulatinamente (Fig. 16f). b) El macho mantiene elevada la cauda.

9. Movimiento lateral de la cauda. El macho mueve la cauda y a veces todo el cuerpo, lateralmente en un ángulo de más de 100° , mantiene flexionadas las patas con que se sujeta y las patas IV extendidas hacia arriba o descansando sobre sus costados, la rapidez con que realiza este movimiento disminuye paulatinamente (Fig. 16g).

10. Separación. El macho se acicala con las patas IV, prolongando el movimiento hasta empujar a la hembra por encima del sitio de unión, esto ocurre varias veces hasta separarse (Fig. 16h).

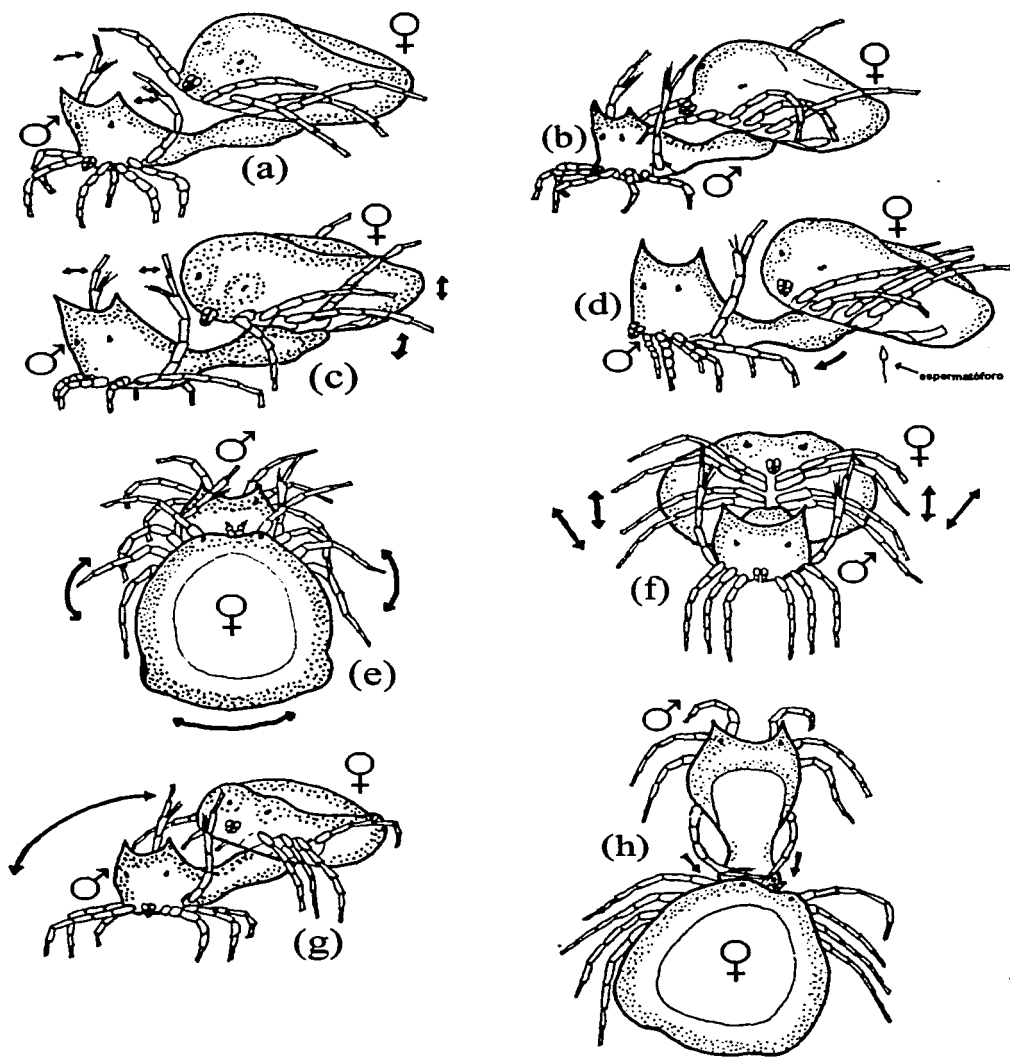


Figura 16 a – h. Pautas conductuales presentadas durante el apareamiento de *A. (Megaluracarus) zitavus* (ver texto para explicación).

VII. 4 COMPARACIÓN DE LAS TRES ESPECIES

Se observó que en *A. (s.s.) xochimilcoensis* la duración media del apareamiento es de 11, 550 seg. (aproximadamente 3.2 hrs.) (Cuadro 5). Como se muestra en el etograma de la especie, se caracterizaron un total de 8 pautas conductuales diferentes, la secuencia en la que se presentan dichas pautas es muy variable entre los diferentes apareamientos y es poco compleja, es decir, se compone de pocas conductas, muy repetitivas y de duración prolongada. Adicionalmente, se observan numerosos periodos de inactividad a lo largo del apareamiento, que pueden prolongarse por varios minutos. El momento en el que ocurre la transferencia del esperma no fue evidente; sin embargo, se asocia con una pauta conductual que ocurrió en todos los apareamientos observados, y que consistió en que el macho balanceaba su cuerpo lateralmente manteniendo su parte ventral próxima al sustrato, esta pauta se presentó en promedio 8.2 veces en cada apareamiento observado (Cuadro 5), y duró aproximadamente 12 min.; otras pautas que pueden asociarse con este proceso, son el movimiento de las patas IV del macho empujando a la hembra suavemente hacia atrás, el movimiento de las patas III del macho como si fueran remos, y los periodos de inmovilidad total o parcial que sufren ambos miembros de la pareja a lo largo del apareamiento. Se sabe que los machos de este subgénero, pueden utilizar el pecíolo de dos formas: para colocar el espermátforo dentro de la abertura genital de la hembra, o como un canal para conducir el esperma que es translocado por el movimiento de las patas de hembra y macho (Proctor y Wilkinson, 2001). Desafortunadamente, como se mencionó con anterioridad, no se pudo esclarecer la función del pecíolo en esta especie. Sin embargo, al comparar las pautas presentadas por *A. xochimilcoensis*, con las descritas por Proctor y Wilkinson (2001) para la especie *A. (Arrenurus) reflexus*, se observa que son relativamente similares; durante la transferencia del esperma, el macho de *A. reflexus* deposita los espermátforos acercando su parte ventral al sustrato, luego los toma en su pecíolo y a continuación balancea lateralmente el cuerpo, después empuja a la hembra hacia atrás con sus patas IV para introducirle el pecíolo y por lo tanto los espermátforos; adicionalmente, esta especie presenta varios periodos de inmovilidad durante el apareamiento, y éste dura en promedio 5.4 hrs.. Como se puede observar, *A. xochimilcoensis* presenta tanto el balanceo lateral del cuerpo, como el movimiento de las patas IV, y también presenta periodos de inmovilidad durante el apareamiento y éste también es prolongado; por esto se puede suponer que estos machos también depositan primero los espermátforos en el sustrato y utilizan su pecíolo para tomarlos e introducirlos en la abertura genital de la hembra.

Para *A. (Megaluracarus) neoexpansus* se observa que el apareamiento dura en promedio 2381 seg. (aproximadamente 40 min.) (Cuadro 5). Para esta especie se caracterizaron un total de 13 pautas

conductuales, presentadas en una secuencia bien definida y algo compleja (las pautas duran poco y pueden combinarse varias en un mismo evento). Aunque en esta especie tampoco pudo observarse el espermátforo, como ya se explicó anteriormente, se deduce que realizan la transferencia del esperma de la misma forma que *A. zitavus*, es decir, a través del depósito de espermátforos en el sustrato, ya que presentan pautas conductuales muy similares a las que realiza esta última especie durante la transferencia del esperma, como acercar su parte ventral al sustrato mientras vibran el cuerpo para depositar el espermátforo, y luego elevar el cuerpo por la extensión de las patas y luego adelantarlo para acercar la abertura genital de la hembra al sustrato y ésta tome el espermátforo. Los machos realizaron la conducta asociada con el depósito del espermátforo un promedio 2.4 veces en cada apareamiento, con una duración de aproximadamente 4 minutos (Cuadro 5).

En el caso de *A. (Megaluracarus) zitavus* el apareamiento dura en promedio 4737.5 seg. (aproximadamente 1.3 hrs.) (Cuadro 5). Para esta especie se caracterizaron 10 pautas conductuales diferentes, las cuales se presentaron en una secuencia definida y compleja. En esta especie sí se pudo observar el espermátforo. Los machos depositaron un promedio de 4.6 espermátforos por cada apareamiento, invirtiendo aproximadamente 5 min. en el proceso (Cuadro 5).

