



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

EFFECTO DE LA PROPORCIÓN SEXUAL OPERACIONAL
EN LA CONDUCTA PREVIA AL APAREAMIENTO DE
Arrenurus (Megaluracarus) zitavus COOK, 1980
(ACARI: HYDRACARINA)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

MARCIA MARÍA RAMÍREZ SÁNCHEZ

DIRECTORA DE TESIS: DRA. CRISTINA CRAMER HEMKES

MÉXICO, D.F.,

MAYO 2006



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Reconocimientos

El presente trabajo se realizó bajo la dirección de la Dra. Cristina Cramer Hemkes en el laboratorio de Acarología "Anita Hoffmann" de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Para la realización de mis estudios de Maestría, gocé de la beca con número de registro **172959** otorgada por el CONACYT- Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología; así como de la beca complementaria otorgada por la DGEP-Dirección General de Estudios de Posgrado, durante los cuatro semestres.

Al proyecto **PAPIIT IN218403**.

A los miembros del comité tutorial:

M. en C. Enrique González Soriano

Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo

Agradecimientos

A la Dra. Cristina Cramer por aceptar dirigir este trabajo y por su entusiasmo

Al M. en C. Gerardo Rivas por su amistad y los jalones de orejas

Al M. en C. Enrique González y al Dr. Carlos Cordero por su invaluable aportación

A la Dra. Nora Galindo y la M. en C. Michelle Gold, por las facilidades prestadas para la realización de las filmaciones en el laboratorio de Morfofisiología Animal de la Facultad de Ciencias, UNAM

A la Biol. Karla Rodríguez por su apoyo en las colectas y su amistad

A la Sra. Celia Cramer por su hospitalidad y su pastel de chocolate

Al Dr. Juan Morales-Malacara por su apoyo

A los compañeros del laboratorio de Acarología de la Facultad de Ciencias, UNAM

A Luis por lo que hemos logrado y su infinita paciencia

A mis amigos y compañeros de la Facultad de Ciencias (en orden alfabético Anahí, Arelí, Arturo, China, Chino, Donají, Emmanuel, Ethel, Florecita, Gaby, Godot, Isra, Iván, Karina, Meli, Nino, Pirri, Rick, Ruy, Sara, Yadira) por tratar de comprenderme y aceptarme como soy

Y finalmente, a mi madre y hermanos por que les debo lo que soy

Contenido

	Pág.
Resumen.	1
Abstract.	3
I. Introducción.	5
II. Objetivo general.17
II.1 Objetivos Particulares.17
III. Metodología.	18
III.1 Trabajo de Campo.18
III.2 Trabajo de Laboratorio.19
III.2.1 Mantenimiento.19
III.2.2 Manipulación experimental.	20
III.3 Registro y análisis de datos.23
IV. Resultados.	24
IV.1 Descripción de pautas conductuales.24
IV.2 Efecto de la PSO.28
V. Discusión.	31
V.1 <i>Detección</i>	32
V.2 Postura de <i>ofrecimiento</i>35
V.3 <i>Monta</i>38
VI. Conclusiones.	50
VII. Literatura citada.	52

Índice de Cuadros, Figuras y Gráficos

	Pág.
Figura 1. Dimorfismo sexual en <i>Arrenurus (Megaluracarus) zitavus</i>	14
Figura 2. Depósito del espermátforo en <i>A. zitavus</i>15
Cuadro 1. Abundancias y proporción sexual por laguna y por época de colecta de <i>A. zitavus</i> . 19	
Figura 3. <i>Detección</i>24
Figura 4. Postura de <i>ofrecimiento</i>25
Figura 5. <i>Monta</i>27
Cuadro 2. Efecto de la variación en la proporción sexual operacional.29
Cuadro 3. Valores mínimos de significancia de la prueba de Tukey.29
Figura 6. Frecuencia de <i>detección</i> , postura de <i>ofrecimiento</i> y <i>monta</i>30
Figura 7. Duración de <i>detección</i> , postura de <i>ofrecimiento</i> y <i>monta</i>30
Figura 8. Posición de las patas IV del macho durante la 'readiness position'.35

RESUMEN

El comportamiento reproductivo de los organismos, puede ser modificado por factores como la selección intra- e intersexual, la variación espacio-temporal en la proporción sexual operacional PSO (definida como el número de hembras fértiles entre el número de machos activos sexualmente), así como por el sistema de apareamiento de la especie. En varias especies, se ha demostrado que al variar la PSO, se alteran diversos aspectos de la competencia, las señales de atracción y cortejo, los criterios de elección, el resguardo copulatorio y la ocurrencia de apareamientos múltiples; si la variación es muy grande puede ocurrir un intercambio de los papeles sexuales.

En la mayoría de los géneros de hidracáridos estudiados, el comportamiento reproductivo se ha abordado de manera descriptiva, sólo en algunas especies se han analizado teorías como la elección femenina y el conflicto intersexual. El comportamiento reproductivo de *Arrenurus (Megaluracarus) zitavus* Cook, 1980 nativa del sureste de México, se describió en 2002 por Ramírez-Sánchez; en condiciones de laboratorio se ha observado que la proporción sexual está ligeramente sesgada hacia las hembras, las cuáles emergen después que los machos y son más longevas, también se observó que aparentemente ambos sexos participan de manera activa en el inicio del apareamiento. Con base en esta información el presente trabajo busca definir si, la conducta de cortejo en ambos sexos de *A. zitavus* se modifica al variar un aspecto poblacional (la PSO), es decir, si puede cambiar su nivel de selectividad. Después de ser recolectados, los adultos de *A. zitavus* fueron separados por sexo y mantenidos en el laboratorio en condiciones naturales de temperatura, humedad y fotoperiodo. Se incluyeron al azar en tres proporciones sexuales diferentes: tratamiento A, sesgo a machos; B, sesgo a hembras y C un macho y una hembra, de los que se realizaron 20 repeticiones. Se describieron tres pautas conductuales: *detección* y postura de *ofrecimiento* en los machos, y *monta* en las hembras y se registró la frecuencia y duración de las mismas. Las pautas observadas se han descrito en otras especies de arrenúridos, y la

detección incluso para algunos crustáceos. Los datos obtenidos fueron sometidos a un ANOVA, con una prueba post-hoc de Tukey, cuando hubo diferencias significativas. Se encontró que la frecuencia de *detección* fue significativamente mayor bajo los tratamientos B y C que en A, pero no hubo diferencias entre B y C. Para la frecuencia de *ofrecimiento* se obtuvo un valor de significancia marginal, la prueba post-hoc evidenció que la frecuencia en B fue mayor que en A, y que entre C y los tratamientos A y B no hubo diferencias. Para la frecuencia de *monta* se obtuvo que ésta fue significativamente mayor bajo el tratamiento A que en B, y éste a su vez mayor que C, entre los tratamientos A y C no hubieron diferencias significativas. Para los datos de duración no se obtuvieron diferencias significativas entre los tratamientos. Los resultados obtenidos indican que en *A. zitavus*, las pautas conductuales descritas son desencadenadas por señales químicas, táctiles y visuales de atracción de la pareja. Al parecer los individuos no se vuelven selectivos al haber más parejas disponibles, sino que se muestran más dispuestos al apareamiento. En el caso de las hembras, esto se explicaría si obtuvieran beneficios del apareamiento; en los machos se observó cierta resistencia a los intentos de monta de las hembras, lo que podría indicar que el apareamiento les resulta costoso o que es un modo de evaluar la capacidad femenina por su persistencia. El hecho de que las conductas masculinas precedieran a la femenina la mayoría de las veces, parecen indicar que el encuentro de los sexos y la ocurrencia de la cementación son definidos por la hembra, quien elige entre los machos que realizan despliegues visuales o evalúan a los que no lo hacen tratando de montarlos. Una explicación alternativa a la disposición observada en ambos sexos, es que se trate de una estrategia para contrarrestar la alta mortalidad durante la fase larvaria. La limitada disponibilidad de organismos, obligó a que no se mantuviera constante la densidad entre los tratamientos, y no fue posible definir su efecto en los resultados obtenidos. Se estudia por primera vez el comportamiento reproductivo de una especie mexicana de *Arrenurus*, ante la alteración experimental de un parámetro social como la proporción sexual operacional.

ABSTRACT

Mating behavior is modified by the intensity of intra and inter-sexual selection, operational sex ratio OSR (number of sexually active males: number of fertile females) biases and the specific mating system. In many species OSR biases affect competence, mate attraction and courtship signals, mate choice criteria, mate guarding and the occurrence of multiple mating. Mating behavior has been described as ethograms in most water mite genera, but female choice and intersexual conflict theories has been tested only in a few species. Mexican water mite *Arrenurus (Megaluracarus) zitavus* presents sex ratio lightly female biased, females live more than males and emerge late (in laboratory conditions); apparently both sexes actively take part at the beginning of mating. OSR was experimentally biased to examine the effect of this social factor on the mating behavior of both sexes in *A. zitavus*.

After been collected, adult individuals of *A. zitavus* were sorted by sex and maintained at laboratory conditions. Individuals were assigned randomly for one of the three treatments, with 20 replicates. Treatment A (OSR male biased), three males by one female; B (female biased), one male by three females and, C (1:1) one male by one female.

The frequency and duration of three behaviors: *detection* and *offering* position in males, and *mounting* in females, was registered. All behaviors have been reported in another arrenurid water mites and *detection* in some crustaceans. Data were log-transformed and analyzed with ANOVA. There were significant differences between treatments in the frequency of the three behaviors, but not related to duration. *Detection* frequency was larger in B and C than in A, with no difference between B and C; *offering* position frequency was larger in B than A, with no difference between A- B - C; *mounting* frequency was larger in A than B, and B larger than C, no difference shown between A and C.

It seems that mating behavior in *A. zitavus* is elicited by chemical, tactile and visual signals of mate attraction. Neither males or females become more selective as the number of mates

increased; nevertheless they were willing to mate. For females, mating is convenient when they obtain additional benefits; it seems probably that mating is expensive for *A. zitavus* males, since they frequently reject females' mounting attempts. However, reject mounting could be as well another way to evaluate the reproductive capacity of females. Apparently, sex encounter and cementation process are determined by females who choose between males that show or not displaying behaviors, since males' behavior mostly occur before females' activity. An alternative explanation to willingness in both sexes, can be considered a strategy to offset mortality suffer during larval stage.

It was not possible to define density effects on mating behavior. This study represents the first observation of experimental mating behavior, modifying a social parameter, the PSO, in a Mexican species of *Arrenurus* water mites.

I. INTRODUCCIÓN

La selección sexual, es una fuerza evolutiva que favorece la aparición de rasgos morfológicos, fisiológicos y conductuales, que afectan la habilidad de los individuos para obtener parejas, incrementando su éxito reproductivo (Drickamer *et al.*, 1996; Futuyma, 1998). La selección *intrasexual* se presenta cuando los individuos de un sexo (generalmente los machos) compiten directamente por el acceso a los del sexo contrario, favoreciéndose el desarrollo de caracteres como armamentos, gran tamaño corporal, conductas agresivas y capacidad de búsqueda, entre otros. La selección *intersexual* se da cuando el sexo limitante (casi siempre las hembras ya que invierten más recursos en la producción de los gametos, el desarrollo de los cigotos y el cuidado de las crías) ejerce presión selectiva sobre atributos morfológicos, químicos y conductuales que presentan los individuos del sexo contrario, y que funcionan como señales, tales son la coloración, los despliegues de cortejo, la capacidad de ofrecer beneficios "materiales" como alimento o sitios de refugio y oviposición (Thornhill y Alcock, 1983). Ambos tipos de selección sexual pueden dar lugar a diferencias en los caracteres sexuales primarios y secundarios entre hembras y machos, lo cual se denomina dimorfismo sexual (Ryan, 1997).

La selección *intersexual* o *elección de pareja* es un mecanismo importante ya que las hembras al elegir a ciertos individuos sobre otros, pueden beneficiarse aumentando su fecundidad y/o fertilidad, obteniendo beneficios materiales como alimento, refugio, sitios de oviposición, cuidado parental, o bien, beneficios indirectos como complementariedad fenotípica, uniones a largo plazo o un buen genotipo que será heredado a su progenie (Halliday, 1983). Dado que la selección sexual actúa simultáneamente sobre muchos caracteres, las características de la pareja susceptibles de elección pueden ser diversas y no siempre evidentes, hay caracteres que no se relacionan con la calidad del individuo y sólo sirven como atrayentes, su aparición y permanencia se explica por un proceso denominado selección desbocada de Fisher, en el que las hembras se benefician de elegir esos rasgos

porque así producirán hijos que serán atractivos para otras hembras. Existen otros caracteres que al parecer se relacionan directamente con la calidad de la pareja o que hasta pueden ser indicadores de la obtención de beneficios inmediatos por los individuos selectivos (Bradbury y Vehrencamp, 1998; Fedorka y Mousseau, 2004).

Cuando el desenlace óptimo de las interacciones macho-hembra es diferente para cada sexo ocurre un fenómeno llamado *conflicto sexual* y bajo este escenario se espera que evolucionen juegos de adaptaciones antagónicas, es decir, que ocurra una coevolución sexualmente antagonista (Chapman *et al.*, 2003). El apareamiento genera un conflicto entre los miembros de la pareja ya que tanto aceptarlo como rechazarlo genera costos y beneficios para el individuo. Las hembras pueden ganar un incremento en su adecuación al retardar o rechazar la cópula si: el transporte y mantenimiento del esperma resulta costoso fisiológicamente, cuando sufren daño físico durante el apareamiento, si requieren alejarse del sitio de nacimiento para evitar la endogamia o para buscar un sitio de oviposición óptimo, o si su esperanza de vida es lo suficientemente grande como para esperar un macho de mayor calidad que el actual. Mientras que pueden beneficiarse aceptando o promoviendo el apareamiento si el número de machos es limitado, si consiguen una mayor variabilidad genética de su progenie y si reciben sustancias nutritivas y/o estimulantes (que en algunos casos inhiben la receptividad promoviendo la maduración de los ovocitos y la oviposición), entre otros (Cordero, 1995; Arnqvist y Nilsson, 2000). Los machos, por su parte, pueden beneficiarse de que la hembra acepte cuanto antes sus intentos de apareamiento, cuando no invierten en su progenie más que los gametos, cuando corren el riesgo de que otros machos localicen y tengan acceso a su pareja, cuando su esperanza de vida es muy corta, cuando el número de hembras es limitado, entre otros (Thornhill y Alcock, 1983). El criterio importante es el costo para cada sexo de resistir y persistir: cuando los sexos son de tamaño similar, puede ser energéticamente menos costoso para la hembra, prevenir el apareamiento que para un macho tratar de forzarla, por el contrario, cuando los machos son sustancialmente

más grandes que las hembras, éstas pueden sufrir un costo energético muy alto; el conflicto será ganado por el sexo que pueda elevar los costos de resistencia o persistencia para el sexo contrario hasta que éste se rinda, así, los machos tratarán de incrementar sus posibilidades de aparearse, y las hembras de no hacerlo o de hacerlo en las mejores circunstancias posibles (Clutton-Brock y Parker, 1995).

