

## AJUSTE GENITAL EN LA COPULA DE THYNNINAE (HYMENOPTERA: TIPHIIDAE) PARTE II: *ELAPHROPTERA NIGRIPENNIS* (SMITH)<sup>1</sup>

HAROLDO TORO<sup>2</sup> Y SERGIO ELORTEGUI<sup>2</sup>

### RESUMEN

La cópula forética de los tίνidos tiene consecuencias importantes para la biología tanto de machos como de hembras. El sistema mecánico que permite el ajuste genital en *Elaphroptera nigripennis* se basa en la elasticidad del digitus que rodea el margen distal del esterno VI y en la forma helicoidal del pene, éste es fijado por una lámina membranosa que cubre la entrada del conducto de la espermateca. Se describe el mecanismo que proyecta la cápsula genital y protuye el pene. Se hace una comparación con el ajuste genital de *Elaphroptera scoliaeformis*.

### ABSTRACT

The phoretic copulation of thynnine wasps has several important consequences in the biology of both female and male specimens. The mechanical systems that makes the genital locking possible relies on the elasticity of the digitus embracing the distal margin of sternun VI and the shape of the penis, which is twisted and fixed by a membranous lamina covering the spermathecal ductus. The mechanism that projects the genital capsule and protrudes the penis is described. A comparison with the genital locking of *E. scoliaeformis* is made.

### INTRODUCCION

Aunque la sistemática de los Thynninae chilenos han logrado un avance realmente importante con los recientes trabajos de Kimsey (1992) y Genise y Kimsey (1993), muchos aspectos de su biología son desconocidos en su mayor parte o conocidos sólo superficialmente.

Dentro de estos últimos, si bien la cópula forética ha llamado la atención desde antiguo (Spinola, 1851), hay escasos trabajos referidos al mecanismo de ajuste de las especies de esta región (Evans, 1969; Toro *et al.*, 1979; Toro y

Carvajal, 1989). El hecho es debido probablemente a la dificultad que existe de realizar disecciones de estructuras pequeñas, particularmente de la musculatura que interviene y que hace posible la comprensión del mecanismo en cuanto a las presiones que ejercen las distintas partes.

Desde el punto de vista biológico, la cópula forética tiene un significado interesante tanto como estrategia reproductiva que evita competencia y asegura la descendencia por mantención de una posición por largo tiempo (Parker, 1970), así como también por la posibilidad de alimentación de las hembras con sustancias dulces, las que no podrían alcanzar por sus propios medios (Given, 1954; Ridsdill Smith, 1970). No cabe duda también que el transporte facilita la dispersión geográfica de las hembras, que carecen de buenas estructuras para desplazarse a distancias mayores, pudiendo encontrar áreas con nuevos recursos para los juveniles.

<sup>1</sup>Finaciado por Dirección General de Investigaciones de la Univ. Católica de Valparaíso.

<sup>2</sup>Zoología, Universidad Católica de Valparaíso, Casilla 4059, Valparaíso-Chile.

(Recibido: 4 de Agosto de 1994. Aceptado: 2 de Noviembre de 1994)

El objeto de este trabajo, es continuar con el estudio del mecanismo de ajuste genital en Thynninae, realizando un análisis de las estructuras que intervienen en el ajuste de *Elaphroptera nigripennis* (Smith). Los machos de esta especie son muy frecuentes en la parte centro sur de Chile, sin embargo no es fácil encontrar ejemplares apareados en las colecciones.

## MATERIALES Y METODOS

Se dispuso de abundantes individuos machos, doce hembras y cuatro ejemplares en cópula, todos secos, conservados en sobres o clavados en alfileres de la Colección de la Universidad Católica de Valparaíso. La estructura de la cápsula genital del macho y esternos asociados, así como la de la cámara genital de la hembra, se estudiaron mediante disecciones de material, tanto seco como tratados con una solución de KOH al 10%, hirviendo por 6 a 10 minutos. Las parejas en cópula fueron sometidas a disección en seco.

Cuando fué necesario las disecciones de estructuras esclerosadas como las de musculatura se realizaron fijando el material seco a un portaobjetos mediante un pegamento instantáneo gel.

El material disectado fué sometido a baños de agua tibia, cuando se necesitó entender algún ajuste o movimiento de las piezas.

En las descripciones se sigue en general el mismo esquema de Toro y Carvajal (1989), para facilitar posible comparaciones. Sólo se describen aquellas estructuras relacionadas con el mecanismo de ajuste, no fueron analizadas las otras modificaciones que no tienen una participación directa el problema. En la confección de los esquemas se utilizó el aparato de dibujo de lupa Wild M5.

## RESULTADOS Y DISCUSION

### Macho

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

El tergo VII diferencia una placa dorsal, limitada lateralmente por una cresta bien marcada, que aumenta su resistencia mecánica a la

flexión; el tergo termina distalmente en un margen levemente cóncavo (Fig. 18).

El esterno VII (Fig. 4), de aspecto general cuadrangular, presenta el borde distal fuertemente emarginado y un gran apodema proximal, a cada lado, donde se insertan externamente los músculos protractores originados en el esterno anterior.