Cuadro 5. Conductas de apareamiento en las tres especies de *Arrenurus*. Los datos son la media \pm desviación estándar. * El número de espermátforos en *A. xochimilcoensis*, se infiere por la comparación de la conducta presentada por esta especie con la de las otras dos especies estudiadas y con la descrita por Proctor y Wilkinson (2001) para *A. reflexus*

	<i>A. xochimilcoensis</i> * (N=5)	<i>A. neoexpansus</i> (N=5)	<i>A. zitavus</i> (N=6)
Elección del sustrato de depósito (seg.)	1248 \pm 714.7	1022 \pm 767.8	2782 \pm 1793
Transferencia del esperma (seg.)	762.8 \pm 691.7	234.4 \pm 134.5	318.5 \pm 223
Periodo posterior a la transferencia (seg.)	8051 \pm 3789.3	992.6 \pm 275.1	1132 \pm 701.9
Separación (seg.)	1473 \pm 1346.3	127.6 \pm 115	559.7 \pm 688
Duración del apareamiento (seg.)	11550 \pm 3627.1	2381 \pm 873.9	4738 \pm 1469
Número de espermátforos (N)	8.2 \pm 6.256	2.4 \pm 1.797	4.6 \pm 3

Se encontraron diferencias significativas entre las tres especies, en cuanto a la duración total del apareamiento ($H = 10$, g. l. 2, $p = 0.00671$), y para las Fase 5 Periodo posterior a la transferencia del esperma y Fase 6 Separación (con $H = 10.17857$, g. l. 2, $p = 0.0062$ y $H = 8.973214$, g. l. 2, $p = 0.0113$ respectivamente) (Cuadro 6). En el caso de las fases 3 y 4 no se presentaron diferencias significativas, así mismo se omitió el análisis de las Fase 1-2, debido a que algunos valores eran de 0 (Cuadro 6).

Cuadro 6. Prueba de Kruskal - Wallis, H (estadístico de prueba), g. l. (grados de libertad), p (valor de significancia observado)

FASE	H	g. l.	p
Duración del apareamiento	10	2	0.00671*
Elección del sustrato de depósito	2.6666	2	0.2636
Transferencia del esperma	2.142857	2	0.3425
Periodo posterior a la transferencia	10.17857	2	0.0062*
Separación	8.973214	2	0.0113*

* $p < 0.05$ significativos

Es importante notar las diferencias mostradas por *A. xochimilcoensis*, especialmente en la duración de la Fase 5, la cual se prolonga demasiado y se presentan un número reducido de pautas conductuales durante la misma, incluso en algunos de los apareamientos, durante esta fase los organismos presentan reducida o nula movilidad (Fig. 17). Por otra parte la duración de la fase 6, en esta especie es relativamente variable (Fig. 18). La duración total del apareamiento en *Arrenurus (s.s.) xochimilcoensis*, resultó más variable, que en las otras dos especies (Fig. 19).

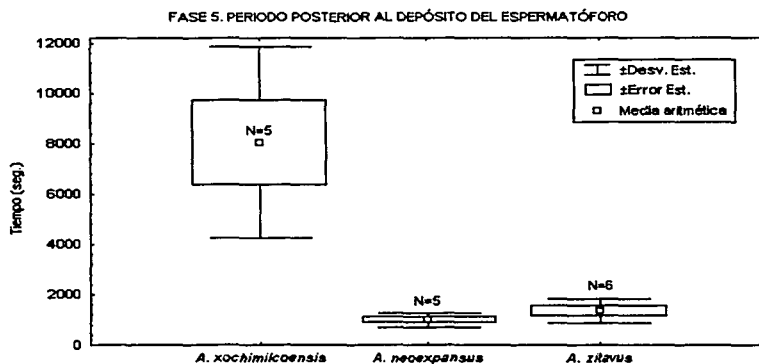


Figura 17. Duración (seg.) de la Fase 5 del apareamiento en las tres especies de *Arrenurus*

A. neoexpansus y *A. zitavus*, pertenecientes al mismo subgénero, mostraron ciertas semejanzas entre sí, ambas especies presentaron varias pautas conductuales, la mayoría de duración breve, muy vistosas y con movimientos acelerados, ordenadas en una secuencia relativamente compleja. Tanto en *A. neoexpansus* como en *A. zitavus*, la Fase 5 del apareamiento, es breve y se compone de más de cuatro pautas conductuales ordenadas en una secuencia compleja que se repite varias veces (Fig. 17).

En las dos especies la Fase 6, es muy breve y presenta poca variación en su duración (Fig. 18), y finalmente la duración del apareamiento en ambas, fue menos variable que en *A. xochimilcoensis* (Fig. 19). Estas especies también mostraron periodos de inmovilidad a lo largo del apareamiento, pero fueron pocos y breves.

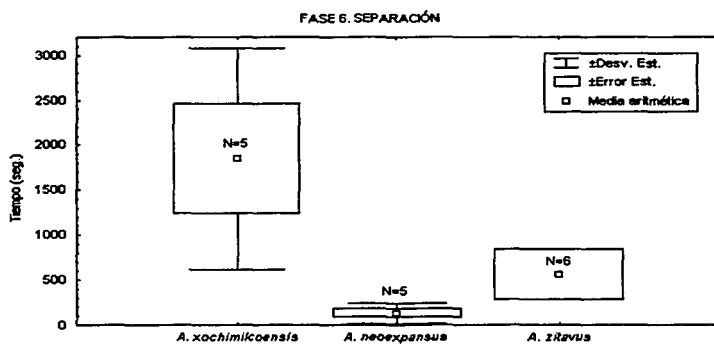


Figura 18. Duración (seg.) de la Fase 6 del apareamiento en las tres especies de *Arrenurus*

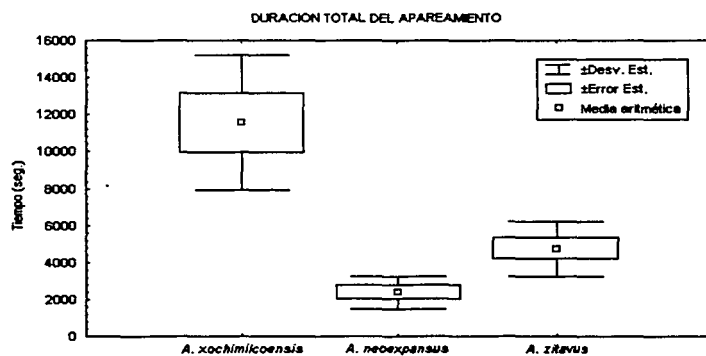


Figura 19. Duración (seg.) del apareamiento en las tres especies de *Arrenurus*

VIII. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Como mencionan Smith y Cook (1991), el adulto es una etapa del ciclo de vida de los organismos cuya función más importante es la reproducción. Por esto, en muchos grupos se presentan modificaciones conductuales y adaptaciones morfológicas asociadas con los diferentes modos de transferencia del esperma. Así los machos de las especies que transfieren el esperma de manera indirecta y disociada, presentan pocas o ninguna modificación morfológica, sin embargo, los espermatozoides pueden estar muy modificados, lo cual puede ser evidencia de que el grado de modificación del cuerpo de los machos se asocia de alguna manera con las modificaciones conductuales.

En las especies de ácaros en las que los sexos se reúnen al momento de transferir el esperma por medio de espermatozoides, existe una evolución hacia la complejidad de los eventos conductuales asociados con la transferencia, (Evans, 1992). También con respecto a la conducta, Lanciani (1979), menciona que la selección natural favorecerá aquellos rasgos conductuales que maximicen la proporción de apareamientos exitosos y minimicen las posibilidades de que ocurran apareamientos interespecíficos.

Para explicar el desarrollo de estructuras sexuales secundarias en los machos, como los cuernos de algunos escarabajos o la coloración llamativa de algunas aves, se ha pensado en la selección que ejercen las hembras, ya que los machos compiten para ser elegidos por ellas, o las hembras los eligen con base en esos caracteres morfológicos (Drickamer *et. al.*, 1996). Aunque para explicar el desarrollo de dichas estructuras también se ha recurrido al hecho de que pueda existir una especie de "carrera armamentista" entre los sexos por lograr el control de la reproducción, dicha carrera puede ser una fuerza conductora en la evolución de la diversidad de las estructuras sexuales; así las tácticas morfológicas y conductuales de cada sexo cambiarán con el tiempo, con lo que se puede esperar que los genitales masculinos lleguen a ser más complejos en las especies derivadas y que los tipos de cortejo más costosos sean abandonados después de la evolución de estructuras coercitivas poderosas (Proctor y Wilkinson, 2001).

Respecto a las especies incluidas en este trabajo, observamos que el apareamiento en las tres especies, sigue una secuencia general de conductas, que se distingue en cada especie por conductas particulares y por la duración de cada evento; dicha secuencia concuerda en gran parte por la descrita por Alexander (1997), para insectos. Las similitudes, presentadas por las tres especies, permitieron inferir el momento en el que ocurre la transferencia del esperma en *A. (s.s.) xochimilcoensis* y *A. (Megaluracarus) neoexpansus*, y deducir que ésta ocurre de manera indirecta a través del depósito de

espermátóforos en el sustrato, a pesar de que no fue posible observar los espermátóforos en ninguna de estas especies.