El comportamiento reproductivo en general, es modificado por diversos factores como la importancia relativa de la selección intra- e intersexual, la variación espacio-temporal en la proporción sexual operacional (PSO) definida como el número de hembras fértiles y receptivas entre el número de machos activos sexualmente, así como el sistema de apareamiento de la especie, determinando en gran parte, qué sexo realizará la búsqueda de la pareja y presentará los despliegues de cortejo, cuál será selectivo o presentará resistencia y con qué frecuencia ocurrirá el apareamiento, entre otros (Davies, 1991; Bradbury y Vehrencamp, 1998; Chapman *et al.*, 2003).

Si existen costos asociados con la elección de pareja, el cortejo y la cópula, teóricamente se espera que el comportamiento reproductivo, incluyendo las preferencias de apareamiento, sean modificados de la siguiente forma. Si los costos de elegir son grandes, las hembras serán menos selectivas o imitarán las decisiones de otras hembras (por ejemplo, si con la cópula se incrementa el riesgo de depredación, las hembras pueden responder a tal costo disminuyendo la frecuencia o duración de la cópula). En el caso de los machos, cuya adecuación se incrementa con el número de apareamientos obtenidos, se espera que los costos del apareamiento tengan un menor efecto sobre su comportamiento que los beneficios; de este modo en especies sin cuidado paternal donde las hembras varían en su calidad genética y en su habilidad para producir progenie, los machos se beneficiarían siendo selectivos (Katvala y Kaitala, 2001).

Es común que en las poblaciones, la PSO se encuentre equilibrada o ligeramente desviada hacia los machos, lo que provoca que las hembras sean el sexo limitante y los

machos compitan por ellas; cuando la PSO está desviada hacia las hembras, el patrón se revierte y el valor relativo de la inversión masculina en la reproducción es lo suficientemente alto como para limitar la fecundidad femenina, los machos se convierten en el sexo selectivo y evalúan a las hembras con base en caracteres indicadores de su fecundidad, esto se conoce como elección masculina, y existe evidencia que sugiere que este fenómeno está muy extendido entre los insectos y otros animales (Enders, 1993; Simmons y Siva-Jothy, 1998; Bonduriansky, 2001).

Un gran número de especies tanto de invertebrados como de vertebrados, presenta proporciones sexuales sesgadas hacia uno u otro sexo temporal o permanentemente (Thornhill y Alcock, 1983). En algunos casos el sesgo se explica por la acción de factores ambientales: dependiendo de la intensidad de las condiciones desfavorables en relación con las condiciones óptimas, la tasa de inversión de la población puede desviarse hacia el sexo que reditúa mayores recompensas de adecuación bajo condiciones adversas (Strohm y Linsenmair, 1997). También existen factores genéticos y extra-cromosómicos que pueden dar lugar a la variación en la proporción sexual en las poblaciones, en varias especies de crustáceos peracáridos, se han encontrado genes autosómicos que provocan que las hembras genéticamente determinadas maduren como machos, mientras que factores extra-cromosómicos de bacterias o viriones, aparentemente producen el efecto contrario (Shuster y Sassaman, 1997). La infección por parásitos también puede provocar un sesgo en la proporción sexual de la progenie producida por un individuo. *Wolbachia* es una bacteria endoparásita que se transmite de manera vertical en varios grupos de invertebrados como insectos, crustáceos, ácaros y nemátodos; la infección por este tipo de bacterias produce efectos como incompatibilidad citoplasmática, inducción de partenogénesis, muerte de los machos, feminización, entre otros, lo cual sesga las proporciones sexuales de la progenie producida (Weeks *et al.*, 2002).

En varios grupos tanto de invertebrados como de vertebrados, se ha demostrado que al variar espacial o temporalmente la PSO en una población, se pueden modificar varios aspectos del comportamiento reproductivo, tales como la competencia por parejas, la intensidad de las señales de atracción y de cortejo, el rigor de los criterios de elección, la duración e intensidad del resguardo pre- y post-cópula, la aceptación del apareamiento, los apareamientos múltiples y el tiempo transcurrido entre éstos, entre otros. Incluso, si la variación en la PSO es muy grande, es posible que ocurra un cambio en los papeles sexuales (Forsgren *et al.*, 2004).

Para que tenga lugar el apareamiento primero deben ocurrir la atracción y el encuentro de los sexos, lo cual ocurre porque uno o ambos sexos emiten señales para comunicar a qué especie pertenecen, su sexo y su estado reproductivo, entre otra información. Generalmente, existe una correlación entre el tipo de señales emitidas y el sexo de los individuos, los machos presentan llamados complejos, colores vistosos y desarrollan estructuras y despliegues conductuales muy elaborados, mientras que las hembras tienden a emitir señales químicas; posiblemente, esto se deba al alto costo que implica emitir señales auditivas y visuales y desarrollar estructuras y despliegues conductuales complejos (Bradbury y Vehrencamp, 1998).

La determinación de los papeles sexuales depende también de la inversión relativa de los sexos y la varianza en la calidad reproductiva de la pareja; en los sistemas reproductivos convencionales, las hembras son selectivas debido a que su inversión en la reproducción excede a la de los machos (Hockham y Ritchie, 2000). Sin embargo, cuando los machos proveen eyaculados costosos o regalos nupciales a las hembras, invierten en cortejos o cópulas prolongadas, o pelean por hembras en particular, cada apareamiento reduce el número de cópulas potenciales futuras del macho, entonces se espera que dichos costos favorezcan la selectividad masculina. Cuando la proporción sexual está desviada hacia las hembras, pueden disminuir los costos de búsqueda y evaluación para los machos al haber

agregaciones de hembras o solicitar ellas mismas los apareamientos, lo que también puede favorecer la selectividad masculina (Bonduriansky, 2001).

La inversión de los papeles sexuales puede ser facultativa, y ocurrir cuando escasean recursos como alimento y sitios de oviposición y/o refugio. En el pez *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae) la PSO varía de desviada hacia los machos al inicio de la temporada reproductiva a desviada a las hembras hacia el final, esto provoca un cambio en la conducta agonística y de cortejo presentada por ambos sexos; las interacciones agonísticas entre los machos declinan conforme avanza la temporada, mientras aumentan entre las hembras, es decir, la competencia masculina es reemplazada por la competencia femenina a medida que cambia la PSO, en las actividades de cortejo se observa el mismo patrón (Forsgren *et al.*, 2004).

La mayoría de las especies de ácaros dulceacuícolas muestran algún grado de dimorfismo sexual, en poblaciones de varias especies se han registrado proporciones sexuales desviadas hacia algún sexo, también presentan toda la gama de transferencia del esperma desde el depósito de espermátóforos en ausencia de la hembra hasta la cópula en sentido estricto, además en un cuerpo de agua pequeño se puede encontrar una gran diversidad de especies y poblaciones abundantes (Smith *et al.*, 2001).

Dado el tipo de desarrollo y los hábitos que presenta cada estado y estadio de vida de los ácaros acuáticos, algunos autores consideran como proporción sexual *primaria* la de los huevos al momento de la oviposición, *secundaria* al momento de la emergencia de los adultos, y *terciaria* a la encontrada en el campo al recolectar adultos de edad desconocida (Proctor, 1989). Existen varias explicaciones al sesgo en las proporciones sexuales terciarias encontradas en diversos estudios sobre hidracáridos. Primero, al parecer las preferencias de microhábitat dentro del cuerpo de agua difieren entre los sexos, las hembras ovígeras migran hacia áreas particulares para ovipositar, mientras que los machos sexualmente activos deambulan por los diferentes biotopos en busca de hembras receptivas, lo cual también aumenta su riesgo de ser depredados (Bader, 1980; Proctor, 1996). Segundo, al

parecer la duración del ciclo de vida difiere entre los sexos ya que se ha observado que los machos mueren luego de finalizar su periodo de actividad sexual, mientras que las hembras pueden sobrevivir durante meses luego de haber concluido la oviposición (Proctor, 1989). Tercero, en algunas especies ocurre protandria: los machos de ciertas especies de Spermophoridae y Lebertidae emergen semanas antes que las hembras y mueren antes que éstas. Finalmente se propone que las hembras de algunas especies como *Arrenurus manubriator* podrían estar predispuestas genéticamente a producir hijos o hijas, tal como ocurre en algunos dípteros del género *Sciara*, sin embargo esto no se ha comprobado (Proctor, 1996).

En los ácaros acuáticos el alcance de la madurez sexual y/o el inicio del proceso reproductivo, se relacionan directamente con el tipo de huésped explotado por su larva, y con la temporalidad de los cuerpos de agua en que habitan. Los hidracáridos (Hydracarina) junto con algunos grupos terrestres se clasifican dentro del taxón Parasitengona, cuyos miembros se caracterizan por presentar desarrollo holometábolo con una larva hexápoda de hábitos ectoparásitos, y juveniles y adultos de vida libre (Smith *et al.*, 2001); en *Arrenurus manubriator* y algunas especies de Pionidae e Hygrobatidae, las larvas se convierten directamente en juveniles (Proctor y Smith, 1994). Los adultos de las diferentes especies de hidracáridos, emergen en distintos momentos del año, y el apareamiento puede ocurrir tiempo después de la emergencia y no inmediatamente como en otras especies de artrópodos, así, los que emergen en la primavera pueden retrasar el apareamiento hasta principios del otoño (Jivoff y Hines, 1998; Proctor, 1989; Mathews, 2002). En los hidracáridos la búsqueda y atracción de las parejas se realizan principalmente a través de señales químicas emitidas por los individuos y liberadas al medio o dejadas en el sustrato y por señales de contacto directo (Evans, 1992). Los ácaros poseen conjuntos de sedas en el idiosoma y en los apéndices, que constituyen los principales receptores táctiles y químicos, y en algunos grupos, han tomado participación secundaria en la locomoción, la alimentación y

el apareamiento (Smith *et al.*, 2001). En los artejos distales de las patas y pedipalpos, se encuentra una variedad de estructuras setiformes especializadas que funcionan como quimiorreceptores, denominadas *solenidia*; en los hidracáridos dichas estructuras se concentran en los pedipalpos y en los dos primeros pares de patas, presentan una superficie porosa y un lumen hueco a lo largo del cual corren las dendritas de las células sensoriales, esta morfología es típica de los quimiorreceptores de otros grupos de ácaros y artrópodos (Baker, 1996; Smith *et al.*, 2001). Por otra parte, las señales visuales, también podrían ser utilizadas en los ácaros acuáticos para la comunicación e identificación intraespecífica, ya que poseen ojos laterales pareados encerrados en unas cápsulas semejantes a lentes, los cuales al parecer les permiten detectar la dirección e intensidad de la luz, y en algunos grupos, la longitud de onda (Smith *et al.*, 2001). En cuanto a la coloración del cuerpo, la mayoría de las especies de los grupos más antiguos como Hydrachnoidea, Eylaiioidea e Hydryphantoidea, son rojos como los Parasitengona terrestres; mientras que los miembros de otras superfamilias como Lebertioidea, Hygrobatoidea y Arrenuroidea, cuyo cuerpo en algunas especies suele ser muy esclerosado, el tegumento presenta varios matices de rojo, naranja, amarillo, verde o azul, lo que, aunado a la tonalidad dada por el contenido de los órganos internos, genera un intrincado patrón de coloración combinando colores contrastantes (Smith *et al.*, 2001).

Al parecer, el sistema de apareamiento predominante en los ácaros acuáticos es la poliginia en sus diferentes modalidades; los machos de las diferentes especies pueden variar marcadamente en las tácticas que emplean para tener acceso a las hembras receptivas y en el grado de asociación con sus parejas; en algunas especies no existe contacto directo entre los miembros de la pareja, en otras puede haber sólo contacto visual o químico, mientras que en otras, ambos sexos interactúan activamente para que ocurra la transferencia del espermatóforo (Michalska y Boczek, 1991). Sin embargo, posiblemente en algunas especies ocurra poliandria ya que se ha observado que las hembras pueden tomar los espermatóforos

depositados por diferentes machos o aparearse varias veces en el mismo ciclo reproductivo. Las hembras de *Unionicola minor* recogen varios espermátóforos en poco tiempo, los cuales no necesariamente provienen del mismo macho (Proctor, 1989). Las hembras de algunas especies de *Arrenurus* pueden aparearse varias veces en periodos cortos de tiempo, aunque se ignora si toman todos los espermátóforos depositados por los machos y si almacenan y utilizan su esperma (Proctor, 1992b; Ramírez-Sánchez, 2002).

En la mayoría de los géneros de hidracáridos en los que se ha estudiado el comportamiento reproductivo, éste se ha abordado de manera descriptiva y comparativa, sólo en algunas especies han tratado de probarse teorías como la elección femenina sobre atributos morfológicos de los machos (Proctor *et al.*, 1995) y el conflicto intersexual explicado a través de la conducta de ambos sexos (Proctor y Wilkinson, 2001). Las especies del género *Arrenurus*, han sido muy utilizadas en este tipo de estudios debido que la mayoría presentan un dimorfismo sexual marcado, permitiendo distinguir entre los sexos a simple vista; aunque el patrón conductual de transferencia del esperma es similar para todas las especies estudiadas, el tipo de modificación morfológica de los machos se asocia directamente a la conducta de transferencia del esperma adoptada por cada especie (Cook, 1974). Particularmente las especies del subgénero *Megaluracarus*, son muy diversas y abundantes en los cuerpos de agua del sureste mexicano (Cook, 1980), una de ellas es *Arrenurus (Megaluracarus) zitavus* Cook, 1980, que es un buen ejemplo del dimorfismo sexual presente en estas especies. La morfología de ambos sexos es típica del subgénero, en los machos la parte posterior del idiosoma se modifica en una *cauda* que es de forma cilíndrica y ligeramente aplanada dorso-ventralmente en su parte distal, las hembras tienen un cuerpo globoso con ligeras protuberancias (Fig. 1) (Cook, 1980). La coloración es semejante en hembras y machos, predomina el color azul claro o verdoso con algunas tonalidades amarillentas, pueden presentar algunas manchas en azul oscuro y gris en la

parte dorsal; comúnmente el contenido de las estructuras internas se observa a través de la cutícula dándoles una tonalidad oscura y a veces blanquecina.

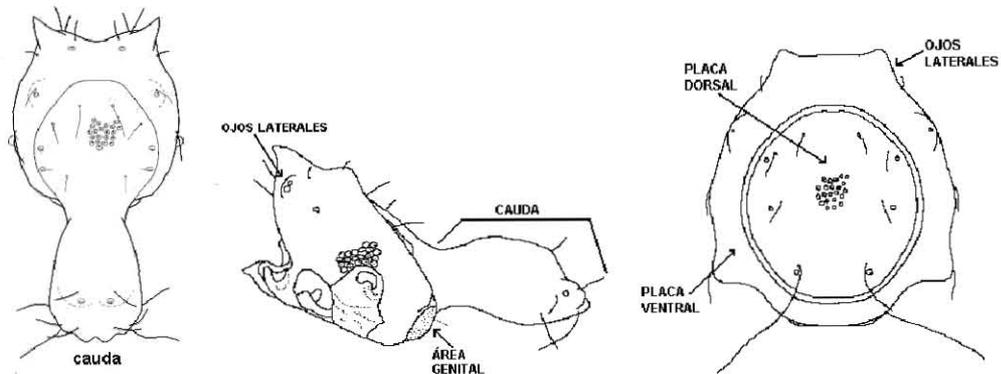


Figura 1. Dimorfismo sexual en *Arrenurus (Megaluracarus) zitavus*. Vista dorsal y lateral del idiosoma del macho (izquierda), y vista dorsal del idiosoma de la hembra (derecha), se muestran sin patas. Tomado de Cook (1980).