El esterno VIII (Figs. 5-6), tiene aspecto general de una cruz, con una superficie cóncava proximalmente; el ápice distal se proyecta en un proceso agudo central y dos menores dispuestos lateralmente. La barra transversal de la cruz corresponde a los apodemas, fijos a las proyecciones membranosas del tergo VIII (Fig. 18). Los apodemas se encuentran también relacionados con los músculos retractores del esterno (Fig. 18- mro 1,2,3). El extremo proximal termina en una punta truncada, su superficie externa es convexa y en él se inserta un poderoso músculo rotador que se origina en el tergo VII membranoso (Fig. 18, mrs 2).

Durante la cópula el esterno VIII se relaciona con el último tergo de la hembra (Fig. 19, st VIII), tal como lo describe Evans (1969) y Toro y Carvajal (1989) para *E. scoliaeformis*.

La cápsula genital del macho es altamente complicada, principalmente a nivel del pene y de las valvas (Figs. 1-2-3). La gonobase (gb) es más bien corta en vista ventral, rodeando posteriormente al foramen genital que se abre hacia la región ventral. Los gonocoxitos (cx), se alargan mesalmente en vista dorsal; en su parte media se ubican lateralmente los gonostilos: largos, pilosos, deprimidos lateralmente y de forma rectangular. En el borde lateral interno del gonostilo se inserta el músculo aductor, que se origina en las paredes laterales de los gonocoxitos (Fig. 13, madg).

Las prolongaciones medio-dorsales del gonocoxito se prolongan hasta la base del pene; ellas se diferencian como un par de cordones que se abren mesobasalmente y están limitados de forma posterolateral por un fuerte surco; distalmente los cordones se dividen por una fuerte escotadura en forma de V (Figs. 1-3, cx).

Ventralmente las volsellas (cuspis), (Figs. 2-3-13, vo), ocupan el espacio dejado por los

gonocoxitos, su parte media es notoriamente deprimida de tal manera que ambas volsellas forman una superficie marcadamente cóncava por su cara ventral; terminan fuertemente esclerosadas, aplanadas en dos procesos agudos que forman una V y se proyectan lateralmente, siendo entre sí separadas por un surco bien definido.

Sobre las volsellas, por encima de la base de los gonostilos, se originan dos fuertes procesos cilíndricos articulados, que se adelantan horizontalmente, con marcada curvatura hacia la línea media de la cápsula (digitus de Kimsey, 1992)(Fig. 3, dg). En la base de ellos se inserta un músculo elevador-abductor, de origen en la base de los gonocoxitos (Fig. 13, mabd).

Las valvas (Figs. 1-2, va) se prolongan distalmente hasta articular con la porción flagelar del pene (pe); ventralmente originan sendos procesos (Fig. 3, pv), que se agudizan a medida que descienden de forma perpendicular a la cápsula. Estructuralmente, los procesos, poseen dos cordones longitudinales, que actúan como líneas de resistencia, fuertemente esclerosados, ubicados externa e internamente y separados por una franja membranosa (Fig. 13, pv).

Los procesos de las valvas son de gran importancia en el ajuste; se articulan en el borde externo de la base, a través de un cóndilo, con dos procesos auriculares; los cuales están curvados lateralmente en semicírculo, con dirección dorsal y terminados en ápice agudo (Figs. 19-21-22, pa). En conjunto ambos procesos valvares forman basalmente un espacio donde se aloja la base del pene.

La base dorsal de las valvas, de superficie levemente cóncava y fuertemente esclerosada, se encuentra ajustada medialmente por las proyecciones laterales de las volsellas y posterodorsalmente por la porción distal de los gonocoxitos. La base dorsal de las valvas se une, a través de conexiones de tipo membranoso, con los procesos auriculares y ventrales de las valvas.

Los procesos ventrales y la base dorsal de las valvas (Fig. 14) se continúan ingresando en la cápsula a través de franjas fuertemente esclerosadas, que conforman un apodema a cada lado (Figs. 21-22, apv). Este presenta

una marcada curvatura hacia arriba, en forma de semicírculo; en su extremo se inserta un poderoso músculo (Fig. 14, mabv), que protrae el pene por abducción de las valvas y, un músculo elevador de las valvas (Fig. 14, mev), inserto en los procesos ventrales y originado dorsal y lateralmente en el interior de los gonocoxitos.

Los músculos retractores de las valvas (Fig. 14, mrv), son comparativamente débiles, sus fibras se originan en la línea media de la porción pósterosuperior de los gonocoxitos. Estos músculos se insertan en la escotadura de dos procesos, dispuestos en forma paralela, en el borde interno de la base de los apodemas, continuándose de forma esclerosada hasta la porción dorsal de la base del pene, a través de una cavidad cerrada formada por la base dorsal de las valvas.

### Hembra

En la hembra el tergo VI es fuertemente esclerosado (Figs. 8-9, tgVI), convexo, terminado en borde agudo, con estrías longitudinales marcadas en la mitad distal; distalmente lleva un fuerte surco a los lados para los procesos laminares del último esterno, proximalmente presenta apodemas para la inserción de los músculos protractores, originados en el tergo anterior.

El esterno VI (Figs. 7 y 9, stVI), es alargado; proximalmente presenta grandes apodemas para inserción de los músculos protractores originados en el esterno anterior (Fig. 15, mps); dos débiles fascículos elevadores externos (Fig. 15, mes 2), de origen en el esterno anterior e internamente un músculo que hace descender el esterno, abriendo la entrada a la cámara genital (Fig. 15, mabs).