Considerando los etogramas obtenidos de cada especie, tenemos que se presentan un mayor número de pautas conductuales en las especies de *Megaluracarus*, lo cual implica una mayor complejidad en el apareamiento, y por otra parte un menor número de pautas en *A. xochimilcoensis*, esto concuerda con lo mencionado por Proctor y Wilkinson, (2001) en párrafos anteriores. El número de pautas conductuales presentadas por cada especie, y su duración, podrían estar asociadas con las modificaciones del idiosoma: una cauda en *A. neoexpansus* y *A. zitavus*, y un pecíolo en *A. xochimilcoensis*. El acto de introducir el pecíolo posiblemente favorece una unión más estable entre hembra y macho, así como cierta estimulación sobre la hembra de parte del macho, para facilitar la toma de los espermátóforos por ella. Proctor y Wilkinson (2001) sugieren que el pecíolo puede ser considerado como una estructura coercitiva, sin embargo, las conductas observadas en *A. xochimilcoensis*, parecen estar más relacionadas con conductas de cortejo que con conductas violentas, por lo que en este caso se le puede considerar una estructura estimuladora más que coercitiva. Sin embargo, es necesario obtener un número mayor de apareamientos de esta especie, para conseguir una mejor caracterización de las diferentes pautas conductuales, y determinar claramente la función del pecíolo en esta especie.

La duración del periodo posterior a la transferencia del esperma, puede estar relacionada con el proceso de inseminación, es decir, el proceso de abastecimiento del esperma por la hembra. Tal vez, la función de los movimientos tan bruscos, realizados por las especies de *A. (Megaluracarus)*, durante esta fase, tengan la función de que los espermátóforos que la hembra han tomado, sean retenidos en su cámara genital. Por otra parte, se tiene el hecho de que posiblemente los machos de las especies de *A. Megaluracarus* requieran secretar gran cantidad de sustancia cementante para permanecer unidos a la hembras, ya que no se observan estructuras que pudieran embonar de alguna forma para favorecer unión más fuerte, además de que el área de contacto entre ambos cuerpos es muy reducida, y aparentemente no utilizan las patas III o IV para sujetar a la hembra, por lo que pueden requerir un mayor esfuerzo para separarse de las hembras, y los movimientos bruscos estén relacionados también con esto. Por el contrario, en la especie *A. xochimilcoensis* se observa mucha movilidad en el punto de unión entre la pareja, ya el pecíolo puede ser introducido paulatinamente en la abertura genital de la hembra, por lo que mantener la movilidad entre la unión puede ser importante. En las tres especies, se observó que posiblemente las patas IV del macho sean utilizadas como una forma de cortejo para estimular a la hembra, ya que en todos los apareamientos fueron utilizadas para tocarla repetidamente; las mismas patas fueron utilizadas en la separación, para empujar a la hembra hacia atrás.

Con respecto a la duración del apareamiento, el hecho de poseer las estructuras más modificadas, no implicó, como podría haberse esperado según lo mencionado por Proctor y Wilkinson (2001), que el apareamiento fuera más breve. Al parecer, en *A. xochimilcoensis*, la presencia del pecíolo en los machos y la introducción de éste en la abertura genital de las hembras, no necesariamente determina la duración del apareamiento, ya que ésta fue muy variable entre los apareamientos obtenidos para esta especie: en la pareja en la cual el macho no introdujo su pecíolo a la hembra, se registró una duración del apareamiento de tres horas y entre las parejas en las que sí se observó la introducción del pecíolo, la duración del apareamiento varió entre 1 hr. 40 min. y 4 hrs. 20 min. Sin embargo, en general, la duración del apareamiento en *A. xochimilcoensis* fue significativamente mayor que en *A. (Megaluracarus) neoexpansus* y *A. zitavus* (Fig. 19). Tal vez la duración del apareamiento, esté relacionada con las estructuras del macho involucradas en la transferencia del esperma, es decir, el pecíolo y la cauda, probablemente los machos con pecíolo requieren realizar menos movimientos pero más cuidadosos y lentos al momento de depositar los espermatozoides y recuperarlos con el pecíolo, y luego más tiempo para realizar conductas de cortejo que disuadan a las hembras de aceptar la inserción del pecíolo. Por otra parte en los machos con cauda, en los que la transferencia del esperma requiere del depósito de los espermatozoides y luego el manipular a las hembras por el movimiento del cuerpo del macho y de la cauda hacia adelante y hacia abajo, para que éstas los tomen, esto puede implicar mayor número de movimientos pero menor inversión de tiempo; en estas especies se observa un mayor movimiento de las patas IV, que en *A. xochimilcoensis*, posiblemente exista una diferencia en las conductas de cortejo presentadas por los machos de estas especies y su efectividad. La diferencia observada en la duración del apareamiento entre las dos especies de *A. (Megaluracarus)*, probablemente está relacionada con el número de espermatozoides depositados por cada especie, al parecer los machos de *A. neoexpansus* depositan menos espermatozoides que los de *A. zitavus*, sin embargo, esto no se probó estadísticamente. Es probable que las conductas mostradas durante el apareamiento y la duración del mismo, también estén relacionadas con las estrategias del ciclo de vida de cada especie, existe evidencia de que ambos subgéneros muestran diferentes estrategias reproductivas en lo que respecta al número de huevos, al tamaño de las larvas, y al tipo de huésped que parasitan (Cook, *et al.* 1989).

En las especies del subgénero *Arrenurus*, al parecer de los más evolucionados, que parasitan odonatos, hay una tendencia a producir un gran número de larvas de tamaño pequeño, ya que debido al tipo de huésped, cuyo ciclo de vida en algunos casos puede ser largo y con un gran número de estadios juveniles, es más difícil para las larvas encontrar huéspedes que estén a punto de pasar al estado adulto, y debido al gran tamaño de estos huéspedes, la competencia por alimento entre las larvas una

vez fijadas al huésped es poca, por eso en los odonatos se puede encontrar una carga parasitaria alta. Es posible que la duración prolongada del apareamiento en esta especie, tenga la finalidad de garantizar que el esperma depositado por el macho en la hembra, cualquiera que sea la cantidad, permanezca en el tracto reproductivo de ella el tiempo suficiente para que sea utilizado para fertilizar los huevos, y no se utilice el de apareamientos posteriores. Posiblemente, en esta especie sea favorable tener pocos apareamientos pero garantizando que estos sean exitosos, es decir, que se fecunden el mayor número posible de óvulos.

Por otra parte las especies del subgénero *Megaluracarus*, que parasitan a dípteros, en los que casi siempre la duración del ciclo de vida es muy corta, con un número menor de estadios y por lo tanto una mayor disponibilidad de huéspedes, tienden a producir un número reducido de larvas pero de gran tamaño que se desarrollan rápidamente al fijarse al huésped, ya que como el ciclo de vida de éstos es más rápido y su tamaño es mucho menor que el de los odonatos, existe una mayor competencia entre las larvas, no por el encuentro del huésped sino por la cantidad de alimento que éste puede proporcionarles. Probablemente en estas especies el objetivo sea conseguir varios apareamientos en menor tiempo, para lograr una sincronización con el ciclo de vida del huésped.

Otros factores que pudieron influir en los resultados obtenidos, pudieron estar relacionados con la metodología aplicada en el desarrollo experimental. Por ejemplo, no se controló el hecho de que los adultos fueran vírgenes, siempre se colectaron individuos adultos, y no se buscó obtener sólo ninfas próximas a mudar como adultos.

Particularmente, en el caso de los individuos del subgénero *Megaluracarus* que fueron colectados en el estado de Tabasco, se desconoce cómo puede haberles afectado el cambio de altitud, de presión y otros factores ambientales como la humedad y la temperatura.

Otro elemento que pudo afectar fue que, al momento de realizar las filmaciones, debido a que la sensibilidad de la videocámara era poca, fue necesario utilizar una intensidad luminosa alta para lograr enfocar a los organismos, la cantidad de luz afecta el comportamiento de estos organismos, en general se vuelven más activos y tienden a acercarse a la fuente de luz, pero después de unos minutos esta actividad disminuye paulatinamente hasta que permanecen casi inmóviles. Esto último también puede deberse, al hecho de que el volumen de agua colocado en las cajas de Petri que fueron utilizadas para filmarlos, era poco y es de esperarse que luego de unos minutos disminuyera el oxígeno disuelto en el agua y también la actividad de los organismos.

Tampoco se tomó en cuenta el hecho de que los organismos estuvieran hambrientos o no, aunque se observó que en una ocasión en que uno de los experimentos coincidió con que los organismos acababan de ser alimentados, estos se mostraron inactivos y se ocupaban de acicalarse, o si

veían alguna presa cerca se preocupaban por tratar de atraparla.

Dada la diversificación del género *Arrenurus*, el número de especies que incluye, y el grado de modificación morfológica que puede encontrarse en los machos de algunas especies, resulta de importancia realizar un estudio a fondo sobre las estrategias reproductivas en estas especies, ya que posiblemente se encuentren variaciones que estén relacionadas con las adaptaciones presentadas por las diferentes especies, y que es probable ejemplifiquen las líneas evolutivas que éstas han seguido.

Como podemos observar a partir de los datos obtenidos en este trabajo, a pesar de que podría considerarse que el tamaño de la muestra de cada especie estudiada es reducido, se observan diferencias en las conductas presentadas por las especies, en particular a nivel subgenérico, lo que indica una línea de estudio a seguir en los estudios conductuales sobre el género, y que pueden relacionarse directamente con aspectos fisiológicos, ecológicos y evolutivos de las especies, contribuyendo así al conocimiento de varios aspectos de su biología.