En *A. zitavus* se ha descrito recientemente el comportamiento reproductivo, encontrándose similitudes con lo referido para otras especies del género, con algunas variaciones en cuanto a la complejidad y duración de las pautas y la duración total del apareamiento (Ramírez-Sánchez, 2002). La transferencia del espermatozoides es indirecta a través del depósito de espermatozoides en el sustrato, pero ambos sexos tienen que entrar en contacto estrecho y permanecer así para que ocurra, por lo que, a dicha asociación se le puede llamar *apareamiento* sin que implique la ocurrencia de cópula en sentido estricto (Fig. 2). La hembra se coloca sobre la porción distal de la cauda del macho, éste secreta una sustancia adhesiva, al parecer a través de los *glandularia*, que los mantiene en esa posición, y así se desplazan hasta encontrar el sitio adecuado para depositar varios espermatozoides pedunculados, el macho deposita uno cada vez y a continuación manipula a la hembra acercándola al sustrato para que recoja el espermatozoides depositado en su abertura genital (Smith *et al.*, 2001; Ramírez-Sánchez, 2002).

En condiciones de laboratorio, se ha observado que las hembras de *A. zitavus* pueden atrapar y sujetar a los machos que encuentran al recorrer el sustrato y que esta acción puede, en algunas ocasiones, dar lugar a la monta y cementación (Ramírez-Sánchez, 2002).

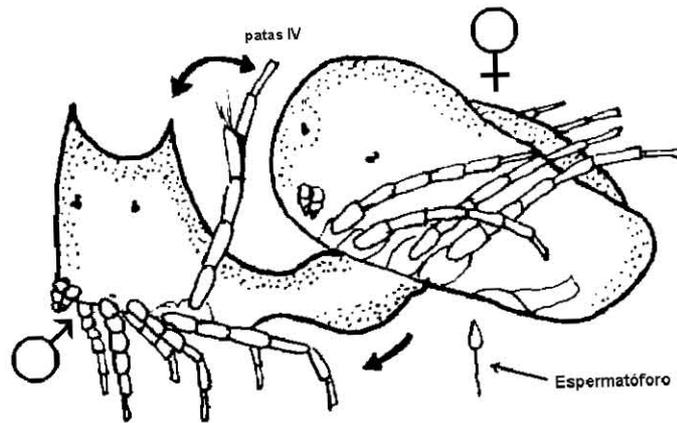


Figura 2. Depósito del espermátforo en *A. zitavus*. Tomado de Ramírez-Sánchez, 2002.

En varias especies de hidracáridos se ha registrado que la sola presencia de la hembra puede desencadenar una respuesta sexual en los machos, quienes comienzan a depositar los espermátforos segundos o minutos después de entrar en contacto breve con una hembra, al parecer el rastro químico de éstas es el factor desencadenante. En otras especies el contacto físico y constante con las hembras, produce en los machos la respuesta sexual, ya sea el cortejo o el depósito inmediato de los espermátforos y la manipulación de la hembra para que los tome, esto ocurre en algunas especies del género *Eylais*. En las especies de hidracáridos que copulan, el contacto físico inicial desencadena el cortejo en los machos de *Piona nodata* e inmovilidad en las hembras receptoras de *Eylais infundibulifera* (Proctor, 1992b). Sin embargo, que las hembras atrapen activamente a los machos sólo se ha registrado en *Neumania papillator*, como forma de cortejo los machos imitan las vibraciones producidas por los copépodos (de los cuales se alimentan) al nadar, de este modo llaman la atención de las hembras, quienes los reconocen como pareja sólo hasta que comienzan a depositar los espermátforos; los machos por su parte, reconocen a las hembras por su rastro químico al recorrer el sustrato (Proctor, 1991).

De tener acceso a parejas potenciales, tanto hembras como machos pueden aparearse más de una vez en un periodo de tiempo corto, y existen diferencias (desconociéndose si éstas son o no significativas) en cuanto al número y la frecuencia de las conductas realizadas

por los machos en cada apareamiento, y también en cuanto a la duración de éste (Ramírez-Sánchez, 2002). Las únicas acciones que podrían relacionarse con cuidado maternal en *A. zitavus*, consisten en que las hembras son selectivas sobre el sitio de oviposición y cubren los huevos con una sustancia mucilaginosa al depositarlos (Obs. Pers.).

Finalmente, en colectas realizadas de *A. zitavus*, se ha observado que la proporción y la abundancia de los sexos varían a lo largo del año y dentro del cuerpo de agua, aunque de manera global, se ha encontrado un número mayor de hembras que de machos; sin embargo, cabe mencionar que las colectas no se han sistematizado para evaluar la distribución espacial y estacional de los sexos dentro del cuerpo de agua (Obs. Pers.).

En los estudios sobre comportamiento reproductivo, realizados en otras especies de arrenúridos, se ha dado muy poca importancia al papel de la conducta femenina en el inicio, desarrollo y culminación del proceso de transferencia del esperma, incluso se ha propuesto que el macho debe atrapar y manipular a la hembra contra su voluntad, para que ocurra el apareamiento (Proctor y Wilkinson, 2001), y sólo algunos autores le han dado a las hembras un papel activo en el proceso (Cassagne-Méjean, 1966; Proctor, 1992b).

Al parecer, los machos de *A. zitavus* sexualmente activos deambulan por el medio y al detectar a una hembra (aparentemente a través de su rastro químico) y las vibraciones que ésta u otro organismo producen al nadar, flexionan y recargan sus patas IV sobre la cauda dirigiéndola hacia la fuente del estímulo; se ha registrado que al haber una pareja apareándose los machos solitarios realizan la postura de *ofrecimiento* y tratan insistentemente de meter su cauda bajo la hembra, incluso pueden "cementarse" a ésta pero no quitársela al macho original (Ramírez-Sánchez, 2002). Las hembras por su parte, recorren el sustrato sin realizar alguna señal "perceptible" que advierta sobre su estado reproductivo, y pueden aproximarse y tratar de sujetar tanto a machos que se encuentren realizando la conducta descrita anteriormente, como a los que nadan activamente o se acicalan estando posados. En esta situación, los machos pueden reaccionar de dos formas: 1) forcejear y

tratar de huir, o 2) inmediatamente después del contacto con la hembra, colocar las patas IV sobre la cauda y dirigirla hacia la fuente del estímulo mecánico; si la hembra se queda sobre el macho pueden ocurrir la cementación y el apareamiento. Sin embargo, no se ha observado que ocurra competencia directa entre las hembras por sujetar a los machos, o entre éstos por el acceso a las hembras (Obs. Pers.). Lo anterior, parece indicar que bajo determinadas circunstancias, uno u otro sexo puede convertirse en limitante por lo que, si el cambio en la proporción sexual operacional (PSO) es percibido por los organismos y éstos son capaces de responder a éste, se espera que: 1) Las hembras receptivas respondan mostrándose menos interesadas en los machos cuando éstos sean abundantes en el medio y más interesadas cuando sean escasos, lo cual podrá verse reflejado en la frecuencia y/o duración de la *monta*. 2) Los machos activos sexualmente, deberán mostrarse selectivos hacia las hembras rechazando sus intentos de monta, y propiciar el apareamiento adoptando la postura de *ofrecimiento* con mayor frecuencia o por más tiempo, cuando aquellas sean escasas.

II. OBJETIVO GENERAL

- ★ Evaluar, bajo condiciones de laboratorio, el efecto de la variación en la proporción sexual operacional (PSO) sobre la conducta pre-apareamiento de hembras y machos de *Arrenurus (Megaluracarus) zitavus*

II.1 OBJETIVOS PARTICULARES

- Caracterizar las pautas conductuales presentadas por hembras y machos que dan lugar al apareamiento en *A. zitavus*
- Determinar si la conducta pre-apareamiento presentada por las hembras de *A. zitavus* varía en función del sesgo en la PSO
- Definir si los machos de *A. zitavus* responden al cambio en la PSO modificando algún parámetro de su conducta de cortejo

III. METODOLOGÍA

III.1 TRABAJO DE CAMPO

A lo largo de este estudio se recolectaron 481 adultos de *A. zitavus* entre septiembre de 2002 y noviembre de 2004. Se visitaron, en seis salidas al campo, tres lagunas y una poza temporal situadas en los alrededores de la ciudad de Villahermosa, Tabasco: "El Negro", situada en Paseo Fco. Javier Mina, entre la Av. Adolfo Ruiz Cortines y la Av. Universidad, en el centro de Villahermosa; "Loma del Caballo", situada a un costado de la Av. Adolfo Ruiz Cortines, aprox. a 2km del puente del río Carrizal en dirección Villahermosa-Cárdenas; y una laguna artificial de origen reciente, localizada sobre la carretera a Jalpa, en la zona conocida como "Camino a Nacajuca" aprox. a 1km del periférico Carlos Pellicer Cámara, en dirección Villahermosa-Nacajuca; la poza temporal que se denomina aquí como "Retorno" es adyacente a la carretera federal 186 Villahermosa-Escárcega, a la altura del km. 4.5 aproximadamente.

Para obtener a los individuos, se extrajo la vegetación acuática flotante con ayuda de una red entomológica, se lavó toda la planta o sólo las raíces en el caso del lirio acuático, dentro de cubetas con agua del lugar; el material obtenido del lavado, se pasó entre dos tamices de 1.4mm y 0.29mm respectivamente, la muestra retenida en el segundo tamiz se depositó en una charola blanca con un poco de agua, los individuos fueron separados con ayuda de un gotero y colocados en frascos de plástico con agua y fragmentos de vegetación del sitio. Se utilizaron diferentes frascos para cada sexo, localidad y fecha de colecta, siendo colocados dentro de una hielera para su transporte al laboratorio.

El número de individuos recolectados, así como la proporción sexual, variaron según la localidad y fecha, encontrándose el mayor número de individuos en agosto de 2003 (Cuadro 1).

Cuadro 1. Abundancias y proporción sexual por laguna y por época de colecta de *Arrenurus (Megaluracarus) zitavus*. En las dos últimas columnas se indica la fase experimental en la que fueron incluidos los individuos y su fecha de realización

Mes	Laguna	# ♂♂	# ♀♀	P.S.O.	Fase experimental	Fecha
Sep-02	Negro	0	1	0♂♂:1♀	Prospectiva	Dic-02 a Ago-03
Nov-02	Negro	1	3	0.3♂♂:1♀	Prospectiva	Dic-02 a Ago-03
Nov-02	Retorno	0	2	♂♂0:2♀	Prospectiva	Dic-02 a Ago-03
Feb-03	Negro	2	18	0.1♂♂:1♀	Prospectiva	Dic-02 a Ago-03
Feb-03	Retorno	7	9	0.7♂♂:1♀	Prospectiva	Dic-02 a Ago-03
May-03	Mojarra	0	5	0♂♂:5♀	Prospectiva	Dic-02 a Ago-03
Ago-03	Mojarra	57	58	0.98♂♂:1♀	Serie 1	Dic-03 y Ene-04
Ago-03	Nacajuca	87	62	1.4♂♂:1♀	Serie 1	Dic-03 y Ene-04
Nov-04	Mojarra	49	89	0.5♂♂:1♀	Serie 2	Dic 04 y Ene-05
Nov-04	Nacajuca	8	23	0.34♂♂:1♀	Serie 2	Dic 04 y Ene-05
Total		211	270	0.78♂♂:1♀		

III.2 TRABAJO DE LABORATORIO

III.2.1 MANTENIMIENTO

Con los individuos recolectados entre septiembre de 2002 y mayo de 2003, se probaron diferentes métodos de mantenimiento, las 38 hembras recolectadas en ese periodo fueron colocadas de manera individual en tubos de ensaye Pyrex No. 9820 (con capacidad de 70ml aproximadamente), con agua aireada y con un fragmento de *Elodea* sp., gasterópodos, ostrácodos y copépodos, la planta se proporcionó como sitio de percha y de oviposición, los moluscos mantuvieron limpias las paredes de los tubos y los crustáceos sirvieron como alimento para los ácaros. Los machos fueron colocados en grupo en frascos de vidrio de 350ml, y de manera individual después de ser observados, en las mismas condiciones que las hembras. Fueron mantenidos a temperatura ambiente y con el fotoperiodo natural.

Las hembras se mantuvieron individualmente con la finalidad de obtener datos sobre la oviposición, ya que se desconocía su estado reproductivo al momento de ser recolectadas. En el caso de las colectas más abundantes, el material y el espacio disponible fueron insuficientes, por lo que se tuvo que colocar a las hembras en tubos de vidrio de dimensiones menores (10cm × 1cm, 15ml vol.), pero se observó que éstas se mostraban poco dispuestas a realizar cualquier conducta sexual, lo cual se atribuyó a la reducción en el espacio en que eran mantenidas; por esta razón se optó por prescindir de la revisión de la oviposición y colocarlas en grupos de 25 en frascos de vidrio de 350 ml de capacidad, conservándose el volumen de agua por individuo, pero aumentando el espacio para desplazarse, refugiarse y alimentarse.

III.2.2 MANIPULACIÓN EXPERIMENTAL

Se manipuló la PSO en la caja de observación, con la finalidad de caracterizar y observar los cambios en la frecuencia y duración de algunas pautas conductuales de ambos sexos que preceden o dan lugar al apareamiento, y que fueron observadas en el trabajo previo de Ramírez-Sánchez (2002), y durante la fase prospectiva del presente, que se explica a continuación.

Se realizó un conjunto de observaciones a manera de prospección entre los meses de diciembre de 2002 y agosto de 2003, con los organismos recolectados entre septiembre 2002 y mayo 2003 (Cuadro 1), y cinco más mantenidos por algunos meses en el laboratorio, 13 machos y 40 hembras en total, por lo que con frecuencia se varió la proporción sexual y la densidad de individuos en la caja de observación, además de que varios machos participaron más de una vez en los diferentes tratamientos y repeticiones. Se manejaron los siguientes tratamientos, el número de repeticiones se indica entre paréntesis después de cada proporción: 1) "A" sesgo a machos, con 10 réplicas y las proporciones 1♀:2♂♂ (1), 1♀:5♂♂(9); 2) "B" sesgo a hembras, 15

réplicas en total, y proporciones 6♀♀:1♂ (1), 5♀♀:1♂ (5), 3.5♀♀: 1♂ (4), 3♀♀:1♂ (3), 2.5♀♀:1♂ (1) y 2♀♀:1♂ (1); y 3) tratamiento "C" proporción semejante a la encontrada en el campo, con 7 réplicas en total y proporciones 2.5♀♀:1♂ (1), 2♀♀:1♂ (6). Durante este periodo se probaron dos métodos de filmación, el primero consistió en una cámara de video montada sobre el microscopio estereoscópico y conectada a un televisor y una videgrabadora, mientras que para el segundo sólo se utilizó una cámara de video convencional marca JVC, montada en un tripié, enfocando a los individuos directamente con el zoom óptico de la cámara a 3×; se modificó varias veces el volumen y la forma de la caja de observación (vial de vidrio de 7mm diámetro, caja de plástico de 12 × 12mm, vial de vidrio de 15mm diámetro), y el tiempo de observación varió entre 8 y 120 min. Con la finalidad de identificar a los individuos al revisar las cintas, hembras y machos fueron marcados con una aguja de disección muy fina empapada en corrector líquido BIC, entre 15 y 30 minutos antes de iniciar las observaciones; debido al tamaño de los organismos y su grado de actividad, la localización y forma de la marca fueron muy variables.