Los músculos retractores corresponden a dos fascículos de origen en el esterno anterior, que se insertan en el borde medio-posterior (Fig. 15, mr). En la escotadura posterior del margen lateral se insertan dos músculos, uno a cada lado, que ayudan a elevar y retraer al esterno, tienen su origen en el tergo VI (Fig. 15, mes 1).

Distalmente el margen del esterno presenta dos procesos laminares (Figs. 11-12, plm), que se ajustan a los surcos del último tergo, el reborde ventral presenta externamente un ángulo

pronunciado, con respecto al cuerpo del esterno. Este reborde es importante en el ajuste del digitus del macho (Figs. 7, 10 y 19).

La cámara genital (Fig. 11, gc), se hace evidente cuando el último esterno desciende respecto al último tergo, previa protrusión de ambos (a diferencia de lo descrito para *E. scoliaeformis*). El margen posterior medio del esterno se refleja hacia adentro en una placa ventral, llamada phragma por Evans (1969) (Fig. 12, plv). Esta deja entre ella y la pared externa del esterno un espacio donde se ubica la abertura del conducto de la espermatoteca (Figs. 12 y 19, ce). La pared ventral, en la mitad distal, forma una suave depresión membranosa abierta hacia adelante, que durante la cópula se dispone rodeando la porción distal, en forma de Y, de los gonocoxitos (Fig. 12, dcx). La pared dorsal de la cámara está constituida por una membrana dorsal y los rami del aparato picador (Fig. 11, ra, nad), estos se encuentran unidos por un puente esclerosado.

Cuando el último esterno no ha descendido, la pared dorsal de la cámara no aparece conformada y corresponde sólo a un espacio abierto, posterior a las valvas del agujón; estas estructuras están orientadas ventralmente entre los procesos laminares.

### Aspectos funcionales

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

La protracción del último tergo y esterno de la hembra se produce por la contracción de los músculos protractores, insertos en sus apodemas respectivos. A su vez el esterno desciende por la contracción de un músculo inserto en los bordes internos de sus apodemas, abriendo la entrada a la cámara genital (Figs. 16-17).

Los hemitergitos, asociados al agujón, mantienen su posición junto al último tergo, unidos dorsal y lateralmente por ligamentos de origen membranoso.

Tomando como punto fijo el esterno, que ha descendido, las valvas y los rami hacen una semirrotación, describiendo un ángulo desde su posición ventral, para constituir la pared dorsal de la cámara genital; los desplazamientos se hacen más acentuados con la entrada de los grandes procesos ventrales de las valvas del macho.

El reborde ventral del esterno VI se ajusta sobre la porción distal de las prolongaciones mediodistales de los gonocoxitos, éstas al ingresar abducen los procesos laminares. Por otra parte, por abajo del esterno, en el ángulo que forma el reborde, se enganchan firmemente los digitus, gracias a un mecanismo elástico propio (Fig. 19) (la apertura previa se realiza por contracción de sus abductores, Fig. 13, mabd). Este mecanismo corresponde a un primer factor de mantención del ajuste, especialmente importante, porque no parece significar gasto de energía, al ser producido por la elasticidad del tegumento.

En el macho el mayor rol de la protracción de la cápsula, lo juega el músculo tergesternal (Fig. 18, mrs2) de origen en la porción membranosa del tergo metasómico VIII; éste se mantiene fijo por su amplia unión con el tergo VII. El músculo tergesternal actúa como rotador del esterno correspondiente, dada su inserción en la proyección proximal.

La proyección distal del octavo esterno hace que su proceso distal se deslice sobre el último tergo de la hembra; la posición inclinada del tergo, actuando como plano inclinado, favorece también la rotación del octavo esterno del macho, tomando como eje la fijación de los apodemas y teniendo como apoyo ventral la escotadura del esterno VII (Figs. 18-19)

La rotación del VIII esterno es un factor de primera importancia en la cópula, ya que al girar, su proyección media-posterior se ajusta al surco ventral de la gonobase y empuja a la cápsula genital haciéndola protruir. Estando contraído el músculo tergesternal, los músculos retractores del esterno VIII actúan como depresores, presionando el esterno sobre el último tergo de la hembra (Fig. 18)

Los gonostilos, como dice Evans (1969), abrazan el último tergo de la hembra y poseen abundante pilosidad rígida; la contracción de

los músculos de su base (Fig. 13, madg), permiten cierta presión, aunque por cierto, no importante en la mantención del ajuste debido a la corta distancia entre la inserción del músculo y el punto fijo de articulación, comparado con la gran superficie del gosnostilo. Su importancia podría estar en evitar dislocaciones, por movimientos laterales durante el vuelo, o para dirigir, junto con el esterno VIII, el encaje del borde distal del último tergo de la hembra, en la depresión que forman ventralmente las volsellas (Fig. 19).

La intromisión de la cápsula en la cámara genital de la hembra, continúa hasta que los procesos laminares del esterno VI (de la hembra), calzan con el surco lateral, que deja la unión de la base de los digitus con las proyecciones laterales de las volsellas y el borde distal del último tergo de la hembra ocupa la depresión ventral de las volsellas (Fig. 19), ambos sistemas sirven de tope, evitando un avance posterior que impediría encontrar la entrada al conducto de la espermatoca.