IX. LITERATURA CITADA

- Alexander, R. D. 1964. The Evolution of Mating Behavior in Arthropods. *Symp. Of the Royal Entomol. Soc. of London*. Vol. 2:78-94
- Alexander, R.D., D.C. Marshall y J. R. Cooley. 1997. Evolutionary Perspectives on Insect Mating. In: Choe, J.C. & B. J. Crespi (Eds.). *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press. 4-31 pp.
- Bailey, W. J. y J. Ridsdill-Smith. 1991. Individual Perspectives on Insect Reproductive Behaviour. In: Bailey, W. J. & J. Ridsdill-Smith (Eds.). *Reproductive Behaviour on Insects*. Chapman & Hall. 1-9 pp.
- Benito-Vinos, A. 1992. Contribución al conocimiento de los ácaros freaticolas (Acarida: Hidrachnellae) de la zona de manantiales, Avándaro, México. Tesis de Licenciatura. UNAM. 130 p.
- Birkhead, T. R. y G. A. Parker. 1997. Sperm Competition and Mating Systems. In: Krebs, J. R. & N.B. Davies (Eds.). *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. Blackwell Science Ltd. 4th ed. UK. 121-145 pp.
- Carthy, J. D. 1974. *El estudio del comportamiento*. Cuadernos de Biología. Ediciones Omega S.A. Barcelona. 68p.
- Cook, D. R. 1974. Water Mite Genera and Subgenera. *Mem. Amer. Ent. Inst.* 21:1- 860
- Cook, D. R. 1980. Studies on Neotropical Water Mites. *Mem. Amer. Ent. Inst.* 31:1- 645
- Cook, W. J., Smith, B. P. y R. J. Brooks, 1989. Allocation of reproductive effort in female *Arrenurus* spp. Water mites (Acari: Hydrachnidia; Arrenuridae) *Oecologia* 79:184-188
- Cramer, C. 1988. Ácaros Dulceacuícolas (Acarida: Prostigmata) del arroyo Peña Blanca en San Francisco Oxtotilpan, México. Tesis de Doctorado. UNAM. 269 p.

Cramer, C. y D. R. Cook. 1992a. New Species of *Arrenurus* (Acari: Arrenuridae) from Mexican lakes. *Acarologia*, t. XXXIII, fasc. 4:349-366

Cramer, C. y D. R. Cook. 1992b. New species of *Arrenurus* (*Dadayella*) (Acari: Arrenuridae) from Mexico, with a discussion of the latter's relationships. *Internat. J. Acarol.* 18(3): 221-229

Cramer, C. y D. R. Cook. 1996. A new species of *Stygarrenurus* (Acari: Hungarohydracaridae) and a discussion of its systematic position. *Internat. J. Acarol.* 22(1): 29-32

Davids, C. y R. Belier. 1979. Spermatophores and sperm transfer in the water mite *Hydrachna conjecta* Koen. Reflections of the descent of water mites from terrestrial forms. *Acarologia*, t. XXI, fasc. I: 84-90

Drickamer, L.C., S. H. Vessey y D. Meikle. 1996. *Animal Behavior. Mechanisms, Ecology, Evolution.* Times Mirror Higher Education Group, Inc. 4th ed. IA. 447 p.

Eibl-Eibesfeldt, I. 1979. *Introducción al estudio comparado del comportamiento.* Ediciones Omega, S.A. 2a. Ed. Barcelona. 643p.

Evans, G. O. 1992. *Principles of Acarology.* CAB International. Cambridge University Press. 563 pp.

Futuyma, G. 1998. *Evolutionary Biology.* Sinauer. 3rd ed. Massachussets. 763 p.

Hoffmann, A. 1993. *El maravilloso mundo de los arácnidos.* Fondo de Cultura Económica. Col. La Ciencia Desde México No. 116. 167 pp.

Lanciani, C. A. 1974. Mating behavior of water mites of the genus *Eylais*. *Acarologia*, t. XIV, fasc. 4:631-637

Lavers, C. H. Jr. 1945. The species of *Arrenurus* of the state of Washington. *Trans. Amer. Micros. Soc.* 64:228-264.

- Lundblad, O. 1929. Über den begattungsvorgang bei einigen *Arrenurus*-Arten. *Z. f. Morphol. U. Ökol. D. Tiere Bd.* 15. 705-722
- Martin, P. y P. Bateson. 1991. *La Medición del Comportamiento*. Alianza Editorial, S. A., Madrid. 237p.
- Mitchell, R. D. y D. R. Cook. 1952. The preservation and mounting of water-mites. *Turtox News*. 30(9):169-172
- Proctor, H. C. 1991. Courtship in the water mite *Neumania papillator*: males capitalize on female adaptations for predation. *Anim. Behav.* 42: 589-598
- Proctor, H. C. 1998. Indirect sperm transfer in arthropods: behavioral and evolutionary trends. *Annu. Rev. Entomol.* 43:153-174
- Proctor, H. C. y K. Wilkinson. 2001. Coercion and Deceit: Water Mites (Acari: Hydracarina) and the Study of Intersexual Conflict. In: Halliday, R. B., D. E. Walter, H. C. Proctor, R. A. Norton and M. J. Colloff (Eds.). *Acarology: Proceedings of the 10th International Congress*. CSIRO Publishing, Melbourne. 155-169 pp.
- Rivas-Lechuga, G. y C. Cramer-Hemkes. 1998. Especie nueva de hidracárido *Arrenurus (Truncaturus)* (Acarida: Prostigmata) de Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Zoología* 69(2):173-179
- Rivas, G. y A. Hoffmann. 2000. Los Ácaros Acuáticos de México: estado actual de su conocimiento. *Mexicoa*. 2(1):33-39.
- Ryan, M. J. 1997. Sexual Selection and Mate Choice. In: Krebs, J. R. & N.B. Davies (eds.). *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. Blackwell Science Ltd. 4th ed. UK. 179-202 p.
- Smit, H. y H. Van Der Hammen. 1990. Taxonomic notes on some *Arrenurus* species (Acari: Hydrachnellae). *Ent. Ber. Amst.* 50 (5): 52-55.

Smith, I. M. y D. R. Cook. 1991. Water Mites. *In*: J. Thorp and A. Covich. (Eds.) *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Academic Press Inc., San Diego, CA. 523-592 pp.

Thornhill, R. y J. Alcock. 1983. *The Evolution of Insects Mating Systems*. Harvard University Press. 547 p.

Witte, H. 1991. Indirect Sperm Transfer in Prostigmatic Mites from a Phylogenetic viewpoint. *In*: Shuster, R. and P. W. Murphy (Eds.). *The Acari: reproduction, development, and life-history strategies*. Chapman & Hall, New York. 137-176 pp.

Uchida, T. 1932. Some Ecological Observations on Water Mites. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. IV. Zool. 1*; 143-165.

Vaz-Ferreira, R. 1984. Etología: el estudio biológico del comportamiento animal. Ed. Eva V. Chesnau. The General Secretarial of the Organization of American States Washington, D.C. Monografía. 180 p.

Wilson, J. L. 1961. Water mites of the genus *Arrenurus* of Middle Tennessee (Acarina: Hydracarina). *J. Tennessee Acad. Sci. Vol. XXXVI No. 3*:171-242

X. APÉNDICE

X.1 DESCRIPCIÓN DE LOS APAREAMIENTOS OBTENIDOS

La siguiente descripción de cada uno de los apareamientos de cada especie, se realizó con base en la revisión de las filmaciones realizadas y en la observación directa de algunas parejas (lo cual se indica en cada caso).

X.1.1 *Arrenurus (s.s.) xochimilcoensis*

Apareamiento No. 1, filmado el 30/01/2001

1. Macho con el pecíolo introducido en la abertura genital de la hembra; las patas IV del macho extendidas hacia atrás y hacia arriba, tocando el gnatosoma de la hembra o sus patas I, el macho se posa, camina sobre el sustrato o nada, la hembra puede dejar sus patas extendidas, moverlas todas en desorden o acicalarse con las patas IV
2. En la posición descrita en 1, el macho golpetea el gnatosoma o las patas I de la hembra con las patas IV alternándolas
3. El macho se posa sobre el sustrato, se sujeta con tres patas y con las otras tres golpetea en el sustrato, las patas IV como se describe en 2, y mueve todo su cuerpo de un lado a otro; la hembra puede permanecer inmóvil con las patas recogidas o extendidas
4. El macho se sujeta con patas II, las patas I extendidas hacia delante y moviéndose de arriba abajo (con respecto a su eje dorso-ventral), las patas III describen movimientos circulares rápidos, patas IV como en 2; la hembra puede permanecer inmóvil con las patas recogidas o extendidas. Posiblemente en este momento ocurre el depósito del espermatóforo.
5. El macho mueve solo las patas III como se describe en 4, la hembra mueve todas sus patas en desorden
6. El macho mueve solo una de las patas III como se describe en 4, se sujeta con el resto, las patas IV como en 1, la hembra se acicala con patas IV
7. El macho, posado recoge sus patas II y las mantiene flexionadas por debajo de su cuerpo entre las coxas II y III
8. Macho posado con las patas IV como en 1, y la hembra con todas sus patas extendidas, periódicamente el macho sufre una especie de estremecimiento casi imperceptible que desplaza a la hembra hacia atrás, lo cual se manifiesta porque la hembra extiende sus patas aún más, uno o dos segundos después recuperan su posición original de manera paulatina
9. La misma posición descrita en 8, pero la hembra se acicala periódicamente con las patas IV
10. Posado, el macho mueve las patas I, II y III, dejando las IV como se describe en 1
11. El macho se deja caer al sustrato y permanece estático con las patas flexionadas
12. El macho se incorpora y mueve su cuerpo hacia los lados empujándose hacia delante hasta que se separa de la hembra

Duración del apareamiento: 6,045 segundos (aproximadamente 1 hora 40 minutos).