La realización de la fase prospectiva, permitió establecer las modificaciones apropiadas para el tipo de experimentos a desarrollar, en cuanto a las condiciones de mantenimiento y manipulación de los organismos y al método de filmación; así como observar y definir preliminarmente las pautas conductuales de interés.

Para su mantenimiento, hembras y machos fueron distribuidos en grupos de 25 individuos y colocados en frascos de vidrio de 175ml, con agua aireada y abundantes fragmentos de vegetación, con lo cual se les brindó mayor espacio para sus actividades y se mantuvo el contacto casual entre individuos, lo cual seguramente ocurre en condiciones naturales. Como método de filmación, se eligió el microscopio estereoscópico conectado a la videocámara y el vial de vidrio de 15mm de diámetro como caja de observación, lo cual permitió conseguir un buen enfoque y acercamiento,

además de una fácil manipulación de los individuos, y el libre movimiento de éstos. Se omitió el marcaje con líquido corrector, ya que probablemente el olor y la toxicidad de esta sustancia podían afectar el comportamiento mostrado por los organismos, aunque no de manera evidente; al omitir el marcaje fue muy difícil establecer si en los casos donde había varios individuos del mismo sexo, era sólo uno o eran varios los que presentaban la respuesta conductual de interés, por lo que para realizar el análisis de los datos la frecuencia total de la conducta observada tuvo que dividirse entre el número de individuos presentes. Se estandarizó el tiempo de filmación en 60 minutos, ya que se observó que las conductas de interés ocurrían dentro de los primeros 30 minutos de la reunión de ambos sexos. Finalmente, se establecieron las proporciones sexuales para cada tratamiento, realizándose 20 réplicas de cada uno: A) Proporción sesgada a machos 3♂♂: 1♀, B) Proporción sesgada a hembras 1♂: 3♀♀, y C) Proporción uno a uno 1♂: 1♀. Desafortunadamente, no fue posible mantener constante la densidad de individuos en la caja de observación, debido a que el número de organismos recolectados no fue lo suficientemente grande, de modo que, para conservar las proporciones establecidas, se colocaron 4 individuos en la caja de observación para los tratamientos A y B, y sólo 2 en el tratamiento C, por lo que se ignora el efecto que esta variable pudo tener sobre los resultados obtenidos.

Con los organismos recolectados en agosto de 2003 se realizó la primera serie definitiva de observaciones con diez repeticiones para cada tratamiento, entre diciembre de 2003 y enero de 2004; con los recolectados en noviembre de 2004, se realizó una segunda serie de diez repeticiones de cada tratamiento, entre diciembre de 2004 y enero de 2005, completándose las 20 repeticiones de cada tratamiento (Cuadro 1). Los individuos del sexo más abundante se colocaban primero en la caja de observación y 5min después, el del sexo contrario, en el caso del tratamiento C, se colocaba primero a la hembra; las observaciones se registraron en video, filmándose

bajo un microscopio estereoscópico Nikon SMZ-2T, adaptado a videocámara a color HITACHI KP-D51, videograbadora SONY SLV-LX50 VHS, y monitor a color MITSUI de 27".

III.3 REGISTRO Y ANÁLISIS DE DATOS

A partir de las videocintas, se observaron y registraron por escrito las pautas conductuales presentadas por hembras y machos que al parecer dan lugar al apareamiento, cuantificándose la frecuencia promedio (número de apariciones de la conducta en el tiempo de observación entre el número de individuos del sexo correspondiente en cada tratamiento) y la duración promedio (duración acumulada en segundos entre el número de veces que se presentó la conducta durante el tiempo de observación) de dichas pautas.

Se realizó un análisis de varianza ('ANOVA'), para lo cual los datos de frecuencia y duración fueron transformados a su logaritmo, con el objeto de cumplir con los supuestos de igualdad de varianzas y normalidad; como análisis post-hoc, se realizó una prueba de Tukey. Se construyeron gráficos de "caja y bigotes" con los valores de media, desviación y error estándar, obtenidos a partir de los datos. Para las pruebas estadísticas y la generación de gráficos se utilizaron los programas SPSS 13 y STATISTICA 6.

IV. RESULTADOS

IV.1 Descripción de pautas conductuales

Con base en las observaciones realizadas y los datos obtenidos, se propone que las tres pautas conductuales explicadas a continuación, dan lugar al apareamiento en *Arrenurus (Megaluracarus) zitavus*:

1. *Detección* (observada en machos). Al ser introducidos en la caja de observación, los machos caminan lentamente sobre el sustrato, mientras mantienen las patas IV extendidas hacia arriba moviéndolas de manera circular (Fig. 3). El

desplazamiento de los otros individuos en la caja de observación (hembras o machos), genera una vibración, que al parecer es detectada por los machos, provocando que se queden quietos, o bien que se orienten hacia dicha fuente, sin avanzar.

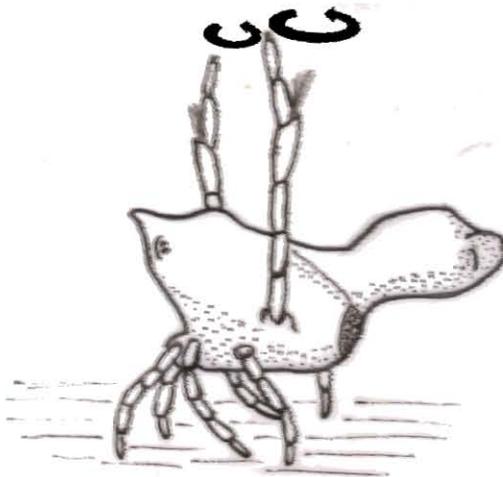


Figura 3. *Detección*, el macho camina lentamente por el sustrato al tiempo que mantiene sus patas IV extendidas verticalmente y las hace girar en su eje, dibujando círculos paralelos al sustrato. Las flechas indican la dirección del movimiento.

2. Postura de *ofrecimiento* (observada en machos). Los machos, doblan las patas IV (al nivel de la unión genua - tarso) y las recargan sobre su cauda. Manteniendo las patas en esta posición, al pasar cerca otro individuo (indistintamente del sexo que se trate) los machos dirigen la cauda hacia éste, ofreciéndola, propiciando así ser montados (Fig. 4). Bajo el tratamiento A, un macho podía reaccionar ante la única hembra o ante los otros dos machos, cuando fue posible determinarlo claramente, se cuantificó el número de veces que un macho realizó el *ofrecimiento* ante otro macho o ante la hembra: lo cual ocurrió 53 y 98 ocasiones respectivamente de 190 veces que se registró la conducta en total; al parecer el ofrecimiento de la cauda sí se relaciona con el sexo del individuo productor del estímulo ya que al analizar los datos con una tabla de contingencia de 2 x 2 se obtuvo una $\chi^2=87.71$ con $p<0.0001$. Esta postura, puede ser adoptada partiendo de la *detección*, si el estímulo vibratorio detectado por el macho persiste; o bien, a raíz de que una hembra lo haya

sujetado y/o tratado de montar, estando éste caminando o nadando, en este caso a la postura de *ofrecimiento* ocurre sin que previamente se haya realizado la *detección*.

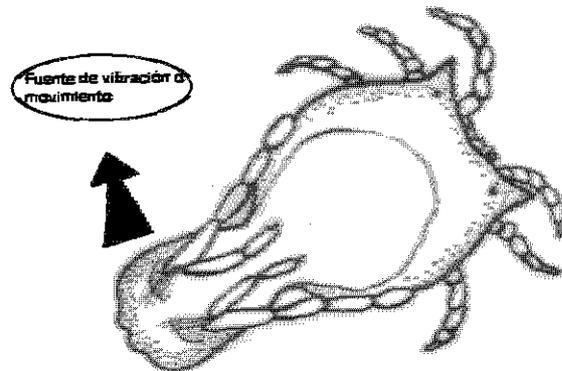


Figura 4. Postura de *ofrecimiento*, el macho flexiona sus patas IV a la altura de la genua y las recarga sobre su cauda, en esta posición dirige su cauda hacia alguna fuente de vibración o movimiento que perciba cerca de él.

3. *Monta* (observada en hembras). Al entrar en la caja de observación, las hembras pueden caminar lentamente por el sustrato, o comenzar a nadar inmediatamente. En observaciones previas (Obs. Pers.) se ha visto que las hembras también realizan el movimiento giratorio de las patas IV descrito como *detección* para los machos, no obstante, en el presente trabajo sólo se observó en dos ocasiones y lo más común fue que las hembras se acicalaran (frotando la parte dorsal del idiosoma con sus patas IV, comenzando en la parte anterior y llegando hasta la región genital) mientras se encontraban posadas o caminando; cabe mencionar que el acicalamiento también es realizado por las hembras durante las diferentes fases de la transferencia del esperma, particularmente en la de búsqueda del sustrato de depósito de los espermátóforos, y durante la fase posterior a la transferencia (Ramírez-Sánchez, 2002). De encontrarse caminando o nadando activamente, las hembras pueden aproximarse a los machos (indistintamente de la conducta que éstos estén realizando) tratando de sujetarlos y, a continuación, montarse sobre su cauda (Fig. 5). Cuando el macho es sujetado mientras se encuentra realizando la postura de *ofrecimiento*, la

orientación de la hembra y su colocación correcta sobre la cauda ocurren casi de inmediato; pero si el macho es sujetado mientras camina o nada activamente, a la hembra le toma más tiempo orientarse y montarse sobre la cauda, si el macho forcejea tratando de huir es poco probable que ocurra la cementación y el macho tiende a escapar. Los machos trataron de soltarse y huir en 42 de los 70 intentos de *monta* (60%) que realizaron las hembras en total en el tratamiento A, en 31 de los 95 intentos (33%) femeninos bajo el tratamiento B, y en 31 ocasiones de 66 en el C (47%). Al analizar los datos con base en una tabla de contingencia se obtuvo una $\chi^2=12.49$, con 2 g.l. y $p<0.01$, lo que indica que ambas variables son dependientes, es decir, que el que los machos huyan depende del tratamiento bajo el que se encuentren. Al parecer, los machos trataron de huir con mayor frecuencia al encontrarse bajo una proporción sexual sesgada hacia los machos (Tratamiento A); teóricamente se esperaría que esto ocurriera al haber "abundancia" de parejas disponibles, cuando el rechazar una oportunidad de aparearse o posponer el apareamiento, no significaría una disminución en el éxito reproductivo, y sería benéfico porque se podría elegir a las hembras más "convenientes" reproductivamente hablando.

Una vez que la hembra se ha colocado sobre la cauda del macho y han logrado orientarse en la misma dirección (ver Fig. 2), ocurre la cementación, y pueden suceder las siguientes fases del apareamiento (Ramírez-Sánchez, 2002).

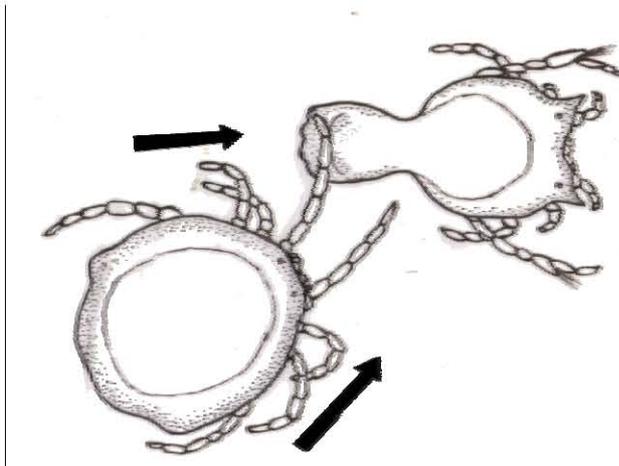


Figura 5. *Monta*: la hembra se aproxima a un macho, tratando de sujetarlo y montarse sobre su cauda. Las flechas indican la dirección del movimiento.

4. Otras conductas (realizadas por ambos sexos). Durante la revisión de los videos, y en observaciones anteriores al presente trabajo, se notaron algunas pautas conductuales singulares, realizadas por los miembros de uno u otro sexo. Los machos pueden sujetar insistentemente a otros machos e incluso llegar a “montarlos”, esto se registró 29 veces en este estudio; los machos también pueden montar o empujar a las hembras cuando se encuentran posadas (al parecer desinteresadas en el apareamiento) esto se registró 24 y 30 veces, respectivamente. Aunque se ha observado que las hembras también llegan a sujetarse unas a otras (Obs. Pers.), durante este trabajo no se registró esa conducta.

Por otra parte, se observó que la pareja ya cementada se podía separar abruptamente en cualquiera de las diferentes fases del apareamiento: minutos después de haber ocurrido la cementación (registrado 11 veces durante este estudio), durante el depósito de los espermatozoides (registrado dos veces) o inmediatamente después de éste (registrado una vez). En los dos últimos casos, el macho podía continuar con las pautas conductuales correspondientes a las siguientes fases del apareamiento (periodo posterior a la transferencia y separación), e incluso continuar depositando espermatozoides. En una sola ocasión, bajo el tratamiento “B” (1♂: 3♀♀), la pareja se separó 8 minutos después de haberse cementado, y el macho inició el

depósito de los espermatozoides 4 minutos después, realizó cinco veces la conducta asociada con el depósito de los espermatozoides y continuó con las siguientes fases del apareamiento.

IV.2 Efecto de la PSO

La teoría predice que a medida que la proporción sexual se desvía hacia el sexo masculino, los machos deben cortejar con mayor vivacidad, incrementando sus interacciones con las hembras o desplegando más vigorosamente (lo que indicaría elección femenina), o tratando de capturar por la fuerza a las hembras (lo que indicaría competencia entre machos) (Jivoff y Hines, 1998). Por lo que se esperaba que los machos de *A. zitavus* aumentaran la frecuencia y/o duración de la *detección* y la postura de *ofrecimiento* al haber pocas hembras disponibles y disminuyeran al haber más hembras presentes; y 2) que la frecuencia y/o duración de la *monta* aumentaran al haber pocos machos de dónde elegir y disminuyeran al haber varios machos.

En cuanto a las respuestas conductuales evaluadas en los machos, a partir del ANOVA se obtuvieron diferencias significativas entre los tratamientos para la frecuencia de *detección* ($p < 0.001$), pero no para su duración ($p > 0.05$); mientras que para la frecuencia de postura de *ofrecimiento* se obtuvo un valor de significancia marginal ($p = 0.053$), pero no hubo diferencias significativas entre los tratamientos en cuanto a su duración ($p > 0.05$) (Cuadro 2). La prueba post-hoc aplicada (Tukey), evidenció que la frecuencia de *detección* observada bajo el tratamiento A (sesgado a machos) fue significativamente menor ($p < 0.05$) a la observada bajo los tratamientos B (sesgado a hembras) y C (proporción 1:1), mientras que entre éstos no hubo diferencias significativas (Cuadro 3, Fig. 6). En el caso de la frecuencia de postura de *ofrecimiento*, ésta fue significativamente mayor en el tratamiento B que en el A ($p < 0.05$), pero no hubieron diferencias entre estos dos y el tratamiento C (Cuadro 3, Fig. 6).