La forma particular de los apodemas de las valvas (Fig. 21), determina que la contracción de los músculos insertos en su ápice y en su base (Fig. 14, mabv y mev), produzcan una semi-rotación del apodema, tomando como superficie fija de sustentación la base dorsal de las valvas, sujetas mediodorsalmente por las proyecciones de los gonocoxitos. Ventralmente la base de los apodemas pivotea y se desliza sobre la faz interna de las volsellas (que se encuentran fuertemente esclerosadas).

Estos rotación y deslizamiento tiene las siguientes consecuencias: a) la línea esclerosada interna de los procesos ventrales se adelanta respecto de la externa abduciéndolos y causando, por lo tanto la protracción del pene (Fig. 22), b) rotación que eleva los procesos ventrales de las valvas (Fig. 20), lo que provoca un descenso y rotación hacia la línea media de los procesos auriculares (unión membranosa), éstas a su vez presionan la base del pene haciéndola descender (Fig. 22).

El flagelo del pene ha sido comparado con una espiritrompa por Janvier (1933), por su forma algo enrollada, la fuerte rigidez que presenta le permite mantener su forma. El pene ingresa a la cámara de delante hacia atrás, en el espacio dejado por la placa ventral del

último esterno de la hembra, la misma rigidez permite que funcione al mismo tiempo como estructura de fijación (Fig. 19).

El primer tercio del pene ingresa siguiendo la dirección de los procesos ventrales de las valvas, estos procesos constituyen un importante mecanismo, tanto de ingreso, conformación de la cámara genital, como de fijación durante la cópula. Los procesos ventrales son las primeras estructuras del macho, junto con el esterno VIII, en enfrentar el ajuste genital; su extremo agudo ingresa en forma de cuña (a manera de calzador) y se ajusta por atrás de la barra esclerosada dispuesta entre los rami del agujón, desplazando aun más los hemitergitos a una posición dorsal, conformando definitivamente el techo de la cámara genital; esto evita cualquier dislocación del pene por desplazamiento ventral (Fig. 19).

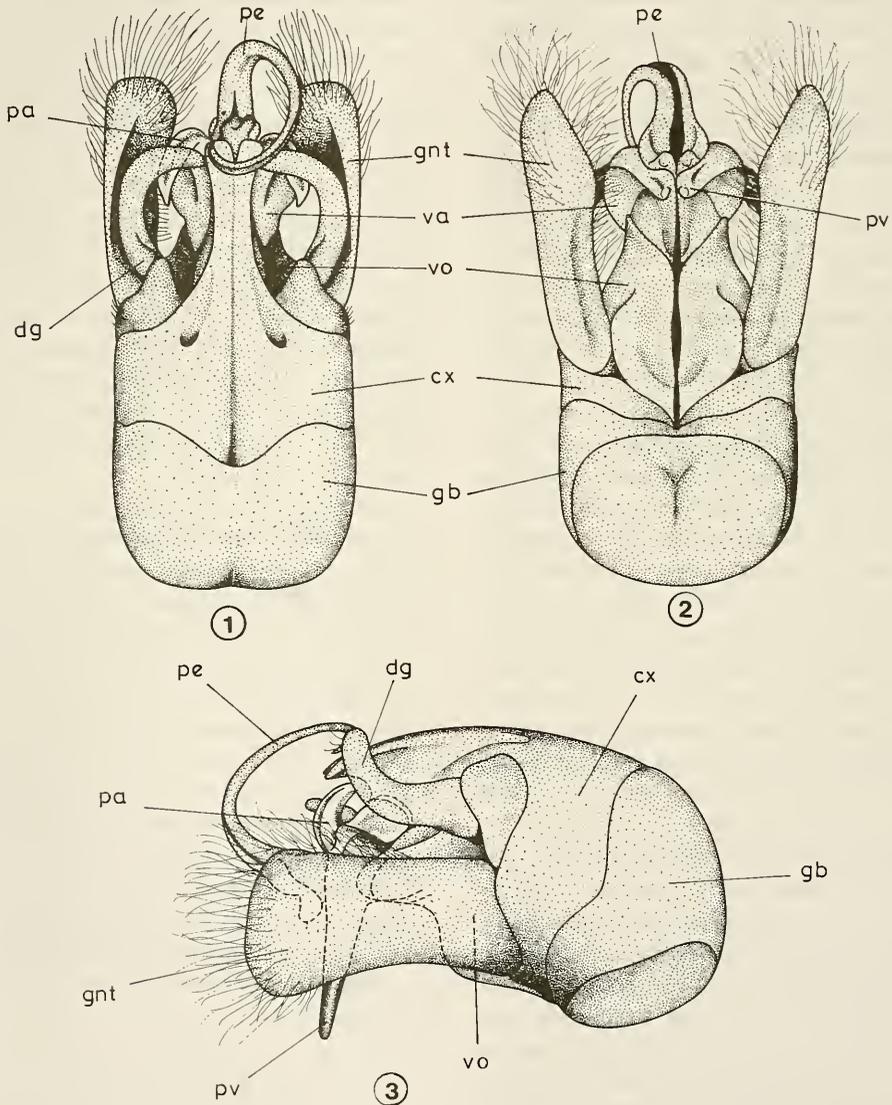
Los procesos auriculares de las valvas, tienen una función principal en el descenso del pene, no así en evitar la salida de la cápsula (como lo descrito para *E. scoliaeformis*), aun cuando acomodan su ápice en las paredes laterales de la cámara para evitar la elevación del pene. La función de retener la cápsula recae en los dígitus, que rodean el reborde ventral del esterno de la hembra, impidiendo el retroceso de la cápsula.