Apareamiento No. 2, observado el 17/02/2001

1. Hembra y macho acoplados y cementados, el pecíolo del macho se encuentra entre las coxas de las patas I y II izquierdas de la hembra, y ésta tiene las patas II, III y IV izquierdas abrazando la parte posterior del idiosoma del macho, y no las puede mover porque están cementadas en esa posición, las patas IV del macho se encuentran extendidas hacia arriba y hacia atrás y con una de ellas golpetea alternadamente el cuerpo de la hembra
2. El macho sacude su cuerpo de lado a lado de manera brusca. Posiblemente en este momento ocurre el depósito del espermatóforo.
3. La hembra se acicala con su pata IV derecha llegando a tocar su parte ventral
4. A la vez que el macho golpetea a la hembra con una de sus patas IV, con las patas III describe movimientos giratorios hacia delante como remos, o bien hace sólo este último movimiento sin mover las patas IV, la hembra puede acicalarse o mover todas las patas o quedarse quieta
5. En la posición descrita en 1, la hembra mueve sus patas libres de arriba abajo
6. Mientras el macho gira las patas III, extiende una de las patas I hacia delante y luego la retrae
7. Se separan parcialmente, ya que la pata IV de la hembra se queda un poco más de tiempo adherida a la parte posterior del idiosoma del macho

Duración del apareamiento: 10,500 segundos (aproximadamente 2 horas 55 minutos).

Apareamiento No. 3, filmado el 12/05/2001

1. En posición: parte ventral (región genital o cercana a ésta) de la hembra sobre parte dorsal posterior del macho (sobre el pecíolo) orientados hacia la misma dirección, ya cementados pero el pecíolo del macho se encuentra libre. Patas IV del macho dirigidas hacia arriba y hacia atrás quedando colocadas sobre la parte anterior de la hembra. La hembra puede dejar inmóviles todas sus patas, moverlas todas en desorden, acicalarse o bien moverlas como si quisiera desplazarse
2. En la posición descrita en 1. pueden desplazarse caminando o nadando casi siempre por acción de las patas del macho y ocasionalmente por acción de las patas de la hembra mientras que el macho se mantiene inmóvil
3. Mientras se encuentran posados, el macho mueve las patas IV hacia delante y hacia atrás de manera alternada para tocar a la hembra en los pedipalpos y las patas I. Ocasionalmente alguna de las patas IV del macho puede descansar sobre el costado de la hembra y no sobre su parte anterior
4. Posado, el macho flexiona sus patas acercando su parte ventral al sustrato mientras que con las patas IV toca a la hembra de la manera descrita en 3. Posiblemente en este momento ocurre el depósito del espermatóforo.
5. El macho se incorpora un poco y balancea el cuerpo de un lado a otro
6. Posado el macho puede mover una o ambas patas III como remos hacia delante, y al mismo tiempo mover una de las patas IV como se describe en 3.
7. Posado el macho extiende sus patas I y II, y mueve su cauda hacia atrás, pudiendo hacer el movimiento de las patas IV o dejándolas quietas, luego regresa a la posición original
8. En posición con el pecíolo introducido en la abertura genital de la hembra
9. El macho mueve sus patas IV empujando a la hembra hacia atrás
10. Se separan girando la hembra hasta llegar a una posición encontrada con respecto al macho y se jala con sus patas hasta que se desprenden sin mucho esfuerzo

Duración del apareamiento: 11,821 segundos (aproximadamente 3 horas 20 minutos).

Apareamiento No. 4, filmado el 28/11/2001

1. En posición: parte ventral (región genital o cercana a ésta) de la hembra sobre parte dorsal posterior del macho (sobre lóbulos pigidiales) orientados hacia la misma dirección, cementados pero con cierta libertad de movimiento entre ambos cuerpos, el pecíolo del macho se encuentra libre. Patas IV del macho dirigidas hacia arriba y hacia atrás quedando colocadas sobre la parte anterior de la hembra. Con una de las patas III (izq.) toca a la hembra. Esta puede dejar quietas y extendidas todas sus patas, moverlas todas en desorden, acicalarse o bien moverlas como si quisiera desplazarse
2. En la posición descrita en 1. pueden desplazarse caminando o nadando por acción del macho
3. El macho se sujeta de un fragmento de sustrato y se queda casi inmóvil, mientras que la hembra mueve las patas como para desplazarse
4. Sujeto como se describe en 3, el macho retrae sus patas durante diez segundos regresando lentamente a la posición inicial, y repite el movimiento luego de 15 o 20 segundos. Su pata IV izquierda se dirige hacia atrás descansando sobre el gnatosoma de la hembra, mientras que la derecha descansa también hacia atrás pero por debajo de la hembra, el pecíolo se mantiene libre
5. Sujeto como se describe en 3, el macho retrae las patas y gira el cuerpo parcialmente hacia los lados sobre su propio eje, primero el movimiento es tan lento que es poco evidente pero luego se hace más rápido y visible durando entre 3 y 10 seg. El macho mueve su pata IV derecha desde la parte anterior del idiosoma de la hembra hacia su costado rozándola ligeramente y regresando la pata a su posición original
6. Mientras alterna los movimientos descritos en 4, y 5, el macho comienza a mover alternadamente las patas IV tocando a la hembra en el gnatosoma, y empujándola ligeramente, este movimiento la va colocando en una posición totalmente perpendicular a él de manera gradual, y lo que posiblemente permite que el pecíolo se vaya introduciendo en su abertura genital
7. Desprendido del fragmento de sustrato el macho se queda inmóvil
8. El macho se posa sobre el piso de la caja y adelanta un poco el cuerpo acercándose al piso.
9. Posado comienza a mover la parte posterior del cuerpo hacia los lados, lo cual dura entre 4 y 7 segundos. Posiblemente en este momento ocurre el depósito del espermatóforo.
10. El macho posado mueve una o ambas patas III como remos hacia delante
11. Posados y al parecer inmóviles, la hembra muestra una ligera extensión de las patas que paulatinamente vuelven a relajarse después de 5 seg. La hembra también puede tocarse la parte dorsal con las patas IV

NOTA: el apareamiento se prolongó tanto que fue imposible observar y filmar el momento de la separación, por lo que la duración total del mismo se toma como la duración de la filmación: 13,851 segundos (aproximadamente 3 horas 50 minutos).

Apareamiento No. 5, filmado el 13/12/2001

1. La hembra se encuentra sobre el macho, ambos orientados en la misma dirección y ella se sujeta con patas I, II y III, mientras que el macho se desplaza caminando por el sustrato
2. Las patas IV del macho se encuentran dirigidas hacia atrás descansando sobre la parte anterior de la hembra, ésta ahora sólo se sujeta del macho con una de las patas y el resto las mueve en desorden
3. Mientras que el macho se encuentra sujeto a un fragmento de sustrato el movimiento es dirigido por la hembra, o bien él mueve las patas en actitud de nadar pero sin dejar de sujetarse del sustrato
4. Después de un minuto la hembra logra colocarse sobre los lóbulos pigidiales del macho, y ya no se sujeta con ninguna de las patas, el macho toca con las patas IV a la hembra de manera alternada
5. Se desplazan caminando o nadando por acción del macho, mientras que la hembra mueve todas las patas en desorden o se acicala con sus patas IV
6. El macho se posa y con las patas un poco flexionadas se balancea lateralmente, a la vez que levanta la parte posterior de su cuerpo, los movimientos son suaves. Posiblemente en este momento ocurre el depósito del espermátforo.
7. Se sujeta con las patas I y II y mantiene las patas III flexionadas por debajo de su cuerpo, mantiene un poco elevada la parte posterior de su cuerpo y deja inmóviles las patas IV
8. Elevando la parte posterior del cuerpo, el macho rasca el sustrato con una de las patas I o II, puede desplazarse o quedarse en el mismo sitio
9. El macho coloca las patas I y II abiertas y flexionadas como tripié para acercar su parte ventral al sustrato
10. Tocando a la hembra con una de las patas IV, mueve la parte posterior del cuerpo de un lado a otro, lenta pero vigorosamente al menos una vez por segundo, mantiene las patas III flexionadas por debajo de él
11. Se queda quieto o mueve alguna o ambas patas IV tocando a la hembra, al tocar a la hembra con las patas IV ejerce un poco de presión hacia atrás logrando que ésta adquiera paulatinamente una posición perpendicular con respecto a él, provocando la inserción del peciolo en la abertura genital de la hembra
12. El macho encontrándose posado puede realizar el movimiento de la parte posterior del cuerpo hacia los lados o quedarse inmóvil mientras mueve una o ambas patas III como remos hacia adelante
13. Mientras se desplaza o posados mueve las patas III como remos y las patas IV tocando a la hembra como ya se ha descrito
14. Posado el macho se acicala, deja inmóviles las patas IV
15. Al mover el macho las patas IV y tocar a la hembra se observa cierta movilidad en la unión entre ambos cuerpos, el movimiento se hace cada vez más constante hasta que se desprenden

Duración del apareamiento: 15,531 segundos (aproximadamente 4 horas 20 minutos).