En el caso de la respuesta conductual evaluada en las hembras, el ANOVA mostró diferencias significativas entre los tratamientos para la frecuencia de *monta* (con $p < 0.05$), pero no para su duración ($p > 0.05$) (Cuadro 2). Y la prueba post-hoc manifestó que la frecuencia de *monta* fue significativamente menor bajo el tratamiento B que bajo A y C ($p < 0.05$), pero no hubo diferencia entre éstos dos (Cuadro 3, Fig. 6). Cabe mencionar que gráficamente se aprecia que la duración de *monta* en los tres tratamientos es mayor que la de *detección* y *ofrecimiento*, aunque con una gran variación en los datos (Fig. 7).

Cuadro 2. Efecto de la variación en la proporción sexual operacional sobre la frecuencia (# de apariciones de la conducta de interés en los 60 minutos, entre el número de machos o hembras presentes en el medio según el caso) y duración (duración acumulada en segundos entre el número total de apariciones en los 60 minutos) de las pautas conductuales *detección*, postura de *ofrecimiento* y *monta*.

Variable	Trat.	$x \pm D.E.$	$x \pm D.E.$ ^a	F	g.l.	p
Frecuencia de <i>detección</i>	"A"	0.65 ± 0.66	-0.119 ± 0.263	10.302	2	0.000*
	"B"	3.4 ± 4.7	0.341 ± 0.395			
	"C"	2.15 ± 2.68	0.246 ± 0.345			
Frecuencia de postura de <i>ofrecimiento</i>	"A"	3.16 ± 5.15	0.205 ± 0.506	3.1	2	0.053**
	"B"	9.8 ± 15	0.613 ± 0.583			
	"C"	4 ± 6.27	0.371 ± 0.464			
Frecuencia de <i>monta</i>	"A"	3.5 ± 3.83	0.397 ± 0.539	6.726	2	0.02*
	"B"	1.58 ± 2.9	-0.019 ± 0.449			
	"C"	3.3 ± 3.61	0.382 ± 0.384			
Duración de <i>detección</i>	"A"	10.22 ± 12.67	0.709 ± 0.575	2.754	2	0.072
	"B"	27.4 ± 33.12	1.06 ± 0.686			
	"C"	11.29 ± 18.94	0.616 ± 0.625			
Duración de postura de <i>ofrecimiento</i>	"A"	12.44 ± 13.42	0.805 ± 0.596	0.571	2	0.568
	"B"	10.17 ± 12.97	0.72 ± 0.547			
	"C"	7.66 ± 9.65	0.616 ± 0.533			
Duración de <i>monta</i>	"A"	441.41 ± 687.99	1.636 ± 1.255	1.968	2	0.149
	"B"	647.71 ± 1082.69	1.842 ± 1.219			
	"C"	308.62 ± 855.24	1.112 ± 1.121			

^a logaritmo de los datos

* $p < 0.05$ significativos

** $p = 0.053$ significancia marginal

Cuadro 3. Valores mínimos de significancia de la prueba de Tukey aplicada a los tres tratamientos (A, sesgo a machos; B, sesgo a hembras y C, proporción 1: 1) para la frecuencia de *detección*, *ofrecimiento* y *monta*.

Tratamientos	Frecuencia de <i>Detección</i>	Frecuencia de <i>Ofrecimiento</i>	Frecuencia de <i>Monta</i>
A-B	0.000*	0.042*	0.006*

A-C	0.003*	0.575	0.998
B-C	0.653	0.314	0.007*

* $p < 0.05$

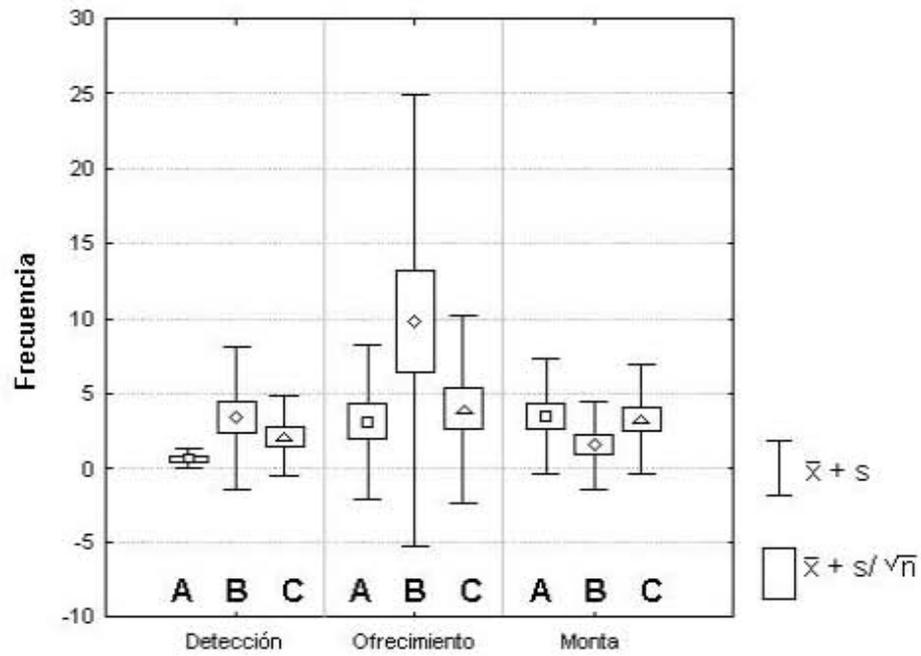


Figura 6. Frecuencia de *detección* (machos), postura de *ofrecimiento* (machos) y *monta* (hembras), mostradas bajo los tratamientos: A □ (sesgo a machos), B ◇ (sesgo a hembras), y C △ (proporción 1:1) en *Arrenurus (Megaluracarus) zitavus*

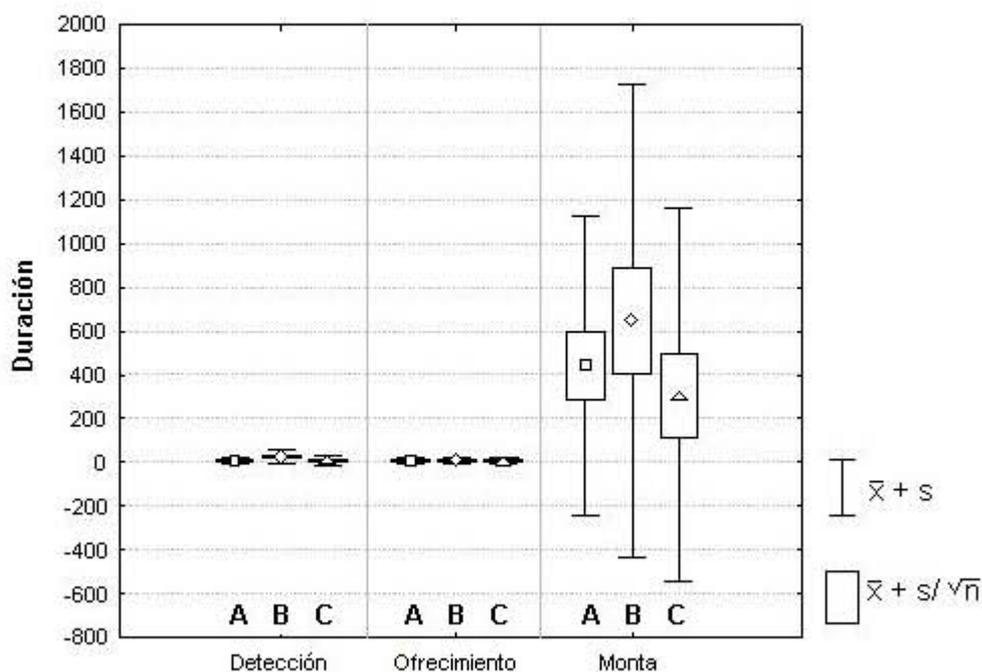


Figura 7. Duración de *detección* (macho), postura de *ofrecimiento* (macho) y *monta* (hembra), mostradas bajo los tratamientos: A □ (sesgo a machos), B ◇ (sesgo a hembras), y C △ (proporción 1:1) en *Arrenurus (Megaluracarus) zitavus*

V. DISCUSIÓN

El presente trabajo, representa la primera incursión en el estudio del comportamiento reproductivo de una especie de hidracárido, ante la variación experimental de parámetros sociales como la proporción sexual operacional (PSO).

Si bien la conducta reproductiva se ha descrito en más de 20 géneros de ácaros acuáticos (Proctor, 1991), la diversidad de especies existente, aunada a las dificultades metodológicas que representa su estudio, han provocado que el número de especies estudiadas sea insuficiente para tratar de establecer patrones generales en relación a las teorías de selección sexual que actualmente se proponen; además de que se le ha dado muy poco énfasis a la conducta presentada por las hembras. Este estudio contribuye a: 1) aumentar el número de especies con descripciones de la conducta de transferencia del espermatozoide, lo que permite esbozar un patrón conductual del proceso reproductivo, dentro del subgénero *Megaluracarus* y el género *Arrenurus*; y 2) al incluir

el factor proporción sexual, permite visualizar la forma en que puede modificarse la conducta de hembras y machos debido a la interacción con otros individuos de su mismo sexo o del contrario.

Las tres pautas conductuales caracterizadas para *A. (Megaluracarus) zitavus*: *detección*, postura de *ofrecimiento* y *monta*, se han descrito con anterioridad en otras especies de arrenúridos (Lundblad, 1929; Cassagne-Méjean, 1966; Proctor, 1992b; Proctor y Smith, 1994; Proctor y Wilkinson, 2001; Ramírez-Sánchez, 2002), la *detección* incluso, en otros artrópodos acuáticos (Hughes, 1996; Jivoff y Hines, 1998). Al parecer, en ambos sexos las pautas conductuales observadas se desencadenan por la presencia en el medio de un estímulo químico en conjunción con uno vibrátil, lo cual probablemente esté en función del estado reproductivo en que se encontraban los individuos al momento de realizar los experimentos.

V.1 *Detección*

La *detección* se ha registrado con anterioridad en varias especies de diferentes subgéneros de *Arrenurus*: como *A. manubriator*, *A. neoexpansus* y *A. zitavus*, las tres del subgénero *Megaluracarus* (Proctor y Smith, 1994; Ramírez-Sánchez, 2002); en *A. reflexus*, *A. planus* y *A. xochimilcoensis*, del subgénero *Arrenurus* (Proctor y Wilkinson, 2001; Ramírez-Sánchez, 2002) y en *A. rufopyriformis* del subgénero *Truncaturus* (Proctor y Wilkinson, 2001). La *misma conducta* también se ha descrito para las hembras de *A. manubriator*, *A. rufopyriformis*, *A. reflexus* y *A. planus* (Proctor y Wilkinson, 2001). En el caso de *A. zitavus*, la *detección* se observó muy claramente en el caso de los machos, ya que comúnmente la realizaban al entrar en la caja de observación y podía preceder a la postura de *ofrecimiento*; mientras que, lo más usual

en el caso de las hembras, era que nadaran activamente o que permanecieran posadas acicalándose ocasionalmente.

Algunos autores proponen que el movimiento giratorio de las patas IV, en lo que consiste básicamente la *detección*, podría ser utilizado para formar una corriente que arrastre cualquier señal química disuelta en el agua, hacia los quimiorreceptores del ácaro (Baker, 1996; Proctor y Wilkinson, 2001).

Smith y Hagman (2002) demostraron experimentalmente que las hembras de *A. manubriator* producen una feromona que dispara la siguiente respuesta conductual en los machos: al detectar el rastro químico, dejan de nadar y se posan o caminan lentamente dirigiéndose hacia la fuente de la señal; si además se produce algún movimiento en el agua, los machos comienzan a girar las patas IV manteniéndolas en vertical, si el estímulo mecánico persiste y ocurre muy cerca, adoptan una postura ('readiness position') que se considera precursora del apareamiento y que consiste en colocar las patas IV sobre la región caudal, flexionadas al nivel de la unión genua – tarso. La conducta observada en esta especie es prácticamente la misma que la observada en los machos de *A. zitavus*.

Por otra parte, Baker (1996) presentó evidencia experimental de que el macho de *Arrenurus (Micruracarus) acutus* produce feromonas, observando que las hembras son atraídas por el rastro químico de los machos, y a medida que se incrementa la distancia entre ambos la atracción disminuye. Smith y Hagman (2002) consideran la posibilidad de que los machos de otras especies de *Arrenurus* también emitan feromonas, y proponen que el movimiento giratorio de las patas IV, podría ser un mecanismo para dispersarlas. Los machos de otro hidracárido, *Neumania papillator*, "abanican" sus patas IV sobre los espermátóforos recién depositados, aparentemente para dispersar las feromonas emitidas por éstos y dirigirlas hacia las hembras (Proctor, 1992a). En algunas especies de crustáceos, como el cangrejo azul *Callinectes sapidus*

(Jivoff y Hines, 1998) y el crustáceo *Alpheus heterochaelis* (Hughes, 1996), se ha registrado que ambos sexos realizan conductas como producir corrientes por medio de los apéndices natatorios y los pleópodos, las cuales sugieren la existencia de mecanismos de rastreo o de dispersión de señales que no son de contacto (químicas o visuales).

Tomando en cuenta lo registrado por estos autores y los datos obtenidos en este trabajo, podemos señalar que en el caso de *A. zitavus* posiblemente también exista algún tipo de feromona secretada por uno o ambos sexos, y que la *detección* es desencadenada en los machos por la presencia del rastro químico de las hembras conjuntamente con vibraciones en el medio circundante, tal como ocurre en los machos de *A. manubriator* (Proctor y Wilkinson, 2001). En varias especies de insectos se han encontrado (e incluso definido su composición química) varios tipos de feromonas, tal es el caso del escarabajo *Anoplophora glabripennis*, en el que al parecer una feromona producida por la hembra, está implicada en el reconocimiento entre los sexos, y es posible que otros tipos de señalización como la táctil y/o las señales visuales, refuercen dicho reconocimiento y desencadenen el comportamiento reproductivo (Zhang *et al.*, 2003).

La diferencia observada en la frecuencia de *detección* en el tratamiento A (sesgo a machos), con respecto al tratamiento B (sesgo a hembras), parece sugerir que al aumentar el número de hembras en el medio, el estímulo químico recibido por los machos es mayor y como resultado aumenta el promedio de realización de la conducta. Sin embargo, el análisis estadístico también evidencia que la frecuencia de *detección* en A es significativamente menor a la registrada en C (proporción 1:1), lo que contradice la explicación anterior, pero hay dos explicaciones alternativas relacionadas con el diseño experimental y el registro de los datos, respectivamente: 1) que la diferencia de densidades manejadas en ambos tratamientos (4 individuos en A y

2 en C) afecte de forma desconocida la respuesta conductual de los organismos, o 2) que bajo el tratamiento A, sólo uno de los machos haya presentado la conducta de interés, pero al promediar el número total de veces que se registró la conducta entre el número de individuos presentes (como parte de la metodología de observación, ya que no era posible determinar cuáles y cuántos individuos podían haber realizado la pauta al mismo tiempo) disminuyera tanto el número registrado que fuera aún menor al presentado por un solo individuo. El hecho de que no haya diferencias significativas entre los valores de frecuencia de *detección* registrados en los tratamientos B y C, parecen indicar que la *detección* no es una respuesta conductual cuya realización pueda seguir aumentando indefinidamente en un mismo individuo, aún cuando haya un estímulo acumulativo en el medio (feromonas producidas por varias hembras), sino que después de cierto límite o umbral, se detiene o da lugar a otra conducta.