La liberación del ajuste genital suponemos que se debe, respondiendo a presión de la hembra, a una pequeña protracción de la cápsula genital del macho, producida por presión del esterno VIII (contracción del músculo tergoesternal). Luego de esto los músculos elevadores y abductores del digitus se contraen liberando el esterno de la hembra, seguido de una nueva contracción de los músculos insertos en los apodemas de las valvas, dando paso a la retirada de los procesos ventrales de las valvas y del aedeagus.

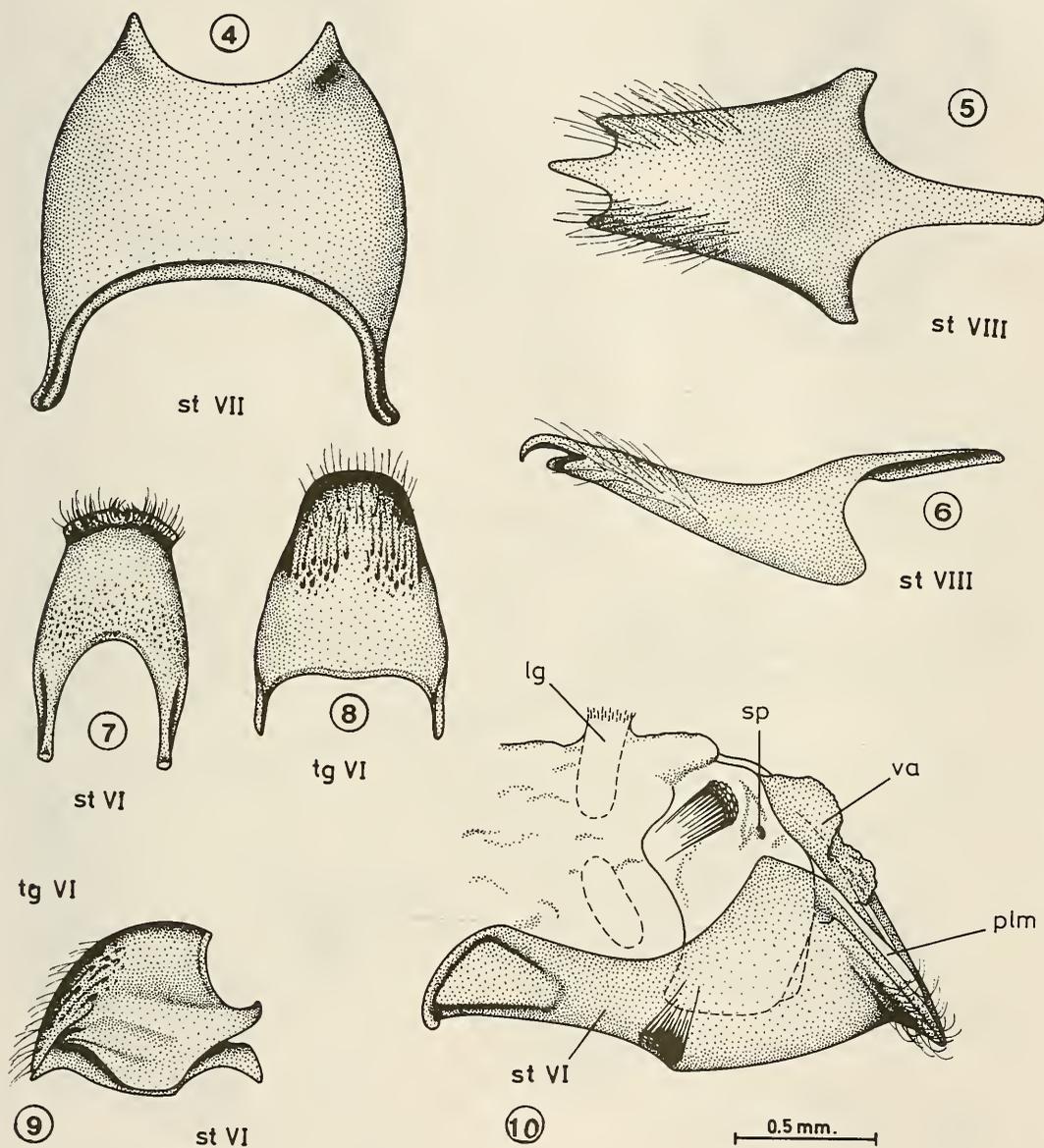
Es interesante notar que la mantención del ajuste en la cópula forética ocurre con poca participación de músculos en contracción permanente, jugando un importante rol la elasticidad del tegumento.