X.1.2 *Arrenurus (Megaluracarus) neoexpansus*

Apareamiento No. 1, observado el 30/11/2000

1. Ya acoplados y cementados, permanecieron aproximadamente 15 minutos desplazándose
2. Se posaron y el macho comenzó a realizar movimientos vibratorios moviendo su cuerpo de arriba abajo. En este momento ocurre el depósito del espermátforo.
3. El macho hace movimientos de la cauda de lado a lado
4. Posado el macho sólo mueve las patas III haciendo movimientos circulares como remo
5. Al detenerse se frota el cuerpo con las patas III y IV del mismo lado
6. Se desacoplan aproximadamente 40 minutos después de iniciadas las observaciones

Duración del apareamiento: 2,400 segundos (aproximadamente 40 minutos).

Apareamiento No. 2, filmado el 8/05/2001

1. Mientras se desplazan el macho golpetea las patas I y II de la hembra con sus patas IV, haciéndolas girar hacia delante, la hembra se acicala con patas IV, se mantiene inmóvil o mueve todas sus patas en desorden
2. Al posarse ambos se acicalan con patas IV o uno de ellos permanece inmóvil o ambos
3. El macho se posa en el sustrato, se sujeta y golpetea el sustrato con las patas I, II y III, por momentos las flexiona acercando su vientre al sustrato un poco, mueve sus patas IV hacia atrás y hacia los lados tocando los costados de la hembra, esta se golpetea los costados con sus patas IV. En este momento ocurre el depósito del espermátforo.
4. En la misma posición descrita anteriormente, el macho se eleva un poco y se vuelve a agachar mientras golpetea los costados de la hembra con sus patas IV, en este momento ofrece el espermátforo a la hembra.
5. Con las patas flexionadas el macho hace vibrar su cauda de arriba abajo y mueve las patas IV hacia los lados y hacia atrás
6. El macho con las patas flexionadas mueve su cauda de lado a lado en un ángulo de 30°, se golpetea su propio dorso con patas IV, y mueve una de sus patas I de arriba abajo
7. La misma posición descrita en 5, pero manteniendo las patas IV extendidas hacia arriba
8. El macho eleva y comienza a mover paulatinamente su cauda hasta alcanzar gran velocidad, describiendo un ángulo de 45°, con patas IV extendidas hacia arriba golpetea las patas de la hembra, con patas I golpetea en el sustrato, la hembra mueve en desorden todas sus patas
9. El macho se detiene bruscamente y comienza a mover sus patas IV como si las frotara entre ellas
10. El movimiento de las patas IV descrito en 9 aumenta paulatinamente de velocidad, lo que es acompañado por un movimiento acelerado de la cauda de lado a lado en un ángulo de 40°
11. Se detiene, y mueve la cauda bruscamente hacia arriba y abajo
12. Se detiene y repite el movimiento descrito en 10, que disminuye paulatinamente
13. El macho se queda quieto con las patas flexionadas, la hembra también se queda inmóvil, aunque periódicamente mueven sus patas un poco
14. Se desplazan y se posan, esto lo realizan en varias ocasiones
15. Se separan utilizando una hoja de *Elodea* spp. para hacer palanca

Duración del apareamiento: 1,662 segundos (aproximadamente 28 minutos).

Apareamiento No. 3, filmado el 09/05/2001

1. Ya acoplados y cementados se desplazan por el sustrato, el macho toca las patas I y II de la hembra con sus patas IV moviéndolas de atrás hacia adelante describiendo un ángulo de entre 70° y 120°, la hembra puede mover todas sus patas en desorden o bien ambos dejan inmóviles sus patas
2. Al posarse el macho, la hembra se acicala con patas IV o las mueve todas
3. Se desplazan sin describir ningún movimiento con sus patas
4. El macho se posa y con las patas flexionadas, hace vibrar su cauda de arriba abajo describiendo un ángulo de 30° y mueve las patas IV como se describe en 1 mientras que la hembra mueve todas sus patas en desorden
5. Después de hacer el movimiento descrito en 4, el macho flexiona aún más sus patas casi hasta tocar el sustrato con su parte ventral, dejando de mover las patas IV, recupera paulatinamente el movimiento de las mismas hasta que regresa al movimiento descrito en 3. En este momento ocurre el depósito del espermatóforo.
6. En la misma posición descrita en 5, el macho eleva el cuerpo y lo vuelve a acercar al sustrato pero adelantándolo, en este momento ofrece el espermatóforo a la hembra.
7. Sin dejar de hacer el movimiento descrito en 4, deja sus patas IV extendidas hacia arriba y comienza a moverlas acicalándose la parte dorsal del cuerpo en un movimiento breve y alternando ambas patas, entonces comienza a balancear su cuerpo lateralmente en sincronía con el movimiento de las patas IV, al mismo tiempo mueve una de sus patas I de arriba a abajo
8. Con las patas flexionadas el macho hace vibrar su cauda de arriba abajo, manteniendo las patas IV extendidas hacia arriba y tocando con una de ellas las patas de la hembra, pero como si hiciera un redoble de tambor
9. El macho combina los movimientos descritos en 6. con los descritos en 7, en ese orden y ambos muy brevemente
10. Macho estático con patas IV extendidas hacia arriba, hembra moviendo todas sus patas en desorden, y a veces el macho hace un breve redoble con patas IV sobre las patas de la hembra, a lo que ésta responde quedándose inmóvil
11. El macho comienza a mover sus patas IV como si las frotara entre ellas y aumenta paulatinamente de velocidad, hasta que comienza a mover la cauda aceleradamente de lado a lado en un ángulo de 120°
12. El macho reduce bruscamente el ángulo de movimiento de su cauda a la vez que la eleva flexionando más sus patas y girando ahora todo su cuerpo en un ángulo 30°, se detiene bruscamente pegándole a la hembra con las patas IV y luego dejándolas extendidas hacia arriba y vibrando ligeramente, la hembra se acicala o mueve todas las patas
13. Ambos se quedan inmóviles, el macho vibra levemente sus patas IV
14. La hembra mueve sus patas tocando las patas IV del macho, el que las mueve como para evitar el roce de la hembra
15. El macho mueve un poco su cauda y las patas IV volviendo a desplazarse
16. Se separan utilizando una hoja de *Elodea* spp. para hacer palanca

Duración del apareamiento: 1,887 segundos (aproximadamente 32 minutos).

Apareamiento No. 4, filmado el 04/10/2001

1. En posición , región genital de la hembra sobre la parte dorsal de la cauda del macho, ya cementados
2. Posados, las patas IV del macho se encuentran extendidas hacia atrás sobre la parte anterior del cuerpo de la hembra o tocando sus costados, o bien se mueven como remos hacia atrás y hacia delante tocando las patas de la hembra, ésta mueve todas las patas en desorden o las deja inmóviles
3. Al caminar o nadar el macho puede mover las patas IV como se describe en 2. y la hembra mantenerse quieta o mover todas sus patas
4. Posado el macho se sujeta con las patas I y II y con la III izquierda, mientras que la derecha la mantiene doblada y pegada a la parte ventral de su cuerpo, mueve las patas IV como remos hacia atrás y adelante rozando los costados de la hembra, da breves pasos hacia los lados y hacia atrás y adelante y mueve el cuerpo hacia los lados y hacia arriba y abajo como si temblara
5. Estando en la posición descrita en 4. trata de mantener firmes las patas I y II a la vez que las flexiona y las abre como tripié para acercar su parte ventral al sustrato. En este momento ocurre el depósito del espermatozóide.
6. El macho adelanta el cuerpo flexionando las patas I y II, a la vez que con las patas IV realiza el movimiento descrito en 2. luego de unos segundos recupera la posición descrita en 4. En este momento ofrece el espermatozóide a la hembra.
7. Posado, el macho balancea su cuerpo de lado a lado flexionando las patas del lado respectivo, a la vez que se acicala con las patas IV, sincronizando éste movimiento con el de su cuerpo, se balancea aproximadamente una vez por segundo
8. Partiendo del movimiento descrito en 8. el macho se detiene de manera brusca y eleva su cauda a la vez que hace un movimiento de redoble de tambor con las patas IV sobre la parte anterior de la hembra
9. El redoble lo hace por unos tres segundos y deja las patas IV extendidas hacia arriba, mientras que su cuerpo tiembla de arriba a abajo
10. La vibración del cuerpo descrita en 8, aumenta paulatinamente
11. Posado el macho se queda casi inmóvil dejando las patas IV como vibrando de atrás a adelante y algo flexionadas
12. El macho comienza a mover las patas IV en círculos hacia adentro a la vez que las mantiene extendidas hacia arriba, tocando las patas I de la hembra, movimiento que aumenta de velocidad paulatinamente
13. Posado el macho se inclina un poco hacia adelante y comienza a aventar la cauda hacia los lados formando un ángulo de más de 100°, luego disminuye el ángulo a unos 40-45° y se detiene
14. El macho hace un redoble como el descrito en 8. y a continuación balancea bruscamente el cuerpo
15. El macho se acicala prolongando el movimiento hasta tocar a la hembra
16. La hembra gira hacia la derecha hasta que queda en posición encontrada respecto al macho y se separan sin dificultad

Duración del apareamiento: 3,867 segundos (aproximadamente 1 hora 5 minutos).