La quimiorrecepción y mecanorrecepción son utilizadas en la selección de presas y comportamiento reproductivo de varias especies de hidracáridos (Baker, 1996). Los resultados obtenidos y la comparación bibliográfica con otros grupos de organismos, señalan que la conducta de *detección* en *A. zitavus*, podría consistir en un medio para detectar señales químicas de cualquier origen (presas, parejas, competidores o depredadores) en el ambiente y de dispersar las propias. También podría ser utilizada para producir señales vibratorias, aunque no tanto para detectarlas, ya que las sedas mecanorreceptoras de los hidracáridos se encuentran distribuidas principalmente en el idiosoma, mientras que las quimiorreceptoras se concentran en los segmentos distales (tibia y tarso) de las patas y pedipalpos (Smith *et al.*, 2001.). Finalmente, es posible que la conducta de *detección* sea utilizada tanto para identificar a las parejas potenciales como para atraerlas.

V.2 Postura de *ofrecimiento*

Conductas muy similares a la postura de *ofrecimiento* se han registrado en *A. manubriator* y *A. globator*, del subgénero *Megaluracarus*; en *A. rufopyriformis* y *A. steki* del subgénero *Truncaturus*, y en *A. reflexus* del subgénero *Arrenurus* (Lundblad, 1929; Proctor, 1992b; Proctor y Wilkinson, 2001). El proceso distal de la genua es característico de los machos de varias especies de *Arrenurus*, en *A. manubriator*, el proceso distal es utilizado para sujetar las patas I de la hembra y así posicionarla sobre la cauda, al adoptar la 'readiness position', el proceso distal se proyecta lateralmente y, al extender la pata puede funcionar como una pinza (Fig. 8) (Proctor y Smith, 1994).

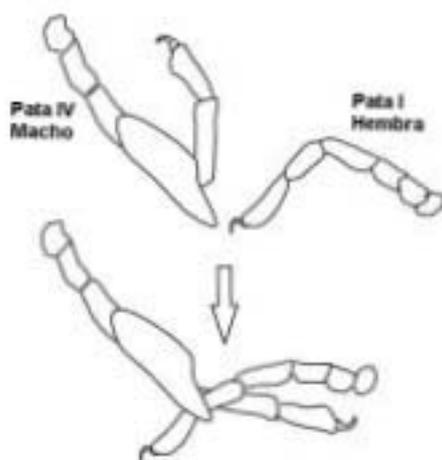


Figura 8. Posición de las patas IV del macho durante la 'readiness position' descrita en *A. manubriator* y cómo son utilizadas para sujetar las patas I de la hembra, según Proctor (Com. Pers.).

Lundblad (1929) describe que al contactar a una hembra, el macho de *A. globator* se detiene y coloca las patas IV flexionadas sobre su cauda, en esta posición dirige la cauda hacia cualquier fuente de vibración, e incluso puede tratar de meterla bajo la hembra; el autor propone que la modificación de las patas IV, es utilizada para prevenir que la sustancia cementante secretada por el macho llegue hasta las placas genitales de la hembra. Sin embargo, Uchida (1932) y Evans (1992) proponen que el macho utiliza las patas IV para sujetar a la hembra y colocarla sobre su cauda.

Los machos de *A. rufopyriformis*, flexionan y recargan las patas IV sobre su cauda al entrar en contacto con una hembra, a continuación le ofrecen la cauda y pueden tratar de meterla debajo de ella; los machos sujetan las patas I de la hembra con sus

patas IV (Proctor y Wilkinson, 2001). El macho de *A. steki*, coloca las patas IV flexionadas sobre su cauda, y a continuación la desliza bajo la hembra y utiliza sus patas IV para manipularla y posicionarla (Lundblad, 1929).

El macho de *A. reflexus*, coloca las patas IV ligeramente flexionadas sobre la parte posterior de su idiosoma, luego del primer contacto con una hembra, utiliza también las patas IV para sujetarla y manipularla (Proctor y Wilkinson, 2001).

Desafortunadamente, debido a la calidad de las filmaciones y el ángulo de las tomas, no fue posible definir si en *A. zitavus* la postura de *ofrecimiento* tiene como finalidad acomodar las patas IV del macho de modo que puedan ser utilizadas para sujetar y manipular a las hembras, como al parecer ocurre en otras especies de arrenúridos, ya que el movimiento es realizado muy rápidamente. Sin embargo, el hecho de que las hembras tengan que aproximarse hasta casi tocar al macho, para que éste pueda sujetarlas, así como el que los machos "ofrezcan" la cauda a las hembras, en vez de sujetarlas y posicionarlas activamente, como hacen algunos machos de otras especies de los subgéneros *Arrenurus* y *Micruracarus* (Proctor, 1992b), parecen indicar que la postura de *ofrecimiento* podría tratarse de un despliegue visual de atracción de la pareja que aunado a la emisión de feromonas provocaría que se acercaran las hembras, y estando éstas al alcance del macho, éste podría utilizar sus patas IV para sujetarlas y posicionarlas sobre su cauda. También podría tratarse de una forma de aparentar un mayor tamaño corporal, ésta característica puede ser un criterio de elección femenina ya que puede estar relacionado con la fertilidad de los machos, con su capacidad competitiva y para proveer recursos como alimento y refugio, o reflejar buen estado de salud o de que podrían poseer una carga genética ventajosa (Rasa *et al.*, 1998; Qvarnström y Forsgren, 1998; Harari *et al.*, 1999). Sin embargo, no existen registros de que los

hidracáridos sean selectivos en cuanto al tamaño de las parejas potenciales, como ocurre con algunas especies de ácaros terrestres (Michalska y Boczek, 1991).

La gran variedad de formas que adopta la parte posterior del cuerpo de los machos de *Arrenurus*, parece indicar que la cauda es un atributo que ha evolucionado bajo selección sexual, no sólo en cuanto a su función en la transferencia del esperma, sino también con respecto a la preferencia femenina (Obs. Pers.).

El ANOVA apoya diferencias con un valor de significancia marginal entre los tratamientos para la frecuencia de postura de *ofrecimiento*, y los resultados de la prueba de Tukey también apoyan dichas diferencias: la frecuencia observada bajo el tratamiento B es significativamente mayor a la observada en A ($p < 0.05$). La explicación puede ser la intensidad del estímulo químico y vibrátil producido por el número de hembras receptivas presentes en el medio. En apoyo de esta idea, se encuentra el hecho de que al formarse una pareja, los machos restantes en la caja de observación aumentaban visiblemente la frecuencia de realización de la postura de *ofrecimiento*, tratando insistentemente de colocar su cauda bajo la hembra apareada, o posándose sobre o junto a la pareja; también podían ofrecer la cauda ante los otros machos o tratar de sujetarlos. Este tipo de "acoso" también ha sido observado en *A. manubriator*, los machos empujan a las parejas formadas o tratan de meter su cauda bajo las hembras, al parecer los machos sólo detectan químicamente a la hembra ya que aunque pueden cementarse a ella, es común que lo hagan de manera inapropiada para la transferencia exitosa del esperma y que no logren quitársela al macho original (Proctor, información no publicada).

Nuevamente ocurre que la frecuencia observada en A es igual a la observada bajo el tratamiento C, pero además no hay diferencias entre la frecuencia observada en B y C. Esto podría atribuirse a la diferencia de densidades entre los tratamientos, lo cual es imposible determinar. Otra explicación posible sería que en el tratamiento B, sólo una

hembra se encontrara receptiva por lo que no habría diferencia entre los estímulos recibidos por los machos en B y C.

V.3 *Monta*

A pesar de que la conducta de transferencia del esperma se ha descrito para aproximadamente 23 géneros pertenecientes a 15 familias de hidracáridos (Proctor, 1992b), el papel de la hembra, en la mayoría de las especies, se ha definido como parcial o totalmente pasivo y se ha dado más énfasis al comportamiento presentado por los machos.

Algunos autores han descrito la *monta* como una pauta conductual realizada por iniciativa de la hembra. Cassagne-Méjean (1966) describe que la hembra de *Arrenurus* (*Arrenurus*) *cuspidifer*, sujeta al macho con los tres primeros pares de patas, mientras éste le presenta la parte posterior del cuerpo (los machos de este subgénero, poseen como modificación lóbulos laterales y una estructura media denominada pecíolo), y que la modificación de las patas IV del macho es utilizada para untar la parte ventral de la hembra con la sustancia cementante secretada por el macho. Proctor (1992b) cita a Böttger quien propone que la hembra de *A. (Megaluracarus) globator* también tiene un papel activo en el inicio del apareamiento, ya que se dirige hacia el macho cuando éste ofrece la cauda y lo monta. En su trabajo sobre la conducta reproductiva de *Arrenurus (Megaluracarus) manubriator*, Proctor y Smith (1994), sugirieron que existían diferencias a nivel de subgénero, en el modo en que la hembra se posicionaba sobre la cauda y cómo el esperma alcanzaba el tracto genital femenino: en los subgéneros *Truncaturus* y *Megaluracarus*, las hembras deberían montar a los machos que presentaran la 'readiness position' (denominada postura de *ofrecimiento* en el presente trabajo); mientras que en *Micruracarus* y la mayoría de las especies de *Arrenurus*, los machos sujetarían activamente a las hembras para posicionarlas sobre

su cauda. Estos autores también propusieron que el tipo de modificación presentada por los machos, determinaría la ocurrencia de *monta* "voluntaria" o el "secuestro" por parte de los machos, ya que las hembras de las especies cuyos machos carecen de pecíolo (el cuál puede ser introducido en la abertura genital de la hembra, o funcionar como un canal para dirigir el esperma líquido hacia dicha abertura (Ramírez-Sánchez, 2002)), como las de *Truncaturus* y *Megaluracarus*, tienen mayores posibilidades de ejercer elección de pareja.

Una explicación alternativa a la realización de la *monta*, es que las hembras confundan a los machos con sus presas, lo cual ocurre en los ácaros acuáticos de la familia Unionicolidae: como una estrategia para atraer a las hembras, el macho imita las vibraciones producidas por los ostrácodos de los que ellas se alimentan, provocando que se acerquen y ser atrapados y así iniciar el depósito de los espermátóforos (Proctor, 1991). Sin embargo, a pesar de que los ostrácodos también son una de las presas favoritas de algunos arrenúridos (Davids *et al.*, 1981), parece poco probable que las hembras puedan confundirse ya que los machos pueden ser sujetados mientras se encuentran inmóviles; lo cual podría explicarse si las hembras son atraídas por el rastro químico de los machos, como ocurre en *Arrenurus* (*Micruracarus*) *acutus* (Baker, 1996). Por otra parte, la coloración de las presas es muy diferente a la de los arrenúridos, incluso algunos autores proponen que el patrón de coloración en los hidracáridos podría servir en el reconocimiento de las parejas potenciales (Smith *et al.*, 2001).

Con base en nuevas observaciones, Proctor y Wilkinson (2001) determinaron que la hembra de *A. manubriator* no se monta voluntariamente sobre la cauda del macho, sino que es éste quien la sujeta y posiciona sobre ella. Sin embargo, también sugirieron que las hembras de algunas especies de *Arrenurus* pueden tener el control sobre el inicio, desarrollo y culminación del apareamiento, cuando la transferencia del

esperma ocurre por medio de espermátóforos depositados en el sustrato y los machos sólo pueden manipular a las hembras para ponerlas en contacto con los paquetes de esperma, ya que las hembras pueden abrir o cerrar voluntariamente sus placas genitales.

En sus observaciones del comportamiento reproductivo de *A. manubriator*, *A. rufopiryformis*, *A. reflexus* y *A. planus*, Proctor y Wilkinson (2001) encontraron que, al parecer, la generalidad en las hembras es la indisposición al apareamiento, ya que forcejearon al ser sujetadas por los machos, lo cual explican porque el apareamiento puede ser más costoso en sí que resistir el acoso masculino bajo ciertas densidades y proporciones sexuales. El apareamiento implica inversión de tiempo y energía, puede aumentar los riesgos de depredación, de daño físico y de infección por patógenos (Arnqvist y Nilsson, 2000). Sin embargo, la resistencia de las hembras también podría explicarse como una forma de evaluar machos de diferente calidad genética: si los machos más persistentes en sus intentos de apareamiento son los más aptos, las hembras ganarían mayores beneficios genéticos para su progenie al elevar sus niveles de resistencia al apareamiento (Chapman *et al.*, 2003).

Durante el presente trabajo se registró lo contrario a lo observado por Proctor y Wilkinson (2001), las hembras de *A. zitavus* se mostraron interesadas en los machos: se aproximaban o trataban de sujetarlos aún cuando se encontraran nadando activamente o estuvieran posados en el sustrato y no realizando la postura de *ofrecimiento*.

La frecuencia de *monta*, al igual que la de las conductas realizadas por los machos, pareció aumentar al hacerlo el estímulo químico generado por el sexo opuesto. En una ocasión se observó que las hembras (se desconoce si fueron las tres) montaban insistentemente a un macho que, luego de haberse separado de la hembra con la que se había cementado, continuó realizando todas las pautas conductuales descritas para

el apareamiento, incluyendo el depósito de espermátóforos, desde que éste inició y hasta el corte de la filmación la *monta* ocurrió 38 veces (se obtuvo la frecuencia más alta =12.6).

La frecuencia de *monta* observada bajo el tratamiento A (sesgo a machos), fue significativamente mayor a la observada en B (sesgo a hembras), lo cual podría explicarse si al haber varios machos presentes en el medio aumenta el estímulo químico y visual percibido por las hembras. Al mismo tiempo, la frecuencia observada en A, es igual a la de C y mayor a la de B; esto podría explicarse si una sola hembra fuera incapaz de escalar su respuesta conductual y ésta no aumentara aunque lo hiciera el estímulo. Metodológicamente, podría explicarse por la diferencia de densidades o porque la frecuencia observada en B sólo corresponda a un individuo y al promediarla disminuya demasiado.

Aunque el análisis estadístico no evidenció diferencias significativas entre los tratamientos para los valores de duración de las pautas conductuales, se aprecia gráficamente que la duración de la *monta* en todos los tratamientos es mayor que la de las conductas propias de los machos, aunque la variación los datos es muy grande (Fig. 8).

Teóricamente, se esperaría que las hembras se mostraran indispuestas al apareamiento al haber muchos machos disponibles, es decir, que fueran selectivas, y que tuvieran mayor disposición al disminuir el número de machos, es decir, que fueran poco selectivas. Sin embargo, los valores obtenidos de frecuencia y duración de la *monta* no apoyan esta idea, sino que indican que las hembras receptivas pueden buscar y propiciar el apareamiento activamente.