## LITERATURA CITADA

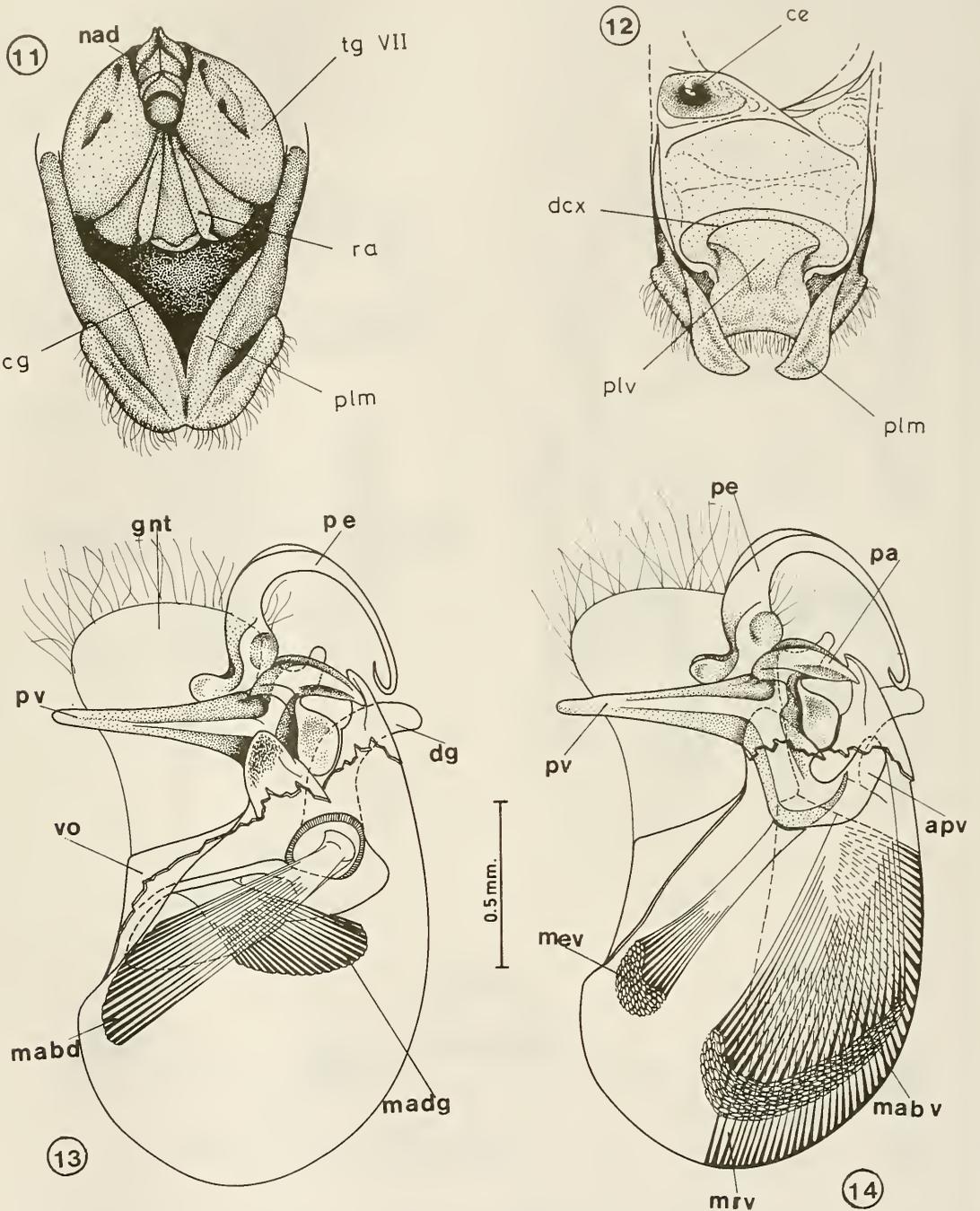
- EVANS, H. 1969. Phoretic copulation in Hymenoptera. *Entomological News*, 80(5): 113-124.
- GENISE, J. & L. KIMSEY. 1993. Revision of the South American Thynninae Genus *Elaphroptera* Guérin-Meneville (Hymenoptera: Tiphidae). *Journal of Hymenoptera Research*, 2(1): 195-220.
- GIVEN, B. 1954. Evolutionary trends in the Thynninae (Hymenoptera: Tiphidae), with special reference to the feeding habits of Australian species. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 105: 1-10+VII pl.
- KIMSEY, L. 1992. Phylogenetic relations among the South American tiphid wasps. *Systematic Entomology*, 17: 316-331.
- PARKER, G.A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews*, 45:525-567.
- SPINOLA, M. 1851. Himenópteros en C. Gay (ed.) *Historia Física y Política de Chile*, Zoología, VI, 572 pp. Imp. Maulde y Renou, Paris.
- RIDSILL SMITH, T. 1970. The biology of *Hemithynnus hyalinatus* (Hymenoptera: Tiphidae), a parasite on scarabeid larvae. *Journal of the Australian Entomological Society*, 9: 183-195.
- TORO, H., J.C. MAGUNACELAYA y E. DE LA HOZ. 1979. Factores mecánicos en la aislación productiva de Thynninae. *Acta Zoologica Lilloana*, 35: 475-498.
- TORO, H. y E. CARVAJAL. 1989. Ajuste genital en la cópula de Thynninae (Hymenoptera: Tiphidae). *Acta Entomológica Chilena*, 15: 123-130.



*Elaphroptera nigripennis*, macho: Fig. 1, 2 y 3 cápsula genital en vista dorsal, ventral y lateral respectivamente: cx = gonocoxitos; dg = digitus; gb = gonobase; gnt = gonostilus; pa = procesos auriculares; pe = pene; pv = procesos ventrales; va = valvas del pene; vo = volsellas.