Apareamiento No. 5, filmado el 06/10/2001

Se trata del mismo macho filmado el 04/10/2001

1. En posición, región genital de la hembra sobre la parte dorsal de la cauda del macho, ya cementados
2. Se desplazan caminando o nadando, el macho realiza un movimiento de remos con las patas IV tocando los costados de la hembra, ésta se queda quieta o mueve las patas como si nadara
3. Posados el macho se sostiene con las patas I y II que trata de mantener firmes y extendidas para acercar su vientre al sustrato, la pata III izq. toca el sustrato pero no se mantiene firme, la pata III derecha se mantiene doblada por debajo tocando la parte ventral del macho
4. En la posición descrita en 3. el macho realiza un movimiento vibratorio de arriba hacia abajo y ocasionalmente un poco hacia los lados, con las patas IV realiza el movimiento descrito en 2. En este momento ocurre el depósito del espermatóforo.
5. Mueve su cuerpo hacia delante flexionando las patas I y II, puede realizar un ligero movimiento lateral de la cauda recupera la posición original moviendo las patas IV como se describe en 2. En este momento ofrece el espermatóforo a la hembra.
6. Balancea su cuerpo de lado a lado, a la vez que se acicala con las patas IV alternándolas
7. Partiendo del movimiento descrito en 6. realiza un redoble de tambor sobre la parte anterior de la hembra con las patas IV, y continúa con una ligera "temblorina" dejando las patas IV extendidas hacia arriba
8. Posado y quieto sólo mueve las patas IV como si le temblaran dejándolas extendidas hacia arriba, luego comienza a moverlas en círculos hacia adentro rozando las patas I de la hembra, movimiento que aumenta paulatinamente de velocidad
9. El macho comienza a mover de manera brusca su cuerpo de lado a lado, formando un ángulo de 60°, paulatinamente el movimiento se hace más acelerado a la vez que disminuye el ángulo hasta detenerse en seco con un redoble
10. Posado el macho mueve las patas IV como si vibraran
11. Se desprenden sin dificultad

Duración del apareamiento: 2,089 segundos (aproximadamente 35 minutos)

X.1.3 *Arrenurus (Megaluracarus) zitavus*

Apareamiento No. 1, filmado el 25/04/2001

1. La hembra alcanza al macho y lo sujeta por la cauda con sus patas, el macho se resiste, la hembra logra asirlo por atrás y coloca su parte ventral sobre la cauda del macho
2. En la posición de 1 se desplazan sin dejar de sujetar la hembra al macho
3. El macho se posa y en la posición de 1 la hembra comienza a describir movimientos circulares hacia delante con todas sus patas, luego se detiene y se acicala con patas IV; el macho puede golpetearse la parte dorsal del cuerpo con las patas IV, tocar la parte ventral de la hembra o rozar las patas de ella
4. Bien cementados el macho se desplaza la hembra mueve las patas en desorden o las deja inmóviles
5. El macho se detiene y se acicala con patas IV pero las mueve hasta tocar las patas de la hembra, ésta mueve en desorden sus patas o las deja inmóviles
6. El macho como se describe en 5, la hembra golpetea el dorso del macho con sus patas I y se acicala con sus patas IV
7. El macho como se describe en 5, la hembra con sus patas flexionadas y las patas IV replegadas en sus costados las mueve de arriba a abajo pero sin separarlas de su cuerpo
8. Se desplazan por el sustrato y ambos se acicalan con patas IV
9. El macho se desplaza y la hembra mueve todas sus patas en desorden
10. El macho se detiene y se golpetea el dorso con patas IV, mientras que con una de las patas III tantea el sustrato, la hembra con patas inmóviles
11. El macho flexiona todas sus patas hasta restregar en el sustrato su parte ventral. En este momento ocurre el depósito del espermatóforo.
12. El macho se eleva y vuelve a acercar su parte ventral al sustrato, en este momento ofrece el espermatóforo depositado a la hembra.
13. Un poco flexionadas las patas, el macho mueve su cauda de lado a lado en un ángulo de 45°
14. Estático, el macho extiende sus patas IV hacia arriba y las mueve en un ángulo de 45° de atrás para adelante
15. El macho eleva un poco su cauda y la mueve de un lado a otro en un ángulo de 45° primero despacio y luego rápidamente, mueve también sus patas IV como en 14
16. Al detenerse el macho mueve su cauda hacia atrás
17. El macho mueve su cauda hacia atrás y hacia los lados describiendo un ángulo de casi 180°
18. Estático el macho extiende sus patas IV hacia arriba y las mueve haciendo círculos, la hembra mueve todas sus patas en desorden
19. Estático el macho se acicala con patas IV y prolonga el movimiento de las mismas hasta empujar a la hembra hacia atrás, la hembra a veces se acicala con patas IV
20. El macho se posa deteniéndose sólo con 3 patas mientras que con el resto 5 se limpia un mismo lado del cuerpo
21. Se separa de la hembra siguiendo el movimiento descrito en 19

Duración del apareamiento: 3,646 segundos (aproximadamente 1 hora).

Apareamiento No. 2, filmado el 04/05/2001

Este macho carecía de los dos últimos artejos de las patas I y II derechas, por lo que las pautas conductuales que presentó fueron pocas y no depositó espermatozoides.

1. En posición, la región genital de la hembra sobre la parte dorsal de la cauda del macho, ya cementados
2. Posados el macho se acicala con las patas IV alternándolas, prolongando el movimiento hasta tocar la parte ventral de la hembra o bien sus costados, la hembra se queda quieta o mueve sus patas en desorden
3. El macho trata de desplazarse pero logra hacerlo caminando, mueve las patas rápidamente como si tratara de nadar pero logra avanzar muy poco
4. Se separaron al extraerlos de la cajita de Petri donde fueron filmados

Duración aproximada 1 hora 20 minutos

Apareamiento No. 3, filmado el 8/05/2001

1. Mientras se desplazan el macho golpetea las patas I y II de la hembra con sus patas IV
2. Al posarse ambos se acicalan con patas IV o uno de ellos permanece estático o ambos
3. El macho se golpetea el dorso con patas IV mientras se desplazan
4. La pareja se voltea de modo que el dorso de la hembra queda tocando el sustrato, la hembra mueve sus patas en desorden y el macho puede hacer lo mismo o tocarse su dorso con patas IV
5. El macho posado se detiene con tres patas y con las que quedan libres (incluyendo patas IV) se acicala un mismo lado del cuerpo
6. El macho se desplaza por el sustrato en círculos pequeños a la vez que mueve su cauda de lado a lado en un ángulo de 20°
7. El macho se posa y flexiona sus patas acercando su vientre al sustrato pero sin ponerlo en contacto con él
8. En la posición explicada en 7 pero ahora sí poniendo en contacto su vientre con el sustrato y restregándolo a la vez que con patas IV golpetea las patas de la hembra. En este momento ocurre el depósito del espermatozoides.
9. Después del movimiento descrito 8, el macho eleva su cuerpo y vuelve a flexionar las patas para adelantarlos y acercar a la hembra al sustrato para que tome los espermatozoides.
10. El macho comienza a mover paulatinamente su cauda hasta alcanzar gran velocidad, describiendo un ángulo de 45°, con patas IV golpetea las patas de la hembra, ésta mueve todas sus patas en desorden
11. El macho se detiene y mueve su cauda hacia atrás bruscamente
12. El macho mueve su cauda de manera lateral en ángulo de 50°
13. La misma posición que en 11 pero elevando la cauda y comienza a moverla más despacio
14. La hembra se limpia con patas IV, con patas I golpetea el dorso del macho y este mueve sus patas IV hacia arriba
15. Posado el macho se acicala con patas III y IV, la hembra permanece inmóvil o se pasa las patas IV por el dorso
16. En la misma posición que en 14 pero el movimiento de las patas IV termina con un empujón a la hembra hacia atrás, repitiendo esta conducta hasta que se separan

Duración del apareamiento: 1,662 segundos (aproximadamente 28 minutos).