Si las hembras de *A. zitavus* obtienen beneficios adicionales con el apareamiento, es decir, algo más que fertilizar sus huevos, se podría explicar su disposición a aparearse y la "resistencia" de los machos a hacerlo, ya que producir el esperma sería

costoso. Arnqvist y Nilsson (2000), encontraron que las hembras de varias especies de insectos se benefician de los apareamientos múltiples en varias maneras: pueden obtener sustancias nutritivas y estimulantes que contiene el eyaculado, almacenar esperma para fertilizar sus huevos y ovipositar en condiciones óptimas o para favorecer la competencia espermática, recibir regalos nupciales que generalmente consisten en alimento, aumentar su producción de huevos y su fertilidad, entre muchos otros.

La aparente resistencia de los machos de *A. zitavus* al apareamiento (evidenciada por el número de veces que los machos trataron de escapar ante los intentos de monta), parece sugerir que: 1) que el apareamiento puede ser costoso para los machos por alguna razón y, 2) que podría existir elección masculina, lo que teóricamente ocurre cuando los machos invierten algo más que su esperma en cada apareamiento y la calidad de las parejas potenciales es sumamente variable (Bonduriansky, 2001). El apareamiento pudiera ser costoso para los machos de *A. zitavus*, por la producción de los espermátóforos o por las pautas conductuales que realizan a lo largo del apareamiento. En un estudio realizado con otro hidracárido, *Neumania papillator* (Unionicolidae), Proctor (1992a) encontró que los machos no alimentados pasaban menos tiempo buscando parejas y más tiempo forrajeando y además producían menos espermátóforos que los machos bien alimentados. En otro estudio no publicado, Proctor encontró que en *Arrenurus manubriator* el número de espermátóforos depositados en un apareamiento, puede variar entre 6 y 25 y que los machos mal alimentados depositan un número significativamente menor de espermátóforos que los bien alimentados. Es posible que los machos rechacen el apareamiento o cortejen con menos vigor, si carecen de la energía suficiente para producir un número mínimo de espermátóforos o si sus reservas de esperma se han agotado (Proctor, 1992a).

Se supone que el compromiso entre las futuras oportunidades de aparearse y la competencia espermática moldean la inversión óptima en eyaculado en un apareamiento dado, si los machos invierten más energía en cada eyaculado, tendrán menos energía cada vez para buscar nuevas hembras; pero encontrar nuevas hembras puede ser un proceso azaroso, de modo que los machos serán seleccionados para asegurar que una cantidad de esperma sea reservada en relación con la probabilidad de encontrar nuevas parejas. En especies con una PSO desviada hacia las hembras, las oportunidades de apareamiento de los machos, y por lo tanto, las tasas reproductivas potenciales, son incrementadas promoviendo la economía del esperma. Por ejemplo, los machos de *Drosophila pachea*, racionan su esperma limitado entre las parejas, debido a que la PSO está desviada hacia las hembras (Wedell *et al.*, 2002).

Aunque en *A. zitavus* no se ha observado la estructura microscópica del espermátforo, al parecer éste es muy semejante al de *A. globator*, el cual consiste de un pedúnculo o tallo delgado que se estrecha desde la base hacia la punta, el esperma no está encapsulado y aparentemente no existe una membrana que envuelva las células espermáticas, por lo que la gota de esperma parece estar sujeta al tallo por tensión superficial (Proctor, 1992b). Se ha visto que las hembras de *A. zitavus* toman solamente la gota de esperma y dejan el pedúnculo unido al sustrato y que el número promedio de espermátforos depositados en un apareamiento es de cinco; además que tanto hembras como machos pueden presentar las conductas de *monta* y postura de *ofrecimiento* a los pocos minutos de haber concluido un apareamiento (Ramírez-Sánchez, 2002). Estos datos parecen indicar que la producción de los espermátforos no es costosa para los machos. Sin embargo, se desconoce si el esperma contiene sustancias nutritivas adicionales que pudieran provocar que las hembras promuevan el apareamiento y los machos lo eviten.

Es posible que la complejidad de las pautas conductuales que siguen a la transferencia del esperma, la duración total del apareamiento y el hecho de que el macho "cargue" todo el tiempo a la hembra sobre su dorso mientras camina o nada activamente (Ramírez-Sánchez, 2002), representen un gasto energético y de tiempo significativo para el macho (Obs. Pers). Cuando la inversión energética en un apareamiento reduce la posibilidad de invertir en apareamientos futuros, se selecciona por la asignación óptima de los recursos que son limitados, entonces los machos se vuelven selectivos y rechazan o aceptan parejas de acuerdo a su calidad (Bonduriansky, 2001). La calidad y el estado reproductivo de las hembras pueden ser evaluados a través de su tamaño, en un trabajo previo (Ramírez-Sánchez, 2002) se observó que a lo largo de todo el apareamiento, el macho de *A. zitavus* toca continuamente los costados del idiosoma de la hembra con sus patas IV, esto podría tratarse de una forma de evaluar el tamaño de la hembra, lo que a su vez podría relacionarse con su fecundidad (Bonduriansky, 2001), o bien, de un tipo de cortejo copulatorio realizado por el macho para que la hembra tome y/o utilice los espermátóforos depositados por él (Eberhard, 1994).

En varios grupos de artrópodos, se ha observado que tanto hembras como machos son capaces de responder a los cambios en la Proporción Sexual Operacional (PSO) y que ésta, en combinación con otros factores como la densidad poblacional, el estado fisiológico y el tamaño corporal de los individuos, influye en el éxito reproductivo de los organismos (Harari *et al.* 1999). En la palomilla *Plodia interpunctella* se ha observado que los apareamientos múltiples en las hembras se incrementan cuando aumenta el número de machos disponibles (Wedell *et al.*, 2002). En el cangrejo azul *Callinectes sapidus* el estado de muda de las hembras y la PSO influyen en el éxito reproductivo de los machos, de modo que éstos inician más temprano el cortejo ante proporciones sesgadas hacia los machos (Jivoff y Hines, 1998). En el cangrejo ermitaño *Pagurus*

middendorffii la PSO, la tasa de encuentro con las hembras y el tamaño de los competidores influyen en la duración del resguardo pre-cópula que realizan los machos, se ha observado que ésta se incrementa y ocurre más temprano cuando la proporción sexual está desviada hacia los machos, cuando la diferencia de tamaño entre competidores es pequeña y cuando la tasa de encuentro con las hembras es baja (Wada *et al.*, 1999). En el crustáceo *Alpheus angulatus* el comportamiento reproductivo de los machos se modifica al variar la PSO, cuando está sesgada hacia las hembras los machos abandonan con mayor frecuencia a las hembras con que se han apareado (generalmente ocurre monogamia social) que en proporciones equivalentes (Mathews, 2002). En las poblaciones de la chinche *Jadera haematoloma*, en las que la proporción sexual varía considerablemente de manera natural, los machos son capaces de alterar el comportamiento de resguardo en respuesta a la proporción sexual (Foster, 1999). Las hembras de la luciérnaga *Photinus ignitus* se vuelven más selectivas cuando aumenta la disponibilidad de machos y la posibilidad de perder apareamientos disminuye (Cratsley y Lewis, 2005).

Tanto en ácaros acuáticos como terrestres se ha observado una PSO desviada hacia algún sexo (Proctor, 1989), sin embargo, una respuesta conductual ante la variación de la PSO sólo se ha registrado en ácaros terrestres que realizan resguardo de la pareja, ya sea antes o después de la cópula y aunque las hembras pueden aparearse más de una vez, en general ocurre precedencia espermática del primer macho (Enders, 1991 y 1993; Radwan y Siva-Jothy, 1996). En un estudio con *A. manubriator*, Proctor encontró cierta evidencia de que los machos podían ajustar su esfuerzo reproductivo de acuerdo con la presencia de posibles rivales, pero no a través del depósito de más espermátóforos ni del aumento de realización de ciertas conductas, sino prolongando el tiempo de cementación a la hembra; aunque no pudo determinar si esto era una forma de resguardo de la pareja o simplemente una

compensación a las interrupciones en el apareamiento provocadas por la intervención de los otros machos (Com. Pers.).

Durante las colectas de *A. zítavus*, no se encontraron proporciones sexuales equilibradas, y la proporción sexual total estuvo ligeramente sesgada hacia las hembras; para poder comprobar que esto es una característica de la población, se podría realizar el análisis cromosómico de los huevos, cultivarlos hasta la emergencia del adulto (lo cual implica el cultivo forzoso de sus huéspedes también en el laboratorio), o bien hacerse recolectas a lo largo de todo el año en un mismo cuerpo de agua y en las mismas zonas en todos los estratos de profundidad, ya que muchas veces puede ocurrir que los sexos se distribuyan de manera diferencial en el cuerpo de agua (Proctor, 1989). En condiciones de laboratorio, las hembras que fueron recolectadas como adultos vivieron más tiempo que los machos (algunas más de un año), y las colectadas como ninfas emergieron en menor número que aquellos: de 23 ninfas recolectadas en agosto de 2003, 7 emergieron como machos y sólo 3 como hembras, el resto murieron antes de emerger, por lo que se desconoce su sexo. Esto sugiere que en condiciones naturales la PSO podría variar a lo largo de la temporada reproductiva, estando sesgada hacia los machos al principio y hacia las hembras al final.

Se desconoce si en condiciones naturales, los individuos receptivos sexualmente se congregan en un área para buscar parejas o si son capaces de detectar la densidad de ácaros a su alrededor. Aunque las poblaciones de *A. zítavus* son abundantes en ciertas épocas del año (Obs. Pers.), el hecho de que en un área pequeña coincidan varios individuos receptivos sexualmente, parece poco probable en condiciones naturales. Los ácaros acuáticos se asocian a la vegetación acuática tanto sumergida como flotante, las hembras utilizan la vegetación como sustrato de oviposición y para refugiarse, mientras que los machos tienden a nadar más activamente en busca de alimento y

visitan la vegetación para buscar pareja y refugio. Las poblaciones estudiadas se encontraban asociadas al lirio acuático *Eichhornia crassipes*, cada planta (entre raíces, bulbos y tallos) ofrece un gran número de superficies que podrían constituir un sitio de oviposición, de descanso o de encuentro para la pareja. Esto reduce la competencia por el espacio entre los individuos, particularmente las hembras, por lo que un macho que se encontrara deambulando en busca de pareja, difícilmente encontraría más de una hembra receptiva en la misma área (Obs. Pers.).

Los resultados obtenidos en este trabajo, parecen no apoyar el planteamiento de que uno u otro sexo cambie su grado de selectividad en respuesta al sesgo en la PSO, ya que las respuestas conductuales analizadas en ambos sexos, parecen aumentar en frecuencia al sesgar la PSO hacia el sexo opuesto. Al parecer lo que ocurre es que, de encontrarse en condiciones y de tener oportunidad, los individuos de ambos sexos solicitan el apareamiento. El análisis de los datos, hace evidente un cambio en la conducta de ambos sexos al variar la PSO, pero dicho cambio no concuerda con lo que se esperaría teóricamente. Si una especie presenta ciertas respuestas ante determinadas condiciones (presencia de rivales o abundancia de parejas en este caso), es porque debe haber experimentado dichas circunstancias en su pasado evolutivo; además los patrones conductuales de hembras y machos que evolucionaron en respuesta a esas condiciones deben ser lo suficientemente flexibles en las poblaciones actuales como para poder observar cambios en respuesta a manipulaciones artificiales (Mathews, 2002).

Los resultados obtenidos y observaciones previas, parecen indicar que durante el encuentro de los sexos y la formación de la pareja, tanto las hembras como los machos de *A. zitavus* eligen de manera algo indiscriminada debido a que tienen la posibilidad de seguir evaluando a la pareja a lo largo del apareamiento. La duración tan prolongada de la fase previa al depósito de los espermatozoides (46 minutos en

promedio, más de la mitad de la duración total del apareamiento (Ramírez-Sánchez, 2002)), la conducta mostrada por ambos sexos durante esta fase, y que muchas veces la pareja se separe antes de que ocurra el depósito de los espermatozoides, indican que esta durante esta fase, además de buscar el sustrato adecuado para depositar los espermatozoides, ocurra una evaluación mutua entre los miembros de la pareja.

Sin embargo, parece que el encuentro de los sexos (hasta el momento de la cementación) depende de la hembra. La conducta de *ofrecimiento* realizada por los machos parece consistir en un despliegue visual para atraer a las hembras, quienes en este nivel realizarían elección de pareja, al aproximarse a ciertos machos y permitir que las sujetaran. Esto es muy probable ya que la conducta masculina precedió a la femenina en 70% de las repeticiones del tratamiento A, en 75% de las del tratamiento B y, en 85% de las del C. Por otra parte, la *monta* (realizada por las hembras) de machos que no se encuentran realizando la *detección* ni la postura de *ofrecimiento*, podría consistir en una forma de evaluar a los machos a través de su resistencia.

Si los individuos son selectivos, es posible que esto se haga evidente más adelante en el apareamiento, y que sean otras las pautas conductuales que se modifican al manipular experimentalmente la PSO.

La aparente disponibilidad al apareamiento presentada por los individuos analizados, también podría explicarse por la historia de vida de la especie. En general, se espera que los organismos ajusten flexiblemente sus estrategias reproductivas para maximizar su adecuación individual; al tratarse de una especie con una larva de hábitos parásitos en su ciclo de vida, se espera que dada la alta mortalidad de dicha fase, se seleccione un incremento en el número de huevos producidos (Wohltmann, 1999). De este modo, las hembras y los machos de *A. zitavus*, de encontrarse en condiciones de hacerlo (hembras ovigeras y machos con suficientes reservas energéticas para producir el eyaculado y realizar las conductas propias del

apareamiento), propiciarían el apareamiento con la finalidad de satisfacer la demanda de larvas necesarias para superar la alta mortalidad que ocurre durante la búsqueda del huésped, el regreso a un sitio favorable y las transformaciones para convertirse en adultos. Las larvas de las especies de los diferentes subgéneros de *Arrenurus*, tienen preferencias por ciertos grupos de insectos, las de *Trucaturus* tienden a parasitar Dixidae y Culicidae, las de *Arrenurus* prefieren especies de Odonata, y las de *Micruracarus* y *Megaluracarus* infestan algunos Chironomidae (Cook *et al.*, 1989). En éste último caso, al tratarse de huéspedes que se encuentran en abundancias relativamente altas la mayor parte del año, las especies que los parasitan deben desarrollar tácticas alternativas para superar el obstáculo que representa el volumen fijo de la hembra para producir grandes cantidades de huevos (Wohltmann, 1999); los apareamientos múltiples en ambos sexos de *A. zitavus* consistirían en una estrategia para prolongar los periodos de oviposición de las hembras, y así superar dicha limitante.

Un elemento que desafortunadamente no fue posible controlar, y que muy probablemente afectó los resultados obtenidos, fue la disponibilidad de organismos. El recolectar un número importante de individuos sólo en dos temporadas con un año de diferencia, obligó a racionar el número de organismos incluidos en cada repetición, lo que resultó en la variación de un factor adicional a la PSO, la densidad. En el tratamiento C, se optó por incluir sólo una pareja de organismos, por lo que resulta imposible definir si las diferencias obtenidas entre este y el tratamiento A en el caso de la conducta de *detección*, y entre C y B, en el caso de *monta*, se deben al cambio en la PSO, a la diferencia de densidades o a la interacción de ambas. Adicionalmente, el número disponible de individuos también pudo haber influido para que no se obtuvieran diferencias significativas entre los tratamientos con respecto a la duración de las conductas. Se ha registrado que algunos organismos varían la duración del

resguardo pre- o postcópula dependiendo del número de individuos presentes de su mismo sexo y del contrario (Enders, 1991; radwan y Siva-Jothy, 1996; Jivoff y Hines, 1998).