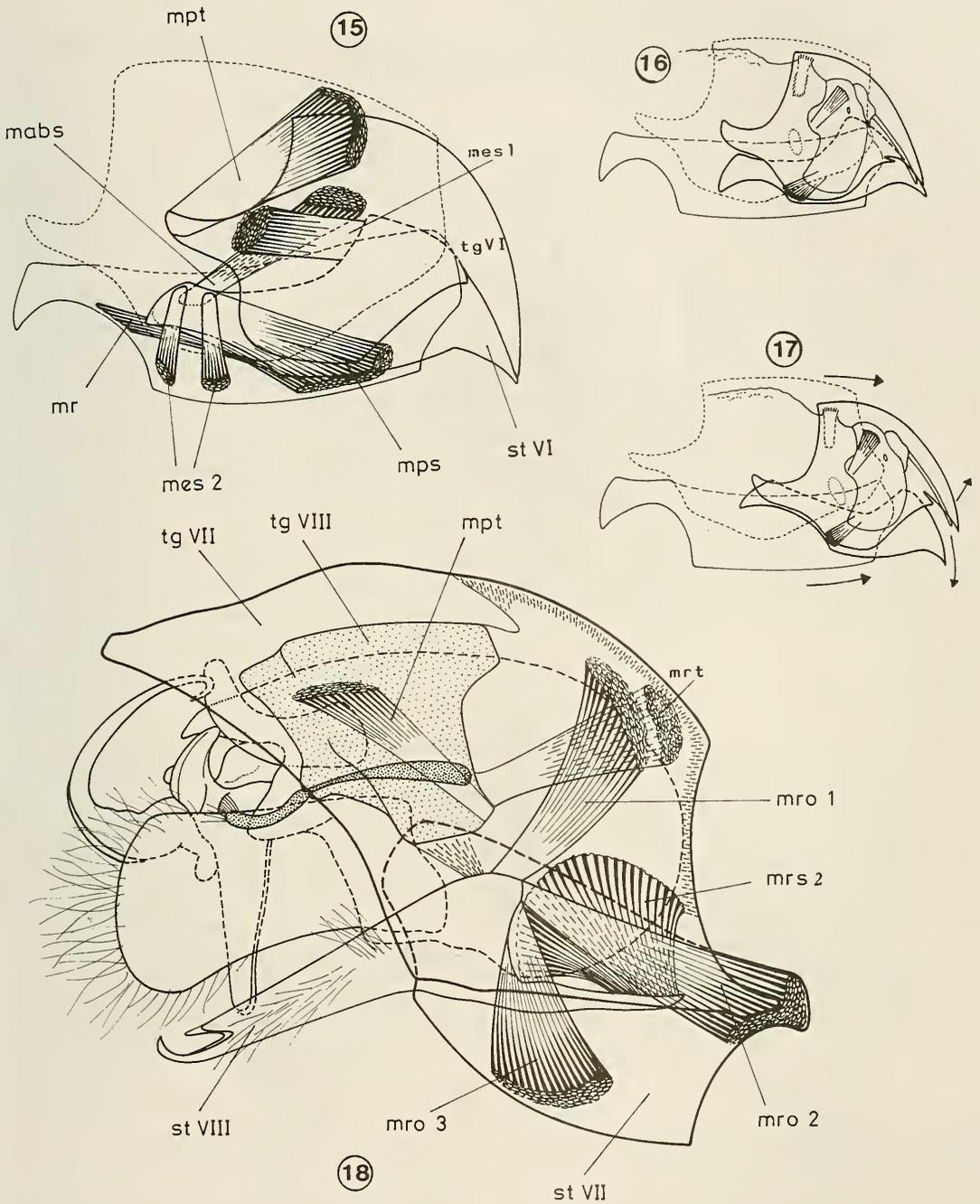


*Elaphrotera nigripennis*: Fig. 4, macho, VII externo; Fig. 5, vista ventral del VIII externo del macho; Fig. 6, vista lateral del VIII externo del macho; Fig. 7, esterno VI de la hembra en vista ventral; Fig. 8, tergo VI de la hembra en vista dorsal; Fig. 9, vista externa lateral del VI segmento metasómico de la hembra; Fig. 10, vista lateral del ápice del abdomen de la hembra, cuando se ha sacado el VI tergo. lg = ligamento; plm = procesos laminares; sp = espiráculo; va = valvas del agujón.