Apareamiento No. 4, filmado el 8/10/01

1. En posición, el área genital de la hembra sobre la parte dorsal de la cauda del macho, y cementados, las patas IV del macho tienen movimiento libre
2. Mientras se encuentran posados el macho mueve sus patas IV como si se acicalara a sí mismo pero prolongando el movimiento hasta tocar a la hembra en su parte anterior (pedipalpos y patas I y II), ella puede quedarse quieta, acicalarse, mover todas las patas en desorden o moverlas rápidamente como si tratara de desplazarse
3. Al desplazarse nadando o caminando el movimiento es dirigido casi siempre por el macho y a veces por la hembra
4. Posado el macho, comienza a mover su cauda levemente hacia atrás y hacia arriba
5. Posado el macho flexiona sus patas I, II y III acercando su parte ventral al sustrato mientras mueve ligeramente su cuerpo de izquierda a derecha, movimiento que aumenta paulatinamente de velocidad, hasta que se detiene en seco recuperando la posición original
6. Luego de caminar un poco sobre el sustrato el macho vuelve a posarse y extiende las patas I, II y III como si fuera un tripié y mueve su cuerpo como si restregara su parte ventral en el sustrato, mientras que mueve las patas IV como si se acicalara prolongando el movimiento. En este momento ocurre el depósito del espermátforo. hasta tocar a la hembra mientras ésta se acicala y mueve un poco sus patas delanteras
7. Estando en la posición descrita en 6, el macho flexiona las patas I, II y III y mueve su cuerpo hacia delante hasta que la región genital de la hembra queda sobre el área de sustrato en la que anteriormente se situaba la región genital de él, al parecer en este momento el macho ofrece los espermátforos depositados en el sustrato a la hembra
8. Recuperando la posición original, el macho se mueve un poco de lugar y comienza paulatinamente a mover su cuerpo de un lado a otro y luego camina un poco por el sustrato
9. Posado el macho comienza a mover su cauda de lado a lado, a la vez que hace girar un poco a la hembra sobre el eje de su cauda, se detiene por dos o tres segundos y continúa
10. Estando quieto da tres o cuatro aventones hacia atrás a su cauda y se queda quieto por uno o dos segundos y vuelve a hacerlo, puede flexionar las patas para darse más impulso al aventarse
11. Partiendo del movimiento descrito en 11, el macho comienza a mover su cauda hacia los lados en un ángulo de 180°, y al mismo tiempo que la eleva, el movimiento va aumentando paulatinamente en velocidad y brusquedad, y de la misma manera disminuye en velocidad pero no en brusquedad, hasta que sólo consiste en aventar la cauda hacia arriba más que hacia los lados
12. Posado el macho levanta un poco su cauda y lentamente recobra la posición original
13. El macho empuja a la hembra con sus patas IV y logra desprenderla un poco cuando ésta gira lentamente hacia la izquierda 180° sobre el eje de la cauda del macho, hasta que quedan en posición encontrada y se desprenden sin dificultad

Duración del apareamiento: 4,667 segundos (aproximadamente 1 hora 18 minutos).

Apareamiento No. 5, filmado el 18/10/01

1. En posición, el área genital de la hembra sobre la parte dorsal de la cauda del macho, cementados, las patas IV del macho tienen movimiento libre
2. Posados, las patas IV del macho pueden encontrarse dirigidas hacia atrás recargadas sobre la hembra, o bien el macho puede acicalarse prolongando el movimiento hasta tocar a la hembra, ésta se acicala o mueve todas sus patas en desorden
3. Al desplazarse nadando o caminando por acción del macho, éste mantiene quietas las patas IV, o puede acicalarse prolongando el movimiento hasta tocar a la hembra, o también las puede mover como remos pero sin dejar de tocar a la hembra
4. Se posa por más de un minuto sin hacer ningún movimiento
5. Se posa y hace un movimiento leve del cuerpo hacia arriba y hacia los lados, a la vez que acerca su parte ventral al sustrato, al mismo tiempo mueve las patas IV tocando a la hembra. En este momento ocurre el depósito del espermatóforo.
6. Partiendo de la posición descrita en 4, el macho adelanta su cuerpo flexionando sus patas luego comienza a ladear un poco su cuerpo y vuelve a desplazarse
7. Posado hace girar a la hembra sobre el eje de su cauda
8. Posado, el macho mueve su cauda hacia arriba
9. Posado, el macho se acicala con las patas IV y prolonga el movimiento hasta empujar a la hembra
10. Se desprenden con cierta facilidad

Duración del apareamiento: 7,576 segundos (aproximadamente 2 horas 6 minutos).

Apareamiento No. 6, filmado el 29/11/2001

Se trata del mismo macho que fue filmado el 18/10/2001. En este apareamiento, pudo observarse claramente el espermatóforo.

1. La hembra se sujeta de la cauda del macho con todas sus patas, el macho se sujeta del sustrato tratando de escapar, en el forcejeo la hembra queda completamente sobre él pero en posición encontrada, después de 30 segundos la hembra recupera su posición colocando su región ventral (cercana a la genital) sobre la cauda del macho. Después de un minuto la hembra puede mover todas sus patas rápidamente como si buscara desplazarse, mientras que el macho se posa o desplaza dejando sus patas IV por debajo de la hembra, ya ocurrió la cementación
2. Posados, el macho mueve libremente sus patas IV tocando con una de ellas a la hembra en la parte anterior
3. Posados el macho se toca su parte dorsal prolongando el movimiento hacia arriba y por lo tanto tocando las patas de la hembra
4. Ya bien cementados se desplazan activamente nadando o caminando
5. Posados sobre una hoja de *Elodea* spp., el macho comienza a dar pequeños pasitos con las patas flexionadas, acercando su parte ventral al sustrato y moviendo su cuerpo un poco hacia los lados como si temblara
6. Flexionando las patas acerca completamente su vientre al sustrato, mientras que se toca la parte dorsal con las patas IV, o bien se mueve un poco hacia los lados. En este momento ocurre el depósito del espermatóforo.
7. El macho se incorpora y adelanta su cuerpo abriendo y tensando las patas, colocando la abertura genital de la hembra sobre el espermatóforo
8. Se incorpora y camina un poco por el sustrato volviendo a posarse
9. Caminando por el sustrato comienza a girar la cauda sobre su propio eje (como molinillo) formando un ángulo de unos 30° con respecto a la horizontal (15° hacia cada lado), se observa como si agitara a la hembra
10. Posado, continua con el movimiento descrito anteriormente pero lo hace más veloz y brusco, al mismo tiempo que golpetea a la hembra con sus patas IV
11. Se detiene bruscamente extendiendo sus patas y elevando el cuerpo y la cauda aventando ésta hacia atrás y hacia arriba
12. Del modo descrito en 11, avienta la cauda hacia arriba y hacia los lados
13. Comienza a mover su cuerpo y la cauda hacia los lados bruscamente, manteniendo las patas con que se sujeta flexionadas y las patas IV extendidas hacia arriba o bien descansando sobre sus costados, el movimiento disminuye paulatinamente de velocidad
14. Se detiene dejando la cauda elevada y mueve las patas IV como remos tocando los costados de la hembra
15. Posados el macho se queda inmóvil y la hembra mueve ocasionalmente sus patas
16. Posado el macho se acicala y prolonga el movimiento hasta tocar la parte ventral de la hembra justo por delante del sitio de fijación, ejerciendo cierta presión, hasta que la separa de su cuerpo

Duración del apareamiento: 4,508 segundos (aproximadamente 1 hora 15 minutos).

X.2 MATERIAL

X.2.1 MATERIAL DE CAMPO

1. red entomológica aérea
2. bolsas de plástico de 40X60 cm.
3. cubetas
4. tamices de 1.4mm y 0.297 mm. de abertura de malla
5. frascos de plástico de 500 ml. con tapa
6. goteros de plástico
7. ligas
8. marcador indeleble
9. lápiz y pluma
10. libreta de campo
11. charolas de disección blancas sin cera
12. lámpara de mano
13. cuerda
14. botas de hule

X.2.2 MATERIAL DE LABORATORIO

1. frascos de vidrio de 150 ml. de capacidad
2. frascos de vidrio de 15 ml. de capacidad
3. agua aireada
4. bombas de aire
5. mangueras
6. distribuidores
7. tes de plástico
8. llaves de paso
9. piedras aereadoras
10. *Daphnia* spp. (como alimento vivo)
11. *Elodea* spp. (como sustrato de reposo y sitio de oviposición)
12. termómetro
13. pecera de 10 litros de capacidad
14. líquido de Koenike
15. portaobjetos
16. cubreobjetos
17. gelatina glicerizada
18. agua destilada
19. microscopio estereoscópico Nikon modelo SMZ-2T con interfase para videocámara
20. videgrabadora SONY modelo SLV-LX50 VHS
21. cámara de video a color HITACHI modelo KP-D51
22. televisión MITSUI
23. microscopio óptico Zeiss con cámara clara
24. reloj de pulso digital
25. viales de diferentes capacidades
26. charolas de disección blancas sin cera
27. agujas de disección
28. etiquetas de papel albanene
29. maskin tape
30. lápiz y pluma
31. bitácora