Para definir si los resultados obtenidos son una generalidad en la especie de estudio, es necesario realizar un mayor número de observaciones tratando de: 1) definir si las proporciones sexuales observadas en el campo durante este estudio se mantienen así o fueron resultado de la metodología de recolecta aplicada, 2) mantener fija la densidad entre los diferentes tratamientos, 3) tratar de llevar al extremo el sesgo en la PSO, y 4) tratar de observar las pautas conductuales que realizan ambos sexos después de la cementación y antes del depósito del espermatozoido, para determinar si a este nivel la selectividad de uno u otra se hace más evidente.

Finalmente, se considera que los datos obtenidos son de gran valor para la biología reproductiva de la especie y, en el campo de la biología de la conducta, abren nuevas posibilidades de estudio en organismos que, dada la complejidad de su historia de vida, podrían ampliar el alcance de las teorías y patrones generales actualmente aceptados.

VI. CONCLUSIONES

- ◇ Se realiza el primer estudio del comportamiento reproductivo en una especie de hidracárido, *Arrenurus (Megaluracarus) zitavus* ante una variación experimental del parámetro social Proporción Sexual Operacional
- ◇ Las pautas observadas, se han descrito con anterioridad en otras especies de arrenúridos, e incluso en otros artrópodos acuáticos
- ◇ Al parecer, las pautas conductuales descritas son desencadenadas por señales químicas, táctiles y visuales de atracción de la pareja en *A. zitavus*.
- ◇ En condiciones de laboratorio, los miembros de ambos sexos de *A. zitavus*, modificaron su disposición al apareamiento al variar el número de individuos del sexo contrario presentes en el medio, lo cual se evidenció a través del cambio en la frecuencia de las conductas analizadas
- ◇ Una posible explicación a la disposición al apareamiento observada en las hembras, manifestada como el aumento de realización de la *monta*, es que éstas obtengan beneficios adicionales, aunque sería necesario realizar otro tipo de experimentos para determinar a través de qué mecanismo
- ◇ La aparente "resistencia" de los machos al apareamiento, podría deberse a: 1) que éste sea costoso energéticamente tanto por la producción de los espermatozoides, como por la serie de pautas conductuales implicadas, o 2) que los machos ejerzan elección de pareja
- ◇ Los resultados obtenidos pueden no concordar con lo esperado teóricamente debido a que posiblemente las poblaciones estudiadas no hayan experimentado las condiciones a las que fueron sometidas en su pasado evolutivo y por lo tanto no respondieron de la manera esperada

- ◇ Al parecer, la hembra determina que ocurran el encuentro de los sexos y la cementación, eligiendo entre los machos que presentaban la postura de *ofrecimiento* o incitando su realización en los que no la presentaban
- ◇ Una explicación alternativa a la poca selectividad observada en las hembras y machos de *A. zitavus* es que se trate de una estrategia de la historia de vida de la especie, para prolongar el periodo de oviposición en las hembras y asegurar una densidad larvaria suficiente para infestar a los huéspedes que se encontrarían en densidades altas durante gran parte del año
- ◇ Aunque se encontró una proporción sexual global sesgada hacia las hembras, no fue posible determinar que esta es una condición constante en las poblaciones de *A. zitavus* o si se debió a la metodología de colecta aplicada
- ◇ La ausencia de diferencias significativas en cuanto a los valores de duración de las conductas observadas, pudo deberse al número limitado de individuos, al tiempo de observación definido y a la poca o nula flexibilidad de las pautas analizadas
- ◇ Es necesario realizar observaciones adicionales, tratando de definir el patrón general de las proporciones sexuales en las poblaciones estudiadas, manteniendo fija la densidad entre tratamientos, llevando al extremo la PSO y tratando de definir si la selectividad de uno u otro sexo puede ocurrir en fases más avanzadas del apareamiento
- ◇ Se considera que los datos obtenidos de este estudio son una valiosa contribución a la biología reproductiva del género y abren nuevas posibilidades de estudio en el campo de la biología conductual y reproductiva en especies con historias de vida complejas

VII. LITERATURA CITADA

1. Arnqvist, G. y T. Nilsson. 2000. The evolution of Polyandry: multiple matings and female fitness in insects. *Anim. Behav.* 60, 145-164
2. Bader, C. 1980. Some biological and ecological data on water-mites, mainly some significant data on the life duration. *Internat. J. Acarol.* 6(3), 239-244
3. Baker, G. T. 1996. Chemoreception in four species of water mites (Acari: Hydrachnida): behavioural and morphological evidence. *Exp. App. Acarol.* 20, 445-455
4. Bonduriansky, R. 2001. The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biol. Rev.* 76, 305-339
5. Bradbury, J. W. y S. L. Vehrencamp. 1998. *Principles of Animal Communication*. Sinauer Associates, Inc.
6. Cassagne-Méjean, F. 1966. Contribution a l'étude des Arrenuridae (Acari, Hydrachnellae) de France. *Acarologia (Supplemental)* 8, 1-186
7. Chapman, T., G. Arnqvist, J. Bangham y L. Rowe. 2003. Sexual conflict. *Trends. Ecol. Evol.* 18(1), 41-47
8. Clutton-Brock, T. H. y G. A. Parker. 1995. Sexual coercion in animal societies. *Anim. Behav.* 49, 1345-1365
9. Cook, D. R. 1974. Water Mite Genera and Subgenera. *Mem. Amer. Ent. Inst.* 21, 1-860
10. —. 1980. Studies on Neotropical Water Mites. *Mem. Amer. Ent. Inst.* 31, 1- 645
11. Cook, W. J., B. P. Smith y R. J. Brooks. 1989. Allocation of reproductive effort in female *Arrenurus* spp. water mites (Acari: Hydrachnidia, Arrenuridae). *Oecologia* 79, 184-188
12. Cordero, C. 1995. Ejaculate substances that affect female insect reproductive physiology and behavior: honest or arbitrary traits? *J. Theor. Biol.* 174, 453-461

13. Cratsley, C. K. y S. M. Lewis. 2005. Seasonal variation in mate choice of *Photinus ignitus* fireflies. *Ethology* 111, 89-100
14. Davids, C., C. F. Heijnis y E. Weekenstroo. 1981. Habitat differentiation and feeding strategies in water mites in Lake Maarsseveen 1. *Hydrobiol. Bull.* 15, 87-91
15. Davies, N. B. 1991. Mating Systems. En: J. R. Krebs y N. B. Davies (Eds.), *Behavioural Ecology an Evolutionary Approach. 3rd ed.* pp. 263-294. Blackwell Scientific Publications.
16. Drickamer, L.C., S.H. Vessey y D. Meikle. 1996. *Animal Behaviour, Mechanisms, Ecology, Evolution.* 4th ed. Times Mirror Higher Education Group, Inc. IA.
17. Eberhard, W.G. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution.* 48 (3): 711-733
18. Enders, M. M. 1991. Precopulatory mate guarding in the spider mite, *Tetranychus cinnabarinus* (Boisd.) (Tetranychidae). En: R. Schuster y P. W. Murphy (Eds.), *The Acari. Reproduction, development and life-history strategies.* pp. 241-242. European Association of Acarologists. Chapman & Hall.
19. Enders, M. M. 1993. The effect of male size and operational sex ratio on male mating success in the common spider mite, *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). *Anim. Behav.* 46, 835-846
20. Evans, G.O. 1992. *Principles of Acarology.* CAB International. Cambridge University Press.
21. Fedorka, K. M. y T. A. Mousseau. 2004. Female mating bias results in conflicting sex-specific offspring fitness. *Nature* 429, 65-67
22. Forsgren, E., T. Amundsen, Å. Borg y J. Bjelvenmark. 2004. Unusually dynamic sex roles in a fish. *Nature* 429, 551-554
23. Foster, S. A. 1999. The geography of behaviour: an evolutionary perspective. *Trends. Ecol. Evol.* 14(5), 190-195
24. Futuyma, G. 1998. *Evolutionary Biology.* Sinauer. 3a ed. Massachussets.
25. Halliday, T. R. 1983. The study of mate choice. En: P. Bateson (Ed.) *Mate choice.* pp.

- 3-32. Cambridge University Press.
26. Harari, A. R., A. M. Handler y P. J. Landolt. 1999. Size-assortative mating, male and female choice in the curculionid beetle *Diaprepes abbreviatus*. *Anim. Behav.* 58, 1191-1200
 27. Hockham, L. R. y M. G. Ritchie. 2000. Female secondary sexual characteristics: appearances might be deceptive. *Trends. Ecol. Evol.* 15(11), 436-438
 28. Hughes, M. 1996. The function of concurrent signals: visual and chemical communication in snapping shrimp. *Anim. Behav.* 52, 247-257
 29. Jivoff, P. y A. H. Hines. 1998. Effect of molt stage and sex ratio on courtship behavior of the blue crab *Callinectes sapidus*. *Mar. Biol.* 131, 533-542
 30. Katvala, M. y A. Kaitala. 2001. Male choice for current female fecundity in a polyandrous egg-carrying bug. *Anim. Behav.* 61, 133-137
 31. Lundblad, O. 1929. Über den begattungsvorgan bei einigen arrhenurus-arten. *Z. Morph. Ökol. Tiere.* 15, 705-722
 32. Mathews, L. M. 2002. Tests of the mate-guarding hypothesis for social monogamy: does population density, sex ratio or female synchrony affect behavior of male snapping shrimp (*Alpheus angulatus*)? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51, 426-432
 33. Michalska, K. Y J. Boczek. 1991. Sexual behavior of males attracted to quiescent deutonymphs in the Eriophyoidea (Acari.) En: F. Dusbábek y V. Bukva (Eds), *Modern Acarology Vol. 2.* pp. 549-533. Academia, Prague and SPB Academic Publishing bv, The Hague.
 34. Proctor, H. C. 1989. Occurrence of protandry and female-biased sex-ratio in a sponge-associated water mite (Acari: Unionicolidae). *Exp. App. Acarol.* 7, 289-297
 35. —. 1991. Courtship in the water mite *Neumania papillator*: males capitalize on female adaptations for predation. *Anim. Behav.* 42, 589-598
 36. —. 1992a. Effect of food deprivation on mate searching and spermatophore production in male water mites (Acari: Unionicolidae). *Func. Ecol.* 6, 661-665
 37. —. 1992b. Mating and spermatophore morphology of water mites (Acari: Parasitengona). *Zool. J. Linn. Soc.* 106, 341-384

38. —. 1996. Sex ratios and chromosomes in water mites. En: R. Mitchell, D. Horn, G. R. Needham y C. Welbourn (Eds.), *Acarology IX: Volume 1, Proceedings*. pp. 441-446. Ohio Biological Survey, Columbus, Ohio.
39. Proctor, H. C. y B. P. Smith. 1994. Mating behaviour of the water mite *Arrenurus manubriator* (Acari: Arrenuridae). *J. Zool. Lond.* 232, 473-483
40. Proctor, H. C., R. L. Baker y D. T. Gwynne. 1995. Mating behaviour and spermatophore morphology: a comparative test of the female-choice hypothesis. *Can. J. Zool.* 73, 2010-2020
41. Proctor, H. C. y K. Wilkinson. 2001. Coercion and Deceit: Water Mites (Acari:Hydracarina) and the Study of Intersexual Conflict. En: R.B. Halliday, D.E. Walter, H.C. Proctor, R.A. Norton y M.J. Colloff (Eds.), *Acarology: Procc. 10th Internat. Congr.* pp. 155-169. CSIRO Publishing, Melbourne.
42. Qvarnström, A. y E. Forsgren. 1998. Should females prefer dominant males? *Trends. Ecol. Evol.* 13(12), 498-501
43. Radwan, J. y M. T. Siva-Jothy. 1996. The function of post-insemination mate association in the bulb mite, *Rhizoglyphus robini*. *Anim. Behav.* 52, 651 -657
44. Ramírez-Sánchez, M. 2002. Estudio del comportamiento de apareamiento de tres especies de hidracáridos del género *Arrenurus* Dugès, 1834 (Acari:Hydracarina:Arrenuridae). Tesis de Licenciatura. UNAM. 82 p.
45. Rasa, O. A. E., S. Bisch y T. Teichner. 1998. Female mate choice in a subsocial beetle: male phenotype correlates with helping potential and offspring survival. *Anim. Behav.* 56, 1213-1220
46. Ryan, M. J. 1997. Sexual Selection and Mate Choice. En: J.R. Krebs y N.B. Davies (Eds.), *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. 4th ed. pp. 179-202. Blackwell Science Ltd. UK.
47. Shuster, S. M. y C. Sassaman. 1997. Genetic interaction between male mating strategy and sex ratio in a marine isopod. *Nature* 388, 373-377
48. Simmons, L. W. y M. T. Siva-Jothy. 1998. Sperm Competition in Insects: Mechanisms and the Potencial for Selection. En: T. R. Birkhead y A. P. Møller (Eds.), *Sperm*

- Competition and Sexual Selection*. pp. 341-434. Academic Press. USA.
49. Smith, B. P. y J. Hagman. 2002. Experimental evidence for a female sex pheromone in *Arrenurus manubriator* (Acari: Hydrachnida; Arrenuridae). *Exp. App. Acarol.* 27, 257-263
 50. Smith, I.M., D.R. Cook y B. P. Smith. 2001. Water Mites (Hydrachnida) and other Arachnids. En: J. Thorp y A. Covich. (Eds.) *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. 2nd. Ed. pp. 551-659. Academic Press Inc., San Diego, CA.
 51. Strohm, E. y K. E. Linsenmair. 1997. Female size affects provisioning and sex allocation in a digger wasp. *Anim. Behav.* 54, 23-34
 52. Tornhill, R. y J. Alcock. 1983. *The Evolution of Insects Mating Systems*. Harvard University Press.
 53. Uchida, T. 1932. Some Ecological Observations on Water Mites. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. IV. Zool.* 1, 143-165.
 54. Wada, S., K. Tanaka y S. Goshima. 1999. Precopulatory mate guarding in the hermit crab *Pagurus middendorffii* (Brandt) (Decapoda: Paguridae): effects of population parameters on male guarding duration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 239, 289-298
 55. Wedell, N., M. J. G. Gage y G. A. Parker. 2002. Sperm competition, male prudence and sperm-limited females. *Trends. Ecol. Evol.* 17(7), 313-319
 56. Weeks, A. R., K. T. Reynolds y A. A. Hoffmann. 2002. *Wolbachia* dynamics and host effects: what has (and has not) been demonstrated? *Trends. Ecol. Evol.* 17(6), 257-262
 57. Wohlthmann, A. 1999. Life-history evolution in Parasitengonae (Acari: Prostigmata): constraints on number and size of offspring. En: J. Bruin, L. P. S. van der Geest y M. W. Sabelis (Eds.), *Ecology and Evolution of the Acari*. pp. 137-148. Kluwer Academic Publishers. Printed in The Netherlands.
 58. Zhang, A., J. E. Oliver, K. Chauhan, B. Zhao, L. Xia y Z. Xu. 2003. Evidence for contact sex recognition pheromone of the Asian long horned beetle, *Anoplophora glabripennis* (Coleoptera: Cerambycidae). *Naturwissenschaften* 90, 410-413