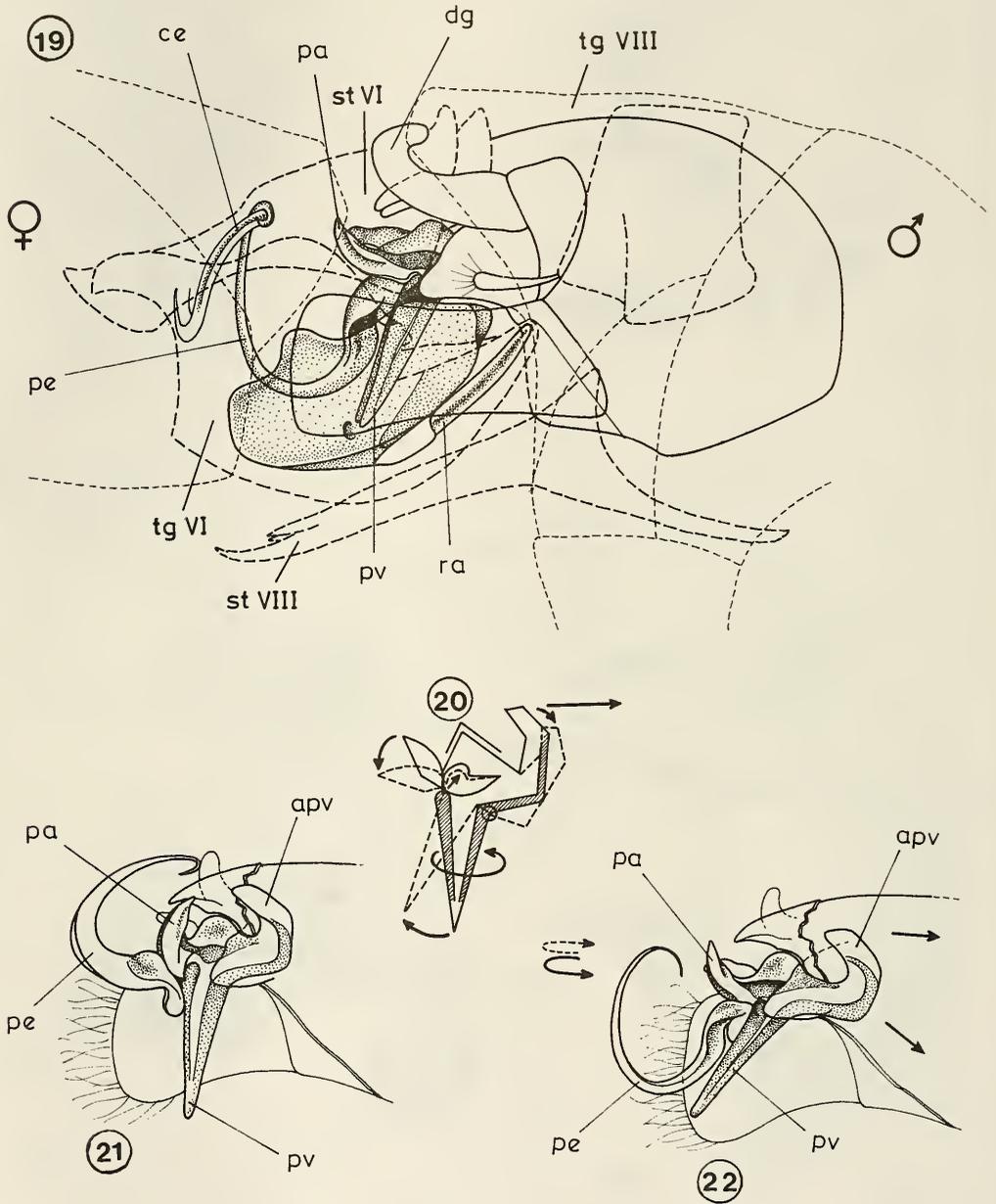
*Elaphroptera nigripennis*: Fig. 11, vista posterior del ápice del abdomen de la hembra, habiendo rotado el aguijón de manera de formar la cámara genital; Fig. 12, cara interna del último esterno de la hembra, mostrando la cavidad para alojar el pene y la entrada al conducto de la espermateca; Figs. 13 y 14, cápsula genital abierta, mostrando las relaciones de los procesos ventrales de las valvas con la musculatura y la base del pene.

apv = apodemas de las valvas; ce = conducto de la espermateca; cg = cámara genital; dcx = depresión para los gonocoxitos, dg = digitus; gnt = gonostilus; mabd = músculo abductor del digitus; mabv = músculo abductor de las valvas; madg = músculo abductor del gonostilus; mev = músculo elevador de las valvas; mrv = músculo retractor de la volsella; nad = aguijón; pa = procesos auriculares; pe = pene; plm = procesos laminares; plv = placa ventral; pv = procesos ventrales; ra = rami; tg = tergo; vo = volsellas.



*Elaphroptera nigripennis*: Fig. 15, musculatura del segmento VI de la hembra; Fig. 16, último segmento de la hembra mostrando las relaciones de la estructura en reposo. Fig. 17, último segmento de la hembra mostrando las relaciones de las estructuras protraídas y formación de la cámara genital. Fig. 18, esquema de las relaciones de la musculatura del VIII esterno que protrae la cápsula genital.

mabs = músculo abductor del esterno VI; mro 1, 2, 3 = rotadores del esterno VIII y retractores de la cápsula genital; mr = músculo retractor del esterno; mabs = músculo abductor del esterno VI; mes 1 y mes 2 = músculos elevadores del esterno VI; mps = músculo protractor del esterno VI; mpt = músculo protractor del tergo; mrs 2 = músculo tergesternal rotador del esterno VIII y protractor de la cápsula (en el esquema no se ha indicado el origen en el tergo); mrt = músculo retractor del tergo VIII.



*Elaphroptera nigripennis*: Fig. 19, relaciones de las estructuras de macho y hembra en el ajuste genital; Fig. 20, esquema de los movimientos del proceso ventral de las valvas del pene y su acción sobre el proceso auricular; Fig. 21, relaciones del proceso ventral de las valvas con la base del pene, en estado de reposo; Fig. 22, estado de protracción del pene que se obtiene por acción de la musculatura sobre la base de las valvas, haciendo rotar ligeramente los procesos ventrales. apv = apodemas de las valvas; ce = conducto de la espermoteca; dg = digitus; pa = procesos auriculares; pe = pene; pv = procesos ventrales; ra = rami.